

DIETA Y DISPERSIÓN DE SEMILLAS: ¿AFECTA LA GUACHARACA COLOMBIANA (*ORTALIS COLUMBIANA*) LA GERMINACIÓN DE LAS SEMILLAS CONSUMIDAS?

Diana Carolina Acosta-Rojas^{1,4}, Marcia C. Muñoz^{2,5}, Alba Marina Torres G.³, & Germán Corredor^{1,6}

¹Centro de Investigación para la Conservación, Fundación Zoológica de Cali, A. A. 4265 Carrera 2 Oeste Calle 14 Esquina, Cali, Colombia. *E-mail*: dicarito123@gmail.com

²Grupo de Investigación: Ecología de poblaciones y biodiversidad, Cali, Colombia.

³Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

Abstract. – Diet and seed dispersal: does the Colombian Chachalaca (*Ortalis columbiana*) affect germination of ingested seeds? – Cracidae are a Neotropical family of birds that feed mainly on fruits. Some members act as seed dispersers and others as predators, thus affecting the recruitment of plants in tropical forests. The aim of our study was to describe the diet of the Colombian Chachalaca (*Ortalis columbiana*) and to determine its role as a seed disperser in a dry forest in a suburban area of Cali, Colombia. During five months (December 2008–April 2009), we recorded the diet of the Colombian Chachalaca, collected fecal samples, measured the availability of fruits, and carried out germination tests in the laboratory. We found that *O. columbiana* has a frugivorous and folivorous diet that comprises 26 species of plants, including fruits (77.2%), leaves (16.2%), and flowers (3.6%). In addition, chachalacas occasionally eat other items such as soil, dead leaves, and stones (3%). *Ortalis columbiana* ate the fruits that were available for three months but it showed a preference for *Henriettella hispidula* (Melastomataceae) and *Cupania latifolia* (Sapindaceae) in January and April 2009. Seeds defecated by chachalacas had a higher germination percentage than seeds extracted directly from fruits in *H. hispidula* (51.5% > 19%) and *Miconia rubiginosa* (Melastomataceae; 27% > 1.5%), but not in *Miconia minutiflora*. In 39 fecal samples collected, we found 5452 intact seeds from 7 species of plants consumed. The results of our study show that the Colombian Chachalaca is actively involved in the distribution of seeds from the fruits that it ingests. Also, this chachalaca is a disperser of small seeds of some Melastomataceae, thus facilitating the regeneration of some plant species in areas where it lives.

Resumen. – Los crácidos son una familia de aves del Neotrópico que se alimentan principalmente de frutos. Algunas de estas aves actúan como dispersores de semillas y otras como depredadores, afectando así el reclutamiento de plantas en los bosques tropicales. El objetivo de nuestro estudio fue describir la dieta del crácido *Ortalis columbiana* y determinar su papel como dispersor en un bosque seco de un área suburbana de Cali, Colombia. Durante cinco meses (diciembre 2008–abril 2009) registramos la dieta del ave, recogimos muestras fecales, medimos la disponibilidad de frutos e hicimos pruebas de germinación en el laboratorio. Nosotros encontramos que *O. columbiana* tuvo una dieta frugívora y folívora que incluyó 26 especies de plantas distribuidas en frutos (77,2%), hojas (16,2%) y flores (3,6%). Además, ocasionalmente ingirió otros ítems como tierra, hojarasca y piedras (3%). *Ortalis columbiana*

⁴*Dirección actual*: Universidad de los Andes, A.A. 4976 - Cra 1 No 18A-12, Bogotá, Colombia.

⁵*Dirección actual*: Biodiversity and Climate Research Centre (BiK-F), 60325 Frankfurt am Main, Alemania.

⁶*Dirección actual*: Universidad del Valle, A. A. 25360 - Calle 13 No 100-00, Cali, Colombia.

consumió los frutos de acuerdo a su disponibilidad durante tres meses, pero mostró preferencia por *Henriettella hispidula* (Melastomataceae) y *Cupania latifolia* (Sapindaceae) en enero y abril. Las semillas defecadas por las guacharacas tuvieron un mayor porcentaje de germinación que las semillas extraídas de los frutos en *H. hispidula* (51,5% > 19%) y *Miconia rubiginosa* (Melastomataceae; 27% > 1,5%), pero no en *Miconia minutiflora*. En las 39 muestras fecales recogidas hallamos 5452 semillas intactas de siete especies de plantas consumidas. Los resultados de nuestro estudio muestran que la Guacharaca Colombiana participa activamente en el movimiento de semillas de los frutos que consume. Igualmente, estas guacharacas están dispersando las semillas pequeñas de algunas melastomatáceas, de tal manera que facilitan la regeneración de los bosques de las áreas donde habitan. *Aceptado el 12 de noviembre de 2012.*

Key words: Colombian Chacalaca, *Ortalis columbiana*, frugivory, fruit availability, germination, Melastomataceae, seed dispersal, suburban forest, tropical dry forest.

INTRODUCCIÓN

Los animales frugívoros han sido reconocidos como importantes agentes dispersores de semillas y precursores de procesos sucesionales en los bosques tropicales (Herrera 1992, Traveset 1998, Godoy & Jordano 2001, Jordano 2007). Muchos estudios demuestran que algunos animales que consumen frutos tienen la capacidad de dispersar semillas de la planta madre a nuevos sitios (Janzen 1970, Howe & Smallwood 1982). Adicionalmente, estos animales pueden afectar la cantidad de semillas que germinan y su velocidad (Traveset 1998, Traveset *et al.* 2001, Samuels & Levey 2005). La dispersión de semillas llevada a cabo por los frugívoros es uno de los procesos ecológicos clave que promueve la regeneración de áreas perturbadas (Wright 2007). Por lo tanto, el estudio de la interacción ecológica entre animales frugívoros y especies con frutos carnosos en los bosques secundarios permite entender cuál es el papel de estos animales en la dinámica de sucesión y en el reclutamiento de plantas.

Dentro de los animales frugívoros, las aves que pertenecen a la familia Cracidae son potenciales dispersoras de semillas en los bosques tropicales. La mayor parte de la dieta de los crácidos se basa en frutos (Muñoz & Kattán 2007), y se han encontrado semillas intactas de diferentes especies de plantas en las heces fecales de algunos de ellos (*Ortalis*

canicollis: Caziani & Protomastro 1994, *Crax alector*: Théry *et al.* 1994, *Mitu salvini*: Yumoto 1999, *Aburria aburri*: Ríos *et al.* 2005, *Chamaepetes goudotii*: Londoño *et al.* 2007, *Penelope perspicax*: Muñoz *et al.* 2007, *Crax daubentonii*: Bertsch & Barreto 2008). Adicionalmente, se ha sugerido que los crácidos arbóreos como las pavas (*Penelope*, *Aburria*, *Chamaepetes*, *Oreophasis*, *Penelopina*) y las guacharacas (*Ortalis*) son buenos dispersores. Sus buches poco desarrollados y mollejas menos engrosadas que los pavones (*Crax*, *Notocrax*, *Pauxi*, *Mitu*) pasan gran cantidad de semillas por el tubo digestivo que terminan depositadas en buenas condiciones en el suelo (Moermond & Denslow 1985). Algunos estudios llevados a cabo con pavas así lo confirman (*Penelope marail*: Théry *et al.* 1994, *Chamaepetes unicolor*: Wenny 2000, *Aburria aburri*: Ríos *et al.* 2005, *Penelope perspicax*: Muñoz *et al.* 2007, *Chamaepetes goudotii*: Londoño *et al.* 2007). Sin embargo, poco se sabe sobre el efecto que produce el paso por el tubo digestivo de las guacharacas en la germinación de las semillas y tampoco se conoce el papel que desempeña el género *Ortalis* en la dispersión.

La Guacharaca Colombiana (*Ortalis columbiana*) es una especie endémica de Colombia que se distribuye en la ladera del Valle del Cauca desde el norte de Antioquia hasta el sur del Cauca y en el Valle del Magdalena desde Cundinamarca hasta el Huila (Stotz *et al.* 1996). A diferencia de la mayoría de

crácidos que se encuentran en bosques en buen estado de conservación (del Hoyo 1994, Hilty & Brown 2001, Delacour & Amadon 2004), la Guacharaca Colombiana habita áreas perturbadas con vegetación en crecimiento secundario y pasturas abandonadas (Borges 1999, Rivera 2006). De hecho, las poblaciones actuales de la Guacharaca Colombiana están restringidas a fragmentos y bordes de bosques húmedos y bosques achaparrados de 100 a 2500 m s.n.m., que se encuentran en constante deforestación desde la década de 1950 (Stotz *et al.* 1996, Hilty & Brown 2001). Hasta el momento sólo existen observaciones anecdóticas de la dieta de *O. columbiana* y no hay estudios sobre el papel de esta ave como dispersor (Cancino & Brooks 2006, Muñoz & Kattán 2007). Los objetivos de nuestro estudio fueron describir la dieta y dinámica de consumo de frutos por la Guacharaca Colombiana en un bosque secundario suburbano de la vertiente occidental del Valle del Cauca, Colombia, y evaluar el efecto que tiene el paso de las semillas por el tubo digestivo en la germinación de las semillas de los frutos más consumidos por esta especie.

MÉTODOS

Área de estudio. Nuestro estudio se llevó a cabo entre diciembre de 2008 y abril de 2009, en un bosque de aproximadamente 12 hectáreas inmerso en una matriz de bosque secundario ubicado en el área suburbana de Santiago de Cali, Valle del Cauca (3°22'N, 76°33'W), Colombia (Fig. 1). El área se encuentra a 1015 m s.n.m. y corresponde a la zona natural de vida bosque seco tropical (bs-T). La mayor parte del área de estudio está cubierta por bosque secundario de aproximadamente 30 años de edad con un dosel bastante discontinuo donde se encuentran algunos árboles emergentes como *Schefflera morototoni* (Araliaceae) que alcanzan 25 m de altura (Fundación Zoológica de Cali 2008).

Dieta. Registramos la dieta de *O. columbiana* por medio de observación directa. Hicimos censos en la mañana (06:00–12:00 h) 15 días al mes, durante cinco meses (diciembre 2008 a abril 2009) a lo largo de tres transectos de 350 m de largo que atraviesan el área de estudio. En total, recorrimos 75 veces los tres transectos y muestreamos durante 450 h. Debido a que las guacharacas son aves gregarias, cada observación de un individuo, o un grupo de guacharacas alimentándose de una planta fue considerada como un registro. Aunque las aves no estaban identificadas individualmente, en varias ocasiones observamos fuera de los recorridos que las guacharacas permanecían en la planta forrajeando largos períodos de tiempo (i.e. dos horas). Para la determinación de las especies de plantas consumidas hicimos una colección de referencia de material en fruto del área de estudio. Clasificamos los alimentos ingeridos por *O. columbiana* en: frutos, flores, hojas y otros (tierra, hojarasca y piedras). La dieta se expresó en valores absolutos y porcentajes mensuales dentro de las cuatro categorías.

Relación entre disponibilidad y consumo de frutos. Cuantificamos la disponibilidad de frutos en 10 parcelas de 50 m de largo y dos metros de ancho para un total de 0,1 ha en el área de estudio. Las parcelas fueron elegidas aleatoriamente dentro de los tres transectos. En cada parcela marcamos todos los árboles y arbustos, y colectamos especímenes para su determinación. Cada mes estimamos el número de frutos maduros de todos los árboles y arbustos de las parcelas a partir del conteo de frutos en una rama y el número de ramas totales por árbol.

Para establecer si existía una relación entre el consumo de frutos y la disponibilidad del recurso, empleamos el índice de Czekanowski o de similitud proporcional (ISP) (Feinsinger *et al.* 1981). El ISP nos permitió medir la distribución de la frecuencia del recurso usado

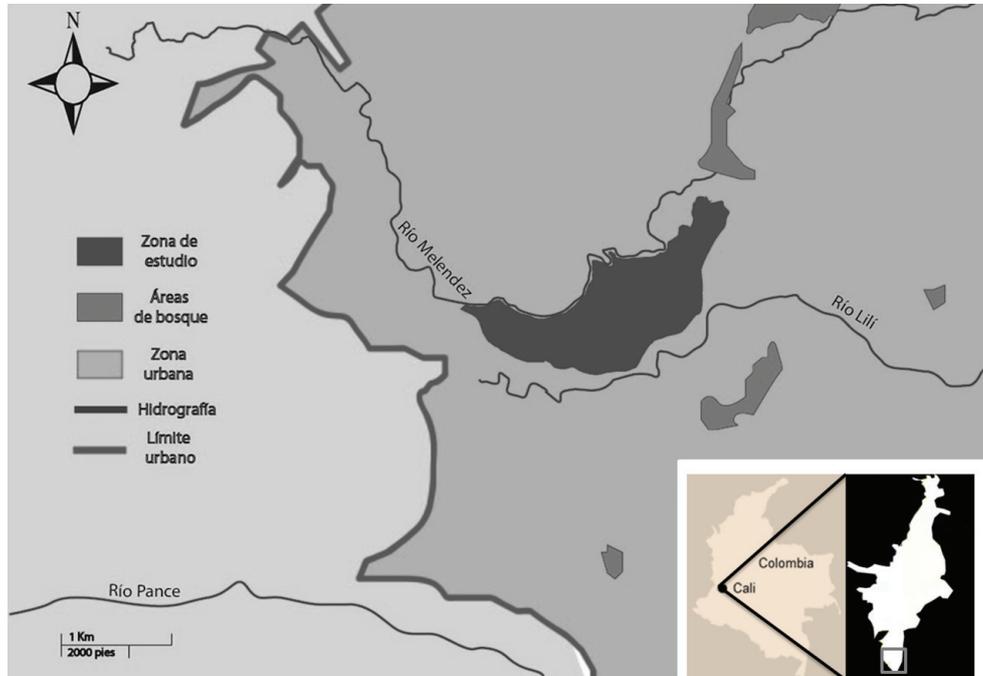


FIG. 1. Mapa de ubicación del área de estudio en el área suburbana de Cali, Colombia donde cuantificamos la dieta de la Guacharaca Colombiana (*Ortalis columbiana*), medimos la disponibilidad de frutos y colectamos muestras fecales de diciembre 2008 a abril 2009. Modificado del mapa de Aguirre (2000).

por las guacharacas y la frecuencia del recurso disponible en las parcelas ubicadas en el área de estudio:

$$ISP = 1 - 0,5 \sum | p_i - q_i |$$

donde p_i es la frecuencia relativa del recurso usado por la población (i.e. eventos de consumo de frutos) y q_i es la frecuencia relativa del recurso disponible en el ambiente (i.e. número de frutos disponibles de la especie consumida). Los valores del índice van de uno a cero. Cuando el ISP tiende a uno indica que la población usa los recursos según su disponibilidad; si el valor tiende a cero, indica que la población se especializa sobre ciertos recursos.

Dispersión y germinación de semillas. Recogimos muestras fecales para cuantificar el número de semillas que estaban dispersando las guacharacas y hacer pruebas de germinación. Las muestras se colectaron solamente cuando observamos a las aves directamente defecarlas. Las muestras fecales fueron almacenadas en recipientes plásticos debidamente rotulados y posteriormente llevados al Laboratorio de Semillas de la Universidad del Valle. Los contenidos encontrados en las muestras fecales fueron lavados con agua y posteriormente se dejaron secar a temperatura ambiente de 25°C en promedio durante 24 h. Estos contenidos se clasificaron utilizando pinzas y estereoscopio.

Colectamos frutos maduros de tres especies de la familia Melastomataceae, dos perte-

recientes al género *Miconia* y la tercera al género *Henriettella* (*Miconia minutiflora*, *M. rubiginosa* y *H. hispídula*). Estas especies fueron altamente consumidas por *O. colombiana* y su cosecha fue abundante durante el período de estudio. Las semillas que usamos en los experimentos provenían de cinco individuos por especie y las pruebas de germinación se hicieron en el Laboratorio de Semillas de la Universidad del Valle. Las semillas que se extrajeron directamente de los frutos fueron el control, y las semillas que encontramos en las muestras fecales de *O. colombiana* se denominaron tratamiento muestras fecales. Para evitar que las semillas se infestaran de hongos y no se viera afectada la germinación, lavamos y sumergimos todas las semillas en hipoclorito de sodio al 1% durante un minuto siguiendo el protocolo de Hong y Ellis (1996). Posteriormente, dejamos secar las semillas a temperatura ambiente (20°C) durante 24 h. Las pruebas de germinación se llevaron a cabo en cajas de Petri, sobre papel absorbente. Las tres especies evaluadas tuvieron un control y un tratamiento muestras fecales, cada uno con ocho repeticiones de 25 semillas, para un total de 1200 semillas. Una vez listas las cajas de Petri, las ubicamos en una cámara germinadora (Dies FY400) con irradiación 142,7 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, fotoperiodo de 12 h en oscuridad y 12 en luz a una temperatura de 20°C y 30°C durante 8 y 16 h, respectivamente. Los cambios en temperatura y luz simulaban las variaciones de día y noche que ocurren en el área de estudio. Cada dos días humedecíamos las semillas y registramos la germinación cuando emergió la radícula (Bewley & Black 1986).

Nosotros estimamos dos medidas de germinación: porcentajes y velocidades medias de germinación para comparar los dos tratamientos en las tres especies. El porcentaje de germinación (G) se refiere a porcentaje máximo de germinación (Bewley & Black 1986):

$$G = \frac{n_g}{N} \times 100$$

donde n_g es el número de semillas germinadas al final de la prueba y N es el número de semillas sembradas. Las velocidades de germinación (V) se calcularon como la cantidad de semillas que germinan por unidad del tiempo promedio (Bewley & Black 1986):

$$V = \frac{\sum n_i}{\sum t_i \cdot n_i}$$

donde t es el tiempo en días desde la siembra hasta la germinación en el día i y n es el número de semillas que han germinado en el tiempo t .

Para comparar si había diferencias significativas entre las medidas de germinación bajo los dos tipos de tratamientos en cada especie evaluada, comparamos los porcentajes de germinación (i.e. como proporciones) y las velocidades medias de germinación con una prueba no paramétrica de Mann-Whitney ya que los datos no siguieron una distribución normal (Zar 1996).

RESULTADOS

Dieta. En total observamos 303 eventos de consumo de frutos, hojas, flores, tierra, hojarasca y piedras. La Guacharaca Colombiana consumió frutos y hojas durante todos los meses muestreados. La mayor cantidad de frutos consumidos por las guacharacas fue en febrero. El mayor consumo de hojas y a su vez el menor consumo de frutos se presentó en el mes de marzo. De diciembre a febrero registramos ingestión de tierra, hojarasca y piedras (i.e. categoría otros). Sólo a partir de marzo se registró consumo de flores, siendo mayor en el mes de abril (Fig. 2). Durante el período de nuestro estudio, la Guacharaca Colombiana no incluyó animales en su dieta.

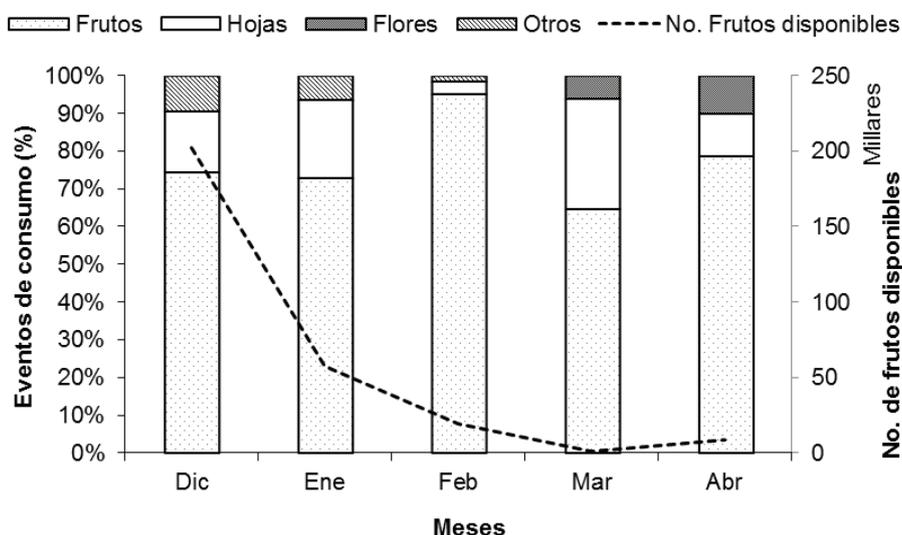


FIG 2. Composición mensual de la dieta de la Guacharaca Colombiana (*Ortalis columbiana*) comparada con la disponibilidad de frutos entre diciembre 2008 a abril 2009 en un bosque seco tropical de un área suburbana de Cali, Colombia. La composición de la dieta fue medida como porcentajes de eventos de consumo para cada categoría (barras), mientras que la disponibilidad se encuentra en número de frutos disponibles (línea punteada). Los valores junto a las barras son la cantidad de registros para cada categoría de consumo.

Durante todo el periodo del estudio 26 especies de plantas fueron consumidas (Tabla 1). *Ortalis columbiana* es un ave frugívora que tuvo una dieta compuesta en un 77,2% por frutos (11 spp.). La especie más consumida por la Guacharaca Colombiana fue *Miconia minutiflora*. Esta especie fue seguida por *Henriettella hispidula* y *Myrcia popayanensis* las cuales fueron ampliamente consumidas en los meses de febrero a abril respectivamente (Tabla 1). La familia Melastomataceae tuvo la mayor representación en la dieta del ave con el 44,2% del consumo total de plantas. El 55,8% restante corresponde a las otras 10 familias siendo Sapindaceae, Myrtaceae y Lauraceae, los grupos con mayores porcentajes. Las hojas fueron el segundo ítem más consumido con un 16,2% de la dieta (14 spp.). Las flores y otros ítems (i.e. piedras, hojarasca y tierra) fueron registrados en menor proporción, 3,6% y 3,0% respectivamente (Fig. 2).

Relación entre disponibilidad y consumo de frutos. El mes que presentó una mayor disponibilidad de frutos fue diciembre, mientras que en marzo la disponibilidad de frutos fue la menor (Fig. 2). La disponibilidad de frutos disminuyó drásticamente de febrero a abril (variación en disponibilidad de frutos entre febrero y marzo: 94,3%) (Fig. 2). Sin embargo, el consumo de frutos durante el tiempo de estudio no cambió en la misma proporción (variación en consumo de frutos entre febrero y marzo: 28,8%). Los meses que presentaron mayor disponibilidad de frutos coinciden con los meses en que *M. minutiflora* fructificó (Tabla 2).

El ISP varió de 0,84 en diciembre de 2008 a 0,44 en abril de 2009 ($0,64 \pm 0,17$) (Tabla 2). En diciembre, *M. minutiflora* fue la especie con mayor cantidad de frutos disponibles y la más consumida. Sin embargo, en enero *O. columbiana* consumió más frutos de *H. hispidula*

TABLA 1. Especies consumidas y porcentajes de consumo dentro de la dieta de la Guacharaca Colombiana (*Ortalis columbiana*) en un bosque seco tropical de un área suburbana, Cali, Colombia, de diciembre 2008 a abril 2009.

Taxon	Dietas		Parte consumida	Mes
	%	Eventos de consumo		
Araliaceae				
<i>Schefflera morototoni</i>	5,10	15	Hojas, brotes foliares y flores	Dic, Ene, Mar, Abr
Aristolochiaceae				
<i>Aristolochia ringens</i>	0,34	1	Hojas	Dic
Asteraceae				
<i>Emilia fosbergii</i>	0,34	1	Hojas	Abr
Indeterminada	0,34	1	Hojas	Feb
Erythroxylaceae				
<i>Erythroxylum citrifolium</i>	0,68	2	Hojas y brotes foliares	Ene, Mar
Fabaceae				
<i>Arachis pintoii</i>	0,34	1	Hojas	Dic
<i>Erythrina glauca</i>	2,04	6	Botones florales	Mar, Abr
Lauraceae				
<i>Ocotea aurantiadora</i>	5,44	16	Frutos	Feb, Mar, Abr
Indeterminada	0,34	1	Frutos	Abr
Melastomataceae				
<i>Henriettella hispidula</i>	17,69	52	Frutos	Dic, Ene, Feb, Abr
<i>Miconia minutiflora</i>	18,37	54	Frutos	Dic, Ene, Mar, Abr
<i>Miconia rubiginosa</i>	8,16	24	Frutos	Ene, Feb, Mar
Myrtaceae				
<i>Eugenia florida</i>	1,36	4	Frutos	Ene, Feb
<i>Myrcia popayanensis</i>	14,97	44	Frutos	Feb, Mar, Abr
<i>Psidium guajava</i>	4,42	13	Frutos	Feb, Mar, Abr
<i>Syzygium malaccense</i>	1,02	3	Frutos	Feb, Abr
Rubiaceae				
Indeterminada	0,34	1	Flores	Abr
<i>Ladenbergia oblongifolia</i>	2,72	8	Hojas	Feb, Mar, Abr
Sapindaceae				
<i>Cnpania latifolia</i>	7,48	22	Frutos	Abr
Verbenaceae				
<i>Petrea pubescens</i>	1,02	3	Hojas y brotes foliares	Mar
Indeterminada				
Indeterminada 1	0,68	2	Hojas y frutos	Dic, Mar
Indeterminada 2	0,34	1	Hojas	Ene
Indeterminada 3	1,70	5	Hojas	Ene
Indeterminada 4	4,08	12	Hojas	Ene, Mar, Abr
Indeterminada 5	0,34	1	Hojas	Mar
Indeterminada 6	0,34	1	Hojas	Abr

aunque la especie con mayor cantidad de frutos disponibles siguió siendo *M. minutiflora*.

Esta tendencia a consumir por preferencia en este mes se refleja en la disminución del ISP a

TABLA 2. Análisis de los índices de similitud proporcional (ISP) mensuales del consumo de frutos por la Guacharaca Colombiana (*Ortalis columbiana*) entre diciembre 2008 a abril 2009 en un bosque seco tropical de un área suburbana de Cali - Colombia. Frecuencias relativas: p_i es el recurso usado (eventos de consumo de frutos) y q_i es el recurso disponible (número de frutos disponibles de la especie consumida).

Taxon	Diciembre		Enero		Febrero		Marzo		Abril	
	p_i	q_i	p_i	q_i	p_i	q_i	p_i	q_i	p_i	q_i
Lauraceae										
<i>Ocotea aurantiadora</i>	-	-	-	-	0,034	0,002	0,244	0,088	0,048	0,006
Indeterminada	-	-	-	-	-	-	-	-	0,016	0,071
Melastomataceae										
<i>Henriettella hispidula</i>	0,188	0,039	0,543	0,068	0,328	0,196	-	-	0,032	0,003
<i>Miconia minutiflora</i>	0,781	0,935	0,304	0,758	-	-	0,022	$1,7 \times 10^{-4}$	0,274	0,384
<i>Miconia rubiginosa</i>	-	-	0,087	0,075	0,328	0,099	0,022	$1,7 \times 10^{-4}$	-	-
Myrtaceae										
<i>Engenia florida</i>	-	-	0,065	0,009	-	-	-	-	-	-
<i>Myrcia popayanensis</i>	-	-	-	-	0,224	0,102	0,556	0,177	0,177	0,001
<i>Psidium guajava</i>	-	-	-	-	0,052	0,003	0,156	0,001	0,081	0,009
<i>Syzygium malaccense</i>	-	-	-	-	0,034	0,008	-	-	0,016	0,023
Sapindaceae										
<i>Cupania latifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,355	0,114
Indeterminada										
Indeterminada 1	0,031	$5,4 \times 10^{-5}$	-	-	-	-	-	-	-	-
Índice de Czekanowski o de similitud proporcional (ISP)	0,84		0,5		0,75		0,71		0,44	

0,5. En febrero, *H. hispidula* presenta la mayor disponibilidad de frutos registrada para esta especie. Sin embargo, las guacharacas consumieron en igual proporción los frutos de esta especie y de *M. minutiflora*. En marzo, *Myrcia popayanensis* fue la especie más consumida y con mayor disponibilidad. En estos dos meses, la tendencia fue consumir frutos de acuerdo a la disponibilidad. Finalmente en abril, *Cupania latifolia* (Sapindaceae) tuvo la mayor cantidad de eventos de consumo aunque *M. minutiflora* presentó mayor disponibilidad de frutos. Esto muestra el cambio de tendencia a consumir por preferencia en este mes, reflejado en el ISP más bajo registrado durante el estudio (Tabla 2).

Dispersión y germinación de semillas. Recogimos un total de 39 muestras fecales de la

Guacharaca Colombiana en las que encontramos 5452 semillas intactas con tamaños hasta de 0,11 cm de largo (Tabla 3). La cantidad de semillas promedio registradas en las muestras fecales fue $138 \pm 257,9$. Las especies de plantas más consumidas y las semillas más dispersadas fueron *H. hispidula* (3305 semillas), *Miconia rubiginosa* (1895 semillas) y *M. minutiflora* (208 semillas) (Tabla 3). Cerca de la mitad de heces recogidas (53%) tuvieron semillas de sólo una especie de planta. En las muestras fecales se encontraron semillas de 7 de las 11 especies de plantas que habían sido registradas en las observaciones directas. Las especies registradas que no se encontraron en las muestras fecales fueron dos lauráceas (*Ocotea aurantiadora* y especie indeterminada), *Syzygium malaccense* (Myrtaceae) y una especie

TABLA 3. Especies de plantas encontradas de diciembre 2008 a abril 2009 en las muestras fecales de la Guacharaca Colombiana (*Ortalis columbiana*) en un bosque seco tropical de un área suburbana, Cali, Colombia.

Taxon	Cantidad de semillas		No. de muestras fecales que contenían la especie por mes				
	Total	Media \pm DE	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr
Melastomataceae							
<i>Henriettella hispidula</i>	3305	275,4 \pm 313,6	-	7	3	-	-
<i>Miconia minutiflora</i>	208	138,6 \pm 103,2	1	5	-	-	3
<i>Miconia rubiginosa</i>	1895	270,7 \pm 267,6	-	2	5	-	-
Myrtaceae							
<i>Eugenia florida</i>	5	1,5 \pm 1	-	3	-	-	1
<i>Myrcia popayanensis</i>	17	3,4 \pm 1,3	-	-	-	3	2
<i>Psidium guajava</i>	21	10,5 \pm 13,4	-	-	1	1	1
Sapindaceae							
<i>Cupania latifolia</i>	1	1 \pm 0	-	-	-	-	1
Total	5452		1	17	9	4	8

sin determinar (Tablas 1, 3). La Guacharaca Colombiana se alimentó únicamente de la pulpa de los frutos de *Syzygium malaccense* descartando la semilla, mientras que para las otras tres especies que no se encontraron en las muestras fecales sí observamos que las aves ingirieron las semillas.

Para dos de las tres especies evaluadas (*H. hispidula* y *M. rubiginosa*) el porcentaje de germinación fue mayor para el tratamiento muestras fecales que para el control (*H. hispidula* - $U = 8$, $P < 0,05$; *M. rubiginosa* - $U = 0$, $P < 0,05$; *M. minutiflora* - $U = 24,5$, $P > 0,05$) (Fig. 3). Las velocidades medias con que germinaron las semillas del control y del tratamiento muestras fecales no fueron diferentes para ninguna de las tres especies (*M. minutiflora* control: 0,06 vs muestras fecales: 0,05, $U = 61$, $P > 0,05$; *H. hispidula* control: 0,11 vs muestras fecales: 0,10, $U = 63$, $P > 0,05$; *M. rubiginosa* control: 0,06 vs muestras fecales: 0,04, $U = 55$, $P > 0,05$) (Fig. 3).

DISCUSIÓN

Dieta. La Guacharaca Colombiana tiene una dieta altamente frugívora (232 eventos de

consumo: 77,2%) y folívora (49 eventos de consumo: 16,2%). Nuestros resultados concuerdan con otros estudios hechos con crácidos en los que se ha registrado que los frutos son el recurso alimentario más importante dentro de su dieta. En una revisión sobre la dieta de esta familia, se encontró que en 36 especies de crácidos, los frutos representaron entre el 50 y el 100% de la dieta de estas aves (Muñoz & Kattán 2007). Los frutos son una fuente alimentaria cuya obtención, manipulación y procesamiento demanda un bajo gasto energético en comparación con recursos de origen animal, ya que generalmente están agregados, son abundantes en determinadas épocas del año y requieren de poca reducción mecánica (Moermond & Denslow 1985, Herrera 1987, Jordano 2000, Levey & Martínez del Río 2001, Stutchbury & Morton 2001).

La inclusión regular de hojas es poco común en las dietas de aves, pero ha sido ampliamente documentada en los crácidos (Muñoz & Kattán 2007). En la dieta de la Guacharaca del Chaco (*Ortalis canicollis*) en el norte de Argentina, las hojas fueron incluso más importantes que los frutos (37% del

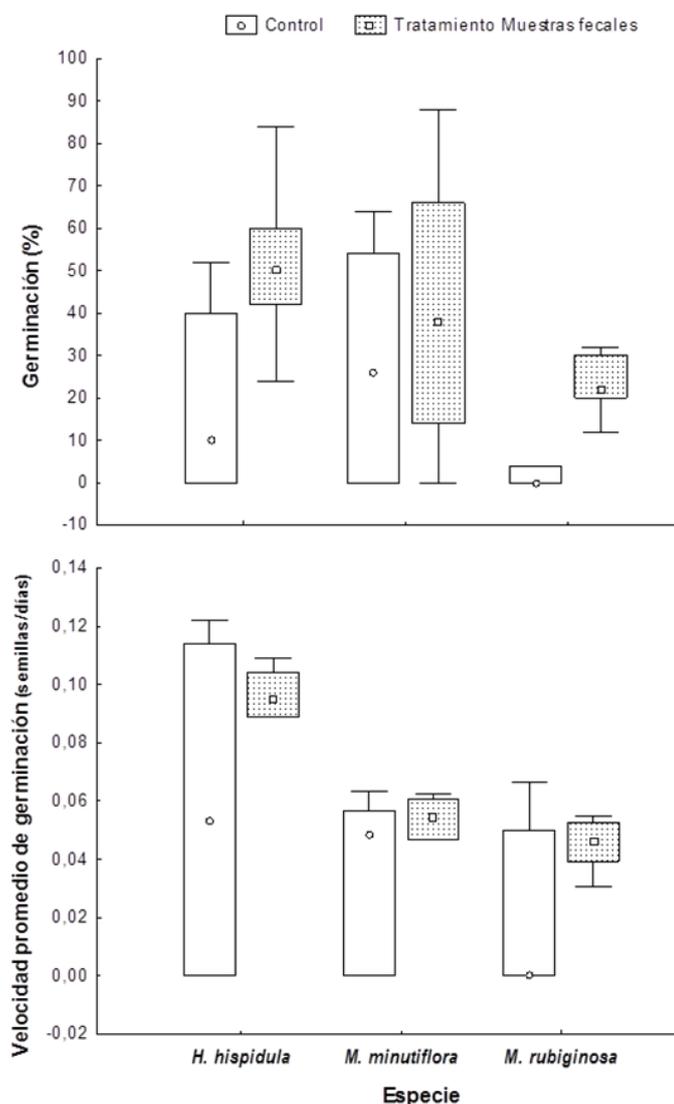


FIG. 3. Germinación de semillas y velocidad promedio de germinación de *Henriettella hispidula*, *Miconia minutiflora* y *M. rubiginosa* extraídas directamente de los frutos (Control) y pasadas por el sistema digestivo de *Ortalis columbiana* (Tratamiento muestras fecales). La germinación se encuentra dada en porcentaje y las velocidades en cantidad de semillas germinadas por día. Las cajas representan rangos intercuartiles y los puntos son las medianas.

peso seco de la dieta vs 25%, respectivamente) (Caziani & Protomastro 1994). Para la Guacharaca Norteña (*Ortalis vetula*) y la Pava Caucana (*Penelope perspicax*) se han reportados

consumos altos en períodos de escasez de frutos (Marion 1976, Muñoz *et al.* 2007, respectivamente). En nuestro estudio, si bien la Guacharaca Colombiana ingirió más hojas en

el mes de menor disponibilidad de frutos, el consumo de follaje fue registrado durante todos los meses, su ingestión mensual no fue muy variable y no se observó un incremento grande en el mes donde bajó drásticamente la cantidad de frutos disponibles. En este sentido, las hojas constituyen un recurso constante, para el que falta dilucidar cuál es su contribución a la dieta de esta especie. Tal vez las hojas estén facilitando la digestión de otros alimentos por su alto contenido de fibra (Morton 1978) o jugando un rol primario en el aporte de nutrientes específicos que aún no han sido identificados.

La dinámica de consumo de frutos de la Guacharaca Colombiana varió de tal forma que en unos meses la tendencia fue a comer de manera selectiva, mientras que en otros la ingestión fue generalista respondiendo a la disponibilidad del recurso. La selectividad observada durante dos meses en el consumo de frutos de *H. hispidula* y *C. latifolia* muestra que hay otros factores adicionales a la disponibilidad que no fueron evaluados y que pueden intervenir en la selección de recursos alimentarios. Algunos de estos factores a considerar son el tamaño, la madurez y el color de los frutos, la proporción pulpa-semilla, el tamaño y los tiempos de retención intestinal de las semillas, los contenidos nutricionales y metabolitos secundarios de la pulpa, y la accesibilidad de los frutos (Herrera 1982, Denslow & Moermond 1982, Moermond & Denslow 1983, Sorensen 1984, Levey *et al.* 1984, Murray *et al.* 1994, Wahaj *et al.* 1998, Cipollini & Levey 1997).

Miconia minutiflora fue la especie que presentó una disponibilidad de frutos superior a las otras especies y esta abundancia hizo que los ISP de cada mes reflejaran más la dinámica entre *M. minutiflora* y la Guacharaca Colombiana, que entre el ave y todas las especies disponibles. El hecho de que en marzo la disponibilidad de frutos decreciera drásticamente mientras que el consumo no, sugiere

que la disponibilidad de frutos fue extremadamente irregular o que las 10 parcelas de 100 m² no fueron representativas del bosque. Se recomienda para futuros trabajos, que la cuantificación de la disponibilidad de frutos integre la cantidad del recurso y la abundancia de la especie en el área de estudio. Adicionalmente, los límites de área dados por carreteras y urbanización no constituyen una barrera que impide el movimiento de aves y dado que el área de estudio muestreada hace parte de un bosque secundario mucho más extenso (Fig. 1), las áreas utilizadas para estimar la disponibilidad de frutos debieron ser más grandes.

Nosotros detectamos que las guacharacas tuvieron un comportamiento de forrajeo en el que permanecían consumiendo frutos en una misma planta por largos períodos de tiempo, incluso hasta agotarlos. De esta manera, atribuimos que el comportamiento de forrajeo observado disminuyó la probabilidad de que estuviéramos muestreando unos pocos individuos durante todo el estudio. Sin embargo, nuestros resultados deben ser considerados con precaución ya que las observaciones de consumo se llevaron a cabo en un área pequeña inmersa, en una matriz de bosque secundario más extensa, y debido a que los individuos no estaban identificados, no podemos asegurar la independencia de los eventos de consumo registrados.

La Guacharaca Colombiana como dispersor de semillas. El paso de semillas a través del tubo digestivo de las aves es un factor determinante en la germinación de algunas especies de plantas de bosques neotropicales (Traveset 1998, Wenny 2000). Aunque, las semillas de *M. rubiginosa*, *M. minutiflora* y *H. hispidula*, al ser ingeridas por la Guacharaca Colombiana no variaron en la velocidad media con que germinaron, si se alteraron los porcentajes de germinación en dos de ellas. De esta manera, tenemos evidencia de que hay un efecto diferencial en la germinación de las semillas como

resultado del paso por el tubo digestivo de la Guacharaca Colombiana. Nuestros resultados son consistentes con los reportados por Barnea *et al.* (1991) y Traveset *et al.* (2001) quienes encontraron que la mayoría de especies de plantas que crecen en un mismo hábitat, responden diferencialmente a la ingestión por aves. Incluso la misma especie de ave puede afectar los patrones de germinación de especies estrechamente relacionadas de manera muy diferente. Las dos especies del género *Miconia* que fueron consumidas por *O. columbiana* no mostraron los mismos efectos en la germinación, ya que la germinación fue promovida en *M. rubiginosa* mientras que en *M. minutiflora* la ingestión de las semillas por la guacharaca no afectó la germinación de sus semillas. Una posible explicación a la heterogeneidad del efecto es que la germinación no se promovió como resultado del proceso de ingestión y deposición de las semillas, afectado de forma distinta por las características intrínsecas de las semillas o frutos de cada especie (e.g. testas endurecidas, pulpas con sustancias o pH activadores de la germinación). Probablemente, las semillas de las especies en que la germinación fue potenciada fueron liberadas de sustancias inhibitorias simplemente porque ya no tenían pulpa (efecto desinhibición) como se ha comprobado que ocurre con las semillas de *Ocotea endresiana* cuando son ingeridas por la Pava Negra en Costa Rica (Wenny 2000). Sin embargo, las testas de las semillas también pudieron ser modificadas por el proceso mecánico llevado a cabo en la molleja o por el efecto de los jugos gástricos sobre éstas (efecto escarificación) o la germinación se pudo ver favorecida por aporte de nutrientes de las sustancias presentes en las heces fecales (efecto fertilización) (Traveset *et al.* 2008).

La presencia de semillas intactas en los estómagos de otras guacharacas ya ha sido reportada por Caziani & Protomastro (1994) quienes encontraron semillas completas de

Schinus polygamus y *Jodina rhombifolia* en el tubo digestivo de la Guacharaca del Chaco (*O. canicollis*). En nuestro estudio encontramos 5452 semillas intactas de siete especies de plantas, lo cual muestra la importancia de esta especie en el movimiento de semillas y en el primer paso dentro del proceso de dispersión de estas especies. El efecto positivo del tratamiento dado en el tubo digestivo de *O. columbiana* sobre algunas especies consumidas, es el primer reporte que se tiene para el género *Ortalis* bajo un procedimiento estandarizado. Debido a que la Guacharaca Colombiana defecó intactas las semillas mayores a 1 cm de largo (i.e. *Cupania latifolia* y *Myrcia popayanensis*) y no se encontraron restos de semillas dañadas en las heces de estas aves, es probable que la ausencia de semillas de *Ocotea aurantiadora* y de las otras dos especies sin identificar que también eran mayores a un 1 cm de largo en las muestras fecales, fue debido a que no se recogieron muestras que las contuvieran. No obstante, hace falta evaluar el papel de este crácido en la dispersión y germinación de semillas de tamaño grande también incluidas en su dieta. Aunque no tenemos precisión del tiempo de retención intestinal de esta especie, parece que la Guacharaca Colombiana mantiene más tiempo las semillas en su tubo digestivo (tiempo medio de retención intestinal: 205 min; Acosta-Rojas 2010) que otros crácidos como *Mitu salvini* que retuvo frutos de *Geophila repens* durante aproximadamente 112 min (Yumoto 1999).

La Guacharaca Colombiana es un ave común en zonas perturbadas que participa en la dinámica de bosques suburbanos al defecar un gran número de semillas de un amplio espectro de tamaños (110 mm) sin daño aparente y promover la germinación de algunas especies de plantas. Quizás este crácido se mueva entre bosques primarios y secundarios interviniendo en procesos de sucesión de los bosques en regeneración. Sin embargo, aún es necesario adelantar investigaciones sobre los

patrones de movimiento del ave, conocer cuáles son los hábitats que más frecuenta y dónde podrían ser depositadas las semillas después de que son consumidas. Así mismo, se requiere hacer pruebas de germinación en los diferentes hábitats (e.g. borde de bosque, claros, sombra de árboles) para evaluar la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas. Además, hace falta determinar los tiempos de retención intestinal de las semillas por parte de esta ave, para así inferir los patrones de lluvia de semillas en el suelo del bosque.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Club Campestre de Cali por el permiso que nos brindaron para trabajar en sus instalaciones. A la Fundación Zoológica de Cali y a la Universidad del Valle por el apoyo logístico. A Gustavo Kattán por las sugerencias efectuadas al inicio de esta investigación. A Lorena Arias por la elaboración del mapa del área de estudio. A María Dolores Heredia-Álvarez por su apoyo en la identificación de *Miconia rubiginosa*. A César Arango, Humberto Álvarez, Philip Silverstone-Sopkin, Sebastián Herzog y los revisores anónimos que con sus valiosos comentarios mejoraron el manuscrito.

REFERENCIAS

- Acosta-Rojas, D. C. 2010. Frugivoría y dispersión de semillas por la Guacharaca Variable (*Ortalis motmot*, Aves: Cracidae). Tesis de grado, Univ. del Valle, Cali, Colombia.
- Aguirre, F. 2000. Suelos de protección ambiental. Plan de Ordenamiento Territorial. Cali, Colombia.
- Barnea, A., Y. Yom-Tov, & J. Friedman. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? *Funct. Ecol.* 5: 394–402.
- Bertsch, A., & G. Barreto. 2008. Diet of the Yellow-knobbed Curassow in the central Venezuelan Llanos. *Wilson J. Ornithol.* 120: 767–777.
- Bewley, D., & M. Black. 1986. Seeds, physiology of development and germination. Plenum Press, New York, New York, USA.
- Borges, S. H. 1999. Relative use of secondary forests by cracids in central Amazonia. *Ornitol. Neotrop.* 10: 77–80.
- Cancino, L., & D. Brooks. 2006. Conservando crácidos: la familia de aves más amenazada de las Américas. The Houston Museum of Natural Science, Houston, Texas, USA.
- Caziani, S., & J. Protomastro. 1994. Diet of the Chaco Chachalaca. *Wilson J. Ornithol.* 106: 640–648.
- Cipollini, M., & D. Levey. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: Adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *Am. Nat.* 150: 346–372.
- Delacour, J., & D. Amadon. 2004. Curassows and related birds. 2nd ed. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Denslow, J., & T. Moermond. 1982. The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: An experimental study. *Oecologia* 54: 170–176.
- Feinsinger, P., E. Spears, & R. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62: 69–76.
- Fundación Zoológica de Cali. 2008. Diseño del amoblamiento y señalización del sendero ecológico del bosque seco del Club Campestre de Cali. Fundación Zoológica de Cali, Cali, Colombia.
- Godoy, J., & P. Jordano. 2001. Seed dispersal by animals: exact tracking of the source trees with endocarp DNA microsatellites. *Mol. Ecol.* 10: 2275–2283.
- Herrera, C. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773–785.
- Herrera, C. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruits characteristics. *Ecol. Monogr.* 57: 305–331.
- Herrera, C. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73: 1832–1841.
- Hilty, S., & W. Brown. 2001. Guía de las aves de Colombia. American Bird Conservancy, Bogotá, Colombia.
- Hong, T. D., & R. H. Ellis. 1996. A protocol to determine seed storage behaviour. *Internat.*

- tional Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Howe, H., & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 13: 201–228.
- del Hoyo, J. 1994. Family Cracidae (chachalacas, guans and curassows). Pp. 310–363 *en* del Hoyo, J., A. Elliott, & J. Sargatal (eds). *Handbook of the birds of the world*. Volume 2: New World vultures to Guinea fowl. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 102: 592–595.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. Pp. 125–166 *en* Fenner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in the plant communities*, 2nd ed. CABI Publication, Wallington, UK.
- Jordano, P. 2007. Frugivores, seeds and genes: analysing the key elements of seed shadows. Pp. 229–251 *en* Dennis, A., R. Green, E. W. Schupp, & D. Wescott (eds). *Frugivory and seed dispersal: theory and applications in a changing world*. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- Levey, D., T. Moermond, & J. Denslow. 1984. Fruit choice in Neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. *Ecology* 65: 844–850.
- Levey, D. J., & C. Martínez del Río. 2001. It takes guts (and more) to eat fruit: lessons from avian nutritional ecology. *Auk* 118: 819–831.
- Londoño, G., M. C. Muñoz, & M. Ríos. 2007. Density and the natural history of the Sickie-winged Guan (*Chamaepetes goudotii*) in the Central Andes, Colombia. *Wilson J. Ornithol.* 119: 228–238.
- Marion, W. 1976. Plain Chachalaca food habits in South Texas. *Auk* 93: 376–379.
- Moermond, T., & J. Denslow. 1983. Fruit choice in Neotropical birds: effects of fruit type and accessibility on selectivity. *J. Anim. Ecol.* 52: 407–420.
- Moermond, T., & J. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithol. Monogr.* 36: 865–897.
- Morton, E. 1978. Avian arboreal folivores: why not? Pp. 123–130 *en* Montgomery, G. G. (ed.). *The ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Muñoz, M. C., & G. Kattán. 2007. Diets of cracids: how much do we know? *Ornitol. Neotrop.* 18: 21–36.
- Muñoz, M. C., G. Londoño, M. Ríos, & G. Kattán. 2007. Diet of the Cauca Guan: exploitation of a novel food source in times of scarcity. *Condor* 109: 841–851.
- Murray, K. G., S. Russell, C. M. Picone, K. Winnett-Murray, W. Sherwood, & M. L. Kuhlmann. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 989–994.
- Ríos, M., G. Londoño, & M. C. Muñoz. 2005. Densidad poblacional e historia natural de la Pava Negra (*Aburria aburri*) en los Andes centrales de Colombia. *Ornitol. Neotrop.* 16: 205–217.
- Rivera, H. 2006. Composición y estructura de una comunidad de aves en un área suburbana en el Suroccidente colombiano. *Ornitol. Colomb.* 4: 28–38.
- Samuels, I. A., & D. J. Levey. 2005. Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Funct. Ecol.* 19: 365–368.
- Sorensen, A. 1984. Nutrition, energy and passage time: Experiments with fruit preference in European blackbirds (*Turdus merula*). *J. Anim. Ecol.* 53: 545–557.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker, & D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Stutchbury, B. J., & E. S. Morton. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Théry, M., C. Énard, & D. Sabatier. 1994. Dieta de la Pava (*Penelope marail*) y del Paujil Negro (*Crax alector*). *Bull. Cracids Specialist Group* 3: 5–6.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1/2: 151–190.
- Traveset, A., N. Riera, & R. Mas. 2001. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination. *Funct. Ecol.* 15: 669–675.

- Traveset, A., J. Rodríguez-Pérez, & B. Pías. 2008. Seed trait changes in dispersers' guts and consequences for germination and seedling growth. *Ecology* 89: 95–106.
- Wahaj, S., D. Levey, A. Sanders, & M. Cipollini. 1998. Control of gut retention time by secondary metabolites in ripe *Solanum* fruits. *Ecology* 79: 2309–2319.
- Wenny, D. 2000. Seed dispersal of a high quality fruit by specialized frugivores: high quality dispersal? *Biotropica* 32: 327–337.
- Wright, S. J. 2007. Seed dispersal in anthropogenic landscapes. Pp. 599–615 *en* Dennis, A. J., E. Shupp, R. Green, & D. Westcott (eds). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. CAB International, Wallingford, UK.
- Yumoto, T. 1999. Seed dispersal by Salvin's Curassow, *Mitu salvini* (Cracidae), in a tropical forest of Colombia: direct measurements of dispersal distance. *Biotropica* 31: 654–660.
- Zar, J. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, London, UK.

