

Estudio Fenológico de Cactáceas en el Enclave Seco de la Tatacoa, Colombia¹

Adriana Ruiz, Mery Santos, Jaime Cavalier

Laboratorio de Ecología Vegetal, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, AA 4976, Bogotá, Colombia

and Pascual J. Soriano²

Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, 5101, Venezuela

RESUMEN

Durante un año se realizó el estudio fenológico de tres cactáceas columnares *Stenocereus griseus* (Haw.) Britton & Rose, *Pilosocereus* sp., *Cereus hexagonus* (L.) Mill., y una cactácea decumbente, *Monvillea* cf. *smithiana* (Britton & Rose) Backeberg., en el enclave seco interandino de La Tatacoa, Colombia. Los polinizadores y/o dispersores de las cactáceas fueron capturados mensualmente y se recolectaron las muestras fecales para la identificación de los granos de polen y las semillas de los frutos consumidos. La floración de todas las especies fue prolongada y mostraron patrones bimodales, multimodales, o irregulares. La fructificación en todas las especies también se extendió durante todo el año, con un desfase de dos meses con respecto a la floración. Aunque no se encontró una correlación significativa entre los valores mensuales de precipitación y la producción de flores y frutos, la floración durante la época seca fue mayor en *S. griseus*, mientras que *Pilosocereus* sp. y *C. hexagonus* mostraron los valores más altos durante la época de lluvias. La producción de frutos también fue estacional, con un incremento durante la época de lluvias para *S. griseus* y *C. hexagonus*. La floración y fructificación en *M. cf. smithiana* no mostraron diferencias significativas entre la época seca y la lluviosa. Los murciélagos *Glossophaga longirostris*, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium* y algunas aves como *Melanerpes rubricapillus* (Picidae) y *Mimus gilvus* (Mimidae), y una mariposa nocturna (Sphingidae), fueron algunos de los polinizadores y/o consumidores de estas especies de cactáceas.

ABSTRACT

A one-year phenological study of three columnar cacti, *Stenocereus griseus* (Haw.) Britton & Rose, *Pilosocereus* sp., *Cereus hexagonus* (L.) Mill., and a decumbent cactus *Monvillea* cf. *smithiana* (Britton & Rose) Backeberg., was carried out in the Andean arid region of La Tatacoa, Colombia. Pollinators and/or dispersers of the cacti species also were studied monthly, and fecal samples were collected for the identification of pollen and seeds. The flowering of all species was prolonged and showed bimodal, multimodal, or irregular patterns. Fruiting in all species also was prolonged and followed flowering with a lag of less than two months. Although there were no simple correlations between rainfall and flowering or fruiting, flower production during the dry season was higher for *S. griseus*, while *Pilosocereus* sp. and *C. hexagonus* showed higher flower production during the wet season. Fruit production was also seasonal, with higher production during the wet season for *S. griseus* and *C. hexagonus*. The patterns of flowering and fruiting in *M. cf. smithiana* showed no relationships with dry and wet seasons. The bats *Glossophaga longirostris*, *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium*, the birds *Melanerpes rubricapillus* (Picidae) and *Mimus gilvus* (Mimidae), and moths of the family Sphingidae, were identified as pollinators and/or fruit consumers of these cacti species.

Key words: Palabras claves: Andean arid; bats; cacti; Cereus; Colombia; frugivory; Monvillea; phenology; Pilosocereus; pollination; Stenocereus.

LAS CACTÁCEAS COLUMNARES, CON ESPINAS Y TRONCOS SUCULENTOS, SON ELEMENTOS CONSPICUOS de la flora de la vegetación xerofítica; sin embargo, poco se conoce sobre su biología. En cuanto a su fenología, tres especies (*Stenocereus griseus*, *Pilosocereus tillianus*, y *Subpilocereus repandus*) del enclave semiárido

de Lagunillas, Mérida, Venezuela, mostraron que la floración se realizó durante la época de sequía y la fructificación durante la época de lluvias. Ambos eventos se dieron interespecíficamente en forma asincrónica (Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996). *Stenocereus griseus*, en el ambiente semiárido de la península de Macanao, Isla de Margarita, Venezuela, tuvo una producción de frutos bimodal con máximos durante las épocas de lluvia (Silvius 1995). Por otra parte, en Curaçao, esta

¹ Received 12 October 1998; revision accepted 25 May 1999.

² Corresponding author.

misma especie presentó un solo pico de floración (Petit 1997). De manera semejante, estudios fenológicos en vegetación xerofítica Neotropical (García 1982, Tugues 1982, Soriano *et al.* 1991, Guevara de Lampe *et al.* 1992, Sosa & Soriano 1996) sugieren que la floración ocurre principalmente durante la época seca, mientras que la fructificación ocurre durante la época de lluvias.

La mayoría de los estudios sobre polinizadores de cactáceas se han realizado en desiertos y regiones áridas de la zona templada (Alcorn *et al.* 1961, Brum 1973, Schmidt & Buchmann 1986, Parker 1987, Spears 1987, Fleming *et al.* 1994, Fleming *et al.* 1996), mientras que para las zonas secas tropicales los estudios sobre su ecología han aumentado recientemente (Racine & Downhower 1974, Silva 1988, León & Domínguez 1991, Soriano *et al.* 1991, Sosa & Soriano 1996, Valiente-Banuet *et al.* 1996, Nassar *et al.* 1997, Ruiz *et al.* 1997, Valiente-Banuet *et al.* 1997). En el enclave semiárido de Lagunillas, Venezuela, el murciélago *Glossophaga longirostris* fue el principal polinizador de tres especies de cactáceas columnares (Sosa & Soriano 1996). Esta misma relación fue demostrada experimentalmente por Petit (1997) para *Leptonycteris curasoae* y *G. longirostris* en *S. griseus* y *S. repandus* en Curaçao, quien comprobó también la ineficacia de las mariposas Sphingidae en la polinización de las mismas. Los murciélagos antes citados también juegan un papel importante como dispersores de semillas de estas cactáceas, pues la pulpa de sus frutos es un componente significativo de su dieta (Sosa & Soriano 1993, 1996; Ruiz *et al.* 1997). Adicionalmente, se han observado algunas aves como *Mimus gilvus* (Mimidae) y *Coereba flaveola* (Parulidae) alimentándose de sus frutos (Soriano *et al.* 1991). La dispersión por aves también se registró para la cactácea columnar *Cereus peruvianus* en una localidad del sureste brasilero (Silva 1988).

En este trabajo se documentan los patrones de floración y fructificación de tres especies de cactáceas columnares: *S. griseus*, *Pilosocereus* sp., *Cereus hexagonus*, y una especie de cactus decumbente *Monvillea* cf. *smithiana*, en una zona árida interandina colombiana conocida como "desierto" de La Tatacoa, en el Departamento del Huila. Se discuten las siguientes preguntas: (1) ¿Cómo son los patrones de floración y fructificación a nivel de especie y de la comunidad de cactáceas?; (2) ¿Existe superposición fenológica entre las especies?; (3) ¿Qué factores climáticos regulan los patrones fenológicos de estas cactáceas?; y (4) ¿Qué significado ecológico tienen las cactáceas estudiadas para la fauna, en particular para aves y murciélagos?

MATERIALES Y METODOS

ÁREA DE ESTUDIO.—El trabajo de campo se llevó a cabo en la parte norte de la región conocida como "desierto" de La Tatacoa, ubicado en el Valle Alto del Río Magdalena, Departamento del Huila (Fig. 1). De las 15 áreas xerofíticas mencionadas por Etter (1993) para Colombia, La Tatacoa constituye uno de los 10 enclaves secos interandinos por debajo de los 1000 m de altitud. El área de estudio se localiza a 58 km por la vía que conduce de Neiva al Municipio de Colombia (Huila), en el sitio Las Delicias (3°17'N, 74°58'O; 580 m elev.). El área de estudio corresponde a un bosque seco tropical, según el sistema de zonas de vida de Holdridge para Colombia (Espinal & Montenegro 1977). Este sitio se encuentra sobre una formación del Terciario cuyos suelos, constituidos principalmente por arenas y arcillas, son frágiles y fácilmente erodables (Gómez 1993). En la actualidad, los suelos de esta zona están muy afectados por la deforestación y el sobrepastoreo.

La vegetación de laderas corresponde a un matorral espinoso micrófilo con tres estratos: uno superior, de tres a cuatro metros de altura cuyo dosel discontinuo está dominado por las leguminosas *Pithecellobium dulce*, *Acacia farnesiana*, y *Prosopis juliflora*. Como emergentes del dosel figuran las cactáceas columnares *S. griseus* y *Pilosocereus* sp. El estrato arbustivo, entre uno y dos metros de altura, está conformado principalmente por *Ipomoea carnea*, *Helicteris baruensis*, *Cassia* sp., *Opuntia* sp., *M. cf. smithiana*, y *Acanthocereus tetragonus*. Finalmente, existe un estrato herbáceo de 0–70 cm, cuyas especies más abundantes son *Croton ferrugineus*, *Croton argyrophyllus*, *Cnidoloscus urens*, y las cactáceas *Opuntia pubescens* y *Melocactus* sp. La vegetación riparia corresponde a un bosque seco siemprevive con una altura media del dosel de 20–30 m, y dominado por *Anacardium excelsum*, *Ceiba pentandra*, *Ficus dendroica*, y *Pseudobombax* sp. En el sotobosque se presentan especies como *Muntingia calabura* y *Capparis* sp. La única especie de cactácea columnar que fue observada en este tipo de bosque fue *C. hexagonus*.

Para el año de estudio (agosto 1993–julio 1994), la precipitación total fue de 864 mm, con una temperatura media anual de 29°C (estación climatológica de San Alfonso, 21 km al occidente del sitio de estudio). El patrón de precipitación fue bimodal, con un pico máximo durante noviembre. La época seca más larga fue de junio a septiembre. Abril fue especialmente seco (55 mm) con relación al promedio multianual (184 mm; 1964–1994).

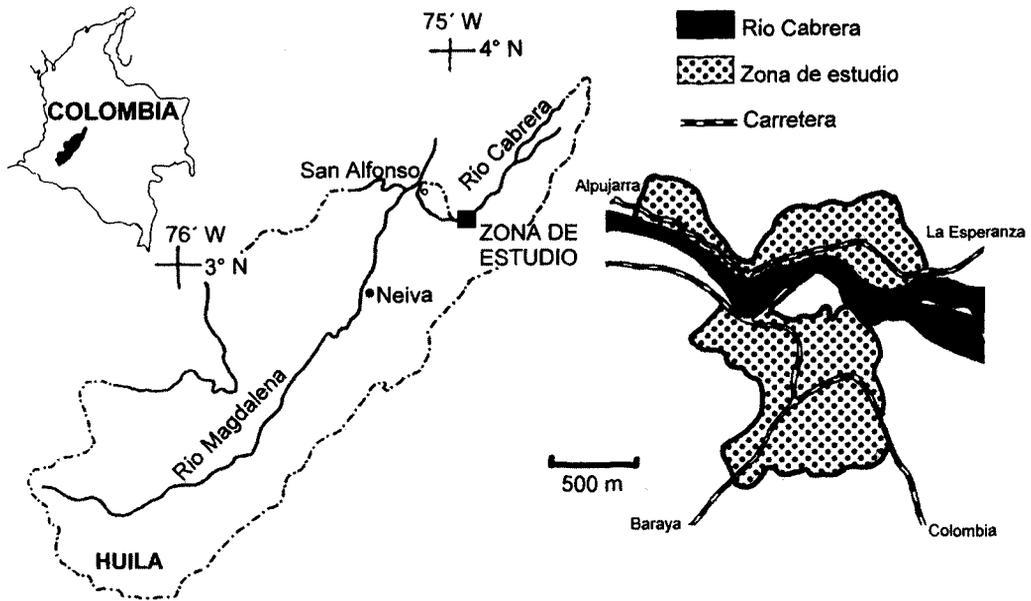


FIGURA 1. Ubicación de la zona de estudio en el Departamento del Huila, Colombia. El Río Cabrera está representado por la banda negra ondulada. El estudio fenológico de las cuatro especies de cactáceas fue realizado en toda el área de estudio.

Entre enero y febrero hubo una época seca corta. Durante el resto de los meses, se presentaron lluvias moderadas. Los datos de precipitación del año de estudio (864 mm) indicaron que fue uno de los años más secos de los últimos 32 años, en el que la precipitación anual varió entre 609 a 1378 mm (Fig. 2a).

ESPECIES DE ESTUDIO.—Se seleccionaron cuatro especies de cactáceas: las únicas tres columnares del área (*S. griseus* (Haw.) Britton & Rose., *Pilosocereus* sp., y *C. hexagonus* (L.) Mill.) y una decumbente (*M. cf. smithiana* (Britton & Rose) Backeberg). En las muestras recolectadas para cada especie de cactus se tomaron medidas y se anotaron las características morfológicas necesarias para su identificación taxonómica (Tabla 1). El material botánico de referencia fue depositado en el herbario de docencia de la Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia.

La población de la cactácea columnar del género *Pilosocereus* sp. presenta frutos de pulpa roja, espinas amarillas en la terminación de las ramas y escaso pseudocefalio, a diferencia de *Pilosocereus colombianus* (Britton & Rose) Backeberg, que tiene espinas largas y lanosas de color blanco conformando un pseudocefalio muy notorio en la parte media-superior de las ramas. *Pilosocereus colombianus*

fue descrito en la región suroeste de Colombia, en el enclave seco del Río Dagua (Departamento del Valle). Otros *Pilosocereus* cercanos geográficamente a Colombia, pero diferentes al existente en La Tatocoa, son *P. tillianus*, especie endémica del bolsón árido de Lagunillas, Mérida (Venezuela), con frutos de pulpa blanca y espinas terminales amarillas (Soriano *et al.* 1991). *Pilosocereus lanuginosus*, otra especie venezolana distribuida en toda la costa norte, islas y regiones secas del interior del país, presenta frutos de pulpa blanca y espinas que en la madurez se tornan marrón-rojizas (Hoyos 1985).

En el sitio de estudio, los frutos de *S. griseus* mostraron dos morfós. El más abundante presentó frutos con pulpa roja y el menos abundante pulpa blanca. Estos dos morfós también se observaron en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida (P. Soriano, obs. pers.) y Silvius (1995) los cita para la Isla de Margarita, Venezuela. Diferencias morfológicas entre el *Stenocereus* de La Tatocoa y el de la costa norte de Colombia y Venezuela sugieren que se trata de dos especies o subespecies (Hernández *et al.* 1995).

DENSIDAD DE CACTÁCEAS.—Utilizando fotografías aéreas de la zona de estudio (Linea R-1136-11-89 números 133 y 134, escala 1:11150 y Linea C-2165-37-84, números 015 y 016, escala 1:37150

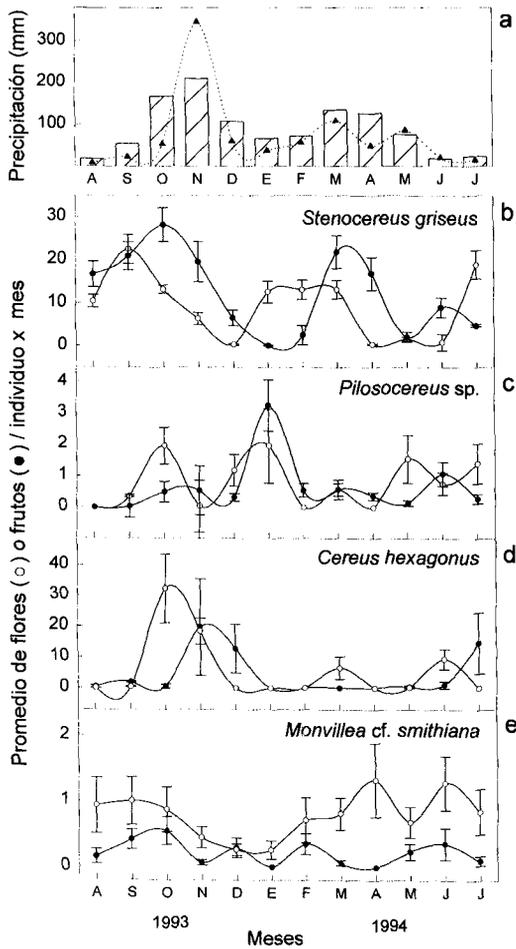


FIGURA 2. Patrones de floración y fructificación (promedio de flores o frutos individuo/mes) para cada una de las cactáceas estudiadas durante el periodo de estudio (agosto 1993–julio 1994). Las líneas verticales representan el error estándar. (a) Las barras representan la precipitación media mensual (1964–1994) y la curva la precipitación mensual para el año de estudio (1993–1994), (b) *Stenocereus griseus*, (c) *Pilosocereus* sp., (d) *Cereus hexagonus*, and (e) *Monvillea cf. smithiana*.

del Instituto Geográfico Agustín Codazzi -IGAC) y un estereoscopio binocular de espejos se delimitó un área de 37.5 ha donde se incluyeron corrientes de agua (Río Cabrera y Quebrada Pital), planicies aluviales y laderas con diferente pendiente y exposición. Mediante conteos hechos con binoculares en estas unidades fisiográficas se obtuvo un valor de densidad medio para cada especie de cactácea, así como valores de densidad máximos y mínimos.

SEGUIMIENTO FENOLOGICO.—En el área de estudio (37.5 ha) se seleccionaron, al azar, 105 individuos

maduros de las cuatro especies de cactáceas: 33 *S. griseus* y *Pilosocereus* sp., 34 *M. cf. Smithiana*, y 5 *C. hexagonus*. En el caso de las columnares, se consideraron reproductivamente maduros los individuos mayores a 2 m de altura, independientemente del número de ramas (Sosa & Soriano 1996). Para *M. cf. smithiana* se eligieron aquellos individuos cuyas ramas eran mayores a 1.5 m de longitud. En cada individuo marcado se contó el número de ramas de más de 1 m de longitud. Utilizando estos criterios, sólo cinco individuos de *Pilosocereus* sp. y tres de *M. cf. smithiana* no presentaron floración ni fructificación durante el año de estudio. Los datos de estos individuos no fueron usados en los análisis estadísticos.

Cada treinta días (desde agosto 1993 hasta julio 1994), y con ayuda de binoculares (8 × 30), se realizó la observación y contó directamente de las flores y frutos en cada individuo marcado. De acuerdo con su tamaño, las flores se agruparon como: capullo I (1–3 cm), capullo II (4–6 cm), flores maduras (flores listas para abrir esa noche o la siguiente) y flores secas (flores que ya cerraron definitivamente). Los frutos se agruparon de acuerdo con su tamaño y color como: frutos en desarrollo, frutos desarrollados, frutos maduros, frutos viejos y restos de frutos. Cada una de estas categorías corresponde a una fenofase de floración o fructificación, respectivamente (Sosa & Soriano 1996). La producción mensual de flores y frutos se calculó obteniendo, en cada caso, el valor promedio de los totales producidos por todos los individuos marcados.

Se realizó un análisis de regresión entre el número de ramas por individuo y la producción anual de flores y frutos. Se recolectaron frutos maduros para cada una de las cactáceas y se obtuvieron datos de peso del pericarpio, pulpa, y número promedio de semillas. La productividad (kg de frutos maduros/ha × año) se calculó en base de las estimaciones de densidad (ver Densidad de Cactáceas) y productividad media anual de pulpa + semillas por especie (33 ind. en *S. griseus*, 28 en *Pilosocereus*, 31 de *M. cf. smithiana*, y 5 de *C. hexagonus*). Para *S. griseus* y *M. cf. smithiana* fue posible coleccionar suficientes frutos para efectuar un análisis bioquímico y cuantificar los porcentajes de proteína, agua, y sacarosa de la pulpa (Horwitz 1975). Las muestras fueron analizadas en el Laboratorio de Planta Vegetal, de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

FENOLOGÍA Y FACTORES CLIMÁTICOS.—Se realizaron análisis de correlación de Spearman entre los valores mensuales totales de floración y fructificación

TABLA 1. Características morfológicas de las cactáceas estudiadas. Formas de crecimiento: Arborecente (AR), Columnar (CO) y Decumbente (DC). Frutos consumidos por: Aves (A), Murciélagos (M). Probablemente dispersada por murciélagos (M?) y probablemente polinizada por insectos (I?).

ESPECIE	<i>Stenocereus griseus</i>	<i>Philosocereus</i> sp.	<i>Cereus hexagonus</i>	<i>Monvillea cf. smithiana</i>
CARACTER				
Hábito	AR	AR	CO	DC
Color de las ramas	Verde	Verde	Gris azulado	Verde
Altura máxima (m)	6-10	6-7	5-10	2-3
No. de ramas	6-85	5-76	1-5	1-5
Flores:				
Color	Rosado	Rosado	Blanco	Blanco
Tamaño (cm)	7-8	5-6	20	7-8
Apertura	Nocturna	Nocturna	Nocturna	Nocturna
Polinizadores	M+I?	M+I?	Insectos	M+I?
Frutos:				
Forma	Redondo	Globoso	Ovalado	Ovalado
Maduro	Rojo	Rojo-violeta	Rojo	Rosado
Pulpa madura	Rojo	Rojo	Rojo	Blanco
Consumo	A+M	A+M	A+M?	A+M?
Espinas	Si	No	No	No
Tamaño (cm)	4 × 4	2.5 × 4	8 × 13	5 × 3.5
Semillas (mm)	1.5 × 1	1 × 0.7	3 × 2	2 × 0.8
No. Semillas/fruto	>100	<50	<50	<50
Peso del fruto (g)	39.5	28.5	110	30.5

para cada una de las cuatro especies con los valores medios mensuales de precipitación (1964-1994), del año de estudio (1993-1994) y del año anterior (1992-1993). Estos análisis también se realizaron con el número mensual de individuos en flor o fruto. Para cada una de las especies se realizaron pruebas de rangos de signos de Wilcoxon, entre el número de flores o frutos para cada individuo durante la época seca y la época lluviosa (33 individuos de *S. griseus*, 28 individuos de *Philosocereus* sp., 31 individuos para *M. cf. Smithiana*, y 5 de *C. hexagonus*). Se consideraron meses secos, aquellos con una precipitación menor a 55 mm (agosto y septiembre 1993; enero, febrero, junio, y julio 1994), valor que resulta del diagrama ombrotérmico de Walter (1973) para el año de estudio en la estación de San Alfonso. Esta prueba se realizó debido a que los individuos de cada especie mostraron diferencias intraespecíficas en los patrones de floración y fructificación. Adicionalmente, se realizaron análisis de regresión por pasos entre los patrones de floración y fructificación y los promedios mensuales (1964-1994) de otras variables climáticas como temperatura, brillo solar (horas) y humedad relativa.

SOLAPAMIENTO FENOLÓGICO.—El solapamiento fenológico observado entre pares de especies de cactáceas (O_{jk}) se calculó usando el índice de simetría de Pianka (1974): $O_{jk} = \sum P_{ij} P_{ik} / (\sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2)^{-1/2}$,

donde P_{ij} y P_{ik} son las proporciones de flores o frutos observados para las especies j y k en el tiempo medido i . Este índice tiene valores desde cero (no hay solapamiento) hasta uno (solapamiento total). Para determinar el solapamiento esperado bajo la hipótesis nula de que los periodos de floración y fructificación están azarosamente dispersos a través del tiempo, se usaron simulaciones de Monte-Carlo. Para cada pareja de especies se corrieron 100 simulaciones y como producto de estas repeticiones se recalculó el índice de solapamiento esperado para cada una de las parejas. La posición del solapamiento observado (O_{jk}) en la distribución de solapamientos generados por la simulación dió una probabilidad exacta de obtener un índice de solapamiento menor o mayor que lo obtenido por únicamente azar (Fleming & Partridge 1984). El solapamiento observado es significativamente diferente del solapamiento esperado (Pr), si la proporción es > 0.95 (el solapamiento observado es menor que el solapamiento esperado) ó < 0.05 (el solapamiento observado es mayor que el solapamiento esperado). También se realizaron simulaciones de Monte-Carlo para estimar simultáneamente el solapamiento fenológico esperado entre una especie y las otras tres.

POLINIZACIÓN Y CONSUMO DE FRUTOS.—Cada treinta días, entre agosto de 1993 y julio de 1994, y durante 3 ó 4 noches de baja luminosidad, se realiza-

ron capturas de murciélagos usando redes de neblina, con un esfuerzo total de captura de 1159 horas/red. Los murciélagos se capturaron con el fin de recoger sus muestras fecales e identificar los granos de polen y semillas de las flores visitadas y los frutos consumidos. Adicionalmente, se tomaron muestras de polen del pelaje de *G. longirostris*. No fué posible identificar los granos de polen hasta especie. Se hicieron observaciones de los insectos que visitaron las flores abiertas o parcialmente abiertas de las cactáceas. También se identificaron las especies de aves que utilizaron los frutos de los cactus como alimento.

RESULTADOS

DENSIDAD DE CACTÁCEAS.—Las cuatro cactáceas estudiadas presentaron valores distintos de densidad promedio. *Monvillea* cf. *smithiana* presentó una densidad media de 1329 individuos/ha (rango 0–1500 individuos maduros/ha), seguida de *S. griseus* con 25 individuos/ha (rango 0–100), *Pilosocereus* sp. con tres individuos/ha (rango 0–50), y *C. hexagonus* con 0.13 individuos/ha (rango 0–25). En el área sólo se encontraron cinco individuos de *C. hexagonus* debido a que la distribución de esta especie se restringió a las zonas sombreadas y con mayor humedad del suelo, propias del bosque ripario del Río Cabrera. *Stenocereus griseus* fue la única cactácea columnar presente en planicies intervenidas por el pastoreo. *Pilosocereus* sp. se encontró asociada a terrenos escarpados y rocosos de laderas de montañas. *Monvillea* cf. *smithiana* fue muy abundante en algunos terrenos sobre todo los descubiertos y con vegetación herbácea.

PATRONES FENOLÓGICOS.—Mientras que el 15 por ciento de los individuos de *Pilosocereus* sp. y el 9 por ciento de *M. cf. smithiana* no se reprodujeron, el 100 por ciento de los individuos de las otras dos especies, *S. griseus* y *C. hexagonus*, se reprodujeron durante el período de estudio. Todas las especies mostraron variaciones estacionales en la producción de flores y frutos (Fig. 2). La floración mostró un patrón bimodal en *S. griseus*, mientras que en las otras especies fue multimodal o irregular. El porcentaje de individuos en flor mensualmente varió entre especies. *Stenocereus griseus* y *M. cf. smithiana* presentaron flores maduras durante todos los meses, mientras que el número de meses sin flores en *Pilosocereus* sp. fue de tres (Fig. 2c) y en *C. hexagonus* fue de seis (Fig. 2d).

La fructificación también presentó dos o más picos en todas las especies (Fig. 2). En la mayoría

de los casos ocurrió con un desplazamiento inferior a dos meses después de la floración. Mientras que *S. griseus* presentó frutos maduros durante todos los meses (Fig. 2b), el resto de las especies presentaron uno o más meses sin frutos: uno en *Pilosocereus* sp. (Fig. 2c), dos en *M. cf. smithiana* (Fig. 2e) y cuatro en *C. hexagonus* (Fig. 2d). *Monvillea* cf. *smithiana* presentó el patrón más variable y produjo el menor número de flores y frutos. La producción mensual más variable de frutos se presentó en *S. griseus* con producciones poblaciones entre 3 y 931 frutos.

Se encontraron diferencias intraespecíficas en la producción anual de flores en *S. griseus*, *Pilosocereus* sp., y *M. cf. smithiana* pero no en *C. hexagonus* (Fig. 2). Se presentaron correlaciones positivas y estadísticamente significativas entre el número de ramas por individuo y el número de flores producidas anualmente por *S. griseus* ($r = 0.48$; $P < 0.05$), y entre la producción de frutos anuales y el número de ramas por individuo en *Pilosocereus* sp. ($r = 0.52$, $P < 0.05$). No se encontraron correlaciones estadísticamente significativas en *M. cf. smithiana*. El número bajo de individuos maduros estudiados de *C. hexagonus* sugiere que el patrón fenológico observado todavía es preliminar. Por ejemplo, el pequeño pico de floración registrado en marzo corresponde a la floración de un sólo individuo.

FENOLOGÍA Y FACTORES CLIMÁTICOS.—No se presentaron correlaciones estadísticamente significativas (Spearman; $P > 0.05$) entre las variaciones mensuales de floración y fructificación de las cuatro especies de cactáceas y los valores de precipitación de las medias mensuales (1964–1994), del año de estudio (1993–1994) o del año anterior (1992–1993). Tampoco se encontró una correlación estadísticamente significativa entre el número mensual de individuos en flor y fruto, y los patrones de precipitación durante el período de estudio. Sin embargo, cuando se realizaron las pruebas de signos de rangos de Wilcoxon, entre las medias de producción de flores y frutos en relación a la época seca y lluviosa, se encontró un mayor número de flores de *S. griseus* en la época seca ($Z = -4.869$; $P < 0.01$) y de *Pilosocereus* sp. ($Z = -2.636$; $P < 0.01$) y *C. hexagonus* ($Z = -1.753$; $P < 0.01$) en la época de lluvias. En *M. cf. smithiana* no hubo diferencias estadísticamente significativas en la producción estacional de flores. En la fructificación hubo una mayor producción durante la época de lluvia para *S. griseus* ($Z = -3.02$; $P < 0.01$) y *C. hexagonus* ($Z = -2.032$; $P < 0.01$). En las otras

dos especies no hubo diferencias estadísticamente significativas.

Cuando fueron consideradas otras variables climáticas para explicar los patrones fenológicos (temperatura, brillo solar, y humedad relativa) se encontró que la floración de *S. griseus* presentó una correlación negativa y estadísticamente significativa con la humedad relativa media mensual ($Y = 1798.462 - 0.69$ [humedad relativa]; $r = 0.69$; $P < 0.05$) y la de *Pilosocereus* sp., con la temperatura media mensual ($Y = 443.123 - 0.582$ [Temperatura]; $r = 0.58$; $P < 0.05$).

SOLAPAMIENTO FENOLÓGICO.—El valor medio del solapamiento observado ($O_{jk} = 0.431$) entre la floración por pares de especies fue relativamente bajo. Estos valores de solapamiento variaron desde 0.189 para la pareja *S. griseus*—*C. hexagonus*, hasta 0.669 para la pareja *Pilosocereus* sp.—*C. hexagonus*. No se encontraron valores de solapamiento observado que fuesen significativamente diferentes a los que se podría esperar por azar.

El valor medio del solapamiento observado ($O_{jk} = 0.405$) entre la fructificación por pares de especies fue bajo. Estos valores de solapamiento variaron desde 0.248 para la pareja *M. cf. smithiana*—*C. hexagonus* hasta 0.645 para la pareja *S. griseus*—*M. cf. smithiana*. No se encontraron valores de solapamiento observado que fuesen significativamente diferentes a los que se podría esperar por azar.

PRODUCCIÓN DE FLORES Y FRUTOS.—*Stenocereus griseus* produjo la mayor cantidad anual de flores maduras por individuo (193), seguido por *C. hexagonus* (67), *Pilosocereus* sp. (13), y *M. cf. smithiana* (10). *Stenocereus griseus* produjo la mayor cantidad anual de frutos por individuo (159), seguida por *C. hexagonus* (50), *Pilosocereus* sp. (10), y *M. cf. smithiana* (3). Aunque no se hizo un seguimiento de las fenofases a partir de capullos marcados, se estimó el porcentaje promedio de flores en capullo I que llegaron a florecer, siendo mayor en *C. hexagonus* (27.2%), seguido por *S. griseus* (26.3%), *Pilosocereus* sp. (18.1%), y *M. cf. smithiana* (13.2%). El porcentaje de flores maduras que se convirtieron en frutos fue mayor en *Pilosocereus* sp. (70%), seguido por *C. hexagonus* (69%), *S. griseus* (30.7%), y *M. cf. smithiana* (13%). Los individuos de cada especie mostraron una marcada variabilidad en los patrones de floración. Por ejemplo, la duración de la floración varió entre 8 a 12 meses para *S. griseus*, 2 a 4 meses para *C. hexagonus*, 1 a 4 meses para *Pilosocereus* sp. y 1 a 10 meses para *M. cf. smithiana*.

OFERTA DE FLORES A POSIBLES POLINIZADORES.—A consecuencia de la mayor densidad de *M. cf. smithiana* en el área de estudio, esta especie produjo la mayor cantidad anual de flores por hectárea (13290), seguida por *S. griseus* (4825), *Pilosocereus* sp. (39), y *C. hexagonus* (9).

Las flores de las cuatro cactáceas son hermafroditas y mostraron antesis nocturna. En el caso de *S. griseus* se pudo observar que la apertura se inició alrededor de las 1800 h, alcanzando la apertura total a las 2000 h y manteniéndose así, al menos, hasta las 0600 h cuando comenzaron a contraerse hasta alcanzar un cierre casi total entre las 0700 y 0800 h. Durante la apertura máxima, las flores de *S. griseus* expusieron totalmente sus anteras y pistilo. En el 62 por ciento de las muestras fecales y de pelaje del murciélago *G. longirostris* se encontraron muestras de polen de cactáceas. El polen fué más importante en su dieta, durante los períodos secos de diciembre–febrero, junio–agosto y en octubre, un mes lluvioso.

Además de las visitas regulares del murciélago *G. longirostris*, en las noches de octubre–noviembre (meses lluviosos), una especie de lepidóptero Sphingidae visitó las flores abiertas de *S. griseus*. Durante el día se observó la mariposa *Hamadryas februa* sobre flores parcialmente abiertas y frutos de *S. griseus*. Dentro de las flores de *C. hexagonus* se encontró en abundancia un coleóptero Staphylinidae con sus larvas. Otra especie de coleóptero Melolonthidae (posiblemente de la subfamilia Dinastinae) se encontró en el interior de flores de *A. tetragonus*, una cactácea decumbente abundante en la zona. Las flores de *A. tetragonus* son morfológicamente muy parecidas a las flores de *C. hexagonus*.

OFERTA DE FRUTOS A POSIBLES DISPERSORES.—Las cuatro especies de cactáceas produjeron un total de 280 kg de frutos maduros/ha/año. *Stenocereus griseus* produjo el 56 por ciento, seguida por *M. cf. smithiana* con un 43.4 por ciento, *Pilosocereus* sp. con 0.35 por ciento, y *C. hexagonus* con 0.25 por ciento. Excepto en *M. cf. smithiana*, el número de frutos en desarrollo que pasó a frutos desarrollados fue alto (58–70%). En el paso de frutos desarrollados a frutos maduros, las especies con mayor porcentaje de pérdidas fueron *S. griseus* (57%) y *C. hexagonus* (60%).

La pulpa fresca de *M. cf. smithiana* tuvo 80.3 por ciento de agua, 0.8 por ciento de proteína, 5.4 por ciento de sacarosa, y 13.5 por ciento de fibra. En la pulpa fresca de *S. griseus* se encontró 49.4 por ciento de agua, 0.8 por ciento de proteína, 3.8 por ciento de sacarosa, y 46.0 por ciento de fibra.

TABLA 2. Especies de murciélagos y aves que fueron detectados consumiendo polen-néctar (P) y/o frutos (F) de las cactáceas estudiadas. Los murciélagos y aves se agruparon como dispersores (*) o depredadores (**). (a) = de acuerdo con Silvius (1995).

	<i>Stenocereus griseus</i>	<i>Pilosocereus</i> sp.	<i>Cereus hexagonus</i>	<i>Monvillea</i> cf. <i>Smithiana</i>
Murciélagos				
<i>Glossophaga longirostris</i>	P, F*	P, F*	P?	P?
<i>Carollia perspicillata</i>	P, F*	P?		
<i>Sturnira lilium</i>	P, F*	P?		
Aves				
<i>Campylorhynchus griseus</i>	F			
<i>Forpus conspicillatus</i>	F**			
<i>Melanerpes rubricapillus</i>	F, F* (a)			
<i>Mimus gilvus</i>	F, F* (a)			
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	F			
<i>Ramphocelus dimidiatus</i>	F			
<i>Sicalis</i> sp.	F			F
<i>Sporophila nigricolis</i>	F			F
<i>Tamnophilus punctatus</i>			F	
<i>Thraupis episcopus</i>	F			
<i>T. palmarum</i>	F		F	
<i>Tiaris bicolor</i>	F, F** (a)			

Las semillas encontradas en las muestras fecales de *G. longirostris* mostraron que esta especie consumió principalmente frutos de *S. griseus*, *Pilosocereus* sp., y *M. calabura* (Elaeocarpaceae), un árbol del bosque ripario de la zona. En las muestras fecales de los murciélagos *Sturnira lilium* y *Carollia perspicillata* también se encontraron semillas de *S. griseus* (Tabla 2).

De 20 especies de aves observadas en el sitio de estudio, 12 consumieron frutos de las diferentes cactáceas (Tabla 2). Sólo *Forpus conspicillatus* (Psittacidae) es depredador de semillas porque las tritura antes de tragarlas junto con la pulpa. Dos especies de aves, *Tamnophilus punctatus*, y *T. palmarum*, se observaron consumiendo frutos maduros de *C. hexagonus*. Algunas aves utilizaron los frutos de los cactus durante todo el año (p.e., *Melanerpes rubricapillus*, *Campylorhynchus griseus*, y *Sporophila nigricolis*) otras como *Pyrocephalus rubinus* y *Thraupis palmarum* sólo fueron observados durante la mayor concentración de frutos en la estación de lluvias.

DISCUSION

PATRONES FENOLÓGICOS.—Los patrones fenológicos de las cuatro cactáceas variaron entre bimodales, multimodales o irregulares. El patrón bimodal de *S. griseus*, con picos de floración durante las dos épocas secas, facilitaría la polinización por parte del murciélago *G. longirostris* (Ruiz *et al.* 1997). A pesar de la marcada estacionalidad en la floración, la producción de flores y frutos durante todo el año

permitiría a esta especie de murciélago mantenerse en la zona. Adicionalmente, la oferta de pocas flores maduras por noche (ca 2–3 flores/individuo) contribuye a incrementar la polinización cruzada, dando como resultado una alta formación de frutos (Ramírez & Berry 1995). Experimentos de polinización de cactáceas columnares (*S. griseus*, *S. repandus*, *Subpilocereus horrispinus*, y *Pilosocereus moritzianus*), con exclusión de murciélagos, mostraron que la proporción de flores que producen frutos disminuye drásticamente (Nassar *et al.* 1997). La fructificación durante la época de lluvias o a principios de la seca facilitaría el lavado de los inhibidores de la germinación como ha sido demostrado para *S. griseus* en Venezuela (Williams & Arias 1978).

En el patrón multimodal de *C. hexagonus*, el pico de floración durante la época de lluvias (octubre–noviembre), podría relacionarse con el aumento de las poblaciones de insectos y en particular de las mariposas nocturnas (Sphingidae) que pueden ser polinizadores de esta especie (A. Ruiz & P. Soriano, obs. pers.). Las diferencias en la floración y fructificación entre individuos de la misma especie puede deberse a disponibilidad de agua en el suelo de los sitios donde se encuentran (i.e., laderas rocosas, planicies y zonas aluviales) como ha sido sugerido para las poblaciones de la cactácea columnar *Carnegiea gigantea* en que la floración individual es menor en sitios más áridos (Brum 1973).

Al compararse las producciones de flores y frutos para cada una de las cuatro especies de cactá-

ceas, la fructificación fue menor que la floración, debido a las pérdidas de una fenofase a otra. La producción de flores maduras a partir de capullos varió entre 13.2 y 27.2 por ciento, mientras que el porcentaje de flores maduras que se convirtieron en frutos varió entre 13 y 69. Estos valores fueron subestimados debido a que el período de transición de capullo I a flores maduras es menor (21–23 d; A. Ruiz, obs. pers.) que el intervalo de observación de este estudio (30 d) y los frutos en desarrollo pudieron contarse como flores secas, ya que muchos no pierden la flor cuando empieza a formarse el fruto. El 76 por ciento de las flores de *S. griseus* se convirtieron en frutos en el cinturón árido de la costa venezolana (Nassar *et al.* 1997) y del 10 al 90 por ciento en Saguaros (*Carnegiea gigantea*) en el desierto de Baja California (Brum 1973). En esta última especie, las diferencias se explican debido a factores climáticos más no a la carencia de polinizadores (Alcorn *et al.* 1961, 1962; McGregor *et al.* 1962). La producción de semillas también puede ser sensible a la disminución de las lluvias (Jordan & Nobel 1982).

FENOLOGÍA VS. FACTORES CLIMÁTICOS.—Los resultados indican que no existe una relación estadísticamente significativa (Spearman) entre los patrones fenológicos o el número de individuos reproductivos de las especies consideradas y los patrones multianuales o anuales de precipitación. Sin embargo, la prueba de signos de Wilcoxon demostró diferencias entre las medias de producción de flores y frutos en las épocas seca y lluviosa. Es así como algunas especies (*C. hexagonus* y *Pilosocereus* sp.) concentran su floración en la época lluviosa y solo una (*S. griseus*) en la época de sequía. De igual forma, para algunas especies (*S. griseus* y *C. hexagonus*) la fructificación está concentrada en la época de lluvias. Al igual que en el área de estudio, las poblaciones de *S. griseus* en la Isla de Curaçao (Petit 1995, 1997) y en el enclave seco de Lagunillas, Venezuela (Sosa & Soriano 1996) florecen durante la época de sequía. Los dos picos de fructificación de *S. griseus* y el pico más importante de *C. hexagonus* durante la época de lluvias coincide con lo observado para *S. griseus* en Lagunillas (Sosa & Soriano 1996) y en Isla Margarita, Venezuela (Silvius 1995). En Brasil, *Cereus peruvianus* también fructificó durante la estación de lluvias (Silva 1988).

SOLAPAMIENTO FENOLOGICO.—Las simulaciones de Monte-Carlo mostraron que, en todos los casos, el solapamiento fenológico (floración y fructificación) observado por parejas, y entre una especie y las

otras tres, es bajo. Análisis críticos del modelo de hipótesis nula de desplazamiento competitivo sugiere que este resultado podría no ser cierto debido a los parámetros analizados (Pleasants 1990). Si estos resultados son confirmados, serían consistentes con las observaciones cualitativas hechas por Sosa y Soriano (1996), quienes también observaron un solapamiento fenológico bajo entre tres cactáceas columnares en el enclave seco de Lagunillas (Venezuela). Este solapamiento bajo es un mecanismo posible para disminuir competencia por polinizadores y dispersores como ha sido sugerido por Sosa y Soriano (1996). Estos autores encontraron que estas tres cactáceas fueron utilizadas por el mismo polinizador y dispersor, *G. longirostris*. El solapamiento bajo podría interpretarse alternativamente como el producto de historias de vida diferentes, debido a presiones selectivas como dispersores de semillas o requerimientos para la germinación (Fleming *et al.* 1996).

A pesar de que una especie de mariposa nocturna (Sphingidae) fue observada en flores de *S. griseus* en La Tatacoa, su papel como polinizador de esta especie fue descartado en forma experimental en un estudio realizado en Curaçao (Petit 1995). Mediciones del largo de la probóscide de esta mariposa y del largo de la corola y otras características morfológicas de las flores de *C. hexagonus* sugieren que es un potencial polinizador de esta especie de cactácea (A. Ruiz & P. Soriano, obs. pers.). La baja movilidad de los escarabajos de la familia Staphylinidae encontrados en las flores de *C. hexagonus* sugiere que están asociados con la depredación de polen (P. Soriano, obs. pers.).

DISPERSIÓN DE SEMILLAS.—El pericarpio y la pulpa roja de los frutos de *S. griseus* es muy llamativo y es probable que para la aves resulten fáciles de detectar y sean preferidos para su consumo (Willson & Whelan 1990). El perico *F. conspicillatus*, que consumió frutos inmaduros de *S. griseus*, es un verdadero depredador de semillas.

Los resultados sobre la composición química de los frutos de *M. cf. smithiana* y *S. griseus* muestran concentraciones importantes de agua y azúcares, pero un bajo contenido proteico (0.8%). Esto se observa en frutos de otros géneros de cactáceas como *Hylocereus*, *Pachycereus*, *Carnegiea*, *Machaerocereus*, y *Echinocereus* (Bravo-Holis & Sánchez-Mejorada 1991) también consumidos por aves. Doce especies de aves fueron observadas consumiendo frutos de *S. griseus* y dos de *C. hexagonus*. No se observaron aves consumiendo frutos de *Pilosocereus* sp., pero sus características (color rojo de

la pulpa y el tamaño pequeño de las semillas) sugieren que sus frutos también pueden ser consumidos por ellas. Para *S. griseus*, la presencia de varias especies de aves consumiendo sus frutos (rojos o blancos) podría ser de importancia para la dispersión de sus semillas, ya que el paso de éstas por el tracto digestivo favorece la escarificación y la germinación (Silva 1988, León & Domínguez 1991, Soriano *et al.* 1991). *Glossophaga longirostris* también consume los dos tipos de frutos sin mostrar selección por el color de la pulpa (P. Soriano, obs. pers.).

El murciélago *G. longirostris* consumió frutos de *S. griseus* y *Pilosocereus* sp. Los frutos de *S. griseus* también fueron consumidos por los murciélagos *C. perspicillata* y *S. lilium* (Ruiz *et al.* 1997). En el caso de *C. hexagonus*, es probable que el tamaño de las semillas (3×2 mm) impida su consumo por parte de *G. longirostris* o *C. perspicillata*, pero otros murciélagos de mayor tamaño (*Artibeus jamaicensis* o *Phyllostomus discolor*) podrían consumirlos como ha sido observado en Trinidad (Greenhall 1957).

Otros grupos de animales presentes en la zona y que podrían participar en la dispersión secundaria de semillas de aquellos frutos que caen al suelo podrían ser las hormigas (Silvius 1995), marsupiales (P. Soriano, obs. pers.), roedores, lagartos y cánidos (Wendelken & Martin 1988). Un caso de saurocoria se registró en Brasil para *Melocactus vio-*

laceus (Cactaceae; Côrtes *et al.* 1994). En La Tatacoa se observaron heces de cánido (probablemente del zorro *Cerdocoyon thous*) casi totalmente constituidas por semillas y pericarpio de frutos de la cactácea *Melocactus* sp., abundante en la zona.

En resumen, las cactáceas estudiadas mostraron patrones bimodales, multimodales o irregulares de floración y fructificación. A pesar de que no se encontraron correlaciones mes a mes entre los valores de floración y fructificación y las precipitaciones, existen diferencias estacionales (época seca vs. época de lluvias) en la fenología de la mayoría de las especies las cuales presentaron un bajo solapamiento en sus patrones fenológicos. Por lo menos doce especies de aves y tres de murciélagos, polinizan las flores y/o consumen los frutos de las cuatro especies de cactáceas estudiadas.

AGRADECIMIENTOS

A. Ruiz y M. Santos agradecen a World Conservation Society (WCS), Fundación para la Educación Superior (FES), y Grupo Ecológico GEA, la beca con la que fue posible realizar este proyecto. A la familia Perdomo-Salazar por la acogida y desinteresada colaboración que hizo muy grato el trabajo de campo. Al profesor Gustavo Lozano por su ayuda en la identificación taxonómica de las plantas de la zona. A Jorge Hernández-Camacho por la ayuda en la identificación taxonómica de las cactáceas. Al profesor Gonzalo Andrade por su colaboración en la identificación entomológica. A Ingrid Olmsted y Ted Fleming por sus valiosas observaciones que contribuyeron al mejoramiento de este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ALCORN, S. M., S. E. MCGREGOR, y G. OLIN. 1961. Pollination of saguaro cactus by doves, nectar-feeding bats, and honey bees. *Science* 133: 1594-1595.
- , ———, y ———. 1962. Pollination requirements of the organpipe cactus. *Cactus Succulent J.* 34: 134-138.
- BRAVO-HOLLIS, H., y H. SÁNCHEZ-MEJORADA. 1991. Las Cactáceas de México. Volúmenes I y III. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- BRUM, G. D. 1973. Ecology of the saguaro (*Carnegiea gigantea*): phenology and establishment in the marginal populations. *Madroño* 22: 195-205.
- CÔRTEZ, J. E., J. VASCONCELLOS-NETO, M. A. GARCÍA, y A. L. TEIXEIRA DE SOUZA. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26(3): 295-301.
- ESPINAL, T., y E. MONTENEGRO. 1977. Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico de Colombia. Vol XIII No.1, Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC), Bogotá, Colombia. 238 pp.
- ETTER, A. 1993. Diversidad ecosistémica en Colombia hoy (mapas y tablas). *En* Memorias del I Seminario Internacional sobre Biodiversidad, Bogotá, octubre 26-27, 1992, pp. 43-61. CEREC, Fundación Alejandro Angel Escobar, Bogotá, Colombia.
- FLEMING, T. H., S. MAURICE, S. L. BUCHMANN, y M. D. TUTTLE. 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Am. J. Bot.* 81(7): 858-867.
- y B. L. PARTRIDGE. 1984. On the analysis of phenological overlap. *Oecologia* 62: 344-350.
- , M. D. TUTTLE, y M. A. HORNER. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwest. Nat.* 41(3): 257-269.
- GARCÍA, R. A. 1982. Observaciones fenológicas y análisis fitosociológico del área de Mochima (Parque Nacional Mochima). Tesis de grado, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- GÓMEZ, H. 1993. Geología de la parte norte del Huila y sur del Tolima. *Revista CIPRES* 14(1): 37-66.

- GREENHALL, A. M. 1957. Food preferences of Trinidad fruits bats. *J. Mammal.* 38: 409–410.
- GUEVARA DE LAMPE, M., Y. BERGERON, R. MCNEIL, Y A. LEDUC. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semiarid vegetation of northeastern Venezuela. *Biotropica* 24(1): 64–76.
- HERNÁNDEZ, J., V. RUEDA, Y H. SÁNCHEZ. 1995. Zonas Áridas y Semiáridas de Colombia. *En* D. Samper (Ed.). *Desiertos. Zonas áridas y semiáridas de Colombia*, pp. 111–157. Banco de Occidente, Bogotá, Colombia.
- HORWITZ, W. 1975. Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists. Association of Official Analytical Chemists, Washington, DC.
- HOYOS, J. 1985. Flora de la Isla de Margarita, Venezuela. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Monografía No. 34, Caracas, Venezuela. 927 pp.
- JORDAN, P. W., Y P. S. NOBEL. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to rainfall seedling establishment, and growth. *Bot. Gaz.* 143(4): 511–517.
- LEÓN, J. L., Y R. DOMÍNGUEZ. 1991. Evaluación de la reproducción por semilla de la pitaya agria (*Stenocereus gummosus*) en Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 75–87.
- MCGREGOR, S. E., S. M. ALCORN, Y G. OLIN. 1962. Pollination and pollinating agents of the saguaro. *Ecology* 43: 259–267.
- NASSAR, J. M., N. RAMÍREZ, Y O. LINARES. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Am. J. Bot.* 84: 918–927.
- PARKER, K. C. 1987. Seedcrop characteristics and minimum reproductive size of organ pipe cactus (*Stenocereus thurberi*) in southern Arizona. *Madroño* 34(4): 294–303.
- PETIT, S. 1995. The pollinators of two species of columnar cacti on Curaçao, Netherlands Antilles. *Biotropica* 27(4): 538–541.
- . 1997. The diet and reproductive schedules of *Leptonycteris curasoae curasoae* and *Glossophaga longirostris elongata* (Chiroptera: Glossophaginae) on Curaçao. *Biotropica* 29(2): 214–223.
- PIANKA, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 71: 2141–2145.
- PLEASANTS, J. M. 1990. Null-model test for competitive displacement: the fallacy of not focusing on the whole community. *Ecology* 71(3): 1078–1084.
- RACINE, C. H., Y J. F. DOWNHOWER. 1974. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galapagos Islands. *Biotropica* 6(3): 175–186.
- RAMÍREZ, N., Y P. E. BERRY. 1995. Producción y costo de frutos y semillas relacionados a las características de las inflorescencias. *Biotropica* 27(2): 190–205.
- RUIZ, A., M. SANTOS, P. J. SORIANO, J. CAVELIER, Y A. CADENA. 1997. Relaciones mutualísticas entre el murciélago *Glossophaga longirostris* y las cactáceas columnares en la zona árida de La Tatacoa, Colombia. *Biotropica* 29: 469–479.
- SCHMIDT, J. O., Y S. L. BUCHMANN. 1986. Floral biology of the saguaro (*Cereus giganteus*). I. Pollen harvest by *Apis mellifera*. *Oecologia* 69: 491–498.
- SILVA, W. R. 1988. Ornitorcía em *Cereus peruvianus* (Cactaceae) na Serra Do Japi, Estado de Sao Paulo. *Rev. Brasil. Biol.* 48(2): 381–389.
- SILVIUS, K. M. 1995. Avian consumers of Cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica* 27 (1): 96–105.
- SORIANO, P. J., M. SOSA, Y O. ROSELL. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes Venezolanos. *Rev. Biol. Trop.* 39(2): 263–268.
- SOSA, M., Y P. J. SORIANO. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Rev. Biol. Trop.* 41: 529–532.
- , Y ———. 1996. Resource availability, diet and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *J. Trop. Ecol.* 12: 805–816.
- SPEARS, E. JR. 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *J. Ecol.* 75: 351–362.
- TUGUES, J. L. 1982. Fenología de un bosque decíduo tropical situado en la región de Charallave, Edo. Miranda. Trabajo de ascenso, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- VALIENTE-BANUET, A., M. ARIZMENDI, A. ROJAS-MARTÍNEZ, Y L. DOMÍNGUEZ-CANSECO. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12: 103–119.
- , A. ROJAS-MARTÍNEZ, M. ARIZMENDI, Y P. DÁVILA. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Am. J. Bot.* 84: 452–455.
- WALTER, H. 1973. Die Vegetation der Erde I. S. Stuttgart, Germany. 743 pp.
- WENDELKEN, P., Y R. F. MARTIN. 1988. Avian consumption of the fruit of the cacti *Stenocereus eichlamii* and *Pilosocereus maxonii* in Guatemala. *Am. Midl. Nat.* 119: 235–243.
- WILLIAM, P. M., Y I. ARIAS. 1978. Physio-ecological studies of plant species from the arid and semiarid regions of Venezuela. I. The role of endogenous inhibitors in the germination of the seeds of *Cereus griseus* (Haw.) Br. & R. (Cactaceae). *Acta Cient. Venezolana* 29(2): 93–97.
- WILLSON, M. F., Y C. J. WHELAN. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *Am. Nat.* 136: 790–809.