

## SIMILITUDES DIETARIAS ENTRE OCHO AVES GRANÍVORAS EN LA ESTACIÓN EXPERIMENTAL “LA IGUANA”, ESTADO GUÁRICO, VENEZUELA

### DIETARY SIMILARITIES AMONG EIGHT GRANIVOROUS BIRDS AT “LAIGUANA” EXPERIMENTAL STATION, GUÁRICO STATE, VENEZUELA.

*Elizabeth M. Pérez<sup>1</sup>, Luis Bulla<sup>2</sup> y Emilia Santiago<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>*Universidad Simón Rodríguez, Instituto de Estudios Científicos y Tecnológicos (IDECYT), Apartado 47.925, Caracas 1041-A, Venezuela. FAX: (212)-6720168.*

*E-mail: eliperez@reacciun.ve.*

<sup>2</sup>*Universidad Central de Venezuela, Instituto de Zoología Tropical, Apartado 47.058, Caracas 1041-A, Venezuela. E-mail: lbulla@strix.ciens.ucv.ve*

#### RESUMEN

En este trabajo se comparan las dietas de las ocho aves granívoras más comunes en las sabanas de la Estación Experimental “La Iguana”, Estado Guárico: EMBERIZIDAE, *Sporophila minuta* (6,6 g), *Volatinia jacarina* (8,4 g), *Ammodramus humeralis* (15,0 g); COLUMBIDAE: *Columbina minuta* (31,1 g), *C. passerina* (34,2 g), *Scardafella squammata* (52,9 g), *Zenaida auriculata* (101,6 g); PHASIANIDAE: *Colinus cristatus* (138,6 g). Se capturaron 462 ejemplares en cuatro muestreos. Todos los ejemplares se pesaron, y el contenido de sus buches (Columbidae, Phasianidae) o mollejas (Emberizidae) se clasificó y cuantificó por morfotipo. Posteriormente, el 88,5% del total de semillas halladas en los buches o mollejas fue identificado a nivel de especie. Se halló una relación negativa entre la sobreposición dietaria, tanto en tamaños de semillas como especies usadas, y las diferencias morfológicas entre las aves. Todas las dietas se basan principalmente en el consumo de gramíneas y ciperáceas y, en general, en semillas con pesos comprendidos entre 0,4 y 3,2 mg. *Sporophila minuta*, la más pequeña de las aves, tiene una dieta menos diversa, restringida a las semillas con peso menor a 3,2 mg; las dos especies mayores, *Z. auriculata* y *C. cristatus*, se distinguen por su consumo de leguminosas y de semillas de peso superior a los 3,2 mg. Las cinco especies de tamaño intermedio tienen dietas más similares, tanto en los tamaños de semillas como en los géneros de plantas que utilizan.

**Palabras clave:** Dieta, similitud dietaria, aves, granívoros, Emberizidae, Columbidae, Phasianidae, sabana, Venezuela.

#### ABSTRACT

We compared the diets of the eight most common savanna granivorous birds coexisting in “La Iguana” Experimental Station, Guárico State: EMBERIZIDAE, *Sporophila minuta* (6.6 g), *Volatinia jacarina* (8.4 g), *Ammodramus humeralis* (15.0 g); COLUMBIDAE: *Columbina minuta* (31.1 g), *C. passerina* (34.2 g), *Scardafella squammata* (52.9 g), *Zenaida auriculata* (101.6 g); PHASIANIDAE: *Colinus cristatus* (138.6 g). A total of 462 individuals was collected during four sampling dates. All specimens were weighed and seeds contained in crops (Columbidae, Phasianidae) or gizzards (Emberizidae) were sorted and counted by morphotypes. Afterwards, the 88.5% of the seeds found in crops or gizzards was identified to species level. A negative relationship between dietary overlap, both in seed sizes as well as plant species used, and morphological differences among birds was detected. All diets were based mainly on the consumption of grasses and sedges and, predominantly, on seeds with weights between 0.4 and 3.2 mg. The smallest bird, *Sporophila minuta*, have a less diverse diet, restricted to seeds up to 3.2 mg. The two larger birds, *Z. auriculata* y *C. cristatus*, differed from the others by the consumption of legume seeds and a large proportion of seeds with weights above 3.2 mg. Birds with intermediate sizes had more similar diets, both in seed sizes and plant genera used.

**Key words:** Diet, dietary similarity, birds, seed-eaters, Emberizidae, Columbidae, Phasianidae, savanna, Venezuela.

## INTRODUCCIÓN

La preservación de la biodiversidad es hoy una prioridad mundial, y en ese tema, el trópico se percibe como el principal reto. El ecosistema sabana ocupa el 45% de Suramérica y destaca como uno de los ambientes más amenazados en el neotrópico (Sarmiento 2000, White *et al.* 2000) por el rápido crecimiento poblacional y de las actividades productivas en la región. Se hace imperativo avanzar hacia un manejo de la sabana con un enfoque más ecosistémico, y en ese sentido, el entendimiento de los procesos ecológicos que hacen posible la coexistencia de las especies es aún más importante que la identificación de requerimientos particulares de cada especie (Simberloff 1998).

Las aves granívoras constituyen una fracción importante de los vertebrados que habitan en las sabanas (Ponce *et al.* 1996) y sus poblaciones están fuertemente reguladas por la disponibilidad de alimento (Schluter y Repasky 1991, Grant *et al.* 2000); de manera que la información sobre el uso de los recursos alimentarios por este conjunto de especies es un insumo fundamental para el diseño de planes de manejo para la región. Por otra parte, el tema tiene gran relevancia teórica, dado que los resultados contrastantes obtenidos en el estudio de las relaciones dietarias en ensambles de granívoros (Pulliam y Enders 1971, Brown y Lieberman 1973, Rotenberry 1980, Grant 1999) ha sido uno de los combustibles del debate sobre los factores que determinan la organización de las comunidades.

En este trabajo se analizan las similitudes y diferencias en las dietas de ocho especies de aves granívoras comunes y simpátricas en la vasta región de los Llanos de la Orinoquia (Phelps y Meyer de Schauensee 1979). La comparación se hace tanto en tamaños como especies de semillas utilizadas, con la finalidad de determinar si hay alguna tendencia consistente en el tipo de alimento seleccionado en función del tamaño del animal y dilucidar si hay algún patrón en el uso de los recursos alimentarios.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en la Estación Experimental "La Iguana" (8° 23' 30" LN, 65° 28' 37" LO), en el sur-oriente del Estado Guárico, Municipio Santa María de Ipire, Venezuela. Se eligió para el estudio un área de unas 40 hectáreas

donde predominan las sabanas de *Trachypogon*, entremezcladas con parches arbustivos y zonas bajas inundables en los que dominan las ciperáceas; todo ello conformando un complejo mosaico de vegetación. La temperatura media anual es de 27,9 °C y las diferencias en las medias mensuales no excede a los 3°C. La pluviosidad promedio anual es de 1154,4 mm. La precipitación es marcadamente estacional, con un período de lluvias entre mayo y octubre, y un período seco bien definido de enero a abril.

Las ocho especies de aves granívoras estudiadas fueron: *Sporophila minuta*, *Volatinia jacarina* y *Ammodramus humeralis* (Emberizidae); *Columbina minuta*, *C. passerina*, *Scardafella squammata* y *Zenaida auriculata* (Columbidae); *Colinus cristatus* (Phasianidae). En el área del estudio se hallaron ocasionalmente otras aves granívoras (Emberizidae: *Sporophila nigricollis*, *Sicalis columbiana* y *Emberizoides herbicola*), pero su escaso número hizo imposible su inclusión en el estudio.

Se capturaron en total 462 especímenes (Tabla 1) en cuatro muestreos, realizados a mediados y final de la época de lluvias (agosto y octubre 1993), al final de la época seca (abril 1994), y un último muestreo al inicio de lluvias dos años después (junio 1996). Los especímenes se capturaron usando escopeta o mallas de neblina, e inmediatamente fueron etiquetados y conservados bajo refrigeración. Las aves Columbidae y *C. cristatus* se colectaron principalmente después de las 16 h cuando hay más alimento en los buches (Pérez y Bulla 2000, Pérez en prensa), mientras que la colecta de los Emberizidae se concentró entre las 8 y 10 h por que en ese período hay más alimento en las mollejas y está menos fragmentado.

Los especímenes se pesaron usando una balanza con precisión de 0,01 g y se calculó el peso corporal promedio por especie (Tabla 1). El contenido de los buches (Columbidae, Phasianidae), o de las mollejas (Emberizidae), se analizó bajo lupa con aumento 10X, y las semillas halladas se clasificaron y contaron por morfotipo. Dado que el alimento en las mollejas está parcialmente triturado, se hizo una estimación del número de semillas ingeridas por morfotipo a partir de los fragmentos hallados. Posteriormente se identificaron a nivel de especie 107 de los 121 morfotipos hallados en las dietas, usando una colección de referencia de plantas en fructificación de la zona del estudio y la colección del Herbario

**Tabla 1.** Nombre científico de las ocho especies de aves granívoras estudiadas en la Estación Experimental “La Iguana” (estado Guárico, Venezuela), y siglas usadas para su abreviación en el texto. Además, su peso corporal promedio e intervalo de confianza de la medida ( $P = 0,05$ ), el total de ejemplares colectados, y el total de semillas halladas en los buches (Columbidae, Phasianidae) o mollejas (Emberizidae).

AVES EN ESTUDIO	Peso (g)	No Ind. Colectados	Total de semillas
<b>EMBERIZIDAE</b>			
<i>Sporophila minuta</i> (Sm)	6,61 ± 0,23	59	1.246
<i>Volatinia jacarina</i> (Vj)	8,37 ± 0,19	49	730
<i>Ammodramus humeralis</i> (Ah)	14,95 ± 0,35	56	1.306
<b>COLUMBIDAE</b>			
<i>Columbina minuta</i> (Cm)	31,06 ± 0,70	60	23.469
<i>Columbina passerina</i> (Cp)	34,15 ± 0,79	68	46.788
<i>Scardafella squammata</i> (Ss)	52,92 ± 1,99	42	29.143
<i>Zenaida auriculata</i> (Za)	101,59 ± 2,26	56	38.601
<b>PHASIANIDAE</b>			
<i>Colinus cristatus</i> (Cc)	138,55 ± 3,47	72	27.761

Nacional de Venezuela, Caracas. Se determinó el peso promedio de las semillas de cada especie con una balanza analítica de  $10^{-5}$  g de precisión, mediante el pesaje de tres grupos de 10 a 50 semillas, dependiendo del peso unitario y disponibilidad. Las ocho especies de aves estudiadas consumen insectos esporádicamente (0,1 a 8% de la biomasa de sus dietas), pero la comparación de dietas se restringió a la fracción de semillas por su alta predominancia en las dietas y a la mayor precisión con la que se puede identificar la especie y determinar su peso.

Se calculó el cociente entre los pesos promedio de las especies de aves como una medida de las diferencias morfológicas entre ellas. Las semillas se clasificaron en doce categorías de pesos (<0,025 mg; 0,025 – 0,05 mg; 0,05 – 0,1 mg; 0,1 – 0,2 mg; 0,2 – 0,4 mg; 0,4 – 0,8 mg; 0,8 – 1,6 mg; 1,6 – 3,2 mg; 3,2 – 6,4 mg; 6,4 – 12,8 mg; 12,8 – 25,6 mg; > 25,6 mg), cada categoría abarca el doble del intervalo de la categoría anterior, lo que equivale a transformar los pesos a sus logaritmos en base 2. Se cuantificó la sobreposición dietaria, tanto en pesos de semillas usadas como en especies de

plantas, utilizando el índice de similitud proporcional (Feinsinger *et al.* 1981),

$$PS = \sum_{i=1}^n \min P_{ih} P_{jh}$$

donde n es el número de categorías de pesos o de especies de semillas encontradas en las dietas;  $P_{ih}$  y  $P_{jh}$  son las proporciones de una dada categoría de peso o especie de semilla consumida por las aves i y j respectivamente. Se empleó la prueba de correlación paramétrica r de Pearson para evaluar si hay relación entre la sobreposición dietaria entre las especies y sus diferencias morfológicas.

Para analizar globalmente las similitudes y diferencias dietarias entre las especies se efectuaron dos análisis de correspondencia (Greenacre 1984); el primero, sobre la matriz de frecuencia en las dietas de cada una de las categorías de peso de semillas; el segundo, sobre la matriz de porcentaje de semillas consumidas de los 17 géneros de plantas que aportan al menos el 5% de alguna de las dietas. El análisis de correspondencia se basa en las distancias chi-cuadrado entre las dietas y le da más peso a las

## SIMILITUDES DIETARIAS EN AVES GRANÍVORAS

**Tabla 2.** Peso promedio de las semillas consumidas y número total de especies de semillas halladas en la dieta de las ocho especies de aves estudiadas. Además, número total de especies de las familias Gramineae, Cyperaceae, Leguminosae y de las otras 18 familias representadas en las dietas (englobadas en la categoría “otras”) así como el porcentaje que aportan a las dietas en biomasa.

AVES EN ESTUDIO	Peso (mg) semillas en dietas	No Total de spp. en dieta	Gramineae		Cyperaceae		Leguminosae		Otras	
			No	%	No	%	No	%	No	%
<i>Sporophila minuta</i>	0,87	27	13	61,6	9	35,3	0	0,0	5	3,1
<i>Volatinia jacarina</i>	1,14	42	19	72,3	14	20,5	2	0,3	7	6,9
<i>Ammodramus humeralis</i>	1,67	48	14	63,6	14	18,8	2	0,8	18	16,8
<i>Columbina minuta</i>	1,45	64	18	55,2	18	41,1	5	0,0	23	3,7
<i>Columbina passerina</i>	1,14	93	21	48,4	23	33,8	14	1,0	35	16,8
<i>Scardafella squammata</i>	1,14	76	18	41,5	20	41,9	14	0,7	24	15,9
<i>Zenaida auriculata</i>	2,09	68	18	18,3	20	73,1	15	5,3	15	3,3
<i>Colinus cristatus</i>	2,18	105	20	25,5	18	36,2	31	15,3	36	23,0

variables en las que estas se diferencian. Si la calidad de la representación en los primeros ejes es alta, la distancia entre los casos (aves) en el gráfico resultante es proporcional a cuánto difieren en sus dietas, y la distancia de cada caso al origen, de cuánto se aparta de la dieta promedio del gremio. Por otra parte, una variable (peso de semilla o género de planta) representada en el gráfico cerca de un caso, indica que esa especie de ave consume proporcionalmente más de ese recurso que las otras especies de aves.

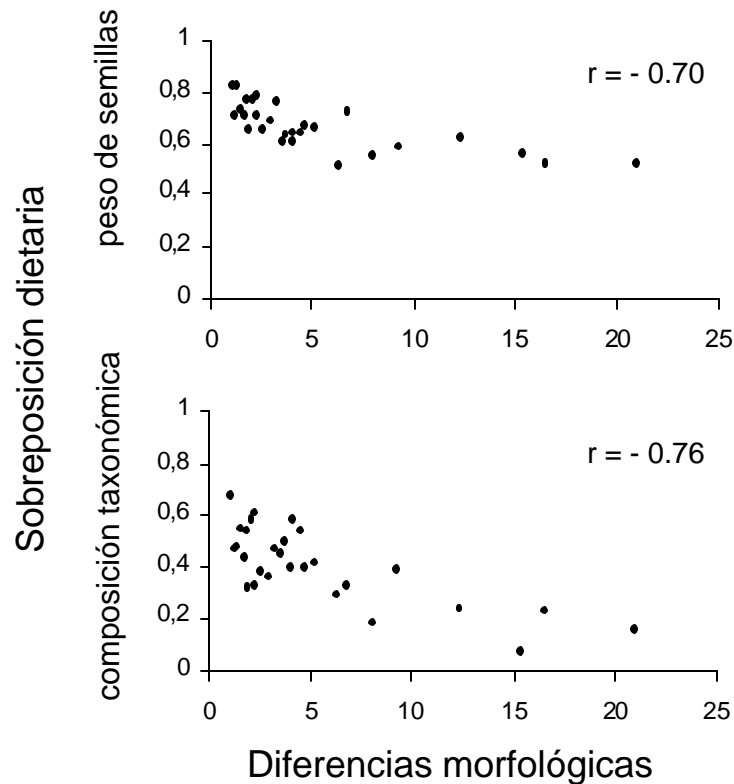
### RESULTADOS

El tamaño promedio de semilla consumido por especie varió tan sólo entre 0,87 a 2,18 mg (Tabla 2), a pesar de que la especie más grande es veinte veces más pesada que la menor. En todas las dietas aparecieron representadas una gama diversa de semillas, que varió de 27 para *S. minuta* a 105 especies para *C. cristatus*. Una buena parte de ellas son semillas de las familias Gramineae y Cyperaceae, las que en conjunto suplen entre el 61,7 y 96,9 % de la fracción de semillas en las dietas (Tabla 2). Las gramíneas duplican o triplican en biomasa a las ciperáceas en las dietas de las tres Emberizidae; en las aves de tamaño intermedio ambas familias de plantas tienen un aporte similar

a las dietas, y en las dos especies de aves de mayor tamaño las ciperáceas son dominantes en las dietas (Tabla 2). El uso de las semillas de leguminosas está correlacionado con el tamaño del ave ( $r = 0,91$ ,  $P < 0,05$ ) y su aporte total a las dietas es menor a un 1%, exceptuando en las dos especies de mayor tamaño. *C. cristatus* se diferencia de las otras especies de aves por la elevada importancia de las dicotiledóneas en su dieta, tanto en número de especies como en su contribución numérica (Tabla 2).

Se halló una relación inversa significativa ( $P < 0,05$ ) entre los cocientes de los pesos corporales de todos los pares posibles entre las especies estudiadas y la sobreposición en sus dietas, tanto en peso de semillas usadas como en composición taxonómica (Figura 1). Nótese, sin embargo, que los valores de sobreposición en la mayoría de las combinaciones son altos, superiores a 0,65 en pesos de semillas y a 0,4 en géneros de plantas usados, lo que revela un solapamiento dietario apreciable dentro del gremio.

La calidad de la representación del análisis de correspondencia (= inercia) efectuado sobre la matriz de frecuencia de cada categoría de peso de semillas en las dietas, es del 70% en los dos primeros ejes y 86% en tres ejes. El gráfico resultante (Figura 2) revela que cinco de las aves (*V. jacarina*,



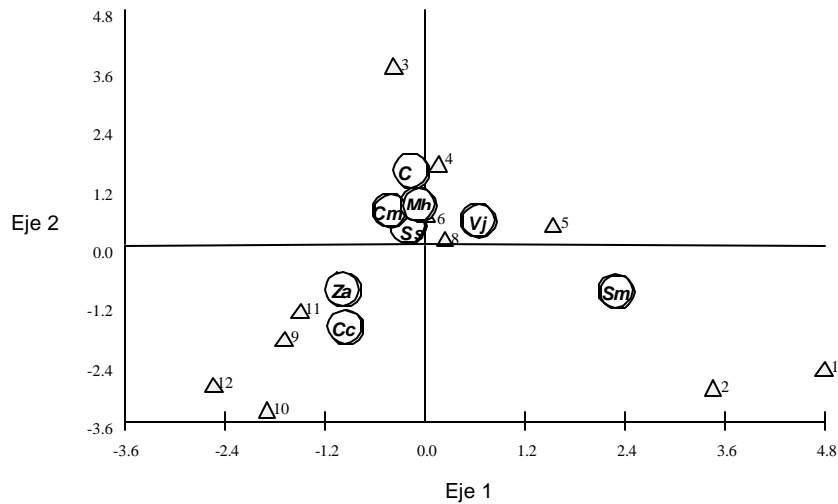
**Figura 1.** Sobreposición dietaria entre pares de especies de aves, tanto en pesos de semillas usadas (arriba) como composición taxonómica (abajo), graficadas en función de sus diferencias morfológicas (cocientes entre los promedios de sus pesos corporales). En ambos gráficos se incluye la correlación entre ambas variables.

*A. humeralis*, *C. minuta*, *C. passerina* y *S. squammata*), aun teniendo diferencias de hasta seis veces en sus pesos corporales, tienen dietas muy parecidas en cuanto al peso de semillas usadas, principalmente semillas con pesos entre 0,1 y 3,2 mg. De ellas, es *C. passerina* la que consume más semillas pequeñas, de 0,05 a 0,2 mg. Algo alejadas de este grupo de especies aparecen representadas hacia la izquierda las dos especies mayores (*Z. auriculata*, *C. cristatus*), y la más pequeña (*S. squammata*) hacia la derecha. *S. squammata* se diferencia por su mayor consumo de semillas de peso inferior a los 0,05 mg, mientras que *Z. auriculata* y *C. cristatus* ingieren comparativamente más semillas de peso superior a los 3,2 mg. Al margen de estas diferencias, el análisis de los datos originales reveló que todas las especies se solapan en gran medida en el consumo de las semillas de tamaño intermedio. Las semillas

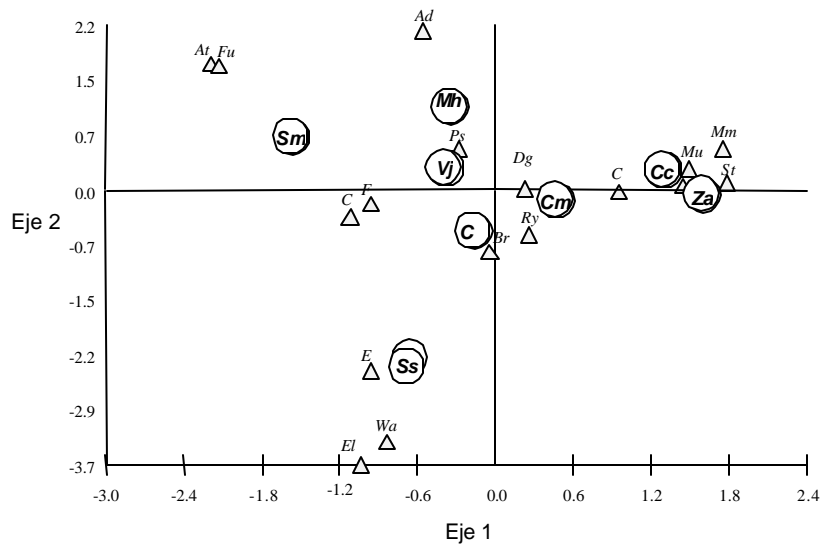
de 0,4 a 3,2 mg representan el 62,9% de la dieta de *S. squammata*; el 67,9% en *V. jacarina*; 78,1% en *A. humeralis*; 90,2% en *C. minuta*; 74,2% en *C. passerina*; 75,7% en *S. squammata*; 85,1% en *Z. auriculata*; y 77,8% en *C. cristatus*.

La calidad de la representación obtenida en el análisis de correspondencia sobre los géneros de plantas es del 60% para los dos primeros ejes. El gráfico obtenido (Figura 3) muestra un patrón de sobreposición dietaria similar al que reveló la figura 2, pero esta vez *S. squammata* también se aleja del grupo de aves de mediano porte. Nótese que las escalas de los ejes son distintas para las dos figuras y eso crea la falsa ilusión de una mayor diferenciación de las dietas sobre géneros de plantas usados. *C. minuta* y *C. passerina* se distinguen por un mayor consumo de los géneros *Rhynchospora* y *Brachiaria*, y comparten con los tres semilleros una alta proporción de semillas

## SIMILITUDES DIETARIAS EN AVES GRANÍVORAS



**Figura 2.** Gráfico resultante del análisis de correspondencia efectuado sobre la matriz de frecuencia de las distintas categorías de peso de semillas en las dietas. Los círculos identifican a las aves. Los triángulos y el número que aparece a su derecha se corresponden con las siguientes doce categorías de peso: 1: <0,025 mg; 2: 0,025 - 0,05 mg; 3: 0,05 - 0,1 mg; 4: 0,1 - 0,2 mg; 5: 0,2 - 0,4 mg; 6: 0,4 - 0,8 mg; 7: 0,8 - 1,6 mg; 8: 1,6 - 3,2 mg; 9: 3,2 - 6,4 mg; 10: 6,4 - 12,8 mg; 11: 12,8 - 25,6 mg; 12: >25,6 mg.



**Figura 3.** Gráfico resultante del análisis de correspondencia sobre la matriz de porcentaje de semillas consumidas de 17 géneros de plantas que aportan al menos el 5% de alguna de las dietas. Se representan a las aves con círculos, y a los géneros de plantas con triángulos. Ad: *Andropogon*, At: *Antephora*, Br: *Brachiaria*, Cy: *Cyperus*, Cu: *Curatella*, Dg: *Digitaria*, Ec: *Echinochloa*, El: *Eleocharis*, Fm: *Fimbristylis*, Fu: *Fuirena*, Mm: *Mimosa*, Mu: *Murdannia*, Ps: *Paspalum*, Ry: *Rhynchospora*, St: *Stylosanthes*, Wa: *Waltheria*.

del género *Paspalum* en su dieta. *V. jacarina* y *A. humeralis* se asemejan en su consumo del género *Andropogon*, que únicamente es usado por los tres semilleros. *S. minuta* aparece alejada del grupo central por ser la única especie que ingiere semillas del género *Antephora*, y por su alto consumo de las ciperáceas de los géneros *Fuirena*, *Fimbristylis* y *Cyperus*. *S. squammata* se diferencia por el mayor consumo de los géneros *Echinochloa*, *Eleocharis* y *Waltheria*. En el extremo derecho del gráfico se localizan las dos especies mayores *Z. auriculata* y *C. cristatus*, las que consumen una proporción mucho mayor de los géneros *Scleria* y *Curatella*, y son las únicas que utilizan en forma apreciable el género *Stylosanthes*. *C. cristatus* es la única especie que consume con frecuencia los géneros *Mimosa* y *Murdannia*.

## DISCUSIÓN

A pesar de las marcadas diferencias en el tamaño de las aves estudiadas, su ubicación taxonómica en tres familias en órdenes distintos, y sus diferencias en la forma en que ingieren las semillas -los semilleros luego de descascararla mientras que las otras especies las engullen enteras- se encontró una sobreposición dietaria apreciable entre todas las especies. De estos resultados se infiere un cierto patrón en el comportamiento trófico del ensamble de aves granívoras en esas sabanas, que podría resumirse en los siguientes puntos: (a) el ensamble se sostiene fundamentalmente en base al consumo de gramíneas y ciperáceas; (b) las gramíneas son aún más importantes para las especies pequeñas, mientras que las ciperáceas ganan importancia en la medida que aumenta el tamaño del ave; (c) las leguminosas, la familia de plantas con mayor número de especies representadas en el banco de semillas de esas sabanas después de las gramíneas (Pérez y Santiago 2001), son poco utilizadas por el ensamble y su uso aumenta en función del tamaño del ave; (d) las 18 familias de plantas restantes que se hallan en el banco de semillas (Pérez y Santiago 2001) son poco usadas como alimento por este gremio; de ellas, sólo la Dilleniácea *Curatella americana* y la familia Euphorbiaceae alcanza cierta relevancia en la mayoría de las dietas; (e) Las ocho especies de aves basan su dieta en el consumo de semillas con pesos intermedios (entre 0,4 y 3,2 mg), y la ingestión de semillas más

pequeñas o más grandes está relacionado directamente con el tamaño del ave; (f) las especies de aves de mayor tamaño tienen una dieta más variada que las más pequeñas.

En muchas otras investigaciones sobre relaciones dietarias entre aves total o parcialmente granívoras se ha advertido una apreciable sobreposición en las dietas, ya sea en tamaños de semillas usadas o composición taxonómica, y se ha concluido que estas especies tienden a ser oportunistas (Pulliam y Enders 1971, Rotenberry 1980, Schluter 1988, Pérez y Bulla 2000). De hecho, las semillas de peso comprendido entre 0,4 y 3,2 mg, que representan más del 60 % de cada una de las dietas de las aves estudiadas, son a la vez las que dominan en abundancia en el banco de semillas en el área del estudio, y la alta proporción de gramíneas en las dietas se equipara a la que se halla en el suelo (Pérez y Santiago 2001), lo que apoya fuertemente la idea de un ensamble en el que prevalece una conducta dietaria oportunística. No obstante, este oportunismo dietario debe estar limitado por las constricciones fisiológicas del animal que imponen un límite al tamaño de semilla que puede ingerir. Esto puede explicar porqué en este trabajo, como en otras investigaciones con aves granívoras (Pulliam y Enders 1971, Schluter 1988, Diaz 1994), se halló que las especies más grandes incluyen una mayor variedad de tamaños y especies de semillas en sus dietas. Este hallazgo es relevante para el diseño de planes de manejo para las sabanas pues sugiere que debe prestarse especial atención a las necesidades dietarias de las especies más pequeñas que tienden a ser más especialistas, y por ende, más susceptibles a las alteraciones ambientales, mientras que las aves más grandes podrían sobrellevar mejor los cambios ambientales dada su mayor plasticidad ecológica.

Este ensamble de aves granívoras usa como conjunto sólo una parte de la variedad de semillas que se hallan en su ambiente (Pérez y Santiago 2001). Las semillas de algunas plantas abundantes en la zona, como las rubiáceas, lamiáceas y leguminosas, tienden a ser ignoradas por todas las aves, tal vez por la presencia de toxinas en ellas. Igualmente, el ensamble utiliza comparativamente muy pocas semillas de las gramíneas de los géneros *Trachypogon* y *Axonopus* que son dominantes en las sabanas bien drenadas de la Orinoquia. En contraste, las ciperáceas, que suelen tener bajos valores de cobertura en estas sabanas, parecieran ser particularmente

importantes para el sostenimiento de este grupo. El que no haya una marcada segregación en el uso de los recursos alimentarios aumenta la factibilidad de implementar un manejo de la sabana que favorezca a toda esta fracción de la avifauna que está hoy amenazada por las actividades agrícolas en la región.

### AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias al financiamiento otorgado por el CDCHT de la Universidad Simón Rodríguez (Proyecto S1-93-003) y el apoyo logístico que se nos brindó dentro de la Estación Experimental "La Iguana", propiedad de la misma universidad.

### LITERATURA CITADA

- BROWN, J. H. y G. A. LIEBERMAN. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54:788-797.
- DIAZ, M. 1994. Variability in seed size selection by granivorous passerines: effects of bird size, bird size variability, and ecological plasticity. *Oecologia* 99:1-6.
- FEINSINGER, P., E. E. SPEARS y R. W. POOLE. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62:27-32.
- GRANT, P. R. 1999. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. 2ª edición. Princeton University Press, New Jersey.
- GRANT, P. R., B. R. GRANT, L. F. KELLER y K. PETREN. 2000. Effects of El Niño events on Darwin's finch productivity. *Ecology* 8:2442-2457.
- GREENACRE, M. J. 1984. *Theory and Applications of Correspondence Analysis*. Academic Press, Londres.
- PÉREZ, E. M. y L. BULLA. 2000. Dietary relationships among four granivorous doves in Venezuelan savannas. *Journal of Tropical Ecology* 16:765-800.
- PÉREZ, E. M. y E. T. SANTIAGO. 2001. Dinámica estacional del banco de semillas en una sabana en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Biotropica* 33:435-446.
- PÉREZ, E. M. (en prensa). Biología de la perdiz sabanera (*Colinus cristatus*) en Venezuela y perspectivas para su manejo sostenible en el ecosistema sabana. En: *Biology and Conservation of Neotropical Galliformes in the New Millennium*.
- PHELPS, W. H. Jr. y R. MEYER DE SCHAUSENSEE. 1979. *Una Guía de las Aves de Venezuela*. Gráficas Armitano C. A., Caracas.
- PONCE, M. A., J. BRANDÍN y M. E. PONCE. 1996. Composición, distribución espacial y variación estacional de la avifauna de los llanos surorientales del Estado Guárico, Venezuela. *Ecotropicos* 9:21-32.
- PULLIAM, H. R. y F.A. ENDERS. 1971. The feeding ecology of five sympatric finch species. *Ecology* 52:557-566.
- ROTENBERRY, J. T. 1980. Dietary relationships among shrubsteppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment?. *Ecological Monographs* 50:93-110.
- SARMIENTO, G. 2000. *La transformación de los ecosistemas en América Latina*. CD-ROM. Laffont Ediciones Electrónicas S. A., Buenos Aires.
- SCHLUTER, D. 1988. The evolution of finch communities on islands and continents Kenya vs. Galápagos. *Ecological Monographs* 58:229-249.
- SCHLUTER, D. y R. R. REPASKY. 1991. Worldwide limitation of finch densities by food and other factors. *Ecology* 72:1763-1774.
- SIMBERLOFF, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era?. *Biological Conservation* 83:247-257.
- WHITE, R. P., S. MURRAY y M. ROHWEDER. 2000. *The Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems*. World Resource Institute, Washington.

---

Recibido 03 de noviembre de 1999; revisado 19 de enero de 2001; aceptado 22 de enero de 2002.