

**ASPECTOS ECOLÓGICOS DE UNA POBLACIÓN  
DEL CACTUS COLUMNAR *Stenocereus griseus*  
(HAW) F. BUXB EN ÁREAS XEROFÍTICAS  
DE CERRO COLORADO, ESTADO SUCRE,  
VENEZUELA**

Antulio S. Prieto, Luis Alejandro González S. y Pablo Cornejo

Universidad de Oriente. Departamento de Biología. Laboratorio de Biología  
de Poblaciones. Apartado Postal 245, Cumaná. Venezuela.  
E-mail: plica4@uole.com

**Resumen.** Se estudió la dispersión espacial y la densidad en microes-  
cala en una población natural del cactus suculento columnar *Stenoce-  
reus griseus* (Haw) F. Buxb en un espinar situado en cerro Colorado,  
Cumaná. Los muestreos se realizaron sobre transectos rectangulares  
colocados perpendicularmente con respecto a la pendiente del ángulo  
de inclinación del sustrato contando y midiendo la altura de los cactus.  
La dispersión espacial evaluada por diferentes índices (razón varian-  
za/media, Morisita y David y Moore) fue de contagio tanto en cuadra-  
tas de uno como de dos m<sup>2</sup>, aunque las frecuencias observadas por m<sup>2</sup>  
no pudieron ajustarse adecuadamente por la DBN. La disposición aza-  
rosa se rechazó por la prueba de Poisson. Se obtuvieron densidades de  
1,41 y 2,26 cactus por uno y dos m<sup>2</sup> respectivamente con una alta pro-  
porción (56%) de cactus juveniles menores 34 cm de altura y escasa  
proporción (14%) de ejemplares mayores de 186 cm, lo que indica  
que, posiblemente, la población tiene una alta tasa de reemplazo. *Reci-  
bido:* 13 Noviembre 2000, *aceptado:* 15 Mayo 2001.

**Palabras clave:** Cactaceae, Cumaná, dispersión espacial, espinar,  
población, *Stenocereus griseus*, Venezuela.

## ECOLOGICAL ASPECTS OF A POPULATION OF CACTUS COLUMNAR *Stenocereus griseus* (HAW) F. BUXB IN XEROPHITIC AREAS OF CERRO COLORADO, SUCRE STATE, VENEZUELA

**Abstract.** The spatial disposition pattern and abundance of microscale in a natural population of succulent columnar cactus *Stenocereus griseus* in xerophitic areas of Cerro Colorado, Cumaná were examined. Counts were carried out on rectangular transects placed perpendicularly in relation to the slope of the terrain and the height of the cacti was measured as well as its numbers counted. Spatial disposition evaluated by different indexes (Coefficient of dispersion, Morisita and David and Moore) was imperfect in both quadrants of one m<sup>2</sup> and of two m<sup>2</sup>, even when the frequencies observed by m<sup>2</sup> could not be adequately adjusted due to DBN. The differences between the observed frequencies and the negative binomial were significantly higher. Any possible random pattern was rejected by the Poisson test. The average density was 1.41 and 2.26 for both 1 and 2 square meter quadrants, with a higher frequency (56%) of young cacti shorter than 34 cm of height and a lower frequency (14%) of cacti taller than of 186 cm. This possibly indicates that the population has a rate high of replacement. *Received:* 13 November 2000, *accepted:* 15 May 2001.

**Key words:** Cactaceae, Cumaná, population, spatial disposition pattern, spinners, *Stenocereus griseus*, Venezuela.

### INTRODUCCIÓN

En Venezuela, un total aproximado de 28.000 km<sup>2</sup> están cubiertos por vegetación xerofítica espinosa, distribuidos principalmente en el litoral del mar Caribe, presentando un buen desarrollo en las cercanías de las costas del estado Sucre (MARNR 1980). Dentro de las especies representativas de esta vegetación se encuentra el cactus columnar suculento *Stenocereus griseus* (Haw) F. Buxb, perteneciente a la familia Cactaceae, muy abundante en las formaciones arbustivas xerofíticas de los alrededores de la ciudad de Cumaná (Millán, comunicación personal 1978). Las plantas pertenecientes a la familia Cactaceae generalmente presentan tallos gruesos, suculentos, cilíndricos, angulosos o aplanados. Raras veces provistos de ho-

jas desarrolladas ya que generalmente están atrofiadas o transformadas en espinas o reemplazadas por escamas pequeñas o apéndices y cuando están presentes, son alternas y simples (no divididas). Presentan flores hermafroditas, generalmente regulares, solitarias, raramente agrupadas en fascículos o panículas; vistosas, blancas, amarillas, anaranjadas, rosadas o purpúreas, que suelen consistir en sépalos externos y pétalos internos semejantes o desiguales con estambres muy numerosos. El fruto es carnoso, baciforme y con semillas sin albumen. El ovario y el fruto se sitúan debajo de la base del tubo floral (Badillo 1985, Steyermark 1994).

*Stenocereus griseus* presenta como unidad de dispersión un fruto, de forma elíptica, polispermo de consistencia carnosa de tipo morfológico baya, armado de espinas; con pericarpio rojo o caoba y pulpa roja. La semilla es de color negro, sin excrecencias seminales y de forma ovada, con una morfometría promedio de 1,499 mm de ancho y de 2,044 mm largo. La fructificación ocurre mayormente, entre abril y julio, en ese intervalo de tiempo los cactus pueden presentar frutos maduros y verdes (Hoyos 1985, Betancourt, comunicación personal 1996).

Sobre el cardón *Stenocereus griseus* se han realizado estudios de fructificación en el noreste de Venezuela (Guevara de Lampe *et al.* 1992) y en la Isla de Margarita (Silvius 1995), fenología de la fructificación y morfología del fruto en Cerro del Medio, estado Sucre (Betancourt, comunicación personal, 1996) y mecanismos de dispersión y diseminación (Soriano *et al.* 1991, Betancourt y Guevara de Lampe 1998), pero no se conocen datos sobre aspectos poblacionales de la zona.

No existen estudios en Venezuela sobre los patrones morfológicos en la distribución de *Stenocereus griseus* en diferentes ambientes, sin embargo dentro de los bosques xerofíticos del Oriente de Venezuela, la especie es la más abundante y puede fructificar tanto en periodos de lluvia como de sequía, atrayendo con su fruto comestible de aroma agradable a ciertas especies de murciélagos y aves quienes lo consumen como alimento y se encargan de diseminar sus semillas

formando parte importante de los ciclos bioenergéticos de estas comunidades de bosques secos (Silvius 1995, Betancourt y Guevara de Lampe 1998).

En la presente investigación se analizaron los aspectos ecológicos tales como: el patrón espacial de disposición en microescala, densidad y distribución de alturas de individuos de esta especie con el objetivo de comprender la organización de las formaciones xerofíticas.

### ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en dos áreas xerofíticas poco intervenidas de cerro Colorado, propiedad del Núcleo Sucre de la Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela (10° 26' 11" N, 64° 11' 36" O), con una altura aproximada de 25 m.s.n.m.

### CLIMA

El climograma del área de estudio muestra una precipitación media anual de 444,25 mm, una temperatura media anual de 26,75°C, un prolongado período de sequía de Diciembre a Junio, y una época lluviosa de Julio a Octubre La pluviosidad es afectada por los vientos Alisios provenientes del este (Fig. 1).

El área se caracteriza como una zona árida, y la precipitación tiende a ser mayor en el segundo semestre del año; sin embargo, no guarda un patrón definido. Esta característica de la zona costera es causada por la acción de los vientos alisios cuyas irregularidades en la precipitación tienden a crear una situación hídrica fluctuante, variando anualmente el número de meses secos (Vila 1965, Tamayo 1967).

### SUELO

Los suelos del área de estudio se caracterizan por poseer una textura franco/arenosa a arenoso/francosa, pH ligeramente ácido a ligeramente alcalino, salinidad baja a ligeramente salino. Porcentajes

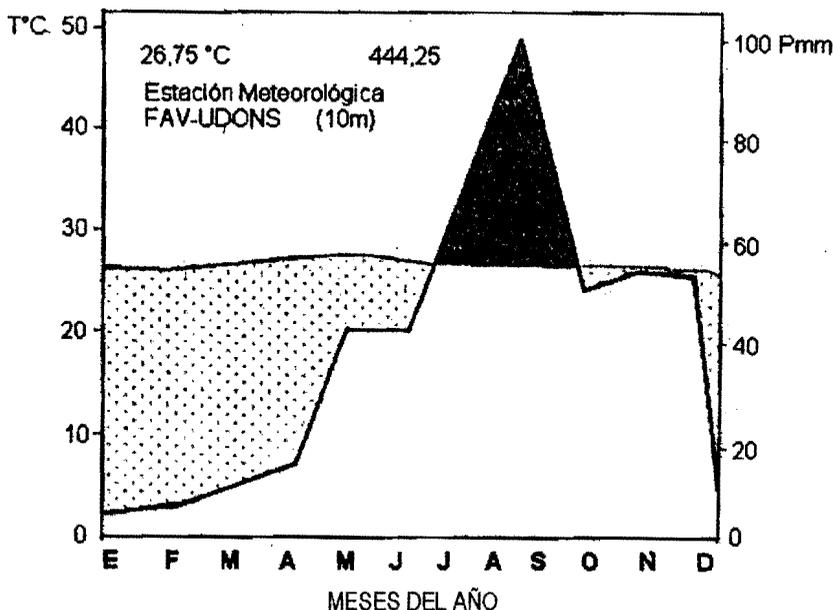


FIGURA 1. Climograma del área de estudio (Estación: Fuerza Aérea de Venezuela, Universidad de Oriente, 10 msnm).

de carbono, nitrógeno y materia orgánica entre bajos e intermedios; y la relación Carbono/Nitrógeno entre baja e intermedia. Se estima que la salinidad, en estos casos, está asociada principalmente a la cercanía del mar, origen geológico de los suelos y al régimen hídrico de la región. De esta forma, es frecuente encontrar una baja en sus valores en la época de lluvias; mientras que en la sequía experimenta un aumento, dado a los efectos de la evaporación. La sequía hace ascender las sales a medida que el agua se evapora de la capa superficial del suelo; en cambio, en la época de lluvias se filtran temporalmente (Ortiz, comunicación personal 1985).

En líneas generales, se trata de suelos pobres con textura mayormente arenosa y con tendencia hacia la alcalinidad. Se estima que los factores edáficos considerados tienden a ser fluctuantes de acuerdo al régimen hídrico; hecho que cobra importancia dada la interdependencia que existe entre los factores ambientales. Debido a ello un faltante o un exceso de precipitación, no sólo afecta a la vegetación,

sino que origina cambios importantes en algunos factores edáficos. En el área de estudio, la escasa precipitación origina condiciones extremas que limitan la presencia de ciertas especies vegetales o determinan cambios morfofisiológicos en otras. Mientras que su abundancia crea condiciones generales más favorables; permitiendo la aparición de las especies anuales y una aparente revitalización de las especies perennes; fenómeno que no sólo depende de la humedad, sino también de los aportes del suelo durante la estación (Ortiz, comunicación personal 1985).

## VEGETACIÓN

La vegetación que acompaña a *Stenocereus griseus*, se puede considerar como de un bosque xerofítico tipo arbustivo espinoso (Sarmiento 1976), bosque de espinar (Tamayo 1985) o como monte espinoso tropical (Ewell *et al.* 1976). Se trata de un bosque en el que la mayoría de las plantas poseen espinas o aguijones de conformaciones diversas; caracterizado por árboles y arbustos de poca altura y abundancia de las formas suculentas (Betancourt, comunicación personal, 1996). La vegetación herbácea es pobre durante la estación seca. Durante la estación lluviosa prospera un estrato herbáceo, representado por las familias: Poaceae, Fabaceae, Euphorbiaceae y Malvaceae, por lo tanto, existen formas vegetales en función del ciclo lluvia-sequía. De esta forma, la presencia de espinas, la caída de hojas, la anualidad y la suculencia manifiestan las distintas estrategias adoptadas por las especies, para enfrentar las condiciones ambientales del medio. Las especies deciduas tienden a presentar un sistema radical extensivo, menos efectivo en la absorción de humedad y una economía hídrica equilibrada por una menor transpiración en la época favorable y reducción de la misma al inicio de la sequía. Esto las lleva a perder su follaje paulatinamente, hasta mantener sus ramas sólo con brotes en espera de las lluvias. Existen especies siempre verdes y su existencia en zonas áridas ha sido atribuida a la presencia de estructuras de almacenamiento de agua y reducción de la superficie foliar. Pero las más exitosas son las especies suculentas, Medina (1977) y Walter (1977) señalan que ellas presentan caracte-

rísticas fisiológicas principales, como la ausencia de raíces funcionales durante la sequía y el almacenamiento de agua en sus tejidos. Se puede estimar que las especies suculentas son las más efectivas para sobrevivir en el ambiente xerófilo.

### MATERIALES Y MÉTODOS

Para la realización del presente estudio se seleccionaron dos estaciones. La primera de estas presentó un área aproximada de 2.000 m<sup>2</sup> con una pendiente en ángulo de 7° con el horizonte. Los contajes del cactus se realizaron sobre 5 transectos numerados de 2 m de ancho por 13 m de largo, separados 15 m entre sí y orientados en el mismo sentido del ángulo de máxima inclinación (Goodall 1970, Metteucei y Colma 1982). Se utilizó una cuadrata de 1 m<sup>2</sup> para contar todos los cactus contenidos, midiendo la altura de cada uno y el número de ramas encontradas.

En la segunda área, situada a 150 m de la primera, y con una inclinación menor dos grados (2°), se utilizó el mismo procedimiento, pero se realizaron sólo 3 transectos de 2 m de ancho por 4 m de largo separados 15 m entre sí, para un total de 24 cuadratas, debido a que presentó un mayor grado de intervención humana. Los contajes se cuantificaron por áreas de 1 m<sup>2</sup> y acumulando cuadrados contiguos para obtener contajes por 2 m<sup>2</sup>.

El patrón espacial de dispersión se analizó utilizando diferentes índices tales como: La relación varianza/media ( $S^2/\bar{X}$ ), cuya significación estadística se analizó por la prueba "t" student; el índice de Morisita, que es independiente del tamaño de la muestra y del área muestral utilizada, y el índice de David y Moore (Pielou 1974, Rabinovich 1980).

También se analizaron los datos obtenidos en cuadratas de 1 y 2 m<sup>2</sup> con las series de Poisson para probar disposición al azar y con la distribución binomial negativa (DBN) generalizada con un parámetro para ajustar los datos a patrones agregados (Bliss y Fisher 1953). En ambos casos la bondad del ajuste se realizó utilizando un test ji-cuadrado.

La identificación taxonómica de la especie se realizó utilizando la clave para las especies, basada en la morfología del fruto (Betancourt y Guevara de Lampe 1998) y el nombre de la cactaceae se actualizó según los criterios de Trujillo y Ponce (1988).

## RESULTADOS

### DISPOSICIÓN ESPACIAL

Los resultados obtenidos con los índices de dispersión (Coeficiente de dispersión, Morisita y David y Moore) en los muestreos de 1 y 2 m<sup>2</sup> indican un cierto grado de contagio o agregación. Así la razón  $S^2/\bar{X}$  es significativamente superior a 1 ( $P < 0,001$ ) y los índices de Morisita y David y Moore que son independientes del número de muestras y del tamaño de la cuadrata o unidad muestral son superiores a 1 ( $P < 0,001$ ), a un nivel de microescala (Tabla 1). Los resultados aplicados a las distribuciones de frecuencias observadas por 1 m<sup>2</sup> (Tabla 2) y por 2 m<sup>2</sup> (Tabla 3) han sido ajustadas con las series de Poisson y la DBN.; los dos indican que en ambos casos existen fuertes discrepancias con la distribución de Poisson por lo que se rechaza la hipótesis de la dispersión al azar ( $P < 0,001$ ). El ajuste de la distribución DBN a los datos obtenidos por 1 m<sup>2</sup> también difiere significativamente de las frecuencias observadas ( $X^2=31,02 P < 0,001$ ) (Tabla 2); sin embargo para los datos de abundancia relativa por 2 m<sup>2</sup> se obtuvo un ajuste con un nivel de significación satisfactorio ( $X^2 = 5,67; P < 0,20$ ) (Tabla 3).

TABLA 1. Índices para la evaluación del patrón espacial del cardón *Stenocereus griseus*.

ÍNDICE	MUESTREO POR 1 m <sup>2</sup>	MUESTREO POR 2 m <sup>2</sup>
$S^2/\bar{X}$	2,26 $P < 0,001$	2,46 $P < 0,001$
Morisita	6,33 $P < 0,001$	26,82 $P < 0,001$
David y Moore	1,77 $P < 0,001$	1,26 $P < 0,001$

TABLA 2. Abundancia relativa del cardón *Stenocereus griseus* por  $1 \text{ m}^2$  y ajuste de la distribución observada con las series de Poisson y distribución binomial negativa (DBN). F.o = Frecuencia observada, F.e = Frecuencia esperada,  $X^2 = J_i$  -cuadrado, p = probabilidad, gl = grados de libertad.

Nº CARDONES POR $\text{m}^2$	F.o	F.e (Poisson)	F.e (DBN)
0	70	37	92
1	28	53	32
2	22	37	15
3	14	19	7
4	7	6	4
5	3	2	2
6	9	0	1
7	1	0	1
Total	154	154	154
$X^2$		109,27	34,02
p		< 0,001	< 0,001
gl(n-2)		4	3

#### DISTRIBUCIÓN DE ALTURAS Y VARIACIÓN EN LA RAMIFICACIÓN

En la Figura 2 se señala la distribución de clases de tallas de *Stenocereus griseus* donde se observa que existe una alta proporción de los individuos de la población con alturas comprendidas entre 6 y 22 cm y escasa proporción entre las alturas de 30 y 58 cm, y no se observaron cactus con alturas entre 96-120 y 184-200 cm. En general la proporción de individuos con alturas mayores de 1 m fue muy baja (20%) en comparación con las de alturas superiores. La correlación del  $\text{Log}_e$  de las frecuencias de altura (F) con el punto medio (PM) de cada clase, eliminando las frecuencias cero, estuvo representado por la ecuación  $\text{Log}_e F = 1,36 - 0,002 \text{ PM}$  con coeficiente de correlación

TABLA 3. Abundancia relativa del cardón *Stenocereus griseus* por 2 m<sup>2</sup> y ajuste de la distribución observada con las series de Poisson y distribución binomial negativa (DBN). F.o = Frecuencia observada, F.e = Frecuencia esperada,  $\chi^2 = \sum J_i$  - cuadrado, p = probabilidad, gl = grados de libertad.

Nº CARDONES POR m <sup>2</sup>	F.o	F.e (Poisson)	F.e (DBN)
0	25	8	19
1	13	18	18
2	10	20	13
3	9	15	10
4	5	9	6
5	3	4	4
6	9	2	3
7	0	1	2
8	2	0	1
9	1	0	1
Total	77	77	77
X <sup>2</sup>		55,01	5,67
p		< 0,001	< 0,20
gl(n-2)		4	4

no significativo ( $r = -0,26$ ,  $P < 0,40$ ). Igualmente se observó que el 30% de los cactus mayores de 1,5 m presentaban más de 15 ramificaciones, el 30% 10 ramificaciones y sólo el 40% lo constituyeran cactus jóvenes con escasas ramificaciones.

#### ABUNDANCIA

Las densidades obtenidas en los muestreos con cuadratas de un 1 m<sup>2</sup> (1,41) y 2 m<sup>2</sup> (2,26) son bajas y pueden considerarse típicas de vegetación xerofítica (Tabla 4). Los máximos números observados

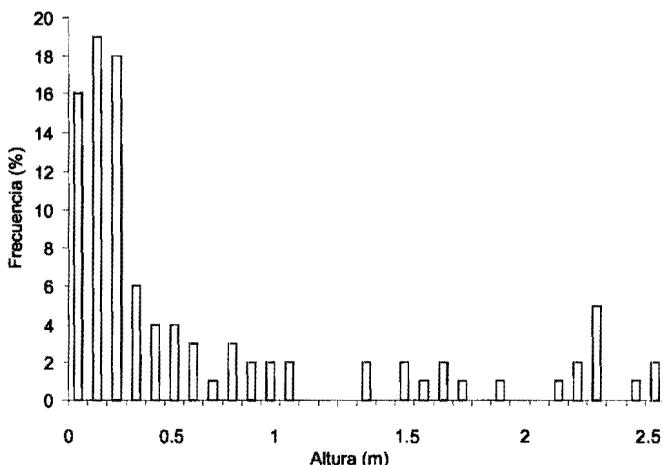


FIGURA 2. Distribución de frecuencias de alturas de *Stenocereus griseus* en clases de 8 cm en áreas xerofíticas de Cerro Colorado.

TABLA 4. Abundancia y parámetros de la DBN de *Stenocereus griseus*.  $\bar{X}$  = media,  $S^2$  = varianza,  $p$  = probabilidad de éxito,  $q$  = probabilidad de fracaso y  $k$  = parámetro de agregación.

	$\bar{X}$	$S^2$	$p$	$q$	$k$
Muestreos por 1 m <sup>2</sup>	1,41	3,20	0,44	0,56	0,63
Muestreos por 2 m <sup>2</sup>	2,26	5,57	0,40	0,60	1,54

por 1 m<sup>2</sup> fueron de 6 y 7 cardones, con una relativa alta frecuencia para 6 y muy baja para 7 (Tabla 2). En las cuadratas de 2 m<sup>2</sup>, el máximo número de cardones contados fue de 9 en un solo cuadrado (Tabla 3). No se observaron diferencias en la densidad de ambas estaciones.

## DISCUSIÓN

Los resultados de esta investigación indican que en un contexto de microescala la población de *Stenocereus griseus* muestra tenden-

cia a distribuirse agregadamente en pequeños grupos, lo cual se comprobó por la presencia de altas frecuencias observadas de cactus en las cuadratas que contenían desde 2 hasta 4 individuos en ambos muestreos (Tabla 2 y 3). Este patrón de dispersión se corroboró con los distintos índices utilizados (Tabla 1), y también pudo ser adecuadamente ajustado por el modelo de la DBN generalizada con un parámetro en los muestreos con área de 2 m<sup>2</sup> (Tabla 3), aunque no se obtuvo un ajuste satisfactorio con cuadratas de 1 m<sup>2</sup>, debido a las diferencias observadas entre las cuadratas con 0,2,3, y 6 individuos (Tabla 2). Para estos casos se ha sugerido el uso de otros modelos más específicos como el de Neyman tipo A, Poisson-Logarítmica u otras distribuciones compuestas (Rabinovich 1980); o en su defecto el empleo de métodos basados en la evaluación de medidas a distancia entre los individuos (Pielou 1969, Pielou 1974).

Se descartó un arreglo azaroso por el rechazo, en ambos casos, del modelo de Poisson (Tablas 2 y 3). La agregación en pequeños grupos de *Stenocereus griseus*, puede ser explicada por la tendencia de estos cactus suculentos a segregarse ecológicamente como parte de una estrategia de regeneración del nicho que permite el establecimiento de semillas entre las diferentes especies (Grubb 1977).

Se ha señalado que una distribución al azar tiene lugar donde el medio es uniforme, situación que es poco frecuente en el medio ambiente xerófilo. Sin embargo, la actividad competitiva entre las especies y su forma de distribución pueden provocar amplios espaciamientos, que causarían la distribución aleatoria (Odum 1971).

Ortiz (comunicación personal 1985), señala que en comunidades con vegetación xerófila de los alrededores de Cumaná, estado Sucre, las especies establecidas, varían su forma de distribución entre una comunidad y otra, debido a que las especies, tanto perennes como anuales, difieren en su patrón de distribución. Esta variación hace estimar que existe una marcada diferenciación entre los factores que determinan la abundancia y distribución de las especies en las comunidades. Una distribución aleatoria tiende a regular las poblaciones a un nivel por debajo del de saturación; previniendo el ha-

cinamiento excesivo y el agotamiento de los recursos. Una distribución por contagio aumenta la competencia entre individuos pero se compensa por una mayor supervivencia del grupo. Mientras que la dispersión podría reducir la competencia, pero a expensas de la acción cooperativa del grupo. Por consiguiente, el exceso de agregación y la dispersión tiende a ser relativamente semejante entre las especies y se puede establecer una uniformidad en aprovechar los recursos disponibles en el ambiente.

En el área estudiada *S. griseus* no muestra competencia con *Rhodocactus guamacho*, ni con *Subpilocereus repandus*, otro cactus columnar presente en el área pero en muy baja abundancia. También se localizan las Caesalpiniaceas, *Cercidium praecox* y *Caesalpinia coriaria*; las Mimosaceas, *Prosopis juliflora* y *Melocactus curvispinus*, y la Euphorbiácea, *Jatropha gossypifolia*. En estas especies, que se reproducen por semillas, se ha indicado que la agregación puede ser originada por la madurez de la comunidad, las condiciones del hábitat, la modificación local del ecotopo por otros individuos de la misma o de otra especie y la dispersión a corta distancia de las semillas, originando un patrón de manchones de individuos más jóvenes (Matteucci y Colma 1982). En este trabajo no se analizó la segregación entre cactus jóvenes y adultos mayores de 1,5 m.

Las alturas máximas de los cactus pueden llegar hasta 4 m en el área, pero no se observaron dentro de las cuadratas y el número máximo de ramificaciones observadas (20), son bajas en comparación con las reportadas para las especies *Stenocereus montanus* (15 m, 40) y *Stenocereus standleyi* (7,5 m, 30) que habitan en los bosques secos de Jalisco, México en los cuales el número de ramificaciones se correlaciona positivamente con la altura del cactus (Cody 1986). En el área investigada la baja altura de los cactus podría estar relacionada con la escasa vegetación acompañante y el bajo ángulo de la pendiente que permiten mayor penetración de la radiación solar en el área.

Las Investigaciones realizadas sobre las especies de cactus columnares en los diferentes bosques secos del norte de México han señalado que estas especies desarrollan distintas estrategias en la dis-

tribución y en la morfología de su ramificación, tanto en los individuos adultos como en los jóvenes, atendiendo a factores como: altura del dosel de la vegetación, régimen de luz y ángulo del sustrato, parámetros que regulan la radiación incidente y por consiguiente la superficie fotosintética de los cactus (Cody 1985).

La alta proporción de cactus juveniles menores de 1 m de altura (Fig. 1) sugiere que a pesar de que la población es madura presenta una alta tasa de reemplazo de los cactus adultos. Por otra parte, el bajo coeficiente de correlación obtenido en la regresión de las frecuencias de clases de altura versus el punto medio de cada clase, podría indicar que la tasa de mortalidad de estas es irregular y variable, probablemente ocasionadas por factores intrínsecos desconocidos o debido a las actividades antrópicas que han estado afectando el área.

### AGRADECIMIENTO

Nuestro agradecimiento a Daysi Villanueva e Iván Ramírez por el trabajo realizado en las labores de campo. Igualmente a Jesús Flores Galvan por la ayuda en los cálculos estadísticos.

### LITERATURA CITADA

- BADILLO, V. M., L. SCHNEE y C. BENÍTES DE ROJAS. 1985. Clave de las familias de plantas superiores de Venezuela. Editores Esparande, S.R.L. 7ª Edición. Caracas. Venezuela. 270 pp.
- BETANCOURT, B. G. y M. GUEVARA DE LAMPE. 1998. Mecanismos de diseminación de especies xerofíticas. *Saber*. 10(1): 41-46.
- BLISS, C. I. y R. A. FISHER. 1953. Fitting the negative binomial distribution to biological data. *Biometrics*. 9: 175-200.
- CODY, M. 1985. Structural niches in plant communities. *In*: J. M. Diamond & T. J. Case (eds) *Community ecology*. Ch. 23, pp. 381-405. Harper & Row, New York.
- CODY, M. 1986. Distribution and morphology of columnar cacti in tropical deciduous woodland, Jalisco, México. *Vegetation* 66: 137-145.

- EWEL, J., A. MADRIZ y J. A. TOSI. 1976. Zonas de *vida* en Venezuela. MAC. Dirección de Investigaciones. Fonaiap, Caracas. 270 pp.
- GOODALL, D. W. 1970. Statistical Plant Ecology. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.*, 1: 99-124.
- GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- GUEVARA DE LAMPE, M., Y. BERGERON, R. MCNEIL y A. LEDUC. 1992. Seasonal flowering and fruiting patterns in tropical semi-arid vegetation of Northeastern Venezuela. *Biotropica* 24(1): 64-76.
- HOYOS, F. J. 1985. Flora de la Isla de Margarita, Venezuela. Monogr. N° 34, Soc. y Fund. La Salle de Cienc. Nat., Caracas. 927 pp.
- MARNR. 1980. Atlas de Venezuela. Dirección General e Investigación del Ambiente. Dirección de Cartografía Nacional. Caracas, Venezuela. 329 pp.
- MATTEUCCI, S. y A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. UNEFM. Serie de Biología Monografía N° 22. P.R.D.C.T. Departamento de Asuntos Científicos y Tecnológicos, O.E.A. Washington D.C. 168 pp.
- MEDINA, E. 1977. Introducción a la ecofisiología vegetal. UNEFM. Serie de Biología Monografía N°16. P.R.D.C.T. Departamento de Asuntos Científicos y Tecnológicos, O. E. A. Washington D.C. 102 pp.
- ODUM, E. 1971. Ecología. Editorial Interamericana, México. 639 pp.
- PIELOU, E. C. 1969. An introduction to Mathematical Ecology. John Wiley & Sons, New York, 286 pp.
- PIELOU, E. C. 1974. Population and Community Ecology. Principles and Methods, Gordon and Breach, New York. 654 pp
- RABINOVICH, J. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. CIA. Editorial Continental S.A. de C. Y. México 313 pp.
- SARMIENTO, G. 1976. Evolution of arid vegetation in tropical America. Pp. 65-99, *In* D. W. Goodall (ed.) Evolution of desert biota. Univ. Texas Press, London.

- SILVIUS, K. M. 1995. Avian consumers of cardon fruit (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica*. 27: 96-105.
- SORIANO, P. J., M. SOSA y O. ROSEEL. 1991. Hábitos alimenticios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes Venezolanos. *Rev. Biol. Trop.* 39: 263-268.
- STEYERMARK, J. A. 1994. Flora del Parque Nacional Morrocoy. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Agencia Española de Cooperación Internacional. Caracas. 413 pp.
- TAMAYO, F. 1967. El espinar costanero. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.* 27: 163-168.
- TRUJILLO, B. y M. PONCE. 1988. Lista inventario de Cactaceae de Venezuela con sinonimia y otros aspectos relacionados. *Ernstia*. 47: 1-120.
- VILA, M. 1965. Aspectos geográficos del estado Sucre. C.V.F. Caracas. Venezuela. 261 pp.
- WALTER, H. 1977. Zonas de Vegetación y Clima. Ed. Omega, S. A. Barcelona. España. 245 pp.