LA AVIFAUNA DEL SOTOBOSQUE DE UNA SELVA DECIDUA TROPICAL EN VENEZUELA

Carlos Verea & Alecio Solorzano

Departamento de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Estado Aragua, Venezuela.

Abstracts. This study reports on the composition of the understory bird community of a tropical deciduous forest in northern Venezuela. We sampled birds monthly with mist nets, over a 12-month period within an area of approximately 1 ha. Nets were operated from early morning to late afternoon. A total of 450 birds were captured, involving 72 species from 16 families. Emberizidae and Tyrannidae were the most diverse with 17 species each. Insectivores were the most abundant, followed by granivores and nectarivores-insectivores. Within the sample, the 81% of species were considered rare (less than 2% of all captures). Continuos capturing of individuals belonging to rare species caused a high monthly variability. Constant sampling of new species seemed to be primarily related to high species richness, to the incidental capture of canopy species and to mark seasonal changes in foliage density within canopy.

Resumen. Este estudio fue realizado a fin de determinar la composición de la comunidad de aves del sotobosque de una selva decidua tropical del norte de Venezuela. Se realizaron muestreos mensuales con redes de neblina, las cuales fueron colocadas desde primeras horas de la mañana hasta las últimas de la tarde, durante 12 meses, en un área aproximada de 1 Ha. Se capturaron 450 individuos pertenecientes a 72 especies de 16 familias. De estas, las familias Emberizidae y Tyrannidae fueron las más ricas con igual número de especies (17). Las especies insectívoras fueron las más comunes con más del 50% de las especies capturadas, seguidas por los granívoros y nectarívoros-insectívoros. Al considerar como raras a las especies capturadas en una proporción inferior o igual al 2%, obtuvimos que el 81% de los individuos capturados en la muestra pertenecen a estas especies. Esto produce una incorporación continua de especies nuevas en la muestra, generando su alta variabilidad mensual. Posiblemente la alta riqueza de especies sumada a las características del muestreo (ocho redes, frecuencia de una vez al mes) y de la formación vegetal estudiada (bajo dosel y caída estacional de las hojas) fueron los responsables de esta adición continua de especies raras en la muestra. Aceptado el 12 de Junio de 1998.

Palabras claves: selva decidua, avifauna, sotobosque, comunidad, riqueza, variaciones estacionales, abundancia, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

En Venezuela, las selvas deciduas constituyen las formaciones vegetales que ocupan la menor superficie, abarcando apenas el 1% del total de todo el territorio nacional (M.A.R.N.R. 1983). Estos ambientes son además uno de los más amenazados por las actividades del hombre, ya que su ubicación

altitudinal (80–600 m.s.n.m) resulta ideal para la actividad agrícola, lo que unido a los constantes incendios de vegetación durante la estación seca, determinan su reducción progresiva y su reemplazo por formaciones vegetales más simples como las sabanas y chaparrales (Verea et al. 1997). En Venezuela actualmente las selvas deciduas corren un serio riesgo de desaparecer por lo que es

necesario estudiar a la brevedad posible su composición faunística. Aún más, estas selvas deciduas constituyen formaciones vegetales de una alta complejidad y alojan numerosas especies de aves (Verea *et al.* 1997), lo que aumenta su interés como ambiente de estudio.

Wetmore (1939a, 1939b.) publica las primeras observaciones de aves en el norte de Venezuela, específicamente dentro del Parque Nacional Henri Pittier (Edo. Aragua), elaborando una lista parcial de las aves que allí habitan, sin hacer mención exacta del hábitat que ocupan dentro de este diverso parque. Posteriormente, Beebe (1947, 1949) realiza varios estudios sobre las aves migratorias que visitan este mismo Parque Nacional, pero nuevamente sin tomar en cuenta las formaciones vegetales donde se encuentran. Shaefer & Phelps (1954), realizaron un inventario de la avifauna de la zona y consideraron los ambientes en los cuales habitan, encontrando un total de 515 especies, de las cuales 165 (32%) fueron observadas en las selvas deci-Posteriormente, Fernández-Badillo (1997) alertan acerca de la importancia de las selvas deciduas como un hábitat para muchas especies animales en esta región, y determina que un total de 89 especies de aves hacen uso directo de estas selvas, a la vez que resalta la alarmante rapidez con la que cada año pierde superficie este tipo de formación dentro del Parque Nacional Henri Pittier.

Las investigaciones acerca de la avifauna de selvas deciduas latinoamericanas son pocas e incluyen los estudios de Wiedenfeld *et al.* (1985) al Noreste del Perú, quien encontró un total de 119 especies, y Verea *et al.* (1997) quien identificó un total de 119 especies dentro de una selva decidua ubicada al norte de Venezuela. Ambos estudios demuestran la importancia de estas selvas como ambiente utilizado por numerosas especies de aves, y determinan que un porcentaje importante de las especies que allí habitan proviene, al menos durante una parte del año, de forma-

ciones vegetales vecinas.

El propósito del presente trabajo es estimar la composición de la avifauna tanto residente como migratoria en el sotobosque de las selvas deciduas de la región nor-central de Venezuela, así como su riqueza general. Además, se intentan determinar los posibles factores que afectan la composición de especies a lo largo del año.

AREA DE ESTUDIO Y METODOS

El estudio se llevó a cabo en selvas que se desarrollan en las montañas de un pequeño valle ubicado en la vertiente norte del Parque Nacional Henri Pittier, Estado Aragua, en la región nor-central de Venezuela, a unos 2 km de la población de Ocumare de la Costa y a 100 m sobre el nivel del mar aproximadamente. Esta selva se caracteriza por poseer especies arbóreas que pierden su follaje durante la estación seca, permaneciendo sólo un 20% de las especies con follaje (Montaldo 1966), sin embargo, en algunas de estas selvas hasta el 95% de los individuos pierden sus hojas (Ramia 1981). Estructuralmente presenta un estrato arbóreo de hasta unos 8 m de alto, con especies emergentes que sobresalen hasta los 10-12 m; un estrato medio a unos 5 m y un sotobosque formado por arbustos y donde abundan las trepadoras y hierbas. En general, los troncos son de grosor mediano, no obstante se pueden encontrar ejemplares de hasta 50 cm. Entre las especies arbóreas dominantes tenemos a Bursera simaruba, Acacia macracantha, Capparis flexuosa y Gyrocarpus americanus.

El clima de la región es de carácter biestacional (Shaefer & Phelps 1954, Verea et al. 1997) con una estación lluviosa que se extiende desde Mayo hasta Octubre y una estación seca desde Noviembre hasta Abril. La precipitación anual no supera los 600 mm. Bajo este régimen de precipitación, los árboles y arbustos empiezan a desarrollar su follaje

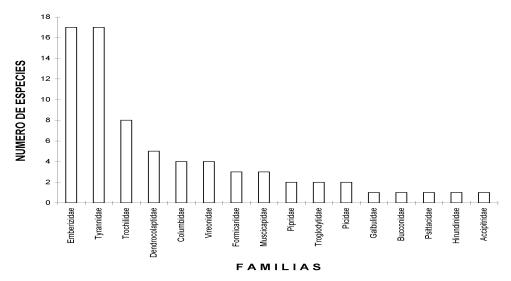


FIG. 1. Número de especies por familias capturadas en la muestra de aves del sotobosque de la selva decidua del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela entre Julio de 1993 y Junio de 1994.

a finales de Abril o principio de Mayo con el inicio del período de lluvias, alcanzando su pleno desarrollo en Julio y Agosto hasta mediados de Octubre, cuando se comienza a observar de nuevo la pérdida del follaje.

Las aves fueron muestreadas con 8 redes de neblina, de 9 m de largo por 2.5 m de altura y ojo de 30 mm, colocadas desde el ras del suelo, desde las 7:00 hasta las 17:30 durante un día de cada mes, desde Julio de 1993 hasta Junio de 1994. El área total muestreada fue de aproximadamente 1 ha. Una vez capturada e identificada el ave, se realizaron las anotaciones de rutina (medidas generales, peso, estado reproductivo) y a cada individuo, excepto a los Trochilidae, se le colocó un anillo de aluminio numerado. Posteriormente fueron liberadas.

Con los datos obtenidos se procedió al cálculo del índice de similaridad de Sorensen entre cada uno de los muestreos realizados para conocer los cambios mensuales y estacionales dentro de la comunidad. Este índice se calcula como: Is = (2C/A+B) x 100; en

donde "C" es el número de especies comunes entre las dos muestras en comparación; "A" y "B" es el número total de especies de cada muestra (Odum 1972). Este índice tiene un rango desde 0, cuando no hay especies comunes entre los muestreos, y 100 cuando ambas muestras son idénticas en cuanto a su composición de especies. No se intentó estimar densidades absolutas debido a los problemas inherentes al uso de las redes.

Los gremios alimentarios de las especies capturadas se determinaron por revisión de los trabajos previos de Jenkings (1969), Phelps y Meyer de Schaunensse (1979), Poulin et al. (1993, 1994a, 1994b) y observaciones individuales. De allí se designaron como insectívoras a todas las especies que se alimentan principalmente de pequeños artrópodos y que pueden o no complementar su dieta con frutos; frugívoras las que se alimentan de frutos carnosos; frugívoras-insectívoras las que se alimentan en igual proporción de frutos y artrópodos; frugívoras-folívoras las que se alimentan de frutos y hojas; nectarí-

TABLA 1. Número de especies, número de individuos y recapturas correspondientes al muestreo entre Julio de 1993 y Junio de 1994 del sotobosque de la selva decidua, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela.

Meses	Estación	Número de			Número acumulado de		
		especies	capturas	recapturas	especies	capturas	
Julio	lluviosa	22	49	0(0%)	22	49	
Agosto	lluviosa	18	54	2(4%)	31	103	
Septiembre	lluviosa	14	39	2(5%)	35	142	
Octubre	lluviosa	19	22	1(5%)	40	164	
Noviembre	lluviosa	21	29	5(17%)	47	193	
Diciembre	seca	12	20	7(35%)	50	213	
Enero	seca	24	56	3(5%)	58	269	
Febrero	seca	15	31	8(26%)	59	300	
Marzo	seca	29	61	15(25%)	66	361	
Abril	seca	26	43	10(23%)	68	404	
Mayo	seca	14	17	7(41%)	70	421	
Junio	lluviosa	19	29	7(24%)	72	450	
Promedio de estación seca		20	38				
Promedio de estación lluviosa		18	37				

voras-insectívoras las que se alimentan de néctar y pequeños artrópodos; granívoras las que se alimentan de semillas; granívoras-insectívoras las que se alimentan de semillas y artrópodos; omnívoras las que tienen una dieta amplia incluyendo los hábitos antes descritos; carnívoras las que se alimentan de carne que cazan activamente o de animales muertos.

RESULTADOS

Dentro del sotobosque, se capturaron 450 individuos pertenecientes a 72 especies (67 residentes y 5 migratorias) de 16 familias. Adicionalmente a las especies capturadas, se logró identificar por medio de observaciones visuales y/o auditivas otras 32 especies, que

elevan a 104 el número de especies en la selva bajo estudio (Apéndice 1). Las familias Emberizidae (147 capturas) y Tyrannidae (84 capturas) tuvieron el mayor número de especies (17 cada una). La especie más abundante fue *Coryphospingus pileatus* (Emberizinae) con 36 capturas (8% del total), siendo la única especie capturada en todos los muestreos mensuales. La Fig. 1 muestra la composición y el número de especies de cada una de las familias que componen la muestra.

La Fig. 2, muestra como la curva de saturación de especies se mantiene creciente y en ningún momento tiende a la estabilización, lo que nos indica que si se continuara el muestreo se debería detectar un número mayor de especies en este ambiente.

Al calcular el Indice de Similaridad entre

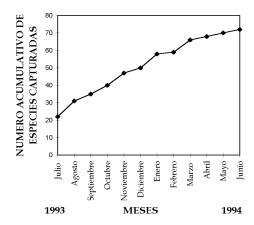


FIG. 2. Curva de saturación de especies de la muestra de aves del sotobosque de la selva decidua del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela

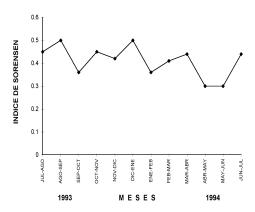


FIG. 3. Similitud en la composición de especies (de la muestra) de un mes con respecto al siguiente, medida a través del índice de similaridad de Sorensen.

una muestra mensual y la siguiente, se obtiene una marcada variación, oscilando los valores entre un 30 y 50%. (Fig. 3).

La Tabla 1 muestra la información mensual de capturas y recapturas durante el muestreo. Podemos notar que el promedio de especies capturadas y el número de capturas totales no difieren marcadamente entre la estación seca y la estación lluviosa. Las recapturas por su parte alcanzan sólo el 16% de las capturas totales (67 de 407, sin incluir Trochilidae), pero sus proporciones tienden a aumentar dentro de cada muestra con el tiempo.

Un total de 9 gremios alimentarios se encontraron en la muestra. De ellos, el más abundante tanto en número de especies como en capturas totales fue el de aves insectívoras (Tabla 2), mostrando una marcada variabilidad entre una estación y la otra. Sin embargo, los granívoros fueron más abundantes durante la estación lluviosa (33% de las capturas totales en esta estación del año). nectarívoro-insectívoros mostraron cierta diferencia en cuanto al número de especies capturadas entre una estación y la otra, pero el número de capturas entre ambas estaciones fue similar. Los frugívoros y frugívoro-insectívoros son pocos en ambiente. Este último grupo fue capturado en menor número durante la estación lluviosa (50% menos). De los gremios frugívoro-folívoros, omnívoros y carnívoros se tiene registro de una sola especie para cada caso. Los frugívoros-folívoros están representados por Saltator albicollis que se muestra más abundante durante la estación seca, disminuyendo sus capturas en un 50% durante la estación lluviosa. Los omnívoros están representados Pitangus sulphuratus, una especie de los estratos superiores de la selva y que sólo se capturó durante la estación seca. El gremio de los carnívoros es accidental, pues se capturó un sólo individuo de Buteo magnirostris, una especie que posiblemente obtiene su alimento en las sabanas adyacentes de la selva.

La mayor diferencia entre los gremios, excluyendo a los gremios con una sola especie capturada, la encontramos entre los insectívoros y los granívoro-insectívoros, en donde por cada 21 especies de insectívoros en la muestra tenemos un granívoro-insectívoro. Sin embargo, la diferencia no es tan marcada

TABLA 2. Riqueza y abundancia de los gremios de la selva decidua del Parque Nacional Henri Pittier durante las estaciones de sequía y lluvia.

Gremio	Total especies	N° de espec	ies en la estación	N° de captura	s en la estación	Capturas
alimentario*	capturadas (%)	seca (%)	lluviosa (%)	seca (%)	lluviosa (%)	totales (%)
Ι	41 (57%)	37 (60%)	16 (40%)	125 (50%)	53 (27%)	178 (40%)
F	3 (4 %)	2 (3%)	3 (8%)	7 (3%)	6 (3%)	13 (3%)
FI	6 (6%)	4 (7%)	2 (5%)	17 (7%)	8 (4%)	25 (6%)
FF	1 (1%)	1 (2%)	1 (3%)	10 (4%)	4 (2%)	14 (3%)
NI	9 (13%)	5 (8%)	8 (21%)	23 (9%)	24 (12%)	47 (10%)
G	10 (14%)	8 (13%)	7 (18%)	45 (18%)	65 (33%)	110 (24%)
GI	2 (3%)	2 (3%)	2 (5%)	22 (9%)	39 (20%)	61 (14%)
О	1 (1%)	1 (2%)	0 (0%)	2 (0%)	0 (0%)	2 (0%)
С	1 (1%)	1 (2%)	0 (0%)	1 (0%)	0 (0%)	1 (0%)
Totales (%)	72 (100%)	61 (100%)	39 (100%)	251 (100%)	199 (100%)	450 (100%)

^{*}I, insectívoros; F, frugívoros; FI frugívoro-insectivoro; FF, frugívoro-folívoro; NI, nectarívoro-insectívoro; G, granívoro; GI, granívoro-insectívoro; O, omnívoro; C, carnívoro.

TABLA 3. Relación entre el gremio de las aves insectívoras vs el resto de los gremios que componen la muestra de aves del sotobosque de la selva decidua del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela.

Insectívoras vs	Relación según el número de					
	especies	capturas				
F^1	14:1	14:1				
FI^1	10:1	7:1				
FF^1	41:1	13:1				
G^1	4:1	2:1				
GI^1	21:1	3:1				
NI^1	5:1	4:1				
O^1	41:1	89:1				
C^1	41:1	178:1				

¹Para significación, ver Tabla 2.

al considerar el número de capturas, en donde las proporciones se reducen a 3:1. La Tabla 3 muestra la proporción de los insectívoros con los demás gremios que componen la muestra.

DISCUSIÓN

Un alto número de especies (104) fue encontrado en la selva decidua bajo estudio (Apéndice 1), 72 de las cuales fueron capturadas con redes dentro del sotobosque. Este último número resulta elevado considerando que el área total muestreada es de sólo 1 Ha, que la frecuencia con la que se realizaron los muestreos fue mensual (12 muestras/año) y que la muestra incluye solamente las especies capturadas. Otros estudios en selvas tropicales obtienen resultados similares cuando aumentan el esfuerzo de muestreo o combinan muestreos con redes y/u observaciones de campo. Orians (1969) observó 64 especies en un bosque seco de Costa Rica durante 13 muestreos mensuales consecutivos. Terborgh & Faaborg (1980) encontraron 73 especies en una selva decidua al norte de Venezuela, por medio de redes y observaciones de campo; Karr et al. (1982) registraron similar número de especies (74) utilizando redes en una selva siempre verde tropical de Panamá, pero su esfuerzo y número de capturas fue el doble; Verea et al. (1997) requirió de muestreos semanales (52 muestras/año), para capturar un total de 73 especies en una selva decidua al norte de Venezuela.

La comunidad de aves del sotobosque mostró una alta tasa de recambio de un mes a otro, sin mostrar una tendencia definida a lo largo del año (Fig. 3). Las muestras, en el mejor de los casos, son similares en un 50%, a pesar de que el número de especies registradas en la estación seca (20) es similar al de la estación lluviosa (19) y que el promedio de capturas (38 y 37 respectivamente) fue similar (Tabla 1). Este alto recambio se debe en gran medida a que 16 especies (22% de la muestra), entre ellas B. magnirostris, Sittasomus griseicapillus, Cyclarhis gujanensis, Megarhynchus pitangua, Myiodynastes maculatus, Pachyramphus cinnamomeus, Todirostrum sylvia, Tachyphonus rufus, fueron capturadas solamente en una oportunidad y corresponden a especies que se alimentan principalmente en los estratos superiores de la selva. Karr et al. (1982) señalan este factor como uno de los más importantes en la obtención de registros simples, pues estas especies que habitan en los estratos superiores de la selva, por lo general, no pueden ser alcanzadas por las redes. Si consideramos como raras todas las especies cuyas capturas estén en proporciones inferiores al 2% de la muestra, tenemos que el 81% de las especies son raras. Si se usa una definición del 1%, tenemos que el 63% de las especies son raras. Estos resultados son parecidos a los obtenidos en Brasil por Novaes (1970) quien realizando muestreos con redes de neblina, en una selva siempre verde tropical, encuentra que el 78% y 64% de las especies capturadas constituían menos del 2% y 1% de la muestra respectivamente. Karr (1977) en

muestreos realizados en Panamá encuentra que el 62% de las especies son raras.

En nuestro estudio solamente 14 especies se capturaron en una proporción mayor al 2% de la muestra. Muchas de estas corresponden a especies que normalmente se alimentan cerca del suelo, tales como C. pileatus, Cnemotriccus fuscatus, Formicivora grisea, Tiaris bicolor, por lo que se capturan más fácilmente. Este alto número de especies raras pareciera ser una característica propia de los ambientes tropicales. La baja abundancia de muchas especies en ambientes de selva tropical es corroborada por varios autores (Orians 1969, MacArthur 1972, Karr 1977, Poulin et al. 1993). Este efecto de las especies raras se puede observar claramente en la Fig. 2, donde tenemos una curva de saturación siempre creciente producto de la incorporación constante de al menos una nueva especie en cada uno de los muestreos realizados, lo que va generando muestras distintas a las anteriores y produce una alta variabilidad al aplicar el índice de similaridad entre una muestra y la siguiente (Fig. 3), además de dejar abierta la posibilidad de encontrar nuevas especies si aumentamos nuestro tiempo de muestreo y así aumentar la variación. Esto también se traduce en una baja tasa de recapturas (ver Tabla 1).

Las pocas capturas de estas especies en las muestras pudieron estar determinada por la frecuencia de los muestreos utilizada. Esto se refleja en el bajo número de recapturas obtenidas en todo el año (Tabla 1). Además, otras especies que se esperábamos capturar tales como Thamnophilus doliatus, Xenops minutus, Phacellodomus rufifrons, Synallaxis albescens, Todirostrum cinereum, Melanerpes rubricapillus, Turdus nudigenis y Myrmeciza longipes nunca visitaron las redes, aunque fueron observadas en repetidas oportunidades. Estas especies han sido capturadas en ambientes similares al norte de Venezuela por Poulin et al. (1996) y Verea et al. (1997). Por otro lado, el bajo dosel de esta

selva y la pérdida del follaje en la estación seca, favoreció la captura, en proporciones bajas, de especies que habitan normalmente en el estrato superior de la misma, tales como P. cinnamomeus, M. maculatus, B. magnirostris, Myiozetetes similis, Myiarchus venezuelensis, P. sulphuratus, Tyrannus melancholicus, M. pitangua, T. rufus y Forpus passerinus. Es esta caída del follaje lo que transforma a una selva cerrada en una selva abierta, siendo también posible que individuos comunes de las formaciones vecinas (pastizales, sabanas de montaña) como Stelgydopterix ruficollis, Scardafella squammata y Leptotila verreauxi al aumentar su área de forrajeo por el estrés alimentario de la época, fueran alcanzados por las redes. Así también lo señala Verea et al. (1997) en estudios realizados en un ambiente similar al norte de Venezuela. Poulin et al. (1994b) también señala el aprovechamiento de recursos por parte de muchas especies en hábitats vecinos.

Aunque en algunos ambientes tropicales es bien conocido que las aves migratorias son capaces de producir grandes cambios en la composición de las comunidades de aves tropicales (Karr et al. 1982), en nuestro caso particular las especies migratorias jugaron un papel menor en los cambios observados en la comunidad de aves, estando este grupo representado en la muestra por 5 especies: Seiurus aurocapillus, S. noveboracensis, Setophaga ruticilla (neárticas), Vireo olivaceus y Miyiopagis viridicata (australes), las cuales en conjunto representan tan solo el 2.7% de las capturas totales. Hespenheide (1980) encuentra 33 especies migratorias en una muestra de 107 especies en un bosque seco de Panamá. Terborgh & Faaborg (1980) trabajando en varios ambientes neotropicales encuentran que las especies migratorias llegan a formar hasta el 66% de sus muestras. Los mismos autores igualmente encuentran 3 especies migratorias del neártico en una muestra de 73 especies al norte de Venezuela. Poulin et al. (1993) encuentra que una fracción muy pequeña (3.7%) de la avifauna estudiada al norte de Venezuela está formada por aves migratorias.

A su vez, estos cambios en el ambiente afectaron a los distintos gremios que componen la muestra. Las aves insectívoras presentaron la mayor variación entre una estación y la otra (Ver Tabla 2), disminuyendo de 37 especies capturadas en la estación seca a 16 en la estación lluviosa. Estos resultados difieren de los obtenidos por Poulin et al. (1994b), donde los insectívoros presentan la menor variación estacional. Pensamos que esta diferencia se debe a que algunas de las especies presentes en la muestra durante la estación seca, entre ellas P. cinnamomeus, M. maculatus, T. melancholicus, M. similis y S. ruficollis desaparecen del sotobosque durante la estación lluviosa. Sin embargo, no abandonan la selva durante ésta estación del año. Poulin et al. (1993, 1994a) lo corroboran al señalar que las especies insectívoras son el gremio alimentario más sedentario. Aparentemente es el aumento del follaje lo que les impide que sean alcanzadas por las redes. Así lo señala también Verea et al (1997). Es entonces el aumento de espacios libres dentro de la selva por la falta de hojas en la estación seca, unido al bajo dosel de la misma, lo que facilitó a éstas pocas especies insectívoras de forrajeo alto penetrar en la selva y ser alcanzadas por las redes dentro del sotobosque. Paralelamente, las aves insectívoras se reproducen en estos ambientes durante la estación de lluvias, como una respuesta al aumento en la abundancia de artrópodos (Poulin et al. 1992) lo que se traduce en una disminución en sus tasas de capturas durante ésta estación del año.

Por otra parte, la disminución de los recursos alimentarios en la estación seca determina que muchas especies deban aumentar su área y horas de actividad diaria en busca de alimento (Karr et al. 1982, Foster 1982, Worthington 1990) además, que muchas especies se ven en la necesidad de cambiar su dieta y tengan que buscar en luga-

res que antes no frecuentaban. Así, durante nuestro estudio, observamos especies de aves generalmente insectívoras como M. similis, M. pitangua, M. maculatus y T. melancholicus consumiendo néctar y frutos hacia el final de la estación seca. Trainer & Will (1984), Poulin et al. (1994a, 1994b) señalan a éstas y otras especies generalmente insectívoras alimentándose de néctar y frutos en neotropicales. Worthington (1990) señala a algunas especies de aves frugívoras comiendo insectos en la época de escasez. Bechard (1982) estudiando el comportamiento de caza de una especie de Falconiforme, señala que la ausencia de cobertura en las selvas facilita la localización y captura de sus presas. Pensamos que de igual manera puede ocurrir con algunas de las especies insectívoras, tales como P. cinnamomeus, M. maculatus, T. melancholicus y M. similis, que normalmente fueron observadas capturando su alimento en pleno vuelo. La época de escasez motiva a estas especies a ampliar su área de forrajeo, siendo favorecidas por la ausencia de follaje, permitiendo su entrada al sotobosque de la selva y facilitando sus capturas sólo en esta época del año. Este aumento en las horas de actividad y el área de acción de las especies, unido a la escasez de follaje y la altura del dosel, probablemente contribuyeron al aumento de las capturas de los insectívoros durante la estación seca. Pensamos que estas mismas razones motivaron la captura de P. sulphuratus, la única especie omnívora de la muestra.

Los granívoros por su parte no muestran una diferencia significativa entre el número de especies obtenidas en ambas estaciones, pero su número de capturas se incrementa notablemente en la estación lluviosa (Tabla 2). Este aumento se debió a que todos los individuos de *Sporophila lineola* fueron capturados durante la estación lluviosa (Ver Apéndice 1), ya que ésta es una especie que viaja desde la zona sur del país para reproducirse en los lugares montañosos de la región norte.

(Miguel Lentino, com. pers.). Luego inicia su viaje de regreso que coincide con el inicio de la estación seca, estando completamente ausente en la misma, siendo esta otra de las razones que hacen de este gremio el más abundante en la estación lluviosa, incluso más que los insectívoros, permitiéndoles estar en una proporción de 1:1 en cuanto a número de capturas con respecto al último grupo (Tabla 3). Los granívoros-insectívoros también muestran un aumento marcado de sus capturas en la estación lluviosa. Esto es debido a que C. pileatus duplicó sus capturas durante ésta estación (de 12 a 24), notándose un claro aumento de juveniles en esta época del año. Este mismo aumento en la presencia de juveniles es observado al inicio de la estación seca en S. albicollis, la única especie frugívora-folívora en la muestra, lo que aumenta sus capturas en ésta estación del año

Los nectarivoros-insectivoros por su parte no presentan diferencias significativas en cuanto a las capturas entre ambas estaciones, siendo Glaucis hirsuta la especie más abundante de este grupo, concentrando la mayor parte de sus capturas en la estación seca, aprovechando el florecimiento de los grandes árboles. También fue G. hirsuta el nectarívoro más abundante encontrado por Verea et al. (1997) en una selva decidua al norte de Venezuela. Phaethornis anthophilus no muestra mayores variaciones entre ambas estaciones y el resto de las especies se encuentra en proporciones inferiores al 2% de la muestra (Ver Apéndice 1). Algunas especies como Amazilia tobaci, Klais guimeti y Phaethornis longuemareus fueron capturadas una sola vez, por lo que sería una especulación hacer comentarios acerca de su comportamiento.

Los frugívoros resultaron ser escasos. A excepción de *Chiroxiphia lanceolata*, el resto de las especies están por debajo del 1% de la muestra total. Este bajo número de especies se debe a que este tipo de ambiente soporta pocas especies de plantas de frutos carnosos

(Poulin *et al.* 1993) lo que determina que su relación con el gremio de los insectívoros sea tan marcada (Ver Tabla 3).

Los frugívoro-insectívoros también resultaron ser escasos con sólo 4 especies (ver Tabla 2), de las cuales Myiarchus tyrannulus representó el 56% de las capturas de este gremio. Estos presentaron una marcada variación de su abundancia entre la estación seca y la lluviosa, reduciendo su tasa de capturas en un 53% (de 17 a 8 respectivamente). Esta reducción se debió a que M. tyrannulus redujo notablemente sus capturas en la estación lluviosa (44%); las razones que motivaron este descenso parecieran ser las mismas que afectaron a las especies insectívoras de los estratos superiores durante la estación de lluvias. Verea et al. (1997) señala a ésta especie visitando la hojarasca del suelo para capturar insectos durante la estación seca en una selva decidua al norte de Venezuela, lo que puede contribuir con sus capturas en ésta estación del año. Adicionalmente, Hylophilus flavipes desaparece de la muestra totalmente en la estación lluviosa. Pensamos que esta especie utiliza esta selva para reproducirse durante la estación seca, ya que todos los individuos capturados presentaron parches reproductivos activos. El resto de las especies se mostraron en proporciones inferiores al 1%.

El único individuo carnívoro *B. magnirostris* se favoreció con la caída de las hojas (Bechard, 1982) y logró observar algunas especies en las redes, precipitándose sobre ellas y siendo igualmente capturado. Por ello consideramos esta captura como accidental.

Para finalizar, podemos concluir que la selva decidua bajo estudio presenta una amplia riqueza de especies, siendo indudablemente necesaria su conservación; por otra parte, los datos del muestreo muestran una alta tasa de recambio entre muestras mensuales sucesivas dentro del sotobosque, producto de la incorporación constante de especies nuevas. Esta incorporación de especies crea

una curva de saturación de crecimiento estable, lo que hace difícil establercer recambios significativos de la comunidad general entre las estaciones; además genera un alto porcentaje de especies raras. Esto podría considerarse como el resultado de una alta riqueza de especies unida a características propias del muestreo (sólo 8 redes, frecuencia de una vez al mes), así como a características del ambiente (bajo dosel y pérdida estacional del follaje) estudiado. Las especies insectívoras presentaron las mayores variaciones entre ambas estaciones, favorecidas en parte por la falta de cobertura, que permitió a algunas especies de estratos superiores o formaciones vecinas fueran capturadas de manera simple dentro del sotobosque. Unido a esto, una disminución de la tasa de capturas durante la estación lluviosa que se corresponde con la época de reproducción, contribuyó con esta marcada diferencia. Similares a éstas se comportaron los frugívoro-insectívoros. El resto de los gremios se comportó de manera más o menos estable en cuanto a su abundancia.

AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos expresar nuestro más sincero agradecimiento al Dr. A. Fernández Badillo por todo el apoyo y entusiasmo depositado en realización de este importante proyecto; a C. Bosque, por todo su apoyo, confianza, recomendaciones y consejos en la realización de este y muchos otros trabajos; un agradecimiento muy especial a Brigitte Poulin por todas los comentarios y sugerencias realizados a nuestro trabajo; a J. M. Verea y H. Herrera por su entusiasmo y ayuda en la realización de los muestreos. A Aurimar Magallanes por su ayuda en la identificación de las especies vegetales observadas. A las siguientes instituciones: Estación Biológica "Dr. Alberto Fernández Yepez" de Rancho Grande; a la Sociedad Científica Amigos del Parque Nacional Henri Pittier, en especial al Dr. E.

Fernández Badillo; a la Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, en especial a la persona del Sr. Miguel Lentino; a la Colección Ornitológica Phelps y al Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA) de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela.

REFERENCIAS

- Bechard, M. J. 1982. Effect of vegetative cover on foraging site selection by Swainson's hawk. Condor 84: 153–159.
- Beebe, W. 1947. Avian migration at Rancho Grande in north-central Venezuela. Zoologica. 32: 153–168.
- Beebe. W. 1949. The swifts of Rancho Grande, North-Central Venezuela, with special reference to migration. Zoologica 34: 53–62.
- Fernández-Badillo, A. 1997. El Parque Nacional Henri Pittier: Los vertebrados. Trabajo de ascenso, Facultad de Agronomía, Univ. Central de Venezuela, Maracay, Venezuela.
- Foster, R. B. 1982. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201–212 *in* Leigh, E. G., Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor (eds.). The ecology of a tropical forest. Washington D.C. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hespenheide, H. A. 1980. Bird community structure in two Panama forest: residents, migrants, and seasonality during the nonbreeding season. Pp. 227–237 in Keast, A., E. S. Morton (eds.). Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and conservation. Smithsonian Institutions Press, Washington D.C.
- Jenkings, R. 1969. Ecology of three species of Saltator in Costa Rica with special reference to their frugivorous diet. Ph. D. thesis, Harvard Univ., Cambridge, Massachusetts.
- Karr, J. R. 1977. Ecological correlates of rarity in a tropical forest birds community. Auk 94: 240– 247.
- Karr, J. R., D. W. Schemske, & N. V. L. Brokaw. 1982. Temporal variation in the understory bird community of a tropical forest. Pp. 441– 453 in Leigh, E. G., Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor (eds.). The ecology of a tropical for-

- est. Washington D.C. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MacArthur, R. H. 1972. Geographical ecology. Harper & Row, New York.
- M.A.R.N.R. 1983. Sintesis del mapa de vegetación actual de Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Caracas.
- Montaldo, P. 1966. Principios ecológicos en la determinación de unidades básicas y su aplicación para el estado Aragua, Venezuela. Rev. Fac. Agron. Alcance (Maracay) 10: 1–91.
- Novaes, F. C. 1970. Distribuinção ecologica abundanciadas aves em um trecho da mata do baixo Río Guamá (Estado de Pará). Bol. Mus. Pare. Emileo Goeldi Ser. Zool. 71: 1–54.
- Odum, E. P. 1972. Ecología. Interamericana, México
- Orians, G. H. 1969. The number of birds species in some tropical forests. Ecology 50: 783–801.
- Phelps, W. H., Jr., & R. Meyer de Schaunensee. 1979. Una guía de las aves de Venezuela. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Poulin, B., G. Lefebvre, & R. McNeil. 1992. Tropical avian fenology in relation to abundance and explotation of food resources. Ecology 73: 2295–2309.
- Poulin, B., G. Lefebvre, & R. McNeil. 1993. Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. Ibis 135: 432–441.
- Poulin, B., G. Lefebvre, & R. McNeil. 1994a. Diets of land birds from northeastern Venezuela. Condor 96: 354–367.
- Poulin, B., G. Lefebvre, & R. McNeil. 1994b. Characteristics of feeding guilds and variation in diets of birds species of three tropical sites. Biotropica 26: 187–197.
- Ramia, M. 1981. Fenología de árboles de un bosque deciduo tropical. Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle. 41: 9–33.
- Schäfer, E., & W. H. Phelps. 1954. Las aves del Parque Nacional Henri Pittier (Rancho Grande) y sus funciones ecológicas. Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat. 16(83): 3–168.
- Terborgh, J. W., & J. R. Faaborg. 1980. Factor affecting the distribution and abundance of North American migrants in the eastern caribbean region. Pp. 145–155 *in* Keast, A., E. S. Morton (eds.). Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution and con-

servation. Smithsonian Institutions Press, Washington D.C.

Trainer, J. L., & T. C. Will. 1984. Avian methods of feeding on *Bursera simaruba* (Burceraceae) fruits in Panamá. Auk 101: 193–195.

Verea, C., A. Férnandez-Badillo, & A. Solorzano. 1997. Avifauna del bosque tropófilo basimontano deciduo de la vertiente sur del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. Rev. Fac. Agron. (Maracay) 23: 107–124.

Wetmore, A. 1939a. Lista parcial de los pájaros del Parque Nacional de Venezuela. Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat. 5(40): 359–388.

Wetmore, A. 1939b. Observations on the birds of

northern Venezuela. Proc. U. S. Nat. Mus. 87: 173–260.

Wiedenfeld, D. A., S. S. Thomas, & B. R. Mark. 1985. Birds of a tropical deciduous forest in extreme northwestern Perú. Ornithol. Monogr. 36: 305–312.

Worthington, A. H. 1990. Comportamiento de forrajeo de dos especies de saltarines en respuesta a la escasez de frutos. Pp. 285–304 in Leigh, E. G., Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor (eds.). The ecology of a tropical forest. Washington D.C. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

APENDICE 1. Lista de especies capturadas y observadas, tipo de alimento, proporción de las especies capturadas en la muestra y diferencia de capturas según la estación, en la selva decidua del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela.

Taxón	Gremio	% en la	Muestras	Capturas e	n la estación	Capturas
	alimentario	muestra	presentes	seca	lluviosa	totales
Tinamidae						
Crypturellus erythropus*	Frutas, semillas	0	0	0	0	0
Cathartidae						
Cathartes aura*	Carnívoro	0	0	0	0	0
Coragyps atratus*	Carnívoro	0	0	0	0	0
Sarcoramphus papa*	Carnívoro	0	0	0	0	0
Accipitridae						
Buteo magnirostris	Carnívoro	0.22	1	1	0	1
Buteogallus urubitinga*	Carnívoro	0	0	0	0	0
Falconidae						
Milvago chimachima*	Carnívoro	0	0	0	0	0
Polyborus plancus*	Carnívoro	0	0	0	0	0
Cracidae						
Ortalis ruficauda*	Frutas, semillas	0	0	0	0	0
Charadriidae						
Vanellus chilensis*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Columbidae						
Columbina passerina	Granívoro	7.56	8	9	25	34
Columbina talpacoti	Granívoro	3.33	4	15	0	15

APENDICE 1. Continuación.

Taxón	Gremio	% en la	Muestras	Capturas e	en la estación	Capturas
	alimentario	muestra	presentes	seca	lluviosa	totales
Leptotila verreauxi	Granívoro	1.78	4	8	0	8
Scardafella squammata	Granívoro	0.22	1	1	0	1
Psittacidae						
Aratinga pertinax*	Frugívoro	0	0	0	0	0
Forpus passerinus	Frugívoro	0.67	2	3	0	3
Caprimulgidae						
Nyctidromus albicollis*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Cuculidae						
Coccyzus americanus*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Piaya cayana*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Tapera naevia*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Apodidae						
Streptoprocnes zonaris*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Trochilidae						
Amazilia fimbriata	Nectinsect.	0.44	2	0	2	2
Amazilia tobaci	Nectinsect.	0.22	1	1	0	1
Chalybura buffoni	Nectinsect.	0.67	3	1	2	3
Chlorostilbon mellisugus	Nectinsect.	0.67	3	0	3	3
Glaucis hirsuta	Nectinsect.	3.56	7	11	5	16
Klais guimeti	Nectinsect.	0.22	1	0	1	1
Phaethornis anthophilus	Nectinsect.	3.11	6	6	8	14
Phaethornis longuemareus	Nectinsect.	0.22	1	0	1	1
Picidae						
Melanerpes rubricapillus*	Fruginsect.	0	0	0	0	0
Veniliornis kirki	Insectívoro	0.44	2	2	0	2
Picumnus squamulatus	Insectívoro	0.44	2	2	0	2
Bucconidae						
Hypnelus ruficollis	Insectívoro	0.89	3	3	1	4
Galbulidae						
Galbula ruficauda	Insectívoro	1.56	4	5	2	7
Trogonidae						
Trogon collaris*	Insectívoro	0	0	0	0	0

VEREA & SOLORZANO

APENDICE 1. Continuación.

Taxón	Gremio	% en la	Muestras	Capturas e	en la estación	Capturas
	alimenta ri o	muestra	presentes	seca	lluviosa	totales
Dendrocolaptidae						
Campylorhamphus trochilirostris	Insectívoro	1.33	3	6	0	6
Dendrocichla fuliginosa	Insectívoro	0.22	1	0	1	1
Lepidocolaptes souleyetii	Insectívoro	1.56	5	3	4	7
Sittasomus griseicapillus	Insectívoro	0.22	1	1	0	1
Xiphorhynchus picus	Insectívoro	0.67	3	2	1	3
Furnariidae						
Phacellodomus rufifrons*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Synallaxis albescens*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Xenops minutus*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Formicariidae						
Dysithamnus mentalis	Insectívoro	0.44	1	2	0	2
Formicivora grisea	Insectívoro	4.67	6	21	0	21
Myrmeciza longipes*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Sakesphorus melanonotus	Insectívoro	0.89	2	4	0	4
Thamnophilus doliatus*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Vireonidae						
Cyclarhis gujanensis	Insectívoro	0.22	1	1	0	1
Hylophilus aurantiifrons	Insectívoro	0.89	3	3	1	4
Hylophilus flavipes	Fruginsect.	1.33	4	6	0	6
Vireo olivaceus	Insectívoro	0.44	1	2	0	2
Tyrannidae						
Atalotriccus pilaris	Insectívoro	0.67	3	3	0	3
Camptostoma obsoletum	Insectívoro	0.89	3	1	3	4
Cnemotriccus fuscatus	Insectívoro	5.56	10	16	9	25
Megarhynchus pitangua	Insectívoro	0.22	10	1	0	1
Muscivora tyrannus*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Myiarchus tyrannulus	Fruginsect.	3.11	6	9	5	14
Myiarchus venezuelensis	Insectívoro	0.67	2	3	0	3
Myiodynastes maculatus	Insectívoro	0.22	1	1	0	1
Myiopagis viridicata	Insectívoro	1.11	4	1	4	5
Myiophobus fasciatus	Insectívoro	0.44	1	2	0	2

APENDICE 1. Continuación.

Taxón	Gremio	% en la	Muestras	Capturas e	n la estación	Capturas
	alimentario	muestra	presentes	seca	lluviosa	totales
Myiozetetes cayanensis*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Myiozetetes similis	Insectívoro	1.11	1	5	0	5
Pachyramphus cinnamomeus	Insectívoro	0.22	1	1	0	1
Phaeomyias murina	Fruginsect.	0.89	3	1	3	4
Pitangus sulphuratus	Omnívoro	0.44	2	2	0	2
Sublegatus modestus	Insectívoro	1.78	5	2	6	8
Todirostrum sylvia	Insectívoro	0.22	1	1	0	1
Todirostrum cinereum*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Tolmomyias flaviventris	Insectívoro	0.67	3	1	2	3
Tyrannus melancholicus	Insectívoro	0.44	1	2	0	2
Pipridae						
Chiroxiphia lanceolata	Frugívoro	2.00	6	6	3	9
Pipra erythrocephala	Frugívoro	0.22	1	0	1	1
Troglodytidae						
Thryothorus rufalbus	Insectívoro	0.67	3	3	0	3
Troglodytes aedon	Insectívoro	1.11	4	4	1	5
Mimidae						
Mimus gilvus*	Fruginsect.	0	0	0	0	0
Hirundinidae						
Stelgydopteryx ruficollis	Insectívoro	0.44	1	2	0	2
Corvidae						
Cyanocorax ynca*	Omnívoro	0	0	0	0	0
Muscicapidae						
Turdinae						
Turdus leucomelas	Insectívoro	0.67	3	3	0	3
Turdus nudigenis*	Insectívoro	0	0	0	0	0
Silviinae						
Polioptila plumbea	Insectívoro	4.22	10	7	12	19
Ramphocaenus melanurus	Insectívoro	0.22	1	0	1	0
Emberizidae						
Coerebinae						
Coereba flaveola	Nectinsect.	1.33	4	4	2	6

VEREA & SOLORZANO

APENDICE 1. Continuación.

Taxón	Gremio	% en la	Muestras	Capturas e	n la estación	Capturas
	alimentario	muestra	presentes	seca	lluviosa	totales
Thraupinae						
Eucometis penicillata	Insectívoro	0.44	1	2	0	2
Euphonia xanthogaster*	Frugívoro	0	0	0	0	0
Rhodinocichla rosea	Insectívoro	0.89	3	4	0	4
Tachyphonus rufus	Fruginsect.	0.22	1	1	0	1
Thraupis episcopus*	Frugívoro	0	0	0	0	0
Icterinae						
Icterus nigrogularis*	Frugívoro	0	0	0	0	0
Psarocolius decumanus*	Frugívoro	0	0	0	0	0
Cardinalinae						
Cyanocompsa cyanea	Granívoro	1.11	3	2	3	5
Saltator albicollis	Frugfolív.	3.11	8	10	4	14
Parulinae						
Basileuterus flaveolus	Insectívoro	0.44	2	0	2	2
Seiurus aurocapillus	Insectívoro	0.22	1	1	0	1
Seiurus noveboracensis	Insectívoro	0.44	2	2	0	2
Setophaga ruticilla	Insectívoro	0.44	2	2	0	2
Emberizinae						
Arremonops conirostris	Granívoro	1.33	5	1	5	6
Coryphospingus pileatus	Graninsect.	8.00	12	12	24	36
Sporophila intermedia	Granívoro	1.11	3	1	4	5
Sporophila lineola	Granívoro	3.33	3	0	15	15
Sporophila minuta	Granívoro	0.89	4	0	4	4
Tiaris bicolor	Graninsect.	5.56	9	10	15	25
Volatina jacarina	Granívoro	3.78	6	8	9	17

^{*}La especie fue determinada visual y/o auditivamente, pero no fue capturada por las redes.