

## ASPECTOS ECOLOGICOS DE LA DISEMINACION DE CINCO ESPECIES DE MUERDAGOS POR AVES

CARLA RESTREPO\*

### RESUMEN

Uno de los rasgos que han sido señalados como indicadores de interacciones coevolutivas estrechas entre las plantas y sus diseminadores ha sido el alto contenido de nutrientes de la pulpa de los frutos y/o la alta cantidad de pulpa que puede ser empleada por las aves y que traen como resultado final un grado de beneficio total elevado para las aves.

Partiendo del supuesto de que entre los muérdagos y las aves que los diseminan ha ocurrido una coevolución extensa y de la hipótesis de que los frutos de las familias Viscaceae (*Phoradendron* 1 y *P. jenmanii*), Loranthaceae (*Cladocolea lenticellata*)-Eremolepidaceae (*Antidaphne viscoidea*) deben ofrecer entonces un grado de beneficio total elevado, que va a variar para cada uno de los grupos de plantas por la diferente estructura de los frutos, se estudió el comportamiento anual del grupo de aves que llevaron a cabo su diseminación.

El grado de beneficio total ofrecido por *P. jenmanii* y *C. lenticellata* fue diferente tal como se esperaba, lo mismo que los grupos de aves asociadas y la manera como llevaron a cabo la diseminación. Sin embargo, el bajo beneficio total que presentó *P. jenmanii* sugeriría que no ha ocurrido una coevolución extensa si nos basamos únicamente en este aspecto. Se discute esta anomalía y se propone que entre los muérdagos estudiados y sus diseminadores ha ocurrido una coevolución difusa, en oposición al modelo ampliamente aceptado de coevolución uno a uno.

**ABSTRACT.** *Ecological aspects of the dispersal by birds of five species of mistletoe.* Mistletoes and their avian dispersers were studied for one year in a cloud forest in the Western Andes of Colombia in an attempt to measure the degree of coevolution between them. It was predicted that those mistletoe species most dependent on dispersal by birds should have largest and/or most nutrient-rich fruits. Total food value was measured in fruits of several species: *Phoradendron* '1', *P. jenmanii* (Viscaceae), *Cladocolea lenticellata* (Loranthaceae), and *Antidaphne viscoidea* (Eremolepidaceae). The amount of total food value was different between *P. jenmanii* and *C. lenticellata*, as were their dispersal agents and strategies. However, the low food value of *P. jenmanii* suggests that it is not as highly coevolved as other mistletoe species in this aspect. This anomaly is discussed and a diffuse coevolution model is proposed for the entire mistletoe/bird disperser assemblage.

### INTRODUCCION

El valor nutritivo de la pulpa de los frutos ha sido considerado como uno de los rasgos más importantes que define el grado de

\* Sociedad Vallecana de Ornitología. Apartado Aéreo 26538. Cali, Colombia. Trabajo de grado presentado a la Universidad del Valle, Cali, Colombia, para optar al título de Biólogo-Zoólogo.

coevolución entre las aves frugívoras y las plantas que diseminan y el principal costo de una planta para conseguir una alta calidad en su diseminación (Snow 1971; McKey 1975). McKey (1975) propone dos patrones de coevolución: uno basado en frutos con una pulpa muy nutritiva y aves especialistas y otro basado en frutos con una pulpa poco nutritiva y aves oportunistas. Herrera (1981) recalca además la importancia que tiene la arquitectura o diseño de las frutas en el grado de beneficio total que puede ofrecer una planta a sus diseminadores y como otra posibilidad abierta para la evolución de interacciones muy estrechas de tipo coevolutivo entre las plantas y sus diseminadores.

Se ha considerado que las plantas parásitas (referidas aquí en general como 'muérdagos') pertenecientes a las familias Viscaceae y Loranthaceae s.str. y sus diseminadores han desarrollado coadaptaciones (Wetmore 1914; Sutton 1951; Docters van Leeuwen 1954; McKey 1975), entre otras razones por el grado de dependencia de las aves a una dieta rica en estos frutos y a una disminución del daño producido sobre las semillas, a la dependencia de estas plantas de las aves que las diseminan, a la ausencia de una cubierta dura en las semillas y finalmente al alto contenido de nutrientes en la pulpa de estos frutos.

Sin embargo, McKey (1975) y Snow (1981a) establecen que el sistema coevolutivo de aves relativamente especializadas y muérdagos posee características que se apartan notablemente de aquellas esbozadas para el sistema más amplio de aves "especialistas" y frutos que diseminan y Snow (1971) plantea la necesidad de ampliar su estudio en América.

Este trabajo estudia el comportamiento anual del sistema muérdagos-diseminadores contrastando la diseminación efectuada por las aves para los frutos de las familias Loranthaceae s.str.-Eremolepidaceae vs. Viscaceae, partiendo de la hipótesis de que frutos estrechamente relacionados con sus diseminadores deben ofrecer un beneficio total elevado y de que la diferente estructura de los frutos (semilla grande-pulpa densa y semilla pequeña-pulpa acuosa respectivamente) refleja diferencias en el grado de beneficio que ofrecen a las aves y que por consiguiente se reflejará en el grupo de aves que lleva a cabo su diseminación y en la calidad de ésta que efectúen.

### ANTECEDENTES

#### GENERALIDADES DEL FENOMENO DE LA DISEMINACION Y DEL FRUGIVORISMO

El fenómeno de la diseminación a que nos referiremos equivale al término inglés "dispersal" el cual implica la separación de los propá-

gulos o diásporas de la planta materna y su transporte a un sitio adecuado para su crecimiento y reproducción (Howe & Estabrook 1977).

Dependiendo de los agentes transportadores de las diásporas, Van der Pijl (1972) establece varias clases ecológicas de diseminación, siendo la efectuada por animales (zoocoria) la más primitiva y una de las más importantes en los trópicos en la medida en que las aves y mamíferos evolucionaron y proliferaron (Snow 1971). La diseminación por aves en las regiones neotropicales fue recibiendo mayor atención a partir de los trabajos de Snow (1962) y Snow (1970) sobre la importancia de las frutas en la dieta de algunas aves y la de las aves en la diseminación de sus semillas.

Sin embargo, no todas las aves que se alimentan de frutos son diseminadores. Algunas son predadores de semillas, bien sea porque las destruyen con su digestión (Snow 1971; Van der Pijl 1972; McKey 1975) o porque emplean materias nutritivas que forman parte del germen, logrando sólo algunas semillas sobrevivir porque son olvidadas (diseminadores almacenadores) (Van der Pijl 1972; Snow 1981a) o porque únicamente utilizan la parte carnosa de las frutas sin tocar las semillas ("ladrones de fruta") (Howe 1977).

Por lo tanto, para que ocurra una diseminación efectiva de los frutos, los diseminadores deben cumplir varios requisitos como son: no destruir las semillas, las deben remover de la vecindad de la planta materna, las deben transportar a hábitats adecuados para su germinación y crecimiento y deben visitar la planta regularmente (Howe & Estabrook 1977).

Snow (1971) realizó el primer intento de proveer un marco conceptual ecológico y evolutivo que le diera cohesión a lo conocido hasta ese entonces sobre las interacciones entre las aves frugívoras y las plantas que diseminan y luego McKey (1975) y Howe & Estabrook (1977) desarrollaron una serie de hipótesis para explicar los patrones de coevolución entre las frutas y sus agentes diseminadores y las consecuencias ecológicas de tomar caminos diferentes, tanto las plantas como los animales.

#### DICOTOMIA AVES ESPECIALISTAS - AVES GENERALISTAS

Dentro de las aves frugívoras que actúan como agentes diseminadores, Snow (1971) y Morton (1973) reconocen a un grupo que se alimenta exclusivamente de frutos a los cuales denominan "especialistas" o "frugívoros totales" en contraposición a otro que, a pesar de que se alimenta de frutos como adultos, incluye en su dieta de pollos alimentos de origen animal y que son, por lo tanto, menos especializados o "parcialmente frugívoros". Morton (1973) aclara

que la calidad frugívora parcial es la más común entre las aves neotropicales, pudiendo existir grados diversos en la utilización de frutos.

Estas dos condiciones de hábitos frugívoros fueron enfatizadas por McKey (1975) para poder establecer diferencias claras en las interacciones aves-plantas diseminadas y en la diseminación efectuada por cada uno de los grupos de aves. Hace obvio el hecho de que las aves especialistas obtienen todos los nutrientes (lípidos, proteínas, carbohidratos, etc.) consumiendo frutos y que las aves oportunistas (menos especializadas o parcialmente frugívoras) utilizan los frutos como una fuente de carbohidratos, agua y posiblemente minerales y vitaminas. Hacen parte de este grupo, fuera de las dadas por Snow (1971) y Morton (1973), aquellas que pueden ser primariamente insectívoras aun como adultos y aves frugívoras que ingieren como adultos cierta cantidad de insectos. Durante este trabajo éste será el significado que le daremos a los términos especialista y oportunista

Basado en la dicotomía anterior, McKey (1975) estableció y discutió dos patrones coevolutivos entre las aves frugívoras y las plantas que diseminan, los cuales fueron ampliados por Howe & Estabrook (1977). Estos patrones son los dos compromisos alternativos abiertos a las plantas, bien sea para obtener una alta calidad de diseminación a través de las aves especialistas, o bien para obtener una alta cantidad de diseminación a través de las aves oportunistas y esta diferencia en las estrategias de diseminación llevadas a cabo por los dos grupos de aves es fundamental, según McKey (1975), para el entendimiento de los dos patrones coevolutivos.

Bajo el término calidad, McKey (1975) incluye aspectos tales como la confiabilidad de las visitas por parte de los agentes diseminadores, la probabilidad de que la semilla ingerida sea depositada intacta, el tamaño adecuado de las semillas que debe encontrar un diseminador para poderlas transportar y la probabilidad de que una semilla sea depositada en un sitio favorable. Se pueden incluir otros rasgos como son la remoción de las semillas de la vecindad de la planta materna y el número de vuelos realizados por los diseminadores y el número, condición y destinación de las semillas en cada vuelo (Howe & Estabrook 1977). Con el término cantidad, McKey (1975) hace referencia a otro rasgo de la diseminación como es la capacidad de un sistema, es decir el número de semillas que pueden ser diseminadas.

Con tal base McKey (1975) postula que un aumento en la calidad de la diseminación se logra a costa de una disminución en su cantidad y a un aumento en la inversión de energía por parte de la planta en

la forma de frutos muy nutritivos y que un aumento en la cantidad de la diseminación implica una disminución en su calidad y una menor inversión de energía por cada fruto. McKey (1975) y Howe & Estabrook (1977) hacen las siguientes predicciones:

A. En las plantas que produzcan una gran masa de semillas y que requieran una alta cantidad de diseminación, habrá una selección positiva para los frutos que pueden ser explotados por una amplia variedad de animales, de tal manera que haya suficientes agentes para la diseminación de la cosecha (McKey 1975).

B. Ya que cada especie con un nicho amplio utiliza una gran proporción de los diseminadores disponibles cuando están en fructificación, se seleccionará fuertemente el desplazamiento de las épocas de fructificación de estas especies (McKey 1975).

C. Las plantas que produzcan una cosecha menos abundante de frutos muy nutritivos y que requieran de una alta calidad en la diseminación tendrán una selección menor por incrementar al grupo de deseminadores, por lo que se espera que los períodos de fructificación de estas plantas sean relativamente prolongados y en un tiempo dado presenten pocos frutos maduros (Howe & Estabrook 1977).

D. En las plantas dispersadas por especialistas se favorecerá el traslape de las épocas de fructificación de las diferentes especies que produzcan frutos con un alto contenido de nutrientes diferente y posiblemente el desplazamiento de aquellas que produzcan frutos con un contenido similar (Howe & Estabrook 1977).

E. Las especies explotadas por especialistas tendrán una cosecha relativamente uniforme a lo largo de su vida de adultos (Howe & Estabrook 1977).

F. Una planta explotada por especialistas puede incrementar el tamaño de la cosecha hasta un cierto nivel para luego estabilizarse y evitar que algunos frutos no sean consumidos, o bien para que las aves que se alimentan de ellos no se sacion y dejen caer las semillas de frutos consumidos en visitas previas bajo la planta materna, o bien para evitar que individuos saciados no vuelen a plantas conespecíficas reduciendo el transporte de las semillas a sitios adecuados para su crecimiento (Howe & Estabrook 1977).

G. Una planta explotada por especies oportunistas producirá una cosecha abundante y estacional, generalmente hasta alcanzar un tope y luego declinará. La población de aves disemina-

doras aumenta paralelamente con la cantidad de frutos y debido a su heterogeneidad es imposible predecir el destino que se le dé a las semillas, e incluso su tratamiento en el tracto digestivo (Howe & Estabrook 1977).

#### LOS MUERDAGOS Y SUS DISEMINADORES

Las plantas parásitas epífitas pertenecientes a las familias Viscaeeae, Loranthaceae y Eremolepidaceae presentan requerimientos únicos como, por ejemplo, el que sus semillas sean depositadas intactas sobre las ramas de sus hospederos potenciales (Calder 1983), siendo las aves sus diseminadores principales.

Las relaciones de los muérdagos con las aves que los diseminan han sido objeto de numerosos estudios, principalmente en Europa (Tubeuft 1923, citado por Docters van Leeuwen 1954), el sureste asiático (Docters van Leeuwen 1954), Australia (Keast 1958; Liddy 1983), India (Ali 1931, citado por Docters van Leeuwen 1954; Davidar 1978), existiendo para América trabajos muy aislados (Wetmore 1914; Sutton 1951; Alvarez 1969; Snow & Snow 1971; Walsberg 1975; Davidar MS, 1983). La idea de que ha ocurrido coevolución o de que existen interacciones mutualistas estrechas entre los muérdagos y las aves que los diseminan, se origina básicamente en los siguientes hechos:

A. El tubo digestivo de algunos géneros de aves que se alimentan de los frutos de muérdagos se encuentra modificado, aunque sigue el patrón general de las aves frugívoras, esto es, un intestino corto con un lumen amplio y un estómago muscular poco desarrollado (Docters van Leeuwen 1954; Walsberg 1975).

En el caso de algunos Dicaeidae asiáticos (*Dicaeum* y *Anaimos*) Desselberger (1931) describe un estómago muscular que se encuentra aparte del resto del intestino y unido a él lateralmente como un apéndice en forma de bolsa. El estómago glandular o proventrículo se encuentra como una dilatación de la parte final del esófago y se comunica directamente con la parte anterior del intestino, el cual está recubierto densamente por unos vellos largos y delgados. Existe un esfínter en la transición del proventrículo al intestino que al cerrarse obliga a que los objetos pequeños consumidos, principalmente arañas, insectos o sus larvas, pasen al estómago muscular para su digestión. Por lo contrario, cuando las aves consumen frutas el esfínter permanece laxo permitiendo el paso directo de este material al intestino, encontrándose en él principalmente semillas de Loranthaceae, aunque ocasionalmente se pueden encontrar de otros frutos. Los restos de insectos aparentemente son regurgitados en forma de egagrópilas.

En América el tubo digestivo de *Euphonia* y *Chlorophonia* fue estudiado por Lund (1829, citado por Forbes 1880) y luego por Forbes (1880).

Encontraron que el tubo digestivo carecía de un estómago muscular o molleja desarrollada y que como remanente sólo quedaba una zona angosta entre el proventrículo y el duodeno, con sus paredes delgadas y membranosas y con un calibre mayor que los de las partes adyacentes. Este autor no le encuentra explicación a esta anomalía, ya que piensa que desde el punto de vista alimenticio las *Euphonia* no se diferencian de otras aves frugívoras. Sin embargo, este tipo de tubo digestivo no parece exclusivo de *Euphonia* y *Chlorophonia*, ya que Forbes (1880) reporta una observación según la cual *Pipraeida melanonota* posee una "bolsa estomacal rudimentaria".

Walsberg (1975) encontró que el tubo digestivo de *Phainopepla nitens*, un ave que se alimenta regularmente de *Phoradendron californicum* y que se constituye en su principal diseminador, comparado con el de otras aves frugívoras de tamaño similar poseía una molleja pequeña en relación con el resto del tubo digestivo y de paredes delgadas, que carecía de los parches musculares de otras aves. Concluyó que estas modificaciones eran una adaptación a una dieta basada en frutos de muérdago.

B. Wetmore (1914) especuló que los muérdagos (*Phoradendron* y *Dendrophthora*) ofrecían frutos con una pulpa muy nutritiva. Un alto porcentaje de ella está compuesta por viscina y varias gomas, las cuales actúan como un vehículo para varias sales de potasio, calcio y magnesio, ácidos vegetales y óxido de hierro, una "combinación tónica altamente purgativa". La arabina presente en las gomas rápidamente se transforma en azúcar de uva (fructosa), la cual junto con los compuestos anteriores es rápidamente asimilada sin necesidad de la acción mecánica del tubo digestivo.

McKey (1975) basado en lo anterior y en el hecho de que algunas aves (e.g. *Grantiella picta* (Hindwood 1935, citado por McKey 1975) y *Dicaeum hirundinaceum* (Keast 1958)) alimentan a sus pollos con frutos de muérdagos, cree que la especulación se ve reforzada, es decir que los frutos de muérdago deben ofrecer una pulpa muy nutritiva para atraer a sus diseminadores.

Existen datos adicionales sobre el valor nutritivo de la pulpa de los muérdagos (Docters van Leeuwen 1954; White 1974; Walsberg 1975; Herrera 1981; Godschalk 1983) que muestran que existen dos tendencias entre los frutos de muérdagos; unos que poseen una pulpa acuosa rica en carbohidratos y otros que poseen una pulpa densa rica en lípidos. Es decir no todos los frutos de muérdagos son del tipo supuestamente empleados por las aves especialistas.

C. Las aves que se alimentan de los frutos de muérdago son consideradas como especialistas. Sin embargo, el término ha sido empleado con dos significados diferentes.

"Especialización" vista más bien como el hábito de algunas aves a alimentarse principalmente de estos frutos a pesar de que ingieren una buena proporción de insectos (e.g. *Turdus viscivorus* en Europa, Van der Pijl (1972); *Dicaeum* spp. en Asia y Australia, Docters van Leeuwen (1954), Keast (1958)) o a la interpretación, quizás errada, que se le ha dado al hábito de las *Euphonia* y *Chlorophonia* en América cuando se las ve comer "ávidamente" o "glotonamente" frutos de muérdago (Wetmore 1914; Sutton 1951) sin que esto indique una dieta basada exclusivamente en esos frutos.

El segundo significado es el que le dan Morton (1973), McKey (1975) y Snow (1981a) al término especialización, aunque estos dos últimos autores anotan que ciertos rasgos apartan a estas aves de las típicas especialistas. A esto hay que añadirle otros datos que no apoyan una condición así, sino más bien un estado intermedio entre las aves especialistas y aquellas oportunistas.

Hay evidencias que muestran cómo los "especialistas" en frutos de muérdago consumen una gran variedad de otros frutos, incluyendo aquellos típicos de aves oportunistas. Forbes (1880) al analizar el contenido estomacal de varias *Euphonia* encontró que consistía de unas semillas que podían corresponder a las de varias especies epífitas de *Ficus* en Centroamérica. Snow & Snow (1971) encontraron en la isla de Trinidad que *E. violacea* se alimentaba de los frutos de diez y ocho especies de plantas (*Protium*, *Myrcia*, *Clidemia*, *Miconia*, *Chiococca*, *Coussarea*, *Trema*, *Piper*, *Ficus*, *Rollinia*, *Podocarpus*) incluyendo los de varias epífitas (*Anthurium*, *Aechmaea*, *Rhopsalis*). Estas últimas, junto con los muérdagos, constituyeron el 62% del total de registros y los frutos de varias Loranthaceae *s. lato* el 14.14% del total. Leck (1972) en Panamá mostró cómo *E. fulvicrissa* se alimentaba frecuentemente de *Lantana camara*, además de *Piper*, *Potomorphe*, *Cecropia* y *Hamelia nodosa*. *Chlorophonia occipitalis* en Costa Rica consume frutos de *Saurauia* (Skutch 1954).

En América otras aves que se alimentan y diseminan los frutos de muérdagos (Loranthaceae *s. str.*) son menos conocidas. La mayoría de ellas pertenecen a la familia Tyrannidae y poseen una dieta parcialmente frugívora, pudiéndose alimentar de frutos fuertemente durante casi o todo el año (Fitzpatrick 1980). Estas aves incluyen otros frutos en su dieta, como por ejemplo, varias Melastomataceae (Fitzpatrick 1980), varios frutos arilados (*Alchornea*, *Davilla*, *Clusia*, *Casearia*, *Siparuna*, etc.) (Skutch 1980), *Persea*, *Xanthoxylum*, *Roystonea*, *Cissus* (Skutch 1960) y *Lantana camara* (Leck 1972).

La incorporación de materia de origen animal por parte de las aves que se alimentan de los frutos de muérdagos, tanto por los adultos como por los pollos, es ampliamente conocida (Heumann 1926, citado por Docters van Leeuwen 1954; Keast 1958) y Snow & Snow (1971) al estudiar los hábitos alimenticios de *Euphonia trinitatis* encontraron que el 100% de los registros correspondieron a individuos alimentándose de insectos.

En Australia y Asia muchos de los diseminadores de los muérdagos (Dicaeidae y Meliphagidae) son a su vez sus únicos polinizadores (Docters van Leeuwen 1954; Davidar en prensa) incluyendo en su dieta una alta proporción de néctar.

D. McKey (1975) postula que aquellas plantas adaptadas a ser diseminadas por aves frugívoras especializadas deben haber evolucionado semillas con una cubierta blanda y menciona como un ejemplo asombroso de este patrón coevolutivo el que se da entre los muérdagos y las aves mencionadas como sus principales diseminadores.

E. McKey (1975) supone que en los sistemas coevolutivos aves-plantas diseminadas, estas últimas buscan obtener una alta calidad en su diseminación. Sin embargo, Davidar (MS, 1983) y Godschalk (1983) demuestran que en el sistema aves-muérdagos esto no ocurre y proponen explicaciones alternas relacionadas con factores de pre y post-diseminación, más que con factores de la diseminación en sí.

#### OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es establecer a lo largo de un ciclo anual el comportamiento de la comunidad de aves frente a las especies de muérdagos escogidos, partiendo del supuesto de que ha ocurrido una coevolución extensa entre las aves y las plantas y de la hipótesis de que los frutos de las familias Viscaceae (*Phoradendron* l y *P. jenmanii*), Loranthaceae (*Cladocolea lenticellata*)-Eremolepidaceae (*Antidaphne viscoidea*) por poseer una estructura diferente van a ofrecer un grado de beneficio total también diferente a sus diseminadores. De acuerdo con esto se esperaría que:

- El grupo de diseminadores para cada familia fuera diferente.
- La diseminación llevada a cabo por cada uno de los grupos fuera diferente (e.g. manipulación de los frutos y de las semillas).
- El comportamiento del gremio de las aves (e.g. número de visitas, composición de los grupos) fuera poco variable a lo largo del año.
- La producción de frutos fuera a lo largo de un período relativamente prolongado y de una manera uniforme.

El objetivo secundario es determinar cómo encaja dentro del contexto general del frugivorismo el sistema aves-muérdagos y proponer explicaciones alternas que den cuenta de las diferencias que presenta en relación con los sistemas coevolutivos aves típicas especializadas-plantas que diseminan.

#### MATERIALES Y METODOS

##### AREA DE ESTUDIO

Este trabajo fue llevado a cabo entre los meses de febrero de 1983 y marzo de 1984 en la finca Zíngara, corregimiento de La Elvira, municipio de Cali a 2,000 msnm (76°36' longitud oeste, 3°31' latitud norte) y en la finca La Frizia, corregimiento de La Elvira, municipio de Cali, a 1,900 msnm (76°38' longitud oeste, 3°29' latitud norte).

Ambas localidades se encuentran en la vertiente oriental de la Cordillera Occidental, distando aproximadamente 8 Km entre sí (Figura 1) y están comprendidas dentro de la Zona Natural de Vida "bosque muy húmedo montano bajo" (bmh-MB) (Espinal 1968) con los siguientes límites climáticos: biotemperatura de 12-17°C, precipitación de 2,000 - 4,000 mm/año. Existen dos estaciones húmedas y dos secas (Figura 2) y la región se ve envuelta a menudo por neblina y nubes, particularmente la finca Zingara.

Una parte de la finca La Frizia está incluida dentro del llamado bosque de San Pablo, que se conecta con el bosque de San Antonio o del cerro de La Horqueta de mayor extensión. Kattan y colaboradores (1984) describen este bosque en detalle. El trabajo en esta localidad se realizó en un potrero con vegetación predominantemente arbustiva, que linda con el bosque. Predominan las siguientes plantas *Miconia theaezans*, *M. caudata*, *M. notabilis*, *Psidium guajaba*, *Cordia acuta*, *Ficus* spp., *Verbesina* sp., *Myrcia* sp. y *Heliocarpus popayanensis*.

La finca Zíngara está cubierta casi en su totalidad por bosque y las fincas vecinas parcialmente. La zona se conoce como Aguacalara por la quebrada que la atraviesa. Hacia la cuchilla de la montaña se encuentra una vegetación de tipo secundario tardío compuesta por especies de *Clusia*, *Cecropia*, *Eschweilera*, *Guarea*, *Sapium*, *Inga*, *Tapirira*, *Nectandra*, *Ficus*, *Turpinia*, *Hyeronima*, *Pseudoolmedia*, *Aegiphyla*, *Gutteria*, *Oreopanax*, *Cupania* y *Billia*, varias Myrtaceae, Myrtaceae y otros. Le sigue una zona de regeneración medianamente temprana, de alrededor de unos diez y ocho años, en la cual predominan *Heliocarpus popayanensis*, *Croton magdalenensis*, *Tibouchina lepidota*, especies de *Solanum*, *Cecropia*, *Guarea*, *Aegiphyla*, *Meliosma*, *Buckettia*, *Meriania*, *Siparuna*, *Geonoma*, *Pi-*

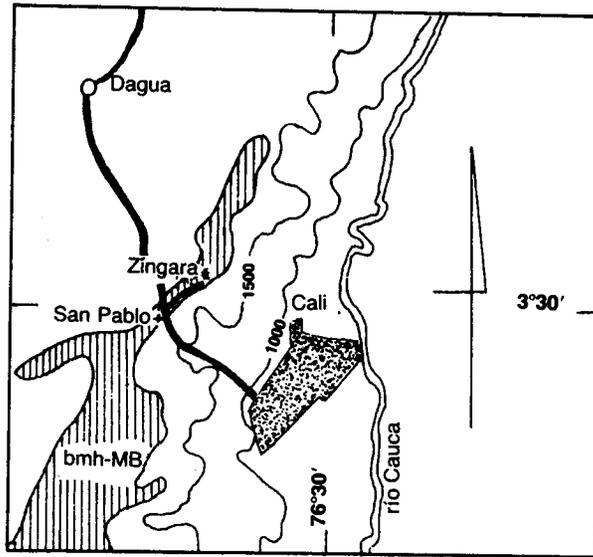


FIG. 1. Localización de las dos áreas de estudio. (Tomado de IGAC 1977, plancha N° 14). Escala 1:500.000.

per. *Miconia*, *Chusquea*. Finalmente existe una franja de regeneración temprana, de unos diez años, compuesta por *Banara*, *Verbesina*, *Baccharis*, *Guettarda sabiceoides*, *Cordia acuta*, *Miconia theaezans*, *Miconia* spp., *Elaeagia*, *Saurauia*, *Piper*, *Palicourea*, los cuales crecen entre gramíneas y *Selaginella*.

En el área general se registraron quince especies de muérdagos, pertenecientes a las tres familias reconocidas actualmente: *Phoradendron* 1 (CR 004, 010, 015, 016, 020), *Phoradendron* 3 (relacionado a *P. guascanum* Trel.), *Phoradendron* 8 (CR 037), *Phoradendron* 11 (CR 029). *P. aff. eggersii* Urban, *P. jenmanii* Trel., *P. dipterum* Eichl., *P. flavens* (Sw.) Griseb., *P. trianae* pertenecientes a la familia Viscaceae; *Cladocolea lenticellata* (Diels) Kuijt, *Oryctanthus alveolatus* (H.B.K.) Kuijt, *O. occidentalis* (L.) Eichl., *Psittacanthus* sp. (CR 038), *Ixocactus hutchisonii* Kuijt pertenecientes a la familia Loranthaceae s.str. y *Antidaphne viscoidea* Poepp. perteneciente a la familia Eremolepidaceae.

La presencia y abundancia de las diferentes especies de muérdago varía a lo largo del gradiente altitudinal, lo mismo que a lo largo

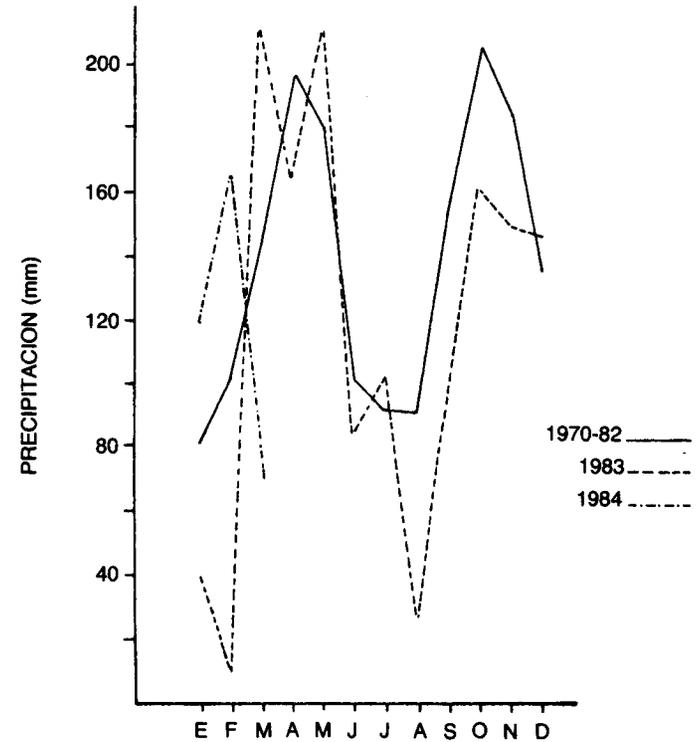


FIG. 2. Precipitación anual de la estación San Pablo (76°27', 3°30'; 1,871 msnm) (C.V.C., División estudios técnicos-sección de Hidroclimatología).

de los diferentes estadios de sucesión de la vegetación. El material anterior se encuentra depositado en el Herbario de la Universidad del Valle, Cali, Colombia.

#### LAS PLANTAS

Hasta hace poco tiempo los muérdagos —en su mayoría plantas hemiparásitas epífitas— estaban agrupados dentro de una sola familia, Loranthaceae. Sin embargo, la información acumulada a través de los años hizo evidente las diferencias sistemáticas entre las dos subfamilias reconocidas (Loranthoidea y Viscoidea), lo que llevó a que se elevara su status taxonómico al nivel de familias (Loranthaceae s. str. y Viscaceae) (Barlow 1964; Kuijt 1968, 1969). Kuijt (1968) presenta sus ideas sobre las relaciones filogenéticas existentes

entre las diferentes familias del Orden Santalales y muestra cómo las familias Loranthaceae y Viscaceae derivaron a partir de diferentes grupos dentro del orden y tuvieron historias evolutivas diferentes. Kuijt (1968) restablece una tercera familia, Eremolepidaceae, para agrupar dentro de ella algunos géneros estrictamente americanos.

Para este trabajo se escogieron las siguientes especies de muérdagos: *Cladocolea lenticellata*, *Phoradendron* 1, *P. jenmanii*, *P. dipterum* y *Antidaphne viscoidea*. Las dos primeras especies se encontraban bien representadas en la finca Zingara y ofrecían buena visibilidad. Se hicieron observaciones sobre matojos de *Phoradendron* 1 que crecían sobre *Cordia acuta* en el borde del bosque de regeneración medianamente temprana y sobre matojos que crecían sobre *Croton magdalenensis* en el interior de este bosque. Los matojos de *Cladocolea lenticellata* observados parasitaban arbolitos de *Verbesina* sp. en la franja de regeneración temprana, tanto en borde de bosque, como en sitios más abiertos. Las tres especies restantes se observaron en San Pablo y por estar parasitando un mismo árbol (*Ficus* sp.) ofrecían una buena oportunidad para estudiarlas simultáneamente. Este árbol se encontraba en un potrero.

Mensualmente se registró el estado fenológico de las diferentes especies de muérdagos, anotando la presencia de botones florales o flores, frutos inmaduros y maduros en el mayor número de individuos y, además, el estado general de las plantas. Se hizo un conteo aproximado de frutos de *Phoradendron* 1, *P. jenmanii* y *Cladocolea lenticellata* empleando unos binóculos 8X,30 y un telescopio 25X,60. El conteo de frutos de *Phoradendron* 1 se hizo sobre ocho matojos y se tuvieron en cuenta aquellos que sobresalieran del raquis de la espiga y que incluían, tanto frutos inmaduros como maduros tipo "perla", haciendo una discriminación entre estos últimos. Para *P. jenmanii* se hizo el conteo en cuatro matojos teniendo en cuenta aquellos que midieran 4 mm o más de longitud, y que correspondían a aquellos ingeridos por las aves. El conteo de frutos de *Cladocolea lenticellata* se hizo en ocho matojos y se tuvieron en cuenta aquellos que midieran 2.5 mm o más y que incluían tanto frutos inmaduros como maduros. Por lo general se hicieron dos conteos mensuales de frutos: uno al principio y otro al final de la estadía en cada una de las localidades. El promedio de estos dos valores fue el estimado del número de frutos de cada mes para cada muérdago.

Se llevó a cabo por duplicado un análisis proximal de la pulpa de *Cladocolea lenticellata* y *Phoradendron jenmanii* por ser las especies más accesibles y que presentaban un mayor número de frutos maduros. Se emplearon para cada análisis entre 450-550 frutos, cuya pulpa pesó alrededor de 6 gr.

La determinación de los diferentes componentes se basó en métodos estándar de la AOAC (Horwitz 1975): el porcentaje de humedad por la diferencia del peso fresco y el peso seco de la pulpa después de haberla secado a 70°C por 24 horas; las grasas por el método de extracción con éter anhidro; la fibra por tratamiento con H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> y NaOH; las cenizas por incineración de la muestra hasta carbonización; las proteínas según el método de Kjeldahl y los carbohidratos por el porcentaje libre de nitrógeno. Estos análisis estuvieron a cargo de la Tecnóloga Química Rosalba de Restrepo del Laboratorio de Procesos Químicos, Sección Alimentos de la Universidad del Valle.

Se calculó el peso fresco de la pulpa y de las semillas de las especies anteriores con el fin de poder determinar el componente de "diseño" o "aspecto" de los frutos (RY) (Herrera 1981, 1982) según la siguiente ecuación:

$$RY = (1 - W) / 1 + n \cdot S/P \quad (1)$$

en donde W es el porcentaje de humedad de la pulpa, n el número de semillas, S el peso fresco de las semillas y P el peso fresco de la pulpa.

El cálculo del beneficio total (OP) que brindan los frutos a las aves involucra este factor de "diseño" (RY) y un factor "químico" (d) (Herrera 1981, 1982), y se calcula según la siguiente ecuación:

$$OP = RY \cdot d \quad (2)$$

en donde d es la suma del porcentaje de proteínas y lípidos.

#### LAS AVES

La actividad de las aves frente a cada uno de los muérdagos escogidos se determinó por medio de observaciones intensivas durante un año. Se hicieron las siguientes observaciones empleando unos binóculos 8X,30, un telescopio 25X, 60 y un cronómetro: especies de aves que llegaban a alimentarse, número de frutos consumidos por visitante, duración de la visita, comportamiento de forrajeo de cada especie, modo de diseminación de las semillas e interacciones agresivas.

Se invirtió un total de aproximadamente 25 horas/mes en *Phoradendron* 1 y *Cladocolea lenticellata* respectivamente, pudiéndose completar dicho período en doce días aproximadamente. En las observaciones sobre la actividad de las aves frente a *P. jenmanii*, *P. dipterum* y *Antidaphne viscoidea* se invirtieron cerca de 29 horas/mes, pudiéndose completar dicho período en seis días. Los períodos de observación, por lo general de tres horas, estaban comprendidos entre las 6:30 AM - 10:00 AM y la 1:00 PM - 4:30 PM. Las observaciones sobre las dos primeras especies se realizaron a mediados y finales de cada mes y aquellas sobre las otras tres especies al principio

de cada mes. En la finca Zíngara no se hicieron observaciones durante el mes de julio de 1983.

Se hicieron observaciones adicionales sobre la actividad de las aves involucradas con los muérdagos, como fueron la utilización de otros recursos alimenticios, su comportamiento de forrajeo, reproducción, etc. particularmente en la finca Zíngara.

## RESULTADOS

### HISTORIA NATURAL DE LAS PLANTAS

#### *Cladocolea lenticellata* (Diels) Kuijt

Esta especie, común en el área de estudio, crece sobre arbustos y arbolitos pioneros típicos de áreas en regeneración como *Verbesina* sp., *Baccharis* sp., *Cordia acuta*, *Miconia theaezans* y *M. caudata*. Su mayor tamaño lo alcanza cuando parasita a *Verbesina* sp. y a *Cordia acuta*, y es sobre estas dos especies que alcanza a penetrar más dentro de áreas de vegetación más densa.

La producción de frutos y flores fue asincrónica a través del año y cada individuo presentó uno o más picos de producción de frutos en el año (Figura 3). Sin embargo, durante los meses de octubre y noviembre aproximadamente el 65% de los individuos localizados presentaba frutos.

Por lo general el desarrollo de ramas nuevas indicaba la iniciación de un período de floración y fructificación abundante, aunque también partes viejas de las plantas podían producir frutos varias veces. Se dio el caso de un individuo (Figura 3) de dimensiones considerables, que produjo frutos durante los meses de febrero a junio alrededor de la zona más vieja de la planta, los cuales fueron consumidos casi en su totalidad. Las ramas nuevas y jóvenes durante este tiempo produjeron botones florales y al final del período había frutos inmaduros, que ya hacia los meses de julio y agosto habían madurado y eran utilizados por las aves. Estas ramas jóvenes produjeron hasta febrero de 1984, pero en el mes de diciembre se notaba una reducción del número de flores y botones florales. En noviembre estas ramas presentaban muchísimos frutos maduros y la zona "vieja" de la planta empezaba a producir flores nuevamente y en el mes de febrero de 1984 estaba en plena producción de frutos. Esta alternancia en la producción de órganos reproductivos fue válida para otros individuos de la especie.

Otro fenómeno interesante que se presentó generalmente en individuos pequeños fue el del secamiento de las plantas, seguido por su muerte, para un 36.6% del total de individuos localizados. Muchos

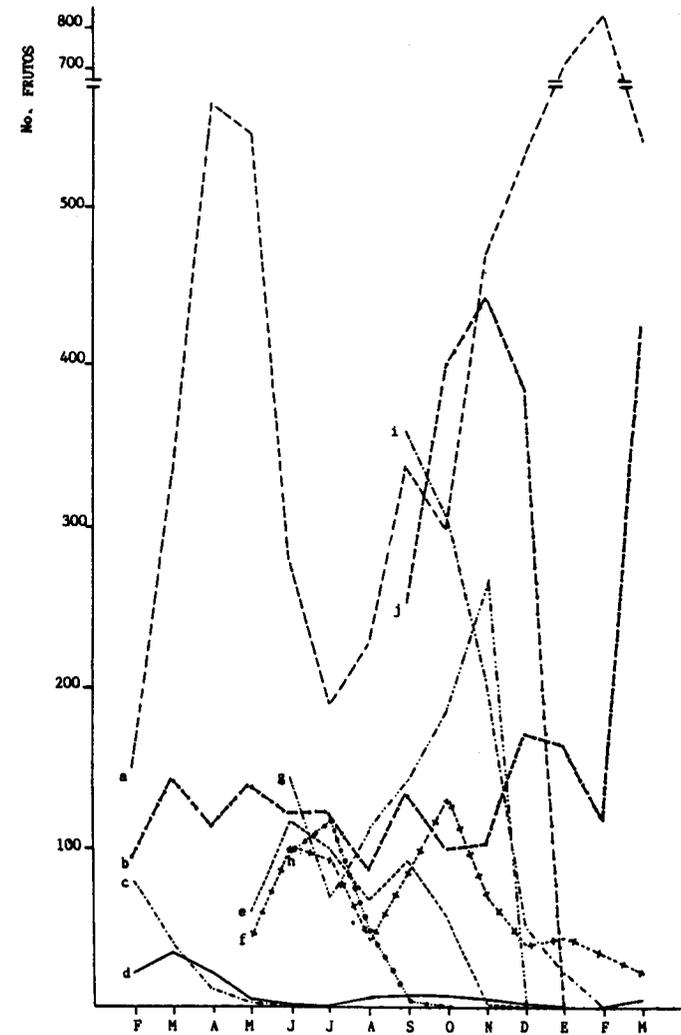


FIG. 3. Producción de frutos de *Cladocolea lenticellata* (Diels) Kuijt. Cada línea corresponde a una planta.

de los matojos que se secaron crecían sobre *Baccharis* sp. o sobre ramas muy delgadas de *Cordia acuta*. También muchos frutos se secaron, sin que necesariamente las plantas lo hicieran, probablemente como consecuencia del ataque por insectos.

Los frutos, de forma elipsoidal, son consumidos por las aves cuando alcanzan cerca de los  $6 \times 4.5$  mm y se pueden reconocer unos frutos muy maduros de color morado oscuro y unos aparentemente menos maduros de color rosado-guayaba en mayor número. En cada nudo de las ramas se encuentra un par de infrutescencias opuestas, que pueden presentar hasta ocho frutos, dispuestos en pares opuestos y decusados. La porción comestible del fruto comparada con el volumen de la semilla es inferior y se localiza principalmente hacia el polo distal o radicular (Figura 4).

Las semillas son regurgitadas después de que los frutos son tratados en el tubo digestivo y pegadas a la rama sobre la cual está posada el ave. La germinación es rápida, aproximadamente ocurre en unas dos semanas, y el endofito se seca y muere cuando el primer par de cotiledones empieza a crecer y a empujarlo, hasta que finalmente se desprende.

#### *Antidaphne viscoidea* Poepp

Es una especie abundante en el área de estudio, y aunque se la puede encontrar parasitando arbustos (*Miconia caudata*), arbolitos (*Saurauia*) y árboles dispersos (*Ficus* sp.) que crecen en potreros, su máximo desarrollo y tamaño lo alcanza cuando parasita las ramas superiores de árboles en el interior del bosque. Crece en matojos muy densos, de color verde oscuro, y las hojas relativamente pequeñas la hacen fácilmente visible. Los matojos pueden alcanzar hasta unos 100 cm de diámetro.

La producción de flores femeninas y frutos y de flores masculinas fue asincrónica a lo largo del año, pero permanente. Cada planta presentó un ciclo anual de producción de frutos, que duraba entre cinco y ocho meses, al cabo de los cuales la planta envejecía y perdía hojas. Un primer individuo durante los meses de abril a junio de 1983 presentó numerosos botones florales y frutos, pero la cosecha empezó a declinar y en agosto se observaban pocos frutos, hasta que finalmente en octubre se agotaron y la rata de visitas de las aves disminuyó. Cada planta podía presentar frutos en diferente estado de madurez por un período prolongado.

Los frutos sésiles se disponen alternadamente a lo largo del raquis y a veces la distancia entre ellos es muy reducida. Son de forma ovoide, maduran cuando alcanzan  $4.0 \times 3.5$  mm aproximadamente, presentan una coloración ocre y la superficie presenta unos gránulos de color café. Las semillas son ligeramente elipsoidales, de color

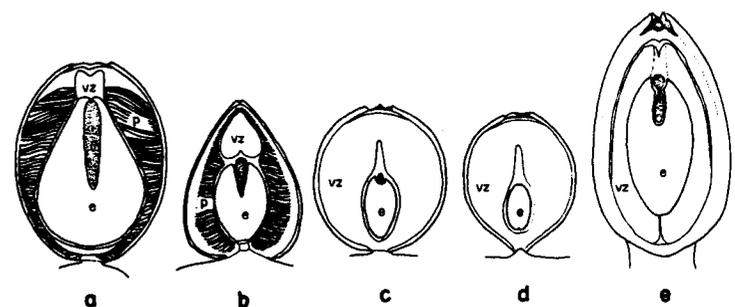


FIG. 4. Estructura de los frutos de los muérdagos estudiados. a. *Cladocolea lentice-llata*, b. *Antidaphne viscoidea*, c. *Phoradendron* l, d. *Phoradendron dipterum*, e. *Phoradendron jenmanii*. Zona puncada: embrión. p: zona parenquimatosa o pulpa. vz: tejido viscido. e: endospermo.

amarillento y ocupan un volumen aproximadamente igual al de la pulpa (Figura 4b) y son regurgitadas después de que los frutos son tratados en el tubo digestivo de las aves.

#### *Phoradendron* l

Este muérdago crece profusamente sobre arbustos aislados en los potreros (*Miconia caudata* y *M. theaezans*), sobre arbolitos y ramas de la copa de los árboles de crecimiento secundario como *Cordia acuta* y *Croton magdalenensis*, respectivamente.

Los matojos son pequeños, presentando alrededor de unas cinco a seis ramas poco ramificadas y de aproximadamente 30 cm de longitud. Sin embargo, es usual encontrar varias plantas creciendo una enseguida de la otra (Figura 5), lo que le confiere al conjunto un mayor volumen y densidad.

La producción de flores y frutos ocurrió a lo largo del año por parte de todos los individuos, aunque se presentaron descensos en la producción de frutos a lo largo del año (Figura 6). En un ciclo anual, las plantas sufrieron cambios en su apariencia: las hojas cambiaron de textura (de semicoriácea a coriácea), de color (de verde claro a verde oscuro), de tamaño (aumentaron de talla) y hubo pérdida de ellas. Esto ocurrió a partir de mayo hasta julio y de octubre hasta diciembre, mes durante el cual se hizo crítica la situación de envejecimiento. En unos casos la pérdida de hojas fue total, particularmente en plantas pequeñas, lo cual era seguido por la muerte de los individuos. El raquis de las espigas durante estos períodos quedaba desnudo debido al consumo de las frutas y el



FIG. 5. Aspecto general de *Phoradendron* I mostrando el crecimiento de varias plantas muy cercanas.

número de visitas de las aves disminuyó, particularmente durante el primer período mencionado. Mientras esto ocurría se iban desarrollando hojas e inflorescencias nuevas en las porciones distales de las ramas y el aumento en la producción de frutos se hizo evidente durante los meses siguientes: agosto-septiembre y enero-abril.

Los frutos maduros son de color blanco, esféricos y translúcidos, de  $4.5 \times 3.9$  mm, muy turgentes y son los que hemos llamado tipo 'perla'. Sin embargo, frutos menos maduros e inclusive frutos inmaduros fueron consumidos durante diciembre de 1983 y enero-febrero de 1984. Poseen una semilla de color verde, situada hacia el polo basal del fruto (Figura 4c) que puede ser regurgitada o defecada, dependiendo de la especie de ave que consuma los frutos.

#### *Phoradendron dipterum* Eichl

Este muérdago se encuentra siempre como parásito de *P. jenmanii* en el área de estudio y su crecimiento semeja el de una enredadera; su tallo es flexible, se retuerce sobre sí mismo y se ramifica muy poco. Se pueden encontrar varios individuos creciendo sobre la misma rama del hospedero y cuando son jóvenes las ramas son cortas

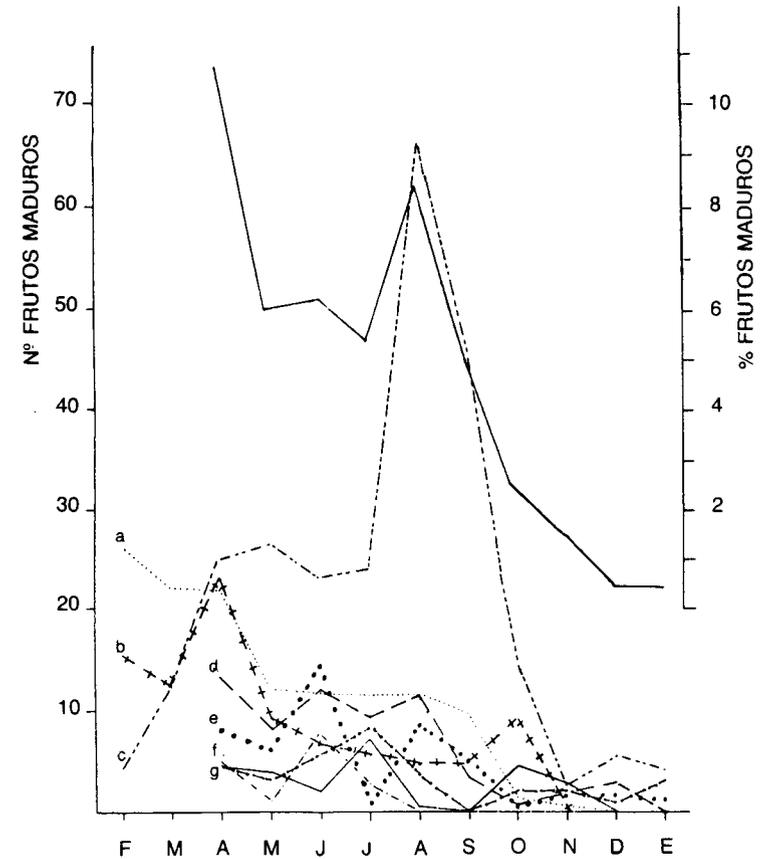


FIG. 6. Producción de frutos de *Phoradendron* I. Cada línea corresponde a una planta.

y erectas y las hojas son ligeramente péndulas. A medida que van creciendo, los tallos se alargan, recuestan y 'enredan' en el hospedero.

Se encuentran frutos maduros a lo largo del año y permanentemente hay producción de nuevas espigas. Los frutos son de forma esfé-

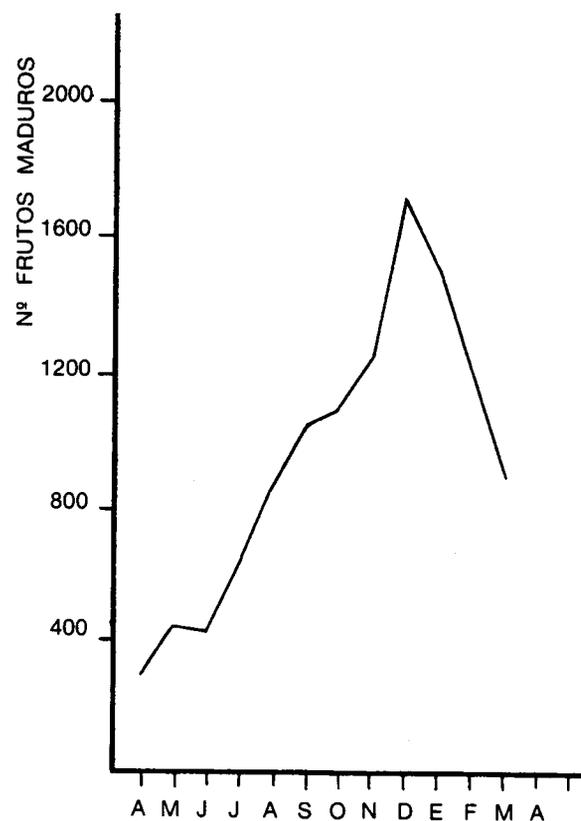


FIG. 7. Producción de frutos de cuatro plantas de *Phoradendron jenmanii*.

rica, pequeños, de aproximadamente  $3 \times 4.5$  mm, muy turgentes, de color naranja-blancuzco, translúcidos y el polo apical se encuentra cubierto por tricomas de color marrón. La semilla es muy pequeña (Figura 4d), siendo su volumen muy inferior al que ocupa la parte comestible, y es defecada.

#### *Phoradendron jenmanii* Trel

Los matojos de este muérdago pueden alcanzar dimensiones apreciables, hasta 1.90 m de diámetro, y generalmente son de forma esférica o elipsoidal. Crece sobre varias especies de Moraceae (*Ficus* spp.) y es común encontrar varios matojos por hospedero, los cuales

crecen a alturas diferentes. Los matojos son muy densos, de una textura fuerte y pueden empezar a fructificar a partir de los 70 cm de diámetro.

Cada planta produjo flores y frutos a lo largo del año y durante los meses de noviembre de 1983 y enero de 1984 se notó un pico alto en la producción de frutos (Figura 7). Los frutos maduros alcanzan  $7.0 \times 4.0$  mm y su coloración varía desde un naranja-amarillento pálido hasta naranja-rojizo encendido. Sin embargo, frutos de dimensiones menores, que no son consumidos por las aves y que por tanto se consideran inmaduros, pueden presentar estos patrones de coloración. La semilla parece ocupar buena parte del volumen del fruto (Figura 4e).

TABLA 1

Contenido de nutrientes y peso fresco de la pulpa y las semillas de los muérdagos estudiados. Contenido de nutrientes expresado como porcentaje del peso seco.

|                                | % Hu  | % Ce  | % Li  | % Pr  | % FC  | % CH               | P       | S      |
|--------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|--------------------|---------|--------|
| <i>Phoradendron jenmanii</i>   | 85.64 | 9.95  | 3.75  | 22.64 | 2.32  | 61.34 <sup>1</sup> |         |        |
| <i>P. jenmanii</i>             | 81.65 | 10.30 | 2.01  |       | 2.20  |                    | 0.01575 | 0.0055 |
| <i>p. jenmanii</i>             | 86.0  |       |       | 21.0  |       |                    |         |        |
| x                              | 84.43 | 10.12 | 2.88  | 21.82 | 2.26  | 61.34              |         |        |
| SD                             | 2.41  | 0.24  | 1.23  | 1.56  | 0.084 |                    |         |        |
| <i>Cladocolea lenticellata</i> | 42.71 | 4.95  | 32.21 | 9.5   | 13.03 | 40.31              |         |        |
| <i>C. lenticellata</i>         | 48.36 | 3.64  | 35.59 | 10.02 | 11.77 | 38.98              | 0.0118  | 0.0206 |
| x                              | 45.53 | 4.29  | 33.9  | 9.76  | 12.4  | 39.64              |         |        |
| SD                             | 3.99  | 0.92  | 2.39  | 0.37  | 0.89  | 0.94               |         |        |

Hu: humedad, Ce: cenizas, Li: lípidos, Pr: proteínas, FC: fibra cruda, CH: carbohidratos, S: peso fresco de una semilla en gramos, P: peso fresco de la pulpa en gramos.

#### LOS FRUTOS

Los frutos de los muérdagos se conocen técnicamente como pseudobayas y su estructura varía dependiendo de la familia a la cual pertenezcan las especies. Así es como *Cladocolea lenticellata* y *Antidaphne viscoidea* presentan la parte comestible claramente diferenciada del tejido viscido, mientras que en las especies de *Phoradendron* la parte comestible comprende parte del tejido viscido (Figura 4).

La Tabla 1 condensa los resultados obtenidos en el análisis proximal de la parte comestible de los frutos de los muérdagos. Los

valores del componente de "diseño" y del componente "químico", así como el beneficio total que ofrecen a las aves, se presenta en la Tabla 2.

TABLA 2

Componente de diseño (RY), componente químico (d) y grado de beneficio total (OP) que ofrecen las especies de muérdagos estudiadas y otras especies.

|                                  | % Hu  | d     | RY    | OP   | Fuente |
|----------------------------------|-------|-------|-------|------|--------|
| <b>VISCACEAE</b>                 |       |       |       |      |        |
| <i>Phoradendron jenmanii</i>     | 84.43 | 24.7  | 11.54 | 2.85 | (6)    |
| <i>Phoradendron californicum</i> |       | 16.2  |       |      | (3)    |
| <i>Viscum album</i>              | 76.9  | 12.7  | 19.7  | 2.5  | (4)    |
| <i>Viscum cruciatum</i>          | 71.5  | 20.2  | 21.1  | 4.3  | (4)    |
| <b>LORANTHACEAE</b>              |       |       |       |      |        |
| <i>Cladocolea lenticellata</i>   | 45.53 | 43.66 | 19.84 | 8.6  | (6)    |
| <i>Tapinanthus leendertziae</i>  | 75.2  | 43.8  |       |      | (5)    |
| <i>Loranthus europeus</i>        |       | 36.0  |       |      | (1)    |
| <i>Phoradendron</i> sp.*         | 55.4  | 58.5  |       |      | (2)    |

\* Posiblemente puede tratarse de una especie de *Oryctanthus*.

(1) Schiller (1928, citado por Godschalk 1983). (2) White (1974). (3) Walsberg (1975). (4) Herrera (1981, 1982). (5) Godschalk (1983). (6) este estudio.

#### ACTIVIDAD DE LAS AVES

##### Comportamiento anual

##### *Phoradendron* 1

El grupo de aves que se alimentó de este muérdago fue relativamente grande: trece especies, de las cuales once pertenecían a la familia Thraupidae y las dos restantes a las familias Turdidae y Cyclarhidae respectivamente.

La composición de los grupos, lo mismo que el número de visitas que realizaron las diferentes especies, fue variable a lo largo del año (Figuras 8a y 8b). Así por ejemplo, las tangaras desaparecieron como visitantes de *Phoradendron* 1 durante abril, mayo, junio y agosto, meses durante los cuales se les vio alimentarse de los abundantes frutos de *Miconia theaezans*.

*Tangara labradorides* fue la especie que visitó con mayor frecuencia a *P. 1*, aunque estacionalmente, con un 26.66% del total de visitas registradas. *T. nigroviridis* con un 18.33%, *Chlorophonia cyanea* con un 17.22% y *Euphonia xanthogaster* con un 14.44% del total de visitas se pueden considerar como especies que visitaron

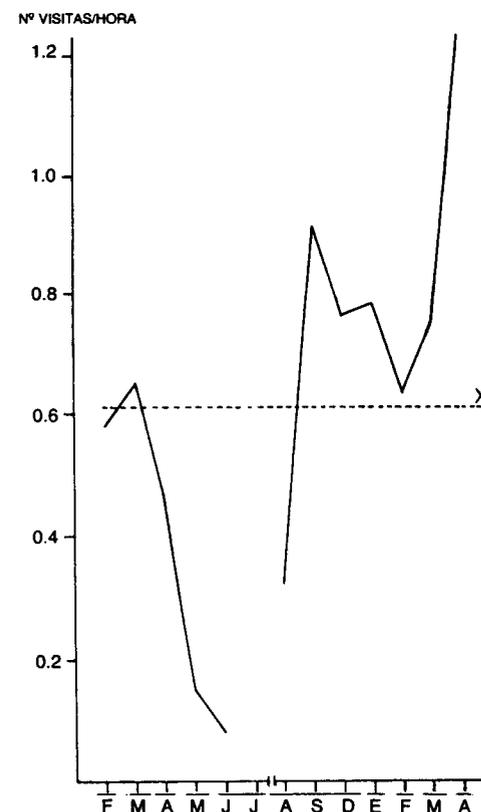


FIG. 8a. Número de visitas de las especies que llegaron a *Phoradendron* 1 a lo largo de un año para alimentarse de sus frutos.

regularmente a *P. 1*, aunque las dos últimas lo hicieron menos estacionalmente. *T. ruficervix* con un 6.11%. *Chlorochrysa nitidissima* con un 5%, *Chlorophonia pyrrhophrys* con un 4.44%, *T. xanthocephala* con un 3.88% y *T. arthus* con un 2.22% del total de visitas fueron visitantes irregulares.

Hubo tres especies que visitaron una sola vez a *P. 1* y que se alimentaron de unos pocos frutos. *Anisognathus flavinucha* se regis-

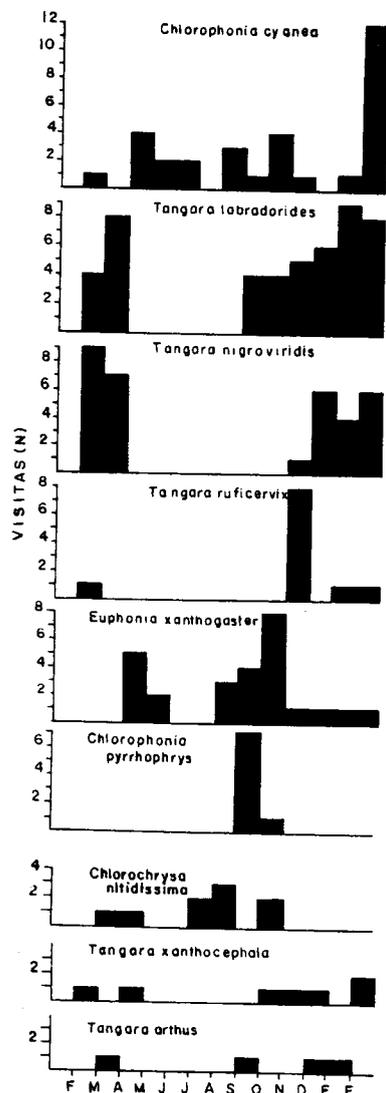


FIG. 8b. Especies de aves que visitaron a *Phoradendron l* para alimentarse y número de visitas efectuadas a lo largo del año.

tró durante febrero de 1984 haciendo parte de una bandada mixta. Durante este mes la escasez de frutos fue notable y esta especie llegó a alimentarse de los pétalos de las flores de *Tibouchina lepidota*. *Entomodestes coracinus* fue visto durante agosto de 1983 haciendo parte de una bandada mixta de frugívoros e insectívoros y *Cyclarhis nigrirostris* se observó casualmente alimentándose de un fruto de *P. l* durante junio de 1983.

*C. pyrrhophrys* visitó muy estacionalmente a *P l* durante los meses de septiembre y octubre para “desaparecer” posteriormente. Hubo tres registros adicionales de esta especie alimentándose de los frutos de este muérdago y generalmente ocurrieron cuando un individuo y una pareja que iban de paso se detuvieron en unos matojos pequeños para consumir 1 ó 2 frutos.

#### *Phoradendron jenmanii* Trel

El grupo de aves que visitó esta especie de muérdago fue mucho más reducido y menos heterogéneo que el que visitó a *P. l*. Estuvo formado por siete especies, todas pertenecientes a la familia Thraupidae: *Euphonia xanthogaster*, *E. lanirostris*, *E. musica*, *Chlorophonia cyanea*, *C. pyrrhophrys*, *Tangara labradorides* y *T. heinei*.

La composición mensual de los grupos en cuanto al número de especies fue similar a lo largo del año, aunque no en cuanto al número de individuos por especie (Figuras 9a y 9b). A pesar de que a los matojos llegaban constantemente otras especies de aves (*T. arthus*, *T. xanthocephala*, *T. ruficapilla*, *Chlorophanes spiza*, *Rampocelus flamigerus*, *Anisognathus flavinucha*, *Diglossa baritula* y *Coereba flaveola*) no fue evidente la utilización de los frutos de este muérdago por parte de ellas.

La actividad del grupo de aves fue variable a lo largo del año (Figura 9a) con un descenso brusco en su actividad durante agosto de 1983 y dos picos elevados de actividad durante mayo y octubre de 1983 y marzo de 1984. *C. cyanea* visitó frecuentemente a *P. jenmanii* con un 40.86% del total de visitas. *Euphonia xanthogaster* fue un visitante regular con el 28.79% del total de visitas, mientras que *E. lanirostris* *E. musica* fueron visitantes irregulares con el 14.86% y 13.62% respectivamente. *Chlorophonia pyrrhophrys* sólo estuvo activa durante el mes de noviembre de 1983 y luego “desapareció”. Sus visitas correspondieron al 1.24% del total registrado.

*Tangara labradorides* y *T. heinei* visitaron una sola vez a *P. jenmanii*, durante los meses de enero y marzo de 1984 respectivamente, y sus visitas constituyeron menos del 0.70% del total registrado. Tomaron un único fruto y se vieron en dificultades para manipularlos

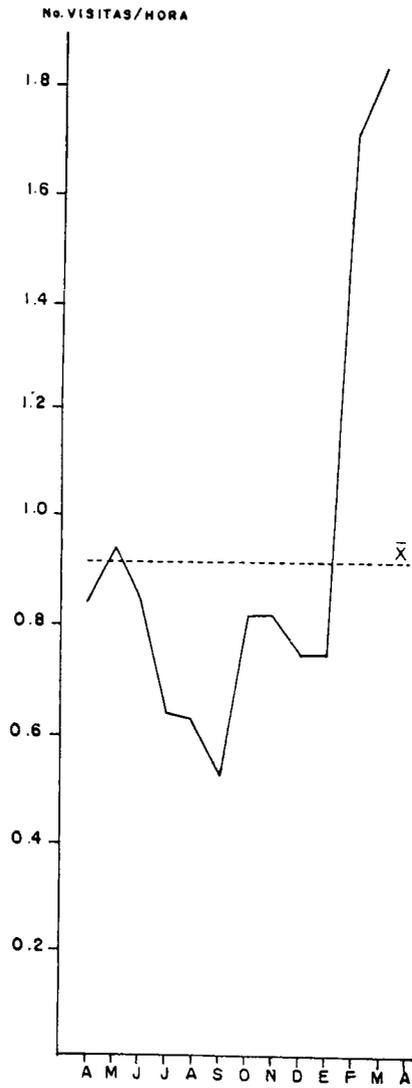


FIG. 9a. Número de visitas de las especies que llegaron a *Phoradendron jenmanii* a lo largo de un año para alimentarse de sus frutos.

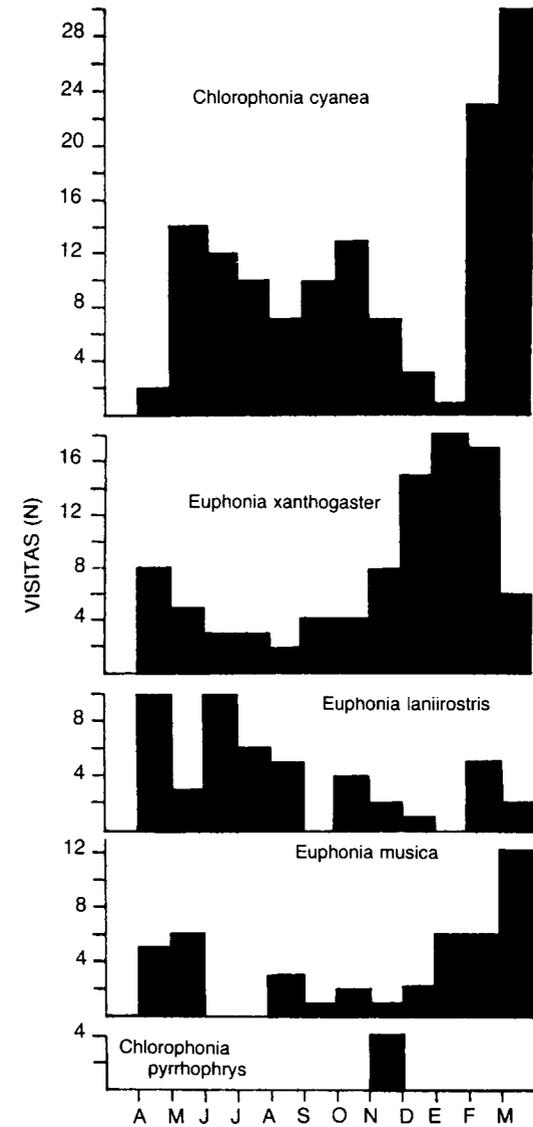


FIG. 9b. Especies de aves que visitaron a *Phoradendron jenmanii* para alimentarse y número de visitas efectuadas a lo largo del año.

y finalmente no fue posible determinar el destino que le dieron a las semillas.

La actividad de *Chlorophonia cyanea* y *Euphonia xanthogaster* fue fluctuante, con picos elevados en su actividad que podrían estar relacionados con los períodos de reproducción, presencia de otras fuentes de alimento, etc. Las curvas de estas dos especies parecen ser complementarias, sin embargo, ambas especies presentaron un descenso en su actividad durante el mes de agosto de 1983. *E. laniirostris* y *E. musica* estuvieron ausentes durante algunos meses y su patrón de visitas fue mucho más irregular si se compara con el de las especies anteriores (Figura 9b).

*C. pyrrhophrys* como ya se vio, apareció únicamente durante el mes de noviembre de 1983 y su aparición coincidió con los datos obtenidos en la finca Zingara. Se podría pensar que esta especie presenta una migración altitudinal y que "desciende" a pisos inferiores durante los meses de septiembre, octubre y noviembre, o que se trata de una especie que habita principalmente en el interior del bosque y que durante estos meses sufre por la escasez de alimentos y sale en búsqueda de ellos.

A excepción de las tangaras, las especies restantes de aves que llegaron a alimentarse de los frutos de *P. jenmanii* lo hicieron como individuos solitarios, parejas o grupos familiares (macho, hembra y entre 2-3 crías) y muy rara vez como integrantes de bandadas mixtas. Durante su estadía en los matojos se mantenían siempre comunicados por medio de vocalizaciones.

#### *Phoradendron dipterum* Eichl

La actividad de las aves frente a esta especie estuvo estrechamente relacionada con la registrada frente a *P. jenmanii* por ser parásita de esta última. El grupo de aves visitantes fue de composición similar a la de la especie anterior: *Chlorophonia cyanea*, *Euphonia xanthogaster*, *E. laniirostris*, *E. musica*, *Tangara labradorides* y *T. cyanicollis*.

*C. cyanea* fue la especie que se alimentó frecuentemente de este muérdago con un 44.69% del total de las visitas registradas, seguida por *E. xanthogaster* y *E. musica* como visitantes regulares con un 25.27% y 19.04% respectivamente y *E. laniirostris* fue un visitante irregular con un 9.89% del total de visitas registradas. *T. labradorides* y *T. cyanicollis* hicieron una y dos visitas respectivamente.

Por lo general cualquiera de estas especies al llegar al hospedero y al alimentarse de *P. jenmanii*, aprovechaba para ingerir frutos de *P. dipterum* en mayor o menor proporción. Sólo *C. cyanea* hizo visitas exclusivas para alimentarse de este muérdago durante los meses de agosto y septiembre de 1983.

#### *Cladocolea lenticellata* (Diels) Kuijt

Sólo cuatro especies de aves visitaron este muérdago de las cuales una, *Tangara ruficapilla*, no participó como agente diseminador. Esta especie se vio en dificultades para manipular el único fruto que tomó y cuya semilla finalmente dejó caer al suelo.

De las tres especies restantes, *Mionectes striaticollis* fue la que visitó frecuentemente a este muérdago con un 66.6% del total de visitas registradas. Durante los meses de septiembre de 1983 y marzo de 1984 no se la registró visitando a *C. lenticellata* y su número de visitas a lo largo del año fue variable (Figuras 10a y 10b). Hubo dos picos de elevada actividad durante los meses de mayo de 1983 y febrero de 1984 y unos menos pronunciados entre noviembre y diciembre de 1983. Los dos picos de 1983 coincidieron con la formación de parejas, posiblemente con fines reproductivos, y los individuos de las parejas viajaban, visitaban y se alimentaban juntos de los frutos de *Cladocolea lenticellata*. Durante enero y febrero de 1984 se observaron lo que podrían ser juveniles de *M. striaticollis* alimentándose de este muérdago.

Las visitas de *Tyranniscus chrysops* correspondieron al 29.16% del total registrado y a pesar de que se le vio durante todos los meses, se le puede considerar como un visitante irregular con un promedio de  $1.91 \pm 1.04$  visitas por mes contra  $4.36 \pm 3.69$  visitas de *M. striaticollis*.

*Masius chrysopterus* fue un visitante esporádico, con un 2.7% del total de visitas y los dos registros correspondieron a un mismo individuo, una hembra, quien regresó a alimentarse al cabo de 22 minutos de su primera visita el día 25.01.84.

*Mionectes striaticollis* fue una especie solitaria, rara vez se la vio participando en grupos mixtos y si lo hacía era en grupos de insectívoros. Fue arisca e inconspicua y la mejor manera de verla era sentándose en las cercanías de los matojos de *C. lenticellata*, a los cuales llegaba y se iba de una manera furtiva. Por lo contrario, *Tyranniscus chrysops* fue más conspicuo y al llegar a los muérdagos llamaba. Al igual que la especie anterior fue poco gregaria y sólo de vez en cuando se lo veía en grupos mixtos. En varias ocasiones y, particularmente durante los meses de abril y mayo, no buscaba frutos sino que se dedicaba a acicalarse el plumaje o a vigilar el área.

#### *Antidaphne viscoidea* Poepp

Sólo dos especies se alimentaron de los frutos de este muérdago: *Tyranniscus chrysops* y *Spinus xanthogaster*, a pesar de que se vieron otras aves entre los matojos, por ejemplo *Zonotrichia capensis*.

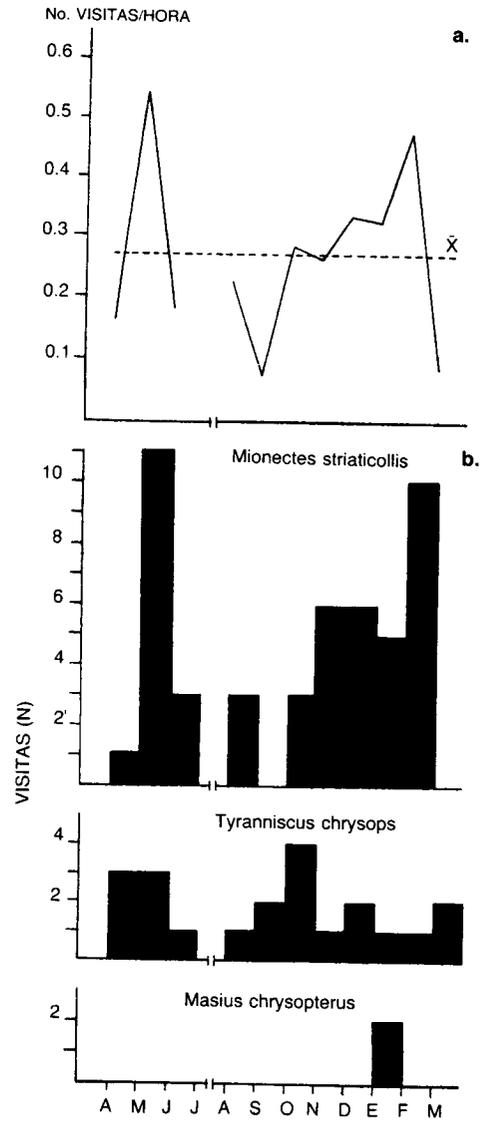


FIG. 10. a. Número de visitas de las especies que llegaron a *Cladocolea lenticellata* a alimentarse a lo largo de un año, y b. Especies de aves que visitaron esta especie de muérdago y su número de visitas.

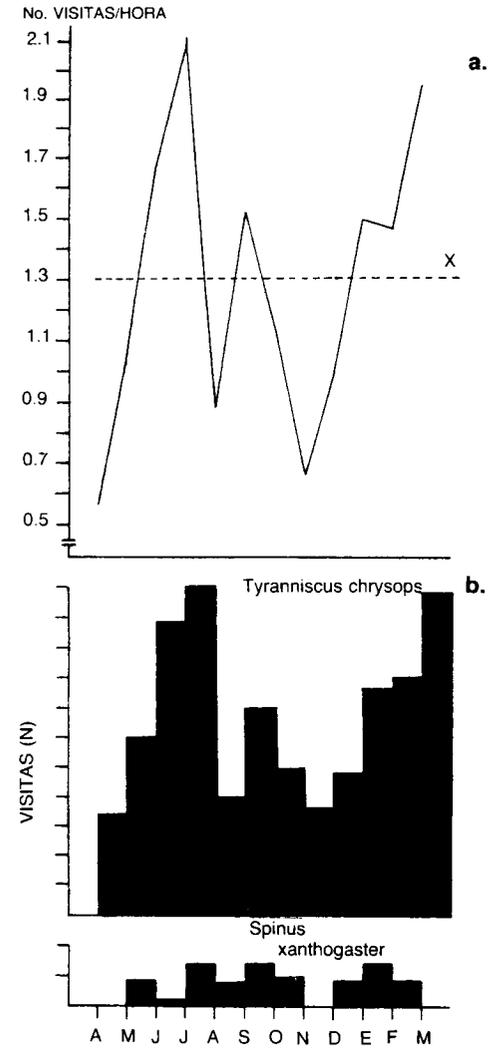


FIG. 11. a. Número de visitas de las especies que llegaron a *Antidaphne viscoidea* a alimentarse a lo largo del año, y b. Especies de aves que visitaron esta especie de muérdago y su número de visitas.

El mayor número de visitas estuvo a cargo de *T. chrysops*, con un 89.48% del total registrado y el porcentaje restante fue para *S. xanthogaster*. La actividad general en esta planta fue la más elevada registrada entre todos los muérdagos, con un máximo de 2.11 visitas/hora (Figura 11a).

*T. chrysops* presentó dos picos elevados en su actividad durante julio-septiembre de 1983 y marzo de 1984, mientras que *S. xanthogaster* presentó una actividad más homogénea (Figura 11b).

Estando sobre el *Ficus* hospedero, *T. chrysops* podía alimentarse de los frutos de un solo matojo de *A. viscoidea* o podía pasar por varios de los que parasitaban este árbol. Buscaba detenidamente aquellos frutos maduros y muchas veces todo el tiempo de la visita en un matojo lo podía invertir buscándolos para finalmente no tomar ninguno. La búsqueda de frutos la podía interrumpir para agredir a alguna otra ave que estuviera cerca o para vigilar su territorio o para atrapar algún insecto que viera, bien fuera sobre los matojos o volando en las cercanías, o para regurgitar semillas del muérdago. Su actividad territorial tuvo períodos muy intensos (mayo, noviembre de 1983 y enero y marzo de 1984) y otros en los cuales parecía haber bajado la guardia (julio de 1983).

*Spinus xanthogaster* llegó por lo general en parejas y llamaba constantemente. La mayor parte del tiempo de las visitas las dedicaban a buscar frutos en un solo matojo y no parecían escogerlos mucho. Comían prácticamente sin detenerse.

#### Manipulación de los frutos y diseminación de las semillas

Entre las aves que se alimentaron de los frutos de los muérdagos fue posible distinguir tres grupos que se diferenciaban entre sí por su "estrategia" en la manipulación de los frutos y diseminación de sus semillas: grupo SR, grupo SD y grupo CD.

Por manipulación nos referimos a la manera como las aves obtuvieron la parte comestible de los frutos, bien fuera rompiendo el exocarpo con el pico (S) o ingiriendo los frutos enteros (C). La diseminación de las semillas ocurrió de dos formas: en las heces (D) y por regurgitación (R).

#### ESTRATEGIA SR

Esta estrategia fue compartida por las diferentes especies de *Tangara* cuando visitaron a *Phoradendron* 1, e incluso a otros muérdagos como *P. flavens*.

Los individuos de estas especies buscaron los frutos maduros tipo "perla". Sin embargo, durante los períodos octubre-noviembre de

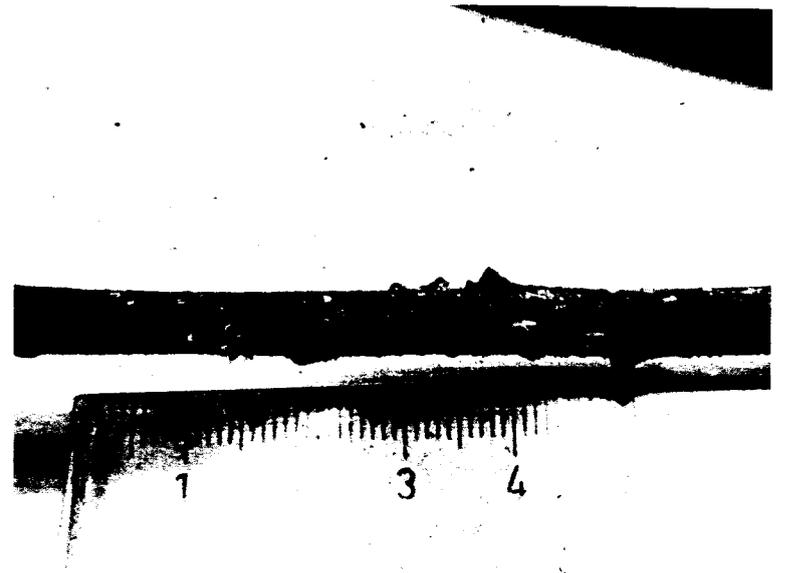


FIG. 12. Semillas de *Phoradendron* 1 y *P. flavens* regurgitadas por *Tangara labradorides* y pegadas a una rama de *Cordia acuta*.

1983 y enero-febrero de 1984 ingirieron frutos no muy maduros y opacos e incluso inmaduros, particularmente durante el último período. Tomaban uno por uno los frutos entre el pico, los exprimían, tragaban su contenido (parte comestible más sencilla) y dejaban caer la cáscara. Muchas veces el pico de estas aves quedaba con restos de la pulpa o con la cáscara pegada y procedían entonces a frotarlo contra la rama sobre la cual se encontraban perchados para continuar luego con la búsqueda de más frutos.

Sin embargo, otras veces frotaban el pico contra las ramas ya no para limpiárselo de esos restos, sino para desprenderse de las semillas regurgitadas. Las semillas eran pegadas sobre una o varias de las ramas del hospedero de los matojos de *P.* 1 que habían sido visitados, bien fuera una tras otra moviéndose a lo largo de una rama (Figura 12) o pasando de brinco en brinco por varias, arrastrando la punta del pico. En una ocasión un individuo de *Tangara ruficervix* se movió a lo largo de una rama para deshacerse de cinco semillas y una *Tangara labradorides* duró dos minutos en esa operación.

TABLA 3  
Duración de las visitas de alimentación y número de frutos ingeridos por visita de las diferentes especies que llegaron a los muérdagos estudiados

|                                 | Tiempo de duración visita (seg) |            |                   | Número frutos ingeridos |        |                  |
|---------------------------------|---------------------------------|------------|-------------------|-------------------------|--------|------------------|
|                                 | n                               | rango      | $\bar{x} \pm SD$  | n                       | rango  | $\bar{x} \pm SD$ |
| <b>PHORADENDRON I</b>           |                                 |            |                   |                         |        |                  |
| <i>Tungara</i> spp.             | 73                              | 5 - 240    | 83.08 ± 50.44     | 68                      | 1 - 20 | 5.77 ± 4.62      |
| <i>Chlorochrysa nitidissima</i> | 2                               | 10 - 25    | 17.5 ± 10.60      | 4                       | 1 - 3  | 1.5 ± 1          |
| <i>Euphonia xanthogaster</i>    | 20                              | 1 - 90     | 44.55 ± 27.05     | 27                      | 1 - 20 | 5.85 ± 4.48      |
| <i>Chlorophonia cyanea</i>      | 28                              | 10 - 300   | 126.53 ± 89.19    | 13                      | 1 - 27 | 9.92 ± 8.86      |
| <i>Chlorophonia pyrrhophrys</i> | 12                              | 14 - 306   | 106.66 ± 73.53    | 6                       | 6 - 58 | 20.5 ± 18.96     |
| <b>PHORADENDRON JENMANII</b>    |                                 |            |                   |                         |        |                  |
| <i>Chlorophonia cyanea</i>      | 98                              | 120 - 4140 | 1109.06 ± 1066.86 |                         |        |                  |
| <i>Euphonia xanthogaster</i>    | 65                              | 60 - 4140  | 1269.9 ± 941.15   |                         |        |                  |
| <i>Euphonia lanitrostris</i>    | 33                              | 60 - 2700  | 774.21 ± 714.95   |                         |        |                  |
| <i>Euphonia musica</i>          | 31                              | 45 - 2280  | 522.45 ± 564.32   |                         |        |                  |
| <b>CLADOCOLEA LENTICELLATA</b>  |                                 |            |                   |                         |        |                  |
| <i>Mionectes striaticollis</i>  | 48                              | 9 - 90     | 49.41 ± 23.67     | 49                      | 1 - 12 | 5.57 ± 3.16      |
| <i>Tyranniscus chrysops</i>     | 24                              | 15 - 115   | 50.29 ± 26.48     | 19                      | 1 - 5  | 2.42 ± 1.30      |
| <i>Mastus chrysopterus</i>      | 2                               | 30 - 43    | 36.5 ± 9.19       | 2                       | 4 - 5  | 4.5 ± 0.71       |
| <b>ANTIDAPHNE VISCOIDEA</b>     |                                 |            |                   |                         |        |                  |
| <i>Tyranniscus chrysops</i>     | 81                              | 13 - 480   | 119.35 ± 92.44    |                         |        |                  |
| <i>Spinus xanthogaster</i>      | 28                              | 15 - 1440  | 266.10 ± 260.84   |                         |        |                  |

n: Tamaño de la muestra,  $\bar{x}$ : promedio, SD: desviación estándar.

En la Tabla 3 se presentan los datos sobre tiempo de duración de la visita y número de frutos ingeridos por las especies visitantes de *Phoradendron* 1.

#### ESTRATEGIA SD

Las diferentes especies de *Euphonia* y *Chlorophonia* presentaron la estrategia SD al alimentarse de los frutos de *Phoradendron* 1, *P. jenmanii*, *P. dipterum* y de otros *Phoradendron* del área de estudio.

*E. xanthogaster*, *C. cyanea* y *C. pyrrhophrys* tomaban los frutos de *P. 1* estando perchados o por medio de un corto vuelo suspendido. En cualquiera de los dos casos, y estando el ave perchada, exprimían los frutos entre el pico, ingerían su contenido y dejaban caer la cáscara. Por lo general tomaban los frutos maduros tipo "perla" después de una búsqueda intensiva, aunque durante octubre y septiembre de 1983 las dos últimas especies ingirieron frutos no completamente maduros y la primera especie frutos inmaduros en febrero de 1984.

Las especies de *Euphonia* y *Chlorophonia* que visitaron a *P. jenmanii* y a *P. dipterum* buscaban detenidamente aquellos frutos que iban a ingerir y por lo general recorrían diferentes sectores de cada planta y diferentes matojos. Tomaban los frutos estando perchados y así procedían a exprimirlos entre el pico para ingerir la pulpa más la semilla y dejar caer el exocarpo. Los frutos eran exprimidos desde el polo basal hasta el distal, extremo por el cual se abría el fruto para dejar salir el contenido.

Las semillas de *P. 1* defecadas por *E. xanthogaster*, *C. cyanea* y *C. pyrrhophrys* salieron embebidas en una masa acuosa y pegajosa (tejido viscido) que caía en la forma de gruesos goterones, que muchas veces caían al suelo. En una ocasión, y después de haber ingerido 51 frutos, *C. pyrrhophrys* defecó las semillas de *P. 1* en la forma de un collar de cuentas o "rosario". Esta fue la única vez en que se registró la formación de "un rosario", posiblemente como consecuencia de la ingestión de tal cantidad de frutos. La defecación de las semillas iba acompañada por movimientos ascendentes y descendentes de la rabadilla a medida que el ave se desplazaba a lo largo de la rama sobre la cual estaba perchada y por lo general no ocurrió sobre el hospedero de los muérdagos que acababan de ser visitados.

Las semillas de *P. jenmanii* y *P. dipterum* siempre fueron eliminadas en la forma de "rosarios" de longitud y grosor variables, dependiendo del número de frutos ingeridos (Figura 13). A veces entremezcladas con las semillas salía un material blancuzco, posiblemente restos de origen animal. Al cabo de algún tiempo de haber ingerido

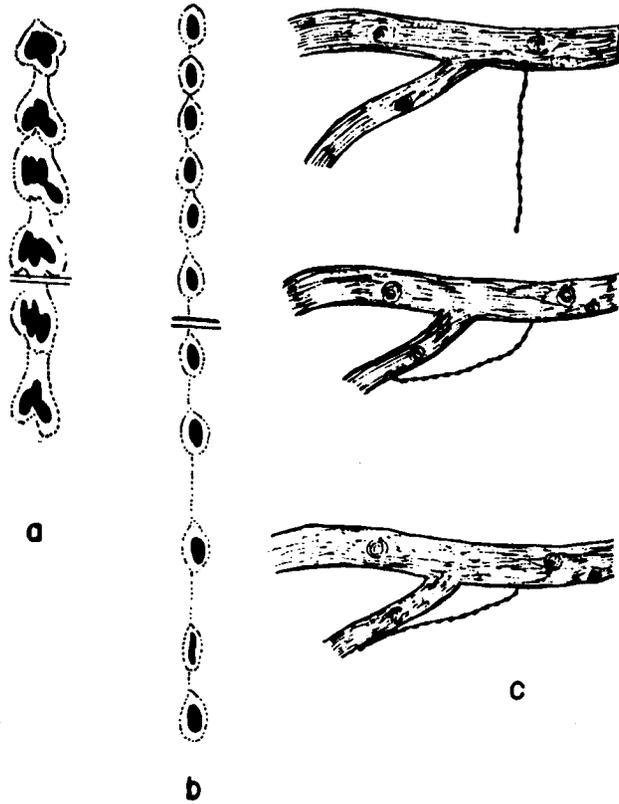


FIG. 13. a. Semillas de *Phoradendron jenmanii* defecadas en la forma de un rosario grueso, después de que una *Euphonia* ingirió una gran cantidad de frutos (longitud ca. 30 cm). b. Rosario largo y acuoso defecado después de la ingestión de pocos frutos (longitud ca. 60 cm). c. Rosario de semillas en tres estados de contacto con la rama sobre la cual fue depositado.

frutos, se observaba la dilatación de la cloaca de las aves, seguida por la suspensión de sus actividades y finalmente por la eliminación de las semillas. Durante la eliminación de las semillas, el ave realizaba unos movimientos ascendentes y descendentes con la rabadilla a lo largo de la rama sobre la cual estaba perchada y no cesaba estos movimientos hasta no haber eliminado todo el material.

La eliminación de semillas de *P. jenmanii* bajo la planta materna fue bastante común. *C. cyanea* defecó in situ un 13.63% de las veces como mínimo, *E. xanthogaster* un 36.54% de las veces, *E. musica* un 15.91% de las veces y *E. laniirostris* un 20.83%. Dependiendo de la duración de la visita podían defecar entre una a cuatro veces y los datos obtenidos sobre tiempo transcurrido entre la llegada del ave a alimentarse de los frutos de este muérdago y las diferentes deyecciones parecen apoyar lo siguiente: existe un volumen máximo de frutos que pueden ser ingeridos por las aves y que podría estar relacionado con la capacidad del tubo digestivo y/o con el tiempo en el cual estos frutos pueden ser metabolizados y finalmente eliminados para dar cabida a más (Tabla 4).

Los rosarios defecados después de que las aves habían ingerido muchos frutos eran cortos (ca. 30 cm), gruesos y de color verde debido a la gran acumulación de semillas (Figura 13a), mientras que aquellos defecados después de la ingestión de menos frutos eran largos (ca. 90 cm), acuosos, pudiendo caer en la forma de goticas (Figura 13b). Estos rosarios por lo general quedaban colgando de las ramas, bien fuera enteros o fraccionados, a diferentes alturas del hospedero o matojos o por acción del viento podían adherirse en toda su longitud a una rama del hospedero (Figura 13c).

La duración de las visitas a los dos muérdagos, así como el número de frutos consumidos por las aves que llegaron a *P. 1* se presentan en la Tabla 3.

TABLA 4

Tiempo transcurrido entre la ingestión de frutos y la eliminación de semillas en las heces (en forma de rosarios), por parte de las aves que se alimentaron de *Phoradendron jenmanii*

| *Intervalo | Frecuencia | $\bar{x} \pm SD$ | ° $\bar{y}$ |
|------------|------------|------------------|-------------|
| 2 - 7      | 20         | 3.5 $\pm$ 1.43   | 10.39       |
| 8 - 19     | 26         | 13.89 $\pm$ 2.92 | 10.69       |
| 20 - 31    | 12         | 24.58 $\pm$ 3.20 | 10.86       |
| 32 - 43    | 9          | 35.44 $\pm$ 1.66 | 12.56       |
| 44 - 49    | 1          | 48               |             |

\* en minutos.

$\bar{x}$ : tiempo promedio entre la llegada del ave a alimentarse y la eliminación sucesiva de semillas.  $\bar{y}$ : tiempo promedio transcurrido entre la eliminación de semillas.

## ESTRATEGIA CR

Esta estrategia fue compartida por *Mionectes striaticollis*, *Tyranniscus chrysops* y *Masius chrysopterus* cuando se alimentaron de *C.*

*lenticellata*, *A. viscoidea* y por la segunda especie cuando se alimentó de los frutos de otras dos Loranthaceae s.str.: *Oryctanthus alveolatus* y *O. occidentalis*.

*M. striaticollis* al llegar a los matojos de *C. lenticellata* buscaba detenidamente frutos maduros, pudiendo invertir casi todo el tiempo de la visita en su búsqueda. Para atraparlos e ingerirlos podían percharse sobre una de las ramas del muérdago o de algún arbusto cercano y, en esta posición y sosteniendo el fruto entre el pico los ingerían. Sin embargo, la mayoría de las veces 'cazaban' los frutos con un rápido y corto vuelo suspendido y con el fruto asido entre el pico volaban a una percha sobre la cual procedían a ingerirlo. Nunca atrapaba dos frutos estando en la misma posición e ingería aquellos de color rosado-guayaba o los morados muy maduros, haciendo una pausa entre fruto y fruto. El día 16.02.84 un individuo visitó en cinco oportunidades el mismo matojo de *C. lenticellata*, con un intervalo promedio entre visita y visita de  $11.25 \pm 1.5$  minutos.

El número de veces que *M. striaticollis* regurgitó in situ correspondió al 8.33% del total de visitas registradas y un promedio de  $1.25 \pm 0.5$  semillas, mientras que *T. chrysops* lo hizo el 19.04% de las veces y un promedio de  $1.75 \pm 0.95$  semillas. Dado el menor tamaño de esta especie en relación a *M. striaticollis*, se puede pensar que las semillas de este muérdago representan un mayor lastre para ella y que por tanto las tienen que 'dejar' antes de levantar vuelo.

Las semillas regurgitadas por *M. striaticollis* fueron pegadas a lo largo de una rama y una tras otra (Figura 14a) o más espaciadas (Figura 14b). *T. chrysops* por lo general se desprendió de las semillas regurgitadas colocándolas a lado y lado de la percha sobre la cual se encontraba o una sobre otra (Figura 14c). En una ocasión el tiempo transcurrido entre la ingestión del primer fruto y la regurgitación de la primera semilla para *M. striaticollis* fue de 85 segundos y para *T. chrysops* de 40 segundos una vez y 50 segundos en una segunda ocasión.

La Tabla 3 resume los datos sobre el tiempo de duración de la visita y número de frutos consumidos por estas especies al visitar a *C. lenticellata*.

*T. chrysops* tomaba los frutos de *A. viscoidea* estándole perchado o haciendo un corto vuelo suspendido, pero siempre buscándolos detenidamente. Ya en el interior del tubo digestivo (igual ocurrió en los casos anteriores), los frutos eran abiertos y la semilla era liberada del exocarpo-pulpa para luego ser regurgitada. Los exocarpos salían en las heces.

*T. chrysops* regurgitó in situ como mínimo el 28.14% del total de veces registrado y un promedio de  $2.17 \pm 1.8$  semillas (n: 98, rango



FIG. 14. Semillas de *Cladocolea lenticellata* regurgitadas por *Mionectes striaticollis* y pegadas a una rama de una manera espaciada (a) o una tras otra (b). c. Semillas de la misma especie de muérdago regurgitadas por *Tyranniscus chrysops*.

1-15 semillas). Estas eran pegadas a las ramas después de que el ave se limpiaba el pico y podían ser depositadas alternadamente a lado y lado de la rama sobre la cual se encontraba perchado o a un mismo lado, e inclusive sobre hojas adyacentes. El tiempo transcurrido entre la ingestión del primer fruto y la regurgitación de la primera semilla estuvo entre los 8-110 segundos y el tiempo transcurrido entre la regurgitación de dos semillas consecutivas fue de 6-20 segundos.

El tiempo de duración de las visitas de *T. chrysops* a *A. viscoidea* fue muy variable (Tabla 3), ya que podía interrumpir la búsqueda de frutos para sacar de su territorio a algún ave o para atrapar insectos.

#### ESTRATEGIA INDETERMINADA

Nunca se pudo establecer la manera como *Chlorochrysa nitidissima* y *Spinus xanthogaster* diseminaron las semillas de los frutos de los muérdagos de los cuales se alimentaron. Ambas especies desprendían el exocarpo de los frutos ayudados por el pico. Mientras que la primera especie los dejaba caer, la segunda ingería un fruto tras otro, proceso en el cual todos los exocarpos se le quedaban adheridos al pico. Para desprenderse de ellos frotaba el pico contra una rama o meneaba la cabeza o simplemente el peso de estas estructuras facilitaban su desprendimiento.

Posiblemente *S. xanthogaster* regurgita las semillas de *A. viscoidea* y esta afirmación se hace con base a una observación, cuando se vio que un individuo de esta especie regurgitó y depositó unas semillas diferentes a la de este muérdago sobre una rama.

#### FUENTES ALTERNAS DE ALIMENTO

Las observaciones realizadas sobre la utilización de otros recursos alimenticios por parte de las aves que se alimentaron de los muérdagos se resumen en la Tabla 5.

En la finca Zingara los frutos de *Miconia theaezans* se constituyeron en una fuente muy importante de alimento y sus períodos de fructificación durante el año 1983 correspondieron a los meses de marzo-septiembre y octubre-diciembre. Sin embargo, los frutos secos y viejos al final de la cosecha (agosto-septiembre y diciembre) fueron consumidos por las diferentes especies. El mayor número de registros de *E. xanthogaster*, *C. cyanea* y *C. pyrrhophrys* alimentándose de esta Melastomataceae se obtuvo durante los meses de mayo y julio de 1983, períodos durante los cuales esta especie estaba en plena producción de frutos.

La ingestión de frutos inmaduros de *Phoradendron* 1 durante enero y febrero de 1984 por parte de algunas aves, pareció ser el

resultado de la escasez general de frutos en el área. *Miconia theaezans* produjo frutos durante los meses de diciembre de 1982 y enero-febrero de 1983 (M. Giraldo com. per. y obs. pers.). Sin embargo, durante el año de 1984 el ciclo de esta especie (y de *Cordia acuta*) se alteró y ninguna presentó frutos antes del mes de marzo de ese año. Una posible causa pudo haber sido la variación de los períodos de lluvia durante 1983 y 1984 (Figura 2): el período de lluvia final de 1983 se prolongó hasta el mes de febrero de 1984.

*E. xanthogaster* se alimentó durante los meses de enero y febrero de los frutos de *Guettarda sabiceoides* (Rubiaceae) y de los de *Cordia acuta* (Boraginaceae), que eran las dos especies fructíferas de sitios abiertos. En ambos casos tomaban los frutos y los exprimían entre el pico para poder arrancar e ingerir pedazos de pulpa, dejando caer la semilla. Los registros de esta *Euphonia* alimentándose de los frutos de *Cecropia*, *Miconia* 1, Ericaceae 1, Ericaceae 2 y *Saurauia* se obtuvieron entre los meses de septiembre de 1983 y febrero de 1984. La búsqueda de insectos por parte de *E. xanthogaster* fue siempre independiente de los grupos mixtos y por lo general en el interior del bosque, sobre troncos y ramas cubiertas por plantas epífitas, a partir de los 10 m sobre el suelo y en zonas abiertas, desde el suelo.

La búsqueda de insectos por parte de *C. cyanea* y *C. pyrrhophrys* fue menos notable que para la especie anterior, pero siempre ocurrió independiente de grupos mixtos. Los insectos y arañas eran cazados por medio de cortos vuelos de suspensión o por rebusque sobre las ramas.

De las tres especies anteriores, *E. xanthogaster* fue la que mostró un comportamiento más semejante al de las tangaras, en el sentido de que fue bastante oportunista y utilizó los recursos que había, incluso en zonas de regeneración. *C. cyanea* y *C. pyrrhophrys* parecen tener otros requerimientos que posiblemente no son ofrecidos en las zonas de regeneración temprana, a excepción de los frutos de *M. theaezans*, ya que por lo general se las escuchaba y veía en la copa de los árboles o sobre ramas cubiertas por plantas epífitas.

Estas tres especies se observaron defecando material diferente al de las semillas de los muérdagos, caso en el cual no realizaban los movimientos ascendentes y descendentes con la rabadilla. Esto no fue válido para *E. xanthogaster* cuando se alimentó de los frutos de *Saurauia*, cuyas semillas muy pequeñas se encuentran embebidas dentro de una pulpa bastante pegajosa y translúcida, similar a la de los muérdagos.



pecies de aves (*Euphonia musica* y *Myiozetetes cayanensis*) al diseminar a una Viscaceae y una Loranthaceae.

El primer trabajo que explícitamente reconoce diferencias en la diseminación de las dos principales familias de muérdagos reconocidas y en el grupo de aves diseminadoras fue Davidar (1983, MS). Esta autora demuestra que el grupo de aves considerado tradicionalmente como 'especialista' y que disemina las semillas de *P. quadrangulare* (Viscaceae) no efectúa una diseminación de alta calidad comparada con la que lleva a cabo el grupo 'generalista' cuando disemina a *Oryctanthus alveolatus* (Loranthaceae). Ella propone, además, una explicación a este fenómeno basada en factores de pre y post-diseminación y no de la diseminación en sí.

Nuestro trabajo explora desde otro ángulo las diferencias que existen entre los dos sistemas mencionados (e.g. comportamiento anual del grupo de diseminadores, forma de diseminación de las semillas), partiendo de una hipótesis general de trabajo que expresa que debido a la alta calidad en la diseminación que requieren los muérdagos éstos deben ofrecer, entre otras cosas, unos frutos con un alto valor nutritivo (Snow 1971; McKey 1975) y/o un alto valor de diseño (Herrera 1981) que traiga como resultado final un incremento en el beneficio total que ofrecen a las aves. Los valores del componente nutritivo y de diseño van a ser diferentes entre los representantes de cada una de las familias debido básicamente a la diferente estructura de los frutos.

Los resultados obtenidos comparados con los datos disponibles en la literatura (Tabla 6) muestran que: 1) *P. jenmanii* no ofrece frutos con un beneficio total elevado y que *C. lenticellata* sí lo hace, superando incluso el máximo valor obtenido para un fruto neotropical, 2) *P. jenmanii* a pesar de tener un elevado contenido de carbohidratos posee un porcentaje elevado de proteínas que se acerca incluso al máximo valor conocido para un fruto neotropical, 3) *C. lenticellata* posee un contenido de lípidos muy superior al promedio calculado para frutos neotropicales, 4) los valores en el componente de diseño para ambas especies no se alejan mucho del promedio calculado para frutos neotropicales. Finalmente nuestros datos apoyan la idea de Godschalk (1983) de que los frutos de las familias Viscaceae y Loranthaceae difieren marcadamente entre sí, por lo menos en el componente nutritivo (Tabla 2).

Todas estas consideraciones parecen traer consecuencias bastante importantes. Por un lado, los frutos de las Viscaceae caerían dentro de aquellos explotados por los 'oportunistas' o de 'baja inversión' y los frutos de la Loranthaceae caerían dentro del grupo de aquellos explotados por los 'especialistas' o de 'alta inversión'. Esto no estaría

TABLA 6

Valores promedios calculados para varias características de frutos neotropicales. Los porcentajes de carbohidratos, lípidos y proteínas están dados como porcentaje de peso seco.

| Característica            | n  | $\bar{x} \pm SD$ | Rango       | Fuente |
|---------------------------|----|------------------|-------------|--------|
| Carbohidratos             | 27 | 81.0             | 36.2 - 93.6 | (1)    |
| Proteínas                 | 39 | 8.8 $\pm$ 5.6    | 1.2 - 24.5  | (1)    |
| Lípidos                   | 41 | 16.0 $\pm$ 16    | 0 - 60.4    | (1)    |
| Componente de diseño (RY) | 21 | 12.7 $\pm$ 7.4   | 5.8 - 37.4  | (2)    |
| Componente nutritivo (d)  | 41 | 28.8 $\pm$ 19.3  | 4.3 - 74.9  | (2)    |
| Beneficio total (OP)      | 15 | 3.3 $\pm$ 2.7    | 0.7 - 7.9   | (2)    |

(1) White (1974), (2) Herrera (1981).

n: Tamaño de la muestra,  $\bar{x}$ : promedio, SD: desviación estándar.

de acuerdo con las tesis de McKey (1975) quien muestra al sistema Viscaceae-aves diseminadoras 'especialistas' (*Euphonia-Chlorophonia*) como uno de los ejemplos más llamativos de interacciones coevolutivas estrechas en el cual supuestamente los frutos deben ofrecer una alta recompensa. Por otro lado, los frutos de las Loranthaceae diseminadas por aves 'oportunistas' (Davidar 1983, MS) deberían ofrecer unos frutos con una baja recompensa.

Una posible explicación a esta 'anomalía' podría guardar relación con los hábitos de estas aves. Las aves que se alimentan de las especies de Viscaceae son pequeñas y muy móviles, lo que significa que van a tener una alta tasa metabólica. Según McKey (1975), los frutos con un alto contenido de carbohidratos pueden ofrecer ventajas para estas aves al proveer de una fuente de energía rápida. Por otro lado, las aves que se alimentaron de *C. lenticellata* y de *A. viscoidea* son menos móviles, de estratos inferiores del bosque o de borde (*M. striaticollis*) o son territoriales como *T. chrysops*, requiriendo más bien una fuente de energía concentrada aunque menos rápida y que puede ser almacenada.

Godschalk (1983) también encontró que los frutos de *Viscum combreticola* (Viscaceae) ofrecían un bajo contenido nutritivo, todo lo contrario de lo que se esperaba y propone para esta 'anomalía' una explicación diferente a la que hemos esbozado anteriormente y que encaja dentro de los modelos coevolutivos de McKey (1975) y Howe & Estabrook (1977). Dice que este bajo contenido nutritivo de los frutos se ve compensado por la producción de frutos a lo largo del año, lo que la colocaría dentro del modelo de plantas explotadas por 'especialistas'. De esta forma su principal disemina-

dor (*Pogoniulus chyoconus*, familia Capitonidae) encuentra una fuente continua de alimento cuando otros frutos y los insectos escasean.

A pesar de que los muérdagos estudiados produjeron frutos a lo largo del año, las plantas individualmente lo hicieron de una manera variable, a lo cual se le puede añadir la muerte de numerosos matos, particularmente de *C. lenticellata* y *P. 1*. Sin embargo, es evidente que resulta ventajoso para unas plantas con unos requerimientos tan particulares de diseminación el que produzcan frutos a través de períodos prolongados y poder mantener de esta forma la atención de las aves concentradas en ellas y su actividad con lo cual se cumple una de las predicciones de Howe & Estabrook (1977). Esto se ve reforzado al considerar que las plántulas de los muérdagos sufren un período de extrema vulnerabilidad al estar expuestas a la desecación y predación, a lo que se le suma la posibilidad de que sean arrastrados por el agua antes de su conexión con el hospedero y al rechazo de este último por los primeros (Calder 1983), lo que trae como resultado una alta pérdida después de su diseminación. Esto se podría ver compensado por un continuo consumo de frutos y diseminación de semillas por parte de las aves involucradas.

Se esperaba que la actividad de las aves frente a cada uno de los muérdagos fuera relativamente uniforme, en cuanto al número de visitas/mes a lo largo del año y a la composición de los grupos, como respuesta a las necesidades de cada una de las partes en términos de su dependencia mutua. Sin embargo, esto no ocurrió y se presentó un comportamiento fluctuante en la rata de visitas y en la composición de los grupos que visitaron los muérdagos, particularmente a *P. 1*. Por un lado, las plantas no ofrecieron un volumen alto de frutos en ciertas épocas y las aves por su parte fueron atraídas por otras fuentes más abundantes de frutos, como si no dependieran de los frutos de los muérdagos estudiados. No se sabe qué ocurrió con las aves que se alimentaron de *C. lenticellata* y *A. viscoidea* durante los meses en los cuales su rata de visitas bajó.

Otro aspecto llamativo relacionado con la actividad de las aves frente a *P. 1* y *P. jenmanii* fue: 1) el grupo de visitantes tan heterogéneo de *P. 1* contra uno más homogéneo o 'especialista' de *P. jenmanii*, 2) la diseminación de las semillas de *P. 1*, bien fuera por regurgitación o defecación, contra la diseminación únicamente por defecación de *P. jenmanii*. En relación a estos puntos parecen vislumbrarse diferencias en la actividad de las aves por lo menos frente a *Phoradendron*: algunas especies están relacionadas con un grupo más pequeño y homogéneo de diseminadores 'especialistas', mien-

tras que otras dependen de un grupo más amplio que incluye tanto 'especialistas' como 'oportunistas'.

Ya dentro de un terreno más amplio vemos cómo los resultados obtenidos, junto con los datos disponibles en la literatura, no parecen confirmar interacciones muy estrechas entre los muérdagos y sus diseminadores, por lo menos en lo que respecta a las Viscaceae y las aves asociadas comúnmente a ellas. Tales hipótesis se deben fundamentalmente a Snow (1971), McKey (1975) y Howe & Estabrook (1977) y se basan en el alto contenido de nutrientes de la pulpa de estos muérdagos y en la modificación del tubo digestivo de las *Euphonia* y *Chlorophonia* como una adaptación a la explotación de estos frutos y a la diseminación de sus semillas evitando al máximo su destrucción.

Se nos ocurren dos explicaciones que den cuenta de esto. Una de ellas sería que la modificación del tubo digestivo fuera más bien una adaptación a un conjunto más amplio de fuentes particulares de alimento, e.g. plantas epífitas en general (Snow & Snow 1971; Snow 1981 a,b), en un sustrato vertical en los bosques que no descartaría la utilización de insectos. Algunas aves frugívoras pudieron haberse adaptado o pudieron ocupar este nicho no explotado intensamente por otras aves. Una condición así preexistente podría haber favorecido la explotación y diseminación de los muérdagos de la familia Viscaceae en las regiones tropicales americanas. Es llamativo el hecho de que en el extremo norte de la distribución de *Phoradendron* otras aves diferentes a *Euphonia* y *Chlorophonia* son los principales diseminadores (Cowles 1936, citado por Walsberg 1975; Walsberg 1975) y que en las regiones neotropicales otras aves diferentes a las 'especialistas' diseminan estas plantas. Estando así las cosas, las interacciones entre los muérdagos y sus diseminadores corresponderían a un modelo de coevolución difusa, más que a un modelo de coevolución uno a uno, lo que podría explicar la asimetría que parece existir en la relación intrínsecamente mutualista, que no significa necesariamente coevolución (Janzen 1980).

Esta asimetría está relacionada con el alto grado de dependencia de los muérdagos por las aves que los diseminan y sin las cuales no podrían sobrevivir y a la aparente no dependencia de las aves a los frutos de los muérdagos como fuente de alimento. Otra explicación que podría aclarar esta asimetría sería la que plantea que en épocas remotas hubo interacciones mutualistas mucho más estrechas que las que se presentan ahora que condujeron a coadaptaciones en un modelo de coevolución uno a uno. Por algún motivo las aves 'especialistas' tuvieron que empezar a explotar otros recursos, disminuyendo la intensidad de su relación con los muérdagos. A su vez otras

aves en las regiones tropicales americanas empezaron a explotar y a participar en la diseminación de las Viscaceae exitosamente sin desplazar a *Euphonia* y *Chlorophonia*.

Al analizar el sistema Loranthaceae y sus diseminadores en América saltan a la vista, el elevado valor de beneficio total de los frutos, principalmente por un elevado valor en el componente de diseño, el grupo más homogéneo de aves que los diseminan (Leck 1972; Fitzpatrick 1980; Snow 1982; Davidar 1983, MS) y la diseminación efectuada siempre por estas aves al regurgitar las semillas y pegarlas sobre las ramas de los hospederos. Esto estaría mostrando que el sistema presenta más afinidad con el modelo coevolutivo plantas-diseminadores 'especialistas' de McKey (1975). Falta aún mucha información que permita entender mejor lo que ocurre entre estos muérdagos y sus diseminadores y que provea de explicaciones por lo menos al hecho de que buena parte de éstos sean 'aves oportunistas' de los cuales dependen las plantas para su diseminación.

No sólo sería importante ampliar los estudios en este aspecto, sino también en lo que concierne a lo que sería una alta calidad de diseminación para estas plantas (remoción de las semillas de las cercanías de la planta materna, distancia mínima requerida entre planta y planta sobre un hospedero para su desarrollo, etc.), capacidad de un hospedero para mantener a los muérdagos y que proporcionaría una información importante sobre la biología poco conocida de estas plantas.

#### AGRADECIMIENTOS

El siguiente trabajo fue posible gracias a la colaboración de varias personas entre las que quiero destacar al profesor Humberto Alvarez, quien me colocó en el camino de las aves y los muérdagos y continuamente me apoyó para que sacara adelante este trabajo. Su ayuda no sólo fue valiosa en este sentido, sino también en mi formación personal. El profesor Job Kuijt de la Universidad de Lethbridge, Alberta, Canadá, en una fase posterior me brindó toda su colaboración y experiencia en la identificación del material vegetal y me abrió las puertas del mundo de los muérdagos. El profesor Henry von Prahll me apoyó incondicionalmente en la realización del trabajo de campo. El profesor Michael Alberico hizo sugerencias muy útiles para la redacción del informe final. Mi familia (Guillermo, María y Andrea) me acompañó en todos los momentos y me apoyó espiritual y materialmente. Manuel Giraldo, Carolina Murcia y Gustavo Kattan con quienes compartí muchos momentos. La familia Gensini (don Enrique, doña Dominga, María Teresa y Andrés) me facilitó la permanencia en la finca Zingara de su propiedad, al ofrecerme su casa y amabilidad. Doña Victoria de Kattan permitió mi estadía en la finca Las Delicias en las cercanías del bosque de San Pablo.

A ellos y a todos los que en una u otra forma colaboraron en la realización de este trabajo quiero expresarles mis más sinceros agradecimientos.

La Universidad del Valle a través de la Decanatura de Investigaciones, financió parcialmente este estudio. A esta institución quisiera expresar mi gratitud y reconocimiento.

Finalmente quiero mencionar a Rosita y Rasputín, fieles amigos, quienes me acompañaron en la realización del trabajo de campo.

#### LITERATURA CITADA

- ALI, S. A. 1931. The role of the sunbirds and flower peckers in the propagation and distribution of the tree parasite *Loranthus longiflorus* Desr., in the Konkan. Jour. Bombay Nat. Hist. Soc., 35:144-149. (No visto).
- ALVAREZ, H. 1969. Observaciones sobre la dispersión ornitófila de algunas plantas parásitas. Boletín del Departamento de Biología, Universidad del Valle, 2(1): 9-15.
- BARLOW, B. A. 1964. Classification of the Loranthaceae and Viscaceae. Proc. Linn. Soc. N. S. W., 89:268-272. (No visto).
- CALDER, D. M. 1983. Mistletoes in focus: An Introduction. Páginas 1-17 en M. Calder and P. Bernhardt, eds. The Biology of Mistletoes. Academic Press, Australia.
- COWLES, R. B. 1936. The relation of birds to seed dispersal of the Desert Mistletoe. Madroño, 3:352-356.
- DAVIDAR, P. 1978. Dispersal in some Loranthaceae of the Nilgiris. Jour. Bombay Nat. Hist. Soc., 75(3):943-945.
- . 1983. Birds and neotropical mistletoes: effects on seedling recruitment. Oecologia, 60:271-273.
- . Ecological interactions between mistletoes and their avian pollinators in Southern India. Jour. Bombay Nat. Hist. Soc., en prensa.
- DESSELBERGER, H. 1931. Der Verdauungskanal der Dicaeiden nach Gestalt und Funktion. Jour. f. Ornithol., 79:353-370.
- DOCTERS VAN LEEUWEN, W. M. 1954. On the biology of some Javanese Loranthaceae and the role birds play in their life-history. Beaufortia Misc. Publ., 4:105-207.
- ESPINAL, L. S. 1968. Visión ecológica del departamento del Valle del Cauca. Universidad del Valle, Cali. 103 pp.
- FITZPATRICK, J. W. 1980. Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. Condor, 82:43-57.
- FORBES, W. A. 1880. On the structure of the stomach in certain genera of Tanagers. Proc. Zool. Soc., (X):143-146.
- GODSCHALK, S. K. B. 1983. Mistletoe dispersal by birds in South Africa. Páginas 117-127 en M. Calder and P. Bernhardt, eds. The Biology Mistletoes. Academic Press, Australia.
- HERRERA, C. M. 1981. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones? Am. Nat., 118(6):896-907.
- . 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. Ecology, 63(3):773-785.
- HEUMANN, G. A. 1926-27. Mistletoes-birds as plant distributors. The Emu, 26:317. (No visto).
- HINDWOOD, K. 1935. The painted honey-eater. The Emu, 34(4):149-157. (No visto).
- HORWITZ, W. (ed.). 1975. Métodos de análisis de la asociación de químicos analíticos de los Estados Unidos. A.O.A.C. 12ª edición. Washington D.C.

- HOWE, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology*, 58:539-550.
- & G. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.*, 111 (981):817-832.
- IGAC. 1977. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. XII(11), 283 pp. Bogotá.
- JANZEN, D. H. 1980. When is it coevolution? *Evolution*, 34:611-612.
- KATTAN, G., C. RESTREPO y M. GIRALDO. 1984. Estructura de un bosque de niebla en la Cordillera Occidental, Valle del Cauca, Colombia. *Cespedesia*, XIII(47-48): 23-43.
- KEAST, A. 1958. The influence of ecology variation in the mistletoe-bird (*Dicaeum hirundinaceum*). *The Emu*, 58:195-206.
- KUUT, J. 1968. Mutual affinities of Santalalean families. *Brittonia*, 20:136-137.
- . 1969. The biology of parasitic flowering plants. University of California Press. 246 pp.
- LECK, C. F. 1972. Seasonal changes in feeding pressures of fruit and nectar-eating birds in Panama. *Condor*, 74:54-60.
- LIDDY, J. 1983. Dispersal of Australian Mistletoes: The Cowienback Study. Páginas 101-116 en M. Calder and P. Bernhardt, eds. *The Biology of Mistletoes*. Academic Press, Australia.
- LUND, P. W. 1829. De genere *Euphones*, praesertim de singulari canalis intestinalis structura in hocce avium genere. Copenhagen. 31 pp. (No visto).
- MCKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Páginas 159-191 en L. E. Gilbert and P. H. Raven, eds. *Coevolution of animals and plants*. University Texas Press, Austin.
- MORTON, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Am. Nat.*, 107:8-22.
- SCHILLER, F. 1928. *Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Kl.*, 137:243-258. (No visto).
- SKUTCH, A. F. 1954. Life histories of Central American birds. *Pacific Coast Avifauna*, No. 31. 448 pp.
- . 1960. Life histories of Central American birds. *Pacific Coast Avifauna*, No. 34. 593 pp.
- . 1980. Arils as food of tropical american birds. *Condor*, 82:31-42.
- SNOW, D. W. 1962. The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad. W.I.I. Population, breeding ecology and food. *Zoologica*, 47: 199-221.
- . 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113:194-202.
- . 1981a. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica*, 13(1):1-14.
- . 1981b. Coevolution of birds and plants. Páginas 169-178 en P. H. Greenwood (gen. ed.), P. L. Forey, ed. *Chance, change and challenge. The evolving biosphere*. British Museum (Natural History) and Cambridge University Press, London and Cambridge.
- . 1982. *The Cotingas*. British Museum (Natural History), Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press, Ithaca, New York. 203 pp.
- SNOW, B. K. 1970. A field study of the Bearded Bellbird in Trinidad. *Ibis*, 112:299-329.
- & D. W. Snow. 1971. The feeding ecology of tanagers and honey creepers in Trinidad. *Auk*, 88:291-322.
- SUTTON, G. M. 1951. Mistletoe dispersal by birds. *Wilson Bull.*, 63:235-237.
- TUBEUF, C. von. 1923. *Monographie der Mistel*. Berlin: Oldenburg. (No visto).

- VAN DER PIJL, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. 2ª edición. Springer-Verlag, New York. 162 pp.
- WALSBERG, G. 1975. Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of mistletoe berries. *Condor*, 77:169-174.
- WETMORE, A. 1914. The development of the stomach in the Euphonias. *Auk*, 31:458-461.
- WHITE, S. C. 1974. Ecological aspects of growth and nutrition in tropical fruit-eating birds. Ph. D. diss. University of Pennsylvania. 144 pp.