

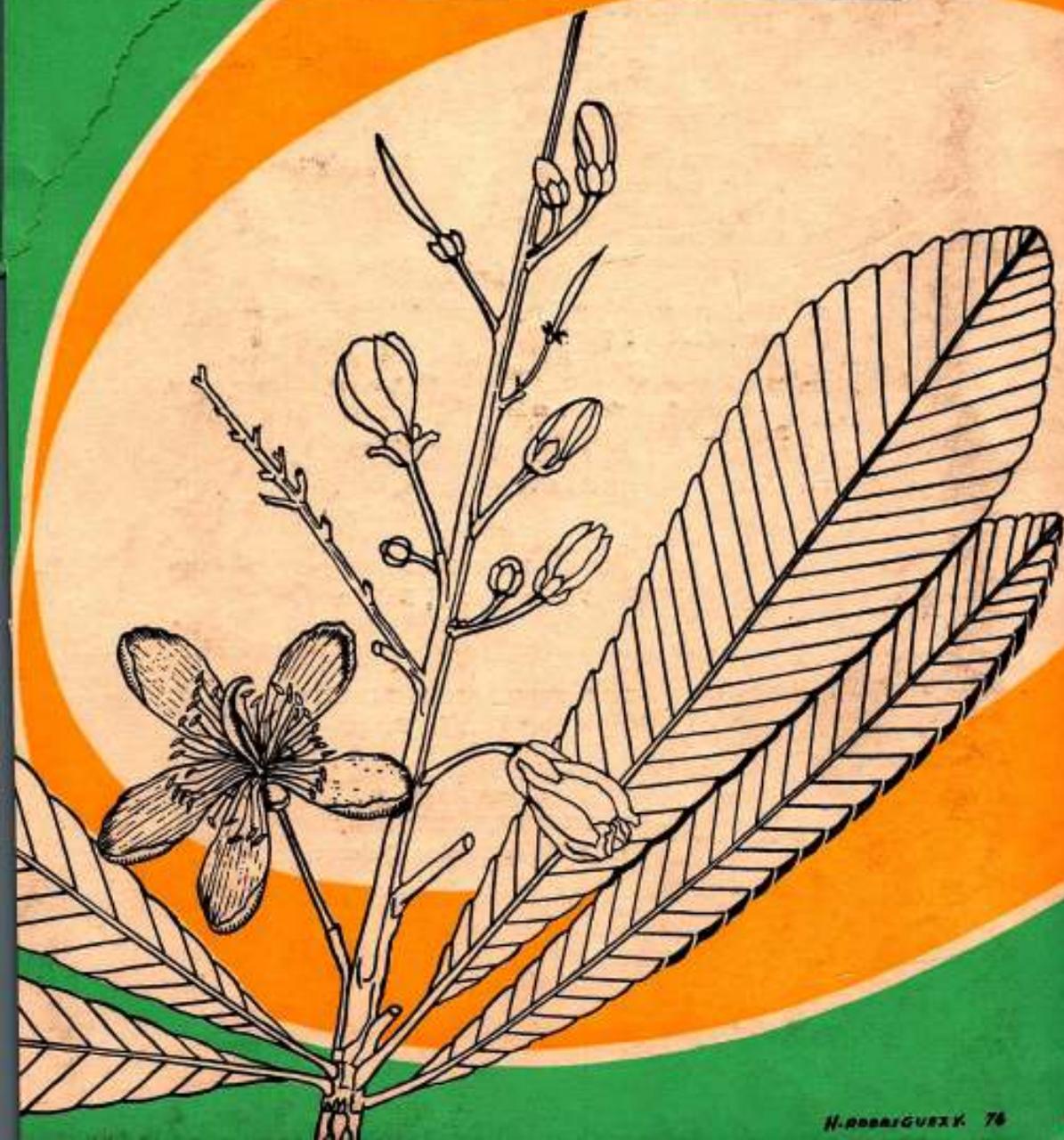
Cespedesia

Boletín científico del Departamento del Valle del Cauca, Colombia.
Licencia del Ministerio de Comunicaciones N° 341
Registro N° 516 de Tarifa para Libros y Revistas
Permiso N° 341, ADPOSTAL.

VOL. X

Cali, enero-junio de 1981

Nos. 37-38



INSTITUTO VALLECAUCANO DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS

I N C I V A

JUNTA DIRECTIVA:

Principales:

Dr. Humberto González Narváez,
Gobernador. Presidente.

Dr. Roberto Ospina G.,
Srlo. de Agricultura y Fo-
mento, Vicepresidente.

Dr. Carlos Alberto Potes,
Srlo. de Educación.

Dr. Alberto Murgueitio R.,
Planeación Deptal.

Dr. Alvaro H. Alegría, Ph. D.,
Universidad del Valle.

Dr. Alvaro Arango,
Universidad Nacional, sede
Palmira.

Dr. Alberto Patiño, I.C., CVC.

Suplentes:

Sra. Maritza Uribe de Urdinola

Dr. Carlos Alberto Villegas

Lic. Sigifredo Holguín

Dr. Gonzalo Mejía

Dr. Pablo Barreto, Ph. D.

Dr. Adalberto Figueroa Potes, Ph. D.

DIRECTOR:

Víctor Manuel Patiño

JEFE DIVISION ADMINISTRATIVA:

Omar Hernán Perea

ASISTENTE EDITORIAL:

Inés Mireya Calvo Quintero

C E S P E D E S I A

Boletín dedicado al científico y prócer de la
Independencia de Colombia

JUAN MARIA CESPEDES
(1776 - 1848)

*

Edita esta publicación el Director del Instituto
Vallecaucano de Investigaciones Científicas
I N C I V A

VICTOR MANUEL PATIÑO

*

Publicase en la Imprenta Departamental, Cali.

*

Registrado en la Sección de Registro de la Propiedad Intelectual
y Publicaciones del Ministerio de Gobierno, Resolución Nº 0270,
de 1º de marzo de 1972.

*

La responsabilidad de las ideas y conceptos emitidos en el
Boletín, corresponde a sus autores.
La colaboración es solicitada.

*

Se autoriza la reproducción de fragmentos, artículos
o monografías, siempre que se cite la fuente.

*

Toda la correspondencia debe dirigirse a:

CESPEDESIA. — I N C I V A.
Apartado aéreo 5660. Cali, Colombia.

*

Se solicita canje. Pede-se permuta. On demande
l'échange. We ask for exchange. Man bittet um
Publikationsaustausch.

Cespedesia

Boletín científico del Departamento del Valle del Cauca, Colombia.
Licencia del Ministerio de Comunicaciones N° 341
Registro N° 516 de Tarifa para Libros y Revistas
Permiso N° 341, ADPOSTAL.

VOL. X

Calí, enero-junio de 1981

Nos. 37-38

NOTAS DE LA DIRECCION

Con el ánimo de diversificar el material de CESPEDESIA, una entrega al año —preferiblemente el Suplemento— se dedicará a acoger contribuciones (monografías, artículos etc.) sobre una determinada sección del país. En forma rotatoria se presentará a los lectores una visión de conjunto de lo que se está haciendo fuera del Valle del Cauca en materia de investigación científica.

Se inicia dicha modalidad con esta entrega. Está dedicada al Departamento del Meta y a la Comisaría del Vichada. Comprende estudios sobre varios aspectos de la ciencia, a saber: uno de Botánica ecológica, titulado: "Estudio de la vegetación del territorio faunístico 'El Tuparro'", por el Sr. Paul C. Vincelli, de la Universidad de Gainesville, Florida; otro, denominado "Estudio comparativo del comportamiento de dos especies de Morrocoy *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata* y aspectos comparables de su morfología externa", por las biólogas de la Universidad Nacional de Bogotá, Olga Victoria Castaño Mora y Myriam Lugo Rugeles; el aporte "Aves de El Porvenir, Meta, Colombia", por el biólogo de la Universidad del Valle, Mauricio Barreto; otro del autorizado herpetólogo Federico Medem, del Centro de Investigación de Villavicencio, cuyo título es: "Horse flies (Diptera: Tabanidae) as ectoparasites on caimans (Crocodylia: Alligatoridae) in eastern Colombia", y finalmente, el trabajo del investigador Francisco Castaño Lozano, "Etología en hormigas en la Orinoquia colombiana".

La siguiente entrega especial se dedicará a aquel departamento que presente por intermedio de sus investigadores el paquete mejor estructurado de trabajos en varias disciplinas.

De una vez quedan invitados los investigadores nacionales a someter para revisión, trabajos que reúnan los requisitos de objetividad, originalidad, documentación sólida y estilo claro y correcto, que son normas de este boletín.

Las entregas ordinarias de CESPEDESIA, continuarán acogiendo de preferencia trabajos sobre el Valle del Cauca y las comarcas vecinas.

Con la presente entrega se completan diez años ininterrumpidos de la vida de CESPEDESIA. Sea esto motivo para renovar a las entidades que han ayudado a financiarla, los agradecimientos del director. Los números 1 a 3 fueron patrocinados por las Empresas Públicas Municipales de Tuluá, bajo la gerencia del arquitecto Carlos Alberto Potes. Con fondos propios del Jardín Botánico del Valle se publicaron los números 4 a 8 y 15 a 18. Los números 23-24 fueron en parte costeados por CONIF, bajo la presidencia del doctor Oliverio Phillips. COLCIENCIAS ha hecho aportes para los números 19 a 38, más los suplementos 1 y 2. Los grabados de los Nos. 9-12 fueron costeados por la División de Salud de la Universidad del Valle, dirigida entonces por el Dr. Rodrigo Guerrero, y los del N^o 14 por la FES, bajo la conducción del doctor Hugo Lora Camacho.

Como un resumen de lo actuado, se publicará al final de este volumen un índice de los primeros X publicados.

NOTA NECROLOGICA.— Falleció en enero de 1981 el R. P. Lorenzo Uribe Uribe. Hijo del naturalista Joaquín Antonio Uribe, nació en Medellín el 20 de enero de 1900. Se dedicó al sacerdocio. Fue licenciado en ciencias biológicas de la Universidad de Friburgo, Alemania, y optó el título de Doctor en Filosofía en la Universidad Gregoriana de Roma. Fue profesor Emérito de la Universidad Nacional y miembro de número de la Academia Colombiana de Ciencias. Se aplicó a la botánica y publicó, fuera de dos tomos para la Flora de Mutis, dedicados a las Melastomatáceas, Passifloráceas y Begoniáceas, unos 23 trabajos, además de colaborar con varias familias en el "Catálogo ilustrado de las plantas de Cundinamarca".

CESPEDESIA y su director se asocian a los homenajes rendidos al ilustre científico colombiano con motivo de su desaparición, que priva a la Botánica de uno de sus más preclaros cultores.

EL EDITOR.

ESTUDIO DE LA VEGETACION DEL TERRITORIO FAUNISTICO "EL TUPARRO" (*)

Por Paul C. Vincelli (1)

A B S T R A C T

A survey was carried out between December, 1978 and September, 1980 of the vegetation of Territorio Faunístico "El Tuparro", a Colombian national park of 492,000 hectares in extension located in the easternmost portion of the Llanos Orientales. A macroecological approach was adopted, integrating properties both of the vegetation and of the physical environment in defining vegetation types. Of the former, physiognomy and essential floristic composition were the principle parameters; of the latter, edaphic conditions, especially the soil-moisture balance, were found to be of primary importance.

A total of 16 vegetation types are described: 7 savannas, 5 forest types, and 4 azonal vegetation types. Following these descriptions, a discussion is given of the most important environmental factors in terms of the ecology of the vegetation of El Tuparro, including the role of fire, and consideration is given into the possible origen and maintenance of this vegetation in light of what is known for other Neotropical savanna ecosystems.

I. INTRODUCCION

La vegetación de una región proporciona una visión integrada de los procesos ambientales pasados y actuales. El estudio de la vegetación facilita el conocimiento de estos procesos y de su funcionamiento, y provee una armazón para segmentar el paisaje en unidades manejables. Para que un estudio tal proporcione un entendimiento coherente de patrones discernibles en el paisaje, debe incorporar información de varias ciencias (geología, geomorfología, climatología etc.).

Rowe (en Spurr y Barnes, 1973:383) señala correctamente que como la vegetación es solamente uno de los componentes de un ecosistema, es por sí misma inadecuada como objeto de estudio, donde el énfasis está en el nivel del ecosistema (ecología de sistemas). Sin embargo, la vegetación cubre la mayoría de la superficie de la tierra; menos en las creaciones más urbanas del hombre, es un hecho inescapable de la vida. Por tanto, además de ilustrar ciertas características ecológicas de una región, el estudio científico de la vegetación pro-

(1) División de Parques Nacionales, Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables INDERENA, Dirección actual: 254 Wall Street Eatontown, N. J. 07724 EE. UU.

(*) Recibido para publicación el 22 de septiembre de 1980.

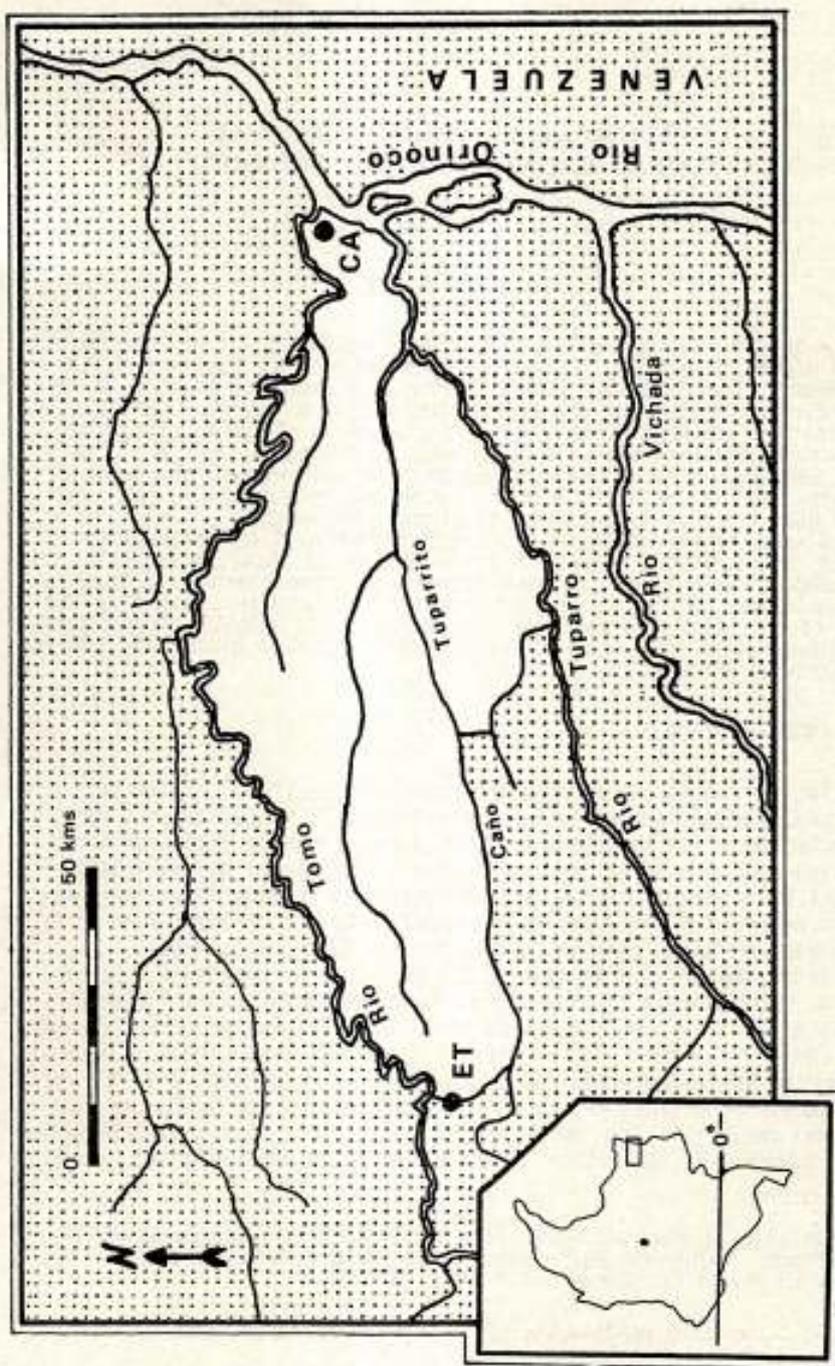


FIG. 1.— Ubicación del Territorio Famintico "El Tuparro" CA = Centro Administrativo; ET = El Tapón.

vee la armazón para investigación futura, tanto de la vegetación misma como de cualquier otro aspecto del ecosistema.

En este artículo se reportan los resultados de un estudio de la vegetación del Territorio Faunístico "El Tuparro"⁽¹⁾, reserva biológica situada en los Llanos Orientales. Este estudio fue realizado mientras el autor fue miembro del Cuerpo de Paz de los Estados Unidos, trabajando como botánico-ecólogo para la División de Parques Nacionales del Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables INDERENA.

El Territorio Faunístico "El Tuparro" tiene una superficie de 492,000 hectáreas. Está ubicado en la Comisaría del Vichada (Fig. 1), en la parte más oriental de los Llanos colombianos, una región de frontera que hasta la actualidad ha sido poco perturbada por la civilización occidental. Dos tribus indígenas —los Cuibas y los Guahibos— habitan el área del parque, tanto como el resto del Vichada, aunque en número reducido.

El Territorio Faunístico "El Tuparro", administrado por la División de Parques Nacionales, INDERENA, desde su comienzo en agosto de 1970, fue creado primariamente para preservar un área extensa no perturbada en los Llanos Orientales, y secundariamente para proveer un sitio dónde investigar la ecología de especies faunísticas de alto valor comercial (INDERENA, 1973). Aproximadamente el 80% de la superficie de la reserva está cubierta por la formación vegetal tropical denominada sabana. Los bosques de la región son primariamente riparios, fielmente demostrando la ubicación de agua superficial corriente. El parque se encuentra ligeramente al norte de la latitud 5°, entre las longitudes 68° y 69°. Las elevaciones en el parque oscilan entre 100-175 metros sobre el nivel del mar.

I-A. CLIMA

El clima de El Tuparro se caracteriza por dos factores: una relativa uniformidad de temperaturas a través del año, típica de los climas tropicales en general, y una estacionalidad marcada de precipitación.

Como consecuencia de que las elevaciones en los Llanos sudamericanos no exceden los 400 metros sobre el nivel del mar, el régimen térmico de la región es el de la tierra caliente. En la totalidad de los Llanos colombianos, los máximos promedios anuales pueden variar entre 31-34°C, y los mínimos entre 20-23°C (FAO, 1966a). En El Tuparro esta oscilación se restringe a los 5°C, con una temperatura promedio anual de 26.5°C⁽²⁾. La fluctuación anual de la temperatura, aunque

(1) Aunque actualmente se denomina "territorio faunístico", se están llevando a cabo los trámites para cambiar el status de la reserva a "parque nacional".

(2) Datos del Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Ade-cuación de Tierras (HIMAT).

leve, es menos una función del movimiento de la eclíptica que una consecuencia de la variación estacional en la cobertura de nubes. En efecto, muchos parámetros climáticos significativos —a saber, precipitación, humedad relativa, oscilación media de temperatura diaria— están correlacionados positiva o negativamente con la nubosidad.

La precipitación —cantidad de lluvia y distribución a lo largo del año— es el parámetro macroclimático crítico en los Llanos. La precipitación en El Tuparro es promedia para los Llanos Orientales (Fig. 2). Prevalen dos estaciones distintas: la estación lluviosa (invierno) se extiende desde abril hasta noviembre, y la estación seca (verano) comprende los meses de diciembre, enero, febrero y marzo. Esta estacionalidad es consecuencia del movimiento de la convergencia intertropical sobre la región de los Llanos (Brunnschweiler, 1972).

La pluviosidad durante la estación lluviosa es abundante, sobrepasando ampliamente la evapotranspiración potencial (cf. Fig. 2). Como consecuencia, suelos con un horizonte impermeable o con una alta retención de humedad se saturan. El verano es extremadamente seco; en efecto, meses con uno o ningún día de lluvia no son infrecuentes durante el pico de la estación seca, y prevalece verdadera sequía física. Estas condiciones de desecación se exacerban por los fuertes alisios nororientales presentes en esta época.

Esta estacionalidad de precipitación es típica de la mayoría de las

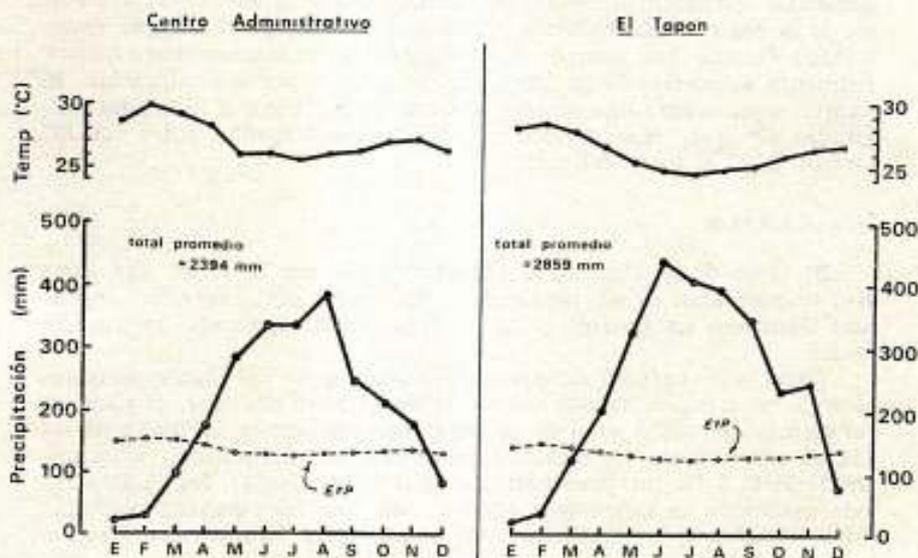


FIG. 2.— Datos climáticos disponibles para los años 1972-79. Evapotranspiración calculada según Thornwaite (Datos del Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Ade-cuación de Tierras).

áreas sudamericanas cubiertas por vegetación de sabana, campo limpio y campo cerrado. En efecto, este clima es tan prevaletente que W. Köppen, en su clasificación de climas del mundo, fue llevado a denominar uno de sus tipos primarios de clima como "clima de sabana" (Hills, 1965)⁽²⁾. Aunque la importancia de la estacionalidad ha sido quizás sobrestimada por muchos investigadores de vegetación sabánica, la oscilación anual de precipitación es repetitiva y bien marcada. Por tanto, se debe considerar el clima para un entendimiento de la ecología de la vegetación de El Tuparro. Un análisis excelente del clima llanero se encuentra en Monasterio (1970).

Según clasificaciones recientes, la mayoría del área de los Llanos orientales, incluyendo la mitad oriental de El Tuparro, es del clima Aw de Köppen (IGAC, 1977). La parte occidental de la reserva cae bajo el clima Bswb (más seco que Aw). Esta clasificación, basada en el mapa preliminar de precipitación en Colombia (HIMAT, 1976), es una extrapolación lógica de los datos climáticos escasos que existían para la Orinoquía colombiana. Datos disponibles actualmente sugieren que el Vichada central es de hecho más húmedo que el Vichada oriental (cf. Fig. 2).

I-B. GEOLOGIA Y GEOMORFOLOGIA

Con la excepción de depósitos muy localizados en el Vichada nor-oriental, la superficie entera de los Llanos orientales está compuesta de sedimentos aluviales de origen andino (Goosen, 1964; Brunnschweiler, 1972). Dentro de los Llanos colombianos se pueden distinguir dos regiones geológicas amplias: al norte y oeste del río Meta hay depósitos marinos recientes de edad Pleistocénica, y al sur y este yace la altillanura, sedimentos expansivos de origen Terciario Superior-Cuaternario Inferior (INGEOMINAS, 1976). El Territorio Faunístico "El Tuparro" se ubica en la última de estas dos provincias.

Fisiográficamente, El Tuparro es de una topografía ligeramente ondulada, en lugares plana, y de pendientes largas y muy suaves (1-3°). Por pertenecer a la cuenca del río Orinoco, el flujo de los cauces mayores en El Tuparro es occidental-oriental (Fig. 1), y como consecuencia de la falta de plegamientos y fallas en la región, los patrones de drenaje son dendríticos. Los cursos de los ríos y los caños grandes son meándricos, especialmente al sur. Meandros abandonados y herraduras constituyen un elemento característico del paisaje.

Aunque más de la mitad de la reserva de El Tuparro está dentro de una de las grandes regiones geológicas de los Llanos, se encuentran también sustratos de ocurrencia limitada en los Llanos como un todo, pero de cobertura significativa al verse en escala con el parque. Las dos terceras partes de la reserva hacia el occidente son parte de los sedimentos extensivos de edad Tercio-Cuaternaria mencionados

(2) Garnier (en Hills y Randall, 1968:20) arguye convincentemente que el término "clima de sabana" es inaceptable porque, entre otras cosas, esto implica que haya una correspondencia uno-a-uno entre vegetación de sabana y un tipo definido de clima.

anteriormente. La parte oriental del parque, sin embargo, está compuesta de rocas y sedimentos del Precambriano (INGEOMINAS, 1976). La fisiografía de esta provincia geológica es idéntica a la de la altiplanura —es decir, plana— con la excepción de afloramientos graníticos aislados y generalmente pequeños. Estos domos son parte del Escudo Guayanés, un escudo continental poco perturbado desde el Precambriano (Bürgl, 1961), y comprenden una discontinuidad geológica interesante desde el punto de vista botánico, debido a su alto grado de endemismo (Schultes, 1944, 1952, en Dugand, 1973:394).

Existe evidencia reciente de tipo biológico y geológico de que Suramérica, al igual que muchas otras partes del mundo, estuvo sujeta a oscilaciones extremas de clima durante el Pleistoceno (Haffer, 1974; van der Hammen, 1974; Vuillemier, 1971). Además de muchas otras indicaciones, esto es evidenciado por la presencia de médanos (depósitos eólicos) en sitios dispersos de los Llanos orientales, los cuales indican una época de clima más seco durante el Pleistoceno superior (Goosen, 1964). En El Tuparro, aproximadamente 3000 hectáreas están cubiertas por estos médanos en varios sitios a lo largo del borde meridional del río Tomo.

Otra azonalidad geológica en el parque son los cauces meridionales de la reserva. Aunque están rodeados por sedimentos marinos terciarios, una faja estrecha de depósitos aluviales pleistocénicos bordea todos los cauces mayores de El Tuparro, con la excepción del río Tomo. Esta faja de sedimentos recientes se inunda estacionalmente, y es más ancha a lo largo de los ríos más largos. Goosen (1964) describió este fenómeno para los ríos Arauca y Casanare, y determinó que este paisaje es una deposición fluvial de la última glaciación (el lecho antiguo), después de la cual se disminuyó el caudal de estos ríos. Como se verá más adelante, la extensión de este paisaje tiene consecuencias en la ocurrencia de ciertos tipos de vegetación.

I-C. SUELOS

La vegetación de sabana en el Neotrópico generalmente se encuentra sobre paisajes de topografía relativamente plana bajo un clima cálido marcadamente estacional (Beard, 1953; Sarmiento y Monasterio, 1975). Bajo tales condiciones, la laterización es el proceso pedogenético predominante, frecuentemente resultando en la formación de un horizonte impermeable, tal como plintita (Boul et al., 1973). Donde se formen estos horizontes impermeables, ellos actúan para exacerbar la estacionalidad de la precipitación para la vegetación, restringiendo la percolación de agua durante la época de las lluvias.

En el Vichada los suelos son altamente ácidos, de baja capacidad de intercambio catiónico, desaturados y de marcado carácter distrófico⁽⁴⁾. Tales características engendran una reserva baja de nutrientes

(4) Información sobre los suelos del Vichada, con referencia particular a El Tuparro, fue afablemente provista por Venancio Herrera y Libardo Burgos (cf. Herrera y Burgos, 1980).

para las plantas, consecuentemente haciendo la agricultura una empresa difícil en la región.

Los suelos de El Tuparro son de dos órdenes: entisoles y oxisoles. En la porción más oriental del parque, se encuentran entisoles arenosos de baja reserva de nutrientes. Dentro de este suelo regional se ven áreas localizadas de spodosoles, donde el drenaje imperfecto produce un perfil de suelo anegado durante mucho tiempo del año.

La mayor parte del parque está cubierta por suelos cuya ocurrencia en los Llanos es tan frecuente, que a menudo se les refiere como los "oxisoles de la Orinoquía". El drenaje de estos suelos bien evolucionados es justamente bueno, y ellos se encuentran sobre áreas planas del parque (la Altillanura Plana de Herrera y Burgos, 1980). Estos suelos son de textura pesada.

Suelos de cobertura relativamente limitada en el parque se encuentran bajo una variedad de condiciones. A lo largo de los caños, se hallan oxisoles pobremente drenados, cuyo suelo negro abarca un horizonte rico en materia orgánica. Áreas de topografía cóncava (la Altillanura Cóncava de Herrera y Burgos), y por tanto estacionalmente anegadas, revelan oxisoles de régimen áculco que tienen acumulaciones de materia orgánica en las capas superiores del suelo. Generalmente se encuentra una plintita dentro de 50-80 cm. de la superficie del suelo. Los suelos pobremente drenados a lo largo de los ríos de El Tuparro son justamente ricos por naturaleza de la deposición de material aluvial; a causa de que tal deposición es continua, estos suelos quedan pobremente evolucionados (entisoles).

II. METODOLOGIA

El propósito de este estudio es doble: primero, describir las características de la cobertura vegetal del parque y diferenciar esa cobertura en entidades; y segundo, correlacionar estas entidades con los factores ecológicos sobresalientes de la región. El enfoque es macroecológico⁽²⁾, adoptándose una orientación ambiental para la descripción de las entidades (cf. Mueller-Dombois y Ellenburg, 1974:13).

Los procedimientos de campo consistieron en reconocimientos extensivos de áreas amplias del parque y reconocimientos intensivos repetidos de sitios representativos durante el transcurso de un año de trabajo de campo *in situ*, teniéndose en cuenta propiedades de la vegetación (criterios fisonómicos y estructurales, composición florística esencial) y propiedades del ambiente físico (criterios geomorfológicos, pedológicos, hidrológicos etc.). Al llegar a un esquema aceptable de cla-

(²) Sarmento y Monasterio (1971) han definido la distinción entre el análisis macroecológico y el microecológico: En el primero, el enfoque consiste en elucidar la relación entre los procesos fundamentales de una región y las entidades de cobertura vegetal. En el microecológico, el énfasis está en la diferenciación de las comunidades vegetales definidas con base en su composición florística numérica.

sificación de los tipos de vegetación de la reserva, se tomaron datos fitosociológicos para algunos de los tipos de sabana, usando un método propuesto por Rice (1967). Se apoyó el trabajo de campo con la inspección continua de aereofotografías (escala aprox. = 1:60,000) y el uso de mapas geológicos y de suelos.

Fueron varios los sistemas de clasificación utilizados en este estudio. Para propósitos generales, se consideraron útiles los sistemas de formaciones de Beard (1955) y Fosberg (1961) y el sistema fisonómico-ecológico de Ellenburg y Mueller-Dombois (1973). Referencia especial a las sabanas de El Tuparro fue posible con los trabajos de Beard (1953) y Sarmiento y Monasterio (1971:26).

La heterogeneidad de sistemas de clasificación empleados en este estudio es el resultado, no de una falta de aplicabilidad general de estos sistemas, sino más bien de las diferencias ligeras de enfoque entre los distintos sistemas. Tales diferencias de orientación no son simplemente un asunto de nomenclatura, sino que reflejan diferencias de organización de los tipos de vegetación en jerarquías. Diferentes énfasis por diferentes autores a menudo permiten elucidar características importantes de una vegetación, manifestadas en la ecología particular de ésta.

La unidad básica de descripción adoptada aquí fue simplemente el "tipo de vegetación"⁽⁶⁾, un término indefinido pero útil y recurrente en la literatura de la ecología de vegetación. Lógicamente, la denominación "formación" es inapropiada, por referirse más bien a entidades amplias no específicas. El término "asociación" también fue rechazado, porque el objetivo de este estudio es describir áreas uniformes de vegetación que tengan validez ecológica en condiciones ambientales recurrentes, no catalogar sitios representativos de asociaciones presuntas. Kellman (1975) ha señalado que el papel de una clasificación, sea ésta numérica o intuitiva, es el de "proveer una síntesis de la información disponible, reflejando todo lo sabido acerca de una vegetación hasta la fecha". Consecuentemente, se espera que este estudio no sea considerado, con aceptación fija, como una clasificación completa de los tipos de vegetación de El Tuparro, sino que sirva como base para la recolección futura de datos, tanto macro como microecológicos.

II-A. LIMITACIONES DEL ESTUDIO.

Durante el plazo de esta investigación, quedó virtualmente inexplorado un amplio segmento del parque al sur del caño Tuparrito. Trabajo cuidadoso con fotos aéreas no reveló diferencias notables entre la cobertura vegetal al sur de Tuparrito y la cobertura al norte de éste. No obstante, las vegetaciones de sabana a menudo no pueden ser distinguidas con base en fotos aéreas de escala pequeña (Herlocker y Dirschl, 1972). De esta manera, reconocimiento futuro en El Tuparro puede revelar tipos de sabana no descritos aquí.

(6) "Vegetation type".

Una limitación adicional consiste en la detección de variaciones finas pero perceptibles en algunas de las sabanas descritas aquí. Como se anotó, la orientación de este estudio es macroecológica, con su concomitante énfasis en tipos de vegetación amplios. Como consecuencia, fue necesario incorporar estos sitios de composición florística variable en entidades singulares. Investigación futura de las sabanas de El Tuparro indudablemente definirá conjuntos vegetales más finos y recurrentes.

III. LOS TIPOS DE VEGETACION.

III-A. LAS SABANAS.

Elaborando en la definición de Beard (1953) de la vegetación sabánica, Sarmiento y Monasterio (1975) definen la sabana como "un ecosistema natural y estable que ocurre bajo un clima tropical, teniendo un estrato relativamente continuo de gramíneas y ciperáceas xeromórticas, y a menudo con un estrato discontinuo de arbustos o árboles bajos". El estrato herbáceo tiene una predominancia abrumadora de hemicriptófitas, probablemente la forma de vida mejor adaptada a la desecación y el riego conjuntamente. Las fanerófitas ocurren en las sabanas de El Tuparro generalmente en densidades despreciables, pero su tamaño a menudo las hace un componente conspicuo del paisaje. Estas son árboles enanos resistentes al fuego.

Las sabanas se dividen en dos tipos amplios: sabanas inundables y no-inundables. Dentro de las sabanas no-inundables (el alto Llano), se encuentran que regularidades de estructura y composición florística se correlacionan con el tipo de suelo. En las sabanas inundables, la índole y el grado de anegamiento son los criterios distintivos.

III-A-1. EL ALTO LLANO.

Comprendidas en el alto Llano están las sabanas elevadas por encima del límite de inundación estacional o cuyo nivel freático nunca sobrepasa la superficie del suelo. Los suelos de estas sabanas pueden estar temporalmente saturados, pero condiciones de saturación prevalecen por periodos largos de tiempo. El alto Llano es relativamente pobre en especies, y es dominado por gramíneas bajas cespitosas.

III-A-1-a. SABANA DE *PASPALUM*.

El tipo de sabana con la cobertura más extensiva en El Tuparro es la Sabana de *Paspalum*. Cubre aproximadamente 50% de la superficie del parque, y se encuentra sobre oxisoles bien desarrollados en el lado occidental de la reserva. Esta sabana, junto con la Sabana de *Stipa*, comprende uno de los dos paisajes sabánicos regionales, dentro de los cuales los otros tipos de vegetación forman una matriz.

La Sabana de *Paspalum* ocurre en un paisaje pobremente disectado; son comunes las extensiones amplias de sabana abierta con grandes distancias entre los bosques riparios. Los suelos altamente ácidos de estas áreas —los llamados oxisoles de la Orinoquia— son de textura arcillosa hasta franco gruesa. Estos suelos, el producto sumamente

meteorizado del régimen térmico caliente y la precipitación abundante, tienen baja capacidad de intercambio catiónico y bajo contenido de minerales intemperizables.

Las gramíneas dominantes de esta vegetación son *Paspalum pectinatum* y *P. carinatum*. Otras especies graminiformes comunes son *Axonopus purpusii*, *Stipa* sp., *Rhynchospora barbata*, *Paspalum pulchellum* y *P. contractum*. De las hierbas dicotiledóneas se encuentran *Schieckia orinocensis* y *Polygala hygrophila*. Es variable la presencia y frecuencia de fanerófitas en este tipo de vegetación. Frecuentemente las fanerófitas están ausentes de esta sabana, con espacios amplios de sabana gramínea. Donde hay especies arbóreas, *Curatella americana* es la especie primaria. En sitios localizados, pueden verse arboledas de *Bowdichia virgiloides*, y menos comúnmente, *Byrsonima crassifolia* y la cañafita *Palicourea rigida*.

Un aspecto interesante de esta sabana es la diferencia florística asociada con hormigueros ocupados y abandonados. Sobre estos hormigueros, generalmente de 2-4 metros de diámetro, se encuentra al menos uno y ocasionalmente varios individuos de *Curatella americana*. También se encuentran *Heliconia psittacorum*, *Casearia corymbosa* y *Axonopus anceps*. Presumiblemente, la aireación del suelo es mejor en los microsítios sujetos a mezclado por la actividad de las hormigas, y estas especies tienen una ventaja competitiva sobre las especies sabánicas que normalmente dominan en este tipo de vegetación.



FIG. 3.— Sabana de *Stipa*, aproximadamente dos semanas después de una quema. Nótese el espacio amplio entre las macollas de gramíneas (véase p. 17).

III-A-1-b. SABANA DE STIPA.

En la porción oriental del parque, suelos arenosos sostienen una vegetación sabánica de cobertura vegetal mediana. Esta es la Sabana de *Stipa*, la cual cubre aproximadamente el 25% de la superficie del parque. Sobre paisajes bien disectados con poca variación topográfica, este tipo de sabana mantiene áreas ocasionales de "matas de monte" —manchas pequeñas de vegetación arbustiva dentro de la matriz de vegetación sabánica, las cuales serán discutidas más adelante (Figura 3).

Los suelos psamment que sostienen la Sabana de *Stipa* son entisoles; los colores de pardo y rojo amarillento y la falta de moteaduras evidencian un suelo de buena permeabilidad y buen drenaje, y posiblemente por esto se observan matas de monte en asociación con este tipo de sabana. La retención de agua tan baja de estos suelos, puede ser la causa de una cobertura vegetal relativamente baja (60-70%).

El pasto *Stipa* sp. (PCV N° 1153, depositados en COL) es el dominante. Especies asociadas son *Aristida capillacea*, *Bulbostylis junctiformis*, *Panicum cyanescens*, *Paspalum carinatum*, *Eriosema crinitum*, *Polygala variabilis*, *Zornia diphylla*, *Hyptis dilatata* y *Clitoria guianensis*. Especies arbóreas, en orden de frecuencia, son *Bowdichia virgiloides*, *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* e individuos enanos de *Byrsonima coccolobifolia*.

III-A-1-c. SABANA DE STIPA-MESOSETUM.

Formando discontinuidades dentro de ambas sabanas regionales queda un tercer tipo de alto Llano, la Sabana de *Stipa-Mesosetum*. Se encuentra esta sabana sobre los frecuentes afloramientos de gravillas ferruginosas encontrados por todo el parque. La topografía es más variable en este tipo de vegetación que en ningún otro dentro de la reserva, desde plana hasta las onduladas "serranías".

Los afloramientos de gravillas lateríticas pueden variar en espesor desde ca. 5 cm. hasta 50 cm. o más. El paisaje de la Sabana de *Stipa-Mesosetum* —comprendido en las Altillanura Ondulada y Altillanura Disectada de Herrera y Burgos (1980)— es el más común a lo largo de los caños, donde la erosión ha revelado plintitas subterráneas. Estas plintitas expuestas abarcan la capa superficial del suelo, y a causa de su índole estéril e indestructible, comprenden un hábitat inhóspito para el crecimiento vegetal. Las arcillas debajo de las plintitas son evolucionadas, ácidas e imperfectamente drenadas.

La cobertura vegetal de esta sabana es baja, variando entre 30-50%. Las especies dominantes *Stipa* sp. (PCV N° 1156, depositado en COL) y *Mesosetum loliiiformis*, contribuyen con más de la mitad de esta cobertura. Otras especies importantes son *Bulbostylis capillaris*, *B. conifera*, *Calolisianthus* sp. y *Rhynchospora* cf. *crassipes*.

Es notable la ausencia casi completa de fanerófitas en este tipo de vegetación. En la mayoría de las áreas de gravillas lateríticas, no se encuentran individuos leñosos. En algunos sitios, hay áreas de sabana arbolada pobladas por *Bowdichia virgiloides* o *Platycarpum schulte-*

sii, un árbol sabánico relativamente raro. Infrecuentemente, individuos de *Curatella americana* se hallan en estos afloramientos lateríticos.

III-A-2. SABANAS SUJETAS A INUNDACION.

La precipitación abundante y la topografía plana actúan en combinación para esforzar la capacidad de la red regional de drenaje. En casos en que la tasa del drenaje externo no iguala la de la precipitación, tal como en terrenos con pendiente imperceptible, ocurre anegamiento. El anegamiento también puede manifestarse donde hay una pendiente notable, pero la superficie del suelo queda debajo del nivel máximo del acuífero, tal como en los nacimientos de los caños. En El Tuparro, sabanas sujetas a inundación se encuentran sobre suelos de textura pesada con drenaje interno lento, y este drenaje puede ser aún impedido por concreciones subterráneas.

La inundación a que estas sabanas están sujetas es estacional: aunque inundadas durante la mayor parte del año, presentan desecación en algún punto de la estación seca. Tales condiciones de máxima saturación seguidas por desecación extrema crean stress para los organismos del sitio, y tienden a favorecer la vegetación herbácea sobre la leñosa (Beard, 1953).



FIG. 4.— Bajo Tipo-Zural. Este paisaje, producto de la acción de las lombrices en este terreno estacionalmente inundado, puede extenderse por varios kilómetros, i.e., allende el horizonte visible. Las zanjas que rodean los zuros están llenas de agua estancada durante la estación lluviosa.

III-A-2-a. LOS BAJOS.

La palabra "bajo" es un término vernáculo que hace referencia a cualquier sabana estacionalmente inundada contigua al alto Llano. Los varios bajos pueden ser de diferentes orígenes geomorfológicos y sujetos a distintos grados de inundación; pero se conserva el término para dar cohesión a la discusión de estas vegetaciones, y el análisis sigue un marco de tipos geomorfológicos.

Los bajos son sabanas florísticamente diversas, con una cobertura vegetal de 100%, y generalmente sin fanerófitas. El trabajo de campo mostró que los bajos ocurren en tres situaciones fisiográficas: en las cabeceras de los caños, en depresiones topográficas del paisaje, y a lo largo de los bosques riparios inundables.

Las depresiones en las cabeceras de los caños reciben conjuntamente el escurrimiento superficial de las lluvias y el agua freática del suelo, dando así lugar al caño. Estos nacimientos permanecen inundados durante la época de las lluvias y durante un mes después de que cesan éstas. Generalmente estos bajos⁽⁷⁾ son pequeños (0.2-0.4 Ha), aunque ellos pueden ser de 50 metros de ancho y 1-2 km. de largo en las cabeceras de caños grandes. El crecimiento herbáceo puede ser denso y hasta de 1 metro de altura.

Especies comunes en el Bajo Tipo-Nacimiento son *Axonopus cf. aureus*, *Andropogon leucostachyus*, *Panicum micranthum*, *Heliconia psittacorum*, *Axonopus anceps*, *Jussiaea nervosa* y *Trachypogon plumosus*.

Únicamente en este tipo de bajo se encuentran fanerófitas. Cuando se halla un nacimiento que contiene individuos leñosos (generalmente *Curatella americana*), estos son abundantes, pero están asociados exclusivamente con el medio más favorable para enraizamiento: las cimas de los zuros. Sin embargo, los nacimientos en los cuales se ven plantas leñosas son la excepción más bien que la regla.

Sabanas estacionalmente inundadas se encuentran también donde el drenaje interno es inadecuado y el drenaje externo es virtualmente no-existente — a saber, depresiones cóncavas en el paisaje. Estos bajos⁽⁸⁾, localizados en la porción central del parque, pueden ser hasta de 5 km². en extensión, y permanecen anegados durante 8-9 meses al año. Los suelos en estos bajos son oxisoles, y la microtopografía característica es localmente llamada "zural" (Fig. 4). Los zuros generalmente varían entre 40-70 cm. de altura, con forma circular u oblonga, habiendo 900-1000 por hectárea. Es probable que estos zuros se originen por la acción de lombrices durante épocas de anegamiento (G. Sarmiento, com. pers.).

La vegetación de los zurales demuestra una zonación interesante, la que fue descrita originalmente por Du Rietz (en Mueller-Dombois y Ellenburg, 1974:412) como un "mosaico complejo", donde un mosaico regular de condiciones ambientales en una área restringida da lugar

(7) Bajo Tipo-Nacimiento.

(8) Bajo Tipo-Zural.

NIVEL MÁXIMO
DE ANEGAMIENTO

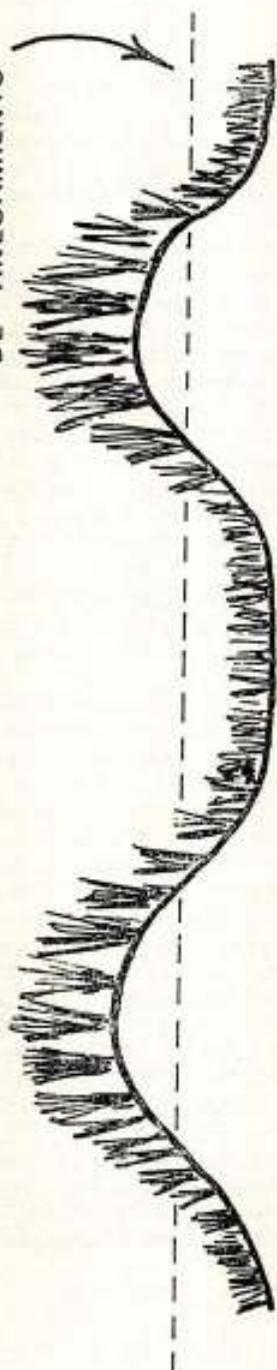


FIG. 5.— En los Bajos Tijo-Zorraí, *Axonopus anceps*, *Scleria bracteata* y varias especies del Alto Llano poseían las cimas de los zanos, mientras que *Bulbostylis junciformis*, *Paspalum spp.* y *Panicum cyanescens* se encuentran en los zanjos circundantes. Una consecuencia de esta segregación es que, como las especies de las cimas frecuentemente son más altas que las de los zanjos, se exagera el tamaño aparente de los zanos.

a un mosaico de asociaciones vegetales. En el caso de los zurales, las relaciones suelo-agua son diferentes entre las cimas de los zuros y las zanjas circundantes, y en el campo es aparente una segregación de ciertas especies, incluso algunas del alto Llano, encima de los zuros, con otras en las zanjas (Fig. 5).

La cobertura vegetal en los zuros es alta (90-100%), pero la altura de la vegetación es por lo regular más baja que en los nacimientos, generalmente alcanzando 40-50 cm. Frecuentes en los zurales son *Bulbostylis junciformis*, *Panicum cyanescens*, *Rhynchospora barbata*, *Scleria bracteata*, *Digitaria neesiana*, *Paepalanthus* spp., *Elyonurus adustus*, *Burmannia bicolor* y *Xyris savannensis*. Especies del alto Llano que ocasionalmente se encuentran en las cimas de los zuros son *Paspalum carinatum* y *Stipa* sp.

Un tercer tipo de bajo se encuentra a lo largo de los bosques riparios inundables. Este tipo de vegetación está sujeto al anegamiento más pronunciado de los tres tipos de bajo, quedando saturado por 10-11 meses al año. Debido a la abundancia, tanto de latifoliadas herbáceas como graminiformes, a esta vegetación se le refiere como pantano estacional.

La cobertura vegetal es densa (90-100%) y generalmente entre 50-70 cm. de altura, formando una estera gruesa de raíces en la superficie del suelo. Los suelos son gleiss negros hidromórficos, y el paisaje a menudo tiene zuros. Especies comunes son *Eriochrysis cayenensis*, *Xyris caroliniana*, *Blechnum serrulatum*, *Caladium macrotites*, *Cymbopogon* sp., *Jussiaea nervosa*, *Eriocaulon humboldtii* y *Synqnanthus gracilis*. En algunos sitios se encuentran arbustos (*Miconia* sp.) o individuos ocasionales de *Mauritia flexuosa*. En sitios localizados donde los suelos son de una textura arenosa, la vegetación es dominada por *Xyris* spp., *Abolboda macrostachya* y *Lagenocarpus* sp.

La ubicación del pantano estacional es su aspecto más interesante. Siempre que se encuentra, está ubicado en el lado septentrional u oriental del bosque ripario adyacente (dependiendo de la orientación del bosque). En estos sitios el pantano estacional llega hasta pocos metros del caño, habiendo sólo una faja estrecha de vegetación leñosa entre el pantano y el caño. En el lado opuesto, el bosque es considerablemente más ancho, y afuera del bosque se encuentra alto Llano, sin que haya un tracto correspondiente de pantano estacional (Fig. 6).

Esta distribución asimétrica de bosque y pantano estacional a lo largo del caño, sugiere su origen en algún factor de perturbación, más bien que en una distribución asimétrica de condiciones edáficas favorables al desarrollo de bosque. Los vientos predominantes de la estación seca son los fuertes alisios nororientales; además, los incendios son más frecuentes durante esta estación. Como consecuencia, parece probable que siglos (o milenios) de fuego han ocasionado una deforestación asimétrica de los bosques riparios inundables, y en su lugar se ha desarrollado una vegetación de pantano estacional.

FIG. 6.—Distribución asimétrica de Bosque Ripario Inundable (A) y Pantano Estacional (B) a lo largo de un caño. Nótese también el Bajo Tipo-Nacimiento. El Alto Llano es una Sabana de *Paspalum* (Cortesía de Investigaciones del Medio Natural, Instituto Geográfico "Agustín Codazzi").

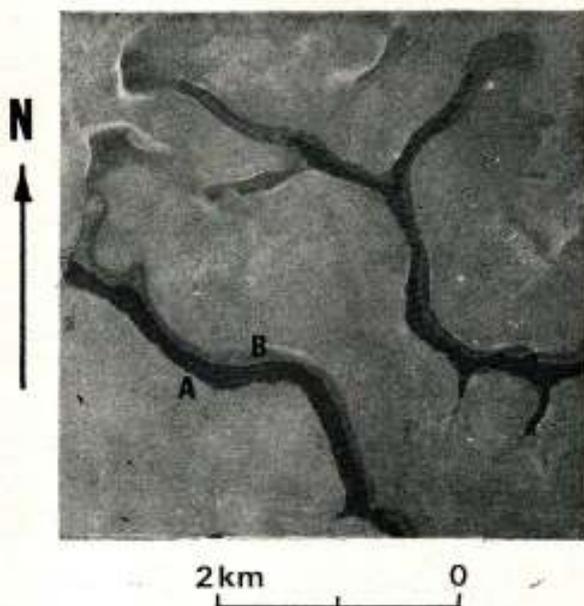


FIG. 7.—Llanura Aluvial de Desbordo, primera zona. Nótese el crecimiento herbáceo denso y los tequíteros altos. Nótese también como algunos de los saludillos (*Caraípa Banarum*) han sido deformados por los fuertes alisios de la estación seca.

III-A-2-b. LLANURA ALUVIAL DE DESBORDE

Como se describió anteriormente, existen fajas de sedimentos aluviales pleistocénicos a lo largo de los tres ríos meridionales (el río Tuparro y los caños Tuparrito y Quinvaza). Estos sedimentos comprenden valles bajos y amplios al lado de estos ríos, y el caudal de éstos es mayor que su capacidad de drenaje. Como resultado, estos valles están sujetos a inundación estacional (Fig. 7).

Estas áreas están cubiertas por una vegetación sabánica denominada la llanura aluvial de desborde. Dos zonas son evidentes: la primera, más próxima a lo largo del río donde la inundación es más severa, es una sabana densa con zuros, mientras que hacia el límite de inundación está la segunda, una sabana más esparcida que puede o no tener zuros (Fig. 8).

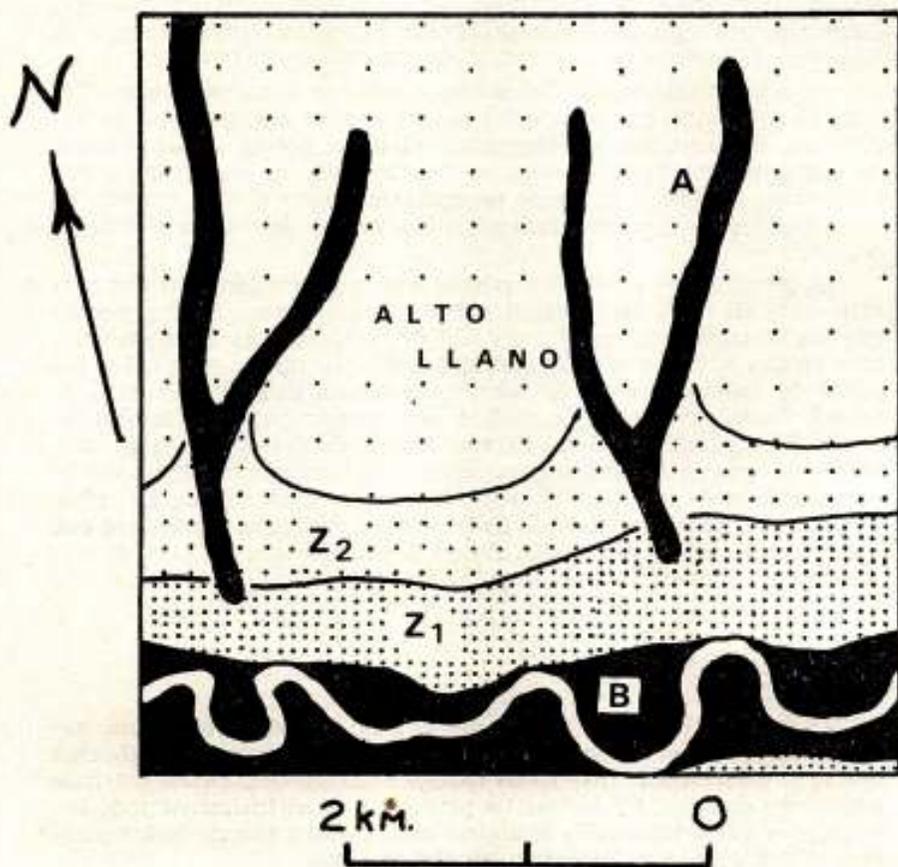


FIG. 8.— Zonación en la Llanura Aluvial de Desborde: Z1, primera zona; Z2, segunda zona (ver texto). A= bosque ripario; B= Bosque de Rebalse.

En la primera zona, la cobertura vegetal es de 100%, y alcanza una altura de 80-100 cm.. Se encuentran termiteros hasta de 2 metros. Especies frecuentes son *Andropogon* sp. y *Axonopus anceps*. *Caraipa llanorum* es común en el estrato arbóreo, y menos frecuente es la palma espinosa *Astrocaryum* sp.. Los zuros de esta zona son grandes, hasta 80 cm., y su origen puede ser físico más bien que biológico, como es el caso en los extensos zurales. Goosen (1964), estudiando las mismas circunstancias geomorfológicas, determinó que los zuros representan el nivel original del terreno, y que las zanjas son canales de erosión.

Contigua a esta primera faja se halla una segunda zona sujeta a inundación menos severa. Aquí la cobertura vegetal no es tan densa ni tan alta, alcanzando una altura de 30-40 cm.. Especies herbáceas comunes son *Monotrema* aff. *bracteatum*, *Paspalum pectinatum*, *Xyris* sp., *Abolboda macrostachya*, *Utricularia* sp., *Selaginella* sp., *Lagenocarpus* sp., *Abolboda pulchella*, *Syngonanthus gracilis* y *S. longipes*. Conspicua es la ausencia de fanerófitas leñosas.

Un aspecto interesante de esta vegetación se encuentra en que los bosques riparios que drenan a los ríos bordeados por este tipo de vegetación, frecuentemente desaparecen al pasar por la llanura aluvial de desborde (Fig 8). Los caños existen todavía; es simplemente que los bosques desaparecen, siendo reemplazados por una faja delgada de *Mauritia flexuosa*, y reapareciendo como bosque de rebalse a lo largo del río.

La presencia de vegetación sabánica en vez de boscosa en una sección corta de estos caños puede deberse a dos causas. Parece posible que las relaciones suelo-agua en la llanura aluvial de desborde sean intermedias entre aquellas que sostienen bosque ripario y aquellas capaces de sostener bosque de rebalse. Como consecuencia, la faja de bosque ripario desaparece a medida que el caño pasa por las condiciones de anegamiento de la llanura aluvial de desborde. Igualmente, es posible que el crecimiento sabánico extremadamente denso de la primera zona de este tipo de vegetación cree temperaturas tan altas al quemarse, que el crecimiento de bosque sea mitigado. Cualquiera que sea la causa, una investigación futura acerca de esta cuestión ciertamente sería interesante.

III-B. LOS BOSQUES

Aunque el 75-80% del terreno de El Tuparro está cubierto por sabanas, el valor de los bosques en la reserva está en su contribución desproporcionada a la diversidad biológica del parque. La coexistencia simpátrica de sabana y bosque ha provocado en virtualmente todo investigador de la vegetación sabánica, especulación acerca de los posibles orígenes de esta formación vegetal tropical.

Se distinguen cinco tipos de bosque en El Tuparro, todos los cua-

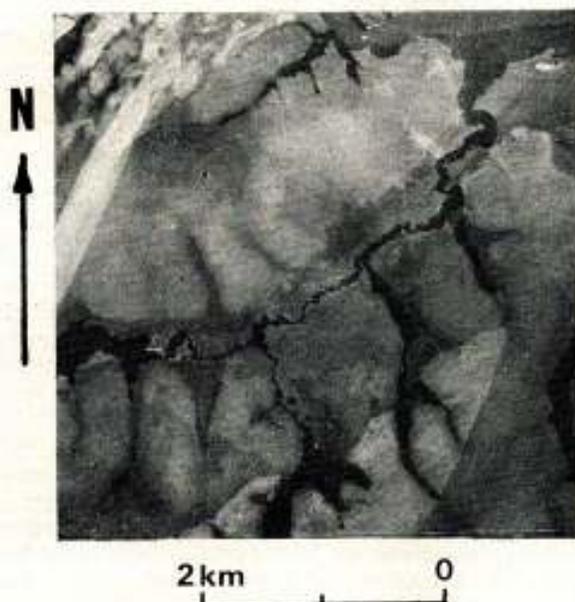


FIG. 9.— Es probable que la sección angosta de este bosque ripario ha sido eliminada por una serie larga de quemadas localmente frecuentes. El drenaje es hacia el NE. Las áreas claras son cicatrices de quemadas. El Alto Llano es una Sabana de *Paspalum* (Cortesía de Investigaciones del Medio Natural, IGAC).

les son diversos⁽⁹⁾, umbrófilos y caen dentro de dos de las categorías de Beard (1955): el Bosque Estacional de Pantano y el Bosque Semi-Deciduo Estacional. Los bosques son de dos tipos amplios: ripario (que sigue los cursos de agua corriente), y no ripario. Se encontró que, para los bosques riparios, las diferencias regulares de fisonomía y composición florística se correlacionan con la índole y el grado de inundación, y que el sustrato geológico y la posición en el paisaje son determinantes para definir los bosques no-riparios.

III-B-1. LOS BOSQUES RIPARIOS

Las condiciones freáticas favorables a lo largo de los cursos de agua permiten el mantenimiento de vegetación boscosa al lado de los caños y ríos. A tales bosques, ya sea en regiones sabaneras o no sabaneras, se les refiere como "bosques riparios" (también llamados "bosques de galería"). Se distinguieron en el parque tres tipos de bosque ripario: el Bosque Ripario Inundable, el Bosque Ripario No-Inundable, y el Bosque de Rebalse⁽¹⁰⁾.

⁽⁹⁾ "species-rich".

⁽¹⁰⁾ El término general "bosque ripario" hace referencia a los Bosques Riparios Inundable y No-Inundable solamente.

III-B-1-a. BOSQUE RIPARIO INUNDABLE.

Son comunes los caños cuyos cauces yacen a más o menos el mismo nivel de la superficie del suelo. La faja de terreno al lado de estos caños de esta manera se anega por un período de 9-11 meses al año. Estas condiciones de excesiva agua freática (en circulación subterránea lenta pero continua) sostienen una vegetación leñosa alta llamada aquí el Bosque Ripario Inundable.

El bosque es un Bosque de Ciénaga No-Turboso (cf. Richards, 1952: 291), y en la clasificación de Beard, es el Bosque Pantanoso Estacional. El dosel generalmente está entre 18-20 metros, con emergentes ocasionales. Rasgos morfológicos comunes en este tipo de bosque son neumátóforos y raíces superficiales e hinchadas. Son frecuentes los helechos terrestres. La microtopografía característica del Bosque Inundable es semejante a la de los zurales; es decir, una serie de montículos y zanjas, aunque los montículos del Bosque Inundable parecen ser el resultado de caídas de árboles más bien que la acción de lombrices (obs. pers.).

El rasgo sobresaliente del Bosque Ripario Inundable es la presencia de hierbas grandes, tales como *Heliconia* sp., *Ischnosiphon* spp., y *Phenakospermum guianensis*. La abundancia de estas plantas conspicuas, junto con individuos ocasionales de *Mauritia flexuosa* en el borde del bosque, permite la identificación a distancia de este tipo de bosque.

Especies arbóreas comunes son *Calophyllum lucidum*, *Jessenia polycarpa*, *Xylopia emarginata*, *Protium crassipetalum*, *Socratea elegans*, *Couma macrocarpa*, *Pterocarpus* sp., *Vochysia ferruginea* y *Lacistema aggregatum*. Ocasionalmente se pueden encontrar individuos de *Mauritia flexuosa* como parte del dosel alto.

Es interesante la presencia de *M. flexuosa* en el Bosque Inundable. Aunque todavía no se conoce perfectamente la ecología de esta palma, es común encontrar evidencia que sugiere una intolerancia de la competencia. Este investigador nunca ha hallado individuos jóvenes de *M. flexuosa* en un rodal de Bosque Inundable maduro. Evidentemente, las condiciones de competencia fueron diferentes cuando se establecieron estos individuos maduros de *M. flexuosa*. Que sean estas condiciones favorables el resultado de una tumba de árboles ocasionada por el viento o una serie de quemadas severas, sería un enfoque excelente para investigación futura.

Durante el trabajo de reconocimiento, se encontró este tipo de bosque más frecuentemente que el Bosque Ripario No-Inundable. Aunque falta confirmación cuantitativa (estos dos tipos de bosque no se pueden distinguir en las fotos aéreas disponibles), la conclusión preliminar es que el hábitat de bosque inundado es más abundante que el no-inundado.

III-B-1-b. BOSQUE RIPARIO NO-INUNDABLE.

En lugares donde el cauce de un caño ha sido erosionado tanto, que éste yace por debajo de la superficie del suelo, el substrato a lo

largo del caño permanece bien drenado durante todo el año. Estas condiciones de buen drenaje, combinadas con la disponibilidad durante todo el año de agua freática, dan lugar a una vegetación boscosa aquí llamada el Bosque Ripario No-Inundable.

Este bosque es semejante fisonómicamente al Bosque Ripario Inundable, o sea, un dosel de 20-22 metros de altura, diverso, con emergentes ocasionales. Según la clasificación de Beard, es un Bosque Semi-decídúo. El factor ecológico primario es, como se anotó, el drenaje favorable que existe en este tipo de bosque. En los Bosques No-Inundables grandes, la superficie del terreno puede ser bastante variable, conformada por lomos y barrancas. En realidad, estas barrancas pueden yacer al mismo nivel del caño, estando de este modo estacionalmente inundadas; en éstas se encuentran especies típicas del Bosque Ripario Inundable, tales como *Jessenia polycarpa* y *Calophyllum lucidum*.

Aunque ocasionalmente se encuentran las depresiones anegadas descritas anteriormente, la mayor parte del área en este tipo de bosque está cubierta por especies distintas a las del Bosque Ripario Inundable. Recurrentes son *Amalouca guianensis*, *Enterolobium schomburgkii*, *Terminalia amazonia*, *Guatteria gracilipes*, *Miconia holosericea*, *Parkia pendula*, *Licania subbrachnophylla*, *Hymenaea courbaril* y *Euterpe precatoria*.

Se destacan dos aspectos de la distribución de los bosques riparios que son significativos en la ecología de la vegetación del parque. Estos son la desaparición ocasional de bosque ripario, y la distribución asimétrica de Pantano Estacional y Bosque Ripario.

Como regularidad general, a medida que se recorre un caño desde su nacimiento hasta su desembocadura, la anchura del bosque ripario aumenta gradual y regularmente. Esto se debe a que, a medida que se avanza a lo largo del caño, el área drenada aumenta. Como consecuencia, más agua subterránea está disponible, permitiendo el desarrollo de una vegetación boscosa más ancha. Con alguna frecuencia, sin embargo, existen sitios donde el bosque ripario inexplicablemente desaparece, continuando quizás a 50 metros, tal vez a varios kilómetros (Fig. 9). En lugar de bosque, se encuentra una faja delgada de *Mauritia flexuosa* y *Caraipe llanorum* a lo largo del caño, rodeada por vegetación sabánica.

En el trabajo de campo en estos sitios, las condiciones edáficas nunca fueron manifiestamente diferentes de otros sitios del bosque, y no parece haber razón para que existan diferencias. El caño existe todavía; solamente falta el bosque. Más bien que una explicación basada en diferencias intrínsecas entre sitios arbolados y no arbolados, estas áreas parecen evidenciar deforestación local, probablemente el resultado de una serie larga de quemas localmente severas (opuesto a una conflagración única).

Igualmente difícil de explicar en términos de condiciones locales disímiles, es la distribución asimétrica de bosque ripario a lo largo de los caños con una orientación NW-SE, mencionada en la discusión del Pantano Estacional (Fig. 6). Donde el bosque es el Ripario Inundable,

la orilla nororiental del caño está cubierta por Pantano Estacional. Donde el bosque es el Ripario No-Inundable, la orilla nororiental es del alto Llano.

En estos casos tampoco se pudieron encontrar diferencias en las condiciones del sitio que fueran una causa —más bien que un resultado— de la presencia de vegetaciones sabánicas en las orillas nororientales de estos caños. Sostenible es la explicación de que, cada estación seca, los fuertes alisios nororientales continuamente impulsan los incendios a entrar en los bosques riparios. El caño actúa como contra-fuego, de manera que sólo el lado nororiental del bosque es afectado, siendo eliminado y reemplazado por Pantano Estacional. El número, frecuencia e intensidad de quemas necesarias para efectuar tal deforestación son, por supuesto, indeterminados hasta ahora, pero dadas las condiciones naturales del área, tal causa parece muy factible.

III-B-1-c. BOSQUE DE REBALSE.

Siendo la precipitación excepcionalmente estacional, el caudal de los ríos en El Tuparro cambia drásticamente a través del año. Esto se manifiesta en diferencias extremas en la altura de los ríos (ca. 10 metros en la desembocadura del río Tomo), ocasionando anegamiento marcadamente estacional del área contigua. Esta faja de terreno anegado sostiene un bosque fisonómicamente variable, localmente denominado Bosque de Rebalse⁽¹⁾.

El factor sobresaliente de este tipo de vegetación es el anegamiento severo del bosque por ríos de agua blanca (opuesto a ríos de aguas negras; Janzen, 1974), alternando con desecación del terreno. El Bosque de Rebalse tiene afinidades ecológicas con el Bosque Estacional de Várzea en la Amazonia (cf. Prance, 1979).

La altura del Bosque de Rebalse es variable, desde 4 hasta 25 metros, dependiendo más que todo en el grado de anegamiento que sufre un sitio dado. Al borde de los ríos, *Campsiandra comosa*, un arbusto arborescente de hasta 4 metros, es el dominante abrumador. Diques naturales presentes a lado y lado del río proveen un sustrato algo elevado, que se inunda sólo durante el pico de la estación lluviosa. Un bosque alto semi-decíduo se desarrolla en estos sitios, siendo comunes *Licania octandra*, *Eschweilera* sp., *Mabea parvifolia*, *Schnella* sp. y *Gustavia superba*. En las depresiones alrededor de los diques, los arbustos llegan a ser más abundantes que los árboles. Especies encontradas incluyen *Palicourea fastigiata* y *Psychotria* sp.. Estas diferencias locales de fisonomía y composición florística, visibles en una escala pequeña, parecen reflejar los grados de inundación marcadamente diferentes que acompañan la variación observable en la micro-topografía.

(1) Como se encuentra este bosque a lo largo de fuentes de agua corriente, es por definición un bosque ripario. Sin embargo, para dar más claridad al distinguir este tipo de bosque de los bosques riparios descritos anteriormente, se conserva el término vernáculo "Bosque de Rebalse".

En la parte externa de los meandros, se observa en forma activa una acción lateral erosiva casi cortante del río, que deja al descubierto un corte transversal del bosque alto en los diques. En el lado interior de los meandros, la deposición produce complejo de orillares, los cuales son colonizados por *Campsiandra comosa* y el arbusto *Coccoloba ovata*.

El bosque está conformado casi exclusivamente de fanerófitas; sólo una especie herbácea, *Scleria* sp., fue encontrada. La composición florística relativamente pobre (en comparación con los otros tipos de bosque en El Tuparro), junto con las condiciones hidrológicas severas, evidencian lo extremo de este hábitat para la vida vegetal. Investigación futura probablemente revelará otras características de un hábitat desfavorable, tal como baja productividad primaria.

Este tipo de bosque se encuentra en áreas extensas a lo largo de los ríos que bordean el parque y de los dos caños mayores, el Tuparrito y el Quinvaza. El segmento de bosque más ancho en El Tuparro es de este tipo, presentándose a lo largo del río Tuparro, donde alcanza una anchura máxima de 7 kilómetros.

III-B-2. LOS BOSQUES NO-RIPARIOS.

Se distinguieron dos tipos de bosque cuya ocurrencia y distribución en el paisaje no están asociadas con fuentes externas de agua. Estos son el Bosque de la Altillanura y el Bosque de *Attalea*.

III-B-2-a. BOSQUE DE LA ALTILLANURA.

En el lado oriental del parque, se encuentran intermitentemente rodales boscosos de hasta 10 hectáreas como componentes de la altillanura, en los cuales no hay presencia de agua externa corriente. Estos bosques, encontrados sobre suelos arenosos y bien drenados (entisoles), generalmente están asociados con "matas" esparcidas — islotes pequeños de vegetación arbustiva sub-xeromórfica.

El bosque es semi-decíduo, diverso, con un dosel cerrado de 20-22 metros de altura. Especies recolectadas incluyen *Bocageopsis multiflora*, *Coumarouna rosea*, *Parkia pendula*, *Iryanthera* sp., *Licania subrachnophylla*, *Sclerolobium bracteosum*, *Buchenavia capitata*, *Qualea rosea*, *Guatteria gracillipes*, *Hymenaea courbaril* y *Licania parvifructa*. Se observó similitud en cuanto a fisonomía y composición florística entre este bosque y el Bosque Ripario No-Inundable, y la afinidad sugiere alguna semejanza en condiciones macro-ecológicas.

La vegetación de las matas pequeñas se compone de arbustos sub-xeromórficos, generalmente de 1-3 metros de altura. Especies frecuentes son *Xylopia aromatica*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgilioides*, *Hirtella* sp., *Tapirira guianensis*, *Vismia* sp., *Miconia albicans* y *Aphelandra deppeana*. En las matas más grandes, se encuentran las especies antes mencionadas hacia el exterior de la mata, y hacia el centro, algunas especies boscosas llegan a ser prominentes.

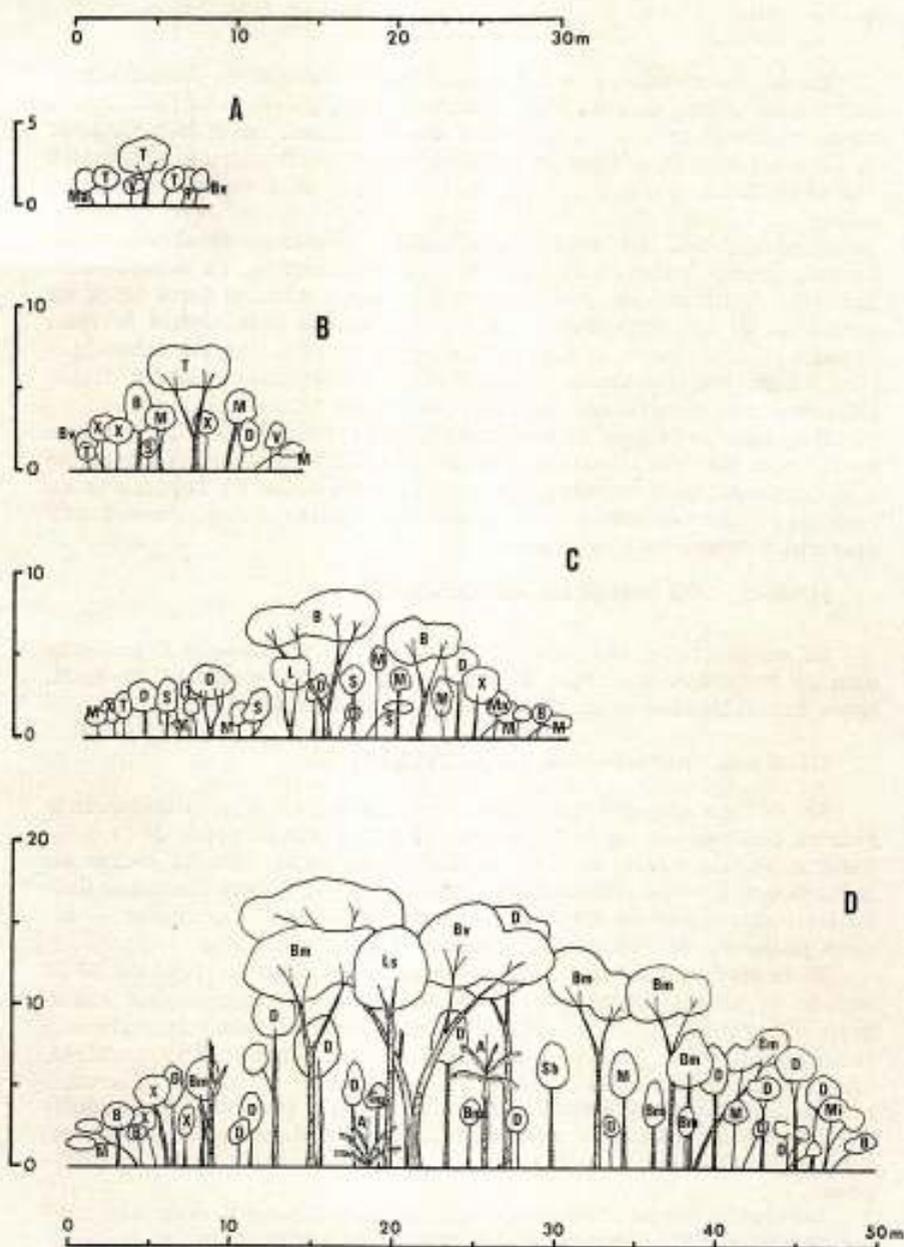


FIG. 10.— B = *Byrsonima crassifolia* - Ma = *Miconia albicans* - T = *Tapiria guianensis* - V = *Vismia* sp. - S = *Siparuna guianensis* - L = *Laemelia* sp. - Mi = *Miconia* sp. - X = *Xylopia aromatica* - Bv = *Bowdichia virgiloides* - M = *Myrtacone* spp. - Gz = *Guanteria gracilipes* - Sb = *Scierolobium bracteosum* - Ls = *Licania subrachnophylla* - Bm = *Bocageopsis multiflora* - A = *Arecense* sp. - D = Desconocido.

(Véase leyenda al final pág. 31)

(Fig. 10). Algunas de éstas son *Bocageopsis multiflora*, *Sclerolobium bracteosum* y *Gutteria gracilipes*.

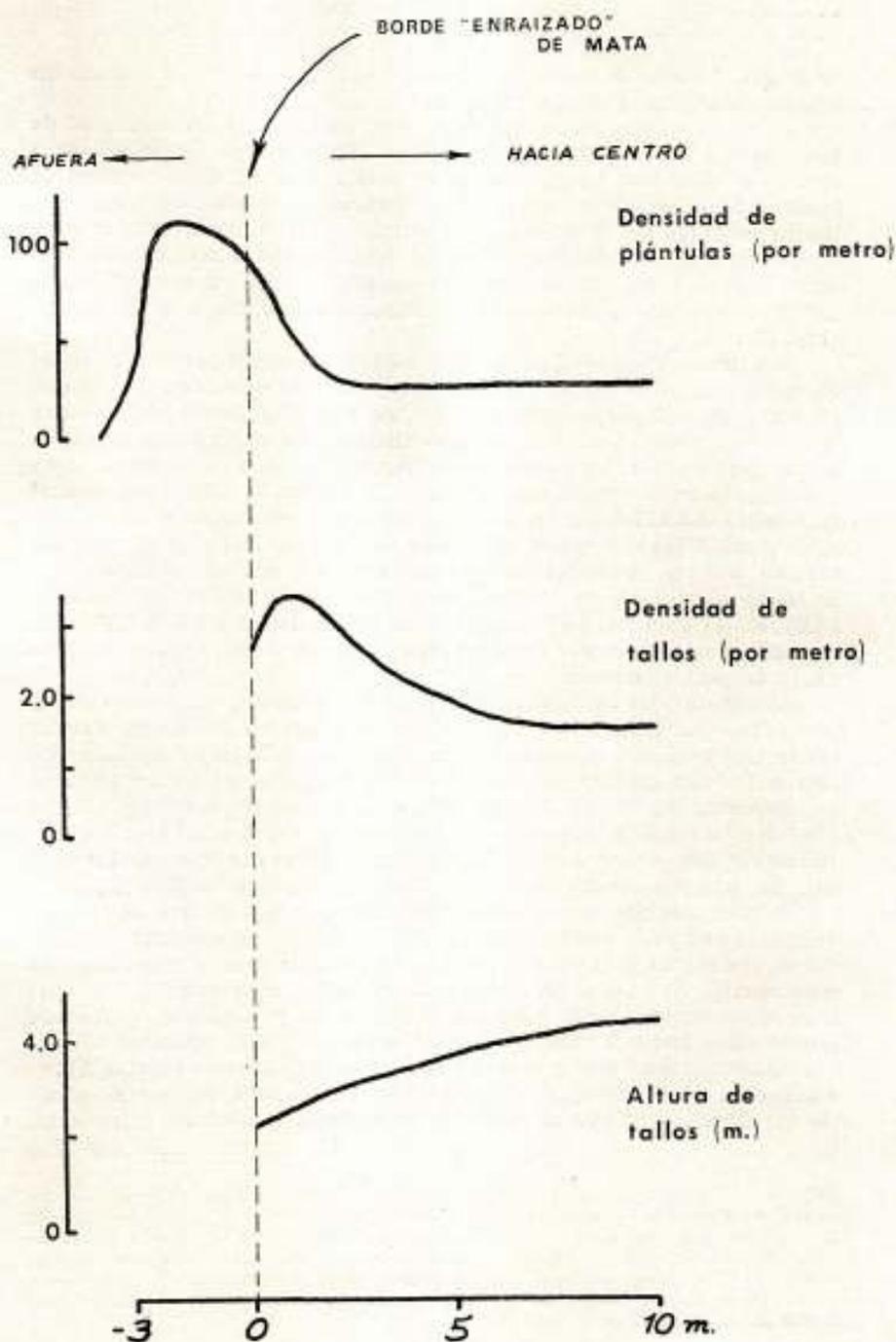
En el campo, se encuentra una serie continua en los tamaños de las matas y los bosques, presentándose desde matas circulares de 2 metros de diámetro hasta bosques de 5-10 hectáreas. Para facilitar la nomenclatura, se escogió un límite arbitrario: segmentos de vegetación leñosa mayores de 50 metros de diámetro exhiben una fisonomía de bosque; segmentos menores presentan una fisonomía más arbustiva, y se les refiere como matas, aunque a medida que se acercan al límite (50 m.), sus centros presentan una fisonomía próxima a la de bosque (Fig. 10).

Las matas y los bosques de la altillanura cubren porciones relativamente limitadas del parque, pero su presencia es intrigante porque, en contraste con los bosques riparios, no hay diferencias obvias entre el área del bosque y el de la sabana aledaña; en la ausencia de algún factor perturbador, no parece haber razón para que los bosques estén restringidos a sus extensiones actuales. En efecto, la existencia de bosques sobre la altillanura ha llevado a muchos investigadores en los llanos colombianos a concluir que estos bosques son relictos de una cobertura boscosa previamente más extensa, que ha sido reducida por el fuego antropogénico (Blydenstein, 1967; FAO, 1966b; Cuatrecasas, 1950). En El Tuparro, hay varios rasgos de las matas y los bosques que sugieren que ciertamente, hasta cierto punto, su distribución es el producto de perturbaciones.

Las matas no muestran ser entidades estables; parecen exhibir una capacidad para crecer en área con la ausencia del fuego. Es evidente una zonación compacta (pero continua) a lo largo del radio de una mata: una faja de plántulas rodea un borde denso, dentro del cual se encuentra un centro más abierto, alto, y más mésico (Fig. 11). Es poco factible que la estructura física de esta vegetación, aun sin miramientos por la composición florística a lo largo del radio de las matas, sea una manifestación de un gradiente espacial ambiental.

Existen también diferencias significativas a medida que se procede de matas pequeñas a matas grandes. Las condiciones ambientales dentro de las matas pequeñas (2-10 metros de diámetro) son ligeramente más mésicas que las de la sabana circundante: más sombra, más humus, aireación del suelo aumentada por raíces y lombrices. A medida que se sigue hacia las matas grandes, éstas y otras condiciones se tornan gradualmente más y más favorables al crecimiento vegetal, aproximándose a las condiciones de la vegetación boscosa. Siguiendo tal serie en el campo de matas cada vez más grandes, también se nota un

FIG. 10.— Diagramas de perfil tomados de matas de varios tamaños. La progresión potencial mata pequeña — mata grande — bosque se puede visualizar en esta serie. Desde 13A hasta 13D, hay un aumento en el diámetro de las matas y en la altura de la vegetación. En 13D, especies del Bosque de la Altillanura se encuentran agrupadas hacia el centro, y el individuo más grande es *Bowdichia virgileoides* (característicamente sabánico), sugiriendo un cambio sucesional de composición florística hacia especies más tolerantes del ambiente de bosque.



Véase leyenda de la Fig. 11 al final de la pág. 33.

cambio gradual de la composición florística en el centro de las matas hacia las especies típicas de bosque (Fig. 10). Con base en datos cuantitativos sobre este cambio de composición florística, Blydenstein (1962) también concluyó que las matas demuestran una tendencia a extenderse con la ausencia del fuego.

Donde se encuentran en el paisaje sabánico los bosques y matas, éstos tienden a aumentar en tamaño y densidad en alguna dirección definitiva (Fig. 12). Tal patrón apoya la conjetura lógica que, cualesquiera que sean las condiciones edáficas en aquel sitio que permiten el desarrollo de bosque, ellas no se manifiestan en una manera intermitente y desigual en el paisaje, sino que gradualmente se tornan más propicias para su crecimiento.

Ahora, dentro del área propicia, la matriz de matas y bosques no es consecuencia de la existencia de una matriz de condiciones ambientales, cuyos límites correspondan a los linderos actuales entre sabana y bosque. En ningún bosque estudiado hay un cambio de fisiografía o condiciones edáficas obvias, que explique la presencia o ausencia de

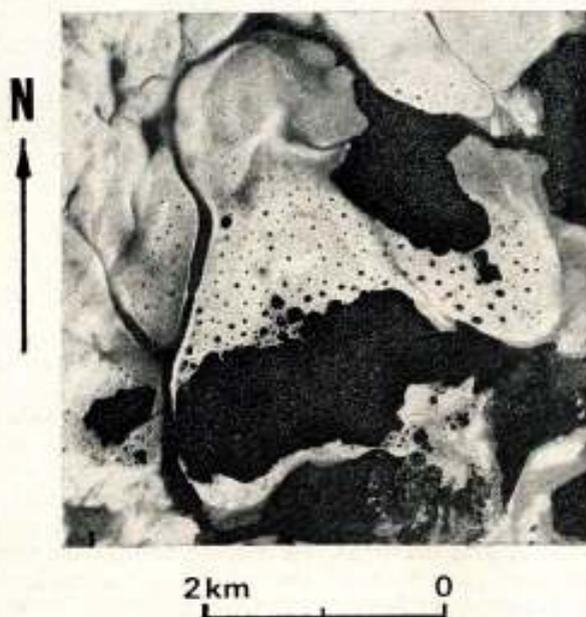


FIG. 12.— Las matas de monte aumentan en tamaño y densidad hacia el bosque ribarío. Este patrón sugiere que las condiciones edáficas allende el borde actual del bosque son capaces de sostener alguna extensión limitada de vegetación boscosa. Nótese los Bajos Tipo-Nacimiento. El Alto Llano es una Sabana de *Stipa* (Cortesía de Investigaciones del Medio Natural, IGAC).

FIG. 11.— La zonación bien definida de las matas sugiere que, dada la ausencia de perturbación (fuego) a lo largo de sus bordes, éstas experimentarían una expansión gradual. Al ser protegida, la vegetación hacia el borde de la mata se estabilizaría en un estado de densidad baja y altura más alta, acercándose a las condiciones del interior. Además, la faja de plántulas que rodea la mata estaría en capacidad de desarrollarse en individuos maduros, y éstos diseminarian semillas allende el límite actual. Habría, en efecto, un anillo de "sucesión secundaria" continuamente expandiéndose alrededor de la mata original (según Vincelli, datos inéditos).



FIG. 13.— Una mata parcialmente destruida. Varias quemaduras, probablemente sucesivas y algo severas, han eliminado muchos de los árboles jóvenes, sobreviviendo los más grandes. Es probable que una serie corta de quemaduras fuertes sería suficiente para destruir totalmente la mata. Nótese las cicatrices de fuego en los troncos de algunos de los árboles más grandes.

bosque en sitios adyacentes. Confirmando esto, una serie de muestras detalladas de suelos hechas por investigadores del Instituto Geográfico "Agustín Codazzi"⁽¹²⁾ tampoco reveló ninguna diferencia edáfica significativa, que pueda dar razón de la distribución actual de sabana y bosque en aquellas áreas donde se encuentra el Bosque de la Altillanura.

Considerando estos rasgos amplios bajo los cuales se encuentra el Bosque de la Altillanura, es la conclusión del autor que estos bosques no son relictos, ni sus límites corresponden con los límites de algún parámetro ambiental, sino que representan el balance que se ha hecho entre el crecimiento potencial de bosque y quemaduras naturales frecuentes: una frecuencia reducida de quemaduras en la sabana (a través de un período largo de tiempo), y por ende intervalos más largos entre quemaduras, permitiría el desarrollo de vegetación leñosa, resultando en un aumento neto de la cobertura boscosa. Las quemaduras frecuentes tienen el efecto de retardar o trastornar este proceso (Fig. 13).

(12) Luis Carlos García y Jean Claude Thouret.

Si este proceso potencial de forestación es real (y de ninguna manera está resuelto este problema sin investigación futura), permanece el interrogante de si la totalidad de los Llanos orientales se tornaría bosque si el fuego fuera eliminado de la región. Esta cuestión será considerada más ampliamente en la discusión final, pero una indicación se encuentra en el hecho de que las matas y los bosques asociados cubren solamente un 8-10% del área de El Tuparro, valor no significativamente más alto que en otras áreas del Vichada y el Meta (obs. pers.). Asimismo, investigadores en los Llanos venezolanos han encontrado que los bosques de la altillanura están asociados sólo con un número limitado de "sistemas de relieve", o sea, conjuntos geomorfológicos-edáficos-vegetacionales (Sarmiento y Monasterio, 1971; Silva et al., 1971), y concluyeron que estos bosques son un rasgo natural en la evolución de un paisaje sabánico, pero de limitada extensión (Sarmiento y Monasterio, 1975).

Tal parece ser el caso en El Tuparro. Los Bosques de la Altillanura no se encuentran por todo el parque, sino que están confinados a ciertas áreas; es lógico suponer que es únicamente en estas áreas donde existen condiciones edáficas propicias⁽¹⁾. Como se notó, las condiciones edáficas no difieren entre los bosques y las sabanas adyacentes, así que alguna extensión adicional de bosque debe ser posible. No obstante, bajo las condiciones más óptimas, ocurriría forestación solamente en aquellas áreas del parque donde lo permiten las condiciones edáficas; o sea, en las áreas delineadas por los bosques y matas actuales.

III-B-2-b. BOSQUE DE ATTALEA.

A medida que el paisaje se acerca al río Orinoco, aparecen afloramientos de granito fanerítico, las únicas discontinuidades topográficas en la totalidad del Vichada. Estos afloramientos, parte del bien conocido Escudo Guayanés, sostienen una flora con un alto porcentaje de especies endémicas (Schultes, 1944, 1952; en Dugand, 1973:394). Es incompleta la cobertura vegetal de los afloramientos presentes en El Tuparro: se encuentran todas las etapas de sucesión primaria, desde roca desnuda hasta bosque alto. En esta sucesión, la estructura de la vegetación de un sitio dado es una función del desarrollo del suelo en ese sitio (Fig. 14) [Véase página 36].

Cinco etapas se pueden distinguir en esta xeroseca:

1. **Etapas de Criptógamas:** Esta etapa es esencialmente de roca desnuda, con una cobertura delgada de líquenes crustosos y algas efímeras. La cobertura de estos es continua; es decir, donde se encuentre

⁽¹⁾ La afinidad florística entre este tipo de bosque y el Bosque Ripario No-Inundable, sugiere que el factor edáfico responsable para el desarrollo de bosque es una hidrología favorable del suelo. Tal es el caso en los Llanos venezolanos (Sarmiento y Monasterio, 1975).

roca desnuda, está cubierta por criptógamas. Las condiciones ambientales de esta etapa son las más severas.

2. Etapa Herbácea: Donde ocurren acumulaciones delgadas de suelo, suculentas terrestres tienen oportunidad de crecer. Comunes son *Anthurium* sp., *Pitcairnia* aff. *mituensis*, *Lisianthus* sp. y *Vellozia lithophila*. Muchos representantes importantes de esta etapa son miembros de las Orchidaceae, tales como *Epidendrum* sp., *Cyrtopodium* sp., *Sobralia* sp. y *Schomburgkia* sp.

Esta etapa aparece en manchas pequeñas (1-2 metros de diámetro) rodeadas por roca desnuda.

3. Etapa Arbustiva: Aparecen fanerófitas enanas donde el suelo se ha acumulado hasta una profundidad de 8-10 cm.⁽¹⁴⁾. Estas faneró-



FIG. 14.— Bosque de Attales. Se pueden encontrar todas las etapas de la sucesión primaria sobre los afloramientos graníticos de El Tuparro, desde roca desnuda (a la derecha en la foto) hasta bosque alto mesofítico (primer plano a la izquierda).

(14) Se debe notar que la profundidad del suelo sobre estos afloramientos no es uniforme; grietas en la roca naturalmente acumulan materiales que forman el suelo y de ahí dan lugar a una vegetación más alta, mientras que la roca desnuda circundante sostiene sólo criptógamas. De esta manera, los valores dados de profundidad del suelo deben tomarse como indicativos de profundidades promedio más bien que absoluto.

fitas son xeromórficas y generalmente deciduas, evidenciando que las condiciones ambientales, aunque mejoradas de las de la etapa de criptógamas, todavía no son óptimas para el crecimiento vegetal.

Rhodognaphalis sp. es el arbusto más frecuente, junto con *Clusia* sp.. Se encuentran también *Tabebuia* sp., *Calliandra* sp., *Plumeria* sp., *Acanthella sprucei* y *Graffenrieda* sp..

4. **Monte de Syagrus:** Donde el desarrollo pedológico ha producido un suelo de hasta 30 cm. de profundidad, aparece un bosque bajo decíduo cuyo componente conspicuo es la palma *Syagrus Inajai*. La altura de esta etapa puede ser de 5-10 m., y la cobertura del dosel es continua pero no densa; considerable luz alcanza el piso del bosque, inclusive durante la estación lluviosa. Como consecuencia, la cobertura herbácea a menudo es densa, siendo comunes *Calathea* spp. y *Dioscorea* sp..

Arboles deciduos frecuentes son *Bursera simarouba*, *Cochlospermum orinocense* y *Anadenanthera peregrina*. También son comunes los arbustos de multitallos, tal como *Randia* sp.

5. **Bosque de Attalea:** Un bosque alto, semi-decíduo, mesofítico y diverso, en el cual la palma *Attalea regia* es el dominante conspicuo, se encuentra en aquellos sitios donde se ha formado un perfil de suelo completo con horizontes A, B y C. Además de *A. regia*, son frecuentes en el estrato arbóreo *Pouteria* sp., *Protium* sp., *Terminalia amazonia*, *Qualea* sp. y *Luehea* sp..

Los procesos pedogenéticos en estos suelos son más lentos en comparación con suelos más tempranos en esta xeroseca. La evolución del perfil, si aun existe, no conlleva cambios evidentes en la estructura y composición florística de este tipo de bosque, aun durante periodos largos. Por tanto, se considera el Bosque de *Attalea* como el climax sobre estos afloramientos.

Como es característico de las xerosecas en general, el rumbo de la colonización en la roca por la vegetación es de lo xerofítico a lo mesofítico, con una reducción gradual de condiciones rigurosas y extremos ambientales (Fig. 15, v. pág. 38).

Las etapas trazadas aquí son, hasta cierto grado, abstracciones artificiales; existe una gradación continua entre cualquier etapa y la etapa subsecuente. Los cambios graduales de fisonomía y composición florística son una realidad; a medida que evoluciona el perfil de suelo, resulta una vegetación más alta y más mesofítica, y especies más tolerantes de la competencia biológica suceden a las especies pioneras. En el campo, sin embargo, la separación de una etapa dada de sus etapas circundantes es difícil.

III-C. OTROS TIPOS DE VEGETACION.

III-C-a. PANTANO ARBOLADO.

En las cabeceras de la mayoría de los caños del parque, áreas pequeñas de terreno pantanoso dan lugar a vegetación arbolada conspicua. Exclusivamente dos especies conforman el estrato arbóreo: el saladillo (*Caraipa llanorum*) y la bien conocida palma de moriche (*Mauritia flexuosa*). La mayoría de estos Pantanos Arbolados son de hecho monoespecíficos; por lo tanto, hay nombres vernáculos para diferenciar los dos tipos, con base en la dominancia de una especie arbórea u otra —el morichal y el saladillal—.

El morichal es el más común de los dos tipos de Pantano Arbolado, siendo *M. flexuosa* el elemento leñoso más conspicuo en los Llanos colombianos (Fig. 16) [Véase p. 39]. Por lo común, los morichales son pequeños en tamaño (0.1-0.2 Ha.), aunque alrededor de las cabeceras de los ríos y caños mayores, éstos pueden cubrir áreas extensas.

La composición florística del estrato inferior es bien variable, reflejando la variedad de condiciones de inundación bajo las cuales se

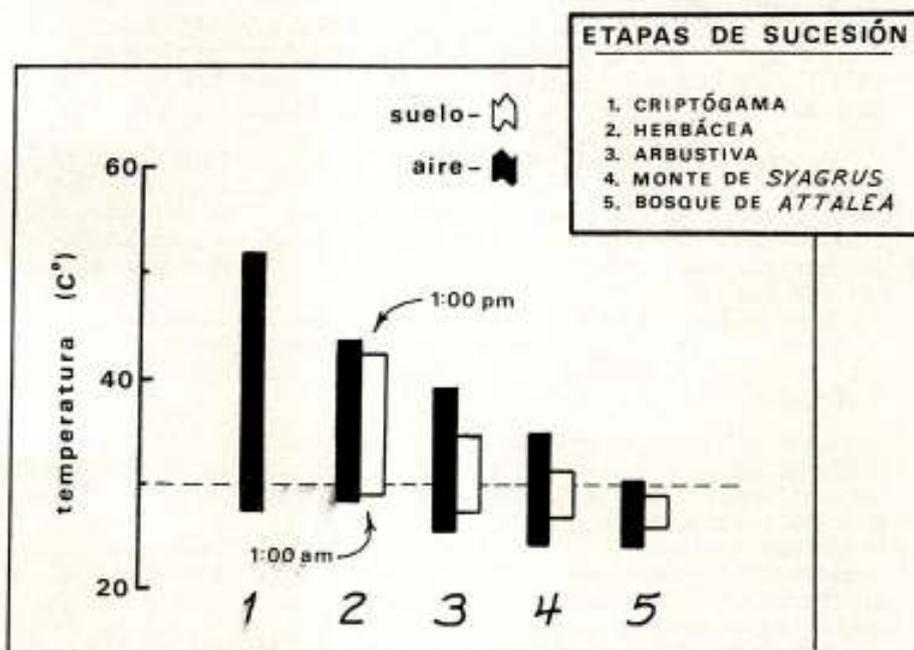


FIG. 15.— Efecto amortiguante de la vegetación sucesional. Las temperaturas promedio del aire (en la superficie del suelo) y las temperaturas promedio del suelo (7 cm.) son más bajas en etapas avanzadas de sucesión primaria. Hay un amortiguamiento de los extremos diurnos (temp. a la 1:00 pm, arriba, a la 1:00 am, abajo; según Viscelli, datos inéditos).



FIG. 16.— La palma moriche (*Mauritia flexuosa*) es probablemente la fanerófito más conspicua y mejor conocida de los Llanos Orientales.

encuentra el moriche. Frecuentemente el estrato herbáceo es graminiforme, formando el morichal una verdadera sabana cerrada (cf. Sarmiento y Monasterio, 1971:26). Recíprocamente, se encuentra en muchos morichales un matorral herbáceo de hasta 1.5 metros de altura, con arbustos ocasionales. Comunes en los morichales con un estrato herbáceo graminiforme son *Andropogon leucostachyus*, *Rhynchospora barbata*, *Xyris caroliniana* y *Eriocaulon humboldtii*. Especies de *Utricularia* y *Burmannia* reflejan las condiciones altamente húmicas del suelo. *Heliconia psittacorum* y *Rhynchospora cephalotes* son hierbas grandes, comunes donde se forman matorrales. En estos se encuentran también los arbustos *Tibouchina aspera* y *Palicourea* sp..

Prevalecen las condiciones de anegamiento entre 8 y 12 meses; por lo regular, un período largo de saturación es asociado con los ríos y caños mayores. Generalmente están presentes los zuros.

En contraste con el morichal, algunas cabeceras están cubiertas por saladillales, en los cuales el árbol *C. llanorum* es el componente más conspicuo. El saladillal siempre está en asociación con un estrato herbáceo de gramíneas y ciperáceas; de este modo el saladillal siempre se encuentra como sabana cerrada. Especies comunes en el saladillal

son *Axonopus anceps*, *Stipa* sp., *Melochia villosa*, *Drosera* sp. y *Tibouchina aspera*.

Es a la vez intrigante y difícil de resolver la cuestión acerca de la presencia de uno u otro de los Pantanos Arbolados en un sitio dado. Tanto los morichales como los saladillales se encuentran en las cabeceras de los caños, y para confundir el asunto aún más, algunas cabeceras se componen de una mezcla equitativa de *M. flexuosa* y *Caraipa llanorum*.

En el trabajo de campo, suelos con un contenido mineral más alto fueron encontrados generalmente en los saladillales. Esta diferenciación basada en la estructura física del suelo, es corroborada por la observación de que los saladillales son más frecuentes en el lado oriental del parque, donde los suelos generalmente son más arenosos. Además, medidas del pH del suelo indicaron que los suelos en los saladillales son ligeramente más ácidos que los suelos de los morichales; pero que sea esto una causa o una consecuencia de la presencia del saladillo, es una cuestión abierta. Estas observaciones quizás son útiles para indicar la dirección que investigaciones futuras deben tomar; datos adicionales son esenciales antes de que se pueda ofrecer una explicación inductiva de la presencia del saladillo en algunos sitios y del moriche en otros.

III-C-b. BORDE PIROFILO.

Uno de los rasgos más llamativos de la vegetación de El Tuparro, tanto como de la mayor parte de las regiones sabánicas, es el límite brusco que existe entre un tracto de sabana y un tracto adyacente de bosque. El cambio repentino entre sabana y bosque ha llevado a algunos investigadores a considerar este fenómeno como evidencia de un origen antrópico (Budowski, 1956), y paradójicamente de un origen natural (Brunnschweiler, 1972), de las vegetaciones sabánicas. En El Tuparro el límite es verdaderamente brusco, habiendo 2-3 metros de vegetación arbustiva sub-xeromórfica entre sabana y bosque. Esta vegetación, con su alta densidad⁽¹⁵⁾ y bejuco acodados frecuentes, constituye una barrera difícilmente atravesable.

Este tipo de vegetación, aquí llamado el Borde Pirófilo, forma una faja continua alrededor de todos los bosques en el parque. (Se puede decir también que forma una faja continua alrededor de todas las sabanas; es una interfase entre las dos formaciones vegetales mayores). Cabe señalar que no es un ecotono. Las especies componentes del Borde Pirófilo son, con la excepción de las matas de monte descritas anteriormente, exclusivas de éste. Hills (1969) lo consideró un ecosistema separado, y este propósito parece justificado. Además de poseer una flora exclusiva, es el hábitat preferido de los lagartos *Ameiva ameiva*,

(15) La densidad absoluta del Borde Pirófilo fue medida, y resultó ser de 78.4 ($\delta -x=2.9$), mientras que en el bosque adyacente, la densidad absoluta fue 28.7 ($\delta -x=2.3$; según Vincelli, datos no publ.).

Gymnothalamus speciosus y *Plica plica* (D. Harris y B. Lamar, coms. pers.). Investigación futura probablemente revelará otras especies animales (posiblemente artrópodos) restringidos a esta interfase.

La composición florística de este tipo de vegetación es variable. Algunas especies del Borde Pirófilo se encuentran también en las matas de monte, tales como *Xylopia aromatica*, *Byrsonima crassifolia*, *Tapirira guianensis*, *Miconia albicans*, *Bowdichia virgiloides*, *Siparuna guianensis* y *Aphelandra deppeana*. Otras especies fueron encontradas únicamente en este borde, algunas de las cuales son *Cowellia coccinea*, *Hirtella* sp., *Apeiba fibourbou* y *Iacaranda obtusifolia*. Al borde de los Bosques Riparios Inundables *Mauritia flexuosa* es frecuente. Bejucos acodados incluyen *Tetracera volubilis*, *Smilax* sp. y *Gnetum paniculatum*.

El Borde Pirófilo es resistente al fuego. Un muestreo de un área de este tipo de vegetación un año después de una quema mostró que 93% de los individuos habían sobrevivido; presentaban brotación de yemas en el tallo los que habían sufrido daño, mientras que otros no mostraban evidencia de los efectos negativos del incendio (Vincelli, datos no publ.). Observaciones innumerables sobre los efectos del fuego mostraron que raramente una quema pasa este borde, y así forma una protección bastante efectiva para el bosque contra el fuego.

Como se dijo, el carácter más distintivo de este borde es su brusquedad, y ha habido acuerdo general que esta es una consecuencia de la acción del fuego (Richards, 1952; Hills, 1969). Miede (1968), trabajando en la Costa de Marfil, adoptó una orientación experimental a esta cuestión, y demostró tras un periodo de 11 años que el borde, al protegerse del fuego, se extendía a la sabana circundante.

Con esto no se quiere revivir la noción de que todas las sabanas tropicales "retrocederían" a bosque dada una protección indefinida del fuego. No obstante, parece plausible que esta brusquedad es producto del fuego. Observaciones macroscópicas nunca revelaron cambios repentinos en las condiciones edáficas, ni hay razón para esperarlos. Dada la alta frecuencia de quemas en los Llanos, es razonable suponer que la brusquedad del Borde Pirófilo tiene su causa en el fuego, y con una frecuencia de quemas más baja, el Borde Pirófilo probablemente se tornaría más difuso.

III-C-c. LA VEGETACION DE LOS MEDANOS.

Como se mencionó anteriormente, aproximadamente 3000 hectáreas en El Tuparro están cubiertas por médanos de edad pleistocénica. Los médanos varían entre 2-10 metros de altura, y la cobertura vegetal ha estabilizado la gran mayoría de ellos.

La vegetación de los médanos es un mosaico complejo, relacionado con un gradiente de profundidad de nivel freático; es decir, la vegetación exhibe un patrón regular en el espacio, como respuesta a un patrón espacialmente uniforme del ambiente. En el caso de los médanos, el nivel freático es más profundo en las cimas de los médanos que en

las cubetas. De este modo, se encuentran diferencias en la composición florística y en la fisonomía de la vegetación, que reflejan estas condiciones distintivas.

La cobertura leñosa es más desarrollada en las cimas de los médanos, formando a menudo bosquitos pequeños. En orden de importancia, fanerófitas encontradas son *Xylopia aromatica*, *Byrsonima crassifolia*, *Bowdichia virgiloides*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Carai-pa llanorum* e *Hirtella* sp.. De las hierbas se encontró *Panicum cynnescens* y otras gramíneas. Las especies leñosas están ausentes de las cubetas, y la cobertura vegetal es ligeramente más alta, encontrándose *Bulbostylis* sp., *Utricularia* sp., *Xyris* sp. y *Burmannia bicolor*.

Como se debe esperar debido a su origen geológico reciente y a su extensión relativamente limitada, no se encuentran especies endémicas de este sustrato. Más bien, la vegetación en estos médanos se compone de la misma flora que el resto del parque, pero simplemente en combinaciones diferentes.

III-C-d. SABANAS AISLADAS.

Esparcidas en varios lugares hacia el río Orinoco hay áreas pequeñas de sabana aislada, rodeadas enteramente por vegetación boscosa. Estas sabanas varían en tamaño desde 0.5 Ha. hasta 5-10 Ha..

Reconocimiento en varias de estas Sabanas Aisladas reveló regularidades interesantes. Las composiciones florísticas son idénticas a sus homólogos por tipo de suelo del Alto Llano; es decir, si se halla coraza laterítica en una Sabana Aislada, se encuentra la Sabana de *Stipa-Mesosetum* con sus especies asociadas. Trochas indígenas fueron halladas en las Sabanas Aisladas estudiadas, y evidencia de quemadas recientes fue manifiesta.

Sabanas Aisladas rodeadas por un mar de bosque, tales como aquellas de la cuenca del Amazonas, son claramente azonales, y concordancia acerca de su origen es que éstas son relictos de una cobertura sabánica previamente más extensa, más bien que los productos del fuego antropogenético (Eden, 1974; Haffer, 1974). Sin embargo, la vegetación sabánica es la zonal en El Tuparro; por lo tanto, estas sabanas no pueden considerarse relictuales.

Una explicación probable referente al origen de las Sabanas Aisladas queda en la observación de que ellas en su mayoría son cercadas por caños y sus bosques riparios asociados. En un tiempo, estas sabanas probablemente eran parte del Alto Llano, y estaban adyacentes a uno de los bosques riparios que las rodean actualmente. Como resultado de algún acontecimiento geomorfológico, tal como la separación de un meandro, un segundo caño se dislocó o se formó cerca del primero. Debido a su proximidad, se unieron los bosques riparios de los dos caños, dejando un área de Alto Llano rodeada de bosque por todos lados.

Como se dijo, algunas de estas Sabanas Aisladas son grandes, y las condiciones hidrológicas del suelo probablemente son iguales a las

del Alto Llano. Recíprocamente, no parece haber razón para que una Sabana Aislada de 0.5 Ha., rodeada por bosque y sujeta a las condiciones hidrológicas de los caños cercanos, deba permanecer como vegetación sabánica. Verosimilmente, quemadas indígenas ocasionales juegan un papel importante en mantener estas áreas pequeñas de sabana.

IV. DISCUSION.

El origen y la índole de las sabanas tropicales ha sido una de las materias más activamente disputadas a través de la corta historia de la ecología de la vegetación. Este es el caso, debido a la aparente incongruencia de amplias extensiones de vegetación gramínea en el trópico: si un clima más seco da lugar a bosque deciduo y un clima más húmedo engendra bosque húmedo tropical, ¿por qué debería uno encontrar regiones grandes de sabana bajo un clima intermedio?

Concordancia en varios aspectos referentes a esta cuestión ha sido evidente durante años recientes. Primeramente, se ha tornado obvio que es infructuosa la búsqueda de una causalidad única y comprensiva para todas las sabanas de todas las regiones tropicales en el mundo: las regiones sabánicas difieren entre sí. Aun en una región sabánica dada, es a menudo imposible explicar su presencia con base en un factor ecológico único, sea éste el fuego, baja fertilidad del suelo, mal drenaje u otros factores. Más bien, el problema al procurar entender el origen de una vegetación sabánica, tanto como el de cualquier vegetación, requiere primero la identificación de los factores ecológicos primarios responsables de la génesis de aquella vegetación, y segundo, la determinación de cómo actúan estos factores en conjunto para producir esa vegetación.

El clima juega un papel clave en el origen de cualquier vegetación, y el de El Tuparro no es excepción. El clima del parque es comparable a los climas de muchas regiones sabánicas en América del Sur. Hay dos estaciones distintas: una estación lluviosa muy húmeda, y una estación de sequía muy marcada.

El impacto biológico de esta alternación estacional en la disponibilidad de agua es exacerbada por la topografía plana de la región. La falta de declive da como resultado un insignificativo drenaje superficial del paisaje y un movimiento lateral extremadamente lento de agua subterránea. A la inversa, la ausencia casi completa de lluvia por un período de cuatro meses, está en contraste marcado con la humedad excesiva de la previa estación lluviosa; la evapotranspiración y la red regional de drenaje efectúan la remoción de casi toda el agua subterránea disponible, dando lugar a una desecación extrema del suelo. Tal fluctuación estacional en la disponibilidad de agua subterránea puede ser aún magnificada donde existe en el suelo un horizonte de plintita o arcillas impermeables, los cuales son un rasgo común en los paisajes sabánicos. Tales horizontes actúan creando un acuífero superficial durante la estación lluviosa solamente; al impedir la percolación de agua, el acuífero es rápidamente reducido por la eva-

potranspiración al cesar las lluvias, de ahí mitigando la presencia de agua subterránea durante la estación seca (Beard, 1953).

El resultado neto de esta acción recíproca de clima y topografía (y en algunas ocasiones, morfología del suelo) es una oscilación estacional marcada de la disponibilidad de agua subterránea en los paisajes de El Tuparro. La dinámica de ésta —el balance hídrico— es probablemente el factor principal operante en el origen y la diferenciación de los varios tipos de vegetación en el parque. El balance hídrico es realmente un factor múltiple en un ecosistema; no solamente la disponibilidad de agua sino también la aireación del suelo y la acción del proceso pedogenético dominante, son funciones de éste. De ahí, que los efectos del balance hídrico sobre la vegetación sean varios.

La diferenciación de sabana y bosque en el parque —la cuestión primaria acerca de la ecología de la vegetación de El Tuparro— parece ser el resultado de distintas condiciones hidrológicas bajo sitios boscosos versus sitios sabánicos. Es pronunciada la presión ambiental sobre la vida vegetal en hábitats donde un exceso copioso de precipitación alterna con una deficiencia extrema. Es esta tensión, concluyó Beard (1953), lo que favorece la vegetación herbácea (pastizal) sobre la boscosa: bosques deciduos y montes espinosos son capaces de soportar las condiciones de insuficiencia de agua, pero sus suelos nunca llegan a estar saturados por un período extendido de tiempo; asimismo, los sitios en el trópico de saturación permanente o semipermanente están cubiertos de bosques de pantano, pero tales sitios nunca se desecan completamente.

La distribución de los tipos de bosque en El Tuparro confirma la conjetura de que la vegetación boscosa en el parque se desarrolla sobre áreas que tienen un balance hídrico favorable durante el año entero. Los tres tipos mayores de bosque —el Bosque Ripario Inundable, el Bosque Ripario No-Inundable, y el Bosque de Rebalse— se encuentran todos en sitios donde los cursos de agua actúan como una fuente perenne de agua, mientras que una fuente de agua subterránea durante la estación seca es casi inexistente bajo los sitios de vegetación sabánica.

Hay dos aparentes excepciones a la generalidad de que el bosque se desarrolla solamente sobre sitios que tienen un balance hídrico favorable. La primera, el Bosque de *Attalea* y sus etapas sucesionales, se encuentra dondequiera que ocurre un afloramiento granítico, independientemente de la posición de éste con respecto al Alto Llano, un río o un bosque ripario cercano. Como parte del afloramiento, estos bosques están elevados por encima del nivel del paisaje, y por lo tanto, aislados de sus movimientos. La presencia de bosque puede ser el resultado de este aislamiento del paisaje general y sus concomitantes fluctuaciones en el nivel freático. Recíprocamente, cambios en el paisaje del sustrato geológico a menudo van acompañados por un cambio correspondiente de sabana a bosque (Cole, 1968). Cuál de estas dos posibilidades es operante en este caso, está abierto a cuestión. La segunda, el Bosque de la Altillanura, ocurre aislado de fuentes de agua

superficial. Como se discutió antes, sin embargo, se supone que su ocurrencia también refleja condiciones de humedad subterránea localmente mejoradas.

Fue evidente durante el trabajo de campo que la hidrología del sitio juega también un papel importante en la diferenciación de los varios tipos de vegetación dentro de una formación vegetal única. Mientras que el tipo de suelo juega una parte notable, especialmente en la diferenciación de los tipos del Alto Llano, muchos de los tipos de vegetación son definibles según sus condiciones de humedad subterránea. De esto, los tres tipos de bosque ripario fueron distinguidos con base al grado de inundación a que están (o no están) sujetos. Igualmente, la distinción amplia hecha aquí entre el Alto Llano y las sabanas sujetas a inundación, se basa en un rasgo singular de sus respectivos ambientes —el balance hídrico— y las sabanas estacionalmente inundadas son separables según el tipo y grado de anegamiento.

Cabe señalar aquí que el énfasis hecho sobre el balance hídrico, es con referencia únicamente a la vegetación de El Tuparro. Se encuentran sabanas bajo una gran variedad de condiciones ambientales; autores que han trabajado en diferentes áreas han subrayado la importancia de distintos factores, incluyendo retención de humedad del suelo, oligotrofia, y fuego —tanto natural como antropogénico—. El papel de algunos de estos factores queda sin evaluación en el presente estudio, y debe ser un enfoque para investigaciones futuras.

Hoy en día, el fuego es un elemento importante en la gran mayoría de las sabanas de América tropical, y quedaría incompleta una discusión de la vegetación de cualquier lugar en los Llanos orientales, sin evaluar el papel que juega éste en la génesis de la vegetación actual.

El efecto primario de quemas recurrentes en un paisaje abierto es favorecer la vegetación gramínea sobre la leñosa (Cooper, 1961): los tejidos meristemáticos de especies arbóreas y arbustivas sufren daño al pasar un incendio, mientras que el meristemo intercalar de las gramíneas y ciperáceas queda protegido sobre la superficie del suelo. Especies dicotiledóneas de la sabana están sujetas a presión de selección hacia las formas de vida hemi-criptofítica y geofítica, en las cuales la regeneración de tejidos destrozados se lleva a cabo sobre o debajo de la superficie del suelo. Otros efectos de largo plazo del fuego en un ecosistema sabánico incluyen la creación de un límite sabana/bosque bien delineado y el mantenimiento de una productividad constante de fitomasa aérea (Sarmiento y Vera, 1979).

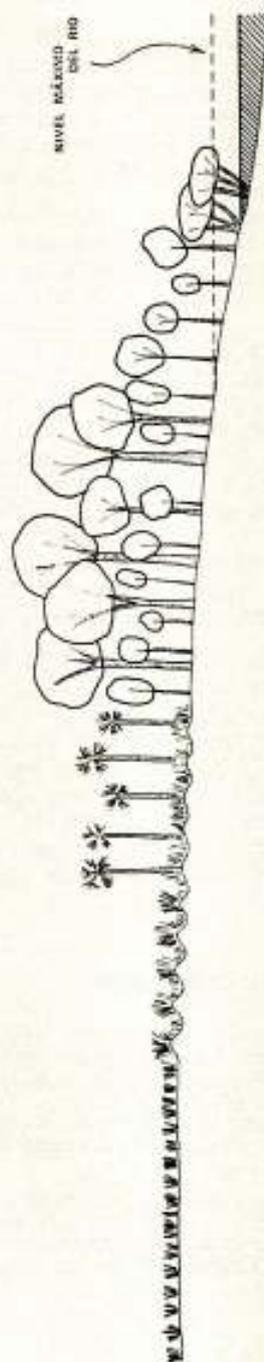
El fuego es una característica ineludible de los ecosistemas actuales en El Tuparro. Las quemas son bajas, impulsadas por el viento, y generalmente producidas por los grupos indígenas instalados dentro del parque. Es frecuente el fuego en la reserva; un área dada de vegetación sabánica está sujeta a un incendio generalmente una vez cada 1-2 años, y a menudo un área se quema dos veces en un mismo año. Las quemas son más frecuentes durante la temporada seca, aunque se ven incendios esporádicos durante la estación lluviosa.

En la experiencia del autor se encontró que, en la mayoría de los casos, las quemadas se limitan a la sabana; el Borde Pirófilo actúa como una barrera que impide la entrada del fuego al bosque. Ocasionalmente, sin embargo, hay quemadas que entran a los bosques. Tales quemadas varían en su intensidad, dependiendo de la combustibilidad de la hojarasca caída y la fuerza del viento prevaleciente. En una quemada moderada, la hojarasca es incompletamente consumida, y sólo las plántulas y los vástagos son afectados; a la inversa, en las quemadas más severas, todo, menos los árboles más grandes, es destruido. Sin embargo, el último caso parece ser una excepción; fueron reconocidos varios sitios de incendio relativamente severo, y se notó que los árboles con un $dap > 10$ cm. sobrevivieron en la mayoría de los casos. Bosques observados un año después de incendios severos exhibieron una sucesión sub-secundaria, en la cual se estaba llevando a cabo la regeneración del bosque, habiendo individuos sobrevivientes, y de ahí un dosel parcial.

Los efectos del fuego en un paisaje parecen a primera vista ser catastróficos, y el fuego generalmente es considerado un elemento destructivo en cualquier ecosistema. Debido a esto y al hecho de que la mayoría de las quemadas, si no todas, en las sabanas actuales son antropogénicas, ecólogos iniciadores del estudio sistemático de las sabanas a menudo han llegado a concluir que todas las vegetaciones sabánicas son el resultado de las actividades del hombre (Budowski, 1956; Aubréville, 1969 en Sarmiento y Monasterio, 1975). En realidad, el fuego ha jugado un papel importante en la formación de las vegetaciones del mundo; el fuego es un fenómeno dominante de la historia de casi todas las praderas y bosques (Cooper, 1961; Spurr y Barnes, 1973). Similarmente, el fuego parece ser un componente antiguo de los Llanos; esto se evidencia por el hecho de que la totalidad de la flora llanera está adaptada a quemadas periódicas y que todos los ecosistemas sabánicos en los Llanos invariablemente se recuperan de las quemadas. El asunto del papel del fuego en El Tuparro no es una cuestión de su presencia o ausencia durante la historia geológica reciente, sino de hasta qué grado ha sido prevaleciente.

El fuego, sea natural o antropogénico, indudablemente ha sido responsable de cierta deforestación local en El Tuparro. Como se describió previamente, deforestación asimétrica parece haber tenido lugar en el lado barlovento de muchos bosques riparios en el parque (cf. Fig. 6). Otros bosques riparios inexplicablemente desaparecen, y no se evidencian diferencias edáficas macroscópicas en estos sitios (cf. Fig. 9). Sin embargo, no es sostenible que la totalidad de El Tuparro, y subsecuentemente la totalidad de los Llanos, llegaría a estar forestada en la ausencia del fuego. Es evidente que muchos factores están implicados en el origen de las sabanas tropicales. En El Tuparro, el balance hídrico parece jugar un papel decisivo en determinar los varios tipos de vegetación, mientras que en otras sabanas las características químicas del suelo, la geología y geomorfología de la región, u otros factores pueden ser responsables (cf. Hills y Randall, 1968).

El fuego es ciertamente un elemento universal en las sabanas neo-



ALTO LLANO	BAJO	PANTANO ARBOLADO	BOSQUE RIPARIO	BOSQUE DE REBALSE	RÍO
------------	------	------------------	----------------	-------------------	-----

FIG. 17.— Serie eco-fisionómica generalizada de los tipos de vegetación desde el Alto Llano hasta el río. A lo largo de esta serie, los tipos de vegetación se unen continuamente, con zonas difusas de transición, reflejando condiciones ecológicas que cambian gradualmente a lo largo de un gradiente de humedad subterránea diferentes.

tropicales (Denevan, 1964 en Hills y Randall, 1968), y su importancia en éstas no se puede negar. Hills (1969) apropiadamente describió el papel del fuego como un "factor de mantenimiento" en la mayoría de las vegetaciones sabánicas, actuando en conjunción con las otras condiciones ecológicas salientes de la región para mantener el status quo. Tal parece ser el papel del fuego en El Tuparro.

La cobertura vegetal del mundo está perennemente en un estado de equilibrio dinámico; es decir, a medida que cambian las condiciones físicas de un sitio dado, cambiará la vegetación de aquel sitio florística y/o fisonómicamente (Fig. 17, p. 47). Este axioma obvio de la ecología de vegetación, angular para un entendimiento de cualquier vegetación, ha sido demostrado como primordial en las consideraciones sobre el origen y mantenimiento de las sabanas tropicales. La evidencia de una correlación entre cobertura sabana/bosque oscilante y fases climáticas seca/húmeda durante el Pleistoceno, ha sido provista por diversas disciplinas, tales como la palinología (van der Hammen, 1972, 1974), la biogeografía (Brown et al., 1974; Haffer, 1974) y la paleontología (J. Hernández, com. pers.). En suma, es lógico esperar una vegetación cambiante junto con un paisaje cambiante; a medida que un sitio dado está sujeto a las condiciones mudables de un paisaje en evolución, se pueden esperar cambios en la cobertura vegetal entre sabana y bosque (Sarmiento y Monasterio, 1975).

Por lo tanto, se concluye que la vegetación de El Tuparro puede ser considerada como un climax climático, en equilibrio con el clima actual, los procesos pedogenéticos y geomorfológicos prevaletentes del paisaje, y con todas las influencias bióticas en la región precedentes a la colonización de ésta por el hombre europeo. La vegetación de El Tuparro, como la de todas las regiones sabánicas extensas, es el producto de la interacción de muchos factores ambientales. Algunos de estos factores juegan un papel más importante que otros, pero todos ejercen alguna influencia en el desarrollo de la vegetación prevaletente.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio no hubiera sido posible sin la asistencia de un gran número de personas. Con todas ellas he contraído una deuda enorme. Ellas son: Dilberth O. Pintor P., Jorge I. Hernández Camacho, Luis Eduardo Mora O., Polidoro Pinto E., Roberto Jaramillo M., Marianna E. Vincelli Rosado, Hernando Chiribi G., Jorge E. Morales S., Carlos E. Chaparro R., Venancio Herrera S., Libardo Burgos R. y Thomas Defler.

En especial me gustaría reconocer mi gratitud a Ernesto Barriga B., quien me dió apoyo logístico y aliento durante el curso entero de este estudio, y a Luis Carlos García L., cuyo interés en la investigación científica lo llevó a proveerme ayuda indispensable en formas innumerables.

V. BIBLIOGRAFIA.

- Beard, J.S. 1953. The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecol. Monogr.* 23:149-215.
- . 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology* 36:89-100.
- Blydenstein, J. 1962. La sabana de *Trachypogon* del alto llano. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Natur.* 102:139-206.
- . 1967. Tropical savanna vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology* 48:1-15.
- Brown, K.S., P.M. Sheppard y J.R.G. Turner. 1974. Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proc. Royal Soc. London Bot.* 187:369-378.
- Brunnschweller, D. 1972. **The Llanos: frontier of Colombia.** Latin Amer. Studies Center, Monograph N° 9, Michigan St. Univ. 71 pp..
- Budowski, G. 1956. Tropical savannas, a sequence of forest felling and repeated burning. *Turrialba* 6:23-33.
- Buol, S.W., F.D. Hole y R.J. McCracken. 1973. Soil genesis and classification. Iowa St. Univ. Press. 360 pp..
- Bürgli, H. 1971. Historia geológica de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exactas, Físicas y Nat.* 11:137-191.
- Cole, M.M. 1968. The role of geomorphology in savanna lands, pp. 57-61 en Hills, T.L. y R.E. Randall (eds.) **The ecology of the forest/savanna boundary.** McGill Univ. Savanna Res. Series N° 13. 128 pp..
- Cooper, C.F. 1961. The ecology of fire. *Scientific Amer.* 150:150-160.
- Cuatrecasas, J. 1950. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exactas, Físicas y Nat.* 10:221-264.
- Dugand, A. 1973. Elementos para un curso de Geobotánica en Colombia. *Cespedesia* 2:139-480.
- Eden, M.J. 1974. Paleoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. *Jour. of Biogeo.* 1:95-109.
- Ellenburg, H. y D. Mueller-Dombois. 1973. **International classification and mapping of vegetation.** UNESCO. Ecology and Conserv. Series N° 6. 93 pp..
- FAO. 1966a. **Reconocimiento edafológico de los llanos orientales. Colombia. Tomo I: Informe general.** Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma.
- FAO. 1966b. **Reconocimiento edafológico de los llanos orientales, Colombia. Tomo III: La vegetación natural y la ganadería.** Organ. Nac. Un. Agric. y Alim., Roma. 233 pp..
- Fosberg, F.R. 1961. A classification of vegetation for general purposes. *Trop. Ecology* 2:1-28.
- Goosen, D. 1964. Geomorfología de los llanos orientales. *Rev. Acad. Col. Cienc. Exactas, Físicas y Nat.* 12:129-142.
- Haffer, J. 1974. **Avian speciation in tropical South America.** Publ. Nuttall Ornith. Club N° 14. Cambridge. 390 pp..

- Herlocker, D.J. y H.J. Hirschl. 1972. **Vegetation of the Ngorongoro Conservation Area, Tanzania**. Can. Wildlife Serv. Report Series N° 19. 39 pp..
- Herrera, V. y L. Burgos. 1980. **Estudio de suelos de la Comisaría del Vichada**. Inst. Geog. "Agustin Codazzi". 350 pp. mecanografiado.
- Hills, T.L. 1965. **Savannas: a review of a major research problem in tropical geography**. McGill Univ. Savanna Research Series N° 3. 27 pp..
- . 1969. **The savanna landscapes of the Amazon basin**. McGill Univ. Savanna Res. Series N° 14. 39 pp..
- y R.E. Randall (eds.). 1968. **The ecology of the forest/savanna boundary**. McGill Univ. Savanna. Res. Series N° 13. 127 pp..
- HIMAT. 1976. **Distribución de la precipitación media anual en Colombia (mapa preliminar)**. Inst. Col. de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras, Bogotá.
- IGAC. 1977. **Mapa de clasificación climática. Atlas de Colombia**. Inst. Geog. "Agustín Codazzi", Bogotá.
- INDERENA. 1973. **Proyecto Territorio Faunístico "El Tuparro"**. Div. de Parques Nacionales, Regional Central. Inst. Nat. de Recursos Naturales y del Ambiente, Bogotá.
- INGEOMINAS. 1976. **Mapa geológico de Colombia**. Inst. Nat. de Investigaciones Geológico-Mineras, Bogotá.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6:69-103.
- Kellman, M.C. 1975. **Plant geography**. Methuen and Co. 144 pp..
- Miège, J. 1968. Relations savane-fôret en base Côte d'Ivoire, pp. 96-97 en Hills, T.L. y R.E. Randall (eds.). **The ecology of the forest/savanna boundary**. McGill Univ. Savanna Res. Series N° 13. 128 pp..
- Monasterio, M. 1970. Ecología de las sabanas de América tropical, II. Caracterización ecológica del clima en los llanos de Calabozo, Venezuela. *Revista Geog.* 9:5-38. Univ. de los Andes, Mérida.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenburg. 1974. **Aims and methods of vegetation ecology**. John Wiley and Sons. 547 pp..
- Prance, G.T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia, III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31:26-38.
- Rice, E.L. 1967. A statistical method for determining quadrat size and adequacy of sampling. *Ecology* 48:1047-1049.
- Richards, P.W. 1952. **The tropical rain forest**. Cambridge Univ. Press. 450 pp..
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1971. **Ecología de las sabanas de América tropical, I. Análisis macroecológico de los llanos de Calabozo, Venezuela**. Cuad. Geogr. N° 4, Univ. de los Andes, Mérida. 127 pp..
- . 1975. A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America, pp. 223-250 en Golley, F.B. y E. Medina (eds.).

- Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research.** Springer-Verlag. 366 pp.
- y M. Vera. 1979. Composición, estructura, biomasa y producción primaria de diferentes sabanas en los llanos occidentales de Venezuela. **Bol. Soc. Venez. Cienc. Nat.** 34:5-41.
- Silva, J., M. Monasterio y G. Sarmiento. 1971. Reconocimiento ecológico de los llanos occidentales, II. El norte del Estado Barinas. **Acta Cien. Venez.** 22:61-72.
- Spurr, S.H. y B.V. Barnes. 1973. **Forest ecology.** Ronald Press. 571 pp.
- van der Hammen, T. 1972. Historia de la vegetación y el medio ambiente del Norte Sudamericano. **Proc. Primer Cong. Lat. y Quinto Mex. de Bot.** pp. 119-134.
- 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. **Jour. of Biogeog.** 1:3-26.
- Vuilleumier, B.S. 1971. Pleistocene changes in the flora and fauna of South America. **Science** 173:771-780.

VI. APENDICE: LISTA DE ESPECIES CITADAS.

- Abolboda macrostachya* Spruce ex. Malme
Abolboda pulchella H. & B.
Acanthella sprucei Hook. f.
Amatoua guianensis Aubl.
Anadenanthera peregrina (L.) Speg.
Andropogon leucostachyus HBK
Apeiba tibourbou Aubl.
Aphelandra deppeana Schul. & Cham.
Aristida capillacea Lam.
Attalea regia (Mart.) Boer.
Axonopus anceps (Mez.) Chase
Axonopus cf. aureus Beauv.
Axonopus purpusii (Mez.) Chase
Blechnum serrulatum Rich.
Bocageopsis multiflora (Mart.) R. E. Fr.
Bowdichia virgiloides HBK
Buchenavia capitata (Vahl.) Eich.
Bulbostylis capillaris (L.) Clarke
Bulbostylis junciformis (HBK) Kunth.
Burmannia bicolor Mart.
Bursera simaruba (L.) Sarg.
Byrsonima coccolobifolia HBK
Byrsonima crassifolia HBK
Caladium macrotites Schott.
Calophyllum lucidum Benth.
Campsiandra comosa Benth.
Caratpa llanorum Cuatr.
Casearia corymbosa HBK
Clitoria guianensis (Aubl.) Benth.
Coccoloba ovata Benth.
Cochlospermum orinocense (HBK) Steud.
Couma macrocarpa (Barb.) Rodr.
Coumarouna rosea (Spruce ex. Benth.) Taub.
Cowellocassia racemosa (Mill.) Pitt.
Curatella americana L.
Digitaria neesiana Henr.
Elyonurus adustus (Trin.) Ekm.
Enterolobium schomburgkii Benth.
Eriocaulon humboldtii Kunth.

- Eriochrysis cayenensis* Beauv.
Eriosema crinitum (HBK) G. Don.
Euterpe precatoria Mart.
Gnetum paniculatum Spruce ex. Benth.
Guatteria gracilipes R.E. Fr.
Gustavia superba (HBK) Berg.
Heliconia psittacorum L. f.
Hymenaea courbaril L.
Hyptis dilatata Benth.
Jacaranda obtusifolia HBK
Jessenia polycarpa Karst.
Jussiaea nervosa Poir.
Lacistema aggregatum (Berg.) Rusby
Licania octandra (Hoff. ex R. & S.) Kuntze
Licania parvifructa Fansh. & Mag.
Licania subrachnophylla Cuatr.
Mabea parvifolia Pax. & Hoff.
Mauritia flexuosa L.
Melochia villosa (Mill.) F. & R.
Mesosetum lolitiformis (Hochst.) Chase
Miconia albicans (Sw.) Tr.
Monotrema aff. bracteatum Mag.
Palicourea fastigiata HBK
Palicourea rigida HBK
Panicum cyanescens Nees
Parkia pendula (Willd.) Benth.
Paspalum carinatum H. & B.
Paspalum contractum Pilg.
Paspalum pectinatum Nees
Paspalum pulchellum HBK
Phenakospermum guianensis Endl.
Pitcairnia aff. mituensis Smith
Platycarpum schultesii Stey.
Polygala hygrophila HBK
Polygala variabilis HBK
Protium crassipetalum Cuatr.
Qualea rosea Aubl.
Rhynchospora barbata Kunth.
Rhynchospora cephalotes (L.) Vahl.
Rhynchospora cf. crassipes Boeck.

- Schieckia orinocensis* HBK
Scleria bracteata Cav.
Sclerolobium bracteosum Harms.
Siparuna guianensis Aubl.
Socratea elegans Karst.
Syagrus Inajai (Spruce) Becc.
Syngonanthus gracilis (Koern.) Ruhl.
Syngonanthus longipes Gleas.
Tapirira guianensis Aubl.
Terminalia amazonia (Gmel.) Exell.
Tetracera volubilis L.
Tibouchina aspera Aubl.
Trachypogon plumosus (HBK) Nees
Vellozia lithophila Schul.
Vochysia ferruginea Mart.
Xylopia aromatica (Lam.) Mart.
Xylopia emarginata Mart.
Xyris caroliniana Walt.
Xyris savannensis Mig.
Zornia diphylla (L.) Pers.

ESTUDIO COMPARATIVO DEL COMPORTAMIENTO DE DOS ESPECIES DE MORROCOY: *GEOCHELONE CARBONARIA* Y *GEOCHELONE DENTICULATA* Y ASPECTOS COMPARABLES DE SU MORFOLOGIA EXTERNA*(¹)

Por Olga Victoria Castaño Mora**
Myriam Lugo Rugeles***

RESUMEN

Durante 18 meses se observó y estudió el comportamiento en cautividad de dos especies de morrocoy estrechamente relacionadas: *Geochelone carbonaria* y *Geochelone denticulata*. Se establecieron las diferencias y similitudes en su comportamiento y en su morfología externa. Según los datos de colección obtenidos en las diferentes instituciones consultadas, se elaboraron el mapa y el listado de distribución en Colombia: *Geochelone denticulata* se encuentra al oriente de la cordillera Oriental, *G. carbonaria* está presente en la misma región y además en la parte norte del país. Las dos especies son terrestres.

En base a 39 individuos vivos, 27 *Geochelone carbonaria* y 12 *G. denticulata*; 35 ejemplares disecados, 12 *G. carbonaria* y 23 *G. denticulata* y 16 neonatos de cada especie, se describen las características morfológicas externas sobresalientes. Se hallan las diferencias significativas en la forma y el tamaño del carapax y plastron, escamado de la cabeza, escamado de los miembros anteriores y la coloración.

Son especies esencialmente diurnas. Muestran diferencias específicas en el comportamiento vegetativo, especialmente en la hora de entrar en actividad, baño, toma de agua y asoleada. La temperatura cloacal diurna varía según la temperatura ambiente; en promedio, la temperatura cloacal de *G. carbonaria* es mayor que la de *G. denticulata*. En ambas especies la temperatura cloacal de los machos es ligeramente más alta que la de las hembras.

Los machos adultos despliegan su mayor actividad en la época de celo y las hembras adultas en la de postura. Las diferencias en el comportamiento sexual de los machos están basadas principalmente en la dirección que prime en sus movimientos de cabeza, la vocalización, el ángulo de monta y en la forma de localizar la cloaca de la hembra. Los machos de *G. carbonaria* montan con facilidad a las hembras de la otra especie, mientras que los de *G. denticulata* cortejan poco y montan difícilmente a las hembras de *G. carbonaria*. En las dos es-

(¹) Recibido para publicación el 5 de diciembre de 1980.

* Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo (Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia), dirigido por el profesor titular Federico Medem. Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", Villavicencio (Meta), Universidad Nacional de Colombia.

** Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", Villavicencio (Meta), Universidad Nacional de Colombia.

*** Corporación Araracuara, Bogotá, Colombia.

pecies, el comportamiento de las hembras durante la temporada de celo es pasivo o de rechazo.

Aparentemente, *G. carbonaria* utiliza de preferencia el olfato para detectar y diferenciar el alimento y la vista para localizar la pareja; con *G. denticulata* sucede lo contrario.

Las hembras de las dos especies ponen los huevos aproximadamente en la misma época. Para la postura, las hembras de *G. carbonaria* construyen un nido excavando en la tierra; las de *G. denticulata* también utilizan esta forma, pero generalmente no efectúan preparativos especiales para poner. La forma de los nidos es igual para ambas; se presentan diferencias en cuanto a la forma y estructura externa de los huevos. En comparación con la actividad reproductora de ambas especies en años anteriores, se observó mayor duración de la temporada de postura combinada con el aumento del número de posturas por hembra, posiblemente debido a un efecto de cautividad.

Para las dos, los lazos sociales intraespecíficos son muy débiles y las señales de comunicación, a excepción de la época de celo, son mínimas. Muy pocos son los contactos físicos que se presentan y estos son debidos generalmente al azar; hay una jerarquía que se establece en base a los resultados de los encuentros agresivos, los que son más frecuentes entre los machos que entre las hembras. Parece que un grupo de *G. denticulata* defiende un territorio común.

En relación con el desarrollo de los huevos y el nacimiento de las crías, se observa que el porcentaje de eclosiones y de crías que sobreviven, es mucho más bajo para *G. denticulata* que para *G. carbonaria*.

S U M M A R Y

For a period of 18 months the captive behavior of two closely related species of tortoises has been observed and studied: *Geochelone carbonaria* and *G. denticulata* and the differences and similarities in their behavior and external morphology have been established. Based on collection data obtained from several institutions, a map was elaborated to show the geographic distribution in Colombia; *G. denticulata* is found east of the Cordillera Oriental, *G. carbonaria* lives in the same area as well as in the northern part of the country. Both species are terrestrial.

Based on 39 life specimen: 27 *G. carbonaria* and 12 *G. denticulata*, 35 preserved specimen: 12 *G. carbonaria* and 23 *G. denticulata* and 10 hatchlings of each species, the outstanding characteristics of their external morphology are described. Significant differences are found concerning the form and size of the carapace and plastron, scales of the head and forelimbs, and coloration.

Both species are essentially diurnal, but there are specific differences in non-reproductive behavior, mainly concerning the beginning of activity, bathing, and sun-bathing. The cloacal temperature during daytime varies with air temperature; the mean cloacal temperature of *G. carbonaria* is higher than that of *G. denticulata*. In both species the males show a slightly higher cloacal temperature than the females.

The activity of adult males peaks in the courtship season, that of the females during oviposition. The differences in the sexual behavior of the males mainly lie in the most frequent direction of their head movements, vocalization, angle of mounting and localizing the cloaca of the female. The males of *G. carbonaria* easily mount females of the other species, whereas those of *G. denticulata* show little interest in females of *G. carbonaria*, and have difficulties to mount them. During courtship the females of both species are either passive or rejective.

Apparently, *G. carbonaria* preferably employs the olfactory sense

to find and distinguish food, but vision to localize a mate. The reverse happens with *G. denticulata*.

Both species lay their eggs approximately in the same season. The females of *G. carbonaria* excavate in the soil to build a nest for oviposition; so do the females of *G. denticulata*, but generally the latter don't show special preparations for this purpose. The nest of both species have the same shape, but there are specific differences concerning the eggs' shape, size and external structure. Compared with the reproductive activity of both species in previous years, there was an extension of the egg laying season, combined with an increase in the number of egg clusters per female, possibly due to factors related to captive life.

Intraspecific social bonds are very weak in both species and with exception of the breeding season, there are few communication-signals between individuals. We observed very few physical contacts, most of which occurred at random. A hierarchy is established based on the outcome of aggressive encounters, which are more frequent among males than among females. It seems that our group of *G. denticulata* defends a common territory.

Concerning the development of the eggs and the hatching, there is a much lower percentage of eclosion and surviving offspring in *G. denticulata* than in *G. carbonaria*.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestros agradecimientos, especialmente al Dr. Federico Medem, por la dirección científica del presente trabajo y su estímulo permanente. A COLCIENCIAS, por el apoyo económico y científico, básico para la realización de este estudio, especialmente a los Drs. Efraim Otero y Jorge Ahumada Barona, por su valiosa colaboración. A los Drs. Jorge Brieva, Decano de la Facultad de Ciencias; Polidoro Pinto, Director del I.C.N.-M.H.N., y a los profesores de la Sección de Zoología del mismo Instituto.

A los empleados de la Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", particularmente a los señores Fernando Eraso, por la elaboración de las ilustraciones; Simón Tello e Isaias Arteaga, por su efectiva cooperación. Por la revisión del manuscrito, al Dr. Fabio Flórez, y en especial a la profesora Margarita de Alameda, por sus observaciones y críticas al mismo. Al profesor Ricardo Martínez, por la asesoría en la parte estadística. A la sección de Medios Audiovisuales de la Universidad Nacional por la ayuda técnica. Al Dr. Thomas Defler, primatólogo, Cuerpo de Paz, por la información sobre un grupo natural de morrocoyes, en el Territorio Faunístico Tomo-Tuparro.

Finalmente, nuestro reconocimiento a todos aquellos, que de una u otra forma, hicieron posible la culminación de este trabajo.

INTRODUCCION

Debido al constante crecimiento de la población humana y a su expansión no planificada, se ha generado una presión tal sobre los recursos naturales, que muchas de las especies de nuestra flora y fauna han sido exterminadas y otras están a punto de serlo, como es el caso de los morrocayos *Geochelone carbonaria* —morrocoy o morroco negro— y *Geochelone denticulata* —morrocoy o morroco amarillo—, en vía de extinción en nuestro país, por la destrucción continua de su medio ambiente. Por ejemplo, el bosque que existía anteriormente en los alrededores de Villavicencio (Meta), donde eran frecuentes (Nícéforo María, 1930), hoy ha desaparecido y con él los morrocayos de esta zona; igualmente en el pie de monte de la zona del Humea y sus afluentes (Meta) (Medem, 1979). Además, son objeto de caza de subsistencia y víctimas de la persecución comercial, pues su carne y sus huevos son muy apetecidos.

En vista de que cada vez se hace más urgente la elaboración de estudios sobre nuestra fauna amenazada, y no solamente sobre las especies que muestran utilidad económica inmediata, se efectúa el siguiente trabajo, cuyo objetivo es observar y estudiar el comportamiento y los aspectos morfológicos externos comparables de *G. carbonaria* y *G. denticulata*, durante un ciclo anual, para establecer diferencias y similitudes entre las dos especies.

Teniendo en cuenta la dificultad de obtener conocimientos detallados acerca del comportamiento y biología de cualquier animal en su medio ambiente, la observación de animales en cautividad provee un método magnífico para obtener información específica, que posiblemente no se tenga ocasión de adquirir en la naturaleza.

La práctica de los encierros y criaderos rudimentarios se ha registrado para países del norte de Sur América, según Nogueira-Neto (1973), desde 1587. Reichel-Dolmatoff (1946), en su artículo sobre Etnografía Chimila, hace referencias a criaderos en Colombia y otros países suramericanos. En nuestro país, según información directa de varias personas, entre ellas los profesores de la Universidad Nacional, Drs. Federico Medem y Jorge Hernández Camacho, los morrocayos se han mantenido y criado en cautividad, tanto en las regiones de la Costa Atlántica, por ejemplo, Tres Esquinas, el caño Betancí y Limones (Córdoba), en el territorio de los Chimilas (Ariguaní, Magdalena), como en las regiones del Orinoco.

1 — GENERALIDADES

1.1 Revisión bibliográfica

La literatura herpetológica está salpicada con observaciones sobre cortejo de tortugas; unos cuantos artículos se relacionan con algunos aspectos comparativos de su comportamiento y la mayoría son observaciones casuales de unas cuantas tortugas en cautividad.

Respecto al comportamiento y morfología de las dos especies de morrocayos, *Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*, existen muy pocos estudios. En Colombia, solamente Medem (1956 y siguientes), se refiere a diferentes aspectos morfológicos y de comportamiento, y recomienda un estudio más detallado. Entre los autores extranjeros deben mencionarse: Silva Coutinho (1868), quien informa brevemente sobre la morfología, hábitos y utilidad alimenticia de las dos especies, pero las confunde. Snedigar y Rokosky (1950), hacen un pequeño reporte de la conducta de 3 ejemplares de *G. carbonaria* (en el texto *G. denticulata*), mantenidos en el Jardín Zoológico de Chicago. Nogueira-Neto (1973), recopila información muchas veces contradictoria, sobre postura e incubación y da detalles sobre alimentación en libertad y en cautividad. En cuanto a nomenclatura, morfología y distribución, es necesario destacar el trabajo de Williams (1960), en el cual comprobó la validez de las dos especies. Fretey (1977), describe un macho y una hembra de cada una de las especies. Auffenberg (1969) estudió el comportamiento social de *G. denticulata*. Recientemente se ha puesto más atención en aspectos aislados del comportamiento, con énfasis en la conducta sexual (Auffenberg, 1965, 1977). Campbell y Evans (1967, 1972), hicieron análisis de la vocalización de *G. carbonaria*.

La nomenclatura actual de las dos especies es la siguiente:

Orden CHELONIA

Familia TESTUDINIDAE

Género *Geochelone* Fitzinger, 1836.

Especies:

1. *Geochelone carbonaria* Spix, 1824.
2. *Geochelone denticulata* Linnaeus, 1766.

1.2 Hábitat y distribución.

Hábitat: Las dos especies son terrestres. *G. denticulata* se encuentra en la selva tropical húmeda y regiones de pie de monte. *G. carbonaria* prefiere campos más abiertos, como montes de galería, pequeños bosques y morichales (agrupaciones de *Mauritia* sp.), rodeados por sabanas, pero también habita zonas bastante húmedas de la parte norte de país, posiblemente por falta de competencia (Medem et al., 1979).

Distribución (*): En Colombia se ha comprobado la existen-

(*) Ver mapa de distribución en la p. 60 y lista de localidades.

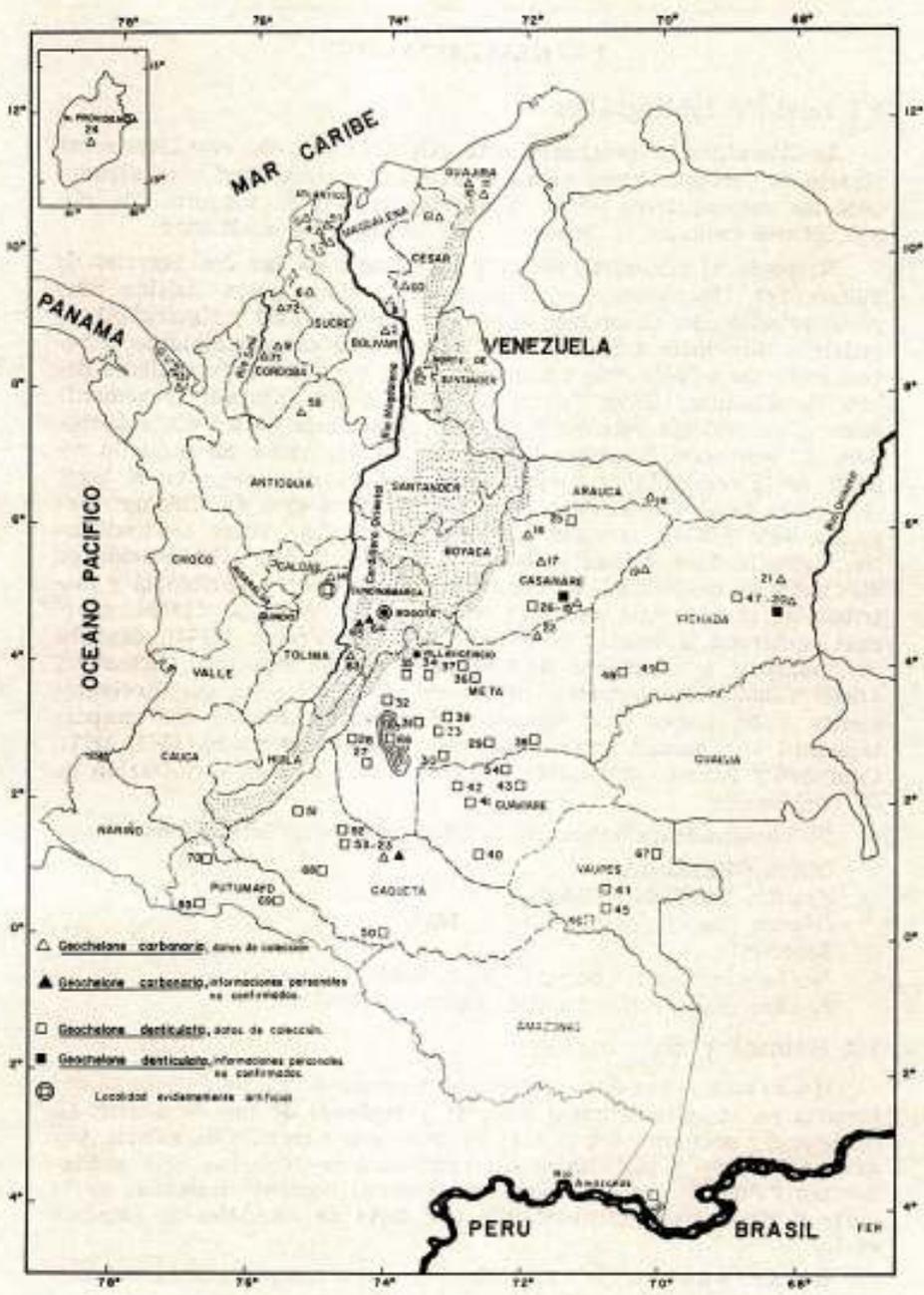


FIG. 18.— Mapa de distribución

cia de *G. denticulata* en las siguientes regiones: Casanare, Meta, Sierra de la Macarena, Vichada, Guaviare, Vaupés, Caquetá, Putumayo y Amazonas; esto significa que se ha encontrado únicamente al oriente de la cordillera Oriental, aunque existe un ejemplar, perteneciente a la colección del Museo de la Salle -Bogotá- (Nº 117), colectado por el Hno. Nicéforo María al oeste de Honda (Tolima) en 1930; no habiéndose reportado más hallazgos de esa zona. También se encontraron en el sitio de La Venta, Villavieja, Huila, fósiles (Mioceno superior) de *Geochelone hesternae*, relacionada estrechamente al tronco ancestral de *G. carbonaria* y *G. denticulata*, si bien más cercano al de *G. denticulata* (Auffenberg, 1971 y Hirschfeld, 1976). *G. carbonaria* se ha coleccionado al norte del Chocó, Córdoba, Sucre, Bolívar, Magdalena, Tolima, Cundinamarca, Arauca, Casanare, Meta y Vichada; en la Isla Providencia posiblemente fue introducida por el hombre. Según lo anterior, *G. carbonaria* tiene una distribución más amplia. No se ha registrado en la costa Pacífica.

Según datos de colección, las dos especies son simpátricas en Casanare. Allí se ha coleccionado *G. denticulata*, en el río Chire y *G. carbonaria* en Paz de Aripuro y Trinidad, lugares muy cercanos. Igual sucede en Vichada y en el Meta, en donde hay datos de colección para las dos especies.

La simpatria reportada por Medem et al. (1979), en el Territorio Faunístico Tomo-Tuparro no ha sido confirmada.

Según información personal de Rubén Camargo, las dos especies existen en los llanos del Yari (Caquetá).

Sus hábitats muchas veces son limitrofes. Esto explicaría la simpatria, unido al aprovechamiento que los morrocos hacen de los ríos aún caudalosos, los cuales normalmente son una barrera para la dispersión de especies terrestres, y los utilizan pasiva o activamente, para trasladarse de un sitio a otro, como lo anota Medem (1971), para *G. denticulata*. Según información personal, la señora Isaura de Hoyos en Orocué, Casanare, ha capturado individuos de las dos especies que llegan arrastrados por las aguas del río Meta.

En general, *G. carbonaria* representa una especie más adaptada a vivir en regiones en donde hay una prolongada estación seca, mientras *G. denticulata*, vive preferiblemente en sitios húmedos.

2 — MATERIALES Y METODOS

2.1 Comportamiento.

El estudio se realizó en las instalaciones de la Estación de Biología Tropical "Roberto Franco" en Villavicencio, en base al siguiente número de ejemplares.

Geochelone carbonaria: 19 adultos procedentes de diferentes partes del país, 19 juveniles y 100 crías nacidas en 1978.

Geochelone denticulata: 14 adultos y 10 crías nacidas en 1978. Para adultos y juveniles se utilizaron los corrales Nos. 20 y 42 (Figs. 19 y 20), uno para cada especie, alternándolos tres veces mientras se efectuó

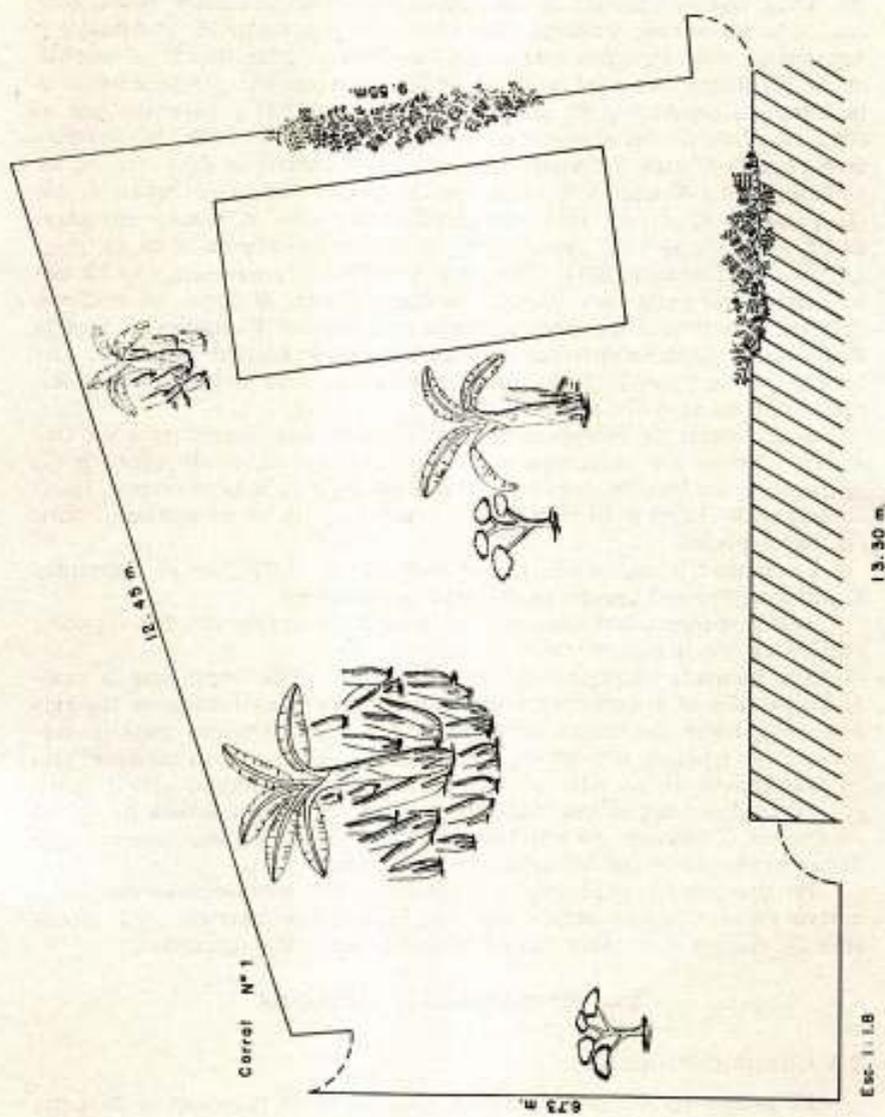
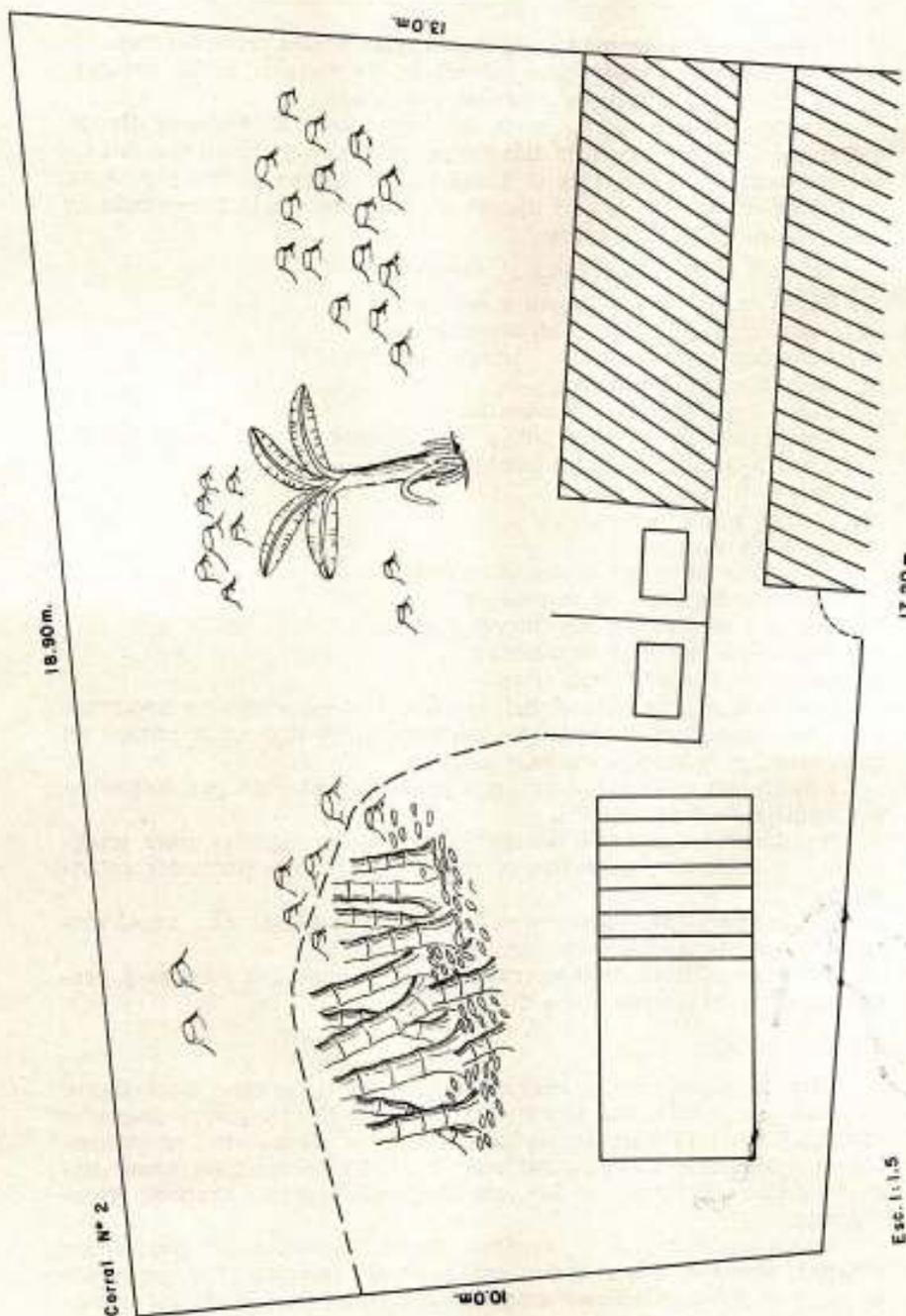


FIG. 19.— Corral N° 20



18.90m.

Corral N° 2

13.0m

Esc. 1:1.5

17.20 m.

FIG. 20.— Corral N° 42.

el trabajo; las crías se mantuvieron en tres corrales pequeños, con poceta. Además de la vegetación natural de los corrales, se les suministraron diferentes alimentos animales y vegetales.

Durante 18 meses se hicieron observaciones y anotaciones diarias, a diferentes horas; y en tres días por semana, se realizaron observaciones constantes a las 06, 12 y 18 horas. En las épocas de celo y postura, el periodo de observación se ajustó al comportamiento presentado en cada una de estas actividades.

En base a las anotaciones se tabularon:

1. Horas de actividad diurna y nocturna.
2. Lugares de pernoctar individualmente.
3. Actividad según la época (verano-invierno).
4. Alimentación, predilección.
5. Baño, toma de agua y asoleada.
6. Reacciones de agresividad y sociabilidad entre macho-macho, hembra-hembra, macho-hembra y adulto-juvenil.
7. Época de celo.
8. Cortejo y apareamiento.
9. Época de anidación.
10. Horario y sitios preferidos para anidar.
11. Forma y duración de la postura.
12. Forma y tamaño de los huevos y nidos.
13. Porcentaje de crías resultantes.
14. Comportamiento de las crías.

Para determinar sociabilidad, se tabularon los contactos nocturnos entre los individuos, durante dos periodos de 60 días cada especie en cada corral y se sacó porcentaje así:

Número de ejemplares por dos posibles contactos por individuo, por número de días = 100%.

Se filmaron 6 minutos del cortejo de las dos especies, para analizarlo y se hicieron fotografías de los ejemplares en diferentes actividades.

Las temperaturas cloacales se tomaron una vez al mes, anotándose la temperatura ambiental simultáneamente.

Para las gráficas de temperatura media, humedad relativa y precipitación, se utilizaron datos del HIMAT.

2.2 Morfología

Para la descripción y comparación de los caracteres morfológicos externos, se examinaron 39 ejemplares vivos, 35 ejemplares disecados (Tablas 9, 10) y 20 neonatos de las dos especies. El material se encuentra en el Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional -Bogotá- y en la Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", Villavicencio.

Estadísticamente se analizaron cuatro variables morfométricas: **carapax**, **plastron**, **alto** y **ancho**, con el fin de determinar si por medio de ellas se podía establecer ampliamente la separación de los individuos adultos de las dos especies.

Las dimensiones se tomaron en centímetros, con aproximación al milímetro. Para longitudes hasta de 30 cm., se utilizó un calibrador Vernier; para longitudes mayores, un calibrador de fabricación casera; en la altura, se empleó un calibrador curvo y un metro metálico. Las dimensiones de los nidos fueron tomadas con metro metálico y antes de que la hembra los cubriera.

Para la explicación de las dimensiones, la forma de tomarlas y los nombres de las diversas partes del caparazón, nos referimos a Medem (1976). Las tonalidades cromáticas que aparecen en inglés, fueron comparadas con la tabla de colores de Oyama y Takehara (1967). Las escamas de la cabeza se nombraron de acuerdo a la región que ocupan en el cráneo, puesto que no existe una nomenclatura específica para escamas cefálicas en tortugas terrestres.

Las localidades citadas en la distribución corresponden a datos obtenidos en las colecciones de la Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", del I.C.N. M.H.N. de Bogotá, del INDERENA, del Museo de la Salle de Bogotá, y de informaciones personales de colonos de las diferentes regiones.

Se efectuó una salida de un mes, al Territorio Faunístico Tomo-Tuparro, con el fin de observar un grupo natural de *G. carbonaria*.

Todas las anotaciones se refieren a observaciones en cautividad, a menos que se especifique lo contrario.

3 — MORFOLOGIA EXTERNA

3.1 Descripción general.

3.1.1. Carapax.

El contorno del carapax es convexo, con descensos suaves en la parte anterior y posterior, y abruptos en los costados. La mayor anchura coincide con la octava lámina marginal. En la parte nucal hay una pequeña escotadura que separa el primer par de marginales. El contorno varía en las especies y en los individuos. El carapax está cubierto por láminas córneas poligonales, con surcos concéntricos de crecimiento. Estas láminas son: once pares de marginales y una impar: la supracaudal; cuatro pares de costales, y cinco dorsales.

Láminas córneas del carapax.

Marginales: El primer par de marginales tiene cinco lados irregulares, el resto cuatro; son más altas que anchas, excepto la supracaudal, que es más ancha que alta, y es la marginal de mayor tamaño.

Costales: El primer par de costales de forma trapezoidal, con la base más amplia en contacto con las cinco primeras marginales; las costales dos y tres de forma de pentágono, con la base impar en contacto con las marginales 5, 6 y 7, 8 respectivamente; las costales 4 tienen forma cuadrangular con un lado en unión con las marginales 9 y 10. Los ángulos de las costales no forman vértice común con las marginales, excepto con las primeras marginales.

Dorsales: La dorsal 1, de forma de pentágono regular con los lados opuestos al lado impar, en unión con las primeras marginales; los otros lados pares en unión con las primeras costales. Las dorsales 2 y 3 de forma de hexágono, con los lados centrales alargados y los lados de menor tamaño en contacto con las costales 2 y 3. La dorsal 4 de forma hexagonal, con una base más pequeña que las otras y en contacto con la última dorsal. La dorsal 5 de forma trapezoidal con la base más grande en contacto con las marginales 11 y con la supracaudal. Todas las dorsales tienen contacto con las costales y coinciden los vértices.

3.1.2 Plastron.

Visto en conjunto y sin tener en cuenta la zona de unión con el carapax, tiene forma oblonga, truncado en el extremo anterior y con una escotadura profunda en el extremo posterior; esta escotadura varía en profundidad y en el ángulo según el sexo (véase el dimorfismo sexual). Visto lateralmente el plastron presenta en sus extremos o lóbulos, engrosamiento y doblamiento hacia la zona del carapax, principalmente en el lóbulo anterior.

Láminas córneas del plastron.

En relación con las del carapax, estas láminas poligonales tienen lados más irregulares y rara vez presentan surcos de crecimiento a lo largo de las suturas. Estas láminas todas pares, son: gulares, humerales, pectorales, abdominales, femorales y anales. También presentan dos pares de axilares y un par de inguinales. Las gulares y humerales cubren el lóbulo anterior, las femorales y anales, el lóbulo posterior; las pectorales y abdominales cubren lo que se denomina "puente" que se une al carapax por medio de las inframarginales 4, 5, 6 y 7. Las láminas varían en forma y tamaño siendo las abdominales las de mayor tamaño.

3.1.3 Cabeza.

La cabeza es más larga que ancha, con el hocico trunco, abollado a nivel prefrontal, el "pico" fuerte y dentado; las narinas situadas entre la placa nasal y el borde anterior del pico superior; los ojos poco visibles por encima; el timpano ovalado.

La cabeza está cubierta totalmente de escamas poligonales y según la posición en el cráneo reciben diferentes nombres (Figura 21).

Estas escamas son:

En vista dorsal: nasal, prefrontal, frontal, supraoculares, supraciliares, parietales y occipitales.

En vista lateral son: preocular, supratimpánica, postoculares y masetéricas.

En vista ventral sólo están las mentonianas.

3.1.4 Extremidades, cuello y cola.

El cuello, las extremidades y la cola constituyen la parte blanda del cuerpo, y están cubiertas por una epidermis gruesa. El cuello es

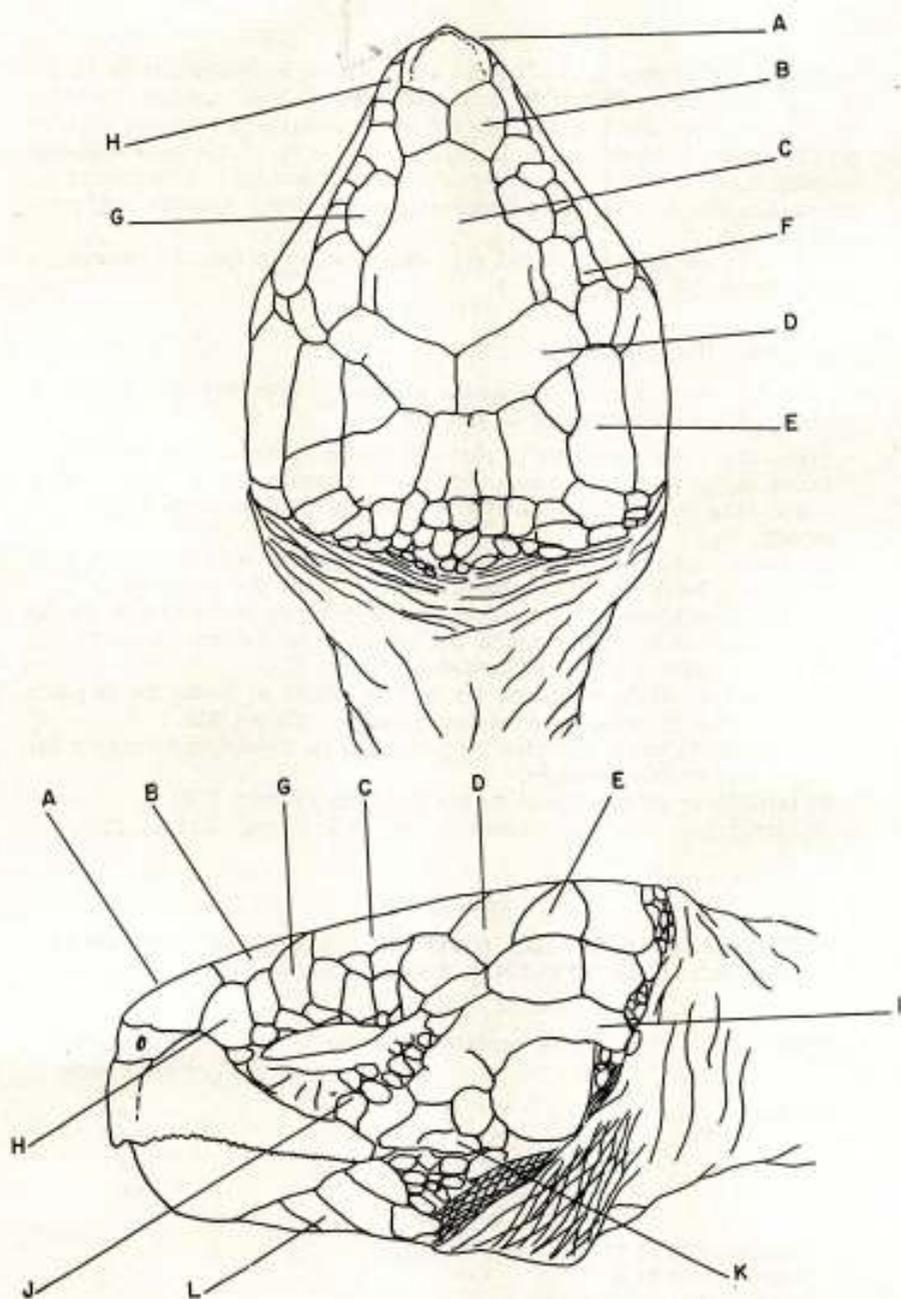


FIG. 21.— Escamado de la cabeza, vista dorsal y lateral: A: Nasal - B: Prefrontales - C: Frontal - D: Parietales - E: Occipitales - F: Supraciliares - G: Supraoculares - H: Preoculares - I: Supratimpánicas - J: Postoculares - K: Masetéricas - L: Mentonianna.

alargado, algo grueso y flexible, lo que permite la retracción de la cabeza protegiéndola dentro del caparazón. En las extremidades anteriores la superficie dorsal del antebrazo está cubierta de escamas córneas semiredondas sobresalientes; la mano termina en cinco uñas bastante fuertes. Las extremidades posteriores son columnares, terminadas en un muñón con 4 uñas; unas pocas escamas córneas, grandes y gruesas cubren el talón.

La cola en la parte dorsal está cubierta por pequeñas escamas, a veces dispuestas en hileras.

3.2 Dimorfismo sexual.

En las dos especies estudiadas el macho presenta las siguientes características diferentes de la hembra:

- Posee una concavidad en el plastron que se extiende del borde posterior de las placas humerales al borde posterior de las placas femorales; esto le permite mantenerse encima de la hembra durante la monta.
- La placa supracaudal es abombada en la parte media, recurvada y engrosada hacia la cola, sobrepasando el nivel del plastron.
- La escotadura anal es menos profunda y redondeada que la de las hembras, y el ángulo formado del centro a las puntas de las placas es más amplio que en las hembras (Figura 23).
- La distancia de la punta de las placas anales al borde de la placa supracaudal es menor que en las hembras (Figura 23).
- La cola en la parte anterior y posterior a la cloaca es de mayor tamaño que en las hembras.
- El tamaño es mayor que el de las hembras (Tablas 1, 2).
- En general el contorno difiere al de las hembras (Figura 22).

TABLA Nº 1

SIGNIFICANCIAS DE LAS DIFERENCIAS EN LAS VARIABLES MORFOLOGICAS EXTERNAS ENTRE *Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*

VARIABLE	Entre especies	Entre sexos	Interacción especie-sexo
Carapax	***	**	ns
Plastron	***	**	ns
Ancho	***	ns	ns
Alto	***	***	ns

** Significante al 1%

*** Significante al 0.1%

ns No signficante.

TABLA Nº 2

DATOS ESTADÍSTICOS DE LAS VARIABLES MORFOMETRICAS (En centímetros) DE *Geochelone denticulata* y *G. carbonaria*.

VARIABLE	<i>Geochelone denticulata</i>					
	δ Variabilidad	N = 15 x \pm SD	σ Variabilidad	N = 15 x \pm SD	δ σ Variabilidad	N = 30 x \pm SD
Carapax en recta	35.5-44.2	39.4 \pm 3.36	29.4-40.0	36.1 \pm 3.42	29.4-44.2	37.7 \pm 3.48
Plastron	29.8-40.3	35.8 \pm 3.28	26.6-35.9	32.8 \pm 2.86	26.6-40.3	34.3 \pm 3.30
Ancho en recta	18.7-28.0	23.5 \pm 2.27	17.5-25.9	23.3 \pm 1.62	17.5-28.0	23.3 \pm 2.17
Alto	11.5-15.9	13.5 \pm 1.15	12.9-18.5	16.5 \pm 0.75	11.5-18.5	15.0 \pm 1.96
Sutura humeral	6.5-11.8	8.9 \pm 1.43	6.8- 9.0	7.9 \pm 0.59	6.5-11.0	8.3 \pm 1.19
Sutura femoral	4.1- 8.7	5.9 \pm 1.13	5.0- 6.8	5.8 \pm 0.44	4.1- 8.7	5.8 \pm 0.84
<i>Geochelone carbonaria</i>						
VARIABLE	δ Variabilidad	N = 15 x \pm SD	σ Variabilidad	N = 15 x \pm SD	δ σ Variabilidad	N = 30 x \pm SD
Carapax en recta	25.5-36.6	30.4 \pm 2.71	26.7-33.6	28.9 \pm 1.78	25.5-36.6	29.7 \pm 2.87
Plastron	22.3-30.8	26.0 \pm 2.55	23.0-27.6	24.7 \pm 1.15	22.3-30.8	25.4 \pm 2.30
Ancho en recta	14.7-19.7	17.4 \pm 1.97	15.1-20.2	16.7 \pm 1.86	14.7-20.2	17.1 \pm 1.82
Alto	9.0-11.4	10.3 \pm 1.31	10.8-14.5	17.3 \pm 1.31	9.0-14.5	11.3 \pm 1.35
Sutura humeral	3.5- 6.0	4.5 \pm 0.66	3.4- 5.2	4.3 \pm 0.48	3.4- 6.0	4.4 \pm 0.58
Sutura femoral	4.5- 6.8	5.6 \pm 0.56	4.6-0.56	4.9 \pm 0.29	4.5- 6.8	5.3 \pm 0.57

3.3 Diferencias morfológicas externas.

3.3.1 Forma del carapax.

El contorno del carapax en *G. denticulata*, fuera del dimorfismo sexual, presenta poca variación individual; la forma es más o menos oblonga, con las marginales 1, 2, 3 y 9, 10 más levantadas y festonea-

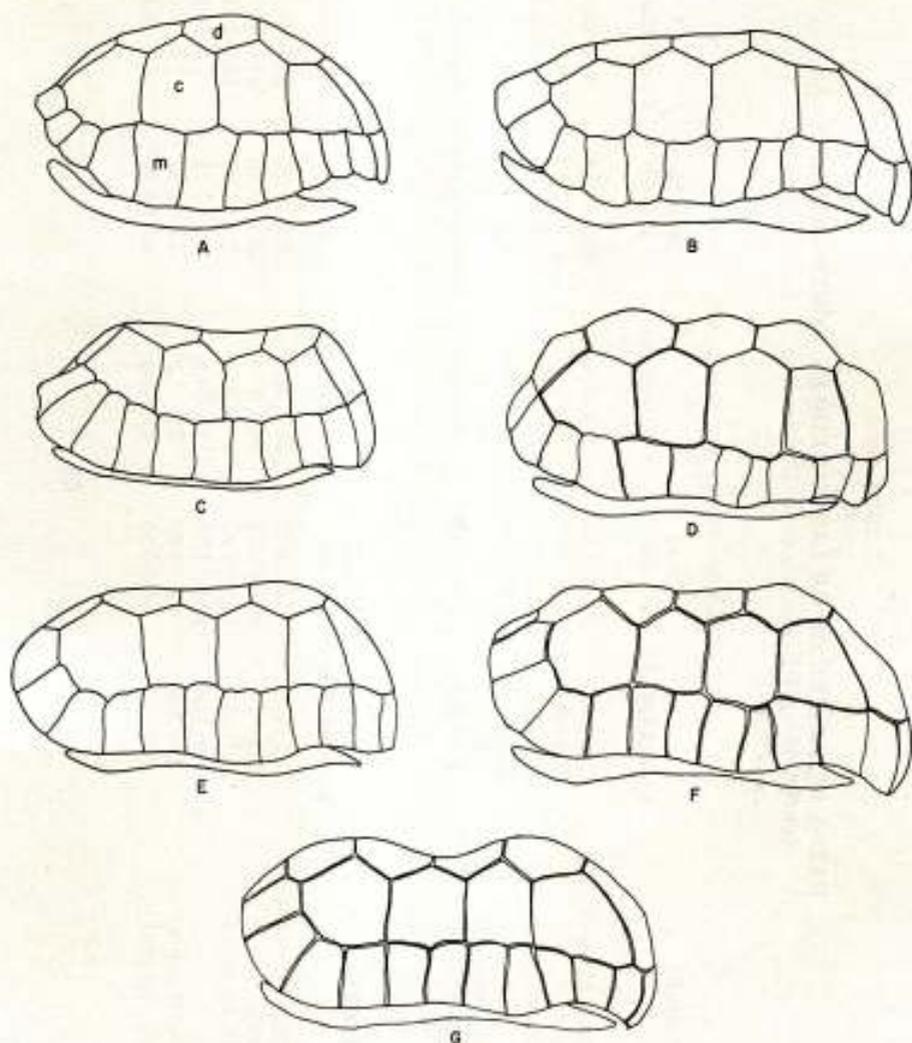


FIG. 22.— Formas del caparazón, vista lateral; A: Hembra *G. denticulata*, B: Macho *G. denticulata*, D, F, G: Machos *G. carbonaria*, C, E: Hembras y machos *G. carbonaria*. Láminas córneas del carapax: d: Dorsales; c: Costales; m: Marginales.

das que el resto, siendo menos notorio en las hembras y en los machos jóvenes. Las hembras son más redondeadas en la parte media que los machos (Figura 22). Las láminas córneas por lo general lisas o con surcos de crecimiento poco profundos.

Por lo contrario en *G. carbonaria* varía mucho, tanto en hembras como en machos. Las formas más típicas presentes en los machos son:

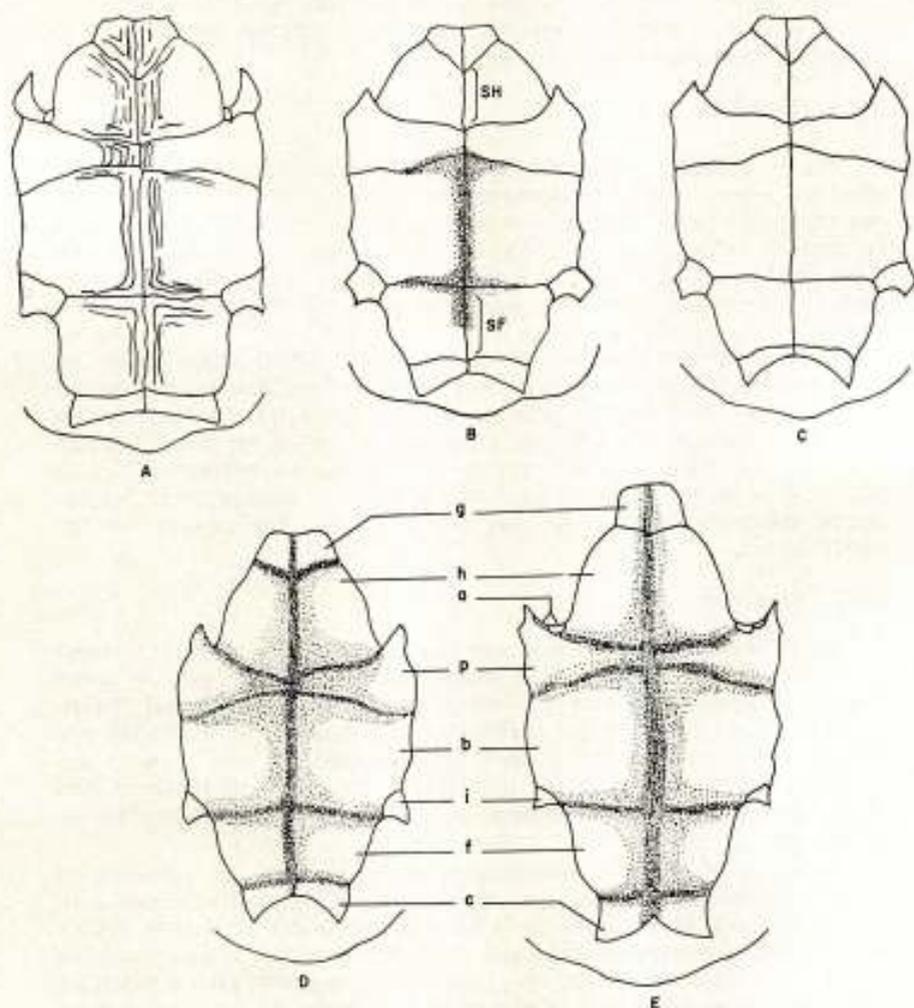


FIG. 23.— Formas del plastron, vista ventral: A, B: Machos *G. carbonaria*, C: Hembra *G. carbonaria*, D: Hembra *G. denticulata*, E: Macho *G. denticulata*. Láminas córneas del plastron: g: Gulares, h: Humerales, a: Axilares, p: Pectorales, b: Abdominales, i: Inguinales, f: Femorales, c: Anales.

- a) Carapax con depresión en la parte media, a veces tan pronunciada que semeja una guitarra.
- b) La parte media de cada placa **dorsal** y **costal** es bastante abombada, dándole al carapax un contorno de altibajos; esta forma es muy acentuada en los ejemplares nacidos en cautividad.
- c) Las **marginales** anteriores son más levantadas que el resto, y la parte posterior cae abruptamente. Las hembras presentan formas intermedias o menos acentuadas de las descritas anteriormente.

Las láminas córneas presentan surcos concéntricos de crecimiento bastante profundos y abundantes.

3.3.2 Tamaño.

En el análisis estadístico, las variables morfométricas **carapax**, **plastron**, **ancho** y **alto**, presentaron diferencias significativas entre las dos especies (Tabla 1). Esto nos indica que la variabilidad observada en tamaño entre *G. denticulata* y *G. carbonaria* (Tabla 2) no se debió a mediciones al azar, sino a que representan dos poblaciones estadísticas diferentes, siendo *G. denticulata* mayor en tamaño un 25% que *G. carbonaria*.

En las especies también hubo diferencias significativas entre los dos sexos, siendo los machos mayores que las hembras en el carapax y en el plastron, pero menores en el alto. Estos resultados permiten afirmar lo sugerido por Williams (1960), en el sentido de que el tamaño podría ser un buen carácter para diferenciar las dos especies. El comportamiento de las variables analizadas, fue muy semejante en los sexos de las dos especies, o sea que la interacción sexo-especie fue "no significante".

3.3.3 Plastron.

En *G. denticulata* el lóbulo anterior del plastron sobresale al nivel anterior del carapax, debido a la proyección de las placas gulares, sobre todo en los machos. La sutura humeral es mayor que la femoral (Tabla 2). El contacto de la lámina **inguinal** con la **femoral** no es visible por encima. Las suturas del plastron están rodeadas por una mancha oscura, abarcando la mayoría de las veces la totalidad del plastron. Las placas **abdominales** por lo general están en contacto con dos **inframarginales**.

En *G. carbonaria* el lóbulo anterior del plastron no sobresale al borde anterior del carapax. La sutura humeral es igual o menor a la sutura femoral. El contacto de la lámina **inguinal** es bastante visible por encima, observándose grande y de forma tetraédrica. Las manchas oscuras alrededor de las suturas, pocas veces se presentan, y si llegan a presentarse es solamente alrededor de las suturas de las láminas **pectorales**, **abdominales** y a veces las **femorales**. Las láminas **abdominales** por lo común en contacto con tres **inframarginales**, rara vez con dos. La punta de las placas **anales** en los machos se acerca bastante al borde de la placa **supracaudal**, a veces haciendo contacto (Figura 23).

3.3.4 Cabeza.

La cabeza en *G. denticulata* a nivel prefrontal es más alargada que en *G. carbonaria*; el escamado es bastante irregular en forma y tamaño. Presenta una escama nasal de forma triangular, pequeña, poco visible por encima; dos escamas prefrontales bastante alargadas y separadas por una sutura media; una escama frontal subdividida; cuatro o más escamas parietales, con dos centrales de más o menos igual forma y tamaño. Las escamas occipitales varían en número, forma y disposición. La escama preocular por lo general, ausente. La supratimpánica subdividida o totalmente dividida. Las mentonianas muy pequeñas e irregulares. Ojos grandes, fisura palpebral ovalada, iris negro.

En *G. carbonaria* el hocico es más corto que en *G. denticulata*. El escamado de la cabeza es de formas regulares (Figs. 24, 24a, 25 y 25a). Presenta una escama nasal grande, poliédrica, muy visible por encima. Dos o una prefrontal cortas a veces subdivididas. Una frontal por lo general entera. Las parietales una o dos alargadas rodeando la base de la frontal. Las occipitales de formas regulares a veces dispuestas en hileras. La preocular grande. Las masetéricas cuatro o menos, de tamaños similares. La supratimpánica, entera, alargada. Las mentonianas grandes y de formas regulares. Los ojos más pequeños que los de *G. denticulata*; la fisura palpebral redondeada o ligeramente ovalada; el iris varía en la gama del negro al café claro.

3.3.5 Extremidades anteriores y cola.

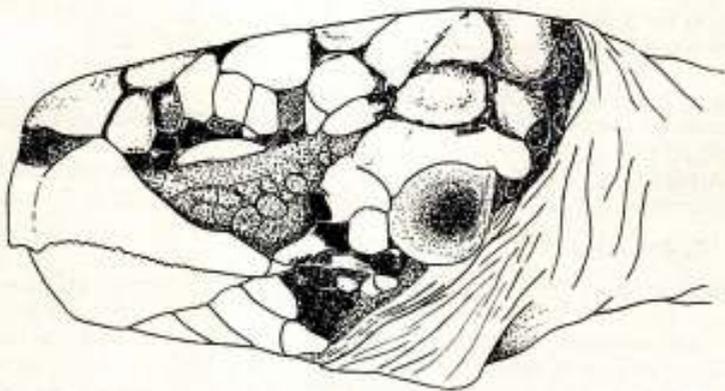
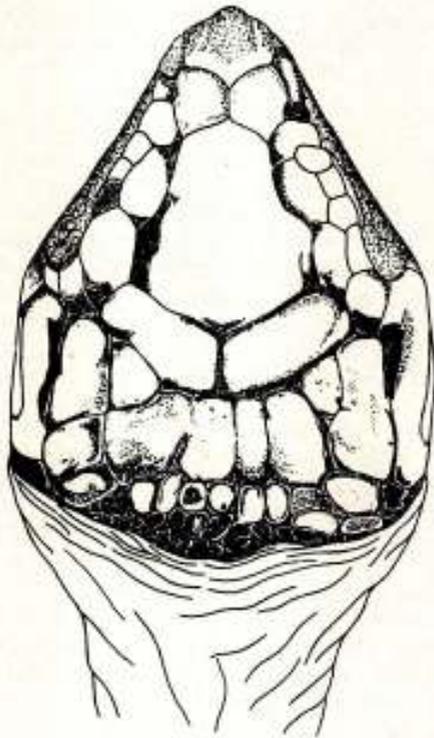
En *G. denticulata* la parte dorsal del antebrazo está cubierto totalmente por escamas grandes, gruesas y sobresalientes. A la altura del codo hay una escama mucho más gruesa y sobresaliente que las demás, muy semejante a una "uña" (Figs. 26 y 26a). Los miembros son más gruesos y fuertes que los de *G. carbonaria*; la superficie plantar es más amplia y los dedos del pie son más conspicuos que en *G. carbonaria*.

En *G. carbonaria* las escamas del antebrazo están dispersas, nunca cubren la totalidad de éste, la "uña" cuando está presente, es menos conspicua que en *G. denticulata*.

La cola en *G. denticulata*, tanto en machos como en las hembras, es mucho más corta que en *G. carbonaria* (Tablas 9, 10).

3.3.6 Coloración.

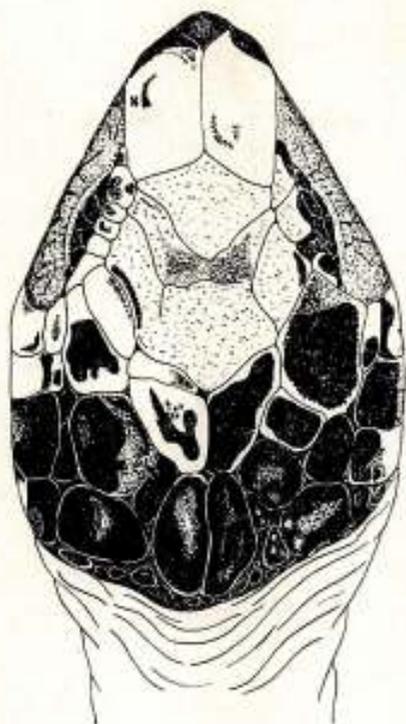
En *G. denticulata* la coloración es opaca. Los colores varían según Oyama (1967) en la gama de castaño grisáceo (Dark grayish brown) a un café amarillento oscuro (Dark yellowish brown), con manchas amarillo pálido o naranja pálido (Dull yellow y Dull orange), un poco difusas en el centro de cada lámina, siendo muy amplia en las placas marginales. El plastron es de color amarillo pálido y las manchas que casi siempre cubren la totalidad del plastron son de color gris oscuro oliváceo (Dark grayish olive). Las escamas de la cabeza son de color naranja pálido (Dull orange yellow) con manchas oscuras. El pico del



Geochelone carbonaria ♂

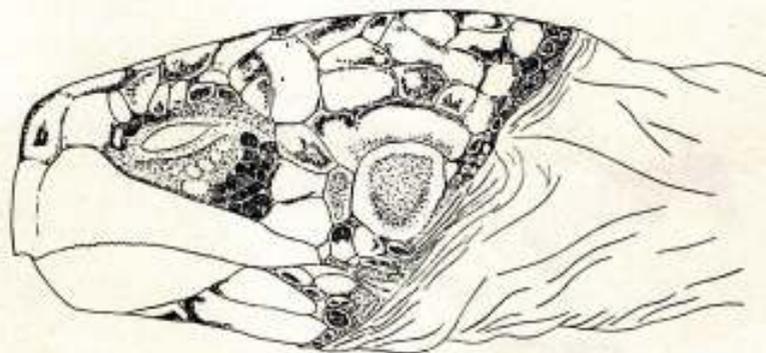
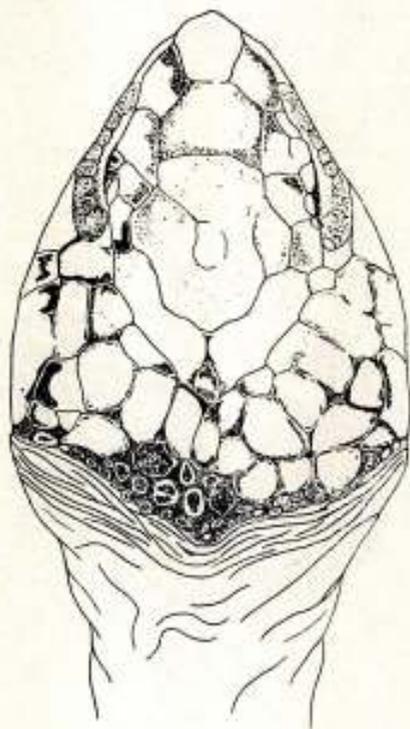
6

FIG. 24.— Vistas dorsal y lateral del escamado de la cabeza de *G. carbonaria*.



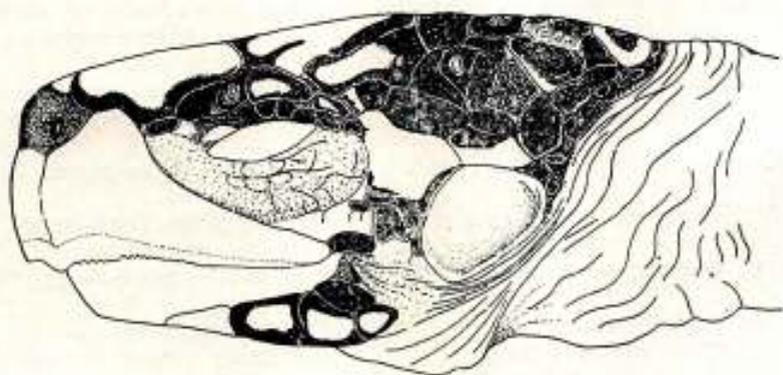
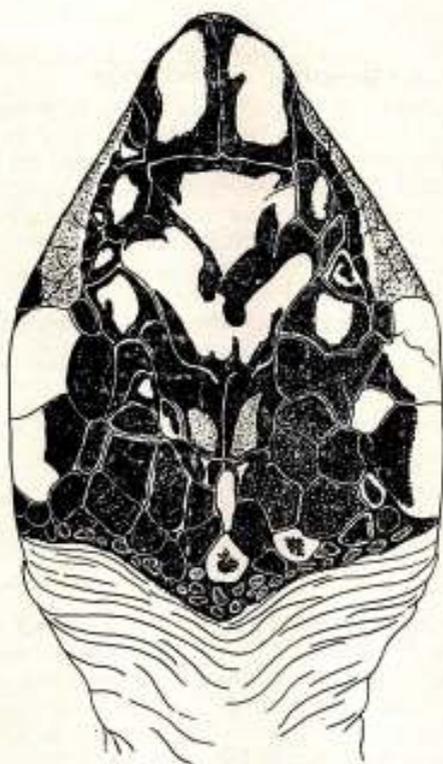
Geochelone denticulata
Nº 508

FIG. 24a. Vistas dorsal y lateral del escamado de la cabeza de *G. denticulata*.



Geochelone carbonaria
N° 336

FIG. 25.— Vistas dorsal y lateral del escamado de la cabeza de *G. carbonaria*.



Geochelone denticulata

E

FIG. 25a.— Vistas dorsal y lateral del escamado de la cabeza de *G. denticulata*.

mismo color de las manchas del plastron. Las escamas de las extremidades de color amarillo pálido.

En *G. carbonaria* la coloración es brillante y llamativa; varía del café oscuro casi negro (Dark brownish black) a café oscuro amarillento pálido fuerte (Dull yellow o strong yellow) en el centro de cada lámina; en las marginales estas manchas pocas veces están presentes y son muy pequeñas. El plastron del mismo color de las manchas del carapax. Las escamas de la cabeza son de color amarillo fuerte, rara vez con manchas oscuras; el pico varía de amarillo pálido a café amarillento (Yellow brown).

Las escamas de las extremidades y de la cola, pueden ser: naranja fuerte (Strong orange yellow), rojizas (Reddish brown) o amarillo pálido.

3.4 Resumen de diferencias.

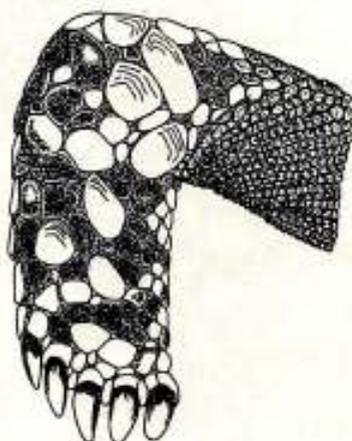
En la siguiente tabla se dan los caracteres contrastantes entre las dos especies, encontrados en este estudio, además de los ya anotados por Williams (1960).

<i>G. denticulata</i>	<i>G. carbonaria</i>
—Fuera del dimorfismo sexual hay poca variación de formas.	—Variabilidad de formas tanto en machos como en hembras.
—El nivel del lóbulo anterior sobrepasa el borde anterior del carapax.	—El nivel del lóbulo anterior igual o menor del borde anterior del carapax.
—Sutura humeral mayor que la femoral(*).	—Sutura humeral igual o menor a la femoral(*).
—Contacto de la inguinal con la femoral poco visible por encima(*).	—Contacto de la inguinal con la femoral conspicuo por encima(*).
—Placas abdominales en contacto con dos inframarginales .	—Placas abdominales en contacto con tres inframarginales , rara vez con dos.
—Suturas del plastron en su totalidad rodeadas de manchas oscuras.	—Suturas del plastron rara vez con manchas oscuras y no en la totalidad.
—Coloración de la cabeza opaca.	—Coloración de la cabeza brillante.
—Nasal pequeña y de forma triangular, poco visible por encima(*).	—Nasal grande, pentagonal, visible por encima(*).
—Dos prefrontales alargadas(*).	— Prefrontales una o dos, no muy largas(*).
— Frontal subdividida(*).	— Frontal entera(*).
— Parietales cuatro o más.	— Parietales una o dos alargadas.

(*) Caracteres dados por Williams (1960).



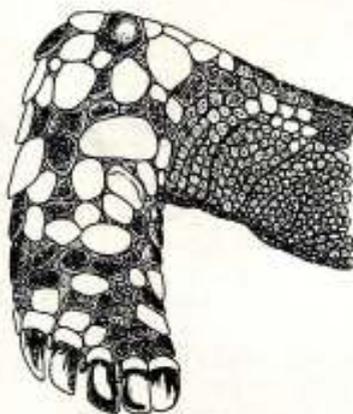
A ♀



No 335 ♀

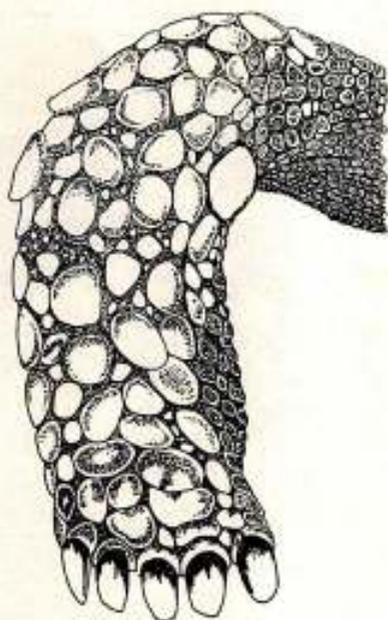


No 336 ♀

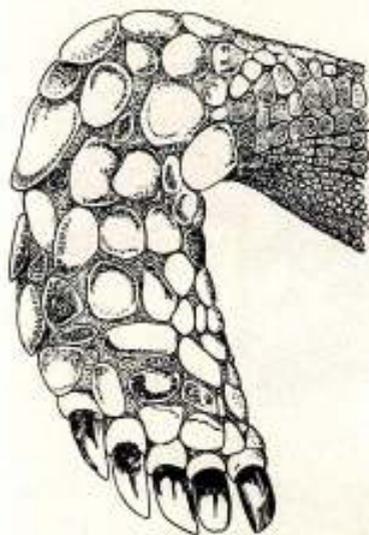


No. 369 ♀

FIG. 26.— Escamado de la extremidad anterior derecha de *G. carbonaria*.



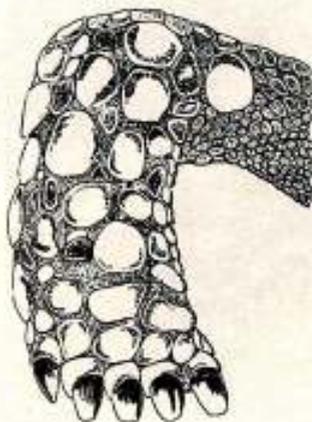
D ♂



No. 376 ♂



No. 508 ♀



No 580 ♀

FIG. 26a.— Escamado de la extremidad anterior derecha de *G. denticulata*.

- | | |
|---|--|
| <ul style="list-style-type: none"> —Occipitales varían en tamaño, forma y disposición. —Preocular ausente(*). —Masetéricas pequeñas, cuatro o más. —Ojos grandes, fisura palpebral elipsoidal, iris negro. —Superficie dorsal del antebrazo totalmente cubierta de escamas sobresalientes, de color amarillo pálido. —Posee una escama, como una "uña" a la altura del codo. —Cola de menor tamaño que la otra especie. —Surcos de crecimiento poco profundos(*). —Variabilidad observada en tamaño de adultos: 29.4 a 44.2 cm., aunque se han encontrado de mayor tamaño. | <ul style="list-style-type: none"> —Occipitales de formas regulares y a veces formando hileras. —Preocular presente(*). —Masetéricas grandes, cuatro o menos. —Ojos más pequeños, fisura palpebral redondeada o ligeramente ovalada, iris que va de la gama del negro al café claro. —Superficie dorsal del antebrazo parcialmente cubierta de escamas sobresalientes, de color que varía del rojizo, naranja y amarillo. —Rara vez está presente esta "uña" y es menos conspicua. —Cola de mayor tamaño que la otra especie. —Surcos de crecimiento bastante profundos(*). —Variabilidad observada en tamaño de adultos: 25.5 a 36.6 cm. |
|---|--|

(*) Caracteres dados por Williams (1960).

3.5 Morfología de cría.

3.5.1 Diferencias con los adultos.

Las crías en su aspecto externo son muy semejantes a los adultos. A diferencia de ellos, poseen una protuberancia en forma de pico en la punta de la maxila, de origen epidérmico: es el ovirruptor (Figura 27). La superficie de las láminas córneas es granulosa, las uñas son largas y afiladas. Recién salidos del huevo el caparazón es muy blando, con pequeños pliegues entre las láminas, principalmente entre las marginales; en el plastron las láminas abdominales se pliegan sobre las pectorales. En la parte media abdominal sobresale una bolsa grande redondeada llena de vitelo; es el saco vitelino, que se une al lado interno de las placas abdominales. Este saco se reabsorbe poco a poco y en el término de 3 a 8 días desaparece externamente, quedando una cicatriz en la unión de las placas abdominales. Los tamaños de las crías son reportadas por Medem et al. (1979) (Tabla 8).

3.5.2 Diferencias específicas.

Las crías de *G. denticulata* tienen los bordes del carapax bastante aserrados, su forma es menos abombada que la de los *G. carbonaria*. La coloración difiere totalmente a la de los adultos; son muy claros, de



FIG. 27.— Protuberancia en la punta de la maxila. Es el ovirruptor del neonato de *G. carbonaria*.

amarillo pálido con manchas gris oscuro (Dark grayish brown), o viceversa. El ovirruptor no cae de un día para otro, sino que se va desgastando poco a poco, hasta desaparecer; de ahí que es difícil determinar el periodo de duración de esta estructura. A medida que el individuo crece, se van formando estrias alrededor de las suturas de cada lámina córnea, pero son de poca profundidad, observándose los bordes más elevados que el centro de la lámina. El tamaño promedio de la cría es mayor que el tamaño promedio de la cría de *G. carbonaria* (Tabla 8).

Las crías de *G. carbonaria* tienen los bordes del carapax poco aserrados; la coloración es similar a la de los adultos, pero con la diferencia de que las manchas claras abarcan la mayor parte de las láminas y a medida que van creciendo, la zona oscura se va ampliando. El ovirruptor después de determinado tiempo desaparece de un día para otro (Medem et al., 1979) (Tabla 8). Las láminas córneas a medida que van creciendo, van formando surcos concéntricos bastante profundos, quedando la parte central más levantada con respecto a los bordes de la lámina. El número de surcos aumenta con la edad y varían individualmente.

3.6 Otras diferencias.

Newcomer & Crenshaw (1967) encontraron que estas dos especies de morrocoy son también fácilmente distinguibles en base a los patrones electroforéticos de sus hemoglobinas, las cuales son marcadamente diferentes.

Sampaio (1969); Bickham (1976); Bickham y Baker (1976), estudiaron los cariotipos de estas dos especies, y hallaron que el número de cromosomas en las células somáticas es de 52 en las dos, y que los cariotipos de éstas difieren en la posición del centrómero de uno de los macromosomas más pequeños, presentando *G. denticulata* un arreglo en los cariotipos de ocho pares en el grupo A y seis pares en el grupo B; *G. carbonaria* presenta nueve pares en el grupo A y cinco pares en el grupo B.

4 — COMPORTAMIENTO VEGETATIVO

4.1. Generalidades.

Dentro del comportamiento vegetativo, la actividad en las dos especies es motivada por búsqueda de alimentos, refugios y agua; además en *G. carbonaria*, por búsqueda de sitios con sol.

En la temporada seca ("verano"), que coincide con la época no reproductiva, las dos especies se muestran bastante inactivas; aunque se despierten temprano, la mayoría no entra inmediatamente en actividad, o no salen durante el día del sitio donde reposaron, o bien dan pocos pasos y se echan de nuevo a descansar. Durante los días más frescos o después de la lluvia, aumenta la actividad. En las observaciones de campo a varios ejemplares de *G. carbonaria*, en época de "verano", también se les vio muy quietos; sólo se encontraron algunos fuera de sus refugios una vez que llovió y luego de la lluvia.

No se observó relación directa en las horas de entrar en actividad y retirarse a descansar, con la temperatura media, humedad relativa o con la precipitación (Figs. 28 y 29); las dos especies están activas un poco más temprano en julio y agosto, pero esto cae dentro de la actividad especial de la época reproductiva. La hora de despertarse y entrar en actividad difiere un poco en las dos especies y hay mucha variación individual; para el tiempo de descansar, no se halló diferencia constante entre ellas ni entre los individuos coespecíficos, retirándose algunos a sus sitios de descanso desde las 13 o 14 horas. Aunque permanezcan en sus refugios, por lo general no duermen mientras haya luz diurna; se quedan la mayor parte del tiempo echados sobre el plastron, con las manos y patas recogidas y la cabeza levantada. En las horas de la noche son totalmente inactivos.

A las 05 horas pueden encontrarse activos uno o dos individuos de *G. denticulata* y los demás despiertos; en muchas ocasiones a las 06 horas todos han salido de sus sitios de descanso. Hay individuos que con frecuencia son los primeros en entrar en actividad (los N° 1, 2 y 8) y otros que la mayoría de las veces permanecen en sus refugios hasta tarde o están inactivos durante todo el día (los Nos. 3, 5, 10 y 11). Esta última pareja fue muy constante en el uso del mismo refugio, en el cual permaneció algunas veces por espacio de varios días, especialmente la hembra (N° 11).

Los individuos de *G. carbonaria* se despiertan y empiezan su actividad aproximadamente una hora más tarde que los de *G. denticu-*

Villavicencio, Meta: Latitud: 04° 09'N Longitud: 73° 39'W, Altura: 467 m.
 Humedad Relativa, de Julio/77 a Junio/78
 Datos tomados del HIMAT.

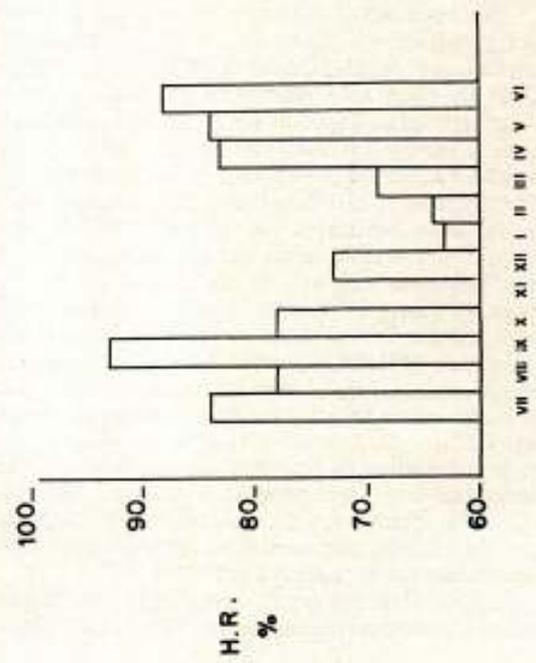


FIG. 28.— Humedad relativa en Villavicencio

Temperatura media y Precipitación de Julio/77 a Junio/78. Datos tomados del HIMAT.

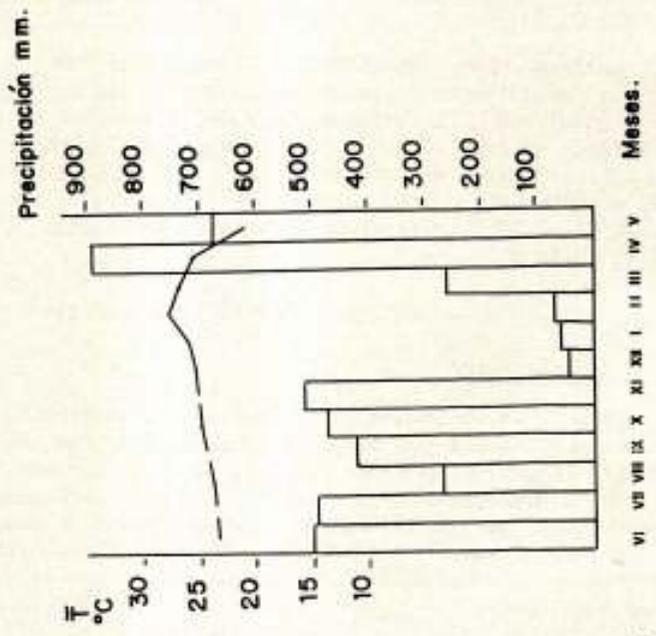


FIG. 29.— Temperatura media y precipitación en Villavicencio.

lata y no se les ve a todos fuera de sus refugios, a menos que estén hambreados y se les dé comida. En esta especie, también hay individuos que con frecuencia, entran en actividad más temprano que los demás (los Ncs. 6, 8, 11, 18 y 19). La lluvia no altera la actividad normal de *G. denticulata*; en cambio durante ella, los *G. carbonaria* son muy inactivos.

4.2. Refugios.

Para dormir o esconderse prefieren sitios que los oculten completamente, tales como una cueva, un amontonamiento de hojas, vegetación alta, etc.. Si estos lugares no están disponibles, buscan rincones, sitios estrechos, raíces grandes, troncos caídos, o se colocan contra la pared, la mayoría de las veces con la cabeza en el sitio más protegido; tienen marcada tendencia a utilizar el mismo refugio; les agradan mucho los charcos o barrizales; esto ya había sido reportado por Medem (1962b) y Dahl y Medem (1964). Si hay disponibles varios tipos de refugios, *G. denticulata* prefiere los sitios con vegetación y *G. carbonaria* los sitios estrechos. Nunca se observó a *G. carbonaria* peleando por un refugio. Si encuentra ocupado el que va a usar, se coloca al lado o busca otro; se han visto algunos *G. denticulata* empujando, sin topetear a otros coespecíficos, para desalojarlos del sitio que querían ocupar. Algunas veces, con el plastron o las extremidades, empujan o arañan en el sitio donde descansan y pueden hacer una depresión superficial pero no se las ha visto cavar realmente.

Para dormir, la posición más común es con el cuello retraído y toda o parte de la cabeza dentro del carapax, protegida con los antebrazos juntos. Se observaron dos casos de *G. denticulata* que durmieron en posición vertical una temporada, apoyados en matas de plátano (*Musa* sp.). Medem informó personalmente de un caso similar de *G. carbonaria* en Cartagena.

4.3 Alimentación.

Los morrocos hambreados caminan bastante, olfatean el suelo y empujan las cercas que separan sus corrales de los otros. Los alimentos preferidos son las plantas pequeñas, especialmente los retoños, frutas maduras, flores de colores vistosos (rojas, amarillas, etc.), hortalizas, hojas verdes, carne y pescado, frescos o descompuestos, sobras de comida, excrementos propios o de otros animales; apetecen menos las frutas verdes, los cítricos, tubérculos y plantas acuáticas. *G. carbonaria* come alimentos concentrados para aves o ratas, con mayor agrado que *G. denticulata*.

Para hallar la comida se guían por el olfato y la vista, dependiendo de su localización respecto al alimento; si éste queda fuera de su campo visual, levantan la cabeza y después de unos segundos caminan en su dirección; si el alimento es poco conocido, lo olfatean con movimientos breves de cabeza, horizontales y verticales; muchas veces prescindan de este reconocimiento olfatorio si hay otros individuos

comiendo. *G. denticulata* aparentemente se guía de preferencia por la vista para reconocer el alimento; muerde los objetos de colores vivos, así no sean comestibles, lo que no sucede con *G. carbonaria*. Los morrocos amarillos aprenden con mayor rapidez a reconocer las personas como proveedoras de alimentos o como alimento en sí mismas y se acercan tratando de morder; buscan con preferencia los brazos, piernas y pies desnudos. *G. carbonaria* muy excepcionalmente hace esto. Para las dos especies hay muy pocos registros de peleas mientras comen, aunque generalmente se agrupan para comer (Fig. 29).

4.4 Bebida.

En las dos especies no es frecuente la ingestión de agua, pero cuando beben toman bastante agua y por largo tiempo; permanecen bebiendo hasta por cinco minutos seguidos; *G. carbonaria* bebe más a menudo que *G. denticulata*; para dos morrocos negros y cinco amarillos no se tuvo ningún registro de bebida; es posible que estos últimos beban al bañarse, pero sólo hay un caso registrado. Las horas de la mañana son las preferidas para beber. Proporcionalmente al número de machos y hembras, éstas beben aproximadamente dos veces más que los machos; posiblemente va en relación con el hecho de que muchas hembras beben inmediatamente después de escarbar o de poner, quizás para reponer el líquido que gastan (ver postura). Hay



FIG. 29.— Individuos de *G. denticulata* agrupados para comer.

dos posiciones básicas para tomar el agua; en la primera, el individuo se para en la orilla del charco o poceta, arquea el cuello y sumerge en el agua la porción anterior de la cabeza, absorbe sin hacer ningún movimiento con las mandíbulas, sin pausas o con descansos muy cortos; sólo al tragar se ve el movimiento en la garganta. La segunda manera de beber es sumergir la parte delantera del plastron en el agua de la orilla y beber como se describe antes.

4.5 Baño.

Los ejemplares de las dos especies se bañan poco, y menos los de *G. carbonaria* que los de *G. denticulata*; para ésta aumentó levemente la proporción de individuos y la frecuencia con que se bañan en los meses de verano. En el registro anual de baños en esta especie no se presentó diferencia notable entre machos y hembras. Las horas preferidas para estar en el agua son las de la mañana; los individuos marginados (ver sociabilidad), igual que los nuevos muy acosados por los demás miembros del grupo, se acostumbran a pasar horas y aún días enteros en el agua, con pocas salidas para comer. *G. denticulata* nada muy bien.

Para *G. carbonaria* se nota un aumento brusco en el número de baños durante los meses cálidos, lo cual no significa que todos se bañen en estos días. De esta especie, ninguno se vio permanecer por mucho tiempo en el agua, ni nadar bien; apenas flotar, y no se presentó aquí diferencia entre machos y hembras en el registro de baños.

4.6 Asoleada.

Se consideró como asoleada la escogencia de sitios con sol, para echarse, a diferencia del hecho de estar en reposo en un lugar en donde da el sol a determinado momento; según esto, se observó que *G. denticulata* no se asolea en cautividad y prefiere descansar en lugares sombreados. *G. carbonaria*, en cambio, busca algunas veces lugares con sol para echarse, registrándose días en los cuales todos los morros negros estaban en sitios en donde el sol les daba directamente. La asoleada es más común en la temporada de lluvia y de las 08 a las 15 horas; en los meses de "verano" rara vez se asolean y cuando lo hacen es alrededor de las 08 horas.

4.7 Temperaturas cloacales.

La temperatura cloacal promedio diurna para *G. denticulata* es un poco menor que la de *G. carbonaria* (Fig. 30); la tendencia general en las dos especies es mantener su temperatura interna por debajo de la ambiental, a una diferencia más o menos constante. No parece haber relación entre la temperatura cloacal y las épocas de celo o de postura. Al comparar por sexos (Figs. 31 y 32), se observó que los machos mantienen su temperatura interna más alta que la de las hembras; esto se cumple para las dos especies.

Comparación entre : T. ambiental y promedios de temperaturas cloacales de
G. carbonaria y G. denticulata en 1978

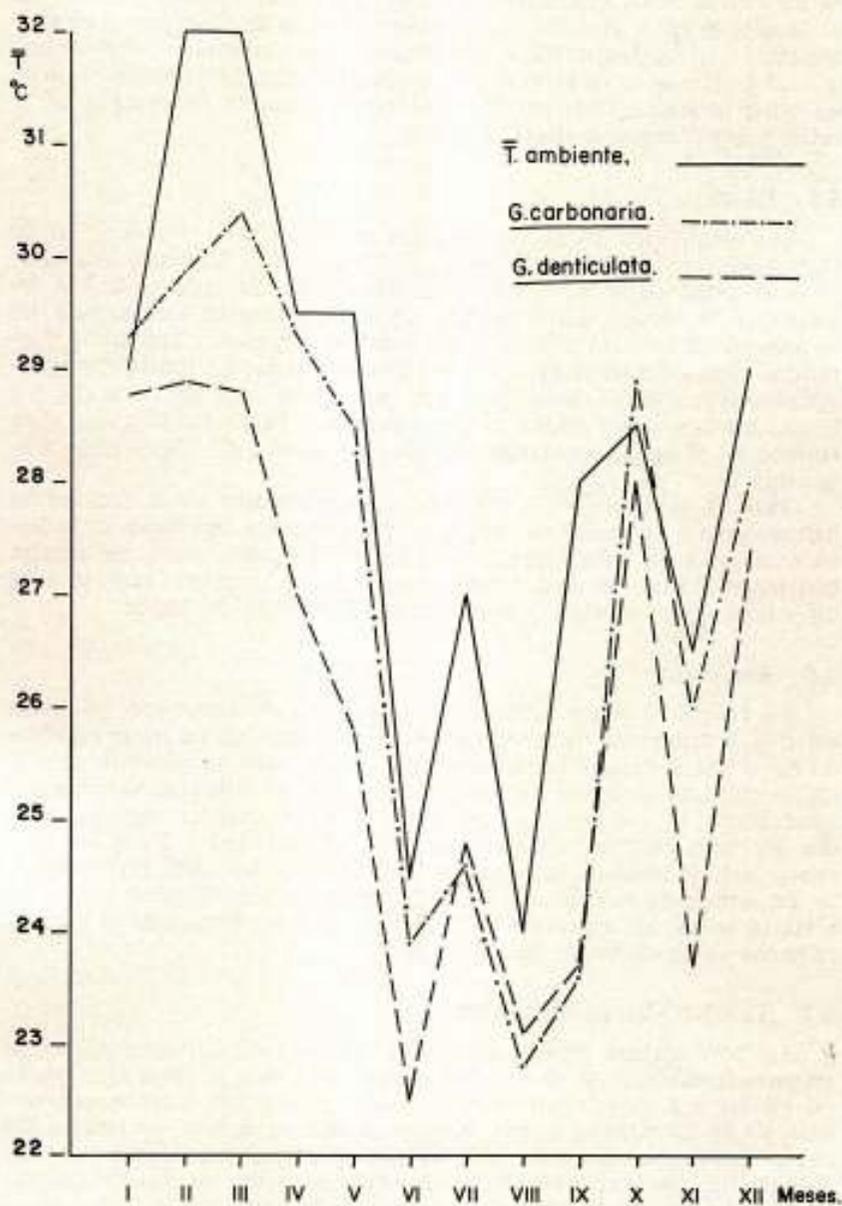


FIG. 30.— Comparación de temperaturas ambiente y cloacal de *G. carbonaria* y *G. denticulata*.

Comparación entre T. ambiente y T. cloacales de ♂♂ y ♀♀ de G. carbonaria en 1978

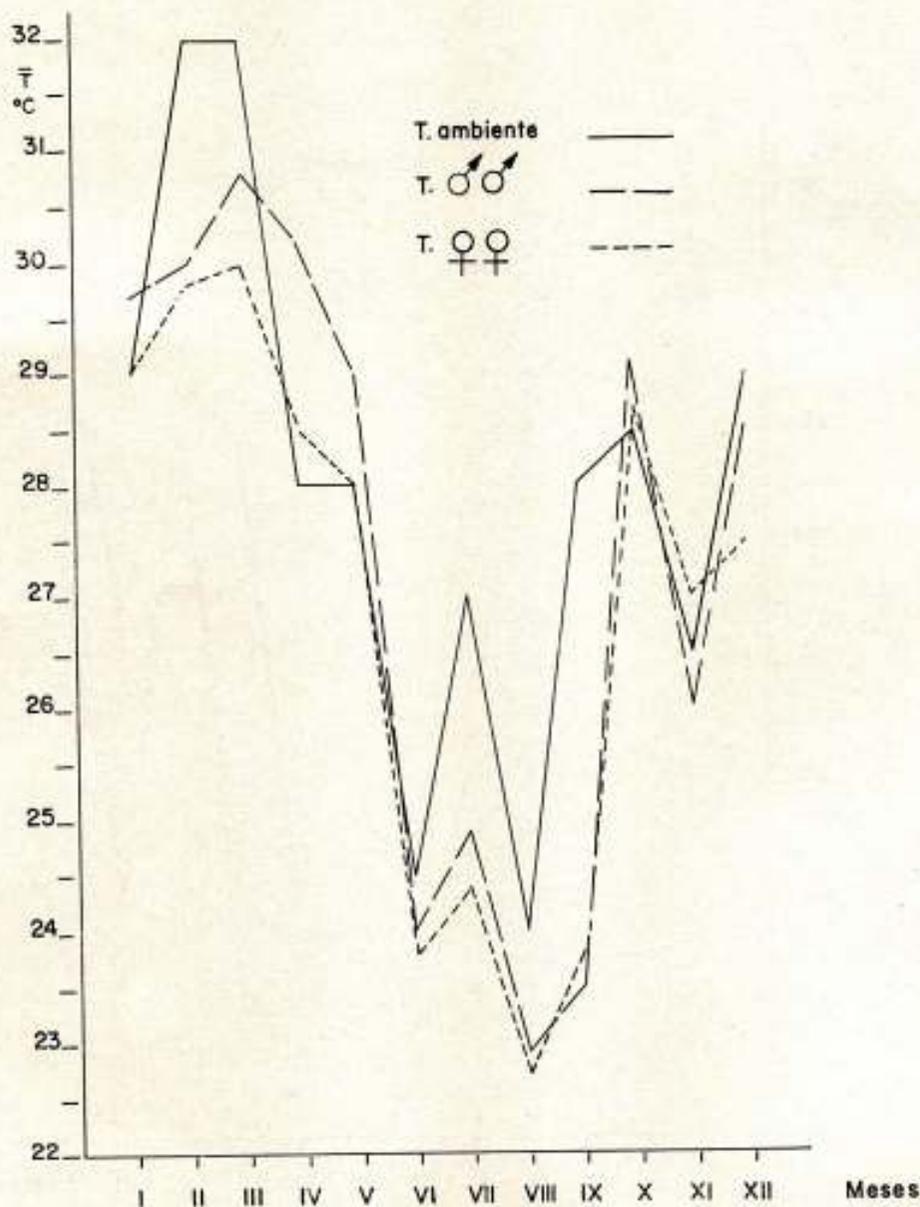


FIG. 31.— Comparación de temperaturas ambiente y cloacal de *G. carbonaria*.

Comparación entre T. ambiente y temperaturas cloacales de ♂♂ y ♀♀

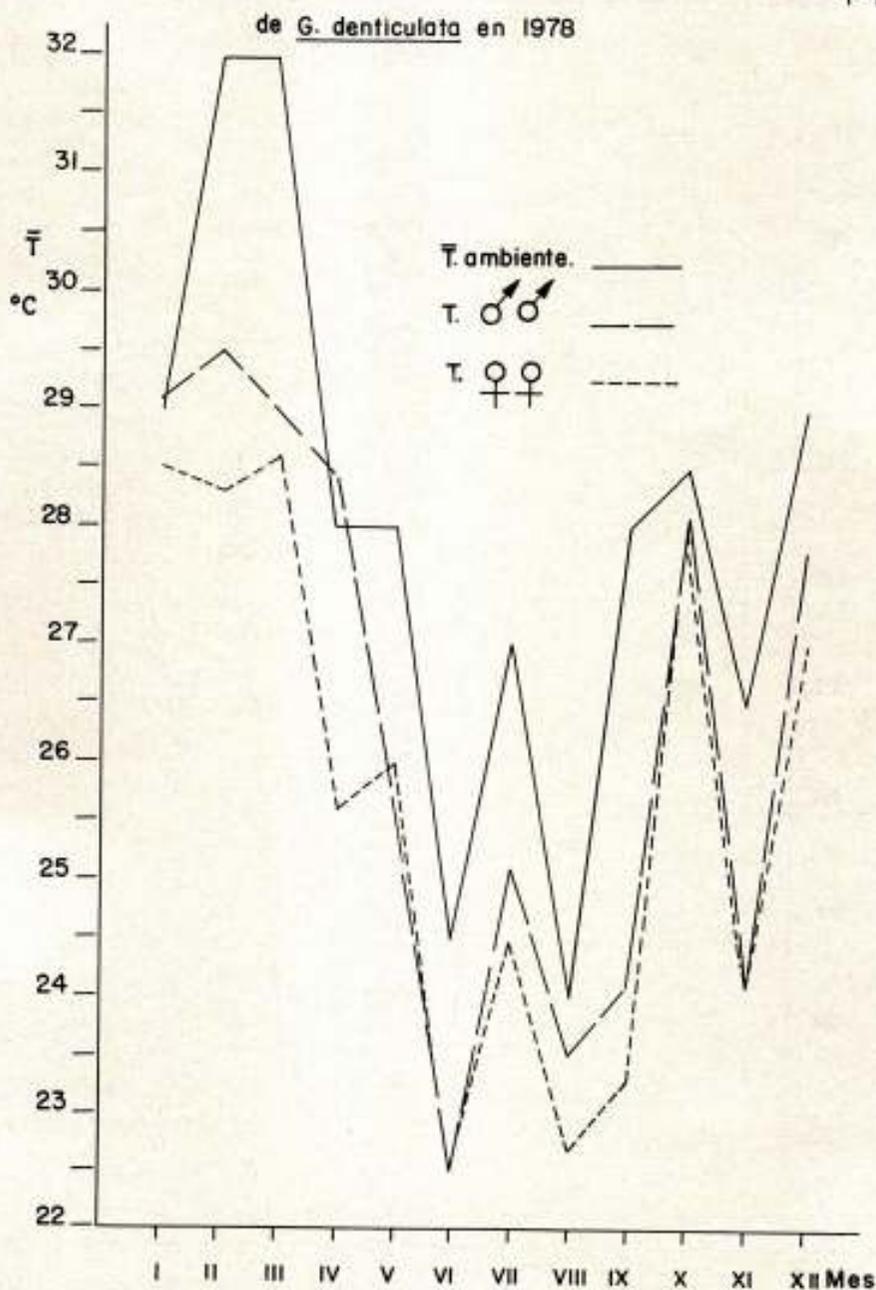


FIG. 32.— Comparación de temperaturas ambiente y cloacal de *G. denticulata*.

5 — COMPORTAMIENTO SEXUAL

5.1 Época de celo.

Las dos especies entran en celo en marzo, antes de empezar la época lluviosa (abril) (*); sin embargo, los ejemplares mantenidos en cautividad entraron en celo más pronto, aparentemente por un efecto de domesticación. Los machos de *G. carbonaria* empiezan su actividad sexual en febrero, inicialmente con desgano, pues se limitan a seguir a las hembras por poco tiempo y desisten con facilidad. Esto continúa alrededor de un mes. Luego el nivel de excitación parece aumentar rápidamente y en algunos días de abril, se ven casi todos cortejando, incluyendo los juveniles de 5 o 6 años; éste último concuerda con lo descrito por Medem et al., (1979). Los meses de mayor actividad son mayo y junio; en julio disminuye la proporción de montas por mes, hasta terminarse la temporada al llegar la época seca (noviembre). En diciembre no se observó ninguna monta.

Para *G. denticulata*, la época de celo empieza en enero y va aumentando muy lentamente la proporción de montas por mes, hasta llegar al máximo en los meses de junio, julio y agosto; empieza a decrecer hasta finales de octubre, con un repunte en noviembre, para terminar a fines del mismo mes. En diciembre, al igual que en *G. carbonaria*, no se registró ninguna monta. Los machos *G. denticulata* empiezan su actividad sexual más temprano en la mañana (en promedio) y se muestran más activos sexualmente durante la lluvia o después de ella, que los de *G. carbonaria*. Existe especialmente en esta especie, tendencia por parte de los machos, a montar preferentemente una o dos hembras durante toda la época de celo. El comportamiento de las hembras dentro del contexto sexual es pasivo o de rechazo.

Para facilitar la descripción y análisis, el comportamiento sexual se dividió artificialmente en tres etapas:

- a) Reconocimiento o identificación.
- b) Lucha o cortejo.
- c) Cópula.

La mayoría de las veces este patrón no se sigue rigurosamente, ni las etapas tienen límite preciso, pudiendo faltar alguna.

5.2 Reconocimiento.

Dentro del contexto sexual, el reconocimiento, efectuado por machos sexualmente activos, es el comportamiento dirigido a averiguar si otra tortuga es un macho adulto de la misma especie. En este caso puede desembocar en lucha (de la que se hablará en agresión), o si es una hembra sexualmente madura y el macho normalmente pasará a cortejarla, o ninguno de los anteriores y por lo tanto no despierta ningún interés en el individuo que investiga. El reconocimiento consta de movimientos específicos de cabeza o/y olfacción de la parte posterior

(*) Medem, comunicación personal.

de la otra tortuga, especialmente de la parte posteroinferior (Auffenberg, 1977). En cautividad se practica poco.

Movimientos de cabeza: Egllis (1962) y Auffenberg (1965, 1977), afirman que los movimientos de cabeza son variaciones a veces exageradas, de patrones motores olfatorios, que evolucionaron hasta convertirse en señales visuales importantes por sí mismas. Según se observó, lo anterior es válido para las dos especies estudiadas, en las cuales los movimientos para olfatear, especialmente algo desconocido, coinciden en su estructura con los utilizados en reconocimiento y cortejo. Estos tienen básicamente tres componentes: horizontal, vertical y oblicuo: el que prime uno de ellos depende de la especie. La descripción es válida únicamente para los machos, a excepción de las hembras de *G. carbonaria* cuando cortejan (ver numeral 5.6). Las hembras raras veces hacen señales como respuesta al macho, con tres o cuatro movimientos laterales rápidos y cortos. Se hará referencia a los movimientos utilizados en el cortejo, aclarando que los utilizados en el reconocimiento a otro individuo, que puede ser macho, son los mismos. En este caso, a diferencia de lo encontrado por Auffenberg (1965), no se observó para los machos de cualquiera de las dos especies, que fuera necesaria una respuesta del otro animal para continuar sus movimientos específicos de cabeza ni que respondieran a movimientos hechos con diferentes objetos, tratando de imitar las señales propias de cada especie. Aquellas, en *G. carbonaria*, constan de series de movimientos horizontales, rápidos y cortos; a veces si estas series se prolongan más de unos cuatro segundos, se notan algunos componentes oblicuos y raras veces movimientos verticales cortos. Las señales son hechas a distancias menores de un metro, no necesariamente cabeza a cabeza ni dentro del campo visual de la hembra. Cuando el macho está montando, hace movimientos horizontales únicamente, a uno y otro lado, con el cuello muy arqueado, casi pegado al carapax de la hembra, y dirigiendo su cabeza hacia la de ella.

En *G. denticulata*, los movimientos son en su mayoría más amplios y exagerados y se hacen muy cerca al otro ejemplar. El principal componente es el vertical; el oblicuo es también común y en menor escala lo es el horizontal, en lugar de ser éste el único como encontró Auffenberg (1965). Además, entra un derivado del oblicuo: el movimiento en forma de arco. Este puede ser muy amplio, llevar la cabeza hasta el suelo, y si las cabezas del macho y de la hembra están lo suficientemente cerca; el macho que hace las señales puede pasar la suya por encima o debajo de la de su pareja, tocándola suavemente o rozándole las extremidades anteriores. Si la hembra esconde su cabeza dentro del carapax, el macho puede poner su cabeza en él, hasta tocar u olfatear aparentemente la cabeza del otro ejemplar, sin intentar morderlo; muchas veces los machos se echan al hacer estos movimientos.

5.3 Cortejo.

Consiste en el seguimiento de los machos a las hembras, las montas repetidas y la vocalización.

Seguimiento: Al interesarse por una hembra un macho activo sexualmente, empezará a seguirla de cerca y a mover la cabeza, vocalizando si es un macho *G. carbonaria* y en silencio si es *G. denticulata*; cuando la hembra camina, el macho va detrás con la nariz pegada o muy cerca a la parte posterior de su carapax; en cambio, si la hembra se queda quieta, el macho puede pasar a su parte anterior a hacerle señales con la cabeza, o puede perder interés en ella, y se queda quieto o va detrás de otro ejemplar que pase en ese momento, cortejándolo o tratando de montarlo. En las dos especies es muy importante el estímulo visual de la hembra en movimiento, para empezar y continuar el cortejo, mientras que al contrario de lo que sucede en *Geochelone travancorica*, según Auffenberg (1964), el estímulo olfatorio solo, no es suficiente para motivar el inicio del cortejo. Se hicieron ensayos de colocar algodones con exudado cloacal de hembras sobre piedras o troncos de tamaños similares a hembras de las dos especies y los machos no exhibieron ningún tipo de reacción. Los machos *G. denticulata* están más a menudo cerca a la parte anterior de la hembra, haciéndole señales y posiblemente olfateándola. Ocasionalmente se observaron mordiscos del macho a la cabeza y patas de la hembra; pocas veces el topetazo del macho a la hembra; en dos ocasiones se vio a un macho empujar a una hembra, como si quisiera separarla de la pared contra la que se había refugiado para evitar la monta, pero los golpes no fueron tan vigorosos como los que se dan en combate.

Monta y vocalización: Los machos montan a las hembras de preferencia por su parte posterior. La mayoría de las veces las montas no terminan en cópula. Hay muchos "ensayos", en los cuales el macho introduce parte o todo el hemipene dentro de la cloaca de la hembra y lo retira. La causa de esto puede ser: el macho se asusta por algo (especialmente *G. denticulata*), queda en mala posición al caminar la hembra, o llega un segundo macho a cortejar a la misma hembra o a atacar al macho. Esto último se observó repetidamente en dos machos, uno *G. denticulata* y otro *G. carbonaria*, que muchas veces al ver una pareja en monta, agredían al macho, pocas veces a la hembra. Apenas monta, el macho procede a golpear o a empujar con su lóbulo anal, la parte posterior de la hembra; en general cuando el macho va a montarla, ésta se echa sobre la parte posterior de su plastron, pegándolo con fuerza al suelo, recoge las patas traseras y se apoya sobre las manos muy verticales y estiradas, quedando en una posición que puede describirse como "sentada"; puede caminar así, con el macho encima, o camina, se detiene y se "sienta" bruscamente haciendo que el macho pierda el equilibrio —ésto es menos común—, o busca refugio en cualquier sitio. Muy pocas veces se ha visto una hembra levantando un poco su parte posterior apenas el macho empieza la intromisión del hemipene. Medem (1971) reportó un caso de una hembra *G. denticulata*, muerta por acoso de los machos en la época de celo, el 14 de septiembre de 1968, en el Instituto "Roberto Franco", en Villavicencio. También informó personalmente de un caso igual, ocurrido en La Maca-

rena, el 3 de abril de 1951; en el tiempo que duró el presente estudio, no se observó nada similar. Posiblemente la amplitud y configuración de los corrales proporcionaron a las hembras una buena defensa.

Durante la monta, si la hembra se está quieta, el macho empuja un poco y luego se está quieto o se baja; basta un pequeño movimiento por parte de la hembra, para que el macho vuelva a montar o a empujar. De la cloaca de los machos sale un líquido que humedece la parte posterior de la hembra. Al montar, los machos emiten un sonido específico, a la vez que empujan o chocan a las hembras; éstas siempre estuvieron silenciosas.

Cuando un macho *G. carbonaria* persigue a una hembra y está muy cerca de ella, empieza a emitir tandas de un sonido descrito por Snedigar & Rokosky (1950), como "el cloqueo de una gallina llamando a sus pollitos"; este sonido ha sido analizado por Campbell & Evans, (1967, 1972). Auffenberg (1977) dice que los machos producen dos tipos de vocalización: una cuando siguen o se aproximan a la hembra y otra cuando la montan. Según lo observado en este trabajo, la vocalización es de un solo tipo; la diferencia está en el tono, según se haga con la boca cerrada o abierta. Mientras el macho sigue a la hembra hace el sonido con la boca cerrada y en tandas no muy rítmicas de 5 a 15 cloqueos, a la vez que mueve la cabeza, la mayoría de las veces rozando el carapax de la hembra, a la altura de su dorsal 4, luego empieza a subírsele poniendo una mano sobre ella; generalmente hace varios intentos antes de montar bien. Los machos de esta especie, una vez sobre la hembra, apoyan sus manos en las proximidades del límite de la costal 2 con la marginal 6 y quedan bien abrazados a ella (Fig. 33),



FIG. 33.— Pareja de *G. carbonaria* en cópula.

con un ángulo de monta de aproximadamente 23°. El macho empieza a cacarear en series más regulares, al comienzo de cada una empuja la parte posterior de la hembra, pegando el lóbulo anal de él, contra el borde de la placa supranal del carapax de ella; se apoya firmemente en el suelo con sus patas traseras, y levanta unos 2 ó 3 centímetros su carapax del suelo. Al terminar la tanda de sonidos afloja la tensión de las patas; a veces las levanta levemente, dejando que el carapax caiga un poco, para impulsarse de nuevo, empujando a la hembra hacia adelante y hacia arriba. El macho intenta introducir su cola bajo el carapax de la hembra, para tantearle la zona posterior, tratando de localizar la cloaca; si la encuentra, introduce en ella la punta de la cola y saca el hemipene, a la vez que abre la boca y el sonido que hace se oye más claro. Si la posición de la cola es correcta, introduce el hemipene sin retirarla, de lo contrario el hemipene puede desviarse o chocar contra el caparazón de la hembra; en estos casos el macho guarda el hemipene y empieza de nuevo. Similar utilización de la cola en la monta, reportan Patterson (1971) para machos de *Gopherus agassizi*, y Auffenberg (1977) para machos de *Geochelone radiata*.

El macho con el cuello muy arqueado, puede babear y mover la cabeza que mantiene dirigida hacia la de la hembra casi tocándola. Sólo dos veces se vió a un macho tratando de morder la cabeza de la hembra mientras la montaba.

Para los registros del número de montas, hechos a los 7 machos adultos de *G. carbonaria*, los machos Nos. 2, 7 y 12, comparten el 72% sobre el número total de montas; el macho N° 5 presentó un 0% y los machos restantes, Nos. 4, 9 y 11, están en los valores intermedios. En relación con la proporción de montas a cada una de las 11 hembras observadas, el porcentaje varió desde 31,5% para la N° 3, seguida por 13,3% para la N° 17, hasta 0,9% para la N° 1; los porcentajes para las hembras Nos. 6, 8, 10, 13, 14, 15, 16, 18 y 19, están entre estos valores extremos.

Los machos *G. denticulata*, se aproximan a la hembra sin ningún tipo de vocalización, haciendo movimientos de cabeza; siempre buscan la parte anterior de la hembra. Cuando están muy cerca de ella pueden caminar arrastrando su escudo gular; sobre la hembra, apoyan sus manos en proximidades del límite de la dorsal 2 con las costales, y quedan en posición más vertical que los machos de la otra especie, en ángulo de aproximadamente 38°. En la monta típica, el macho con el cuello estirado anteriormente, la boca muy abierta y a veces babeante y la cabeza dirigida hacia abajo, empieza a chocar cadenciosamente a la hembra con su lóbulo anal; ésto es llamado por Auffenberg (1977) "choque xifiplastral", en el cual, el macho apoya firmemente sus extremidades anteriores sobre la hembra y las posteriores sobre el suelo y da un brinco corto, levantando sus miembros posteriores, hasta chocar su lóbulo anal contra la parte posteroinferior del carapax de ella; el sonido que se produce es claramente audible a varios metros. Frecuentemente, a cada choque, emite un sonido gutural fuerte; el macho suspende los golpes, saca el hemipene y

tantea con él la zona cloacal, escuchándose el sonido gutural más prolongado; generalmente hará varios intentos y varias series de golpes y sonidos, antes de lograr éxito en la intromisión; el macho no hace ningún movimiento de cabeza mientras monta. La hembra, igual que la de *G. carbonaria*, puede "sentarse", pero la zona cloacal queda más descubierta que en las hembras de la otra especie.

No se encontró diferencia muy marcada en el registro de actividad sexual para los 3 machos adultos de *G. denticulata*. Los porcentajes correspondientes a cada uno de ellos, sobre el número total de montas, fueron: para el macho N° 1: 37,2%, N° 7: 36,4%, N° 10: 26,4%. De las siete hembras observadas, las marcadas con los números 2, 3 y 4, fueron montadas alrededor del 20% cada una; la hembra N° 11 presentó el menor porcentaje: 4,9%; las restantes mostraron valores intermedios entre estos.

5.4 Cópula.

Durante ésta, los machos de las dos especies cambian la vocalización típica y los choques o empujones rítmicos, por jadeos y empujones aislados, levantando a veces las patas traseras sin brincar, para colocarlas sobre las de la hembra o de nuevo sobre el suelo. Con frecuencia, la hembra camina despacio, aparentemente haciendo esfuerzos por liberarse; también puede moverse en círculos o quedarse quieta. La unión de las cloacas es completa. Al terminarse la cópula, parece que el macho afloja la presión que hace sobre la hembra y ésta a menudo levanta su parte posterior, mientras el macho retira el hemipene. La hembra sigue caminando, moviendo la cola de lado a lado y el macho se queda echado, con su parte posterior levantada y la cola muy hinchada o con el hemipene afuera, luego lo guarda completamente. En las dos especies, la duración de la cópula es de 3 a 10 minutos.

5.5 Cópula interespecífica.

Los machos *G. carbonaria*, si bien prefieren a las hembras de su misma especie, montan y copulan fácilmente con las hembras *G. denticulata*. En cambio, los machos *G. denticulata* cortejan poco a las hembras de *G. carbonaria*; al tratar de montarlas no pueden sostenerse bien sobre ellas y al menor movimiento pierden el equilibrio. En los dos casos el comportamiento individual fue el típico de cada especie. A pesar de que Medem (1971) reportó 3 cópulas de un mismo macho *G. denticulata* con hembras *G. carbonaria*, en 1966, en el presente estudio no se observó ninguna.

5.6 Monta homosexual.

Dentro de la época de celo, además de la monta macho a hembra descrita antes, se presentaron montas macho a macho en las dos especies y hembra a hembra en *G. carbonaria*. Los machos *G. denticu-*

lata montan muy poco a machos de su misma especie o de la otra; solo uno montó otros machos coespecíficos y éstos eran nuevos o marginados. Estos, a su vez, montan más a hembras o a machos de *G. carbonaria* que a hembras de su misma especie. En *G. carbonaria* aparentemente hay menor discriminación de los machos en celo hacia su pareja y hay varios registros de montas de éstos a machos de *G. denticulata*.

La monta hembra a hembra ocurrió sólo en *G. carbonaria*, casi siempre efectuada por las mismas hembras: la N° 15 montó más a menudo; las otras fueron la N° 6 y la N° 10. La monta ocurrió a veces un poco antes de la postura; en los demás aspectos el comportamiento de éstas fue el típico de las hembras de su especie. La mayoría de las veces, los movimientos de empuje hechos por las hembras, no fueron muy vigorosos y el cloqueo no existió o fue muy débil, aunque se observaron varias montas con empujones firmes, vocalización clara e intentos de tanteo con la cola. Muchas veces quedó mojada la parte posteroinferior de la hembra que estaba debajo.

6 — ANIDACION Y POSTURA

6.1 Proceso general.

El proceso para la anidación se resume en cuatro fases:

- 1) Deambulación
- 2) Excavación
- 3) Ovoposición y acomodación
- 4) Cubrimiento

6.1.1 Deambulación.

La hembra se muestra inquieta, paseándose en todas direcciones, sobre todo por las orillas del corral, camina rápidamente con el cuello estirado e inclinado como si olfateara el suelo. Algunas comienzan pronto a cavar su nido; unas demoran más en empezar, incluso horas, y otras se tranquilizan, quedándose quietas descansando o buscan un refugio y se acomodan en él.

Las fases siguientes son efectuadas con los miembros posteriores y consisten en una serie de movimientos que se repiten indistintamente, alternando los miembros en cada serie.

6.1.2 Excavación.

Se divide en los siguientes pasos:

- a) Excavación superficial
- b) Excavación profunda
- c) Forma final del nido

a) **Excavación superficial:** La hembra se detiene y manteniéndose totalmente erguida lleva hacia la parte medio-posterior del plastron una de sus patas y enterrando las uñas en el suelo gira el pie de iz-

quiera a derecha dos o tres veces aflojando la tierra y arrastrándola luego hacia atrás; cambia de extremidad, repite los movimientos, y así sucesivamente hasta producir una depresión superficial de unos dos o tres centímetros de profundidad.

b) **Excavación profunda:** Es el paso de mayor duración en todo el proceso. La hembra introduce la pata en la depresión formada; araña 4 ó 5 veces la parte anterior del hueco, desprendiendo la tierra; luego la arrastra hacia atrás y con la superficie plantar vuelta hacia arriba, la coge y la levanta lentamente hasta depositarla en el borde del nido. Así con esta serie de movimientos el hueco se va profundizando, la tierra se va acumulando en el borde del nido. A medida que esto sucede la parte posterior de la hembra se va descolgando cada vez más, dejando caer de vez en cuando sus excrementos, sobre todo orina.

c) **Forma final del nido:** Cuando el hueco ha alcanzado 7 ó más centímetros de profundidad (Tabla 6), la hembra pára de excavar y con el dorso de la pata roza varias veces los bordes del nido puliéndolo.

6.1.3 Oviposición y acomodación.

Una vez pulido el nido, la hembra coloca las patas en los bordes del hueco, descuelga la parte posterior del caparazón, mueve la cola de un lado a otro; se solivia un poco; hunde la cabeza y la cola se engruesa y asoma el primer huevo que luego cae al hueco. Los huevos pueden salir a intervalos de 30 segundos o demorar más de dos minutos, en cuyo caso se observan los esfuerzos de la hembra: repetidamente hunde la cabeza exhalando suspiros y soliviando el carapax. Los huevos son empujados y acomodados en el nido; esto lo hace una vez los haya puesto todos o a medida que van saliendo.

6.1.4 Cubrimiento.

Consiste fundamentalmente en tres series de movimientos:

Primero: Entierra las uñas en el borde del nido, 4 ó 5 veces destruyendo las paredes.

Segundo: Con tandas de movimientos de extensión y retracción de las patas hacia adelante, hacia el lado y hacia atrás, va recogiendo la tierra y el material acumulado alrededor del nido y lo echa en el hueco hasta cubrirlo totalmente. Las tandas pueden alternarse varias veces; además, esporádicamente introduce en el hueco la pata para compactar la tierra.

Tercero: Cuando el hueco está lleno, dirige al tiempo ambos miembros al centro del plastron y los presiona con fuerza en el suelo, luego levanta una de las patas y la deja caer con fuerza, así va compactando la tierra de tal manera, que es difícil, sin haberlo visto, decir donde se efectuó la postura. Nunca se observó que empleara el plastron para aplastar la tierra, ni que lo usara como pala, como lo co-

municó personalmente Juvenal Villalobos en Tolú (Sucre) a Medem (Dahl & Medem, 1964).

La hembra no se retira del nido antes de haberlo tapado por completo. Se ensayó varias veces colocando una hembra después de haber pucsto y llenado su nido en otro sin tapar, y la hembra aunque se viese muy cansada, no se retiró hasta tapar por completo el segundo nido. Después de terminado el proceso, la hembra se retira agotada y temblorosa, dirigiéndose muchas veces a tomar agua.

6.2 Formas de anidación.

La única forma de anidación que presentó *G. carbonaria* fue la descrita en los anteriores párrafos. Prefirió hacerlo durante el día y el tiempo empleado varió individualmente, siendo común el empleo de 1:42 horas a 4:40 horas (Tabla Nº 3), aunque se registró un caso excepcional en que una hembra empleó 8:42 horas, comenzando a las 17:00 horas y terminando a las 1:42 horas del día siguiente.

Los sitios preferidos para las posturas fueron los despejados, desprovistos de vegetación, húmedos y blandos, aunque no demasiado, ya que estos eran abandonados muy pronto.

En contraste, *G. denticulata* presentó tres formas de depositar los huevos:

- 1—Anidó en forma similar a *G. carbonaria*, con excepción de la primera fase.
- 2—Dejó regados los huevos en el suelo, sin ninguna protección.
- 3—Aprovechó las depresiones formadas por raíces y troncos caídos, los despejó y profundizó un poco, para depositar los huevos y luego los cubrió superficialmente con tierra y hojarasca.

Sobre las dos últimas formas de posturas se tiene información por parte de nativos y colonos (Silva Coutinho, 1968; Paulo Nogueira Neto, 1973; Medem, 1968, 1971; Medem et al., 1979). En el presente estudio la más común fue la del cubrimiento superficial de huevos, que se presentó exclusivamente en el corral Nº 42 (Fig. 20), zona correspondiente al guadual, cuyas raíces fueron aprovechadas para depositar los huevos. La forma de excavar y la de dejar los huevos regados se presentó sólo en el corral Nº 20 (Fig. 19), que poseía poca vegetación. En este corral se observaron las pocas excavaciones anotadas y se encontraron cinco nidadas regadas, y se observó, cuando la hembra Nº 2 trataba de pasar por encima de un tronco y de un individuo, dejó de repente salir 8 huevos uno tras de otro; movió las patas traseras simulando tapar y luego pasó al otro lado, quedándose quieta descansando.

Debido a las dificultades que presentó *G. denticulata* para su observación, por lo recelosa que se mostró, ya que cada vez que se le sorprendía en algún intento de postura suspendía de inmediato su actividad, no se pudieron precisar ni tiempos ni horarios, aunque parece que prefieren poner a la madrugada, antes de las 6 a.m.. Los sitios preferidos para la postura fueron los protegidos por vegetación, por troncos caídos o por el ángulo de una pared.

TABLA Nº 3

TIEMPOS EMPLEADOS EN PONER DE G. CARBONARIA

Nº	Excavación	Oveposición				Acomoda	Tapa	Total horas empleadas
		1º huevo	2º huevo	3º huevo	4º huevo			
3	17.00'-23.56'	23.57'				00.44'-00.51'	00.52'-01.42'	8.42'
6	16.00'-17.45'	17.46'			18.04'	18.05'-18.07'	18.08'-19.01'	3.01'
6	14.30'-15.49'	15.53'	15.53'30"	15.56'	16.00'	16.01'-16.07'	16.08'-16.45'	2.15'
8	10.38'-12.10'	12.26'	12.26'			12.27'-12.36'	12.37'-13.30'	2.52'
10	10.48'-13.17'	13.18'				13.30'-13.41'	13.42'-14.25'	3.47'
13	-15.51'	15.52'				16.01'-16.04'	16.05'-16.33'	
13	11.25'-12.31'	12.32'	12.36'	12.39'		12.40'-12.42'	12.43'-13.20'	1.55'
14	9.50'-12.42'	12.46'	12.52'	12.56'		12.57'-13.00'	13.01'-14.35'	4.40'
14	11.18'-13.24'	13.27'	13.28'	13.31'		13.32'-14.07'	14.08'-15.00'	3.48'
15	11.30'-13.40'	14.08'	14.15'	14.18'		14.19'-14.24'	14.25'-14.59'	3.30'
15	15.00'-17.15'	17.32'	17.35'	17.45'	17.46'	17.47'-17.48'	17.49'-18.30'	3.30'
15	15.30'-16.47'	16.58'	17.03'	17.05'	17.07'	17.08'-17.45'	17.46'-18.50'	3.20'
16	-17.48'	17.49'				17.53'-17.59'	17.59'-17.06'	
17	15.30'-18.46'	18.47'	18.48'	18.51'		18.52'-18.59'	19.00'-19.30'	4.00'
18	13.00'-14.09'	14.10'	14.11'			14.12'-14.14'	14.15'-14.50'	1.50'
18	15.40'-17.00'	17.01'	17.03'	17.04'		17.05'-17.15'	17.16'-17.45'	2.05'
18	-13.53'	13.54'	13.54'30"	15.35'		13.56'-14.05'	14.06'-14.44'	
19	14.45'-16.05'	16.07'	16.10'	16.13'		16.14'-16.42'	16.43'-17.00'	2.15'
19	11.30'-12.20'	12.24'	12.26'	12.28'30"	12.27'	12.28'-12.38'	12.39'-13.10'	1.40'

Las dos especies hicieron intentos infructuosos de poner, y con mayor frecuencia *G. denticulata* —sobre todo las hembras Nos. 8 y 9— cuando estuvieron en el corral N° 20, excavaron continuamente durante toda la temporada de postura sin llegar a poner. Esto pudo haber sido porque las condiciones de este corral no era propicias ya que, como se dijo antes, *G. denticulata* prefiere los sitios protegidos, especialmente por la vegetación.

Una hembra de *G. carbonaria* presentó una reacción "extraña": al finalizar la temporada de postura de 1977 era la única hembra de esa especie que no había puesto. Un día comenzó a excavar, hizo el hueco, lo pulló y luego lo tapó completamente, retrándose lentamente como si hubiera puesto. A este tipo de reacciones las denominó Lorenz (1977), "acción en el vacío". Es de anotar que esta hembra en años anteriores había puesto, lo mismo al año siguiente del suceso.

6.3 Época e intervalos de postura.

En *G. carbonaria* la temporada de postura de 1977-1978 se efectuó entre agosto y febrero, con un total de 34 posturas y 135 huevos; en el período 1978-1979 se efectuó de junio a enero con un total de 38 posturas y 137 huevos. El número por postura fue de 2 a 7, siendo común de 3 ó 4. El número de posturas por hembra por temporada fue de 2 a 5 (Fig. 34), con intervalos de 28 a 96 días (Tabla 4).

En *G. denticulata* la temporada de postura de 1977-1978 se efectuó entre septiembre y febrero, con un total de 15 posturas y 65 huevos; en el período 1978-1979 se efectuó de junio a marzo con un total de 16 posturas y 85 huevos. El número de huevos por postura varió entre 1 y 8, siendo más frecuente 4 u 8. El número de posturas por hembra sólo se pudo precisar en una hembra, que registró 4 posturas a intervalos de 26 a 137 días (Tabla 5), aunque se ha tenido información de

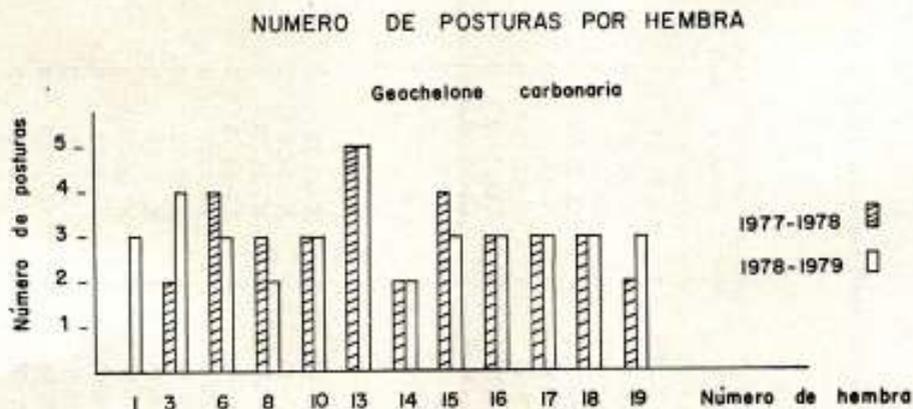


FIG. 34. — Número de posturas por hembra de *G. carbonaria*.

TABLA 4

Fechas posturas de huevos, # de huevos, intervalo de días entre postura y postura. *G. carbonaria*.

1977 - 1978

Nº	Fecha 1º postura	canti- dad	Fecha 2º postura	canti- dad	días	Fecha 3º postura	canti- dad	días	Fecha 4º postura	canti- dad	días	Fecha 5º postura	canti- dad
3	XI-17-77	3	I-25-78	2	100								
6	IX-5-77	4	X-11-77	5	36	XI-16-77	4	35	I-31-78	3	76		
8	IX-16-77	2	X-21-77	4	36	XI-17-77	3	26					
10	VIII-27-77	4	X-11-77	4	44	XI-17-77	4	36					
13	VIII-22-77	4	IX-23-77	6	31	XI-17-77	6	55	XII-15-77	7	32	I-12-78	5
14	IX-16-77	3	X-27-77	3	41								
15	IX-6-77	3	X-14-77	4	38	XI-15-77	4	31	II-19-78	2	96		
16	VIII-13-77	3	IX-21-77	6	38	X-26-77	5	36					
17	VIII-19-77	3	IX-29-77	4	41	XI-3-77	3	35					
18	IX-10-77	2	X-12-77	3	32	XI-15-77	3	44					
19	IX-29-77	3	XI-3-77	4	35								

1978 - 1979

1	IX-19-78	6	X-28-78	5	39	XII-5-78	3	38					
3	IX-9-78	5	X-23-78	2	44	XII-3-78	1	41	I-4-79	2	33		
6	X-13-78	4	XI-23-78	5	41	XII-30-78	2	37					
8	X-8-78	4	XI-12-78	3	34								
10	VII-14-78	3	X-10-78	4	87	XI-23-78	5	44					
13	IX-18-78	4	X-17-78	4	29	XI-18-78	6	31	XII-18-78	6	30	I-14-79	2
14	IX-16-78	3	X-22-78	3	36								
15	IX-9-78	3	XI-25-78	3	77	XII-29-78	4	34					
16	VIII-29-78	4	X-6-78	5	37	XI-15-78	4	40					
17	VII-18-78	3	IX-11-78	3	73	XII-3-78	3	84					
18	IX-12-78	2	XI-18-78	3	67	XII-22-78	2	34					
19	IX-27-78	3	X-31-78	3	34	XII-6-78	4	36					

TABLA 5

Fecha postura, # de huevos, intervalo de días entre postura y postura. *G. denticulata*

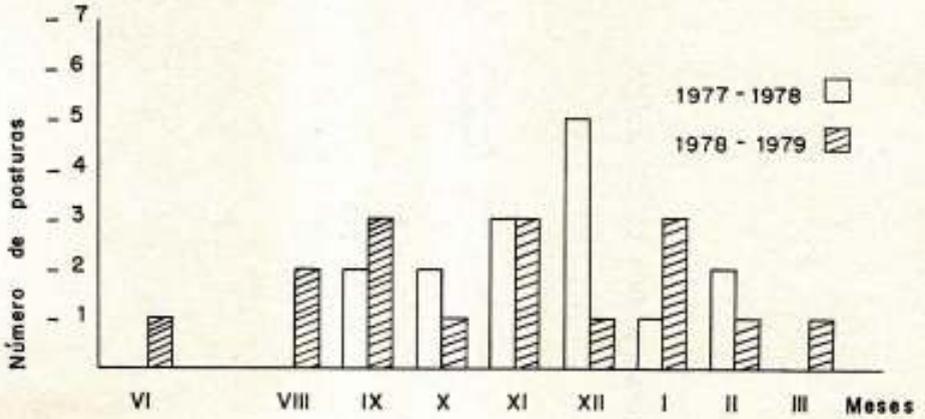
1978 - 1979

Nº ♀	Fecha 1º postura	cantidad	Fecha 2º postura	cantidad	días	Fecha 3º postura	cantidad	días	Fecha 4º postura	canti- dad	días
2	XI-29-78	8	I-30-78	6	63						
3	IX- 4-78	5	XI-22-78	8	79	I-30-79(*)	5	69			
4	VI- 7-78	5	IX-27-78(*)	8	112						
8	VIII- 3-78	8	XII-15-78	6	137	III-30-79	3	105			
11	VIII- 3-78	4	X-10-78	5	67	XI- 6-78	4	26	I-17-79	4	72

(*) No se comprobó que la postura perteneciera a la hembra.

NUMERO DE POSTURAS POR MESES

Geochelone denticulata



NUMERO DE POSTURAS POR MESES

Geochelone carbonaria

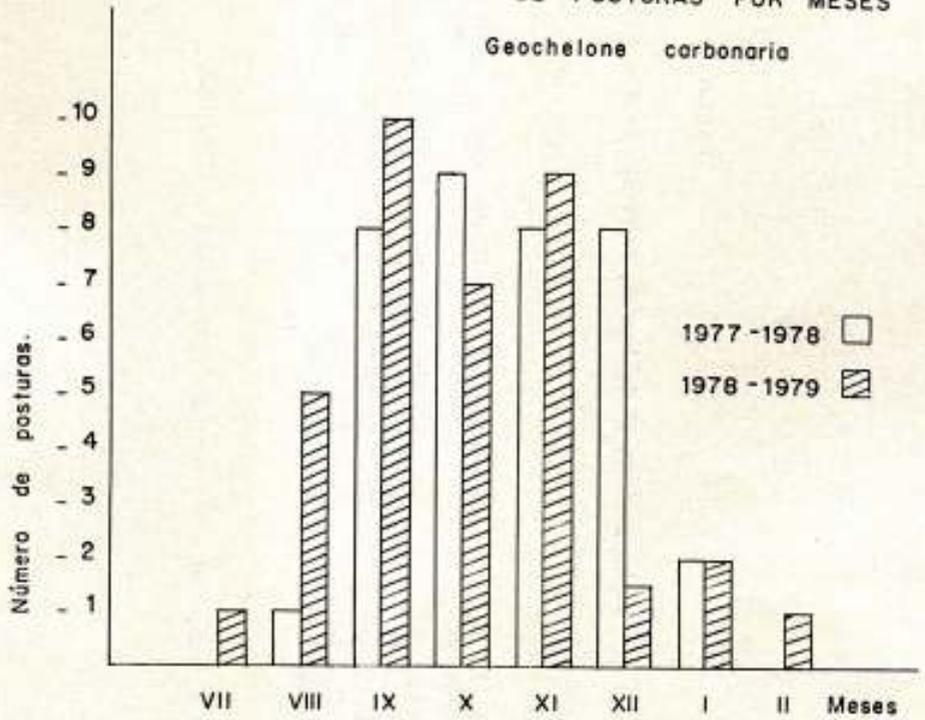


FIG. 35. -- Número de posturas por meses en las dos especies.

hembras que han depositado los huevos que corresponden a una postura en varios días, con 3 ó 5 días de intervalo.

En las dos especies se observó aumento en el período de postura (Fig. 35), en el número de huevos y en el número de posturas por hembra, que según informaciones recopiladas en años anteriores, el máximo era dos veces por año. Este fenómeno se le podría atribuir a un efecto de la cautividad, y al consumo con alguna frecuencia de un concentrado para gallinas que pudo estimular la producción de huevos.

6.4 Forma y tamaño de nidos y huevos.

En *G. carbonaria* los huevos pueden ser esféricos, ovalados o un poco alargados, siendo frecuentes los ovalados (Fig. 36). El tamaño de los huevos no tuvo gran diferencia con lo informado por Medem y col. (1979) (Tabla 8). Los nidos tienen forma de botija, con un lado más abultado que el otro. El tamaño de estos es variable y no depende del tamaño de la hembra ni del número de huevos depositados, ya que muchas veces una hembra pequeña puede cavar un hueco más grande y profundo que una hembra grande, y depositar el mínimo de huevos (Tabla 6).

En *G. denticulata* la mayoría de los huevos son esféricos o un poco ovalados y en general son de mayor tamaño que los de *G. carbonaria* (Fig. 36). El tamaño y el peso promedio tampoco presentaron diferencia a lo reportado por Medem y col. (1979) (Tabla 8). La estructura de la cáscara en la mayoría de los huevos es mucho más gruesa y de superficie más rugosa y absorbente que los huevos de *G. carbonaria*. Los nidos excavados fueron de forma similar a los de *G. carbonaria* pero un poco más profundos (Tabla 7).

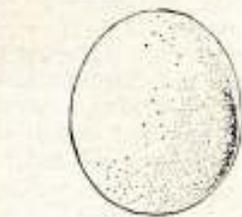
7 — ORGANIZACION SOCIAL

7.1 Sociabilidad.

En la naturaleza los individuos de las dos especies son solitarios, careciendo de un patrón social definido. La agrupación sólo ocurre cuando hay comida abundante v. gr., una res putrefacta, frutos caídos y en refugios grandes (Gumilla, 1741, Medem en comunicación personal). En cautividad el tipo y nivel de sociabilidad fue determinado recordando los sitios de descanso de las tortugas y las posiciones (contactos) asumidos por los individuos con referencia a otros.

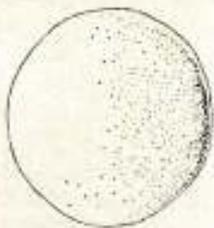
En el corral N° 42, con el mayor número de refugios, *G. carbonaria* registró el 3% de contactos, con las mayores frecuencias entre los individuos Nos. 2, 3, 4, 11, 12 y 16 en los sitios D, L y J, caracterizados por depresiones, formadas por los cortes de raíces de guadua y por los ángulos de la pared. *G. denticulata* no presentó contactos en este corral, pero sí mostró preferencia por los refugios del área del guadua (Figura 20).

Huevos de *Geochelone denticulata*



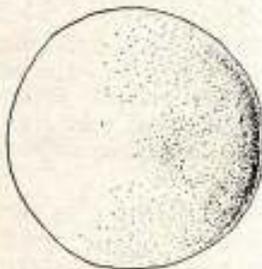
No. 172

4.4 x 3.7 ctm.



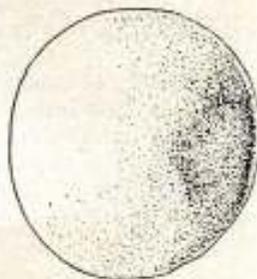
No. 110

4.7 x 4.5 ctm.



No. 148

5.7 x 5.8 ctm.



FER

No. 123

5.9 x 5.45 ctm.

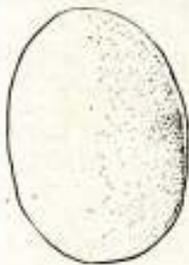
Huevos de *Geochelone carbonaria*



No. 151

4.4 x 3.7 ctm.

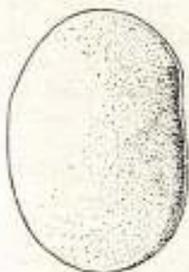
P. 37.0 gm.



No. 171

5.5 x 3.9 ctm.

P. 52.0 gm.



No. 29

5.7 x 3.9 ctm.

P. 53.7 gm.

TABLA Nº 6

DIMENSIONES DE LOS NIDOS DE *G. CARBONARIA*

Nº ♀	Carapax cms.	Diámetros entrada cms.	Diámetros fondo cms.	Profundidad cms.	# de huevos
6	26.9	10.0x 7.0	11.0x 8.0	9.5	6
6	"	10.5x 9.5	9.0x 7.0	10.0	5
6	"	10.0x 9.0	13.0x10.0	8.0	4
8	29.2	10.0x 9.0	11.0x10.0	8.5	2
8	"	16.0x11.0	8.5x 7.0	11.0	4
10	30.7	9.0x 8.5	11.5x 8.5	9.5	4
10	"	9.5x 7.5	11.5x11.5	12.0	4
13	29.8	8.5x 6.0	11.0x 7.0	8.0	4
13	"	8.0x 6.0	9.0x 8.0	10.0	6
13	"	10.0x 7.0	11.0x 7.0	9.0	5
14	28.2	9.5x 8.0	12.0x10.0	9.5	3
14	"	12.0x 8.0	13.0x 8.5	8.0	3
15	29.0	10.0x 7.5	10.5x 8.5	11.0	3
15	"	10.0x 8.0	10.5x 9.5	9.5	4
15	"	8.0x 7.0	12.0x 8.0	7.5	4
15	"	10.0x 8.0	10.0x 6.0	7.0	2
16	33.6	14.0x13.0	17.0x 7.0	13.0	6
16	"	12.0x10.0	16.0x 9.0	13.0	5
17	29.5	10.0x 8.0	12.0x 9.0	10.0	4
17	"	10.0x 7.0	12.0x 9.0	8.0	3
18	27.7	11.0x 6.0	12.0x 7.0	7.5	2
18	"	10.0x 6.5	10.0x 7.5	8.0	3
18	"	12.0x 6.0	13.0x 7.0	7.5	3
19	27.8	7.0x 6.0	9.0x 8.5	9.0	3
19	"	8.0x 7.0	12.0x 7.0	8.0	4

TABLA Nº 7

DIMENSIONES DE LOS NIDOS DE *G. DENTICULATA*

Nº ♀	Carapax cms.	Diámetros entrada cms.	Diámetros fondo cms.	Profundidad cms.	# de huevos
11	35.8	12.0x11.0	6.0x 5.0	16.0	4
3	37.0	14.0x16.0	10.5x 8.5	9.0	8
4	38.8	9.0x 7.0	12.0x 8.0	14.0	6
3	37.0	10.0x 9.0	14.0x 9.5	15.0	3

TABLA 8

TAMAÑO Y PESO DE HUEVOS, TAMAÑO DE CRIAS
PERIODO DE INCUBACION, DURACION DEL OVIRRUPTOR⁽¹⁾

Especie	HUEVOS				CRIAS				Duración Ovirruptor	
	Tamaño cm.	Peso gr.	Incubación días	Carapax cm.	Plastron cm.	SMV cm.	Ancho cm.	Alto cm.		Peso gr.
G. carbonaria	5.9x4.8	68.5	202 días	5.5	4.9	4.7	5.0	3.0	40.7	95 días
G. denticulata	5.9x5.6	112.0	152 días	5.6	4.9	4.7	5.0	3.3	48.0	Sin datos
G. carbonaria	4.0x3.7	31.7	105 días	3.7	3.2	2.9	3.1	2.5	17.5	28 días
G. denticulata	4.3x4.0	41.5	128 días	4.7	4.5	4.3	3.8	2.9	30.0	Sin datos
G. carbonaria	4.9x4.2	50.2	150 días	4.6	4.0	3.8	4.0	2.8	29.4	57 días
G. denticulata	5.1x4.8	72.4	136 días	5.2	4.8	4.6	4.6	3.1	42.0	Sin datos

⁽¹⁾ Tomado de Medem et al., 1979.

En el corral N° 20 con el menor número de refugios, *G. carbonaria* registró un 10,9% de contactos, principalmente entre los individuos Nos. 2, 7, 8, 12 y 17 en los sitios D, E y L, formados por troncos caídos y por el ángulo de la pared. *G. denticulata* registró un 9% de contactos, con mayor frecuencia entre los individuos Nos. 3, 5 y 6 en el sitio A, correspondiente a un ángulo del corral, y entre los individuos 10 y 11, que prefirieron el sitio J formado por ramas bajas de una enredadera y la pared (Figura 19).

Cada individuo seleccionó el refugio de su preferencia y algunos ejemplares se inclinaron a usar repetidas veces un refugio determinado, presentándose consecuentemente el apiñamiento y los contactos entre sus caparazones. Debido a esto se observa que la frecuencia de los contactos aumenta cuando la disponibilidad de los refugios disminuye y cuando el número de individuos es alto, tal como lo anota Auffenberg (1969a.) para *G. denticulata*. Esto es válido para las dos especies, aunque en *G. carbonaria* el aumento de los contactos también parece deberse a la preferencia de los individuos de esta especie, a ocupar los refugios donde ya haya otros, así existan muchos otros refugios alrededor. Esto se observó tanto en cautividad (corral N° 42) como en el Territorio Faunístico El Tuparro, Vichada, en el cual en una área de muchas cuevas, fue común encontrar durante varios días morrocayos negros en una sola cueva.

7.2 Jerarquía.

La jerarquía en tortugas está determinada por la superioridad en los encuentros agresivos, en orden a regular el acceso a la comida, a la reproducción y a los sitios de descanso. Hay un sistema simple de dos niveles: "el alto, que al menos en alguna extensión, controla las actividades del otro nivel" (Auffenberg, 1977).

En *G. carbonaria* la totalidad de la agresión, exceptuando un caso, la exhibieron los machos, principalmente en los meses de mayor actividad sexual. Los dominantes en su orden fueron: 2, 12 y 7, siendo los ejemplares de mayor tamaño. Su forma de agredir consiste esencialmente en mordiscos dirigidos a la cabeza, a los miembros anteriores y posteriores de su oponente, empleando ocasionalmente el topeteo. El macho 2 fue el más agresivo; atacaba a hembras, machos y juveniles: caminaba rápido con el cuello estirado, se acercaba a las parejas en monta y mordía al macho, a la hembra o a ambos, interrumpiendo así la actividad sexual. Ocasionalmente atacó a individuos que estaban comiendo. Los machos 12 y 7 atacaron a machos y a juveniles, pero nunca a hembras.

Nunca se observó que el atacado se enfrentara con el atacante; siempre optaba por huir o por retraer patas y cabeza en el caparazón. Aunque los ataques eran de corta duración, algunos eran de tan extrema violencia, que el atacado era lesionado, llegando a sangrar. La jerarquía establecida coincide con la frecuencia en la monta; es decir, que los machos dominantes exhibieron más actividad sexual.

Las hembras, en cambio, no exhibieron agresividad, a excepción de la hembra Nº 1, que atacó una vez a otra hembra topeteándola cuando estaban reunidas comiendo.

En *G. denticulata* tanto machos como hembras mostraron agresividad durante casi todo el año, siendo común en los machos durante los meses de mayor actividad sexual, y en las hembras durante los meses de postura. La forma de agredir consiste principalmente en el topeteo: el atacante retrae la cabeza, extiende las patas traseras y se impulsa hacia adelante, golpeando con fuerza el carapax de un oponente; a menudo lo arrastra algunos metros, o si no vuelve a golpearlo repetidas veces hasta lograr darle la vuelta y dejarlo sobre el dorso. No siempre el combate termina así, sino que el atacante vuelve a golpear a su contrario, lo volteo dejándolo en posición normal y continúa topeteándolo hasta que su rival huye. Muchas veces el agredido se enfrenta a su atacante, quedando sus proyecciones gulares trabadas, y así se empujan y arrastran mutuamente, hasta que uno de los dos cede retirándose, o es volteado por medio de la proyección gular del otro.

Estos encuentros se prolongaron por muchos minutos, incluso por horas, llegándose a escuchar el golpe de sus caparazones a una distancia de aproximadamente 15 metros. También emplean —aunque con menos frecuencia— los mordiscos, dirigidos principalmente a la cabeza y miembros anteriores.

Los machos 1 y 10 fueron los más agresivos; los enfrentamientos entre ellos fueron comunes, resultando siempre vencido el Nº 10. Atacaron a los otros machos, principalmente a los más jóvenes y ocasionalmente a las hembras. En contraste con los machos de *G. carbonaria*, la actividad sexual en los machos dominantes no sobresalió de la del resto.

Las hembras al igual que los machos agreden topeteando y mordiendo; pero en contraste con ellos, sus encuentros se prolongan por pocos minutos y sus ataques fueron exclusivamente contra hembras o contra los machos de menor tamaño o recién llegados al corral, pero nunca contra los machos mayores. La hembra Nº 4 fue la más agresiva: atacaba a las otras, ya estuvieran comiendo o descansando; estos ataques aparentemente nunca tuvieron razón de ser, ya que los presentó durante cualquier época del año. En cambio, en el resto de hembras ocasionalmente se presentaron los encuentros agresivos entre ellas y sólo durante la temporada de postura. La hembra Nº 2 fue la única que se le enfrentó, pero siempre salía en retirada; las demás hembras muchas veces al verla acercarse, se retiraban del sitio o retraían cabeza y cuerpo en el caparazón.

Patterson, 1977, sugiere que la materia fecal proveniente de un macho dominante causa dispersión en sus congéneres. En *G. carbonaria* y en *G. denticulata* la materia fecal proveniente de cualquier individuo de la misma especie no ejerció reacción alguna en sus coespecíficos, ya que con frecuencia los individuos tanto los dominantes como los no dominantes, depositaron sus excrementos en los sitios don-

de se refugiaban, no alterando la preferencia de los otros, por el mismo lugar.

7.3 Territorialidad.

Un territorio puede ser la posesión de un solo animal que no tolera en él la existencia de ningún individuo de la misma especie; pero también puede ser la propiedad de un grupo que niega totalmente el acceso a los no miembros.

G. carbonaria no mostró ningún tipo de territorialidad. Todas las veces que se incluyeron individuos nuevos de la misma especie al corral que ocupaban, ningún individuo perteneciente al corral mostró interés por los intrusos. Lo mismo sucedió a los adultos recién llegados; pero en cambio los juveniles recién llegados al corral se mostraron inquietos; caminaban rápido hacia los adultos, y una vez cerca de ellos movían la cabeza horizontalmente y caminaban detrás o a la par con ellos por varios minutos. Los adultos ocasionalmente contestaron a los movimientos de cabeza de los juveniles.

En contraste, *G. denticulata* fue muy territorial. Cuando un individuo nuevo de la misma especie era introducido al corral, si era macho, éste se dirigía rápidamente al primer individuo que divisara, ya fuera macho o hembra y se le colocaba de frente, moviendo repetidas veces la cabeza con los movimientos típicos de la especie; casi siempre recibía como respuesta un topetazo, un mordisco o ambos. Inicialmente los intrusos respondieron a los ataques, pero debido a la superioridad de los otros, optaron por huir y refugiarse lejos del alcance de sus atacantes. Fueron embestidos tanto por machos como por hembras, pero con mayor intensidad por parte de los machos dominantes, los cuales los perseguían y atacaban con tanta saña, que llegaron a ser lesionados gravemente, y fueron obligados a buscar refugio, ya en la vegetación o en la poceta, permaneciendo en estos lugares más de 40 días consecutivos, con raras salidas a comer.

Si el intruso era hembra, ésta se acercaba al primer individuo que viera y se quedaba quieta frente a él, sin hacer ningún movimiento de cabeza. Esta era igualmente agredida, sobre todo por los machos, pero con menos intensidad, ya que una vez atacada, se retiraba y no era perseguida. Los individuos nuevos nunca fueron aceptados por el rebaño; por lo tanto fueron separados para evitar que murieran lesionados o de inanición.

7.4 Reacciones interespecíficas.

Cuando las dos especies comparten un mismo territorio no muestran reacciones especiales entre ellas, a excepción de la época de celo, en que algunos machos de *G. carbonaria* muestran interés sexual por las hembras de *G. denticulata*, llegando a copular con ellas.

8 — CRIAS Y JUVENILES

Se llamarán crías a los ejemplares desde que nacen hasta cumplir un año de edad; juveniles desde un año, hasta alcanzar la edad adulta. Es difícil situar exactamente el límite superior de los juveniles, pues aunque los machos empiezan a montar a los cinco años, no se han observado en cópula a esta edad; las hembras ponen sus primeros huevos a los 11 años (Medem et al., 1979). El límite convencional para dar por iniciada la edad adulta, podría ser a los 10 años.

La comparación sólo puede hacerse respecto a las crías. No fue posible obtener juveniles de *G. denticulata*, puesto que los ejemplares de esta especie que nacieron durante el tiempo que duró el presente trabajo, fueron los primeros obtenidos en la Estación, a excepción de uno que apareció en los corrales en junio 4 de 1975 y murió en julio 30 del mismo año.

8.1 Número de crías.

El número de crías resulta mucho menor que el de los huevos correspondientes: de *G. carbonaria*, eclosionaron el 65% de los huevos puestos en 1977 y el 56% de los de 1978; de *G. denticulata*, nacieron el 17% de los huevos de 1977 y el 11% de los de 1978; para las dos especies, el número de crías nacidas en 1978, fue mayor que el de las nacidas en 1979, a pesar de que los huevos de la primera nidada fueron menos (ver anidación y postura).

Aunque para *G. carbonaria*, los meses con mayor porcentaje de huevos puestos fueron en las dos temporadas, septiembre, octubre y noviembre, el 60% de las crías nacieron en marzo del año siguiente, coincidiendo con la iniciación de las lluvias, o sea que se aprovechan los meses cálidos para la incubación y la lluvia que ablanda la tierra, para la salida de la cría; el hecho de que esto suceda aún en condiciones artificiales de incubación, indica que puede estar fijado genéticamente.

8.2 Viabilidad de los huevos.

En general, la viabilidad de los huevos de determinada hembra no es constante; pueden eclosionar el 100% de los huevos de una postura y el 0% de los de la siguiente. En contraste, el orden de la postura (ver anidación y postura), parece influir bastante en el porcentaje de neonatos resultantes, así: de las dos temporadas de postura observadas, en la de 1977-1978, eclosionaron aproximadamente el 67% de la suma total de los huevos de la primera postura de todas las hembras de *G. carbonaria*; de la segunda, aproximadamente el 78%; de la tercera, aproximadamente el 74%; de la cuarta, aproximadamente el 33% y de la quinta el 0%. En la de 1978-1979, de la primera postura, aproximadamente el 48%; de la segunda, aproximadamente el 69%; de la tercera, aproximadamente el 63%; de la cuarta y de la quinta el 0%.

Para *G. denticulata* no se efectúa el análisis anterior, por no disponerse de material suficiente.

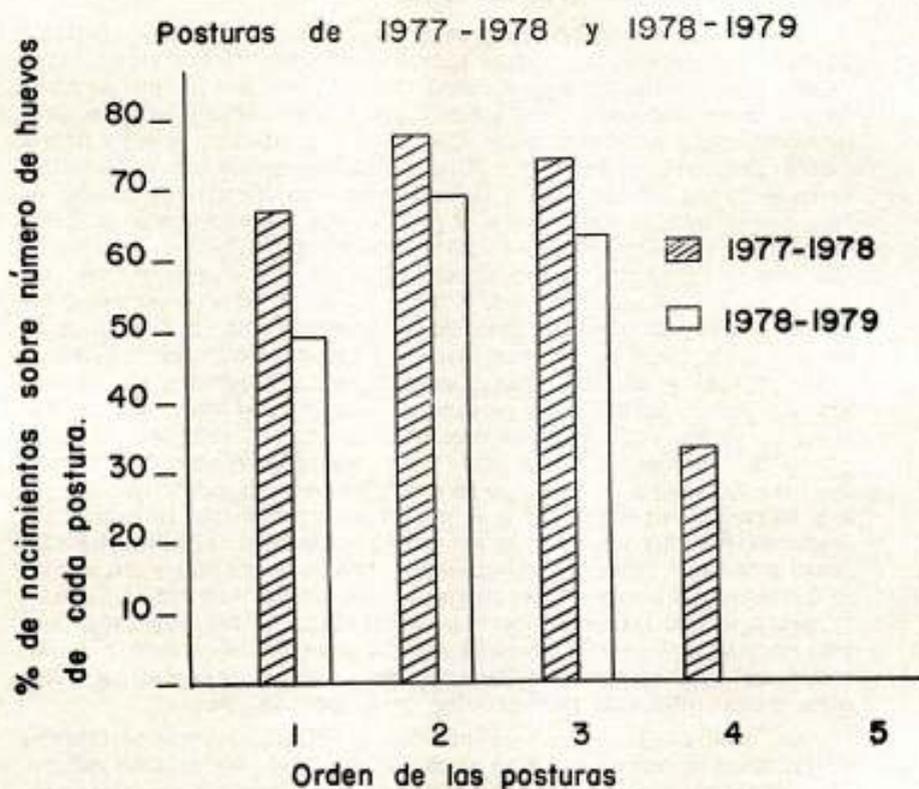


FIG. 57. — Viabilidad de los huevos de *G. carbonaria*, según el orden de la postura.

Según Medem et al., (1979) la duración promedio de la incubación es de 150 días para los huevos de *G. carbonaria* y 136 días para los huevos de *G. denticulata* (ver Tabla 8). Se presenta mucha variación en el período que separa el nacimiento de dos crías de una misma nidada; se han registrado desde pocos minutos, hasta 34 días.

Al examinar los huevos que no eclosionaron, se encontró que la mayoría de los de *G. carbonaria*, estaban secos o en descomposición, sin embrión, mientras que los de *G. denticulata*, tenían en gran parte el embrión muerto, seco, descompuesto o lleno de hongos en diferentes etapas de desarrollo, incluso completamente formados. Esto podría deberse a la consistencia de la cáscara, más gruesa y dura que la de los huevos de *G. carbonaria*, aunque aparentemente más porosa, lo que dificultaría la salida de la cría y facilitaría el ataque de los hongos.

8.3 Comportamiento de las crías.

Después de que la cría perfora el huevo, tarda un tiempo variable en salir completamente, por lo común uno o dos días, aunque puede demorar desde una hora hasta siete días. En los huevos que se mantienen en un medio artificial, donde les da el aire, algunas veces se seca la substancia mucosa que cubre el embrión y la cáscara se pega firmemente al caparazón de la cría, dificultándole o impidiéndole la salida. Probablemente esto se deba a las condiciones artificiales de nacimiento y hagan falta la humedad y la presión que proporcionaría la tierra si el huevo estuviera enterrado normalmente. En 8 huevos dejados en un terrario, bien cubiertos y presionados con tierra ligeramente húmeda, las crías demoraron dos o tres días en dejar el huevo después de perforado y la cáscara quedó completamente rota; a diferencia de los que están fuera de la tierra, los recién nacidos duraron enterrados hasta 13 días, y al salir estaban perfectamente formados, sin el saco vitelino visible. Inicialmente se mostraron más asustadizos que los nacidos en medio artificial. Comúnmente, las crías al salir buscan refugio entre la hojarasca, removiendo tierra suelta, ayudadas del ovirruptor (ver morfología de crías), o se esconden bajo un objeto que las cubra. Cuando son molestadas o se les sorprende, guardan la cabeza resoplando como los adultos, a la vez que abren la boca; al colocarles algo junto a la parte anterior del caparazón, tratan de morder y sin aflojar lo que muerdan, esconden rápidamente la cabeza. Los recién nacidos permanecen sin comer varios días, alimentándose del vitelo que tienen en reserva; este tiempo varía individualmente; unos tardan 5 días y otros más. Les gustan los mismos alimentos que a los adultos; al principio tienen dificultad para morder, pero aprenden pronto.

Las crías de *G. carbonaria*, nacidas en 1978, se dejaron en corrales desprovistos de vegetación y se amontonaron hojas secas como refugio. Diariamente se les suministraba alimento, consistente la gran mayoría de las veces de zanahoria (*Daucus carota*), plátano (*Musa paradisiaca*) o guayaba (*Psidium guajava*); muy excepcionalmente carne o pescado. Los recién nacidos mostraron gran apetito las primeras semanas y crecieron muy rápidamente hasta los tres meses aproximadamente; luego disminuyó notoriamente el apetito y un gran número de crías empezó a perder peso. Aunque se les colocara alimento en el corral, no salían de sus refugios; era necesario llevarlos junto a la comida para que se alimentaran. Esta nidada fue diezmada por ratas principalmente: de 89 individuos nacidos, sobreviven 42 al año de edad aproximadamente. A esta edad, cuatro crías presentaron además pérdida total del apetito y una aparente destrucción del tejido óseo de las placas ventrales. Se enviaron tres para su estudio al Dr. Michael Stoskopf, Veterinario del Baltimore Zoo., E.E. U.U.; sólo uno sobrevivió. En el examen de parásitos se encontraron ascaris (*Ascaroidea*) pendientes de identificación; aún no se ha recibido el diagnóstico completo. Al cumplir unos trece meses de edad, se colocaron los sobrevivientes de la nidada, en un corral con diferente vegetación herbácea; se tornaron de nuevo activos y se les mejoró el apetito. Anteriormente se había en-

sayado mantenerlos a temperatura más alta que la del medio, usando un bombillo que les suministrara calor, durante dos meses; pero no se observó ninguna diferencia con los dejados a la intemperie.

Las crías de *G. carbonaria*, nacidas en 1979, se colocaron directamente en un corral con vegetación variada. Además, se les ha suministrado el mismo tipo de alimento adicional que a los anteriores: han estado aparentemente sanas y han crecido bien; pero recientemente, al cumplir la mayoría de ellos cuatro meses, se nota que empiezan a comer menos y a bajar de peso. Hasta esta edad, la mortalidad ha sido del 10%; de 77 nacidos sobreviven 67.

Anteriormente en la Estación, se obtuvieron con frecuencia neonatos de *G. carbonaria*, pero la mayoría murió. Posiblemente estuvieron muy hacinados, lo que favoreció la infección parasitaria, puesto que comen continuamente sus excrementos; en algunos años, 1975, 1977 por ejemplo, la mortalidad fue del 100%; la causa se desconoce. Dos crías de 1977, examinadas inmediatamente después de morir, tenían el estómago lleno de trozos de metal oxidado, del fondo de la jaula en la cual estaban. El examen del ICA, efectuado a otro ejemplar, dio como resultado infección estomacal, causada por hongos no determinados.

Las crías de *G. denticulata*, igual que las de *G. carbonaria*, siempre están a la defensiva y son más ruidosas y agresivas si se sienten atacadas. Tampoco comen durante los primeros días de vida; en las dos temporadas de nacimientos observadas, no mostraron buen apetito. Presentaron mortalidad alta: de 11 individuos que nacieron en 1978, murieron 8 durante el primer año (aprox. un 73%); de 9 nacidos en 1979, han muerto 5 durante los primeros cinco meses (aprox. un 56%). El proceso en general ha sido el mismo: se mueren recién nacidos, o se tornan apáticos, dejan de comer y mueren. Se han hecho ensayos de suministrar a las crías enfermas, suplementos vitamínicos y minerales, purgantes y protección contra los cambios bruscos de temperatura; pero no se ha tenido éxito.

En cuanto a los juveniles de *G. carbonaria*, su comportamiento no es muy activo; permanecen bastante tiempo en sus refugios; comen bien y se bañan más a menudo que los adultos. No se observó ningún intento de agresión entre ellos o hacia los adultos. A pesar de que Campbell (1967), reporta vocalización en un juvenil, esto no fue registrado mientras se efectuó el presente estudio.

Por razones desconocidas, en la Estación "Roberto Franco" no ha sido satisfactoria la reproducción de *G. denticulata*; además de los problemas que afectan a los huevos, se deben estudiar los posibles factores que inhiben el normal desarrollo de las crías. Unos de estos pueden ser la falta de proteínas animales y la alimentación poco variada, con la subsiguiente deficiencia de vitaminas y minerales.

LISTADO DE LOCALIDADES (*)

*Geochelone carbonaria**Geochelone denticulata*

<i>Geochelone carbonaria</i>	<i>Geochelone denticulata</i>
	CHOCO:
12 Acandí	
13 Unguía	
57 Parque de Los Katios	
	ANTIOQUIA:
58 San Bartolo	
	CORDOBA:
9 Los Limones	
71 Betanci	
72 San Andrés de Sotavento	
	SUCRE:
6 Sincelejo	
7 Tolú	
	BOLIVAR:
1 María la Baja	
2 Ríoviejo	
3 San Cayetano	
4 Arjona	
5 Cartagena	
59 Soplaviento	
	MAGDALENA:
8 Santa Ana	
	CESAR:
60 Chimichagua	
61 Valledupar	
62 Aguachica	
	GUAJIRA:
10 Fonseca	
11 Barrancas	
	TOLIMA:
14 Honda	14 Honda
63 Suárez	
	CUNDINAMARCA:
64 Santandersito	
65 La Mesa	
	ARAUCA:
18 Río Cravo Norte	
	CASANARE:
15 Orocué	25 Río Chire
16 Paz de Ariporo	25 Orocué
17 Trinidad	

(*) Véase mapa de la pág. 60.

*Geochelone carbonaria**Geochelone denticulata*

<i>Geochelone carbonaria</i>	<i>Geochelone denticulata</i>
	META:
22 San Pedro de Arimena	27 Alto Guayabero
	28 Río Duda
	29 Río Cafre
	30 Río Guayabero
	31 Río Sansa
	32 San Juan de Arama
	33 Bajo río Guéjar
	34 Peralonso
	35 Villavicencio
	36 Laguna de Umacita
	37 Puerto Colombia
	38 Río Guaviare
	39 Río Ariari
	66 Serranía de La Macarena
	VICHADA:
19 Santa Rosalia	47 Santa Rita
20 Santa Rita	48 Río Uvá
21 El Tuparro	49 Río Cadá
	GUAVIARE:
	40 Tacunemita
	41 Alto caño Itilla
	42 El Retorno
	43 Caño Grande
	54 San José del Guaviare
	VAUPES:
	44 Caño Tuy (Ti-Paraná)
	45 Soratama
	46 Río Apaporis
	67 Mitú
	CAQUETA:
23 Llanos del Yari	50 Isla La Vieja (Río Caquetá)
	51 Donceyo
	52 Río Tuña
	53 Llanos del Yari
	68 Río Ortegua
	PUTUMAYO:
	55 Río Orito
	69 Río Mecaya
	70 Mocoa
	AMAZONAS:
	56 Leticia
	SAN ANDRES Y PROVIDENCIA:
Isla Providencia	

TABLA Nº 9

DIMENSIONES DE *GEOCHELONE CARBONARIA*

Nº	sexo	carax- dax	plastron	ancho	alto	sutura hume- ral	sutura femo- ral	longi- tud cola
IRF 111**	♂	36.6	30.8	18.2	9.5	4.1	6.8	10.0
IRF sin Nº++	♂	35.4	29.6	19.7	9.9	5.5	6.3	—
IRF 110**	♂	35.0	30.7	18.8	10.5	5.7	6.1	12.0
IRF 422**	♂	32.6	25.6	17.6	10.8	4.2	5.5	11.0
IRF 113**	♂	32.2	27.6	18.2	11.4	4.8	6.0	8.5
IRF 495**	♂	31.8	27.4	18.6	11.3	4.6	6.4	9.4
IRF sin Nº++	♂	30.9	28.0	19.0	10.7	4.7	5.6	—
ICN 1735++	♂	30.8	25.3	19.3	10.8	4.2	5.2	—
IRF sin Nº++	♂	30.7	27.2	17.8	11.1	4.4	6.3	—
IRF 452**	♂	28.3	24.2	18.0	9.6	4.8	5.1	—
IRF 153++	♂	27.5	22.3	15.8	10.8	4.0	4.5	—
ICN 1756++	♂	27.2	23.0	16.9	10.3	4.1	5.1	—
IRF 128**	♂	27.0	23.0	14.7	9.0	4.2	5.5	10.0
IRF 834**	♂	25.7	22.9	14.9	9.0	4.6	5.3	8.4
IRF 679* Juv.	♂	25.6	23.5	16.2	11.2	5.3	6.0	—
ICN 1753++	♂	25.5	22.4	14.8	10.3	3.5	5.6	—
IRF 672* Juv.	♂	25.3	22.4	15.2	10.6	6.0	6.0	—
IRF 675* Juv.	♂	24.0	27.0	15.5	12.0	4.0	5.9	—
ICN 1747+ Juv.	♂	21.3	18.3	12.1	8.6	3.0	4.3	—
IRF 678* Juv.	♂	20.9	19.2	13.2	10.5	4.6	5.3	—
IRF 337**	♀	33.6	27.6	20.2	14.5	4.7	5.5	4.2
IRF 549**	♀	31.3	26.8	17.6	12.2	5.0	5.0	5.0
IRF 114**	♀	30.7	24.7	16.9	12.7	4.3	4.9	5.8
IRF 115**	♀	29.8	25.5	17.1	12.5	4.2	5.3	5.6
IRF 423**	♀	29.5	24.6	17.6	11.7	3.8	5.2	—
IRF 117**	♀	29.2	24.2	16.3	12.3	3.6	4.9	6.0
IRF 116**	♀	29.0	25.5	15.8	11.4	5.2	5.4	5.3
IRF sin Nº+	♀	29.0	23.0	16.7	11.5	4.5	4.9	—
IRF 369++	♀	28.8	24.4	18.0	12.5	4.5	4.6	—
IRF 336++	♀	28.4	24.4	17.8	12.0	4.5	4.6	—
IRF 819**	♀	28.2	24.3	17.1	13.0	4.7	4.7	3.6
IRF 330**	♀	27.8	24.3	16.6	12.5	4.2	5.2	4.9
IRF 329**	♀	27.7	25.0	15.2	12.5	4.6	4.7	5.8
IRF 154**	♀	27.1	23.1	15.1	11.0	3.4	4.6	4.2
IRF 332**	♀	26.9	23.5	15.8	14.0	3.9	5.1	5.0
IRF 335++	♀	26.7	24.1	18.1	10.8	4.4	4.7	—
IRF 683* Juv.	♀	22.6	20.9	14.4	10.8	3.4	4.8	—
IRF 674* Juv.	♀	20.7	18.6	13.9	10.2	3.6	4.6	—
IRF 681* Juv.	♀	20.4	18.9	13.4	9.7	4.4	5.8	—

* Ejemplar vivo, dimensiones no utilizadas en el análisis estadístico.

** Ejemplar vivo, dimensiones utilizadas en el análisis estadístico.

+ Ejemplar disecado, dimensiones no utilizadas en el análisis estadístico.

++ Ejemplar disecado, dimensiones utilizadas en el análisis estadístico

IRF Instituto "Roberto Franco". Villavicencio.

ICN Instituto de Ciencias Naturales. U. Nal. Bogotá.

Juv. Juvenil.

TABLA Nº 10

DIMENSIONES DE *GEOCHELONE DENTICULATA*

Nº	sexo	carapax	plastron	ancho	alto	sutura humeral	sutura femoral	longitud cola
IRF 376++	♂	44.2	39.7	28.0	14.5	10.4	6.5	—
IRF 269++	♂	44.0	39.2	27.6	14.0	11.0	6.5	—
ICN 1757++	♂	43.9	40.3	25.0	15.9	10.5	8.7	—
ICN 1734++	♂	41.9	39.9	24.3	14.5	10.0	7.0	—
IRF 829**	♂	41.6	38.8	24.3	13.7	9.5	6.4	9.3
IRF 174**	♂	40.3	36.0	23.7	13.7	9.9	6.0	9.5
IRF 134**	♂	40.2	37.1	24.3	13.5	10.1	6.7	6.5
IRF sin Nº++	♂	39.7	37.4	23.6	15.1	8.9	5.7	—
IRF sin Nº++	♂	39.4	34.1	23.6	13.0	9.0	6.0	—
ICN 67++	♂	38.2	34.2	21.5	11.5	8.4	6.0	—
IRF sin Nº++	♂	37.1	33.7	22.8	12.5	8.0	5.3	—
IRF sin Nº++	♂	37.0	33.5	22.9	13.3	8.4	5.4	—
ICN 61++	♂	36.7	33.2	22.6	12.9	7.3	4.6	—
IRF sin Nº++	♂	34.4	30.5	20.7	12.2	7.6	5.0	—
IRF sin Nº++	♂	32.5	29.8	18.7	12.6	8.2	5.2	—
IRF 850*	♂	29.4	25.6	17.5	12.9	6.8	4.1	6.5
IRF sin Nº+	♂	29.2	27.6	20.2	10.8	6.2	5.0	—
IRF 812*	♂	27.6	26.4	17.7	12.0	6.5	5.0	5.5
IRF sin Nº+	♂	26.2	24.0	17.1	10.5	5.8	4.2	—
ICN 1743+ Juv.		18.3	16.6	13.0	8.7	3.8	3.1	—
IRF 830**	♀	40.0	35.0	25.7	17.6	7.3	6.4	6.5
IRF 818**	♀	39.2	35.9	24.2	17.6	9.0	6.8	5.3
IRF 425**	♀	38.6	35.1	25.9	18.5	8.2	5.5	5.4
IRF sin Nº++	♀	38.0	35.9	24.9	16.9	9.0	6.0	—
ICN 1732++	♀	37.5	32.8	24.2	16.3	8.5	5.8	—
IRF 424++	♀	37.5	33.5	32.5	16.8	8.3	5.8	—
IRF 176**	♀	37.0	33.8	23.3	17.4	8.1	5.7	5.6
IRF 156**	♀	35.8	33.6	23.0	17.5	7.9	5.4	6.2
IRF 22**	♀	35.8	33.0	23.1	17.1	7.8	5.8	5.3
IRF 580++	♀	35.7	32.5	23.6	15.0	7.7	5.9	—
IRF 508++	♀	35.4	31.0	23.6	16.1	7.6	5.5	—
IRF 543++	♀	34.8	31.5	22.9	16.5	7.6	6.2	—
ICN 73++	♀	34.1	32.1	21.4	15.2	7.3	6.0	—
IRF 328**	♀	32.8	31.5	21.2	16.3	7.5	5.4	6.2
ICN 1755++	♀	29.4	25.6	17.5	12.9	6.8	5.0	—

* Ejemplar vivo, dimensiones no utilizadas en el análisis estadístico.

** Ejemplar vivo, dimensiones utilizadas en el análisis estadístico.

+ Ejemplar disecado, dimensiones no utilizadas en el análisis estadístico.

++ Ejemplar disecado, dimensiones utilizadas en el análisis estadístico

IRF Instituto "Roberto Franco". Villavicencio.

ICN Instituto de Ciencias Naturales. U. Nal. Bogotá.

Juv. Juvenil.

BIBLIOGRAFIA

- Auffenberg, Walter. 1964. Notes on the Courtship of the Land Tortoise *Geochelone travancorica* (Boulenger). *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 61 (2): 1-7, figs. 1-3.
- . 1965. Sex and Species Discrimination in two Sympatric South American Tortoises. *Copeia* 1965 (3): 335-342, tabs. 1-2.
- . 1969. Social Behavior of *Geochelone denticulata*. *Quart. Journ. Florida Acad. Sci.* 32 (1): 50-58, figs. 1-2, tabs. 1-6.
- . 1971. A New Fossil Tortoise, with remarks on the Origin of South American Testudinines. *Copeia* 1971 (1): 106-117.
- . 1977. Display Behavior in Tortoises. *Amer. Zool.* (17): 241-250, figs. 1-4, tabs. 1-3.
- Bickham, J. W. 1976. A Meiotic Analysis of Four Species of Turtles. *Genetica* (46): 193-198, fig. 1.
- Bickham, John W. & Robert J. Baker. 1976. Karyotypes of Some Neotropical Turtles. *Copeia* 1976 (4): 703-708, figs. 1-8, tabs. 1-2.
- . 1979. Canalization Model of Chromosomal Evolution. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* (13): 71-84, figs. 1-5, tabs. 1-3.
- Campbell, Howard W. 1967. Stop, Look, Listen. Acoustic Behavior of Turtles. *J. Int. Turtle Tortoise Soc.*, (1): 13-14, 44.
- Campbell, Howard W. & William E. Evans. 1967. Sound Production in two Species of Tortoises. *Herpetologica* 23 (3): 204-209, figs. 1-3.
- . 1972. Observation on the Vocal Behavior of Chelonians. *Herpetologica* 28: 277-280, figs. 1-2.
- Dahl, George & Federico Medem. 1964. Informe sobre la Fauna Acuática del río Sinú. Corp. Autón. Reg. Valles Magd., Sinú (C.V.M.), Depto. Invest. Ictiol. Faun., pp. 1-60, figs. (sin números). Parte II. Los Reptiles Acuáticos de la Hoya del Sinú, pp. 110-151, tabs. 1-10.
- Eglis, Arsene. 1962. Tortoise Behavior: A Taxonomic Adjunct. *Herpetologica* 18 (1): 1-10, fig. 1.
- Fretey, Jacques. 1977. Les Cheloniens de Guyane Française. 1.- Étude Préliminaire. Tesis de Grado. pp. 1-201, figs. 1-37, tabs. 1-24, mapas 1-4. Paris, Universidad de Paris. Mimeografiado.
- Gumilla, Joseph, S. J. 1741. El Orinoco Ilustrado. Historia Natural Civil y Geográfica de este gran río y de sus caudalosas vertientes. Tomos I-II, pp. 1-580, figs. 1-3, mapa 1. Madrid: Por Manuel Fernández. 1944. Reimpresión. Tomo I, pp. ix-xx, 7-360. Tomo II, pp. 7-334. Biblioteca Popular de Cultura Colombiana. Ed. ABC. Bogotá, D.E.
- Hirschfeld, Sue E. & Larry Marchal. 1976. Revised Faunal List of the La Venta Fauna (Triassic-Miocene) of Colombia, South America. *J. of Paleontology* 50 (3): 433-436.
- Lorenz, Konrad. 1977. El Comportamiento Animal y Humano. Ed. Plaza & Janes. Barcelona. 538 pp.
- Medem, Federico. 1956. Informe sobre Reptiles Colombianos (I). Noticia sobre el primer hallazgo de la tortuga *Geoemyda annulata* (Gray) en Colombia. *Caldasia* 7 (34): 317-325, figs. 1-3, tab. 1.

- . 1958. Informe sobre Reptiles Colombianos (II) El conocimiento actual sobre la Distribución Geográfica de los *Testudinata* en Colombia. Bol. Mus. Ci. Nat., Caracas, 2-3 (1-4): 13-45.
- . 1962a. Informe final sobre la comisión realizada a los ríos Atrato, San Juan y Baudó. Consejo Nal. Pol. Econom., Planeación, Servicios Técnicos, Documentos Desarrollo, Chocó, Plan Fomento Reg. 1959-1969: 684-693. Ed. Norma. Cali.
- . 1962b. La Distribución geográfica y Ecología de los *Crocodylia* y *Testudinata* en el Departamento del Chocó. Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact., Fis., Nat., 11 (14): 279-303, figs. 1-56, mapa 1.
- . 1965. Bibliografía comentada de Reptiles Colombianos. Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact., Fis., Nat., 12 (47): 299-346.
- . 1968. Exterminación de la fauna en los Llanos Orientales de Colombia. Univ. Nac., Fac. Ci., Publ. Especial 1968, (1): 1-13.
- . 1969. El Desarrollo de la Herpetología en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Ci. Exact., Fis., Nat., 13 (50): 149-199, figs. 1-13, tabs. 1-3, mapa 1.
- . 1971. Ecology and disease transmission potential in the Colombian Amazon Basin. Final Techn. Rep. AFOSR Grant, 1971 (68-1418): 1-119, figs. 1-28, mapa 1. Inédito.
- . 1976. Recomendaciones respecto a contar el escamado y tomar las dimensiones de nidos, huevos y ejemplares de los *Crocodylia* y *Testudines*. Lozania (20): 1-17, figs. 3-6.
- . 1980. Informe sobre las actividades científicas realizadas durante el año de 1979. Enero 3/80, pp. 3. Informe al Decano de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia. Inédito.
- Medem, Federico, Olga Victoria Castaño y Myriam Lugo R. 1979. Contribución al conocimiento sobre la Reproducción y el Crecimiento de los "Morrocayos" (*Geochelone carbonaria* y *G. denticulata*; Testudines Testudinidae). Caldasia 12 (59): 497-511, figs. 1-6 tabs. 1-5.
- Newcomer, Richard J. & John W. Crenshaw. 1967. Electrophoretic comparison of Blood Proteins of two closely related Species of South American Tortoises. Copeia 1967 (2): 481-483, fig. 1, tab. 1.
- Nicéforo María, Hno. 1930. Los Reptiles de Villavicencio en el Museo de La Salle. Rev. Soc. Colomb. Ci. Nat., 4 (105): 40-54.
- Nogueira-Neto, Paulo. 1973. A criação de animais indígenas vertebrados. Edições Tecnápis. São Paulo. Brasil. pp. 72-75.
- Oyama, M. & H. Takehata. 1967. Revised Standard color chart. Research Council for Agricultura Forestry and Fisheries. Ministry of Agriculture, U.S.A.
- Patterson, R. 1971. Aggregation and Dispersal Behavior in Captive *Gopherus agassizi*. J. Herpetology 5 (3-4): 214-216.
- Reichel-Dolmatoff, Gerardo. 1946. Etnografía Chimila. Boletín de Arqueología 2 (2): 107-108.
- Sampaio, M. M., R. M. Barros, M. Ayres & O. R. Cunha. 1971. A Karyological Study of two Species of Tortoises from the Amazon Region of Brazil. Cytologia 36 (2): 199-204. figs. 1-3, tab. 1.

- Silva Coutinho, João Martins da. 1868. Sur les tortues de l'Amazone. Bull. Soc. Imperiale Zool. Acclimat. 5 (2): 147-166.
- Snedigar, Robert & Emil Rokosky. 1950. Courtship and Egg Laying of Captive *Testudo denticulata*. Copeia 1950 (1): 46-48, figs. 1-2.
- Williams, Ernest E. 1960. Two Species of Tortoises in Northern South America. Breviora (120): 1-13, figs. 1-2, pl. 1-3.



HORSE FLIES (DIPTERA: TABANIDAE) AS ECTOPARASITES ON CAIMANS (CROCODYLIA: ALLIGATORIDAE) IN EASTERN COLOMBIA (1)

By Federico Medem(*)

INTRODUCTION

In 1952 the author observed the presence of horse flies (Tabanidae) on the heads of recently collected smooth-fronted caimans (*Paileosuchus trigonatus*) at upper Apaporis River. No attention was paid to this occurrence since different bees and bumblebees (Apidae, Bombinae) were likewise frequently present. In 1957, however, tabanids were so abundant on the same species at Rio Cafre, La Macarena, that several were captured and color photos taken. Most of the flies were later given to an entomologist in Bogotá for classification where they got lost for unknown reasons. Finally, the last individual was sent in 1966 to Dr. Rupert L. Wenzel, Curator of Insects at the Field Museum of Natural History in Chicago, who forwarded it to Dr. Cornelius B. Philip, Principal Medical Entomologist at the Rocky Mountain Laboratory in Hamilton, Montana (Department of Health, Education and Welfare, Public Health Service). Dr. Philip identified the fly as *Phreotabanus fervens* (Linnaeus), 1758, and stated that: "The species is known, though not common, from Venezuela (and now Colombia) to Brazil and Argentina. Bequaert and Renjifo-Salcedo (1946) did not include it in their Colombian report" (in litt., 25 July, 1966).

Very little is known about horse flies as ectoparasites of reptiles. Oldroyd (1954) commented as follows: "... Although mammalian blood is the usual source of animal protein, other victims have been recorded (Leclercq, 1952): crocodiles (*Tabanus crocodilinus* Austen); monitor lizards (*Tabanus guyonae* Surcouf); sea-turtles (*Neavella albipectus* Bigot, and *Aegophagomyia terticeps* Austen); Galapagos tortoises (*Tabanus vittiger* Thomson). Bequaert (1940) records a snake as victim. Rather oddly no birds appear on the list, though bird-feeding mosquitoes are common..."

The author continues (op. cit., p. 23, footnote; p. 67): "... Recently corroborated by Mr. E.E. Brown who in May 1953 brought me a series of *albipectus* from the Seychelles, with the comment that they fed on the numerous turtles..." "...he associated the species with turtles. According to Austen it bites them between the plates of the neck".

(*) Director Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", Villavicencio.
Profesor Titular, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

(1) Recibido para publicación en febrero de 1981.

Later Oldroyd (op. cit., p. 177) made the following comments about *Tabanus crocodilinus* Austen, 1911: "In spite of its name there is no evidence that this fly was actually seen to bite the crocodile, or even if the latter was alive. . . . Since *Tabanus crocodilinus* is rare in collections it may well have an uncommon habitat".

No indications about the specific name of the supposed host were given, but very probably it may comprise the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768) which was the most common species of all African crocodiles.

Horse flies are supposed "to act as mechanical vectors of trypanosomes, and perhaps of other infections of the blood or of the skin". (Oldroyd, op. cit. p. 23). It is known that loiasis, a form of filariasis caused by *Loa loa* in West Africa, is transmitted by two species of horse flies, *Chrysops silacea* (Austen), and *Chrysops dimidiata* (van der Wulp) (Connal and Connal, 1922).

Thanks to the AFOSR GRANT 68-1418, the author was enabled to continue the field studies either on horse flies, other ectoparasites and endoparasites from crocodilians and turtles, or about ecology, and principally reproduction of the groups of reptiles mentioned until the year of 1970.

It was found that four species of tabanids are feeding exclusively or predominantly on caimans and that six more do so occasionally. Only once *Filaria* were found in the smooth-fronted caiman (*Paleosuchus trigonatus*). Flies were also collected from humans and domestic animals.

The geographical distribution of Tabanidae in Colombia is still imperfectly known. Bequaert and Renjifo-Salcedo (1946) gave a list of the horse flies for the entire Colombian territory. This list does not contain many of the species mentioned in the present report. In 1969, Lee, Fairchild and Barreto studied the tabanids from the area of Río Raposo (Valle) on the Pacific coast. Recently Wilkerson (1979) published a comprehensive monography on the horse flies of the western region of the country.

MATERIALS AND METHODS

The entire material of flies was sent to Charles E. Fuller, Lt. Col. VC, Deputy Chief of the Biological Sciences División, Life Sciences Directorate, Air Force Office of Scientific Research (AFOSR) in Arlington, Virginia, who forwarded it to Dr. Philip for classification.

The numbers correspond to the following localities:

Ncs. 1-5	Río Mirití-Paraná, 1968
Nos. 1-20	Caño Cabra, 1968
Ncs. 21-38	Upper Vaupés river, 1968
Nos. 1-211	Upper Apaporis river, 1969, February-March
Nos. 212-390	Lower Inirida river, 1969
Nos. 391-552	Cravo Norte, upper Casanare river, 1969
Nos. 553-562	Upper Apaporis river, 1969, April

Nos. 563-577	Upper Trombetas river area, 1969, Brazil
Nos. 578-595	Upper Guaviare river, 1969
Nos. 596-810	Rio Cafre, 1970
Nos. 811-933	Mitú, lower Vaupés river, 1970
Nos. 934-977	Vichada, 1970
Nos. 978-1206	Araucuita, upper Arauca river, 1970
Nos. 1207-1344	Trinidad, upper Pauto river, 1970
Nos. 1345-1529	Trinidad, Peralonso, Puerto Lleras, Villavicencio, Aguasclaras, Ocoa river, Cáqueza, 1970

That means a total number of 1580 specimens, but there still remain a lot of unidentified flies, several of them evidently new to science (Philip, in litt., 26 February, 1971). Of special interest are the crepuscular horse flies, found on domestic animals and humans, but not on caimans until now.

References in details to the localities of collecting are given in the chapters corresponding to the different species of tabanids. In order not to enlarge this paper unnecessarily, no general references were made concerning the geographic and climatic conditions of the areas in mention. A detailed study about these problems in the Amazon Valley was done by Ab'Saber (1967), and on problems of Amazonian zoology by Vanzolini (1967).

Since the rivers and their smaller affluents are virtually the only ways of communication within the tropical rain forest zone, travels were done mostly by means of dugouts (canoes) to which a small out-board motor of 6 HP was attached. In the Orinoco Plains (Llanos Orientales) travels were accomplished by car, on horse-back and also by dugout. Communications by air plane exist between Villavicencio and many villages either in the forests or in the plains.

In order to attract horse flies, living caimans must be captured first. This is done at night by approaching the animal without any noise in a dugout after detecting it; its eyes appear dark or light red in the focus of the head light. A noose, tied to a flexible rod, is then put around its head and neck. The heavily struggling caiman has to be landed either on shore or into the dugout; after tying the jaws and all four extremities, it is put into a sack which latter should be lashed to a seat to avoid that the animal jumps out into the river, especially in case of large specimens. Harpoons are also used; they can be thrown at a distance of ten meters approximately, but preferably less, pointing at the flanks or the neck; both the former and the lateral side of the latter being devoid of large scales. In a single night about twelve specimens were collected this way, among them individuals of 2250.0 millimeters total length.

The capture of caimans by means of a noose or harpoon can be done only in such regions where they are still rather abundant and tame, and therefore, the approach at close distance is possible. But as we found out soon, within several areas they were either scarce and very shy or totally absent, due to the impact of excessive commercial hide hunting. Thus, we had even to shoot them in some cases. Later

we always carried living caimans, kept at the Institute in Villavicencio under rather natural conditions, with us into the field again. This seemed to be somewhat ridiculous, but it was proved that the prevention saved us a lot of time, and that we could start immediately to collect without making attempts in vain to capture first hosts for the flies.

The caimans were later tied at day either on the shore of rivers, creeks and lakes on in shallow water close to shore, where they act as bait. Flies were captured one by one with a glass tube. In those individual which already have finished their meal, the abdomen, now full of blood, is inflated and appears red or pink-colored. Flies are easier to catch at the end of the feeding process than before for obvious reasons. They were later put into tubes containing 70% alcohol for preservation, especially those captured after feeding, the abdomen of which may serve for studies by parasitologists. At the beginning of the field studies we kept the flies, after staying in alcohol for a short time, dry in glass tubes, closed by a stopper made out of cork or cotton wool. However, after a week or so, the material was covered by fungus, and in some cases a species of very small-sized ants (*Monomorium pharaonis?*) invaded the tubes; thus, it seems to be more convenient to keep the material in a liquid which preserves it against fungi and scavengers.

Observations were also made about the behavior, period of activity, duration of feeding, sensitivity to atmospheric changes and preferred hosts of different flies by remaining from 06:00 to about 18:00 the entire day close to the tied caimans at the various localities, some of them separated by large distances. It was found that there exists a considerable difference concerning the presence of certain species at several sites, even if the latter are situated within the same habitat and not far away from each other. Moreover, the flies do not feed or even are not present if the sky is clouded and rains are to be expected. Thus, it was some times very difficult to collect, since the dry and wet season became rather irregular during the last years. In most of the Colombian territory the former takes normally place from late December to late March, and the latter mainly in late April, May-July, and September to late November or early December. Field studies could be carried out in the majority of those areas planned in the research project, with the exception of upper Caquetá and Putumayo rivers for reasons of adverse weather conditions and lack of sufficient time.

The areas where field studies had been carried out are located on the Map 38. The Figure 39 shows the sites at which different species of horse flies use to attack caimans.

The special references comprise as follows:

1. Horse flies collected from caimans.
2. Horse flies attacking humans and domestic animals.

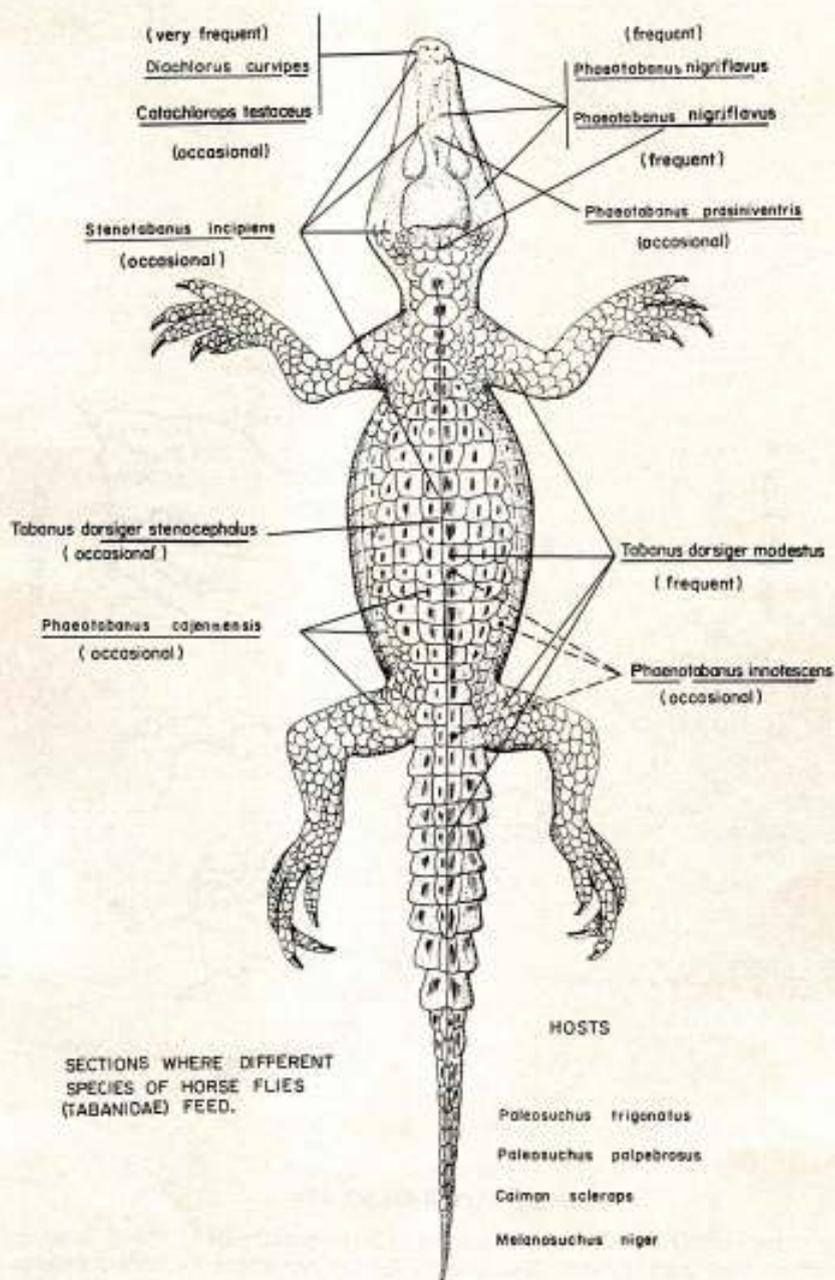


FIG. 39 — Secciones del animal donde se alimentan los Tábanos.

of Life Sciences (AFOSR); Charles E. Fuller, Lt. Col., VC., Deputy Chief, Biological Sciences Division, Life Sciences Directorate; Richard E. Krause, Lt. Col., USAF, Chief LAOAR, in Rio de Janeiro, Brazil; Mr. Albert M. Garcia, Contracting Officer, AFOSR. To Dr. Rupert L. Wenzel, Curator of Insects, Field Museum of Natural History in Chicago; Dr. Cornelius B. Phillip, Principal Medical Entomologist, Rocky Mountain Laboratory (Department of Health, Education and Welfare; Public Health Service) in Hamilton, Montana; Dr. Ernest E. Williams, Curator of Reptiles and Amphibians, Museum of Comparative Zoology at Harvard University; Dr. Cornelius J. Marinkelle, Head of the Department of Microbiology, Universidad de los Andes in Bogotá, Colombia; Dr. Juan Herkrath and Dr. Jorge Arias de Greiff, Deans of the Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia in Bogotá; Dr. Augusto Gast Galvis, Director Emeritus of the Institute of Especial Studies "Carlos Finlay" in Bogotá; Dr. Paulo Emilio Vanzolini, Director, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, SP, Brazil; Dr. Nelson Papavero, Curator of Insects at the same institution; Dr. Paulo de Almeida Machado, Director, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia in Manaus (Amazonas), Brazil; Dr. Eduardo Galvão, Director Substituto, Museu Paraense "Emílio Goeldi" in Belém (Pará), Brazil.

To the Instituto de Desarrollo de los Recursos Naturales Renovables (INDERENA), Dr. Pedro L. Rodriguez, Jefe del Programa de Parques Nacionales y Vida Silvestre in Bogotá; Dr. Julio Gutiérrez Arango, Jefe INDERENA, Seccional del Meta, in Villavicencio.

The result of the field work is due to a great extent to the collaboration of the assistants of the Instituto (presently Estación) "Roberto Franco" in Villavicencio (Meta), don Carlos Alberto Velásquez, Luis Alonso Rivera and Simón Tello, and to the hospitality and cooperation of many rubber collectors and settlers, among them don Miguel Navarro at the Lake "El Dorado", Alberto Suárez at "La Isla", Dimas Gómez at "Buenos Aires", Jaime Gómez at "Villa Gladys", Rio Pacoa, upper Apaporis river, don Carlos Balcázar at "La Providencia", Rio Mirití-Paraná, and José Uribe, in "La Pedrera" on the Caquetá river.

HORSE FLIES COLLECTED FROM CAIMANS

There are ten tabanids which attack caimans, but only four among them do it exclusive or predominantly (Figure 39):

1. *Phaetotabanus fervens* (Linnaeus), 1758; from caimans only.
2. *Phaetotabanus nigriflavus* (Krober), 1930; from caimans only.
3. *Stenotabanus incipiens* (Walker), 1860; from caimans only.
4. *Tabanus (dorsiger) modestus* Wiedemann, 1828; from caimans, human and domestic animals.

The other six flies which attack caimans occasionally are the following:

5. *Diachlorus curvipes* (Fabricius), 1805.
6. *Catachlorops festaceus* (Macquart), 1846.

7. *Tabanus dorsiger stenocephalus* Hine, 1906.
8. *Phaetotabanus cajennensis* (Fabricius), 1767.
9. *Phaetotabanus innotescens* (Walker), 1834.
10. *Phaetotabanus prasiniventris* (Kröber), 1929.

Bequaert and Renjifo-Salcedo (1946) do not mention six of these species for Colombia; they were evidently not collected at that time, perhaps due to their special habitat and habits.

Not included in the list (1946)	Included in the list (1946)
<i>Phaetotabanus fervens</i>	<i>Diachlorus curvipes</i>
<i>Phaetotabanus nigriflavus</i>	<i>Catachlorops testaceus</i>
<i>Phaetotabanus prasiniventris</i>	<i>Tabanus dorsiger stenocephalus</i>
<i>Tabanus dorsiger modestus</i>	<i>Phaetotabanus cajennensis</i>
<i>Stenotabanus incipiens</i>	
<i>Phaetotabanus innotescens</i>	

The hosts are represented by four species of caimans (Crocodylia: Alligatoridae).

Scientific name	English name	Local names
<i>Caiman sclerops</i> (Schneider) 1801, or <i>C. crocodylus</i> (L.), 1758.	Spectacled caiman	Babilla, Baba Jacaré-tinga
<i>Melanosuchus niger</i> (Spix), 1925.	Black caiman	Caimán negro, Jacaré-assú or açu
<i>Paleosuchus trigonatus</i> (Schneider), 1801	Smooth-fronted caiman	Cachirre, Jacaré-corôa Jacaré pedra
<i>Paleosuchus palpebrosus</i> (Cuvier), 1807	Dwarf caiman	Cachirre, Jacaré-corôa Diri-diri

Due to its scarcity caused by commercial hide hunting, only a single juvenile black caiman was captured (see under *fervens*). The Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius* Graves, 1819) is now almost extinct, and no individual could be obtained for studies; thus, the investigations about hosts of tabanids in the Orinoco Basin are incomplete.

During the initial state of field studies only the smooth-fronted caiman was used since the first flies were collected from this host in 1957. Very soon it was observed, however, that tabanids also fed on the spectacled caiman, and, finally, the dwarf caiman turned out to represent a host for either already known species or for several others not yet classified horse flies.

As it appears, the flies have developed, or at least seem to have done so, a preference for their hosts in relation to the ecological niche of the latter. Thus, for instance, *Caiman sclerops* which lives in more calm waters, as e. g. oxbow lakes, curves of large rivers and ponds, was the preferred host in upper Apaporis, Guayabero and other rivers,

as well as in the Lake "El Dorado". On the contrary, the ecological niche for both *Paleosuchus* consists of swift running waters, and it was evident that along the shores or creeks and close to waterfalls more flies were collected from *P. trigonatus* and *P. palpebrosus* than from *Caiman sclerops*; this was observed in Caño Cabra, Río Cafre, Caño Argentina, situated close to the lake "El Dorado", and in other creeks in the areas of Apaporis, Inirida and Tomo rivers.

HORSE FLIES THAT ATTACK CAIMANS EXCLUSIVELY OR PREDOMINANTLY

Phaenotabanus fervens (Linnaeus), 1758

A middle-sized fly with bright green eyes in most individuals, in others, however, pink or red-colored; abdomen yellow; wings rather hyaline, somewhat clouded. Abundant at several localities.

Localities of capture

Collected for the first time at Río Cafre, tributary of the lower Guayabero river, Sierra de La Macarena (Depto. Meta), close to the mouth of Río Ariari, in January 4, 1957, F. Medem. Later in upper Río Guayabero, above the village "La Macarena" (formerly the farm "El Refugio"), January 22, 1959; Caño Cabra, La Macarena, affluent of lower Guayabero, six hours above Río Cafre, November 17-19, 1968; upper Vaupés area (Lake "El Dorado", Caño Argentina, the hamlet "Las Perchas", etc.), November 25-December 5, 1968; upper Apaporis river (at rubber collector's camps "La Isla"; "Buenos Aires"; "Villa Gladys" on the Pacoa river, the air-strip "Puerto Victoria", and the lagoons "El Hacha" and "del Chucuru"), situated approximately at 0°-1° N. lat., 72.3°-70.5° W., between the fall Jirijirimo and the Caño Tacunema, from February 12 to March 11, 1969; Puerto Inirida (Comisaria Guainía), on lower Río Inirida affluent of Río Guaviare, and Caño Cunuvén, tributary of the Inirida, about 45 minutes above Puerto Inirida, March 19-26, 1969; Río Cuminámiri, affluent of the Cuminá river which latter flows into Río Trombetas, a tributary of lower Amazon (Pará, Brazil), September 30-October 1, 1969 (during an expedition between September 6-November 9, 1969); Río Cafre (same locality as in 1957), January 26-30, 1970; Caño "La Maria", a creek close to San José del Guaviare (Guaviare), January 31, 1970; upper Río Bitá or Vita, affluent of the Orinoco, and Caño Negro, tributary of Río Tomo, another affluent of Orinoco (Comisaria Vichada), February 19-March 1, 1970).

Not found at the following localities

At lower Caquetá area (Comisaria Amazonas) (village La Pedrera, Río Miriti-Paraná and lower Apaporis, affluents of Río Caquetá; Caño Comeyacá, tributary of Río Pirá-paraná which latter flows into the Apaporis); July 14-September 6, 1968; Cravo Norte (Arauca), upper Río Casanare, tributary of Río Meta, April 23-May 1, 1968; lower Vau-

pés area (Mitú, Río Cuduyari, Caño Pindahiba and Caño Mituseño, tributaries of Río Vaupés), February 4-7, 1970; Arauquita (Comisaria Arauca), a village at upper Arauca river, and Caño Bayonero, tributary of the former, April 30-May 7, 1970; Trinidad (Intendencia de Casanare), a village at upper Pauto river, affluent of Río Meta, May 11-18, 1970. Also not found in the environs of Villavicencio (Meta), as for instance Río Ocoa, Caño Pachaquiarito and the village Peralonso, from July-October, 1970.

The total absence of *fervens* within a tropical rain forest area at Mitú cannot be explained; there were, however, other horse flies feeding on caimans which are not yet identified with the exception of one species. In the lower Caquetá, Apaporis and Pirá-paraná area the wet season was apparently the cause of the lack of *fervens*; only another species was scarcely present. Cravo Norte and Trinidad are situated within the Orinoco Plains proper (Llanos Orientales) where only little patches of woods and gallery forests exist. The Vichada, however, belongs to the plains too, but the area between the Tomo and Tuparro rivers is covered by dense gallery and other forests; certain turtles captured there belong to the tropical rain forest fauna, and their presence may indicate that the Vichada was still covered by large forest in geologically recent times. Not any fly at all was observed at upper Arauca river possibly due to the lack of natural host. The spectacled caiman (*Caiman sclerops*) which still abounded a few years ago, is now completely exterminated by commercial hide hunters, and both *Paleosuchus* apparently never occurred there. A smooth-fronted and a dwarf caiman, carried to Arauquita from Villavicencio, did not attract any fly, and were, moreover, unknown to the natives. The area is covered by abundant gallery-and other forests, and flies attacking domestic animals and humans were plenty. The region of Villavicencio belongs originally to the piedmont habitat and not to the plains proper. Most of it is now converted into cattle ground, but gallery forest and some woods still exist. Both *Paleosuchus* live in the numerous creeks and smaller rivers; however, *fervens* and other flies which feed on caimans were lacking possibly for reasons of the wet season.

According to the still incomplete studies, *Phaetotabanus fervens* ranges in Colombia from Río Putumayo in the West to the Vichada territory in the East, and was also collected from Río Trombetas area in Brazil.

Habitat

Tropical rain forests; extended gallery forests in the Vichada.

Ecological niche

Considerably more abundant on creeks and small brooks than on large rivers and lake shores.

Hosts

Captured for the first time on *Paleosuchus trigonatus*, juvenile

male, 875.0 mm long in 1957, as mentioned. Equally in 1958, abundant horse flies were observed on the external nares of a specimen of *Melanosuchus niger* collected the night before from Río Caucayá (Putumayo). They were later identified by Dr. Philip as *Phaëotabanus fervens*, *Paleosuchus palpebrosus* (dwarf caiman), host for the first time in Rio Cafre, January 29, 1970, 13:00-15:00 hours; *Caiman sclerops* (spectacled caiman), host for the first time in Caño Cabra, November 18, 1968, 13:30 hours, and *Melanosuchus niger* (black caiman) used as host only once; a juvenile male, 985.0 mm long. Río Cuminámiri, September 30-October 1, 1969, 10:00-16:00 hours.

Sites of feeding

In *P. trigonatus* principally at the black longitudinal zone which runs between the inter-orbital space and the posterior border of the external nares (nose), but also at the border of eyes and palpebrals (bony eyelids) and at the slit of the flap-like ear cover. It must be mentioned here that crocodylians are the only reptiles which possess flap-like outer ears which function is to cover the ear drums. They run from the posterior border of the eyes to the back of the head on each side, and are movable, being hinged to the skull along its upper edge. At the front of each flap there is a small slit-like aperture which is usually open when the head is out of water and closed when it submerges (Bellairs 1970). The flies also feed frequently on the nose but seldomly at the tip of snout. In *P. palpebrosus* they attack primarily the inter-orbital space (the dwarf caiman does not have a black zone as the smooth-fronted one), but also at the eye sockets and the flap-like outer ears.

In *C. sclerops* which also does not possess any black zone but a large back blotch behind the posterior border of the nose, dark-colored individuals are preferred as host to light-colored ones. This was observed in the Anaporis where the subspecies, *Caiman sclerops apaporicensis* Medem, 1955, was still abundant in 1969. As also found in other caiman populations, there exist two color phases: 1) A dark grey or even blackish one which is frequent in individuals inhabiting quiet waters such as lagoons, oxbow lakes and ponds, and, 2) A light grey and yellowish one which is common in specimens living in running waters such as large and smaller rivers. These two color phases are not only to be found in old males but also in females and sub-adult individuals of 1150.0 mm length approximately.

In dark-colored *sclerops* the flies feed on nose, eyes, palpebrals, inter-orbital space and tip of snout; in light-colored ones, however, they prefer the black blotch at the posterior border of nose, the skin covering the supra-temporal fenestrae at the cranial table and old scars the skin of which is dark grey, but, naturally, feed on the other sites too.

Ph. fervens prefers the inter-orbital space in *M. niger* according to the very few observations made.

Phaëotabanus fervens was observed to feed on head only, but sometimes rests on the neck and back for a short time.

The preference for dark-colored sites seems to be due to the fact that these are more soft-skinned and irrigated by capillaries to a greater extent than the remaining parts of the head; this was proved by cutting with a knife into these sectors, and especially at the black zone on the head of *trigonatus* some bleeding occurred.

Duration of feeding

The feeding process lasts for about 3-5 minutes till the abdomen becomes fully engorged and red-colored. During the act from two to six drops of a yellowish, transparent liquid are ejected from the anal orifice. The duration seems to depend on the thickness of the skin of the sites where the flies perforate.

Reaction of the host

The caimans re-act to fly-bites by moving the palpebrals, blinking the eyes, moving the nictitating membrane (transparent third eyelid) and closing the slit-like aperture of the ear over. Specimens in shallow water sometimes dive for a short time.

Period of activity, habits

In the morning, *Phaetotabanus fervens* appears singly or in pairs, but in the afternoon sometimes from 4-6 individuals are arriving in short intervals. The period of activity lasts in general from 07:30-16:30, but specimens were observed as early as 6:47-7:00 and as late as 17:35 hours. In most cases they approach the head directly and land on the cranial table, sometimes, however, they land on body and walk rather slowly towards the head. In most sites the flies feed in bright sunlight, but in Rio Cafre they were more numerous in the shadow (January 28, 1970, 10:00-11:00). In some places they prefer to bite caimans kept on the shore, in others on those kept in shallow waters with their heads erected. If many flies feed at the same sites, as e. g. the posterior border of the nose from early morning to late afternoon, these are covered by drops of coagulated or fresh blood; here more flies continue to perforate and to feed. On the contrary, it was never observed that they did it at the borders of wounds caused by scratches as wasps, bees and bumble-bees frequently used to do. If the sky is clouded or rain is to be expected soon, *fervens* is either totally absent or sporadically present in reduced numbers, walking aimlessly around or making short flights but does not feed at all. However, after several days of prolonged rains they used to appear sometimes in groups of eight or more individuals feeding in sunlight preceding thunder-storms.

Phaetotabanus fervens is very sensitive to atmospheric changes and sometimes does not attack even on sunny days long before clouds appear on the horizon. If kept in plastic bags or glass tubes in the dark, the lifespan of *fervens* in captivity lasts for about 1.5-2 days, if kept in the shadow, but not exposed to direct light, it often dies after several hours.

Phaeotabanus nigriflavus (Kröber) 1930, syn: *Ph. obscuripilis* Kröber 1934.

Larger than *tervens*, rather stout-bodied; eyes bright green; thorax rusty-colored; abdomen dorsally dark, upper rim reddish; ventrally with black and whitish bands; wings entirely dark-colored. It is called "Tigre" (=Jaguar) for its coloration. Macuna Indians who saw the fly in Rio Apaporis, called it "Núnuna Yaé (Yaé=Jaguar). In Caño Cmeyacá which belongs to the Apaporis system, I did not observe *nigriflavus* between July 27 and August 4, 1968, due to the wet season, but apparently it occurs there, since the Indians inhabit this river.

Localities of capture

Detected for the first time at La Isla, Rio Apaporis, in February 16, 1969, 10:15, a rubber collector's camp two days upstream from the mouth of Rio Pacoa. It was more abundant along the upper Apaporis than *Phaeotabanus tervens*. A single specimen was observed but not captured on Caño Cunuvén, an affluent of lower Inirida river, situated about 45 minutes upstream from Puerto Inirida (Guainia), in March 22, 1969. Collected from Rio Cuduyari and Caño Mituseño (Mitu-igapapé), affluents of lower Vaupés river below Mitú, capital of Comisaria Vaupés, between February 5-6, 1970.

Not found at the following localities

Caño Cabra, La Macarena (Meta), November 17-19, 1968; as it appears, *nigriflavus* is "replaced" by *Phaeotabanus prasiniventris*. In upper Vaupés area (Lake El Dorado, Caño "Argentina", "Las Perchas" etc), November 25-December 5, 1968; Rio Cafre, La Macarena, January 28-31, 1970; Caño "La Maria" in the vicinity of San José del Guaviare (Guaviare), January 31, 1970; upper Rio Bitá and Caño Negro (Vichada), February 19-March 1, 1970; also not present in Cravo Norte, Arauquita, Trinidad, the area of Villavicencio, and on upper Rio Trombetas (Brazil).

Habitat

Tropical rain forests; apparently restricted to certain river systems.

Ecological niche

More frequent on creeks than on shores of large rivers; not observed at lakes and lagoons. In the Apaporis *Ph. nigriflavus* was not found at open spaces as, for instance, clearings, surroundings of habitations and the air strip of Puerto Victoria.

Hosts

Paleosuchus trigonatus; *Paleosuchus palpebrosus*, and *Caiman sclerops*.

Sites of feeding

In *P. trigonatus* principally along the black zone, but also on nose, eyes and flap-like outer ear. In *P. palpebrosus* at the inter-orbital

space, the posterior border of nares, on the nose and around the eyes. In *C. sclerops* mainly at the black blotch of irregular shape and size behind the posterior border of the nares, on nose, at inter-orbital space, and the skin which covers the supra-temporal fenestrae.

In exceptional cases, however, *Phaeotabanus nigriflavus*, also attacks the post-orbital region of the neck, old scars on the back and even feeds on the fore legs of *Caiman sclerops apaporiensis*.

Duration of feeding

Normally about 5 minutes, but sometimes till 9 minutes. During the process of feeding five to six yellowish, transparent drops are ejected from the anal orifice.

Reaction of the host

Same as in *Phaeotabanus fervens*.

Period of activity, habits

In the morning *nigriflavus* appears suddenly single or in pairs, at afternoon, however, in groups of 3-4 individuals. The period of activity lasts from 07:30 to 16:35, rarely till 17:25 hours; the flies appear generally between 08:30 and 10:00 hours, that means later than *fervens*. They approach mainly the head, land on the cranial table, and later run up and down to settle finally at the inter-orbital space or the blotch behind the nose, the sites which they prefer for feeding. Both *nigriflavus* and *fervens* feed frequently together without any aggressive activity. The former also never uses the blood from wounds but always perforates the skin. It feeds principally in bright sunlight, rarely in the shadow, and is very sensitive to atmospheric changes.

The lifespan of *Phaeotabanus nigriflavus* in captivity lasts for 1-2.5 days.

Stenotabanus incipiens (Walker), 1860

It comprises the smallest fly collected on caimans until now; eyes with two green and two dark red transversal bands; abdomen banded dorsally and ventrally in black and white.

Localities of capture

Found for the first time on *P. trigonatus* at a creek close to La Isla, Río Apaporis, in February 19, 1969, 10:00 hours, and was more abundant than *fervens*. Collected from several localities along the Apaporis, but absent at others which is possibly due to the difference of ecological niches. Besides the area of upper Apaporis, *Stenotabanus incipiens* was collected only on Río Cafre, La Macarena, in January 27, 1970, 14:30 hours, and January 28-29, 1970, but was much less frequent than *fervens* which latter appears to be the predominant species on this river.

Not found at the following localities

Not observed and captured on Caño Cabra and all other localities.

H a b i t a t

Tropical rain forest.

Ecological niche

Considerably more abundant on creeks than along large rivers, but also present on shore of the latter if the forest is close to it. Not found at open spaces.

H o s t s

Paleosuchus trigonatus and *Caiman sclerops*.

Sites of feeding

Principally on head, but also frequently on neck and body. In *trigonatus* mainly at the black zone, on nose, at the borders of eyes, palpebrals and ear cover; also between the post-occipital scales of neck, and at the sutures which separate the dorsal scales; never observed on the double-crested caudal sector. In *C. sclerops* mainly at tip of snout, nose and border of eyes, and sometimes at the supra-temporal fenestrae on the cranial table; furthermore, on nuchal and dorsal sectors of the body.

It did not feed on a *Paleosuchus palpebrosus* kept close to *P. trigonatus* on shore of Rio Cafre.

Duration of feeding

In most cases about 3 minutes, sometimes till 4 minutes. During the feeding process from 2-4 yellowish transparent drops are ejected from the anal orifice.

Reaction of the host

Caimans react by moving the nictitating membrane and blinking the eyes; no reaction observed if the flies feed at other sites.

Period of activity, habits

Stenotabanus incipiens appears mostly in groups of 3-4 individuals, but also single, and uses to land on head or back; then it runs very quickly around for a while until the adequate feeding site is found; the movements resemble those of ants. Sometimes they take off again without feeding and later return. The period of activity lasts from 07:30 to 16:30 hours, in exceptional cases flies were captured at 17:35 hours too. The period of major activity comprises the hours between 10:00 and 14:30. Feeding is done in bright sunlight only as far as observed. They are probably even more sensitive than other flies to the atmospheric changes.

The lifespan of *Stenotabanus incipiens* in captivity lasts for 2-4 days.

Tabanus dorstiger modestus Wiedemann, 1828.

T. modestus is larger than *fervens*, and about the same size but more slender than *nigriflavus*; eyes with two green and two dark red bands; body of light or dark grey color; easy to distinguish by its white stripe on the dorsal side of the abdomen.

Localities of capture

Five specimens were found for the first time at rubber collector's camp "La Providencia" at lower Miriti-paraná river, tributary of Río Caquetá above the village La Pedrera, in August 21, 1968, 08:00-10:00 hours. They fed on two *Paleosuchus trigonatus*, one alive at the shore, the other already dead since 01:00 and put into shallow water, in bright sunlight between two thunderstorms. Also collected on Caño Cabra, November 17-19, 1968; upper Apaporis, February 12-March 11, 1969; Puerto Inirida and Caño Cunuvén, March 19-26, 1969; Río Cañare, January 26-31, 1970; lower Vaupés area (Mitú, Río Cuduyari, Caño Pindahiba and Caño Mituseño) in February 4-7, 1970. A single specimen was observed on the back of *P. trigonatus* in the Lake "El Dorado", upper Vaupés, in November 27, 1968, 10:30 hours, but not captured.

Not found at the following localities

Upper Vaupés (Miraflores, Las Perchas, Puerto Nare, Caño Argentina), November 25-December 5, 1968; Caño La María, close to San José del Guaviare, January 31, 1970; The Vichada, Cravo Norte, Trinidad, Arauquita, and Villavicencio (Meta).

H a b i t a t

Tropical rain forest zone.

Ecological niche

Much more abundant on shores of large rivers and open ground, as settlements and huts, than on creeks. It evidently prefers more open country and was most abundant in Puerto Inirida, situated on a wide sandy shore, but much less so in Caño Cunuvén, a tributary of the Inirida situated only about 45 minutes upstream.

H o s t s

Paleosuchus trigonatus, *Paleosuchus palpebrosus* and *Caiman sclerops*.

Sites of feeding

Principally on the double-crested caudal sector and on the back, also on fore -and hind legs. *T. modestus* perforates the skin at the sutures which separate the individual scales and scutes. In exceptional cases only feeding was observed on the head at the black blotch behind the nose and the supra-temporal fenestrae, as e. g. in La Isla, in January 21, 1969. The flies also bite humans irregularly and attack principally the legs.

Duration of feeding

Depends much on the site; in general between 6 and 8 minutes, but frequently till 10-11 minutes. In many cases the flies begin to perforate at one site, then change to another, and start feeding again; sometimes they take off without finishing their meal. The following field note may illustrate the process:

Caiman sclerops apaporiensis (Nº 351), male, 1957.0 mm, dark colored; La Isla, Apaporis, February 24, 1969.

15:32-15:52... *T. modestus* tries at different parts of body and tail (neck, dorsals, double-crested caudals), feeds at each site about two minutes.

15:53... Settles between dorsals (segments Nos. 15-16), feeds.

16:00, 30 sec... Finished, abdomen red (full of blood) caught, in alcohol.

In this case the act of feeding lasted about 17 minutes 30 seconds. During the process eight circular drops of a yellowish, transparent liquid are ejected from the anal orifice.

Reaction of the host

Caimans react by muscular contraction, especially if the skin at the double-crested caudal sector is perforated; during the act of feeding, however, no reaction was observed. To a lesser degree local muscular contraction takes place at the dorsal sector of the body, but none was seen on fore- and hind legs.

Period of activity, habits

Tabanus dorsiger modestus appears singly or in pairs, lands on head or body, rests for a while and then runs quickly around or sometimes hovers over the back of the host. It may last about ten minutes until the flies begin to feed, and often they disappear again without trying to perforate the skin. They are very quick and evidently have a good eyesight, and are, therefore, difficult to catch; the best time for captures is the end of the feeding process, when the abdomen is already ingurgitated and the flies are concentrated only to suck blood and do not put any attention to their environment.

Tabanus dorsiger modestus is active mainly between 10:30 and 16:35, but sometimes appears already at 08:00-09:00 hours. It used to feed either in sunlight or in the shadow; it was never observed to take its meal from bleeding wounds inflicted by harpoons, as it is also true for *Stenotabanus incipiens* and other species. These wounds attract immediately wasps, bees and bumblebees which hover there eagerly the entire day.

The problem if horse flies "may take blood from open surfaces, such as the wounds of freshly shot animals"... is discussed in Oldroyd (1954). *T. modestus* is more frequently observed at afternoon from 13:00 to 16:00 hours, and certainly does not feed exclusively on caimans as already mentioned but possibly also on wild and domestic animals, besides humans.

Its great abundance at Puerto Inírida where caimans usually do not occur, may indicate that *modestus* normally attacks other kind of host. It seems to be sensitive to atmospheric changes but in a lesser degree than the other three species, and sometimes appears again as soon as the rain stops.

The lifespan of *T. dorsiger modestus* in captivity lasts for about 1.5-2 days, the same as for *Phaetotabanus fervens*.

Observations about flies attacking non-captured caimans on shores or sandy river banks are hard to make since an approach at short distance is almost impossible nowadays. In November 17, 1968, at Caño Cabra we came at 5 meters distance close to a *Paleosuchus trigonatus* of about 1300.0 mm length, resting on shore in the shadow at 12:15 hours; it was observed for about 15 minutes but no flies were seen. About 15 years ago when spectacled caimans still were abundant, bees and bumblebees could be always on their heads while basking on river banks, flies too seemed to be present but it could not clearly be observed if they were horse flies, moreover, since others were rather frequent, hovering on the excrements left by caimans.

Finally it must be stated that tabanids do not only feed on living host but also on dead ones as already mentioned from Río Miriti-paraná. Recently killed specimens are commonly attacked and the flies do also feed on them; individuals which are already dead for about ten hours, still attract tabanids but these do not feed anymore; they do, however, perforate the skin at different parts of head and body.

HORSE FLIES THAT ATTACK CAIMANS OCCASIONALLY

Diachlorus curvipes (Fabricius), 1805.

A slender-bodied fly with green eyes, a yellow brown abdomen and apical spots on wings.

Collected for the first time at La Isla, Río Apaporis, in February 26, 1969, 15:25 hours; a single specimen (FN 101). **Host:** *Caiman sclerops apaporisensis* (FN. 350), male, 1952.0 mm, light colored; on nose.

Others (FNos. 130, 156) were also collected from a spectacled caiman, and from a person (FN. 159) at Villa Gladys, a camp about 200 meters from the shore of Río Pacoa, affluent of the Apaporis, in March 10, 1969, 16:00 hours. All these specimens attacked the nose of their respective hosts. The only locality where *Diachlorus curvipes* was frequently found on caimans comprises the area close to Mitú at lower Vaupés river. The FNos. 825-829 from *Paleosuchus trigonatus* close to the fall "Santa Marta" in lower Cuduyari, in February 5, 1970, 14:40-14:57 hours; on nose; FNos. 912-923 from *Paleosuchus trigonatus* also at Caño Mituseño, February 6, 1970, 11:16, 12:00, 12:10 and 13:11; all on nose and around the eyes. FNos. 930-933 from *Paleosuchus palpebrosus*, same locality and datum, 12:00 and 13:14 hours; also on nose and eyes. *D. curvipes* appears later than the other flies already mentioned and was observed to feed principally on nose but

rarely also at the border of the eye sockets. In humans it used to bite on the nose and ears. Its lifespan in captivity lasts about 3-4 days.

Catachlorops testaceus (Macquart), 1846.

A fly very similar in color and habits to the former. Collected only twice from caimans (FNos. 131, 150) at Buenos Aires, Apaporis river, in March 5-6, 1969, 10:00-11:30 hours; on the nose of two different *Caiman sclerops apaporiensis*. This fly also attacks humans; its bite hurts almost like that of *Lepiselago crassipes*. According to natives it is abundant at some places in the forests far from rivers during the dry season; this was not proved by personal experience.

Tabanus dorsiger stenocephalus Hine, 1906.

Similar to *T. d. modestus*, and collected only once (FN. 226) among a large series of *modestus* (FNos. 212-340) at Puerto Inirida in March 21, 1969, 07:30-16:47 hours; it was feeding on the back of *Caiman sclerops* (FN. 383), male, 2102.0 mm, dark colored. Two flies were captured on myself (FN. 105, 106) at Puerto Victoria, Apaporis, in March 2, 1969, on river shore whilst collecting flies from a spectacled caiman. *Tabanus dorsiger stenocephalus* was found in both cases in rather open country.

Phaeotabanus cajennensis (Fabricius) 1787

A fly of the size of *Ph. fervens* approximately; eyes green, thorax black; abdomen anteriorly sand-colored, posteriorly banded in black and white as in *Stenotabanus incipiens*, more or less. Several individuals suddenly appeared about 15 minutes before a thunderstorm at Buenos Aires, Apaporis, March 6, 1969, 11:35-11:40 hours. They fed on back, the sacral part of dorsum, and on double-crested caudal sector of *Caiman sclerops apaporiensis* (FN. 366), male, 2127.0 mm, light-colored. Since they were very swift, only a single specimen (FN. 151) was captured.

Phaeotabanus innotescens (Walker), 1854.

The largest fly collected; eyes green, body sand-colored, somewhat reddish. Three specimens appeared about 30 minutes before a thunderstorm at the same locality as for *Ph. cajennensis* in March 6, 1969, 11:00 hours. Only a single fly (FN. 154) was captured since they were very shy, from the back and double-crested caudal sector of the same host. These flies made perforations at different parts of head and body, took off for several times and returned again, but did not settle down to feed properly. They seemed not to be accustomed to feed on caimans. This fly is locally known as "tábano dantero" (danta=tapir), since it attacks mainly tapirs in the interior of the forests, according to the natives.

Phaetobanus prasiniventris (Kröber), 1929.

Similar in size and configuration to *Phaetobanus nigriflavus*; eyes green; abdomen greenish; wide, transparent wing band, in contrast to the all-dark winged and more yellow brown *nigriflavus*. Three specimens (FN. 18-20) collected on Caño Cabra in November 19, 1968, 08:55 hours, feeding at the black zone and the black blotch behind the nose on *Paleosuchus trigonatus* (FN. 47), male, 1885.0 mm. They used to feed about two minutes (10:53-10:55) till the abdomen became ingurgitated and red-colored. Probably more specimens from other localities will appear among the still unidentified material.

Another fly, locally known as "galofa" or "galosa", *Lepiselaga crassipes* (Fabricius), 1805, was collected only once from *Caiman sclerops* (FN. 353) in Puerto Inirida, March 21, 1969. It fed at the border of lateral scutes and ventral scales close to the ground, an uncommon site for horse flies. Found mainly on humans, wild and domestic animals (See under: horse flies from other hosts).

In the area of Mitú other, still not identified flies were collected from both *P. trigonatus* and *P. palpebrosus*. These tabanids had never been observed before and after.

FN. 830-834. Large, reddish-brown flies; eyes dark red; they fed on the head at the black zone of *Paleosuchus trigonatus*; close to the fall "Santa Marta", Rio Cuduyari, February 5, 1970, 10:20, 10:21, 12:07, and 13:20, in sunlight and shadow. Duration of feeding about 60 seconds.

FN. 850-866. Same fly; feed on neck and back of *Paleosuchus palpebrosus*, in sunlight and shadow; same locality and datum, 15:00-15:30 hours.

FN. 867-880. Brown-colored flies of smaller size than the former. Feed in great numbers at neck, back, double-crested caudal sector and legs of *Paleosuchus palpebrosus*; same locality and datum; 13:13-14:10 hours; in sunlight and shadow.

Not collected from other tributaries of the Vaupés, but since they were captured during irregular sunny hours between rainstorms rather in a hurry in the Cuduyari, that does not mean that they do not occur at other localities. No detailed studies on their habits could be made; the flies were also present on humans but did not bite. The environs of the fall "Santa Marta" consist in plantations and some patches of pasture; climatic conditions inhibited collections of flies from cattle and pigs. Therefore it cannot be stated that those above mentioned species feed exclusively on caimans, but evidently they were well used too. The area in question was, moreover, the only locality where the most common *Phaetobanus fervens* had not been observed.

HORSE FLIES ATTACKING HUMANS AND DOMESTIC ANIMALS

Among the Tabanidae collected from humans and domestic animals there are still many unidentified species; the last set (Nos. 563-1,529) was dispatched in November 8, 1970. Furthermore, there are

those flies included which were not collected from hosts but in huts, along rivers and in the forest.

1. *Catachlorops (Psalidia) medemi* Philip, 1969.

Holotype: female, 19.0 mm. **Type locality:** La Pedrera (Comisaria Amazonas), a village on the lower Río Caquetá, Colombia. September 29, 1968, in the house of señor José Uribe at 19:00 hours, attracted by light; F. Medem.

Paratypes: Females (on loan from G. B. Fairchild) from Río de Janeiro, and estrada de ferro Madeira - Mamoré (between Pôrto Velho and Guajará-mirim). The closest relative appears to be *Catachlorops (Psalidia) scurrus* (Fairchild) (Philip, 1969).

2. *Chrysops* spec. nov.

Belongs to the group of *Chrysops tristis*.

Host: Horses; behind the ears. Hacienda "Rancho Grande" close to Cravo Norte (Intendencia Arauca), upper Casanare river, April 27-28, 1969, from 06:00-16:00 hours, Carlos A. Velásquez & Simón Tello. Found in open savannahs only; the flies are more abundant and attacking if the horses walk (FN. 391-418).

3. *Stenotabanus* sp.

Female. Probably undescribed. Villavicencio (Departamento Meta), Instituto Roberto Franco, August 19, 1969, 15:55 hours, Carlos A. Velásquez. On the heads of two fresh water turtles (*Podocnemis dumeriliana Podocnemis unifilis*) kept in tanks. Not feeding. The fly probably came from the cattle corrals situated close to the Institute area.

4. *Tabanus dorsiger* Wiedemann, 1821.

Río Ocoa (Meta), 5 km South-East of Villavicencio in direction to Puerto López, August 9, 1969, 16:00 hours, Luis A. Rivera; on a rock in the river (FN. 558).

5. *Fidena* sp.

A fly of bee-like aspect, bushy legs. Vicinity of La Isla, a rubber collector's camp on upper Apaporis river (Comisaria Vaupés), March 3, 1969, Carlos A. Velásquez; about 15:00 hours, in the forest about 1,000 meters from hut, close to a creek; not feeding on the collector, (FN. 109).

Host: Humans

1. *Lepiselaga crassipes* (Fabricius), 1805.

Local names "golofa" or "golosa"; deerfly-like; abundant at many localities close to waters; feeds mainly on legs and feet and is a real

nuisance. Its green larvae are found in the heads of water lettuce (*Pistia stratiotes*) (Philip, in litt., September 9, 1969). A single specimen was collected from a spectacled caiman (*Caiman sclerops*, FN. 353) as mentioned above.

2. *Diachlorus curvipes* (Fabricius), 1805.

Also on caimans.

3. *Catachlorops testaceus* (Macquart), 1846.

Also on caimans.

4. *Dichelacera* sp.

Close to *Dichelacera ochracea* Hine. Local name: "Tábano rebalsero" (rebalsa, rebalse—stagnant water pools, left in the forest after inundations); in the forest close to a stagnant pool in the vicinity of Caño Cabra, November 17, 1968, Carlos A. Velásquez; captured on the black pants of the collector. (FN. 17).

5. *Tabanus dorsiger stenocephalus* Hine, 1906.

A single specimen (FN. 226), also on *Caiman sclerops*.

6. *Tabanus dorsiger modestus*, Wiedemann, 1828.

Also frequent on caimans.

7. *Tabanus (Neotabanus) palpalis* Brethes, 1910.

Rio Apaporis and Puerto Inírida.

8. *Phaeotabanus innotescens* (Walker), 1854.

A single fly was also collected from *Caiman sclerops apaporiensis*; (FN. 154); local name: "tábano dantero" (danta=tapir).

9. *Chlorotabanus inanis* (Fabricius), 1787.

Crepuscular; (FN. 34), Lake "El Dorado", upper Vaupés, November 29, 1968, 17:44 hours, on myself.

10. *Tabanus macquarti* Schiner, 1868. Synonym: *Alliomma macquarti* (Schiner).

Crepuscular. (FN. 27); on a creek close to Lake "El Dorado", November 28, 1968, 05:00 hours, while taking a bath, F. Medem.

11. *Pityocera festae* Giglio-Tos, 1896.

Crepuscular; (FN. 28-33), same locality, November 29-30, 1968, 05:00-5:30 hours; F. Medem, Marco Tulio Esezalio Valencia (Carijona Indian).

12. *Pityocera cervus* (Wiedemann), 1828.

Crepuscular; (FN. 108, 158); Puerto Victoria, Rio Apaporis, March 3 and 8, 1969, 05:30-06:00 hours; on a small creek about 500 meters far from the river, F. Medem.

Note: Both *Pityocera* are easy to distinguish from other tabanids by their very elongated proboscis and hairy body.

13. *Catachlorops*, 2 spp.

(FN. 9), La Isla, Rio Apaporis, February 19, 1969, inside the hut on myself; (FN. 107), Puerto Victoria, March 3, 1969, at rivershore while collecting flies from caimans; on myself; 13:00 hours approximately. (FN. 114), same locality, March 4, 1969, 11:30 hours, at rivershore on myself.

Hosts: Domestic animals

Hosts: Cattle. Habitat: Tropical rain forest; grass land close to lake "El Dorado".

1. *Tabanus pellucidus* Fabricius, 1805.

(FN. 35), close to lake shore, November 30, 1968, Marco Tulio Valencia; (FN. 36), at cattle corral, November 29, 1968, same collector.

2. *Tabanus* sp., near *piceiventris* Rondani.

(FN. 37), same locality and datum.

Hosts: Pigs and dogs.

The flies were not collected by ourselves but by the owner of camp La Isla, Rio Apaporis, Alberto Suárez, between April 15 and May 1, 1969. We collected at the same place from February 12-March 11, 1969. The habitat consists in a clearing close to river.

3. *Tabanus palpalis* Brèthes, 1910.

Also on humans.

4. *Stenotabanus* sp., near *incipiens* (Walker) but different.5. *Catachlorops testaceus* (Macquart), 1846.

Also on humans and the spectacled caiman.

6. *Diachlorus bicinctus* (Fabricius), 1805.7. *Tabanus thiemeana surifer* Fairchild, 1964.

Host: Horse. Habitat: Orinoco Plains in the vicinity of Cravo Norte, upper Rio Casanare, April 23-May 1, 1969. (FN. 391-552); still some unidentified material left.

8. *Chrysops* spec nov.
(FN. 391-418).9. *Tabanus restrepoensis* Fairchild, 1942.

Type locality; Restrepo (Meta), East of Villavicencio.

10. *Tabanus columbus* Fairchild, 1942.11. *Stenotabanus* sp, near *incipiens* (Walker), but different.12. *Tabanus dorsiger* Wiedemann, 1821.13. *Tabanus* sp, possibly *dorsiger*, but somewhat distinct.14. *Tabanus importunus* Wiedemann, 1828.15. *Tabanus sorbillans* Wiedemann, 1828.

REFERENCES

- Ab'Saber, A.N.
1967. "Problemas geomorfológicos da Amazonia Brasileira".
Atas Simpos. Biôta Amaz. (Geociencias) 1: 35-67.
- Bellairs, A.A.
1970. "The life of Reptiles" vol 1: xi + 282 pp.; vol 2: 590 pp.
The Weidenfeld and Nicholson Natural History, London.
- Bequaert, J.C. & S. Renjifo-Salcedo.
1946. "The Tabanidae of Colombia (Diptera)". *Psyche* 53: 52-86.
Also in:
1974. *Cespedesia* 3: 140-172.
- Connal, A. & S.L.M. Connal.
1922. "Development of *Loa loa* (Guyot) in *Chrysops silacea*
(Austen) and in *Chrysops dimidiata* (van der Wulp)."
Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 16: 1-64.
- Lee, V. H., G. B. Fairchild & P. Barreto.
1969. "Artrópodos hematófagos del Rio Raposo, Valle, Colombia
III. Tabanidae". *Caldasia* 10: 441-458.
- Oldroyd, H.
1954. "The horse flies (Diptera: Tabanidae) of the Ethiopian re-
gion. Vol. 2: *Tabanus* and related genera". British Museum
(Natural History) London.
- Vanzolini, P.E.
1967. "Problems and programs in Amazonian zoology". *Atas Sim-
pos. Biôta Amaz. (Zoologia)* 5: 85-95.
- Wilkerson, R.C.
1979. "Horse flies (Diptera: Tabanidae) of the Colombian de-
partments of Chocó, Valle, and Cauca". *Cespedesia* 8: 99-432.

SUMMARY

Horse flies (Diptera, Tabanidae) from eastern Colombia were observed feeding on caimans (Crocodylia, Alligatoridae). This unusual relationship was firstly noticed in 1952. From then on observations were repeated in different sites and opportunities. 1580 tabanids could be identified and grouped into two main categories: A) Species feeding exclusive- or predominantly on caimans: *Phaeotabanus fervens*, *Ph. nigriflavus*, *Stenotabanus incipiens*, *Tabanus dorsiger modestus*, and B) Species that in addition to caimans may be attracted to other hosts (sylvatic and domestic animals or human beings): *Catachlorops testaceus*, *Diachlorus curvipes*, *Ph. cajennensis*, *Ph. innotescens*, *Ph. prasiniventris* and *T. d. stenocephalus*. For each of these ten species the following data were recorded: geographic locality of capture, habitat, ecological niche, relationship with atmospheric conditions, attacking behaviour, period of activity, duration of biting, preferred sites of feeding, host reaction, etc. Hosts belonged to four species of caimans: *Caiman sclerops*, *Melanosuchus niger*, *Paleosuchus trigonatus* and *P. palpebrosus*.

EXTRACTO (*)

En el oriente de Colombia se observó que los tábanos (Diptera, Tabanidae) se alimentaban en caimanes (Crocodylia, Alligatoridae). Esta observación se hizo por primera vez en 1952 y luego se repitió en diferentes lugares y oportunidades. En el curso del trabajo de campo se colectaron 1580 tábanos que se identificaron y agruparon así: A) Especies que se alimentan exclusiva o predominantemente en caimanes: *Phaeotabanus fervens*, *Ph. nigriflavus*, *Stenotabanus incipiens*, *Tabanus dorsiger modestus*, y B) Especies que además de atacar a caimanes también pueden atacar otros huéspedes (animales silvestres y domésticos o seres humanos): *Catachlorops testaceus*, *Diachlorus curvipes*, *Ph. cajennensis*, *Ph. innotescens*, *Ph. prasiniventris* y *T. d. stenocephalus*. Para cada una de estas diez especies se informan los siguientes datos: localidad geográfica de captura, habitat, nicho ecológico, relación con condiciones atmosféricas, comportamiento de ataque, periodo de actividad, duración del acto alimenticio, sitios preferidos de ataque, reacción del huésped, etc. Los huéspedes pertenecían a cuatro especies de caimanes: *Caiman sclerops*, *Melanosuchus niger*, *Paleosuchus trigonatus* y *P. palpebrosus*.

(*) Este extracto y el anterior fueron redactados por el Dr. Pablo Barreto, médico entomólogo de la Universidad del Valle, que asimismo hizo la revisión de los originales del trabajo del Dr. Medem. EL EDITOR.

AVES EN EL PORVENIR, META. COLOMBIA (1) (*)

Por Mauricio Barreto, Biólogo(2)

INTRODUCCION

Aunque las aves de Colombia se han estudiado por varios años, todavía no se conoce completamente su distribución (De Schauensee 1964, p. 10). Prueba de ello, para el oriente colombiano, son los nuevos registros de especies y subespecies dados por Olivares (1967, 1969), Romero (1977, 1978) y Morales (1979). Especialmente en el Departamento del Meta se destacan los hallazgos de Lemke y Gertler (1978) para la Sierra de La Macarena; la lista de McKay (1980) para la región de Villavicencio y, más hacia el oriente, los datos de Furniss (sin publicar) para el Centro Nacional de Investigaciones Agropecuarias en Carimagua, ICA-CIAT.

El Centro Internacional de Entrenamiento e Investigaciones Médicas, CIDEIM, estableció en El Porvenir, Meta, una estación biológica para adelantar estudios sobre diversas enfermedades que afectan tanto a los pobladores humanos como a los animales domésticos y silvestres de la región (D'Alessandro 1978, 1979, 1980). Durante 1978 y 1979 el autor permaneció en El Porvenir de julio a diciembre de estos años, 12 meses en total, haciendo parte del trabajo de campo de tales estudios. Además, también visitó la Estación algunos días en los meses de enero, febrero, abril, mayo y junio. De esta manera fue posible coordinar las labores sobre zoonosis con observaciones ornitológicas, para conocer las diferentes aves de la zona. El presente artículo proporciona una lista de las especies que se registraron y amplía la distribución de 24 de ellas.

El Porvenir (4° 46' N, 71° 23' O, 140 m.) es un caserío sobre la margen derecha del Río Meta, perteneciente al municipio de Puerto Gaitán, Departamento del Meta (Fig. 40). Se halla cerca de 30 km. al noroeste de Carimagua, donde funciona una estación del Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras, Himat, cuyos registros acumulados en el periodo comprendido desde 1973 hasta 1979 indicaron los siguientes promedios anuales: temperatura, 24.6° C; precipitación pluvial, 2026 mm.. Hay un periodo bien definido de lluvias entre abril y noviembre, siendo los demás meses (diciembre a marzo) relativamente secos.

(1) Estudio auspiciado en parte por el Centro Internacional de Entrenamiento e Investigaciones Médicas, CIDEIM, Universidad de Tulane-COLCIENCIAS. Donación AI-10050 del Instituto Nacional de Alergia y Enfermedades Infecciosas, Institutos Nacionales de Salud, Servicio de Salud Pública de los EE. UU.

(2) Dirección actual: 27 Sammis Place, Hempstead, NY 11550, USA.

(*) Recibido para publicación en marzo de 1981.

La zona es típica de los llanos orientales colombianos, caracterizados por sus sabanas extensas con bosques de galería a lo largo de las corrientes de agua. Según el mapa ecológico que sigue la clasificación de Holdridge, corresponde a **bosque seco Tropical** (Espinal y Montenegro 1963) y, de acuerdo con Brunnschweiler (1972), se encuentra en



Mapa 1. Posición geográfica de El Porvenir

FIG. 40. — Localización del sitio de las observaciones.

la sub-región Meta Lejano. Las formaciones vegetales, principalmente los pastos, son descritas en detalle por Blydenstein (1967)(*).

MÉTODOS Y RESULTADOS

Para estudiar la avifauna de El Porvenir se eligieron los siguientes sitios:

1. El propio poblado y sus alrededores, que incluyen las orillas del Río Meta. En este lugar son comunes los cultivos de maíz, yuca y cacao; además hay diversos árboles y arbustos y es frecuente la palma real (*Scheelea* sp.).
2. La laguna El Porvenir, cerca de 500 m. al oeste del caserío; aquí abundan los arbustos y los moriches (*Mauritia flexuosa*).
3. Las sabanas de pastos nativos que se dedican a la ganadería y son quemadas con regularidad.
4. Los bosques de galería en el Caño Cabiona, afluente del Río Meta, donde la palma cucurita (*Maximiliana elegans*) tiene numerosos representantes. Este sitio y el anterior están a un poco menos de 15 km. de El Porvenir.

En los cuatro lugares se colocaron redes de nylon y se realizaron recorridos de observación periódicos para sangrar o liberar las aves después de identificarlas.

La Tabla 1, consigna el registro de 52 familias de aves que agrupan 231 especies, cuya abundancia relativa se califica con los siguientes términos:

- A. Abundante. Se observó por lo menos en 6 meses distintos y en buen número.
 C. Común. También se observó en 6 meses diferentes pero en número menor.
 E. Escasa. Se observó menos de 6 meses, y
 R. Rara. Se observó en pocas ocasiones.

El listado de la Tabla 1 sigue el orden de familias y especies dado por De Schauensee y Phelps Jr. (1978).

TABLA 1. LISTA DE LAS AVES OBSERVADAS EN EL PORVENIR.

Familia	Especie	Sitios de estudio ^a			
		1	2	3	4
ANHINGIDAE					
	Anhinga anhinga				R ^b
ARDEIDAE					
	Ardea herodias		E		

(*) Véase en esta misma entrega el trabajo de P. Vincelli. NOTA DEL EDITOR.

(^a) Como se delimitan y definen en el texto:

1: Poblado, 2: Laguna, 3: Sabanas, 4: Caño Cabiona.

(^b) A, abundante; C, común; E, escasa; R, rara.

Familia	Especie	Sitios de estudio ^a			
		1	2	3	4
	<i>Ardea cocoi</i>		E		
	<i>Casmerodius albus</i>	E	C		R
	<i>Egretta thula</i>		E		
	<i>Florida caerulea</i>		E		
	<i>Butorides striatus</i>		C		
	<i>Bubulcus ibis</i>	A	A	A	
	<i>Syrigma sibilatrix</i>		E	E	
	<i>Nycticorax nycticorax</i>		E		
	<i>Botaurus pinnatus</i> (*)		R		
COCHLEARIIDAE					
	<i>Cochlearius cochlearius</i>		R		
CICONIIDAE					
	<i>Mycteria americana</i>		R	R	
	<i>Euxenura maguari</i>		R	R	
	<i>Jabiru mycteria</i>		R	R	
THRESKIORNITHIDAE					
	<i>Theristicus caudatus</i>		E		
	<i>Cercibis oxycerca</i>		E	E	E
	<i>Mesembrinibis cayennensis</i> (*)		E		R
	<i>Phimosus infuscatus</i> (*)		R		
	<i>Eudocimus albus</i>		E		
	<i>Eudocimus ruber</i>		E		
	<i>Ajaia ajaja</i>		R		
ANHIMIDAE					
	<i>Anhima cornuta</i> (*)		C		
ANATIDAE					
	<i>Dendrocygna viduata</i> (*)		R		
	<i>Dendrocygna autumnalis</i>		E		
	<i>Amazonetta brasiliensis</i>		E		
	<i>Cairina moschata</i>		E		
CATHARTIDAE					
	<i>Sarcoramphus papa</i>				R
	<i>Coragyps atratus</i>	A	A	A	
	<i>Cathartes aura</i>	A	A	A	
	<i>Cathartes burrovianus</i>	C	C	C	
ACCIPITRIDAE					
	<i>Elanus leucurus</i>				E
	<i>Elanoides forficatus</i> (*)				R
	<i>Buteo albicaudatus</i>			C	C
	<i>Buteo magnirostris</i>	C	A		
	<i>Busarellus nigricollis</i>		R		
	<i>Heterospizias meridionalis</i>	A	A	A	
	<i>Buteogallus urubitinga</i>				C
	<i>Spizaetus ornatus</i> (*)				R
	<i>Circus buffoni</i>				E

* Registros nuevos para la zona.

Familia	Especie	Sitios de estudio ^a			
		1	2	3	4
PANDIONIDAE	<i>Pandion haliaetus</i>		R		
FALCONIDAE	<i>Herpetotheres cachinnans</i>				R
	<i>Daptrius ater</i> (*)		R	R	
	<i>Daptrius americanus</i>		E	E	
	<i>Milvago chimachima</i>	A	C	A	
	<i>Polyborus plancus</i>	A	C	A	C
	<i>Falco rufigularis</i>				R
	<i>Falco femoralis</i>		E		
	<i>Falco sparverius</i>	C	C		
CRACIDAE	<i>Ortalis motmot</i>	E			
	<i>Mitu tomentosa</i>				R
PHASIANIDAE	<i>Colinus cristatus</i>	C		A	A
ARAMIDAE	<i>Aramus guarauna</i> (*)	R			
RALLIDAE	<i>Aramides cajanea</i>		E		
	<i>Porzana albicollis</i>		E		
	<i>Porphyryla martinica</i>		E		
JACANIDAE	<i>Jacana jacana</i>		C		
CHARADRIIDAE	<i>Vanellus chilensis</i>	C		C	
	<i>Hoploxypterus cayanus</i> (*)		R		
	<i>Charadrius collaris</i>			C	
SCOLOPACIDAE	<i>Actitis macularia</i>		E		
BURHINIDAE	<i>Burhinus bistriatus</i>			C	
LARIDAE	<i>Phaetusa simplex</i>	E	E		
	<i>Sterna superciliaris</i>	E	E		
RHYNCHOPIDAE	<i>Rhynchops nigra</i> (*)	R	R		
COLUMBIDAE	<i>Columba cayennensis</i>		C		
	<i>Zenaida auriculata</i>		C		
	<i>Columbina minuta</i>	C			
	<i>Columbina talpacoti</i>	A			
	<i>Scardafella squammata</i>	A			
	<i>Leptotila verreauxi</i> (*)	E			
	<i>Leptotila rufaxilla</i>	A			

Familia	Especie	Sitios de estudio*			
		1	2	3	4
PSITTACIDAE					
	<i>Ara chloroptera</i>	R			R
	<i>Aratinga acuticaudata</i>				E
	<i>Aratinga pertinax</i>	A	C		C
	<i>Forpus conspicillatus</i>	A			
	<i>Brotogeris cyanoptera</i>				R
	<i>Amazona ochrocephala</i>		E		
	<i>Amazona amazonica</i>		E		
CUCULIDAE					
	<i>Coccyzus americanus</i>	E			
	<i>Coccyzus melacoryphus</i>	E			
	<i>Playa cayana</i>		C		C
	<i>Playa minuta</i>		E		E
	<i>Crotophaga major</i>	E			
	<i>Crotophaga ani</i>	A	A		
	<i>Tapera naevia</i>	C	C		
TYTONIDAE					
	<i>Tyto alba</i>			E	E
STRIGIDAE					
	<i>Bubo virginianus</i>				E
	<i>Glaucidium brasilianum</i>		R		
	<i>Speotyto cunicularia</i> (+)			E	
	<i>Asio flammeus</i>			E	E
CAPRIMULGIDAE					
	<i>Chordelles</i> sp.	E			
	<i>Podager nacunda</i>			C	C
	<i>Nyctidromus albicollis</i>	C		C	C
APODIDAE					
	<i>Chaetura cinereiventris</i>	C	C		
	<i>Reinarda squamata</i>		C		
TROCHILIDAE					
	<i>Glaucis hirsuta</i>				E
	<i>Phaethornis</i> sp.	R			
	<i>Phaethornis hispidus</i>				E
	<i>Anthracothorax nigricollis</i>	C			
	<i>Chlorestes notatus</i> (*)	R			
	<i>Chlorostilbon mellisugus</i>	E			
	<i>Amazilia versicolor</i>		E		
	<i>Amazilia fimbriata</i>	C	C		
TROGONIDAE					
	<i>Trogon melanurus</i>				R
	<i>Trogon viridis</i>				E

+ En septiembre 25 y 29 de 1979 se examinaron 2 de sus túneles (longitud, 100 cm. y 180 cm.; profundidad, 30 a 50 cm.; diámetro, 25 cm.). No se encontraron huevos ni polluelos. Sobre la sabana, en la entrada, restos de insectos: Scarabaeidae (Scarabaeinae) abundantes, Acrididae y Pompilidae.

Familia	Especie	Sitios de estudio ^a			
		1	2	3	4
ALCEDINIDAE					
	<i>Ceryle torquata</i>	C	C		
	<i>Chloroceryle amazona</i>		E		
	<i>Chloroceryle americana</i>		E		
	<i>Chloroceryle aenea</i>		R		
MOMOTIDAE					
	<i>Momotus momota</i>				R
BUCCONIDAE					
	<i>Hypnelus ruficollis</i> (*)	E			
RAMPHASTIDAE					
	<i>Ramphastos cuvieri</i>	R			
PICIDAE					
	<i>Picumnus squamulatus</i>	C			
	<i>Piculus chrysochloros</i> (*)		E		
	<i>Dryocopus lineatus</i>	E			
	<i>Melanerpes rubricapillus</i> (*)	E			
	<i>Campephilus melanoleucos</i> (*)	R			
DENDROCOLAPTIDAE					
	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	C			C
	<i>Xiphorhynchus picus</i>	E			
	<i>Xiphorhynchus obsoletus</i>	E			
FURNARIIDAE					
	<i>Synallaxis albescens</i>		E		
	<i>Phacellodomus rufifrons</i>	A	C		
FORMICARIIDAE					
	<i>Cymbilaimus lineatus</i> (*)	R			
	<i>Sakesphorus canadensis</i>	C	A		
	<i>Thamnophilus doliatus</i>	A			
	<i>Thamnophilus nigrocinereus</i>	E			
	<i>Myrmotherula axillaris</i>	E			
	<i>Formicivora grisea</i> (*)	C			
	<i>Hypocnemoides melanopogon</i>	E			E
	<i>Sclateria naevia</i>		E		
COTINGIDAE					
	<i>Pachyramphus polychopterus</i>	E			
	<i>Tityra cayana</i>				E
	<i>Tityra inquisitor</i>				E
PIPRIDAE					
	<i>Pipra erythrocephala</i>	E			
	<i>Teleonema filicauda</i>	R			
	<i>Manacus manacus</i>				R
TYRANNIDAE					
	<i>Fluvicola pica</i>	C	C		
	<i>Arundinicola leucocephala</i>		C		
	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	E			
	<i>Machetornis rixosus</i>	C		A	

Familia	Especie	Sitios de estudio*			
		1	2	3	4
	<i>Sirystes sibilator</i> (*)		R		
	<i>Muscivora tyrannus</i>	C			
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	A	A		
	<i>Tyrannopsis sulphurea</i>		C		
	<i>Megarhynchus pitangua</i>	E			
	<i>Myiodynastes maculatus</i>		E		
	<i>Myozetetes cayanensis</i>	A	A		
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	A	A		
	<i>Pitangus lictor</i>		E		
	<i>Myiarchus ferox</i>		E		
	<i>Myiarchus tyrannulus</i>	E			
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	E			
	<i>Cnemotriccus fuscatus</i>		E		
	<i>Tolmomyias sulphurescens</i>		E		
	<i>Tolmomyias flaviventris</i>		E		
	<i>Todirostrum cinereum</i>	A			
	<i>Atalotriccus pilaris</i>				E
	<i>Capsiempis flaveola</i>	E			
	<i>Elaenia flavogaster</i>		C	C	
	<i>Elaenia parvirostris</i>		E	E	
	<i>Elaenia chiriquensis</i>	E		E	
	<i>Myiopagis viridicata</i>				E
	<i>Sublegatus modestus</i>				E
	<i>Phaeomyias murina</i>				E
	<i>Camptostoma obsoletum</i>	E			
	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>				E
	<i>Pipromorpha oleaginea</i>		E		
HIRUNDINIDAE					
	<i>Tachycineta albiventer</i>		C		
	<i>Progne tapera</i>		E	E	
	<i>Notiochelidon cyanoleuca</i>	E	E		
	<i>Atticora melanoleuca</i> (*)	R			
	<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	C	C		
	<i>Hirundo rustica</i>	E	E		
	<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	E	E		
TROGLODYTIDAE					
	<i>Campylorhynchus griseus</i>	A	A		
	<i>Thryothorus rufalbus</i>				E
	<i>Thryothorus leucotis</i>				E
	<i>Troglodytes aedon</i>	C			
MIMIDAE					
	<i>Mimus gilvus</i>	A	A		
TURDIDAE					
	<i>Turdus leucomelas</i>	A	A		
	<i>Turdus nudigenis</i>	C	C		
	<i>Turdus albicollis</i> (*)	E	E		

Familia	Especie	Sitios de estudio ^a			
		1	2	3	4
MOTACILLIDAE					
	<i>Anthus lutescens</i>			C	
VIREONIDAE					
	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	A			
	<i>Vireo olivaceus</i>		C		
	<i>Hylcophilus flavipes</i>		E		
ICTERIDAE					
	<i>Molothrus bonariensis</i>	E			
	<i>Psarocolius decumanus</i> (*)	C			
	<i>Cacicus cela</i>	A			A
	<i>Quiscalus lugubris</i>	C			
	<i>Agelaius icterocephalus</i>		E		
	<i>Icterus chryscephalus</i>		R		
	<i>Icterus icterus</i> (*)	C			
	<i>Icterus nigrogularis</i>	A	C		
	<i>Gymnomystax mexicanus</i>		C		
	<i>Lelstes militaris</i>			A	
	<i>Sturnella magna</i>			A	
	<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	E			
PARULIDAE					
	<i>Dendroica petechia</i>	E			
	<i>Dendroica striata</i>		E		
	<i>Seiurus moveboracensis</i>		E		
	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>		C		C
	<i>Setophaga ruticilla</i>	E			E
	<i>Conirostrum speciosum</i> (*)		E		E
	<i>Coereba flaveola</i>	A	A		A
TERSINIDAE					
	<i>Tersina viridis</i>		R		
THRAUPIDAE					
	<i>Dacnis cayana</i>				E
	<i>Tangara cayana</i>	A	A		A
	<i>Euphonia chlorotica</i>	A			
	<i>Thraupis episcopus</i>	A	A		A
	<i>Thraupis palmarum</i>	C	C		C
	<i>Ramphocelus carbo</i>	C	E		E
	<i>Schistochlamys melanopsis</i>		E		
FRINGILLIDAE					
	<i>Saltator maximus</i>	C			
	<i>Saltator coerulescens</i> (++)	A			
	<i>Paroaria gularis</i>	C			
	<i>Arremonops conirostris</i>				E
	<i>Oryzoborus angolensis</i>				E

++ Alimentándose de hojas de *Carica papaya* y otras plantas. Un nido construido con hierbas y 3 polluelos alimentados con insectos y hojas por un solo adulto en junio 29 de 1979.

Familia	Especie	Sitios de estudio ^a			
		1	2	3	4
	<i>Oryzoborus crassirostris</i>	E			
	<i>Sporophila intermedia</i>	E			
	<i>Sporophila plumbea</i>		E		
	<i>Sporophila lineola</i>		E		
	<i>Sporophila nigricollis</i>	E			
	<i>Sporophila minuta</i>	E			
	<i>Volatinia jacarina</i>		E		
	<i>Sicalis luteola</i>		E		
	<i>Sicalis flaveola</i>	C			
	<i>Sicalis columbiana</i>	A	A		
	<i>Emberizoides herbicola</i>		E		
	<i>Ammodramus humeralis</i>		E		
Total de especies		109	122	32	56
Especies únicas por sitio		58	65	6	31

DISCUSION

El Porvenir y Carimagua (Furniss, inédito) tienen un total de 187 especies en común. Tal resultado era de esperarse por la cercanía relativa de las dos localidades, que también comparten algunas características ecológicas. Sin embargo, Carimagua ofrece 33 especies que no se observaron en El Porvenir donde, a su vez, hay 26 especies que no se identificaron en aquel centro agrícola. Sin duda, estudios ornitológicos futuros con mayor dedicación y durante mayor tiempo han de aumentar los datos y registros sobre las aves en esta zona del Departamento del Meta.

De las 26 especies cuya presencia es única en El Porvenir, se deben destacar 5, pues sus distribuciones en Colombia se modifican sensiblemente al comparar los resultados del presente trabajo con los de autoridades como De Schauensee (1964, 1966), según se verá en seguida:

Phimosus infuscatus. La primera anotación, julio 26 de 1978, corresponde a un individuo; en abril 19 de 1979, se vieron 3 ejemplares y luego, noviembre 2 de 1979, una pareja más que se posaba en un árbol. Mientras uno sostenía una rama en el pico, el otro le tocaba con el pico procurando frotar su cuello con el del acompañante y al volar le siguió de cerca; probablemente construían un nido. Esta especie sólo se encontró en el sitio 2, cerca a la laguna El Porvenir. Aunque De Schauensee (1964, p. 36) informó su rango así "...Northern half of Colombia from the mouth of the río Sinú eastward...", tanto los datos de McKay (1980) para las vecindades de Villavicencio como las observaciones de este trabajo, amplían de manera considerable su distribución hacia la región oriental del país y permiten sugerir que sea una especie residente en la zona.

Aramus guarauna. Un individuo, abril 17 de 1979, en el sitio 1, cerca al Río Meta. Distribución previa "...Tropical zone of northern Colombia and the Pacific coast southward to Nariño..." (De Schauensee 1964, p. 68).

Formicivora grisea. El primer registro, julio 8 de 1978, es de 2 ejemplares en el sitio 1, cerca al caserío. Luego se vio constantemente el resto del tiempo, casi siempre como individuos solitarios que se alimentaban de insectos en arbustos a niveles bajos. Distribución anterior "...east of the Andes in the Catatumbo and Zulia lowlands and in the río Guanía region..." (De Schauensee 1966, p. 283).

Atticora melanoleuca. Dos individuos posados en una rama, noviembre 28 de 1979, sitio 1, orilla del Río Meta. Registros previos "...Forested rivers. Recorded only from Vaupés..." (De Schauensee 1964, p. 301).

Icterus icterus. Primera observación, julio 20 de 1978, de 2 especímenes en el sitio 1, El Porvenir. Luego esta especie se escuchó y se vio con regularidad los demás meses en los alrededores del poblado y por las márgenes del Río Meta, generalmente en parejas o en grupos de 3 ó 4 aves. Datos anteriores "...east of the Andes in Arauca and in Putumayo and Amazonas..." (De Schauensee 1966, p. 437).

De las especies comunes para El Porvenir y Carimagua en las siguientes se modifica su distribución, así:

Ardea herodias. Durante septiembre y octubre de 1979 se vieron varios individuos que permiten ampliar la distribución dada por Schauensee (1964, p. 29) "...winter visitor, October-December. Northern Colombia southward to the upper Cauca Valley..."

Cochlearius cochlearius. Dos adultos, enero 17 de 1979. Distribución anterior "...northern Colombia from the Santa Marta region westward to Chocó..." (De Schauensee 1966, p. 33).

Cercibis oxycerca. Varias parejas en agosto de 1978, febrero, junio y noviembre de 1979. El rango previamente conocido era "...in the llanos along the ríos Casanare, Cravo Norte and Arauca..." (De Schauensee 1966, p. 34).

Ara chloroptera. Se observaron algunos grupos de menos de 4 ejemplares en septiembre y octubre de 1979. Para la región oriental del país se conocía en la zona amazónica (De Schauensee 1964, p. 103).

Aratinga acuticaudata. Fue posible ver representantes de esta especie, en números reducidos, durante enero, febrero y abril de 1979. Registrada en "...arid Caribbean region from eastern Santa Marta eastward..." (De Schauensee 1964, p. 104).

Asio flammeus. Varios individuos solitarios en julio de 1978, enero y febrero de 1979. Distribución anterior "...subtropical and temperate zone of the Eastern Andes westward to the upper Cauca Valley..." (De Schauensee 1964, p. 119).

Dendrocincla fuliginosa. Durante todo el año se observaron especímenes solitarios o en parejas. Datos previos "...Tropical zone in

the eastern foothills of the Eastern Andes from Meta southward... Lowlands of Boyacá, Arauca and Norte de Santander..." (De Schauensee 1964, p. 168).

Phacelodomus rufifrons. Esta especie se vio y se escuchó todo el tiempo. Sus ejemplares eran muy activos en las cercanías de sus conspicuos nidos. En mayo, julio y septiembre de 1979 fue posible examinar 3 nidos (alturas, 60 a 100 cm.; diámetros, 20 a 50 cm.), construidos principalmente con ramitas, hierbas, plumas y unos pocos pedacitos de cortezas; no se encontraron huevos ni pichones pero sí gran cantidad de artrópodos diversos: pseudoescorpiones, arañas (familia Clubionidae) y también insectos (familias Reduviidae, Ostomidae, Scellionidae) y en uno 3 murciélagos. En octubre 20 de 1979 se vio a dos adultos llevar alimento (larvas de Lepidoptera) a otro nido y luego salir con sacos fecales. En Colombia se conocía "...east of the Andes in Boyacá and in Arauca (fide Phelps and Phelps)..." (De Schauensee 1966, p. 255).

Sclateria naevia. Algunas parejas o ejemplares solitarios en julio de 1978, enero, abril y noviembre de 1979. Registros anteriores "...Vichada and southeastern Nariño southward to the Amazon..." (De Schauensee 1964, p. 234).

Pyrocephalus rubinus. Pocos machos y hembras en agosto de 1978, abril, junio, noviembre y diciembre de 1979. Según De Schauensee (1964, p. 271) esta especie se había registrado "...East of the Andes in Caquetá..."

Cnemotriccus fuscatus. Algunos ejemplares en agosto de 1978, enero, abril, julio y noviembre de 1979. Distribución anterior "...Tropical zone from Cartagena eastward to Norte de Santander and southward in the Magdalena Valley to Tolima (De Schauensee 1964, p. 279).

Capsiempis flaveola. Se vio en grupos pequeños (3 a 5 adultos) durante febrero, abril, noviembre y diciembre de 1979. Según De Schauensee (1966, p. 373) la especie se encuentra "...east of the Andes in Vichada, eastern Nariño and Vaupés..."

Myopagis viridicata. Individuos solitarios o en grupos reducidos en julio de 1978, abril, septiembre y noviembre de 1979. Antes se conocía "...west of the Eastern Andes, east of them only in eastern Nariño..." (De Schauensee 1966, p. 334).

Camptostoma obsoletum. Se vieron ejemplares solitarios en enero, febrero, abril, agosto y noviembre de 1979. Distribución anterior "...eastern base of the Andes in Meta... east of the Andes in Arauca and Boyacá..." (De Schauensee 1964, p. 294).

Petrochelidon pyrrhonota. Migratorio, común en abril y parte de mayo de 1979. Distribución anterior "...Recorded in northern Colombia in September and October and Caquetá in April..." (De Schauensee 1964, p. 302).

Campylorhynchus griseus. Se observó todo el tiempo. En febrero

y noviembre de 1979 se notaron parejas que recolectaban ramas delgadas y hierbas para construir sus nidos en arbustos y en la copa de los moriches, entre las pencas. También en febrero de 1979 se vio en San Pablo, Río Cravo Sur, Casanare (antiguamente Boyacá). De acuerdo con De Schauensee (1964, p. 307) se había encontrado en "...west slope of the Eastern Andes in Santander and Boyacá... eastern base of the Eastern Andes in Meta... southern Meta and probably Vaupés...".

Coereba flaveola. De esta especie se vieron en toda ocasión adultos aislados, o en parejas o en grupos pequeños. En noviembre de 1979 varias parejas formaron sus nidos en árboles y arbustos. También se encontró en San Pablo, Casanare. Registros previos "...east of the Andes in Norte de Santander... The eastern base of the Andes in Meta... both slopes of the Andes in Nariño, eastward to the río Guainía south of the Casiquiare..." (De Schauensee 1964, p. 345).

Sicalis luteola. Se observó en julio de 1978, abril, junio, octubre y noviembre de 1979 en pastos cercanos a la laguna (sitio 2). Se conocía en "...subtropical and temperate zones of the Eastern Andes from Norte de Santander to the Bogotá region and the temperate zone in Nariño..." (De Schauensee 1964, p. 396). También McKay (1980) lo vio en las vecindades de Villavicencio.

Sicalis columbiana. En parejas o grupos pequeños todo el tiempo. Distribución anterior "...Known only from the banks of the Orinoco in Vichada..." (De Schauensee 1964, p. 395).

De los 4 lugares de observación los sitios 1 y 2 (Poblado y Laguna), abarcaron habitats muy diferentes. Así, en el sitio 1 se incluyó la margen del Río Meta con sus restos de bosque que aportaron una cantidad considerable de especies. Esta circunstancia explica el gran número de especies únicas por sitio que se encontraron en el "Poblado".

El sitio 4, Caño Cabiona, donde 11 (35%) de sus especies únicas se consideran como raras, y el sitio 3, Sabanas, con solo 6 especies únicas, en cierta medida se pueden comparar con los habitats 1 y 7 de McKay (1980) y muestran una vez más la razón de afirmaciones previas (Lehman 1970, Olivares 1970, Munves 1975, Orejuela 1979, Orejuela et al. 1979, Orejuela et al. 1979, McKay 1980) sobre la necesidad de conservar los bosques como elementos básicos para la diversificación y el crecimiento de las poblaciones de aves en distintas partes del país.

Sin embargo, lamentablemente en El Porvenir como en toda Colombia, con contadas excepciones, el proceso de deforestación es intenso. En sus bosques de galería que son zonas forestales de anchura relativa escasa se hace entresaque, caza y pastoreo, tres de los cinco problemas que según Orejuela et al. (1979) impiden la conservación de este tipo de bosques.

Respecto a las especies nocturnas de la sabana (p. e. *Nyctidromus albicollis*) se descubrió otro enemigo: los automóviles. En efecto, de-

bido al aumento del flujo de vehículos entre Carimagua y El Porvenir, no faltan los conductores distraídos o desprovistos de sentimientos que han eliminado muchos ejemplares de estas aves.

SUMMARY

The birds of El Porvenir, Departamento del Meta, Colombia, were studied for a total of 12 months from July 1978 to December 1979. 231 species belonging to 52 families were found. For the following 24 species their distribution ranges are amplified: Bare-faced Ibis, Gray-necked Wood-Rail, White-fringed Antwren, Black-collared Swallow, Troupial, Great Blue Heron, Boat-billed Heron, Sharp-tailed Ibis, Red-and-Green Macaw, Blue-crowned Parakeet, Short-eared Owl, Plain-brown Woodcreeper, Plain-fronted Thornbird, Silvered Antbird, Vermillion Flycatcher, Fuscous Flycatcher, Yellow Tyrannulet, Greenish Elaenia, Southern Beardless Tyrannulet, Cliff Swallow, Bicolored Wren, Bananaquit, Grassland Yellow-Finch and Orange-fronted Yellow-Finch.

RECONOCIMIENTOS

Agradezco cordialmente a la familia Machado (Hato El Porvenir) y al Sr. Adolfo Reyes (Hato San Pablo) el permiso para trabajar en sus propiedades; a las personas del Centro Agrícola en Carimagua, principalmente al matrimonio Spain; a los biólogos Marc Weitzel, Steve Collet, Jon Yates, Wallace McKay (fallecido) y Paul Gertler, y especialmente al Sr. Genaro Useche por sus colaboraciones en el trabajo de campo; al Sr. Isidoro Cabrera (Universidad del Valle) por la identificación de las palmas; a los Drs. Antonio D'Alessandro y Ernesto Barriga, a la bióloga Larisa Gálvez y al Sr. Julián Barreto por sus ayudas durante la preparación del manuscrito. Igualmente agradezco las críticas y revisiones de éste por los Drs. Pablo Barreto y Humberto Alvarez.

LITERATURA CITADA

- Blydenstein, J. 1967. Tropical savanna vegetation of the llanos of Colombia. *Ecology* 48: 1-15.
- Brunnschweiler, D. 1972. *The Llanos frontier of Colombia. Environment and changing land use in Meta*. Latin American Studies Center Monograph N° 9. Michigan State University, 71 pp.
- D'Alessandro, A. 1978. Trypanosomiasis of man and animals in Colombia. *ICMR Annual Progress Report*: 69-72.
- . 1979. Trypanosomes of man and animals in Colombia. *ICMR Annual Progress Report*: 95-101.
- . 1980. Trypanosomiasis of man and animals in Colombia. *ICMR Annual Progress Report*: 1-18.

- De Schauensee, M. R. 1964. **The birds of Colombia and adjacent areas of South and Central America.** Livingston Pub. Co., Narberth, xvi + 427 pp. + 20 pl.
- . 1966. **The species of birds of South America and their distribution.** Livingston Pub. Co., Narberth, xvii + 578 pp..
- , y W. H. Phelps, Jr. 1978. **A guide to the birds of Venezuela.** Princeton University Press, Princeton, xxii + 424 pp + 53 pl..
- Espinal, L. S. y E. Montenegro, 1963. **Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico.** Instituto Geográfico "Agustín Codazzi" (Bogotá). 201 pp..
- Furniss, S. List of Carimagua birds as of September 8, 1976. (Inédita).
- Lehmann, F.C. 1970. Avifauna in Colombia. **Smithsonian Contr. Zool.** 26: 59-72.
- Lemke, T.O. y P.E. Gertler. 1978. Recent observations on the birds of the Sierra de La Macarena, Colombia. **Condor** 80: 453-455.
- McKay, W.D. 1980. The influence of agriculture on avian communities near Villavicencio, Colombia. **Wilson Bull** 92: 381-389.
- Morales, J. E. 1979. Primer registro para Colombia de *Turdus lawrencii* Coves (Aves: Turdidae). **Lozania** 29: 2-4.
- Munves, J. 1975. Birds of a highland clearing in Cundinamarca, Colombia. **Auk** 92: 307-321.
- Olivares, A. 1967. Avifaunae columbiensis. Notulae II. Seis nuevas aves para Colombia y apuntamiento sobre 66 especies y subespecies registradas anteriormente. **Caldasia** 10: 39-58.
- . 1969. Aves de las comisarias del Vichada y Guainía, Colombia, coleccionadas por el Dr. C.J. Marinkelle. **Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.** 28: 179-200.
- . 1970. Effects of the environmental changes on the avifauna of the Republic of Colombia. **Smithsonian Contr. Zool.** 26: 77-87.
- Orejuela, J.E. 1979. Estructura de la comunidad aviaria en un guadual (*Bambusa guadua*) en el municipio de Jamundí, Valle, Colombia. **Cespedesia** 8: 43-58.
- Orejuela, J.E., R.J. Raitt, y H. Alvarez, 1979. Relaciones ecológicas de las aves en la Reserva Forestal de Yotoco, Valle del Cauca. **Cespedesia** 8: 7-28.
- Orejuela, J.E., ———, ———, C. Benalcázar y F.S. de Benalcázar. 1979. Poblaciones de aves en un bosque relictual en el Valle del Río Cauca, cerca a Jamundí, Valle, Colombia. **Cespedesia** 8: 29-42.
- Romero, H. 1977. Primer registro de cuatro aves para Colombia. **Lozania** 25: 1-3.
- . 1978. Primer registro de doces aves para Colombia. **Lozania** 26: 1-8.

ETOLOGIA EN HORMIGAS EN LA ORINOQUIA COLOMBIANA

1. CORRELACION EDAD-CONDUCTA
2. INTERRELACIONES Y METODOS DE COMPETENCIA
3. ESTUDIOS SOBRE DIETA Y BIOMASA

EN *PHEIDOLE* SP. (1) (*)

Por Francisco Castaño Lozano

INTRODUCCION

Dentro de los dos años que abarcó la investigación sobre Etología en *Pheidole* sp. (Hymenoptera: Formicidae), se abordaron tres puntos básicos. En el primero, se trató de establecer la posible relación existente entre la edad y la conducta, apareciendo, no relaciones tan específicas como en Aphidae, pero sí magnitudes de relación indispensables dentro de la jerarquía organizativa de la colonia. Se tomó como la mejor referencia bibliográfica, el trabajo realizado sobre este mismo tópico por Edith Buckingham, en la especie *Camponotus herculeanus pictus* (División of labor among ants: Proceedings of the American Academy). En este trabajo, al cual dedica realmente poco tiempo, aparecen algunas relaciones de tipo unitario y cualitativo, y a la luz de este concepto adelantó la investigación. La falta de un mayor período de tiempo en observaciones, tal vez limitó sus resultados. En el presente trabajo, al cual se dedicaron 11 meses, aparecen las relaciones, más en forma cuantitativa que atendiendo al tipo de función en forma unilateral. En la segunda parte, se hicieron importantes estudios sobre interrelaciones y métodos de competencia. Según la referencia tomada de Charles Kugler (Estudios sobre insectos en el Parque Tayrona: Colciencias), en su estudio sobre *Ephebomyrmex mayri* y *Pogonomyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae), existen especies típicamente territoriales; en el presente estudio pareció no existir una real demarcación de territorios, aunque sí aparecen juegos entre poblaciones, que se autorregulan, siendo este hecho uno de los más interesantes investigados.

En tercer lugar, se cuantificó el consumo de biomasa de la colonia, en relación a su propio peso, a la biomasa incorporada a la tierra y a su economía.

(1) Trabajo financiado por el FONDO COLOMBIANO DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS Y PROYECTOS ESPECIALES FRANCISCO JOSE DE CALDAS, y el apoyo del CENTRO DE DESARROLLO INTEGRADO "LAS GAVIOTAS" —Vichada—. 1978-1979.

(*) Recibido para publicación el 3 de abril de 1981.

DESCRIPCION

La hormiga parda *Pheidole* sp. (Hymenoptera: Formicidae) pertenece a la especializada Sub-familia Myrmicinae caracterizada por pecíolo biarticulado, carinas frontales separadas; un par de espinas epinotales; antena con 12 segmentos, los 3 distales claviformes; sólo dos tamaños entre trabajadoras, obreras de 4 mm. y guerreras de gran cabeza 7 mm.. Anida en el suelo en galerías y cámaras subterráneas, que pueden abarcar un metro cúbico de terreno. Colonias muy numerosas: 10 a 20.000 individuos; dieta esencialmente carnívora, aunque aceptan también harinas y azúcares. Su terreno de influencia puede prolongarse en brazos alargados de hasta 10 ó 15 metros del nido, que se localiza preferentemente cerca a las casas, aunque no constituye una plaga doméstica importante. Dos veces al año aparecen machos y reinas alados; la reina puede poner entre 20 y 150 huevos diarios, dependiendo de la disponibilidad de alimento. Las especies de *Pheidole* tienen amplia distribución mundial (Fig. 41).

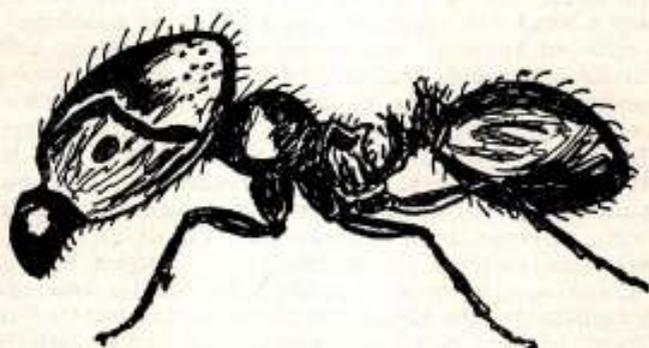


FIG. 41.— Soldado de *Pheidole* sp. (de Creighton and Creighton, 1959).
Dibujo de F. Castaño.

1. CORRELACION EDAD-CONDUCTA

1.1. METODOS

- 1.1.1 Se ha hecho necesario mantener colonias en nidos artificiales de dos clases. Uno permite una observación aceptable, pero no puede abrirse; es el nido hecho entre placas de vidrio, separadas 0.5 cm., cuyo espacio es llenado con tierra. El segundo, es el nido convencional de Jannet y Lubbock, consistente en un bloque de yeso de 15 por 15 cm. donde se vacían las cámaras que están cubiertas por una tapa de vidrio que permite una nitida observación y puede correrse; este nido se utilizó para capturar a obreras en actividades determinadas. Para la captura y manipuleo se utilizó el aspirador de Skife.

- 1.1.2 El color de la hormiga cuando emerge a su estado de imago, es muy claro y va oscureciéndose con la edad; este oscurecimiento tarda más o menos según la especie. En la especie que nos ocupa, una hormiga trabajadora es muy clara en los primeros 6 u 8 días; es media de los 10 a los 30 días siguientes y es muy oscura de allí en adelante. Huelga decir que tales cambios de color no son instantáneos, sino muy graduales, pero con una buena pauta para separar más o menos definitivamente a tres grupos de edades, aprovechando el grado de oscuridad de su exoesqueleto. En adelante tipo "A" se llamará a las más jóvenes, "B" a medios y "C" a mayores.
- 1.1.3 Se marcaron soldados jóvenes con manchas de pintura, con resultados negativos; la marca con un fino anillo de cobre alrededor del peciolo fue más efectiva para seguir a un individuo en sus diferentes edades.
- 1.1.4 Se separaron en un nido de yeso, confinadas a un grupo de hormigas adultas que representaban las tres edades, y se incluyeron larvas y pupas para verificar un mejor control en el reparto de actividades.
- 1.1.5 Se confinó una colonia en tres nidos de yeso comunicados entre sí, con la tapa de vidrio de corredera; se capturaron 6 grupos de hormigas en el momento de desarrollar cada uno una actividad diferente; se separaron, fotografiaron y compararon para establecer con mayor seguridad si el color guardaba alguna relación con la actividad desarrollada en el momento de ser capturadas. Tales actividades fueron rotuladas: 1) forrajeo; 2) defensa; 3) cuidado de la prole; 4) traslado de la prole; 5) excavación; y 6) sin aparente actividad (Buckingham: Correlation between age-function :471). Fueron capturadas también hormigas fuera del nido en el campo en cinco diferentes ocasiones. Los ejemplares colectados fueron comparados; en los mismos nidos se excavó y capturó a otras hormigas que no salieron a defender el nido, pero cuidaban la prole o simplemente no hacían nada; los ejemplares fueron clasificados por actividades y comparados en sus colores.
- 1.1.6 Observaciones y notas de campo.

1.2 RESULTADOS

- 1.2.1 Tanto en hormigas observadas en el nido artificial de tierra como en nidos naturales, sólo las hormigas muy oscuras (tipo "C") salen al exterior; las actividades que exigen salir al exterior son básicamente las de forrajeo, incluyendo captura y traslado de presas, y defensa.
- 1.2.2 Las observaciones en el interior del nido artificial revelan que: a) las obreras y guerreras muy jóvenes (tipo "A") permanecen sin una actividad aparente; ocasionalmente caminan por el interior del nido pero no ayudan; las obreras "B" son las que demuestran una mayor actividad: cuidado de la prole (alimenta-

ción, lamido, retención, cuidado y lamido de huevos, transporte de crías); practican el "grooming" o lamido, cuidan de la reina, almacenan desechos, cuidan de reinas y machos alados cuando los hay, y excavan; b) las obreras "C" aunque realizan también las actividades citadas, lo hacen con menor frecuencia y permanecen más tiempo en una aparente inactividad, pero salen del nido en incursiones más o menos largas con mayor frecuencia; c) al perturbar el nido, sólo las del tipo "C" salen en plan defensivo e inician las tareas de salvamento (traslado de la prole a un sitio seguro, que generalmente es hacia el fondo del nido), seguidas de las "B" que continúan la actividad de emergencia; d) en cuanto a las guerreras, se observó una gran inactividad y sólo actúan en la captura, despresamiento y defensa; pareció no existir un límite muy claro entre edades: las muy jóvenes no hacen nada y las medias y mayores actúan aparentemente igual. Cabe anotar que lo anterior se observa en la colonia en estado normal; cuando se presenta una anomalía, como deficiencia de efectivos de obreras, las guerreras asumen tareas no habituales: cuidan la prole, excavan y transportan las partículas de tierra al exterior, aunque tales tareas las ejecutan deficientemente; es más frecuente ver que algunas guerreras ayudan al acto de excavar pero no al de transportar las partículas de tierra al exterior; e) los machos que permanecieron más de tres meses dentro del nido antes de salir junto con reinas, no hicieron labor alguna; f) en estado normal las reinas vírgenes no ayudaron en ninguna labor; cuando ocurrió disminución de efectivos de obreras se las vio con mucha frecuencia ayudando en la captura de presas y aún en labores de excavación y demostraron ser eficientes; tales reinas tenían entre tres y cinco meses de edad; a reinas menores nunca se las vio en tales actividades. En muchos nidos observados en el campo no se observó el fenómeno anterior.

- 1.2.3 En el nido de yeso donde se confinaron 14 hormigas obreras representativas de las tres edades, junto con seis pupas y 7 larvas, se observó durante un período de 6 horas lo siguiente: las obreras "C" sólo desarrollaron dos actividades: cuidaron a la prole y excavaron en el nido de yeso tratando de escapar; a ésta última dedicaron $4\frac{1}{4}$ horas y cambiaron sólo dos veces de actividad; las del tipo "A" no ayudaron en ninguna labor, y las del tipo "B" mostraron mayor frecuencia de cambio de actividad y desarrollaron más actividades: cuidado de la prole, almohazado mutuo, recolección de desechos y excavación, además de la búsqueda desordenada de escape, cambiando de actividad 14 veces en el mismo período.
- 1.2.4 Los ejemplares capturados en el momento de desarrollar una actividad particular arrojaron los siguientes resultados: a) las tomadas forrajeando fueron del tipo "C"; b) las tomadas en el momento de cuidar prole correspondieron a ambos tipos "B" y "C"; c) las tomadas en la defensa fueron "C" para obreras y guerreras de ambos tipos (nunca las muy jóvenes); d) las tomadas

en el momento de trasladar prole fueron "B" y "C", con predominio numérico de las primeras; e) excavando sólo del tipo "C"; y f) sin aparente actividad fueron siempre del tipo "A". Resultados similares arrojaron las recolecciones de ejemplares en 5 nidos en el campo, aunque con una variación importante en el segundo, donde las capturadas en el cuidado y traslado de prole fueron invariablemente del tipo "B".

- 1.2.5 Otras observaciones realizadas en el nido artificial corroboran los hechos observados en el punto 3: las del tipo "B" cambian más veces de actividad que las del tipo "C", aunque tengan menor número de actividades (no forrajean ni pelean); posiblemente ello se debe a que las hormigas jóvenes, aunque tienen esquemas de comportamiento impresos y casi invariables, necesitan de un entrenamiento en todas las actividades para perfeccionarse y aumentar su fortaleza y resistencia. Es muy fácil comprobar que una hormiga mayor es mucho más resistente a morir ahogada que una joven; cuando la hormiga es mayor, aumenta el número de actividades pero disminuye la frecuencia con que cambia de actividad; cuando se perturba el nido, quienes primero responden al estímulo son las mayores y son las que inician cualquier labor. También se observó que las mayores son más sensibles a cualquier estímulo, y tienen una mayor rapidez de respuesta a él; poseen aparentemente una mejor comprensión a un "orden de prioridades": cuando es perturbado el nido inician el traslado de prole con mayor rapidez y luego le siguen las medias; pero cuando ha cesado la causa de la perturbación, las mayores o "C" se dedican a otras actividades más importantes, o retornan a la que las ocupaba (p. e. excavando), desechando la que ya no es de primer orden. Esta cualidad no la posee una obrera joven; cuando se confina a un grupo, la prioridad es el escape y a ello se dedican las mayores buscando la hendidura, o el sitio donde abrir un agujero; cuando es hallado el sitio, las medias y jóvenes salen por él después de haber pasado por otras actividades. La importancia de las mayores en el inicio de ciertas actividades es fundamental; una colonia con sólo individuos jóvenes parece eventualmente; también es primordial la constancia con que se dedican a una actividad de primer orden p.e. en una expansión de la colonia, en las labores de construcción de un nuevo nido; las jóvenes aunque cavan también se entretienen en otras actividades, porque están en una especie de periodo de "aprendizaje por entrenamiento". Esta falta de constancia se comprobó al hacer que hormigas medias abandonaran la labor de excavación ofreciéndoles golosinas; las mayores no hicieron caso literalmente de la tentación. Es aquí entonces donde parece plantearse una contradicción: Si la hormiga mayor "C" es más "sensible" a cambiar de actividad, cómo es que cambia menos veces de actividad que una joven? Se ha dicho que la hormiga mayor tiene una mayor rapidez de respuesta a los estímulos y obra de acuerdo, pero guardando las proporciones de prioridad; en el diseño ex-

perimental citado arriba, las mayores dedicadas a la excavación, no hicieron caso de la golosina, aunque son más sensibles a cambiar de actividad; pero estaba primero excavar. Si en ese momento se inunda el nido, como se hizo en varias ocasiones, entonces sí responden; abandonan la excavación para poner a salvo la prole; esto no lo hace la joven. La joven cambia con mayor frecuencia de actividad, no porque sea más sensible al cambio, sino porque su esquema le exige alternar todas las actividades para lograr un dominio de todas ellas, y no tiene la capacidad "discente" de la mayor, para establecer qué es más importante. Esta se excita cuando hay un estímulo fuerte pero no acierta, en la mayoría de los casos, en la respuesta correcta, hasta que es iniciada por las mayores. Existen también situaciones extraordinarias que requieren también respuestas extraordinarias y éstas sólo pueden ser afrontadas adecuadamente por las mayores. Un ejemplo fácil lo constituye el hecho de tener que adaptarse a circunstancias tan especiales como las que requieren un nido de un sólo plano laminar entre dos placas de vidrio (organizar las cámaras de desperdicios, volver a entrar tierra porque han vaciado el nido etc.).

1.3. CONCLUSIONES

Se puede concluir que existe una relación en *Pheidole* sp. evidente entre edad y función. Tal relación no es de tipo de función y edad como existe en las abejas, pero pueden resumirse esencialmente en cuatro aspectos (para obreras en un nido en condiciones normales):

- 1.) A mayor edad, mayor número de actividades (Fig. 42).
- 2.) A mayor edad, menos número de veces de cambio de actividad (Fig. 43).

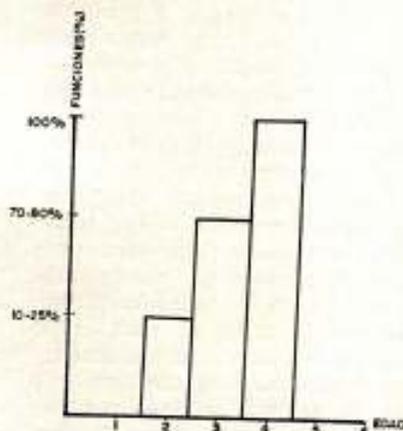


Fig. 42.—Relación N° de actividades (expresada en %) y edad en semanas (obreras) (1).

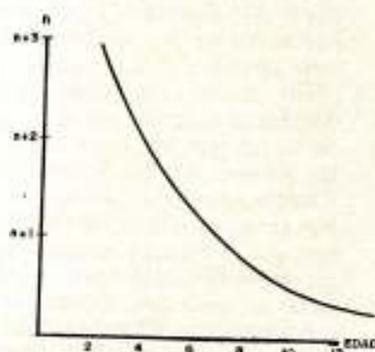


Fig. 43.—Relación entre frecuencia de cambio de actividad (n) y edad en semanas; la exponencial (e^{x-1}) es para una obrera (1).

(1) Longevidad promedio 20 semanas.

3.) A mayor edad, mayor tolerancia o sensibilidad a cambiar de actividad según la importancia de la actividad que exige el cambio; esta relación puede resumirse en: a mayor edad, mayor capacidad y rapidez de respuesta (Fig. 44).

4.) A mayor edad, mayor fortaleza y resistencia.

Para guerreras puede citarse sin vacilación una relación válida: a mayor edad, mayor eficiencia (Fig. 45).

Para un nido que por alguna razón ha perdido muchos efectivos de obreras, cabe aclarar que las reinas vírgenes pueden desempeñarse durante mucho tiempo como verdaderas obreras, incluso hasta después de que la colonia ha recuperado su nivel de efectivos normal.

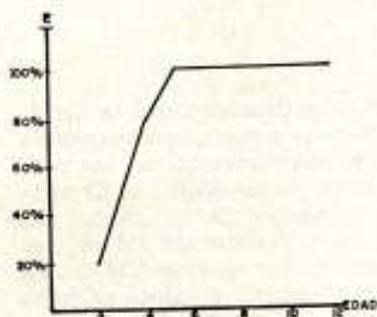


Fig. 44.— Relación entre edad (semanas) y eficiencia en la respuesta a un estímulo (E) expresada en % (obreras)⁽¹⁾.
(¹) Véase ref. p. 170.

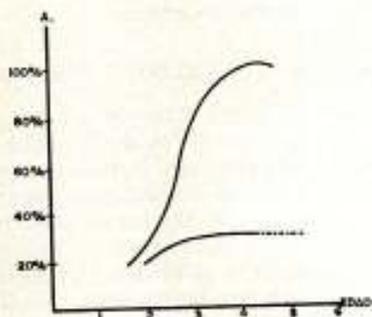


Fig. 45.—Relación del reparto de actividades entre obreras (—) y guerreras (-.-) siendo el 100% el total de actividades (A) desarrolladas y la edad en semanas⁽¹⁾.

2. INTERRELACIONES CON OTRAS ESPECIES Y METODOS DE COMPETENCIA.

2.1. METODOS:

- 2.1.1 Se demarcaron dos terrenos con diferencias ecológicas: uno de 243 m². (terreno 1), que incluía 6 habitaciones humanas, y otro de 120 m². (terreno 2) en el campo abierto. Tales terrenos fueron representados en mapas de papel milimetrado; fueron señalados en ellos con estacas todos los nidos de *Pheidole* y representados en el mapa, lo mismo que los de las especies competitivas más importantes.
- 2.1.2 Se colocaron cebos a diferentes distancias en una forma radial, desde el nido hacia afuera, y se contó cada hora, el número de individuos de diferentes especies que acudían a él, para saber cuál dominaba. Lo mismo se hizo en varios nidos dentro del terreno de estudio.
- 2.1.3 Se marcaron dentro del terreno de estudio áreas de dos metros

cuadrados, unas escogidas al azar, y otras teniendo en cuenta la ubicación de los nidos; durante varios días se recolectaron los individuos de todas las especies presentes en un momento determinado. El muestreo se realizó durante cuatro o cinco minutos cada hora, algunos nocturnos.

- 2.1.4 En el mapa de papel milimetrado se anotaron las rutas de forrajeo de *Pheidole* y de otras especies.
- 2.1.5 Se eliminó un nido de una competidora específica de *Pheidole* para comprobar si ésta expandía su territorio de caza.
- 2.1.6 Se incorporó a un sistema estable de poblaciones una colonia que permaneció cautiva en nido artificial, para observar los cambios que se operarían al introducir artificialmente una especie, en forma repentina.

2.2. RESULTADOS Y DISCUSION:

- 2.2.1 La escogencia de dos terrenos diferentes demostró que la densidad de nidos de *Pheidole* era mayor en aquel que comprendía habitaciones humanas; aunque no lo hace para atacar las provisiones domésticas, sino porque debajo de las planchas de concreto de las casas encuentra más protección de los efectos del clima y de grandes depredadores. En el terreno de 243 m², se marcaron 16 nidos de *Pheidole*, mientras que en el de 120 m², en campo abierto, sólo uno. La tabla de densidad de nidos es como sigue:

	Terreno 1 (243 m. ²)	Terreno 2 (120 m. ²)
<i>Pheidole</i> sp.	16	1
<i>Iridomyrmex</i> sp.	9	15
<i>Solenopsis</i> sp.	32	11
<i>Ponerinae</i> spp.	8	12
<i>Crematogaster</i> sp.	2	0
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	1	0
<i>Camponotus</i>	2	0
<i>Monomorium</i> sp.	23	6
<i>Prenolepis</i> sp.	17	18
<i>Pheidole</i> spp.	6	0
<i>Odontomachus</i> sp.	2	0
Otras especies (1)	11	3

(1) Cuyos ejemplares están coleccionados para identificar.

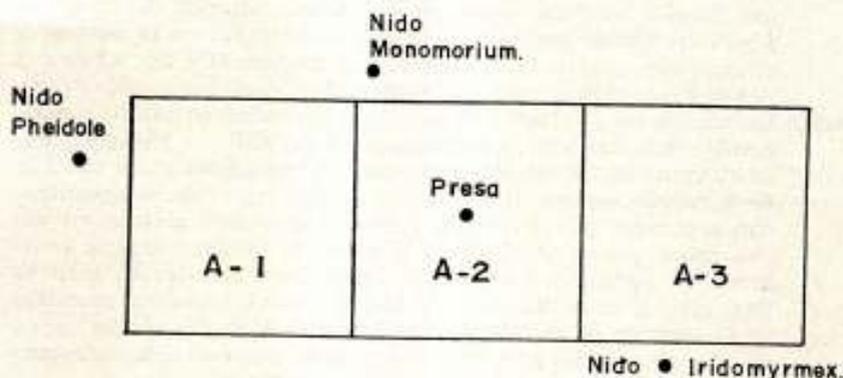
El anterior censo muestra en primer término la alta densidad concentrada cerca a habitaciones humanas, y además pone de manifiesto la competitividad entre *Pheidole* e *Iridomyrmex*, comprobada en observaciones y experimentos posteriores; donde la densidad de *Pheidole* es mayor por estar cerca a casas, la de *Iridomyrmex* es menor, y viceversa. No se observó nunca un nido

de *Pheidole* muy cerca a un nido de *Iridomyrmex*, aunque pueden convivir en un mismo territorio. *Solenopsis* sp. y *Monomorium* sp. ejercen también una importante presión competitiva a *Pheidole* y también prefieren estar cerca a casas; pero no evita a ésta, y sus nidos se encuentran frecuentemente cerca de los de ella. Aunque varias especies de *Ponerinae* compiten ocasionalmente con *Pheidole* como especie ladrona, es más frecuente que resulte víctima, como se probó en estudios de dieta de *Pheidole*. Quizás por esto es mayor su densidad en el terreno 2. *Crematogaster* sp. es esencialmente nocturna y no estorba a *Pheidole*, lo mismo que una especie de *Camponotus* doméstica.

- 2.2.2 Los muestreos realizados cada hora sobre cebos colocados radialmente, cada vez a mayor distancia de un nido de *Pheidole*, demostraron: Existe una competencia intraespecífica entre colonias de la misma especie de *Pheidole*; aunque los nidos se encontraban separados por distancias mayores de cuatro metros, en varios cebos que coincidían con la línea de los dos nidos se trenzaron en luchas; pero en otras direcciones dominó un nido de *Pheidole*, y su influencia disminuyó numéricamente mientras se alejaba de él, al tiempo que aumentaba la de *Iridomyrmex* sp.. En otros cebos se encontraron hasta tres especies disfrutando el mismo cebo sin que aparecieran víctimas.
- 2.2.3 Esto en cuanto a un cebo que no podía ser transportado, pues era líquido. Cuando el cebo fue partes de insectos, el dominio fue resultado de un factor: velocidad de respuesta. Los cebos puestos cerca a un nido fueron dominados por los habitantes de él; los alejados fueron dominados por las más rápidas: *Iridomyrmex* y *Solenopsis*. En la tabla 2 se describe un conteo realizado en uno de los cuadros, colocando un cebo pesado. Es importante anotar que sólo hubo dos desalojos de cebos inicialmente ocupados por *Pheidole*: fueron expulsadas por *Crematogaster* sp. y *Monomorium* sp..
- 2.2.4 Los muestreos realizados en áreas de dos metros cuadrados, dieron los siguientes resultados:

TERRENO 1: La primera área estaba situada muy cerca de un nido de *Pheidole*; la segunda un poco más lejos; y la tercera se situó procurando que quedase accesiblemente lejos del nido, pero cerca a un nido competitivo; estos "brazos" rectangulares colocados en hilera, en forma radial, permitieron contar el número de forrajeras en un momento dado, y en condiciones naturales, permitieron saber en qué horas hay determinadas especies y en qué números. Pareció haber periodos regulares en que *Pheidole* dominaba las actividades de forrajeo; es decir, en un mismo terreno había mayor número de *Pheidole* que de *Iridomyrmex*. En esos momentos sólo están buscando y acarreando pedazos pequeños, transportables rápidamente. Por lo que se pudo observar, las presas grandes son raras. Cuando las hay, el éxito es de las más rápidas: quien primero avisa y es más rápida en responder y acarrear, se lleva la presa; si el transporte no se hace rápido,

dominarán en última instancia las más pequeñas, que pueden apoderarse sin discusión de la presa grande, por su gran capacidad de reducir a pequeños trozos su tamaño; son éstas las especializadas *Solenopsis* spp., *Leptothorax* spp. y *Monomorium* spp.. Esta explicación se detalla en las siguientes cuantificaciones:



Conteos:	Hora	Nº <i>Pheidole</i>	Nº <i>Iridomyrmex</i>	Nº <i>Monomorium</i>
Area # 1	2 p.m.	17	0	0
Area # 2	"	16	6	0
Area # 3	"	1	4	6
Area # 1	3 p.m.	125	0	0
Area # 2	"	63	85	33
Area # 3	"	2	8	0
Area # 1	4 p.m.	5	0	0
Area # 2	4 p.m.	61	130	111
Area # 3	4 p.m.	1	5	0
Area # 1	5 p.m.	3	6	12
Area # 2	5 p.m.	11	20	Más de 500
Area # 3	5 p.m.	0	6	12

Los anteriores resultados se obtuvieron cuando se puso en el sitio de "presa" una enorme langosta. El mismo procedimiento fue usado en otra ocasión, cuando se estaba en condiciones naturales. Se recogieron todas las hormigas presentes en cada área a una hora determinada; los conteos se hacían cada hora. El promedio de varias capturas en nidos diferentes es como sigue:

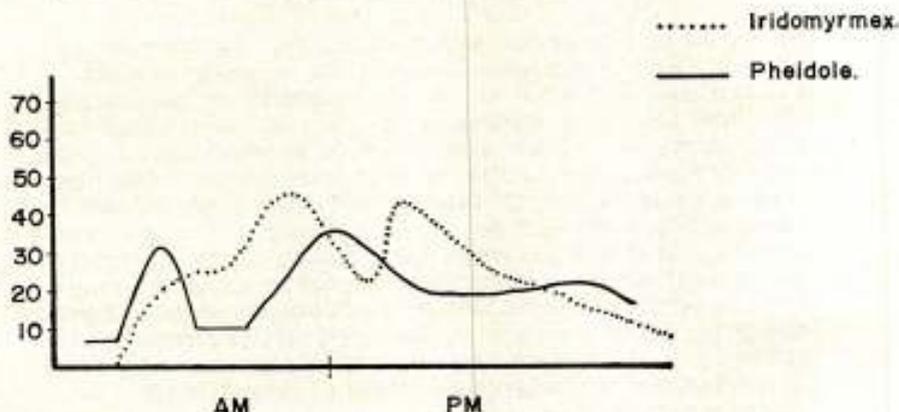


Fig. 46.—Número de hormigas presentes según la hora.

2.2.5 El conteo por cuadros revela mayor número a menor distancia del propio nido. Pero no en todos. Había brazos exclusivamente ocupados por una de las especies, pero luego eran explotados por otras. Hay horas en que hay mayor número de una especie, resultado casi siempre de un pequeño o gran reclutamiento previo. Cuando no lo hay, la cantidad disminuye, y aumenta progresivamente la de otras especies, que en otra ocasión, a la misma hora, dominan el brazo. La constante reacción agresiva que desarrolla toda hormiga durante toda su vida, ante el encuentro con competidoras, tiene por objeto asegurar un terreno de caza. Estos territorios funcionan cerca del nido, dependiendo tal territorio, de la velocidad de respuesta al reclutamiento en cada especie. *Iridomyrmex* sp. es rápida y abarca dos o tres veces más territorio; el territorio es dominado sólo por cortos periodos; no es un territorio permanente. La abundancia de alimentos o su deficiencia, crean los territorios, de acuerdo con la velocidad de respuesta, es inversamente proporcional a la distancia entre nido y presa. Es bueno recordar que las presas grandes crean una situación, ya no de competencia convencional, sino de lucha directa por el dominio; en estas condiciones fue usual contar por partes numéricamente similares, a diferentes especies. Cuando la presa no se puede transportar, se puede llegar a contar individuos de una sola especie; las especializadas *Solenopsis* sp., *Crematogaster* sp., *Monomorium* sp. y *Leptothorax* sp., que son capaces de elaborar presas enormes (hasta pequeños vertebrados), a las cuales no tienen acceso las otras especies, por la ineficiencia en reducir a pequeños trozos, y en un plazo relativamente corto, una presa grande.

Por otro lado, hubo horas "pico" para las dos especies; las gráficas aumentan las magnitudes durante dos horas del día: entre

las 8 y 9 a.m. y entre las 12 m. y las 2 p.m.; durante estos periodos aumentaba el número de colectadas de ambas especies. Fue interesante observar que la eliminación de un nido competidor hizo aparecer forrajeras de *Pheidole* en mayor proporción y en lugares no visitados anteriormente. Al incorporar una colonia de *Pheidole* en un sistema establecido, produjo encuentros continuos y el traslado del nido hasta un sitio donde se pudiera dominar convencionalmente; es decir, tienen que buscar "acomodarse"; si el nido no queda bien establecido con un territorio competitivamente compartible, su radio de acción disminuye, como su progenie, porque habrán disminuido las presas disponibles, y por tanto la postura de huevos. Queda el recurso de expansión, más viable por medio del vuelo nupcial. Pero en general las alteraciones son temporales, porque el sistema, tarde o temprano, se auto-regula.

2.3. CONCLUSIONES.

La territorialidad obedece en primera instancia a un dominio por la velocidad de respuesta y eficiencia en el reclutamiento; y en segunda instancia, a una particular especialización de una competidora comparativamente lenta. Sólo se puede considerar numéricamente superior durante un periodo apreciable, y por tanto momentáneamente dominante en un pequeño territorio, las que hubieran tenido un reclutamiento, pues siempre hay un estado de excitación y aumento de efectivos. Después el territorio queda disponible; forrajejan todas, ocurren muy pocos encuentros en relación con el gran número de forrajeras de distintas especies que lo siguen visitando.

No aparecen franjas exclusivas de ninguna especie; el sistema se regula por distancias entre nidos, entre *Pheidole* sp. e *Iridomyrmex* sp.. Cuando esto es alterado, el circuito no se altera más allá de sus magnitudes máximas de tolerancia y se estabiliza pronto.

3. ESTUDIOS SOBRE DIETA Y BIOMASA.

3.1. METODOS

3.1.1 Se controló en nidos artificiales separados y aislados a dos colonias; una floreciente de unos dos mil individuos y otra de unos treinta, con una reina extraída de un nido anterior, no fecundada, que sólo producía huevos tróficos (huevos que nunca llegan a desarrollarse). A la primera y segunda se ofreció abundancia de comida, hasta establecer un promedio de consumo; en una balanza de precisión se pesaba diariamente lo que les era ofrecido y se descontaba lo desechado, durante 17 meses. La segunda colonia no tenía larvas, y por tanto el consumo era solo de obreras y guerreras, en una proporción de 85% y 15% respectivamente. El segundo nido alimentaba todos los estadios lar-

vales; el consumo entonces podía sacarse sólo para larvas, conociendo cuánto consumía la población adulta.

- 3.1.2 Se hicieron recolecciones de materiales introducidos por obreras a sus nidos en el campo, capturando por una hora, cada hora, a las hormigas que entraban con algún material. Lo mismo se hizo en varios nidos, en diferentes horas.
- 3.1.3 Se clasificaron, en lo posible, los materiales y se pesaron frescos.

3.2. RESULTADOS Y DISCUSION

- 3.2.1 La biomasa consumida en peso fresco, promediada por meses, da un consumo en miligramos, cada veinticuatro horas, según el siguiente cuadro:

1 ^o mes: 840	7 ^o mes: 4.688	13 ^o mes: 3.830
2 ^o mes: 1.045	8 ^o mes: 2.310	14 ^o mes: 1.143
3 ^o mes: 2.200	9 ^o mes: 834	15 ^o mes: 1.700
4 ^o mes: 1.903	10 ^o mes: 2.438	16 ^o mes: 2.984
5 ^o mes: 1.746	11 ^o mes: 2.400	17 ^o mes: 2.321
6 ^o mes: 2.446	12 ^o mes: 1.050	

El incremento notorio en el séptimo mes se debió al nacimiento masivo de ochenta reinas; sacando el promedio de los meses anteriores y el de meses posteriores al nacimiento de reinas, se sabe el incremento:

1 ^o a 6 ^o mes: consumo promedio:	1.698,33 mg./24 h.
7 ^o a 17 ^o mes: " "	2.683,36 mg./24 h.

INCREMENTO: 985,03 mg./24 h.

O sea un incremento del 58%. Hacia fines del 17^o mes había 130 reinas, con una tasa de aumento de 6.25% mensual. Si se resta el promedio de los primeros 6 meses (cuando no habían nacido las reinas) del promedio del 7^o al 17^o mes, cuando ya habían nacido, y se divide esta diferencia por el número de reinas nacidas, da un consumo per cápita diario de 7.5 miligramos, lo que equivale a un poco más de su propio peso, que es de 6.04 mg.

No se tuvo en cuenta el incremento de soldados y guerreras, porque su número fue estable a partir del segundo mes; los nacimientos apenas compensaban las muertes, por la mínima territorialidad, sin posibilidades de expansión.

Las cifras del primero al sexto mes incluían larvas; para saber un promedio de consumo de los solos individuos adultos, se tomaron en cuenta las cifras resultantes del nido número 1, donde sólo había treinta individuos adultos (26 obreras, 4 guerreras), sin prole. El resultado comprobaba que cada individuo consumía un poco menos de su propio peso cada 24 horas. Como en el segundo nido había 1.200 obreras, puede deducirse que entre 500 y 550 miligramos corresponden a 539 larvas (el excedente es de pupas, que no ingieren alimento), cuyo consumo per cápita es

0.9 miligramos. Como el número de guerreras es sólo un 5% del de obreras, el peso de consumo por obrera puede ser un poco menor, para compensar el consumo tres veces mayor de las guerreras.

- 3.2.2 Los desechos acumulados durante 17 meses en cámaras que las obreras destinaron para este fin, pesaron 200 gr., y comprendían restos de presas, cadáveres y excrementos. Siendo una colonia pequeña, de dos mil individuos, una normal, de hasta veinte mil individuos, incorporaría 117 gramos de compuestos orgánicos por mes. Como se ubicaron 16 nidos en una área de 243 metros cuadrados, quiere decir que solamente *Pheidole* sp. está incorporando al subsuelo 1.872 gramos por mes en dicha área, lo que equivale a 924.5 kilogramos/año/hectárea.
- 3.2.3 El producto de desecho se separó por sedimentación en agua; los restos de insectos flotaban, y los excrementos, una vez húmedos, se depositaron en el fondo; fueron separados, secado el producto sedimentado, que contenía también un pequeño porcentaje de tierra. Este sedimento pesó 88 gramos, con 0.098 miligramos por individuo, por día; cada individuo adulto consume un miligramo al día y desecha 0.1 mg.; o sea que 0.9 mg., teóricamente, son convertidos en energía útil. Tal vez la cifra no sea tan alta, pero sí debe ser aproximada, para explicar la actividad "incansable", de las hormigas, pues en realidad comen mucho y tienen un sistema de conversión eficiente.
- Los 112 gramos restantes de desechos, de todas maneras se incorporarían al suelo. *Pheidole* en este caso, como lo hacen muchas otras hormigas, realizan un recambio de materia orgánica hacia sub-estratos, facilitando y acelerando la descomposición. La relación trófica como consumidor, en términos de producción, es de 24:1.
- 3.2.4 Los muestreos de materiales entrados al nido en el campo, dieron los siguientes resultados:

D I E T A :
Peso en mg./hora

Clase de material	Muestreos			
	1º	2º	3º	4º
Otras hormigas	26	15	35	30
Arácnidos	20		5	5
Otros	20	8	10	15
Lepidoptera		5	5	
Hemiptera		15	2	
Grillinae		30		
Coleoptera			10	
Himenoptera aculeados (abejas-abejorros, avispas)				120
S u m a s	66	73	67	170
			TOTAL	376 mg.

Consumo promedio en 4 muestreos: 94 mg. por hora, y por nido.

En términos de porcentaje:

Corresponden a Formicidae:	27%
a Aracnida	7.9%
a Lepidoptera	2.6%
a Hemiptera	5.3%
a Grillinae	7.9%
a Coleoptera	2.6%
a Himenopteros aculeados	31%
a otros	13%

El anterior muestreo se realizó en varios nidos y a varias horas. Por tanto los resultados, por muestreo, son con base en un promedio; lo que significa que los insectos más predados por *Pheidole*, son principalmente otras hormigas, e himenópteros aculeados.

3.3 CONCLUSIONES

El consumo per cápita en una colonia de *Pheidole* sp. es por lo general su propio peso cada 24 horas, con una eficiencia de conversión de 70 a 80%: la incorporación de materia orgánica de nidos de *Pheidole* es de 924,5 kilos/ha./año. La cantidad total de biomasa consumida es de 10.340 kilos/ha./año, para sustentar una biomasa de 13 kilos de *Pheidole* por año, por Ha..

La dieta de *Pheidole* la constituyen principalmente otras hormigas y los himenopteros aculeados. En materia de desecho puramente metabólico, o sea casi en su totalidad excrementos, un 44% le corresponde del total, o sean 408.78 Kg./Ha./año, de los cuales un 3 a 5% es tierra íntimamente ligada al excremento. Hay una densidad, respecto a *Pheidole*, de 0.06 nidos por metro cuadrado.

BIBLIOGRAFIA

- BUCKINGHAM N, EDITH. Division of labor among ants; Proceedings of the American Academy; Contributions from the Zoological Laboratory of the Museum of comparative zoology at Harvard College under the direction of E.L. Mark N° 218. 1910.
- CREIGHTON, W. S. and CREIGHTON, MARTHA: The habitats of *Pheidole militica* Wheeler (Himenoptera: Formicidae) Psyche. Cambridge, 66 (1-2); 1-12. 1959.
- SKAIFE, S.H. Las hormigas; Aguilar S.A. Ediciones 1964.
- WILSON O., EDWARD. The insects Societies, Cambridge. Mass. Harvard University Press. 1971.
- CHARLES KUGLER. "Ecología de *Ephebomyrmex mayri*".

ABSTRACT:

A research was undertaken at "Gaviotas", an experimental center dedicated to ecological and agricultural endeavours of the Orinoco basin, located in the Intendencia del Vichada.

The research lasted 11 months (1978-1979) and was devoted to three different but complementary aspects about ants of the genus *Pheidole*: Correlation age- behaviour; interrelations and methods of competition, and studies on diet and biomass.

- 1 — There are not relations in ants between age and behaviour so much close as in Aphidae, but do exist magnitudes of relation fitted to the organizative hierarchy at the colony.
- 2 — There are not real demarcations of territories among the colonies, but only autorregulation among populations.
- 3 — A quantification was made on the biomass of the colony in relation to its own weight, to the biomass incorporated into the earth, and to its economy.

PRESENCIA DE *TRIGONOBALANUS EXCELSA* EN LA CORDILLERA OCCIDENTAL (*)

Por María Dolores Heredia Flores⁽¹⁾ y Humberto Alvarez López⁽²⁾

La familia Fagaceae está representada en América del Sur por los géneros *Quercus*, *Nothofagus* y *Trigonobalanus*. El primer registro de este último género para la región Neotropical por Lozano, Hernández y Henao (1979) es notable desde el punto de vista biogeográfico, ya que hasta ese momento sólo se conocían dos especies paleotropicales vivientes del género *Trigonobalanus* con distribuciones restringidas a la Federación Malaya y a Tailandia, respectivamente. Los mismos autores describen una nueva especie (*Trigonobalanus excelsa* G. Lozano, J. Hdz-C & J. Henao), con base en material procedente de la Cordillera Oriental en el Parque Nacional Natural de Cueva de los Guácharos, Departamento del Huila.

En un trabajo posterior Hernández, Lozano y Henao (1980) destacan el significado biogeográfico del hallazgo del género *Trigonobalanus* en el Neotrópico; discuten las posibles rutas de dispersión del género en América del Sur e informan acerca de sus observaciones sobre aspectos morfológicos, ecológicos y fenológicos de *T. excelsa*. Mennega (1980) analiza las características anatómicas del leño de material procedente de la localidad típica y coincide con los autores ya citados al asignar la especie al género *Trigonobalanus*.

En el curso de investigaciones que el primer autor del presente trabajo adelanta sobre la ecología de los bosques de roble *Quercus humboldtii* Bonpl. se detectó la presencia de *Trigonobalanus* en el Departamento del Valle del Cauca. Aunque no hemos dispuesto de especímenes para confrontación, un examen detallado de abundante material fértil a la luz de la descripción original de la especie (Lozano et al. 1979), nos permite asignar tentativamente nuestros ejemplares a *Trigonobalanus excelsa* (Figs. 47 y 48).

En este artículo informamos sobre el hallazgo de *Trigonobalanus excelsa* en la Cordillera Occidental y consignamos algunas observaciones preliminares sobre la ecología, los usos locales y las perspectivas de conservación de la especie en la región.

(1) Departamento de Ecología, Universidad de Sevilla, España. Dirección actual: Carrera 75, 6-32, Cali, Colombia.

(2) Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

(*) En el momento de terminar la impresión de la presente entrega (mayo 15 de 1981), se recibe este trabajo que —aunque de tema diferente al resto del material— se refiere a un hallazgo importante para la ciencia en el Valle del Cauca, por lo cual se le da cabida. EL EDITOR.

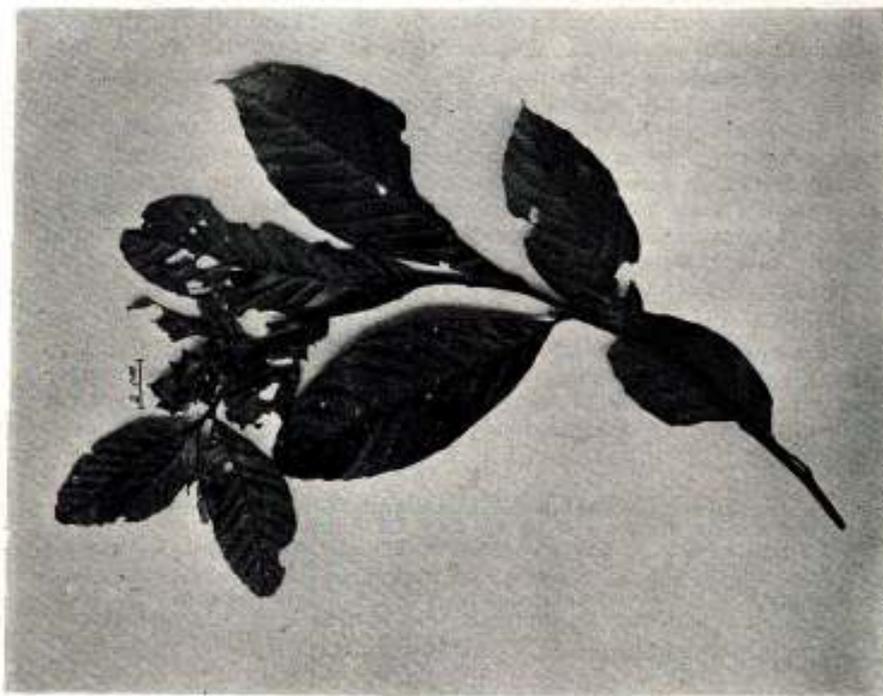


Figura 47. — *Trigonobalanus excelsa*, espécimen con frutos.

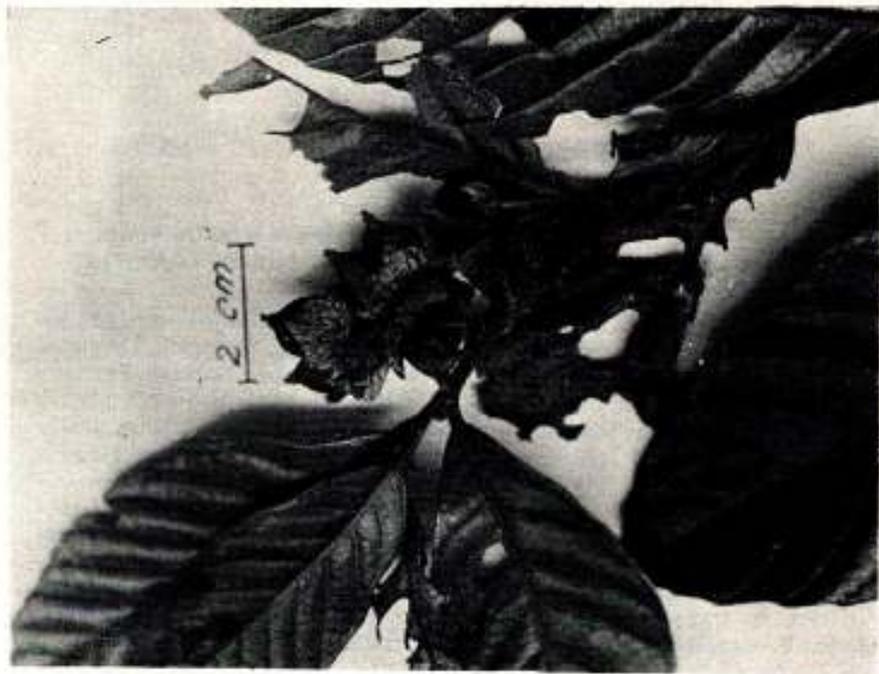


Figura 48. — Detalle de los glándes.

Características generales de la zona

Encontramos nuestros primeros ejemplares de *T. excelsa* sobre el kilómetro 23 de la carretera Jamundi-Villa Colombia-La Meseta, en el Municipio de Jamundi, Departamento del Valle del Cauca. La región pertenece a la cuenca hidrográfica del río Pital, afluente del Timba.

Según Herrera (1975) la zona en estudio pertenece geológicamente al grupo dolerítico con intercalaciones sedimentarias del Cretáceo, materiales estos que al meteorizarse producen las arcillas rojo-amarillentas predominantes. El paisaje es de cerros semi-redondeados, con valles profundos de escarpes muy pronunciados desarrollados por drenaje dendrítico de pequeños cauces (Herrera, op. cit.).

Los suelos son de texturas medianas y finas, muy ácidos, de baja fertilidad y pobres en bases totales y fósforo. La fertilidad está condicionada por el exceso de aluminio cambiante. Son suelos profundos y fácilmente erosionables (Botero et al., 1975).

La precipitación promedio anual es de 3.200 a 3.400 mm., con dos periodos de lluvias bien diferenciados: marzo-abril-mayo y septiembre-octubre-noviembre (Herrera, op. cit.). Se encuentran representadas en la región las zonas naturales de vida **bosque muy húmedo pre-montano** y **bosque muy húmedo montano bajo**, según el sistema de clasificación de L.R. Holdridge (Espinal, 1968).

En la zona de nuestro reconocimiento preliminar hemos encontrado ejemplares de *T. excelsa* a partir de los 1.800 m. sobre el nivel del mar. Aún no hemos determinado con precisión el límite superior de distribución altitudinal, pero es evidente que excede los 2.000 m.

Algunas observaciones ecológicas

La fisonomía de *T. excelsa* es muy similar a la del roble común *Quercus humboldtii*, como puede verse en la Fig. 49 (p. 184). En los sitios más afectados por interferencia humana *T. excelsa* subsiste ocasionalmente, bien sea como árboles aislados en medio de potreros o constituyendo una porción importante de los estrechos relictos de vegetación arborea a lo largo de quebradas y ríos con laderas escarpadas. En algunas fincas los colonos han preservado pequeñas extensiones de bosque con abundancia de la especie en cuestión (Fig. 50) y, según los informes de algunos habitantes de la zona, todavía se encuentran extensiones considerables de "robleras" hacia el interior del Parque Nacional Natural de los Farallones de Cali.

Con el fin de obtener alguna información preliminar sobre la estructura del bosque y la composición de la vegetación, estudiamos un bosque residual a una altitud de 2.000 m. sobre el nivel del mar. *T. excelsa* aparece aquí entre los árboles emergentes junto con algunas lauráceas, alcanzando alturas próximas a 30 m. y diámetros de 80 cm. a 1 m. En una extensión de 200 metros cuadrados encontramos 13 individuos de *T. excelsa* con diámetros entre 1 cm. y 80 cm. para un área basal total de 0.83 metros cuadrados (41.5 m.²/Ha.) y alturas entre 2 y 30 m.. Son muy abundantes los renuevos de menos de 1 m. de



Figura 49. — Aspecto de *T. excelsa* en borde de bosque secundario.

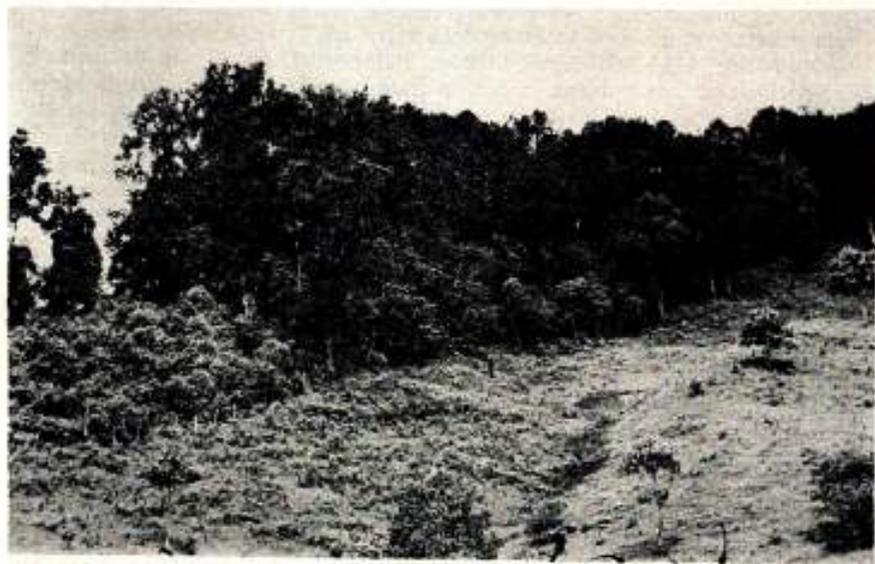


Figura 50. — Bosque residual en La Meseta, Jamundi con alta densidad de *T. excelsa*.

altura, con densidades ocasionalmente superiores a 1.5/m². Algunos de los árboles mayores de *T. excelsa* tienen raíces tabulares.

Entre las plantas asociadas a *T. excelsa* en los bosques residuales son comunes *Heliocarpus* sp., *Vismia* sp., *Palicourea angustifolia*, *Palicourea caloneura*, *Cyathea* sp., *Chusquea* sp., *Chrysochlamys* sp., *Pithecellobium lehmanni*, *Ocotea* sp. y otras lauraceas, *Guatteria* sp., *Alchornea* sp., *Eschweilera* sp. y varias melastomataceas. Hasta el momento no hemos encontrado *Quercus humboldtii* en esta región.

Durante el mes de mayo pudimos coleccionar abundante material de *T. excelsa* con frutos maduros. Según Hernández y colaboradores (1980), en la Cordillera Oriental la fructificación de esta especie "probablemente sobreviene hacia fines de octubre o comienzos de noviembre... y en la primera quincena de marzo queda aún un 16.6% de los frutos en los árboles", observación que sugeriría un cierto desplazamiento temporal de la fructificación en la población de la Cordillera Occidental.

Conservación

La madera de *T. excelsa* es utilizada localmente para construcciones rústicas, poste para cercos, leña y carbón. Según fuimos informados hasta hace algunos años era además importante para la confección de barriles de ron. Sin embargo, más que el valor de la madera en sí, ha sido el intenso proceso de colonización el que ha determinado la destrucción de grandes áreas boscosas de esta región, incluyendo sectores importantes del Parque Nacional Natural de los Farallones de Cali.

Trigonobalanus excelsa constituye un importante endemismo de los bosques sub-andinos colombianos y es urgente asegurar la conservación de extensiones apreciables del hábitat de esta especie en sus condiciones originales. Su flora y fauna asociadas no han sido objeto de las investigaciones que podrían revelar los valores científicos, culturales y económicos, a la vez que fundamentar una utilización racional de este tipo de bosque. Nuestras observaciones preliminares indican que *T. excelsa* se regenera activamente a partir de tocones, raíces y semillas, llegando a formar asociaciones de una alta pureza, susceptibles además de manejo silvicultural, una vez que se tengan los conocimientos necesarios.

La presencia de *T. excelsa* es, por otra parte, un motivo adicional de gran peso para que se intensifiquen los esfuerzos orientados a garantizar la preservación integral del Parque Nacional Natural de los Farallones de Cali.

Agradecimientos

Dejamos constancia de nuestro sincero agradecimiento al S. Fernando Rodríguez V., cuya sugerencia nos condujo a la localidad descrita en este trabajo. El Sr. Isidoro Cabrera R. colaboró desinteresadamente en la identificación de la vegetación asociada. El Sr. Gustavo Kattan y las Srtas. Carolina Murcia y Elizabeth Buttkus colaboraron

con entusiasmo y eficacia en el trabajo de campo. Esta investigación fue financiada mediante una subvención del Smithsonian Tropical Research Institute a María Dolores Heredia Flores. El Dr. Victor Manuel Patiño, Director del Instituto de Investigaciones Científicas del Valle del Cauca, INCIVA, puso a disposición de nuestro proyecto los medios de transporte.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Botero H., C. Revelo y F. Alvarez. 1975. Estudio general semidetallado de suelos, características físicas y químicas, del sector Jamundi-Claro-Timba. Cali: CVC informe 76-12.
- Espinal, L.S. 1968. Visión ecológica del Valle del Cauca. Cali: Universidad del Valle.
- Hernández-C., J., G. Lozano-C. y J.E. Henao-S. 1980. El género *Trigonobalanus* Forman en el Neotrópico, II. *Caldasia* 13:9-43.
- Herrera, H. 1975. Plan de ordenación y desarrollo de las cuencas de los ríos Jamundi, Claro y Timba. Cali: CVC informe 76-3.
- Lozano-C., G., J. Hernández-C. y J.E. Henao-S. 1979. El género *Trigonobalanus* Forman en el Neotrópico, I. *Caldasia* 12: 517-537.
- Mennega, A.M.W. 1980. Wood structure of *Trigonobalanus excelsa*. *Caldasia* 3: 97-101.

SUMMARY

The geographical range of *Trigonobalanus excelsa*, a recently described species of oak, is extended to the Western range of the Colombian Andes in the Department of Valle del Cauca. Preliminary information is given on the structure, composition, and on the ecological distribution of the *T. excelsa* forest. The urgency for its conservation is stressed.

COLABORARON EN ESTA ENTREGA:

MAURICIO BARRETO PARRA:

Nacido en Villavicencio el 24 de abril de 1956.

1973-1977: Estudios de Biología en la Universidad del Valle.

1978-1980: Asistente de investigación en el proyecto sobre Trypanosomiasis (Director, Dr. Antonio D'Alessandro), del CIDEIM. Cali.

FRANCISCO CASTAÑO LOZANO:

De Bogotá.

1953: Ha realizado investigaciones de Biología, especialmente orientadas hacia etología de insectos, en los territorios nacionales (Amazonas, Vichada).

OLGA VICTORIA CASTAÑO MORA:

Nació en Manizales.

1979: Terminó estudios como Bióloga en la Universidad Nacional de Bogotá.

Trabaja como instructora asistente en la Estación Biológica Tropical "Roberto Franco", Villavicencio, dependiente de la Universidad Nacional.

MYRIAM LUGO RUGELES:

Nacida en Ibagué.

1980: Terminó estudios de Biología en la Universidad Nacional de Colombia, en Bogotá.

Actualmente trabaja en el proyecto pesquero de los territorios nacionales en Orocué, Meta, como Bióloga de la Corporación Araracuara.

FEDERICO MEDEM:

Nació en Riga, Letonia, el 12 de agosto de 1912. Estudios en las Universidades Humboldt de Berlín y de Tübingen. En la primera recibió en 1942 el título de doctor en ciencias naturales.

1946-1948: Asistente del director del Max Planck Institute, Hechingen, Alemania.

Junio de 1950: Viene a Colombia, como profesor de Zoología de la Universidad de los Andes.

1953 y 1961: Becario de la Fundación John Simon Guggenheim, para estudios sobre Crocodylia y Testudinata.

Junio 1955: Se vincula a la Universidad Nacional de Bogotá, como zoólogo.

1958: Adquiere la ciudadanía colombiana.

1962-1966: Con la CVM en investigaciones ictiológicas y faunísticas, en Cartagena.

1966—: Director de la Estación de Biología Tropical "Roberto Franco", de Villavicencio, de la Universidad Nacional.

1967—: Profesor titular de la Universidad Nacional.

Ha asistido a varios congresos internacionales sobre conservación y pertenece a diversas organizaciones científicas internacionales.

PAUL C. VINCELLI:

Estadunidense. Biólogo.

Estuvo un año en Nicaragua, colaborando en la organización del Herbario Nacional de Managua. Trabajó dos años en Colombia con la División de Parques Nacionales del INDERENA, con base en el Territorio Faunístico "El Tuparro".

Adelanta estudios de master en Autoecología y Biología Evolucionaria, en la Universidad de Florida, en Gainesville.

ADDENDA:

HUMBERTO ALVAREZ LOPEZ:

(Véase CESPEDESIA Nos. 29-30, enero-junio de 1979, p. 79).

MARIA DOLORES HEREDIA FLORES:

Bióloga de nacionalidad española. Actualmente en el Valle del Cauca para una investigación sobre robles andinos, con miras a obtener el doctorado en ciencias, becaria de la Smithsonian Tropical Research Institution, de Panamá.

CONTENIDO:

	Págs.
NOTAS DE LA DIRECCION	5
ESTUDIO DE LA VEGETACION DEL TERRITORIO FAUNISTICO "EL TUPARRO", por Paul C. Vincelli	7
ESTUDIO COMPARATIVO DEL COMPORTAMIENTO DE DOS ESPECIES DE MORROCOY: <i>GEOCHELONE CARBONARIA</i> Y <i>GEOCHELONE DENTICULATA</i> Y ASPECTOS COMPARABLES DE SU MORFOLOGIA EXTERNA, por Olga Victoria Castaño Mora y Myriam Lugo Rugeles	55
HORSE FLIES (DIPTERA: TABANIDAE) AS ECTOPARASITES ON CAIMANS (CROCODYLIA: ALLIGATORIDAE) IN EASTERN COLOMBIA, by Federico Medem	123
AVES EN EL PORVENIR, META, COLOMBIA, por Mauricio Barreto	149
ETOLOGIA EN HORMIGAS EN LA ORINOQUIA COLOMBIANA, EN <i>PHEIDOLE</i> SP., por Francisco Castaño Lozano	165
PRESENCIA DE <i>TRIGONOBALANUS EXCELSA</i> EN LA CORDILLERA OCCIDENTAL, por Maria Dolores Heredia Flores y Humberto Alvarez López	181
COLABORARON EN ESTA ENTREGA	187

ERRATAS ADVERTIDAS:

Pág. Reng.	Dice:	Debe decir:
55 19 y 16	neonatos	y 10 neonatos
71 Fig. 23		Las letras SH y SF de la parte superior, en B, significan respectivamente Sutura humeral y Sutura femoral.
81 27	3.5 Morfología de cría	3.5 Morfología de la cría
83 25	(Figs. 28 y 29)	(Fig. 28 y 28a.)
84	Fig. 29	Fig. 28a.
94 26	bien abrazados a ella (Fig. 33)	bien abrazados a ella.
95 38	ángulo de aproximadamente 38°	ángulo de aproximadamente 38° (Fig. 33).
108 5	SMV	Significa: Sutura media ventral
116 36	64 Santandersito	64 Santandercito
124 36	Sciences División	Sciences Division
125 39	at the flancks	at the flanks
126 5	making attemp	making attempts
24	sensivity to	sensitivity to
30	not fedd	not feed
127	Fig. 38.-Localidades de colección de material.	Fig.38-Localities of collection.
128	Fig. 39. Secciones del animal donde se alimentan los Tábanos.	Fig. 39.-Sites where tabanids feed on caimans.
129 39	(Krober), 1930;	(Kröber), 1930;
130 6	evidently not	evidently not
15	are represente	are represented
131 3	or creeks	of creeks
38	March 1, 1970).	March 1, 1970.
132 2-3	(Comisaría Arauca)	(Intendencia Arauca)
9	total absense	total absence
14	an other species	another species
28	gallery-and	gallery- and
133 9	long. Río Cuminá-	long, Río Cuminá-
20	of cach	of each
28	large back	large black
30	subspecies, Caiman	subspecies Caiman
134 13	caimans re-act to	caimans react to
15	ear over	ear cover.
35	around of mak	around or mak-

135	7	"Núnuna Yae	"Núnuna Yae"
138	16	February 4-7, 1970 A single	4-7, 1970. A single
139	23	was see on fore-	was seen on fore-
	42	shot animal"...	shot animal..."
140	12	1300.0 mm lenght	1300.0 mm length
	15	be always on their	be always noticed on their
	20	host but also	hosts but also
143	8	from Río	from Río
	15	Abril 27-28,	April 27-28,
	23	<i>riliana Podocnemis</i>	<i>riliana, Podocnemis</i>
144	19	Brethes, 1910.	Brèthes, 1910.
145	27	the visinity	the vicinity
	33	Type locality;	Type locality:
149	35	sindo los demás	siendo los demás
151	38	<i>Ardea herodias</i>	<i>Ardea herodias</i> (*)
156	9	<i>Myiozetetes cayanensis</i>	<i>Myiozetetes cayanensis</i>
160	3	p. 168).	p. 198).
165	33	se cuatificó	se cuatificó

INSTRUCCIONES A LOS COLABORADORES:

1. Los trabajos que se soliciten para publicación, deben enviarse, en original y copia, escritos a máquina, en papel tamaño carta, a dos espacios, en forma nítida.

2. No habrá limitación en el número de páginas de los manuscritos, si la calidad u originalidad del trabajo lo justifica. En el caso de contribuciones muy voluminosas, que tengan el carácter de libro, el autor deberá traspasar al boletín los derechos legales.

3. Se devolverán los manuscritos de trabajos que —aunque hayan sido solicitados— no se publiquen por no reunir los requisitos exigidos o por no acomodarse a las normas establecidas por el editor.

4. El autor recibirá gratuitamente 20 separatas de su trabajo o igual número de ejemplares de la respectiva entrega, según el caso.

*

SERVICIO DE CANJE:

A título de canje, se enviará el boletín a entidades nacionales o extranjeras o a personas que se dediquen a las ciencias naturales. Se suspenderán los envíos de las posteriores entregas, a quienes no devuelvan dentro de un plazo razonable la tarjeta de recibo que acompaña a cada ejemplar.

*

SUSCRIPCIONES:

Se aceptan suscripciones de entidades o personas, no comprendidas en el servicio de canje.

Valor de las suscripciones:

Volúmenes I, II y III, a \$ 200.00 cada uno.

Volúmenes IV, V, VI y VII, a \$ 250.00 cada uno.

Volumen VIII, \$ 300.00.

Volumen IX, \$ 400.00.

Nº 14 (La Flora ornamental) suelto, a \$ 100.00.

Suplemento Nº 2 (Fenología), a \$ 100.00.

*

ESTA PUBLICACION SE HIZO CON EL PATROCINIO
DEL FONDO COLOMBIANO DE INVESTIGACIONES
CIENTIFICAS Y PROYECTOS ESPECIALES
"FRANCISCO JOSE DE CALDAS",
"COLCIENCIAS"

*

"COLCIENCIAS"

ES UN ESTABLECIMIENTO PUBLICO, DOTADO DE
PERSONERIA JURIDICA, AUTONOMIA ADMINISTRA
TIVA Y PATRIMONIO INDEPENDIENTE, CUYO OB
JETIVO PRINCIPAL ES: IMPULSAR EL DESARRO
LLO CIENTIFICO Y TECNOLOGICO DE COLOMBIA.

*

Se terminó la impresión de los Nos. 37-38 en la Imprenta
Departamental del Valle, en Cali, el 19 de mayo de 1981.

Colaboraron: Linotipista: Julio Nel Oviedo.

Prensista: Julio E. Gracia.

Dibujante: J. Fernando Valencia.