

**RED DE FRUGIVORÍA (AVES-PLANTAS) EN DOS FRAGMENTOS DE BOSQUE  
MUY HÚMEDO PREMONTANO EN EL DEPARTAMENTO DEL CAUCA**

**ALEJANDRO VIVAS RUIZ  
DARLELLY FERNÁNDEZ PULGARÍN**

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
POPAYÁN**

**2023**

**RED DE FRUGIVORÍA (AVES-PLANTAS) EN DOS FRAGMENTOS DE BOSQUE  
MUY HÚMEDO PREMONTANO EN EL DEPARTAMENTO DEL CAUCA**

**ALEJANDRO VIVAS RUIZ**

**DARLELLY FERNÁNDEZ PULGARÍN**

**Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar por el título de  
Biólogo y Bióloga**

**Departamento de Biología**

**Director:**

**Jorge Mario Becoche Mosquera, Magister**

**Codirector:**

**Luis Germán Gómez Bernal, Doctor**

**Profesor Titular del Departamento de Biología**

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA**

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN**

**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA**

**POPAYÁN**

**2023**

**Nota de aceptación**

---

---

---

---

---

**Director:** \_\_\_\_\_

**Jorge Mario Becoche Mosquera, Magister**

**Codirector:** \_\_\_\_\_

**Luis Germán Gómez Bernal, Doctor**

**Jurado:** \_\_\_\_\_

**Hernando Vergara Varela, Doctor**

**Jurado:** \_\_\_\_\_

**David Fernando Angulo Ortiz, Biólogo**

## TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN .....	9
1. INTRODUCCIÓN .....	10
2. JUSTIFICACIÓN .....	12
3. OBJETIVOS .....	14
3.1. Objetivo general .....	14
3.2. Objetivos específicos .....	14
4. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES .....	14
4.1. Bosque muy húmedo premontano .....	14
4.2. Relación planta-animal, consumo de frutos y dispersión de semillas .....	15
4.3. Red de interacción mutualista .....	17
4.3.1. Generalidades de las redes de interacción mutualista .....	17
4.3.2. Matrices de interacción mutualista .....	18
4.3.3. Redes cuantitativas .....	19
4.4. Antecedentes .....	21
5. MARCO METODOLÓGICO .....	25
5.1. Área de estudio .....	25
5.2. Métodos .....	27
5.2.1. Registro de las interacciones entre plantas ornitócoras y aves frugívoras .....	27
5.2.2. Estructura y análisis de la red de frugivoría .....	28
5.2.3. Determinación de las especies clave dentro de la estructura de la red de frugivoría .....	30
5.2.4. Análisis de resultados .....	31
6. RESULTADOS .....	32
6.1. Especies de plantas y aves que conforman las redes de frugivoría en la Reserva Natural Huma-Finca El Robledal y el Ecoparque Raíces de Vida .....	32
6.2. Estructura de las redes de frugivoría en la Reserva Natural Huma-Finca el Robledal y el Ecoparque Raíces de Vida .....	34
6.3. Identificación de las especies clave dentro de la estructura de las redes de frugivoría .....	51
7. DISCUSIÓN .....	53
8. CONCLUSIONES .....	62
9. RECOMENDACIONES .....	63
10. BIBLIOGRAFÍA .....	65

11. ANEXOS .....	77
11.2. Listado de especies de aves y plantas registradas en el Ecoparque “Raíces de vida” y la Reserva Natural Huma-Finca El Robledal.....	77

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Ejemplo de una matriz de interacciones para una comunidad de 7 especies de plantas y 4 especies frugívoras. ....	19
<b>Tabla 2.</b> Métricas para analizar la estructura de las redes de interacción. ....	20
<b>Tabla 3.</b> Valores de diversidad verdadera para plantas ornitócoras en las dos áreas de estudio.....	32
<b>Tabla 4.</b> Valores de diversidad verdadera para aves en las dos áreas de estudio. ....	33
<b>Tabla 5.</b> Métricas calculadas a nivel de red del ERV. ....	45
<b>Tabla 6.</b> Métricas calculadas a nivel de red de la RNHFR.....	46
<b>Tabla 7.</b> Modelo nulo para las métricas evaluadas en la red del ERV. ....	48
<b>Tabla 8.</b> Modelo nulo para las métricas evaluadas en la red de la RNHFR.....	48
<b>Tabla 9.</b> Métricas evaluadas para cada ave frugívora del ERV. ....	51
<b>Tabla 10.</b> Métricas evaluadas para cada planta ornitócora del ERV. ....	52
<b>Tabla 11.</b> Métricas evaluadas para cada ave frugívora de la RNHFR. ....	52
<b>Tabla 12.</b> Métricas evaluadas para cada planta ornitócora de la RNHFR. ....	53

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Componentes de una red bipartita.....	18
<b>Figura 2.</b> Localización del área de estudio a nivel Nacional y Departamental.....	26
<b>Figura 3.</b> Diversidad verdadera de plantas para cada área de estudio. ....	33
<b>Figura 4.</b> Diversidad verdadera de aves para cada área de estudio. ....	34
<b>Figura 5.</b> Representación gráfica de la red de interacción bipartita entre plantas ornitócoras (verde) y aves frugívoras (naranja).....	36
<b>Figura 6.</b> Matriz de interacciones a manera de cuadrícula. ....	38
<b>Figura 7.</b> Curva de interpolación/extrapolación de las interacciones basada en la cobertura de la muestra. ....	39
<b>Figura 8.</b> Abundancia y riqueza de interacciones de las familias <b>A:</b> plantas y <b>B:</b> aves en la RNHFR.....	41
<b>Figura 9.</b> Abundancia y riqueza de interacciones de los géneros <b>A:</b> plantas y <b>B:</b> aves con más interacciones en la RNHFR. ....	42
<b>Figura 10.</b> Abundancia y riqueza de interacciones de las familias <b>A:</b> plantas y <b>B:</b> aves en la ERV.....	43
<b>Figura 11.</b> Abundancia y riqueza de interacciones de los géneros <b>A:</b> plantas y <b>B:</b> aves en la ERV.....	44
<b>Figura 12.</b> Matriz de interacción con módulos identificados con el algoritmo QuaBiMo: <b>A:</b> ERV y <b>B:</b> RNHFR.....	47
<b>Figura 13.</b> Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas del ERV.....	49
<b>Figura 14.</b> Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas de la RNHFR.. ....	50

## **AGRADECIMIENTOS**

A nuestros padres Jorge Alirio Fernández y Laura Rosa Pulgarín; Tulio Vivas y Nohora Ruiz, por ser nuestro apoyo y compañía incondicional y darnos la oportunidad de formarnos profesionalmente.

A la Universidad del Cauca, por disponer de sus instalaciones, equipos y recurso humano para la realización de este trabajo, como también, por contribuir en nuestra formación académica.

A nuestro director del proyecto de grado Jorge Becoche, por su orientación, disposición para enseñar y su acompañamiento durante todo el proyecto de grado.

Al profesor y codirector Luis Germán Gómez, por su orientación, sugerencias y aportes al documento final del proyecto de grado.

A la institución educativa Carmen de Quintana y su rectora Leonor Vásquez por permitirnos hacer el trabajo de grado en el Eco-parque Raíces de Vida.

A Claudia Rodas por permitirnos hacer el trabajo de grado en la Reserva Natural Humma. A Fernando Maya y Guillermo Concha por permitirnos hacer el trabajo de grado en la Finca El Robledal.

A Karol Mosquera y Laura Mejía por su amistad durante toda la carrera.

Y finalmente a todos los profesores, amigos y compañeros que tuvimos la oportunidad de conocer, gracias por los momentos compartidos.



## RESUMEN

Las relaciones mutualistas dadas en la naturaleza son importantes para conocer la dinámica de los bosques, actualmente estas relaciones se ven afectadas por las actividades antrópicas como por ejemplo la fragmentación de los ecosistemas. Uno de los procesos que resulta afectado son las interacciones entre las aves frugívoras y las plantas ornitócoras, quienes son de suma importancia para mantener la diversidad en los bosques. A pesar de su importancia, son pocos los estudios que se han realizado en Colombia y en el departamento del Cauca especialmente en los bosques muy húmedos premontanos, siendo ecosistemas que albergan una alta diversidad de flora y fauna y ofrecen diversos servicios ecosistémicos. Con el fin de lograr llenar el vacío de información sobre redes de interacción en bosques muy húmedos premontanos, este trabajo caracterizó las interacciones frugívoras entre plantas y aves en dos fragmentos de bosque muy húmedo localizados en el Municipio de Popayán en la vereda la “selva” y en el municipio de Cajibío en el “Ecoparque raíces de vida”. El registro de las interacciones entre las aves y las plantas ornitócoras se hizo mediante transectos por medio de observación directa, posteriormente se elaboraron dos matrices de interacción, evaluando las métricas de la red utilizadas para el análisis. En total se registraron 50 especies de aves frugívoras en las dos zonas de estudio, de las cuales 33 se observaron en el Ecoparque Raíces de vida (ERV) y 41 en la Reserva Natural Huma-Finca Robledal (RNHFR), a su vez se identificaron 33 especies de plantas donde 21 se encuentran en el ERV y 24 en la RNHFR, la cobertura de la muestra para ambas áreas de estudio fue del 99%. La conectancia (14.1 – ERV & 11.1 RNHFR) y el anidamiento (27.18- ERV & 26.85 -RNHFR) fueron valores bajos indicando que las redes están compuestas por especies generalistas. Se logró identificar a las especies de plantas *Cecropia angustifolia* y *Ficus andicola* como especies clave en ambas áreas de estudio, mientras que *Miconia theizans* es clave solo en el ERV. De igual forma las especies de aves identificadas como claves fueron *Tangara arthus*, *Tangara gyrola* y *Pheucticus ludovicianus* para el ERV y *Stilpnia vitriolina* y *Turdus ignobilis* para la RNHFR. Estas especies son nativas de la selva subandina, generan una gran conectividad dentro de las redes y su eliminación podría conllevar a la extinción de otras especies.

## 1. INTRODUCCIÓN

El Bosque muy húmedo premontano (Holdridge, 1947) o también conocido como selva subandina (Cuatrecasas, 1958 en Rodríguez *et al.*, 2006) se caracteriza por tener climas húmedos, muy húmedos y pluviales que favorecen el establecimiento de coberturas de vegetación densa y de alto porte (Rodríguez *et al.*, 2006; Rudas *et al.*, 2007), constituyendo una transición entre los ecosistemas del trópico propiamente dicho y los de alta montaña, compartiendo gran cantidad de especies con estas formaciones vegetales. Por sus factores bióticos y abióticos, los bosques muy húmedos premontanos se consideran de alta importancia mundial, debido a que son ecosistemas únicos, frágiles y estratégicos. En ellos, las diversas presiones antrópicas como la agricultura han alcanzado su máximo desarrollo, ocasionando que la vegetación y áreas conservadas con este tipo de ecosistema hayan desaparecido con mayor velocidad (Camargo-Espitia *et al.*, 2019).

La pérdida del bosque muy húmedo premontano, trae consigo la disminución de la biodiversidad, interrupción de las interacciones dentro del ecosistema y extinciones locales de especies (Vidal *et al.*, 2014), afectando los servicios ecosistémicos que proveen de agua dulce, alimentos y riqueza cultural a las personas, donde las interacciones entre especies son la base de dichos servicios ecosistémicos (Herzog *et al.*, 2010), que al mismo tiempo dependen de las funciones que brindan las diferentes especies de flora y fauna que conforman las redes de interacción en los ecosistemas (Becoche, 2019).

Dentro de los servicios ecosistémicos, se destaca la dispersión de semillas por vertebrados, el cual juega un papel muy importante en las selvas tropicales, debido a que del 70% al 94% de todas las plantas leñosas dependen de los animales para su dispersión (Hagen *et al.*, 2012; Vidal *et al.*, 2014), donde están especialmente involucradas las interacciones planta-ave.

A pesar que hay una larga tradición en el estudio de la dispersión de semillas tropicales y se ha progresado en su conocimiento durante las últimas décadas, la comprensión de las redes de dispersión de semillas tropicales aún es muy poca (Escribano-Ávila *et al.*, 2018), más aún cuando se ha encontrado que para comprender completamente las

consecuencias ecológicas y evolutivas de la dispersión de semillas, se debe considerar los estudios de las interacciones a nivel de comunidades y por lo tanto, que el enfoque de redes analíticas es la herramienta más valiosa para lograr tener un punto de vista holístico que permita estudiar cada interacción planta-dispersor y al mismo tiempo entender el contexto biológico de toda la comunidad (Bascompte & Jordano, 2007).

En el mismo sentido, en los últimos años se han realizado investigaciones tanto a nivel nacional como regional enfocadas a comprender las redes de interacción de frugivoría (Palacio, 2014; Angulo, 2016; Salazar, 2018; Acevedo & Gonzáles, 2019; Ramírez & Parrado, 2020); sin embargo, es necesario seguir desarrollando estudios que aporten y permitan dimensionar la importancia que tienen las especies en la funcionalidad y el mantenimiento de los ecosistemas que han sido sometidos a procesos de fragmentación, alteración y cambio de cobertura vegetal como es el caso de las dos áreas de estudio de este trabajo, las cuales toman importancia para investigaciones enfocadas a conocer e interpretar algunos aspectos de la ecología de las aves frugívoras y plantas ornitócoras, que permitan la conservación y una posible restauración a largo plazo de los ecosistemas subandinos.

Se espera encontrar que las redes de interacción en las dos áreas de estudio presenten características propias de las redes, como por ejemplo, que sean muy heterogéneas y tengan un patrón anidado en sus interacciones (García, 2016). De igual manera se pretende que el número de especies de aves frugívoras y plantas ornitócoras sea similar a otros estudios realizados en bosque muy húmedo premontano como lo reportan Camargo & Vargas (2006) y Ospina-Duque & Cortés-Díaz (2020), con resultados que oscilan entre 27-53 especies de aves y 10-46 especies de plantas.

Debido a lo anterior, es de suma relevancia caracterizar las interacciones y de esta forma determinar cuáles son las especies claves para la conservación de los bosques tropicales. Por tanto, el presente trabajo tuvo como objetivo responder a la siguiente pregunta: ¿Cuál es la estructura de las redes de frugivoría planta-aves que se presentan en dos fragmentos de bosque muy húmedo ubicados en el Ecoparque Raíces de vida en el municipio de Cajibío y en la reserva natural Huma-finca el Robledal en el municipio de Popayán?

## 2. JUSTIFICACIÓN

Colombia es un país que actualmente sufre grandes problemáticas ambientales, debido a factores como el cambio climático, la deforestación, explotación minera y la ampliación de las fronteras agrícolas y pecuarias. Esto afecta no solamente a la biodiversidad por la pérdida de calidad de su hábitat, sino también a la disminución de los servicios ecosistémicos que son fundamentales para mantener las condiciones básicas para el bienestar humano (Salazar-Castaño, 2018; Andrade *et al.*, 2021).

Estas problemáticas han sido ignoradas durante los últimos tiempos llevando al ser humano a perder interés en actividades que vayan en relación con la conservación de los ecosistemas. Por ello se destaca la importancia de este trabajo teniendo en cuenta que el departamento del Cauca no es ajeno a estas dificultades, por lo que cualquier aporte al conocimiento con base a la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas, genera conciencia y apropiación del territorio de los bosques naturales por parte de las comunidades, quienes son actores principales para la conservación de bosques muy húmedos en los municipios de Popayán y Cajibío, Cauca.

La dinámica de transformación de los ecosistemas en los municipios de Popayán y Cajibío se manifiestan en la desaparición de importantes áreas de bosque, en el reemplazo de la vegetación natural por cultivos, y en el uso masivo de herbicidas, generando diferentes parches donde habitan una gran variedad de especies que obtienen recursos para abastecer sus necesidades por medio de sus interacciones inter e intraespecíficas, las cuales actúan como redes complejas de interacciones siendo la base fundamental para mantener los servicios ecosistémicos.

Las interacciones entre aves y plantas son de suma importancia dado que logran incrementar la riqueza de especies en los ecosistemas que han sido alterados, además son fundamentales para mantener la estructura vegetal, debido a que promueven la diversidad genética, el reclutamiento de semillas y la sucesión vegetal a diferentes escalas espaciales (Fleming & Kress, 2011).

Por lo anterior, las aves se pueden catalogar como un grupo clave en la organización y el equilibrio de los ecosistemas, ya que permiten la dispersión de las semillas, son

buenos controladores biológicos y además, este grupo suele actuar como vínculos móviles al conectar paisajes con diferentes grados de alteración por medio de la deposición de semillas (García & Chacoff, 2007). De igual manera, dentro de los procesos de restauración ecológica la avifauna juega un rol importante puesto que, permite evaluar la efectividad de la restauración considerando que son organismos que responden a cambios en la estructura vegetal y a la disponibilidad de recursos alimenticios (Vásquez, 2017). Debido a esto, la eliminación o extinción de alguna especie ya sea de planta o ave produce una transformación del ecosistema (Bernal-Toro, 2017).

Por consiguiente, conocer la estructura de las redes de interacciones dentro del Eco-parque “Raíces de Vida” en el municipio de Cajibío y en la reserva natural Huma-finca El Robledal en el municipio de Popayán, permite analizar aspectos ecológicos de las aves frugívoras que actúan como dispersoras de semillas y que son de vital importancia para la regeneración de zonas que han sido alteradas por actividades agrícolas y ganaderas (Angulo, 2016). Así mismo brinda información pertinente de las especies claves que contribuyen al buen funcionamiento de las áreas de estudio, puesto que son estas especies quienes ayudan a mantener la diversidad local dentro de una comunidad al ofrecer y proporcionar una amplia gama de recursos necesarios para otras especies.

En consecuencia, es necesario promover estudios que den paso a conocer la dinámica entre las especies frugívoras y los diferentes recursos vegetales que hacen parte de su hábitat, siendo fundamentales para mantener los procesos ecológicos que sustentan la vida en estos ecosistemas, y del mismo modo adelantar procesos de conservación guiados a la restauración ecológica de sistemas perturbados.

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1. Objetivo general

Analizar la estructura de las redes de frugivoría (aves-plantas) en dos fragmentos de bosque muy húmedo premontano, localizados en la Reserva Natural Huma-finca El Robledal, municipio de Popayán y el Eco-parque “Raíces de vida”, municipio de Cajibío.

#### 3.2. Objetivos específicos

- Identificar las especies de plantas y aves que conforman las redes de interacción de frugivoría en los dos fragmentos de bosque muy húmedo premontano.
- Caracterizar la topología de las redes de frugivoría en la reserva natural Huma-finca el Robledal y en el Eco-parque “Raíces de vida”.
- Determinar las especies clave en la estructura de las redes de potenciales dispersores de semillas en el área de estudio.

### 4. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES

#### 4.1. Bosque muy húmedo premontano

El Bosque muy húmedo premontano o también conocido como selva subandina se encuentra en la Cordillera Central de Colombia entre los 1200 – 2200 m.s.n.m. para ambas vertientes; tiene climas húmedos, muy húmedos y pluviales que en condiciones sin intervención antrópica favorecen el establecimiento de coberturas boscosas densas y de alto porte (Rodríguez *et al.*, 2006; Rudas *et al.*, 2007).

La selva subandina constituye una transición entre los ecosistemas de tierras bajas y los de alta montaña, debido a esto comparte una gran cantidad de sus especies con estas formaciones vegetales, siendo muy comunes las especies de plantas de las familias Melastomataceae, Lauraceae y Rubiaceae, como también, especies epífitas y helechos arbóreos. De igual manera, es muy rica en endemismos de especies de aves, al igual que una gran variedad de otros grupos de fauna; debido a esto, las regiones correspondientes a la selva subandina tienen uno de los niveles más altos de

concentración de especies por unidad de área (Rangel & Velázquez, 1997; Rodríguez *et al.*, 2006; Gentry, 2001 en Ariza Cortés *et al.*, 2009).

La flora de los trópicos húmedos es la que muestra la mayor dependencia de animales mutualistas y el mayor número de tipos de polinización y dispersión animal, donde los frutos de las plantas representan una fuente primaria de alimento para las aves (Aizen *et al.*, 2002; Jordano, 2014). En consecuencia, en la selva subandina hay una gran cantidad de interacciones frugívoras entre plantas y aves, las cuales son de importancia estudiar con el fin de comprender las dinámicas de este ecosistema que posee una alta riqueza de especies. A pesar de ello, ha sido catalogado dentro de los ecosistemas con mayor grado de intervención humana, teniendo para el año 2005 una transformación del 23,36% (Rodríguez *et al.*, 2006; Armenteras & Rodríguez, 2007). Es importante mencionar que los bosques colombianos, incluyendo la selva subandina han sido afectados por procesos de fragmentación. Según el IDEAM para el año 2021 se deforestaron 174.103 ha de bosque, representando un aumento del 1,5 % en comparación con el año 2020, donde las principales causas directas se basan en praderización para acaparamiento de tierras, malas prácticas de ganadería extensiva, infraestructura a transporte no planificada, cultivos de uso ilícito, extracción ilícita de minerales, tala ilegal y ampliación de frontera agrícola en áreas no permitidas (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, 2022).

#### **4.2. Relación planta-animal, consumo de frutos y dispersión de semillas**

Gran parte de la reproducción exitosa de muchas especies de plantas depende de las interacciones mutualistas planta-animal, las cuales son la base para el funcionamiento de muchos ecosistemas, así como una buena parte de especies animales dependen de los recursos ofrecidos por las estructuras reproductivas de las plantas, como lo son las flores y los frutos (Levey *et al.*, 2002). Por ejemplo, en las selvas tropicales entre el 70% al 94% de las especies de plantas leñosas dependen de los animales para reproducirse, lo cual indica que dichas interacciones planta-animal son importantes en el sustento de la biodiversidad y la funcionalidad de las comunidades naturales, además, han sido importantes en la evolución de la biodiversidad de los ecosistemas terrestres (Vidal *et al.*, 2014).

Dentro de las interacciones planta-animal se encuentra la dispersión de semillas, la cual domina la reproducción de las plantas en la mayoría de hábitats (Angulo, 2016), donde un animal puede intervenir en el futuro de una semilla y ensamblajes de animales pueden afectar los patrones de reclutamiento y la dinámica de las poblaciones de plantas (Wehncke *et al.*, 2009), influenciando en la supervivencia, dormancia y germinación de las semillas, las cuales están determinadas por la manipulación y el tipo de animal que la manipula, siendo la remoción de la pulpa, escarificación de la cubierta, la deposición de las heces con otros materiales y el número de semillas depositadas aspectos claves que tienen un impacto sobre las semillas (Dennis, 2007 en Angulo, 2016).

La frugivoría es un proceso central en la ecología de las poblaciones de plantas, además, es catalogado como un servicio ecosistémico que provee de beneficios múltiples al ser humano, debido a que al dispersarse las semillas estas pueden colonizar ambientes fragmentados y así favorecer a la regulación del clima, prevenir inundaciones, fijación de CO<sub>2</sub> y liberación de O<sub>2</sub>. La pulpa de los frutos carnosos es un recurso alimenticio primario para las especies de aves frugívoras, el cual representa un gasto energético por parte de las plantas para poder producirlo, sin embargo, este es retribuido por algunos beneficios para sus semillas como el transporte de las mismas a lugares lejanos de las plantas parentales, lo cual evita la depredación y aumenta la probabilidad de éxito de estas, teniendo así, que las aves frugívoras tienen un papel importante en la restauración y dinámica de sucesión de los bosques ( Wenny & Levey, 1998; Chama *et al.*, 2013; Jordano, 2014; Traveset *et al.*, 2014).

Es importante mencionar que la efectividad de la dispersión de la semilla va en relación al desempeño de los agentes de dispersión de semillas, esta evaluación involucra dos aspectos importantes, el primero es un componente cuantitativo, es decir a la frecuencia de visitas a la planta y el número de semillas removidas por visita, mientras que el segundo es un componente cualitativo, lo cual va con relación a la calidad del tratamiento de las semillas en el pico, en el intestino y en la idoneidad de los sitios de depósito de las semillas. Cabe resaltar que los estudios que evalúan la efectividad de la dispersión de semillas de las aves consideran frecuentemente diferentes grupos funcionales que están implícita o explícitamente definidos en términos del método que utilizan con mayor



frecuencia para manipular los frutos. De esta manera hay dos grupos bien marcados, los “Gulpers” son aves que tragan toda la fruta sin ningún tipo de procesamiento de fractura del fruto con el pico, este grupo funcional es más probable que transporte las semillas lejos de la planta maternal y las defecue o regurgite sin pulpa. Mientras que las aves que manipulan los frutos triturándolos con el pico antes de tragar cantidades variables de los mismos, se denominan “Mashers” estos utilizan el pico para tomar principalmente la pulpa y dejar caer la cáscara de la fruta y, a veces también las semillas. Las semillas que caen debajo de la planta materna durante la manipulación de los frutos pueden estar expuestas a un mayor riesgo de depredación (Ruggera *et al.*, 2021).

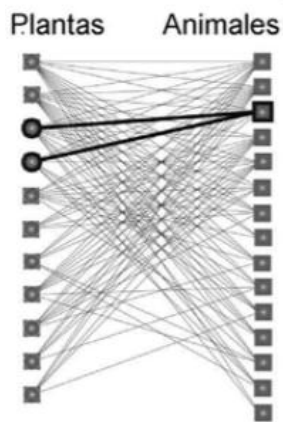
### **4.3. Red de interacción mutualista**

#### **4.3.1. Generalidades de las redes de interacción mutualista**

Las redes de interacción mutualistas se definen como redes bipartitas, caracterizadas por dos conjuntos distintos de nodos: plantas y animales, quienes interactúan entre pares de especies de cada conjunto de nodos y representan un vínculo positivo o beneficioso entre ambos grupos (Figura 1) (Palacio, 2014; Rivera, 2014).

La forma en la cual se distribuyen los enlaces entre las especies que componen la red se conoce como la topología de la red, la cual en otras palabras es la distribución del número de interacciones por especie. Analizar la topología de la red es interesante debido a que la distribución de los enlaces de las redes reales difiere mucho de una distribución aleatoria, como también, es de interés evaluar la sensibilidad a la pérdida de nodos (especies) o los enlaces que establecen los nuevos nodos de la red (Jordano *et al.*, 2009).

Como resultado de investigaciones enfocadas al estudio de las redes de interacción mutualista se ha encontrado que estas redes presentan ciertas características principales: (1) son muy heterogéneas, es decir la mayoría de las especies tienen pocas interacciones y unas pocas especies están muy conectadas, (2) tienen un patrón anidado en sus interacciones, en otras palabras, las especies especialistas interactúan con subgrupos de especies con las cuales interactúan las generalistas (García, 2016).



**Figura 1.** Componentes de una red bipartita. A la izquierda especies de plantas y a la derecha especies de animales (nodos) y las líneas rectas que unen cada uno de los nodos representan las interacciones (enlaces). Tomado y modificado de (Jordano *et al.*, 2009).

#### 4.3.2 Matrices de interacción mutualista

Las interacciones planta-animal se pueden representar a través de matrices como se puede observar en la tabla 1. Esta muestra una matriz de interacciones para una comunidad, donde las filas con la letra F representan las especies frugívoras y las columnas con la letra P representan a las especies de plantas. Las intersecciones entre las columnas y las filas muestran la posible interacción, donde el número 1 indica que sí hubo interacción y el número 0 ausencia (Jordano *et al.*, 2009).

Las matrices pueden ser representadas gráficamente como una red (Figura 1), las cuales ayudan a visualizar las interacciones de una forma completa, como también, permiten observar algunos patrones, los cuales pueden ser de gran utilidad para entender su dinámica y se pueden definir como un conjunto de nodos o vértices y los enlaces entre ellos (Jordano *et al.*, 2009).

**Tabla 1.** Ejemplo de una matriz de interacciones para una comunidad de 7 especies de plantas y 4 especies frugívoras. Tabla tomada de Jordano *et al.* (2009).

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7
F1	1	1	1	1	1	0	1
F2	1	1	0	1	1	1	0
F3	1	1	1	0	0	0	0
F4	0	1	1	0	0	0	0

### 4.3.3 Redes cuantitativas

Las interacciones planta animal se pueden estudiar por medio de variables cualitativas y cuantitativas, las primeras hacen referencia a redes binarias donde los enlaces solo informan de la presencia o ausencia de una interacción, mientras que los datos cuantitativos permiten obtener información de la magnitud y de la frecuencia de las interacciones, de tal forma que las redes cuantitativas contienen mucha más información que las cualitativas.

Para poder analizar la estructura de las redes de interacción se utilizan diferentes métricas de tipo cualitativo o cuantitativo y que pueden brindar información a nivel de especie o de red, siendo las métricas cualitativas más sensibles al tamaño de la muestra que las análogas cuantitativas (Tabla 2) (Costa *et al.*, 2016).

A partir de las métricas se pueden identificar las especies que tienen una mayor influencia en la estructura de la red y pueden influir en la existencia o extinción de otras especies, las cuales se conocen como especies clave (Vidal *et al.*, 2014). Por lo tanto, es importante saber la importancia relativa de cada una de las especies dentro de las redes de interacción, con el fin de identificar las especies clave, entender mejor el funcionamiento de los ecosistemas y así poder tomar acciones orientadas a la conservación.

**Tabla 2.** Métricas para analizar la estructura de las redes de interacción.

Métrica	Descripción
<b>A. Nivel de especie</b>	
Grado (k)	Número de especies con las que una especie está relacionada (Jordano, 1987). Indica la generalización-especialización de cada especie (Jordano <i>et al.</i> , 2009).
Centralidad por cercanía	Mide la proximidad de un nodo con los demás nodos de la red, donde los nodos con altos valores afectan rápidamente a otros nodos y los nodos con valores bajos no afectan de forma rápida a sus semejantes (Ramírez-Burbano, 2013).
Centralidad por intermediación	Muestra la importancia de las especies para la cohesividad de la red, donde los nodos con valores mayores a cero conectan áreas de la red que de otra manera estarían esparcidas o desconectadas (Ramírez-Burbano, 2013).
<b>b. Nivel de red</b>	
Conectancia (C)	Es la proporción de las interacciones registradas del total de las interacciones posibles (Palacio, 2014).
Especialización (H <sup>2</sup> )	Mide la especialización a nivel de la red bipartita, donde 0 indica no especialización y 1 especialización completa (Blüthgen <i>et al.</i> , 2006).
Anidamiento	Mide el grado del patrón de encajamiento de la matriz de interacciones, el cual ocurre cuando las especies especialistas interactúan con subconjuntos de las especies con las que interactúan las generalistas (Blüthgen <i>et al.</i> , 2006; Jordano <i>et al.</i> , 2009).
Asimetría de dependencia (AS)	Cuantifica la disimilitud entre las dependencias mutuas de cada par de especies que interactúan (Bascompte <i>et al.</i> , 2006).
Modularidad	Es un índice global que indica la existencia de grupos de especies bien definidos, con muchas interacciones dentro de los grupos, pero pocas interacciones entre otros grupos (Olesen <i>et al.</i> , 2007).
Robustez	Mide la robustez del sistema a la pérdida de especies, por medio del cálculo del área bajo la curva de extinción (Ramírez-Burbano, 2013).

#### 4.4. Antecedentes

A nivel internacional, hay diferentes estudios relacionados con las interacciones mutualistas de dispersión de semillas. Uno de los primeros es el de Jordano (1987), el cual analiza algunos patrones que siguen las interacciones de dispersión de semillas. También se encuentran trabajos como los de Carnicer *et al.* (2009) y Herrera & García (2010) realizados en España. En el primero analizaron 28 redes de frugivoría entre aves y plantas de matorral mediterráneo con el fin de determinar si la variación de la abundancia local de frutos, respuestas plásticas fenotípicas y adaptaciones evolutivas pueden actuar para dar forma a patrones de la red y en el segundo evaluaron la dispersión y reclutamiento de dos especies de árboles de frutos carnosos dispersados por aves en bosques fragmentados en el norte de España, obteniendo que la fragmentación del bosque redujo la dispersión de semillas de ambas especies.

También está el estudio de Schleuning *et al.* (2011) quienes analizaron la especialización y la fuerza de interacción en una red de plantas y frugívoros en Kenia. Registraron remoción de frutos de 33 especies de plantas en diferentes estratos del bosque y clasificaron 88 especies de frugívoros en dos categorías; gremios de acuerdo con la especialización dietética y dependencia del bosque. Encontraron que el estrato de dosel tiene vínculos más fuertes y asociaciones generalistas, mientras que los estratos inferiores tienen vínculos más débiles e interacciones más especializadas. Para este país también está la investigación de Menke *et al.* (2012) quienes hicieron observaciones de 8 especies de árboles de dosel, registrando las especies frugívoras que se alimentaban de sus frutos en el interior del bosque, borde de bosque y cultivos. Encontraron que la abundancia y riqueza de especies fue mayor en el borde de bosque, también que las redes de los bordes fueron más conectadas, anidadas y robustas que en el interior de bosques y cultivos, mientras que en el interior del bosque hubo una mayor especialización.

Plein *et al.* (2013) investigaron simultáneamente los efectos de la modificación del paisaje y la variación estacional en las interacciones planta-frugívoro en Alemania Central. Registraron 39 especies de aves y 28 especies de plantas ornitócoras en tres tipos de paisaje (cultivo, borde y bosque). Encontraron que en el verano las tasas de visitas de

aves frugívoras eran más bajas, mientras que en otoño fueron similares en los tres paisajes, pero que aumentaron la disponibilidad de frutos. Sus resultados indican que los cambios estacionales en la disponibilidad de frutos influyen en la abundancia de aves frugívoras a lo largo de los gradientes a escala de paisaje.

En China está el estudio de Zhu *et al.* (2022), quienes desarrollaron un método de monitoreo de interacciones planta-frugívoro por medio de cámaras trampa. Pusieron las cámaras en 318 individuos de plantas pertenecientes a 18 especies, registrando 52 especies de frugívoros. Sus resultados demostraron que el método de muestreo es confiable para monitorear las interacciones planta-frugívoro en un paisaje fragmentado y que ayuda a sentar las bases metodológicas para construir redes de interacción plantas-frugívoros con cámaras trampa arbóreas en grandes escalas espacio/temporales.

Para el neotrópico se han realizado investigaciones en países como Brasil, México, Chile, Argentina y Colombia. Para Brasil se tienen estudios como el de Toledo (2018), donde se identificaron las especies de aves frugívoras y las especies de plantas que son dispersadas por dichas aves en el campus de una institución universitaria en Río Claro, encontrando que las especies de aves *Turdus leucomelas*, *Thraupis sayaca*, *Pitangus sulphuratus* y *Turdus amaurochalinus* desempeñan el papel de dispersoras de semillas con una mayor frecuencia. Adicionalmente Purificação *et al.* (2020) compararon y describieron la estructura de las redes de frugivoría (planta-ave) en un mosaico de paisaje conformado por ecosistemas de sabana y bosque, obteniendo como resultado un total de 185 interacciones entre 60 especies de aves y 42 especies de plantas. Adicionalmente encontraron que el ecosistema de bosque era anidado y no era modular, mientras que la sabana no era ni modular ni anidada, lo cual les permitió conocer la importancia de los bosques para la avifauna frugívora y los procesos de dispersión de semillas dentro del área estudiada.

Para Argentina, México, y Chile hay menos estudios sobre dispersión de semillas por aves, donde se puede citar el trabajo realizado por Caziani (1996), en el cual analizó la respuesta de las aves dispersoras de semillas a variaciones temporales y espaciales de la oferta de frutos en un bosque subtropical seco en la Reserva de Copo, Provincia Santiago del Estero. Por otro lado, está el trabajo realizado por Ortiz-Pulido (2000) en el

Centro de Investigaciones Costeras La Mancha, Veracruz, quien evaluó la relación mensual entre la abundancia de especies de aves frugívoras y la riqueza de los frutos en diferentes tipos de vegetación, donde no obtuvo una correlación que pueda explicar la abundancia mensual de cada especie de ave frugívora en función de la riqueza de especies de plantas ornitócoras. Por último, se tiene el trabajo de Reid & Armesto (2011), en el cual estudiaron la estructura de la red de dispersión de semillas y la efectividad de los dispersores en un matorral mediterráneo en San Carlos de Apoquindo, obteniendo que la red es altamente anidada y que la reducción en las poblaciones de las especies de aves *Turdus falcklandii*, *Mimus thenca* y *Elaenia albiceps* podría interrumpir la dispersión de semillas y la regeneración natural de la mayoría de las especies leñosas del ecosistema, además *T. falcklandii* y *E. albiceps* fueron las especies con mayor remoción de frutos.

En Colombia, se han realizado algunos estudios en departamentos como Boyacá (Zuluaga & Espinosa, 2005; Gómez-Camargo *et al.*, 2020), Cundinamarca (Bernal-Toro, 2017; Acevedo & Gonzáles, 2019; Baquero-González, 2021; Ramírez & Parrado, 2021), Norte de Santander (Serna-Ovallos, 2019), Quindío (Ospina-Duque & Cortés-Díaz, 2020), Santander (Camargo & Vargas, 2006), Tolima (Polanco-Camacho *et al.*, 2020) y Valle del Cauca (Palacio, 2014), en los cuales se han estudiado la estructura de las redes de frugivoría (aves-planta), aspectos de las aves dispersoras de semillas como parte de los procesos de sucesión ecológica y el papel que desempeñan las aves migratorias frugívoras dentro de las redes de frugivoría.

Destacando el trabajo realizado por Palacio (2014), quien caracterizó la estructura de la red de interacciones mutualistas entre plantas ornitócoras y aves frugívoras en el bosque nublado de San Antonio-km 18, Valle del Cauca. Como resultados registró que 75 especies de aves consumieron frutos de 60 especies de plantas y concluyó que la red de interacciones mutualistas en el bosque nublado de San Antonio es un sistema generalista donde las especies con mayor número de interacciones son las más centrales, y su rol ecológico es mantener la estructura de los servicios de dispersión local. También está el trabajo de Ospina-Duque & Cortés-Díaz (2020), quienes caracterizaron la red de interacciones entre plantas y aves frugívoras en un bosque muy húmedo

premontano en la ciudad Armenia, Quindío. Registraron que 27 especies de aves consumieron frutos de 10 especies de plantas, siendo la especie de ave *Turdus ignobilis* la más importante como potencial dispersor y la especie de planta *Brunellia comocladifolia* la más importante en la dieta de las aves. Concluyeron que la red de interacciones es un sistema generalista donde un núcleo de especies sostiene la mayor parte de las interacciones.

A pesar de lo anterior, las investigaciones orientadas al estudio de las redes de frugivoría (aves-planta) son pocas, las cuales en su mayoría se han realizado en el centro del país, teniendo aún menos estudios para el suroccidente colombiano.

En el departamento del Cauca se destaca el trabajo realizado por Angulo (2016), en el cual caracterizó las interacciones frugívoras entre plantas y aves de un bosque alto andino en Totoró. Como resultado obtuvo que 16 especies de aves consumieron frutos de 6 especies de plantas, donde las especies de aves *Turdus fuscater* y *Chlorornis riefferii* pueden ser importantes dispersoras de semillas y las especies de plantas *Miconia orcheotoma* y *Freziera canescens* son una importante fuente de alimento para las aves frugívoras. También está el trabajo realizado por Velasco-Sauca (2018), quien estudió las interacciones entre las aves frugívoras y las plantas ornitócoras presentes en el bosque alto andino en el sector Valencia del Parque Nacional Natural Puracé. Identificando 27 especies de aves frugívoras que consumen frutos de 23 especies de plantas ornitócoras. Siendo la especie de ave *T. vassorii* la que obtuvo el valor más alto del índice de importancia, mientras que las especies de plantas *Miconia orcheotoma*, *Ocotea infraeveolata*, *Clusia multiflora*, *Miconia jahnii* y *Pernettya prostrata* las de mayor importancia para las aves.

Teniendo en cuenta lo anterior, es evidente la necesidad de realizar estudios de redes de frugivoría entre aves y plantas en el país y la región, mostrando la importancia de conocer y analizar la estructura de la red de frugivoría entre aves y plantas en los ecosistemas subandinos del departamento del Cauca.



## 5. MARCO METODOLÓGICO

### 5.1. Área de estudio

El presente estudio se desarrolló en dos fragmentos de bosque muy húmedo-premontano (Holdridge, 1947) en el Departamento del Cauca. Uno de ellos se ubica en el eco-parque “Raíces de vida” en Cajibío-Cauca (Figura 2). Este municipio está localizado en las coordenadas geográficas; 2° 37' N - 76° 34' O, con una temperatura promedio de 18 °C oscilando entre 12-23°C, una altitud promedio de 1793 m.s.n.m. y una precipitación promedio anual de 2.057 mm (Cardona, 2019). El eco-parque “Raíces de vida” se encuentra en la cabecera municipal a 1 km hacia el norte de la Institución Educativa Carmen de Quintana en la zona urbana, a una altitud de aproximadamente 1.810 m.s.n.m, ubicada en las siguientes coordenadas geográficas 2° 37' 81.43" N y 76° 33' 55.04" O, limitando con el barrio Chayany segunda etapa. Su área aproximada es de 7 ha, las cuales han sido influenciadas en sus bordes por actividades ganaderas y agrícolas como plantaciones de café. Según Ramírez *et al.* (2006) como se citó en Vélez-Lemos *et al.* (2015), el bosque del eco-parque presenta cuatro estratos: arbóreo, arbóreo superior, arbustivo y herbáceo, siendo este último el que más prevalece en la reserva; de igual forma, el bosque presenta niveles altos de intervención antrópica, dado a los valores bajos de altura y DAP pertenecientes a especies vegetales que se caracterizan por su gran tamaño, lo que permite concluir que el bosque se encuentra en un proceso sucesional temprano.

El otro fragmento de bosque está ubicado en la vereda La Selva Popayán-Cauca; este municipio está localizado en las coordenadas geográficas 2°27'N y 76°37'O (Ver fig. 2), con una temperatura que oscila entre 12.3 y 25.7 °C, con altitudes que van desde 1.400-3.700 m.s.n.m, presenta un régimen pluviométrico bimodal, con un nivel anual de lluvias medias de 2119.4 mm. (Ramírez-Chaves *et al.*, 2008; Bolaños & Ramírez, 2009). La reserva natural Huma-finca el Robledal está ubicada aproximadamente a 3 Km al Nororiente del casco urbano del municipio de Popayán, localizado en la vereda La Selva a una altitud que oscila entre 1.850-1.940 m.s.n.m, ubicada en las siguientes coordenadas geográficas 2°28'35.32"N y 76°32'08.24"O; el área de estudio cuenta con 17 ha de bosque subandino, rodeada por zonas

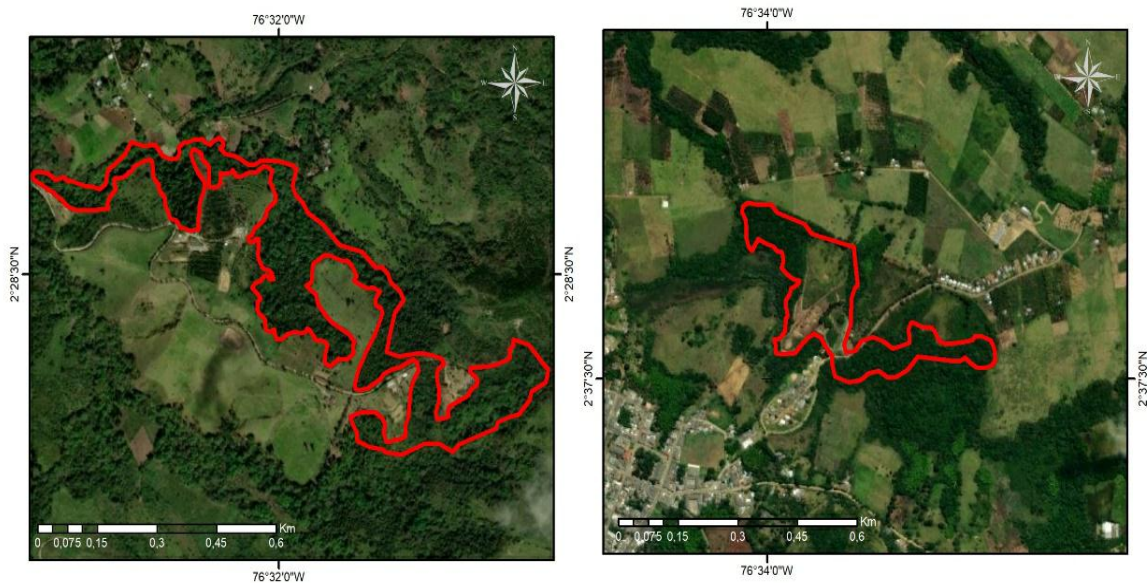
dedicadas a la ganadería, cultivos de café y aguacate, donde la especie dominante es el roble (*Quercus humboldtii*), el cual es uno de los dos tipos de bosque que se puede encontrar en la franja interandina comprendida entre 1700 y 2000 m en el departamento del Cauca (Bolaños *et al.*, 2010) y siendo el presente el primer estudio que se realizó en esta área.

## ÁREA DE ESTUDIO



### R.N. HUMA - FINCA EL ROBLEDAL

### ECOPARQUE RAICES DE VIDA



**Figura 2.** Localización del área de estudio a nivel Nacional y Departamental. Imágenes satelitales tomadas de: Esri, Maxar, GeoEye, Earth starGeographics, CNE S/Airbus DS, US DA, US GS, AeroGRID, IGN, and the GIS User Community.

## 5.2. Métodos

### 5.2.1. Registro de las interacciones entre plantas ornitócoras y aves frugívoras

Se establecieron 10 transectos de 100 x 2 metros elegidos al azar y separados entre sí por 150 metros. Durante el recorrido dentro de cada transecto se realizaron escaneos cortos, con el fin de detectar actividad frugívora de las aves. Se registraron *ad libitum* las interacciones entre las plantas ornitócoras y las aves frugívoras, siguiendo parcialmente a Ramírez-Burbano *et al.* (2017) y el método de transecto para registros de frugivoría de Pizo & Galetti (2010), el cual consistió en caminar lentamente por senderos preestablecidos y con paradas en lugares donde se encontraron especies de plantas ornitócoras en fructificación. Se realizó una salida mensual de 7 días, durante 5 meses a partir de las 6 – 11 am y de 3 – 6 pm, para un total de 35 días de muestreo. Cabe resaltar que los transectos se recorrieron caminado lentamente, de forma aleatoria y una vez por día. En caso de que no se cumplieran las 8 h de observación y no haber recorrido todos los transectos, al siguiente día se muestreó desde el transecto donde se había terminado el día anterior.

Las interacciones se registraron con la ayuda de binoculares (Bushnell 8x42) y una cámara fotográfica (Nikon P900). Las aves se identificaron utilizando la Guía Ilustrada de la Avifauna Colombina (Ayerbe-Quiñones, 2019) y se clasificaron siguiendo el orden filogenético y la taxonomía propuesta por el comité suramericano de clasificación de aves (Remsen *et al.*, 2018). Se colectó una muestra de cada especie de planta desconocida de la cual los frutos fueron consumidos por las aves, estas se identificaron con ayuda de expertos, siguiendo el sistema de clasificación APG IV (The Catalogue of Life Partnership, 2017) y se depositaron en el Herbario de la Universidad del Cauca (CAUP).

Además, se registró como un evento de interacción sólo si se cumplían las siguientes tres condiciones:

- El ave se perche en la planta en fructificación.

- El ave sujete el fruto con su pico.
- El ave se trague el fruto.

En cada evento de interacción se tomó la hora, la especie de ave consumiendo fruto y la especie de planta visitada. En caso de la presencia de bandadas de aves consumiendo frutos de una misma planta de manera simultánea, se tomó un registro de interacción por cada fruto que consuma cada individuo de la bandada (Pizo & Galetti, 2010).

Adicionalmente, se tuvo en cuenta las interacciones observadas durante los desplazamientos entre los transectos, con el fin de obtener una mayor representatividad de las interacciones del área de estudio (Becoche, 2019).

Por último, para el análisis de la eficiencia del muestreo se construyó una curva de acumulación de interacciones, empleando el método de interpolación y extrapolación basado en la cobertura de la muestra, el cual utiliza una combinación de las frecuencias de especies observadas y la proporción del número total de individuos en una comunidad que pertenecen a las especies representadas en la muestra (Chao & Jost, 2012).

### **5.2.2. Estructura y análisis de la red de frugivoría**

Se construyó una matriz a partir de las interacciones registradas, donde las especies de plantas ornitócoras se ubicaron en las filas y las especies de aves frugívoras en las columnas. Dentro de cada celda de la matriz se reportó el número de interacciones entre las especies correspondientes, donde el valor cero (0) dentro de una celda indica la ausencia de interacción, esto con el fin de sistematizar los datos obtenidos durante el muestreo.

Posteriormente, a partir de la matriz se construyó la gráfica de la red bipartita de interacciones con el fin de visualizar las interacciones de una manera organizada.

Con el fin de analizar la estructura de la red de frugivoría se calcularon las métricas de conectancia (C), especialización ( $H_2'$ ), anidamiento (NODF), asimetría de la fuerza de interacción (ISA), modularidad, robustez y pendiente de extinción.

La Conectancia (C) se calculó por medio de la ecuación 1, donde I es el número de interacciones observadas, P es el número de especies de plantas y A es el número de especies de aves (Jordano *et al.*, 2009). Esta métrica representa la proporción de las interacciones registradas del total de las interacciones posibles (Palacio, 2014)

$$C = I/(PxA) \quad \text{Ecuación 1.}$$

La especialización ( $H^2$ ) mide el nivel general de especialización de todas las especies que interactúan en la red bipartita, describe hasta qué punto las interacciones observadas se desvían de las que se esperarían dados los totales marginales. Varía desde 0 para las redes más generalistas a 1.0 para las más especialistas. Se calculó siguiendo lo propuesto por Blüthgen *et al.* (2006) y Antoniazzi *et al.* (2018).

El anidamiento (NODF) representa el grado en que las interacciones de especies menos conectadas son un subconjunto de las especies más conectadas, donde un valor de 100 indica perfecto anidamiento y 0 indica no anidamiento.

En la asimetría de la fuerza de interacción (ISA), un valor positivo indica una mayor especialización de los consumidores que de los recursos y un valor negativo una mayor especialización de las plantas que de las aves (Bascompte *et al.*, 2006 como se citó en Becoche, 2019)

La modularidad se halló empleando el algoritmo QuaBiMo, usado para calcular módulos en redes bipartitas ponderadas, el cual es más sensible que los algoritmos binarios actuales, debido a que utiliza la fuerza de los enlaces como información cuantitativa (Dormann & Strauss, 2014). Esta métrica indica la existencia de grupos de especies bien definidos dentro de la red.

La robustez se determinó por medio del cálculo del área bajo la curva de extinción, la cual es una medida de la robustez del sistema a la pérdida de especies (Ramírez-Burbano, 2013).

La pendiente de extinción se halló por la simulación de una secuencia de extinciones de especies dentro de un nivel trófico y calculando el número de extinciones secundarias en el otro nivel trófico (Ramírez-Burbano, 2013). Por ejemplo, para hallar

la pendiente de extinción de las aves se simuló extinciones de especies de plantas y se calculó el número de extinciones secundarias de especies de aves debido a la desaparición de las especies de plantas. A mayor valor de la pendiente de extinción, menos se verá afectada la red por las extinciones (Dormann *et al.*, 2009).

Por último, se utilizó la metodología de modelos nulos para determinar si las métricas anteriormente expuestas se están obteniendo a partir de un patrón natural o están ocurriendo de forma aleatoria (Gotelli, 2000).

### **5.2.3. Determinación de las especies clave dentro de la estructura de la red de frugivoría**

Las especies clave se determinaron teniendo en cuenta las especies con los valores más altos de Centralidad por cercanía, Grado (k) y Centralidad por intermediación, las cuales están descritas en la tabla 2, debido a que valores altos de estas métricas indican que las especies están ubicadas en posiciones centrales de la red (Ramírez-Burbano, 2013; Becoche, 2019).

La centralidad por cercanía se calculó por medio de la ecuación 2, donde BC de una especie *i* es la fracción de rutas más cortas entre todos los pares de especies en la red, que pasan a través de *i*, *n* es el número de especies en la red,  $g_{jk}$  es el número de rutas más cortas que unen dos especies y  $g_{jk}(i)$  es el número de esas rutas más cortas entre  $g_{jk}$  que pasan por *i* (Becoche, 2019). Donde los nodos con altos valores afectan rápidamente a otros nodos y los nodos con valores bajos no afectan de forma rápida a sus semejantes (Ramírez-Burbano, 2013).

$$BC_i = 2 \sum_{j < k; i \neq j} \frac{g_{jk}(i)/g_{jk}}{(n-1)(n-2)}, \quad \text{Ecuación 2.}$$

Un valor alto de grado (k) para una especie indica un aporte importante a la conectividad de la red, por lo tanto, su extinción afectará la estructura de misma, trayendo consigo extinciones en cascada de las otras especies que hacen parte de la red de interacción (Ramírez-Burbano, 2013; Becoche, 2019).

La Centralidad por intermediación se halló con el software R versión 3.6.1. por medio de la función *Weighted betweenness*, la cual representa la métrica a partir de la red ponderada (Ramírez-Burbano, 2013).

#### **5.2.4. Análisis de resultados**

Todas las métricas se calcularon con la ayuda del paquete *Bipartite* del software R versión 3.6.1 (Dorman *et al.*, 2022).

Con los datos de incidencia de las especies de plantas y aves, se calculó la diversidad verdadera de orden 0 ( $q^0$ ) que es equivalente a la riqueza de especies, orden 1 ( $q^1$ ) equivalente al número de especies homogéneas y de orden 2 ( $q^2$ ) representa a las especies dominantes. Lo anterior y la curva de acumulación de interacciones se realizó con la ayuda de la página online *iNEXT* (Chao *et al.*, 2014, 2016).

La metodología de modelos nulos se realizó siguiendo a Gotelli (2000), la cual ha sido resumida en seis pasos por Becoche (2019).

1. Elaborar una matriz con la cual se realizarán predicciones de teorías ecológicas, donde la predicción de que “la coexistencia de especies no es aleatoria y tiene menor probabilidad de coexistencia que las comunidades ensambladas” es la más común.
2. Definir las métricas que se utilizarán para describir numéricamente el modelo de coexistencia.
3. Medir el valor de  $X$  observado ( $X_{obs}$ ) para la matriz de datos.
4. Aleatorizar la matriz de datos con un modelo nulo y calcular el  $X$  simulado ( $X_{sim}$ ) para la matriz aleatoria.
5. El paso 4 se debe repetir  $n$  veces (usualmente 1000) para obtener un histograma de frecuencias de  $X_{sim}$ . El cual representa el rango de valores esperados para  $X_{obs}$ .
6. Por último, se realizará un método de inferencia estadística para interpretar  $X_{obs}$ . Calcular la probabilidad ( $p$ ) de que  $X_{sim} \leq o \geq X_{obs}$ . Se acepta la Hipótesis nula ( $H_0$ ) si ( $p$ ) se encuentra entre 0,05 y 0,95 y se rechaza si ( $p$ ) está por fuera de este rango.

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Especies de plantas y aves que conforman las redes de frugivoría en la Reserva Natural Huma-Finca El Robledal y el Ecoparque Raíces de Vida.

En el estudio se registraron un total de 50 especies de aves frugívoras y 33 especies de plantas ornitócoras, de las cuales 33 especies de aves frugívoras y 21 especies de plantas se encuentran en el Ecoparque Raíces de Vida (ERV), a su vez se identificaron 41 especies de aves frugívoras y 24 especies de plantas en la Reserva Natural Huma-Finca Robledal (RNHFR). Las 50 especies de aves pertenecen a 11 familias y 37 géneros, siendo Thraupidae y Tyrannidae las familias con mayor cantidad de especies (19 y 12, respectivamente). Mientras que las 33 especies de plantas pertenecen a 22 familias y 28 géneros, donde Melastomataceae y Euphorbiaceae son las familias con mayor cantidad de especies (4 especies para ambas).

En cuanto al análisis de diversidad verdadera para las plantas no hubo una diferencia significativa para los tres órdenes de diversidad verdadera entre las dos áreas de estudio (Tabla 3 y figura 3). Por otro lado, sí hubo una diferencia significativa en la riqueza de especies de aves frugívoras ( $q^0$ ), donde en la RNHFR se identificaron un mayor número de especies de aves, sin embargo, no hubo diferencia significativa para las especies frecuentes ( $q^1$ ) y especies dominantes ( $q^2$ ) (Tabla 4 y figura 4).

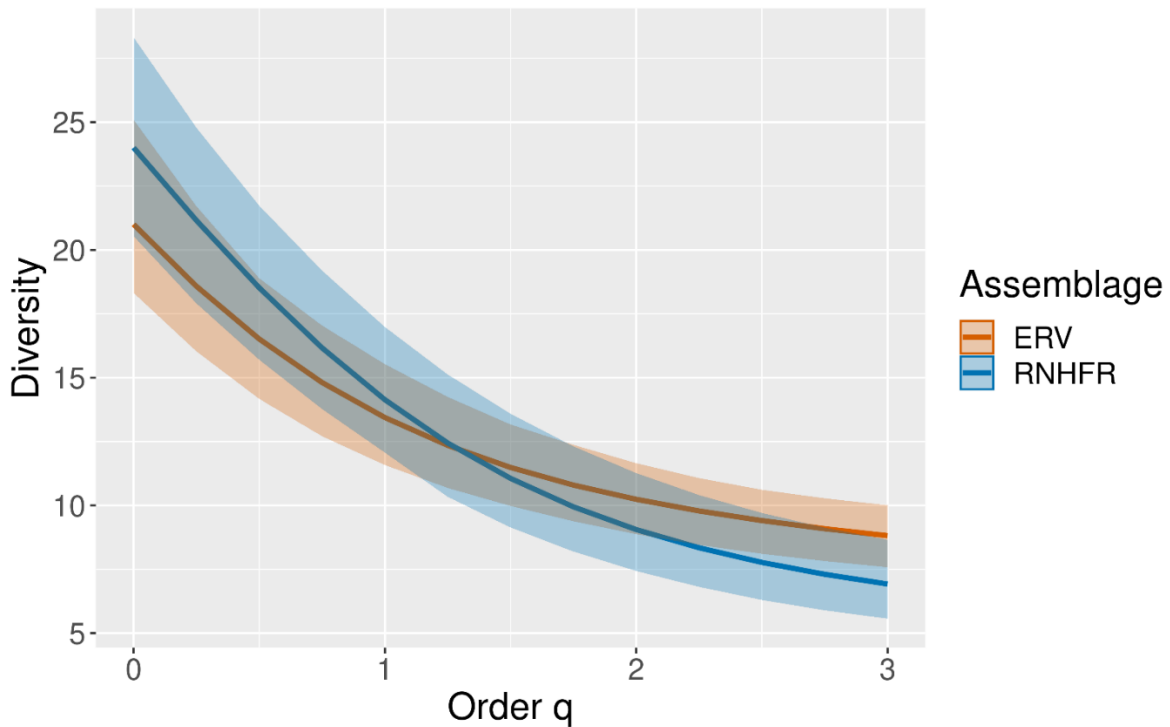
**Tabla 3.** Valores de diversidad verdadera para plantas ornitócoras en las dos áreas de estudio empleando el método de interpolación/extrapolación.

Orden q	Empírico	Desviación estándar	LCL (limite confianza inferior)	UCL (limite confianza superior)	Áreas estudio
q0	24	2,2	20,54	28,31	RNHFR
q1	14	1,49	12,07	16,98	
q2	9	1,1	7,14	11,26	
q0	21	1,96	18,06	23,83	ERV
q1	13	1,12	11,61	15,36	
q2	10	0,86	8,81	11,74	

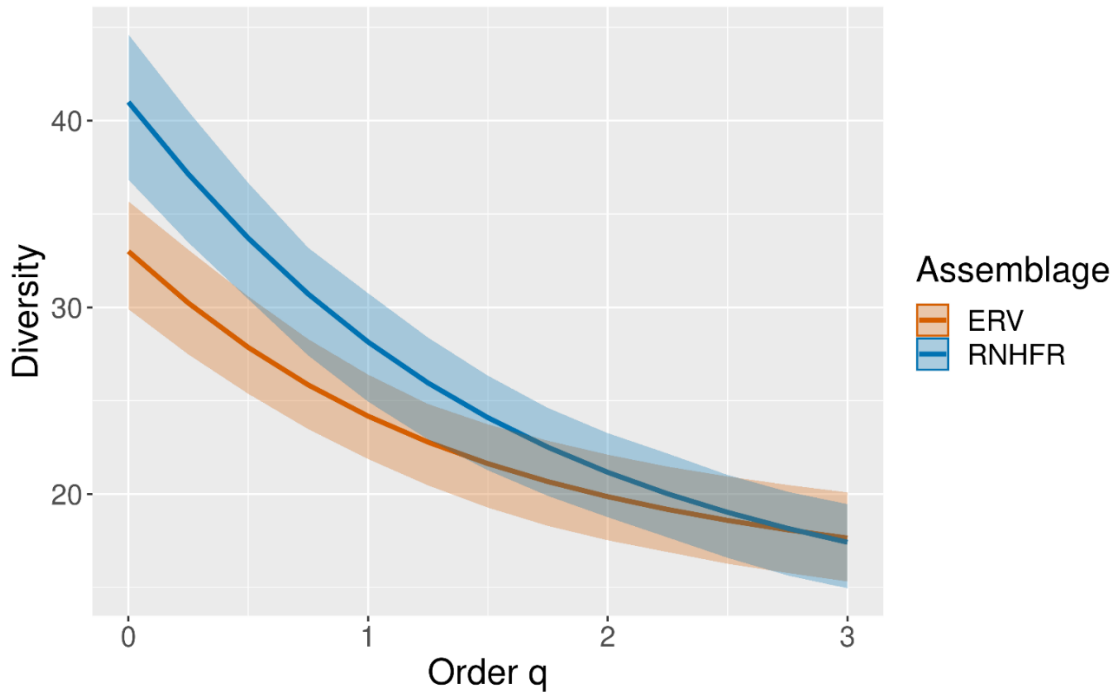


**Tabla 4.** Valores de diversidad verdadera para aves en las dos áreas de estudio empleando el método de interpolación/extrapolación.

Orden q	Empírico	Desviación estándar	LCL (límite confianza inferior)	UCL (límite confianza superior)	Áreas de estudio
q0	41	2,15	37,30	46,08	RNHFR
q1	28	1,44	25,74	30,90	
q2	21	1,35	18,58	24,16	
q0	33	1,42	30,30	35,30	ERV
q1	24	1,07	21,85	25,97	
q2	20	1,01	17,94	21,76	



**Figura 3.** Diversidad verdadera de plantas para cada área de estudio. Las zonas sombreadas señalan los intervalos de confianza del 95%.

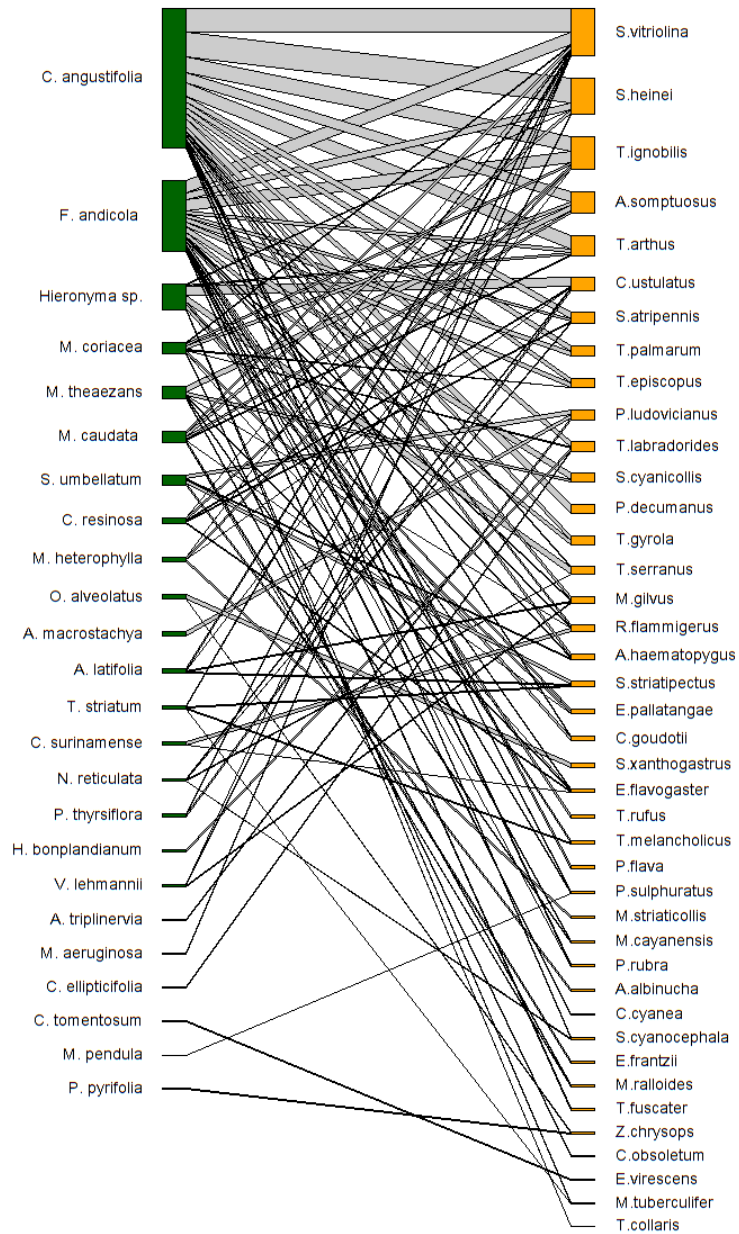


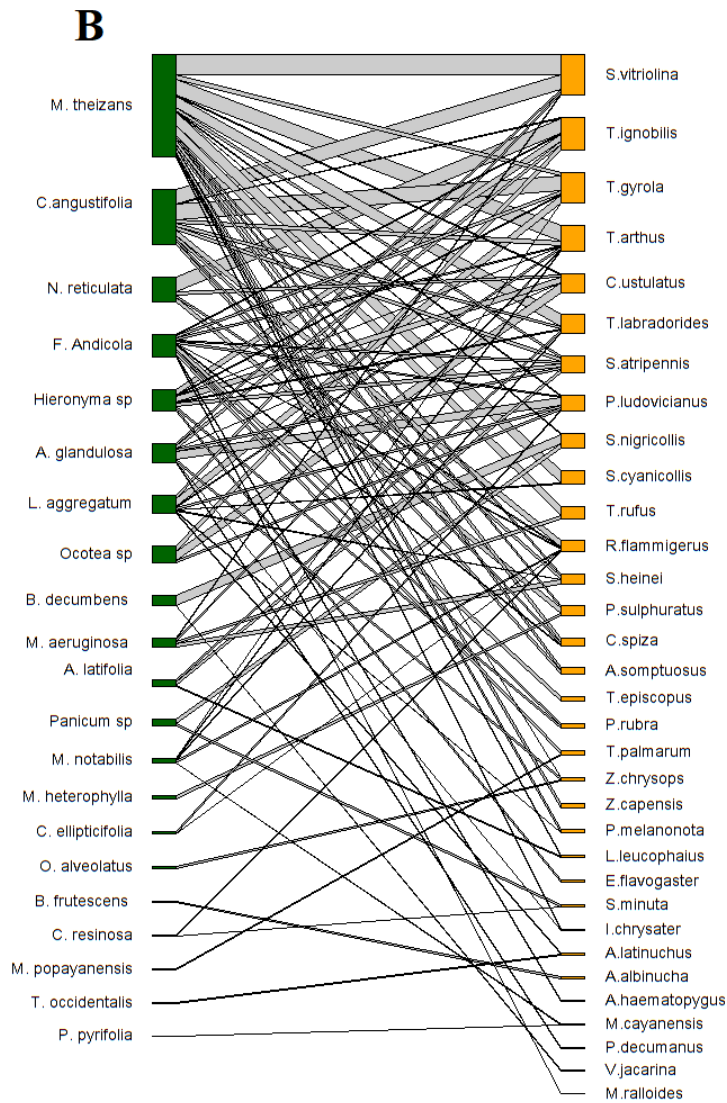
**Figura 4.** Diversidad verdadera de aves para cada área de estudio. Las zonas sombreadas señalan los intervalos de confianza del 95%.

### 6.2. Estructura de las redes de frugivoría en la Reserva Natural Huma-Finca el Robledal y el Ecoparque Raíces de Vida

La red de frugivoría de la RNHFR se compone por 24 especies de plantas que fueron visitadas por 41 especies de aves, se observaron 111 interacciones diferentes de las 984 (41x24) posibles, mientras que la red de frugivoría del ERV se compone de 33 especies de aves y 21 especies de plantas, se observaron 98 interacciones diferentes de las 693 (33x21) posibles, las cuales se representan en una red de interacción bipartita y en una matriz de interacciones (figuras 5 y 6). Se destacan las interacciones entre las especies *Cecropia angustifolia* - *Stilpnia heinei* y *C. angustifolia* - *Stilpnia vitriolina* en la red de la RNHFR representando el 7.4 % y 7.2% de todas las interacciones registradas, respectivamente. Para la ERV la pareja *Miconia theizans*- *Stilpnia vitriolina* fue la que mayor número de interacciones registró representada por el 6,3 % del total (figuras 5 y 6). La curva de interpolación/extrapolación de las interacciones, indica que se obtuvo una cobertura de la muestra de 99% para las dos áreas de estudio (figura 7).

**A**

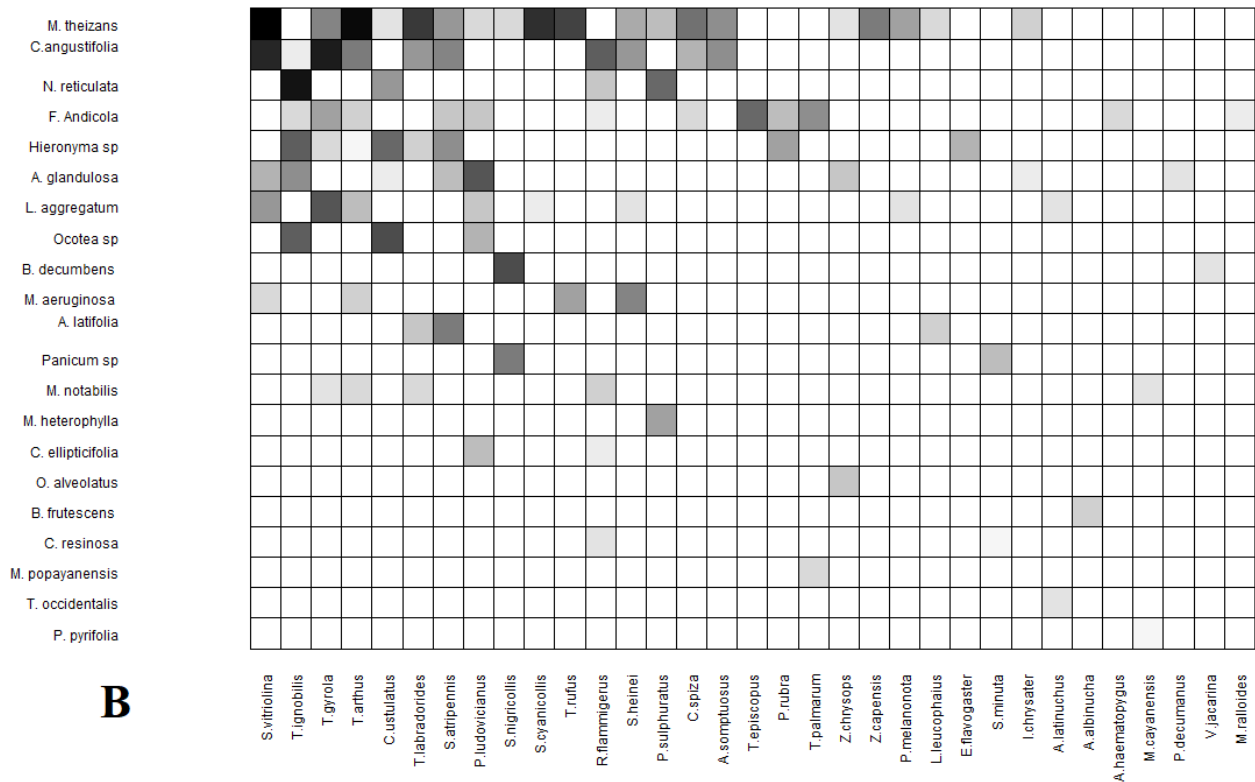




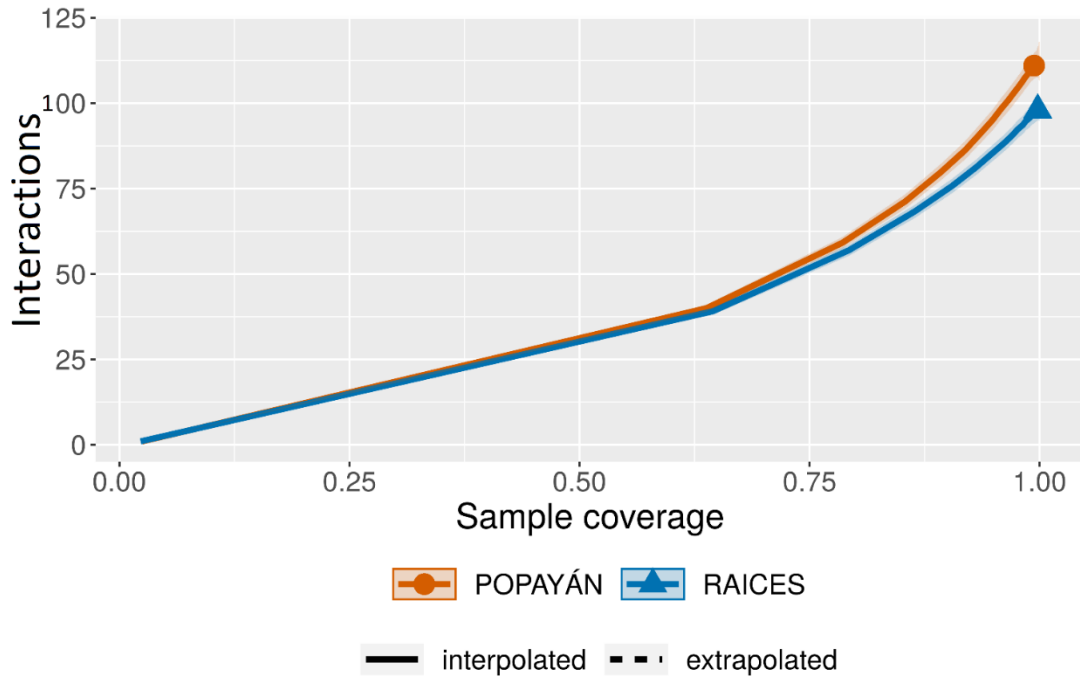
**Figura 5.** Representación gráfica de la red de interacción bipartita entre plantas ornitócoras (verde) y aves frugívoras (naranja), el ancho de los enlaces (gris) señalan la intensidad de la interacción. **A.** Red de frugivoría en la RNHFR. **B.** Red de frugivoría en el ERV.

Species	S.vitellina	S.heinei	T.gnobilis	A.somptuosus	T.arhus	C.ustulatus	S.atipennis	T.palmarum	T.pecopus	P.ludovicianus	T.labradoides	S.cyanicollis	P.decumanus	T.gyrota	T.aerianus	M.ignus	R.flammigerus	A.haematopygus	S.strioliplectus	E.pallatangae	C.goudoti	S.xanthogastus	E.flavogaster	T.rufus	T.melancholicus	P.flava	P.sulphuratus	M.aticollis	M.cayanensis	P.rubra	A.albinucha	C.cyanea	S.cyanoccephala	E.fianza	M.ralloides	T.fuscater	Z.chrysops	C.obsoletum	E.virescens	M.tuberculifer	T.collaris							
C. angustifolia	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■							■	■					■																
F. andicola	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■							■	■																				
Hieronyma sp.	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■																												
M. coriacea	■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■																												
M. theaezans																																																
M. caudata	■	■																																														
S. umbellatum																																																
C. resinosa	■																																															
M. heterophylla	■																																															
O. alveolatus																																																
A. macrostachya																																																
A. latifolia	■																																															
T. striatum	■	■																																														
C. surinamense																																																
N. reticulata																																																
P. thyrssiflora	■																																															
H. bonplandianum																																																
V. lehmannii																																																
A. triplinervia																																																
M. aeruginosa	■																																															
C. ellipticifolia																																																
C. tomentosum																																																
M. pendula																																																
P. pyrifolia																																																

**A**



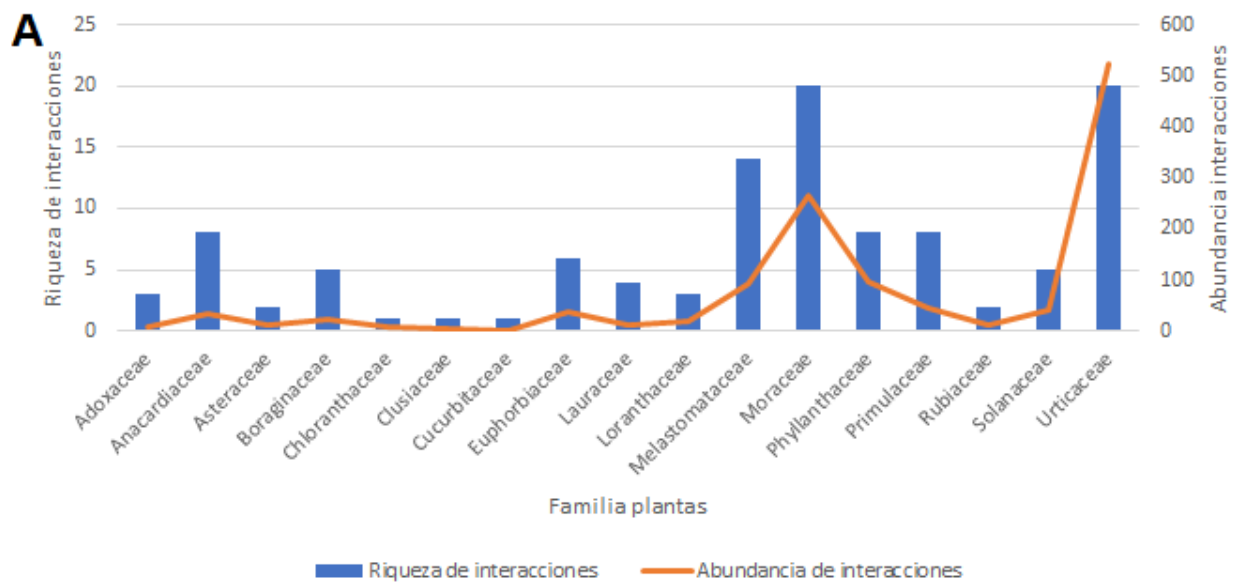
**Figura 6.** Matriz de interacciones a manera de cuadrícula, visualizando las especies de plantas en las columnas y las aves en las filas, indicando en escalas de grises la intensidad de la interacción entre ave y planta. **A.** Matriz de la RNHFR **B.** Matriz del ERV.



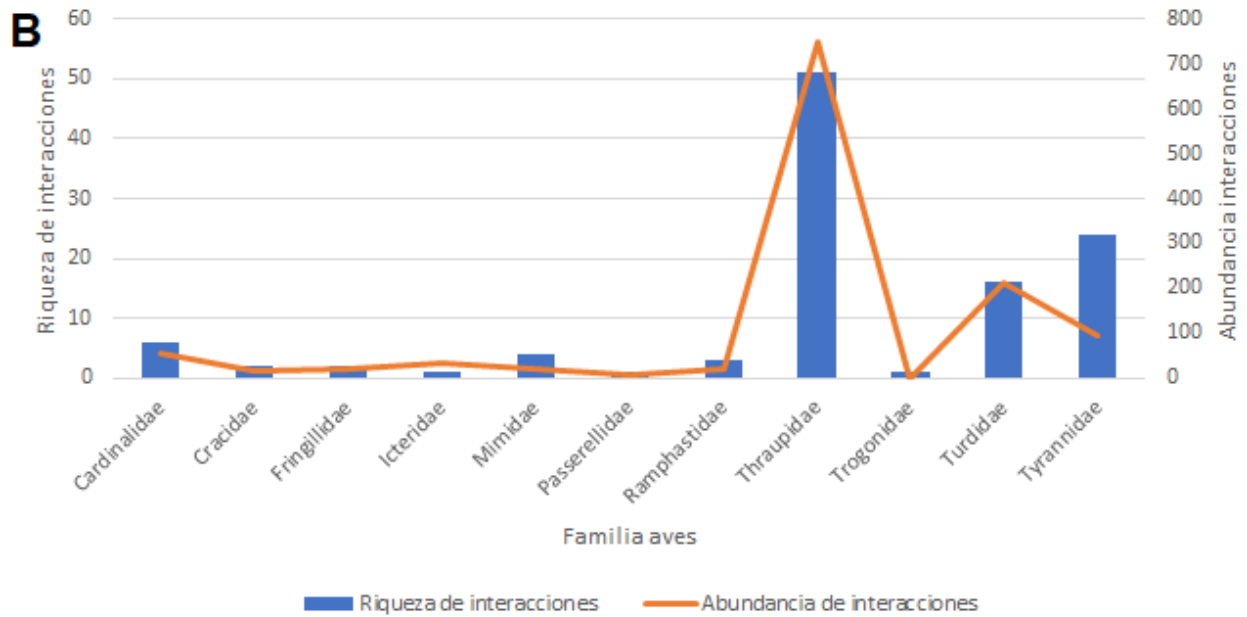
**Figura 7.** Curva de interpolación/extrapolación de las interacciones basada en la cobertura de la muestra del ERV (Azul) y RNHFR (Naranja).

En la RNHFR se obtuvo que las familias de plantas Urticaceae (20 interacciones diferentes), Moraceae (20) y Melastomataceae (14) fueron las que tuvieron mayor riqueza de interacciones con las aves frugívoras, mientras que las familias con mayor abundancia de interacciones fueron Urticaceae (525 eventos de interacción) y Moraceae (267) (Figura 8.A). Del mismo modo, las familias de aves que presentan mayor abundancia y riqueza de interacciones fueron Thraupidae (749 eventos de interacción y 51 interacciones diferentes), Turdidae (214 y 16) y Tyrannidae (93 y 24) (Figura 8.B). Por otro lado, los géneros de plantas con mayor riqueza de interacciones fueron *Cecropia* (20 interacciones diferentes), *Ficus* (20) y *Miconia* (14), los géneros con mayor abundancia de interacciones fueron *Cecropia* (525 eventos de interacción), *Ficus* (267), *Hieronyma* (96) y *Miconia* (91) (Figura 9.A). En el mismo sentido los géneros de aves con mayor riqueza de interacciones fueron *Stilpnia* (18 interacciones diferentes), *Tangara* (10), *Turdus* (10), *Elaenia* (9) y *Saltator* (7), mientras que los que tuvieron mayor abundancia de interacciones fueron *Stilpnia* (347 eventos de interacción), *Turdus* (161) y *Tangara* (142) (Figura 9.B).

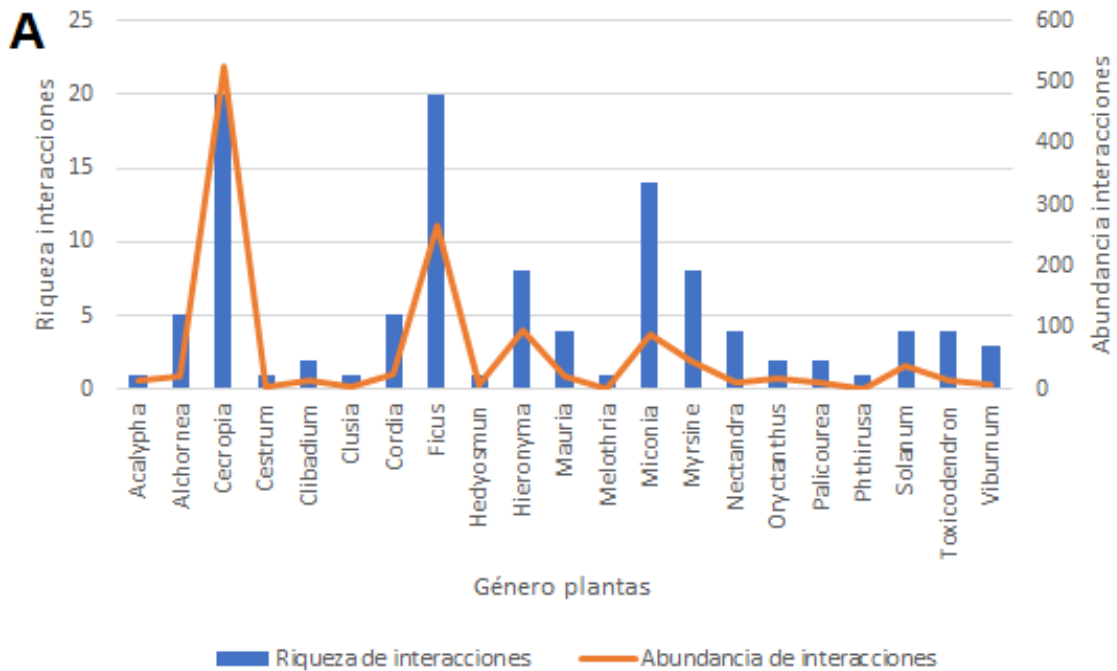
En el ERV se obtuvo que las familias de plantas Melastomataceae (28 interacciones diferentes), Moraceae (12), Euphorbiaceae (11) y Urticaceae (10) fueron las que tuvieron mayor riqueza de interacciones con las aves frugívoras, mientras que las familias con mayor abundancia de interacciones fueron Melastomataceae (426 eventos de interacción), Urticaceae (199) y Lauraceae (133) (Figura 10.A). Del mismo modo, las familias de aves que presentan mayor riqueza de interacciones fueron Thraupidae (59 interacciones diferentes), Turdidae (12) y Tyrannidae (11), mientras que Thraupidae (823 eventos de interacción) y Turdidae (188) fueron las familias de aves con mayor abundancia de interacciones (Figura 10.B). Por otro lado, los géneros de plantas con mayor riqueza de interacciones fueron *Miconia* (28 interacciones diferentes), *Ficus* (12), *Alchornea* (11) y *Cecropia* (10), los géneros con mayor abundancia de interacciones fueron *Miconia* (426 eventos de interacción), *Cecropia* (199), *Alchornea* (94) y *Nectandra* (91) (Figura 11.A). En el mismo sentido los géneros de aves con mayor riqueza de interacciones fueron *Tangara* (18 interacciones diferentes), *Stilpnia* (11), mientras que los que tuvieron mayor abundancia de interacciones fueron *Tangara* (277 eventos de interacción), *Stilpnia* (236) y *Turdus* (118) (Figura 11.B).

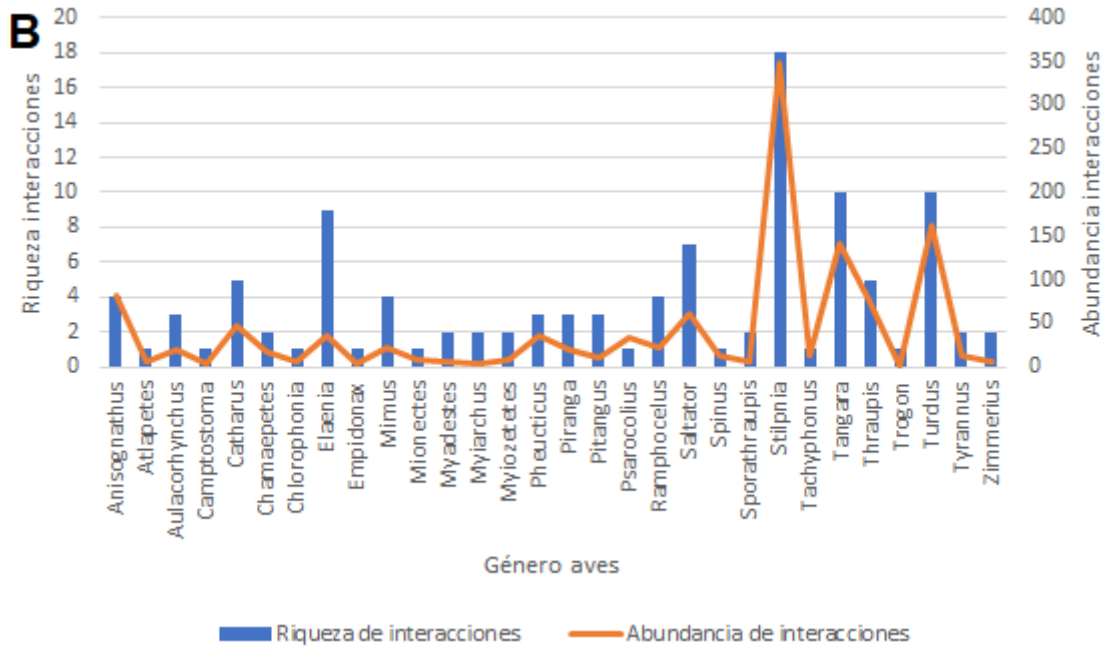




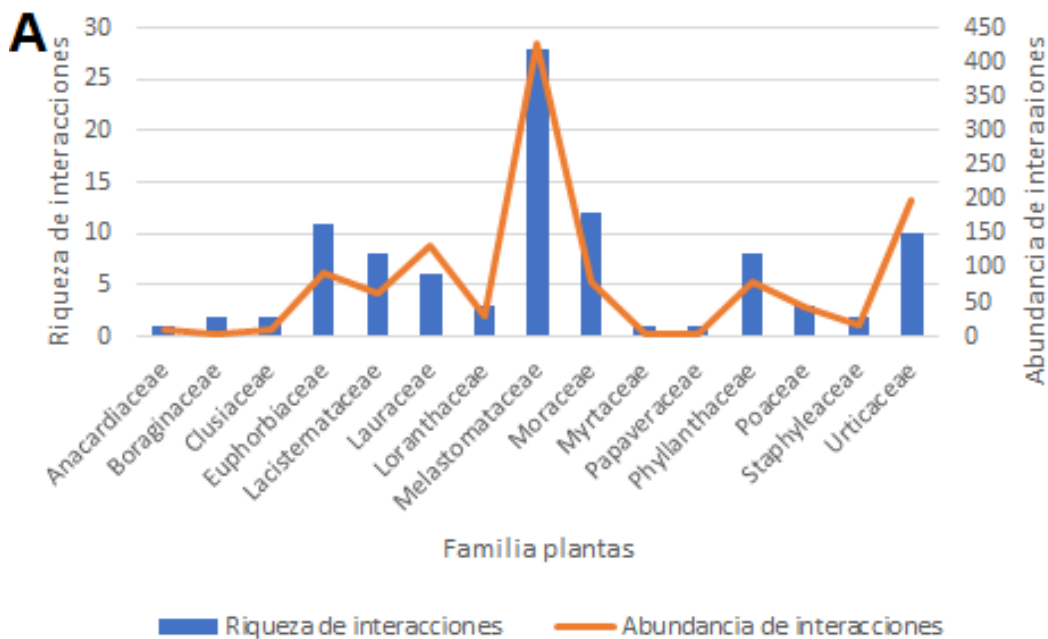


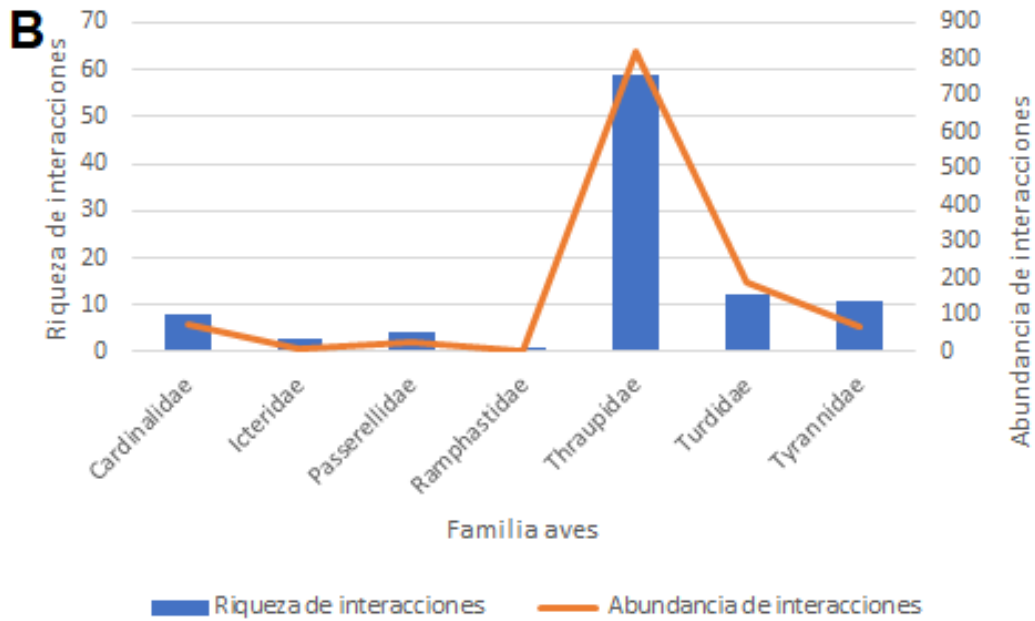
**Figura 8.** Abundancia y riqueza de interacciones de las familias **A:** plantas y **B:** aves en la RNHFR.



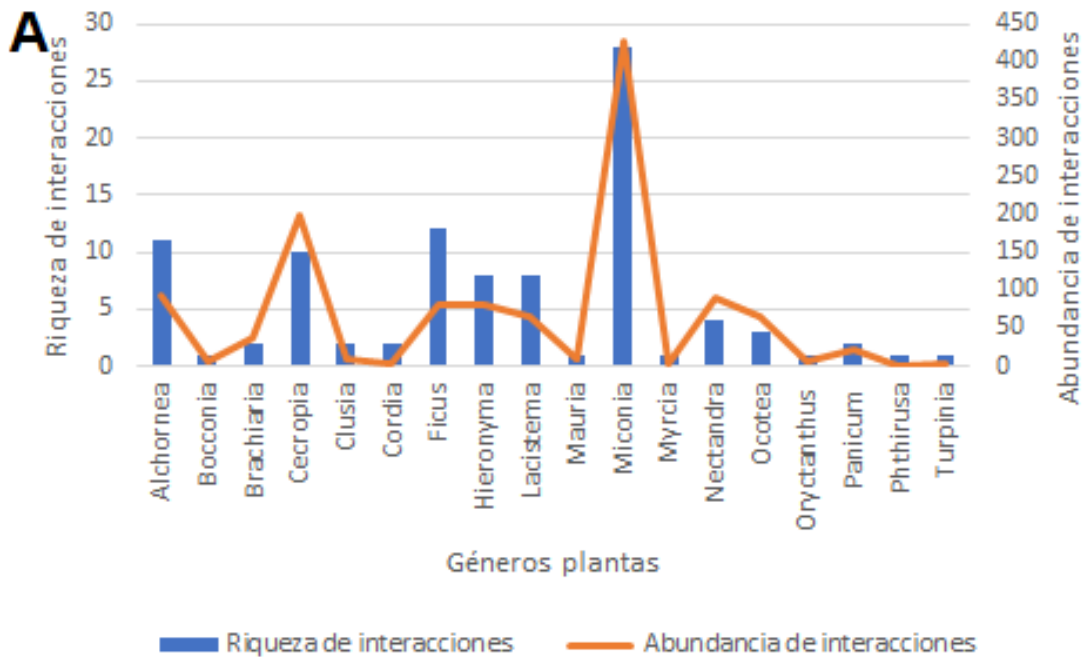


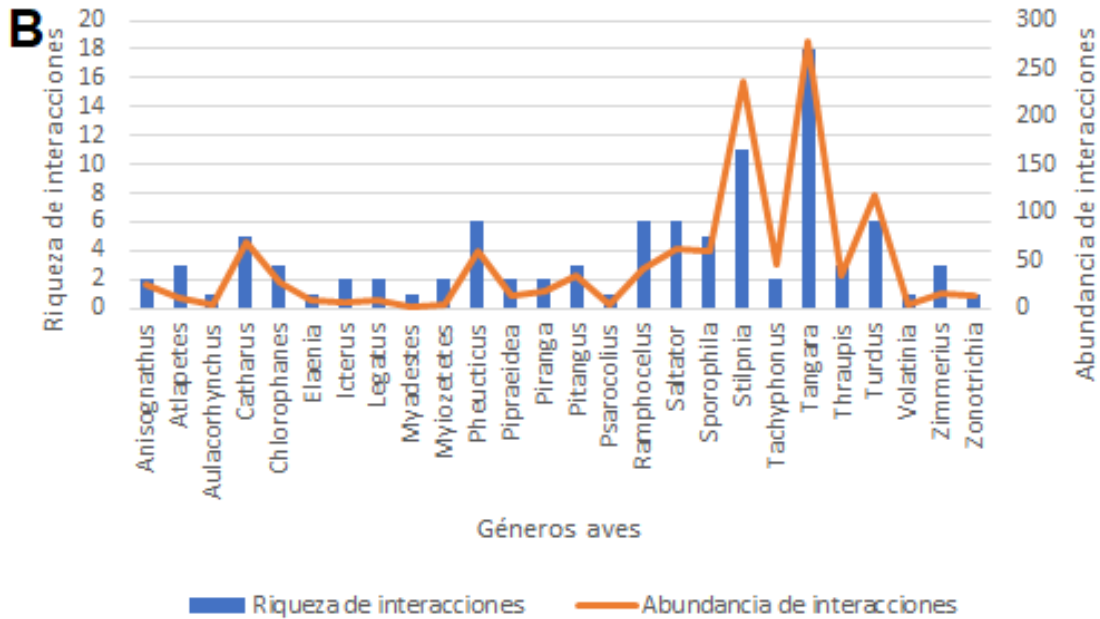
**Figura 9.** Abundancia y riqueza de interacciones de los géneros **A:** plantas y **B:** aves con más interacciones en la RNHFR.





**Figura 10.** Abundancia y riqueza de interacciones de las familias **A:** plantas y **B:** aves en la ERV.





**Figura 11.** Abundancia y riqueza de interacciones de los géneros **A:** plantas y **B:** aves en la ERV.

Se calcularon las métricas a nivel de red para cada uno de los sitios de estudio (Tablas 5 y 6), donde se obtuvo una conectancia del 14,1% para el ERV y del 11,1 % para la RNHFR lo cual indica que en las dos zonas de estudio hay una baja proporción de interacciones entre aves frugívoras y plantas ornitócoras.

La especialización de la red del ERV fue de 0,53 y de la RNHFR fue de 0,50 lo cual sugiere que hay un alto grado de generalización de las aves frugívoras y las plantas ornitócoras, es decir que la mayoría de los individuos interactúan entre ellos y no hay subgrupos de interacción especialista.

El anidamiento de la red del ERV arrojó un valor de 27,18 y de la RNHFR fue de 26,85, siendo un valor bajo de anidamiento, lo cual nos indica que las interacciones de las especies especialistas no son un subconjunto de las especies generalistas.

La asimetría de la fuerza de interacción (ISA) para los dos sitios de estudio arrojó un valor positivo, indicando que hay una mayor especialización de los consumidores que de los recursos.

Las pendientes de extinción en las redes del ERV y de la RNHFR muestra una mayor sensibilidad de extinción de las plantas ornitócoras si se eliminan las aves frugívoras en el sistema, sin embargo, el área bajo la curva indica que tanto las aves como las plantas son robustas ante la extinción de especies para las dos zonas de estudio.

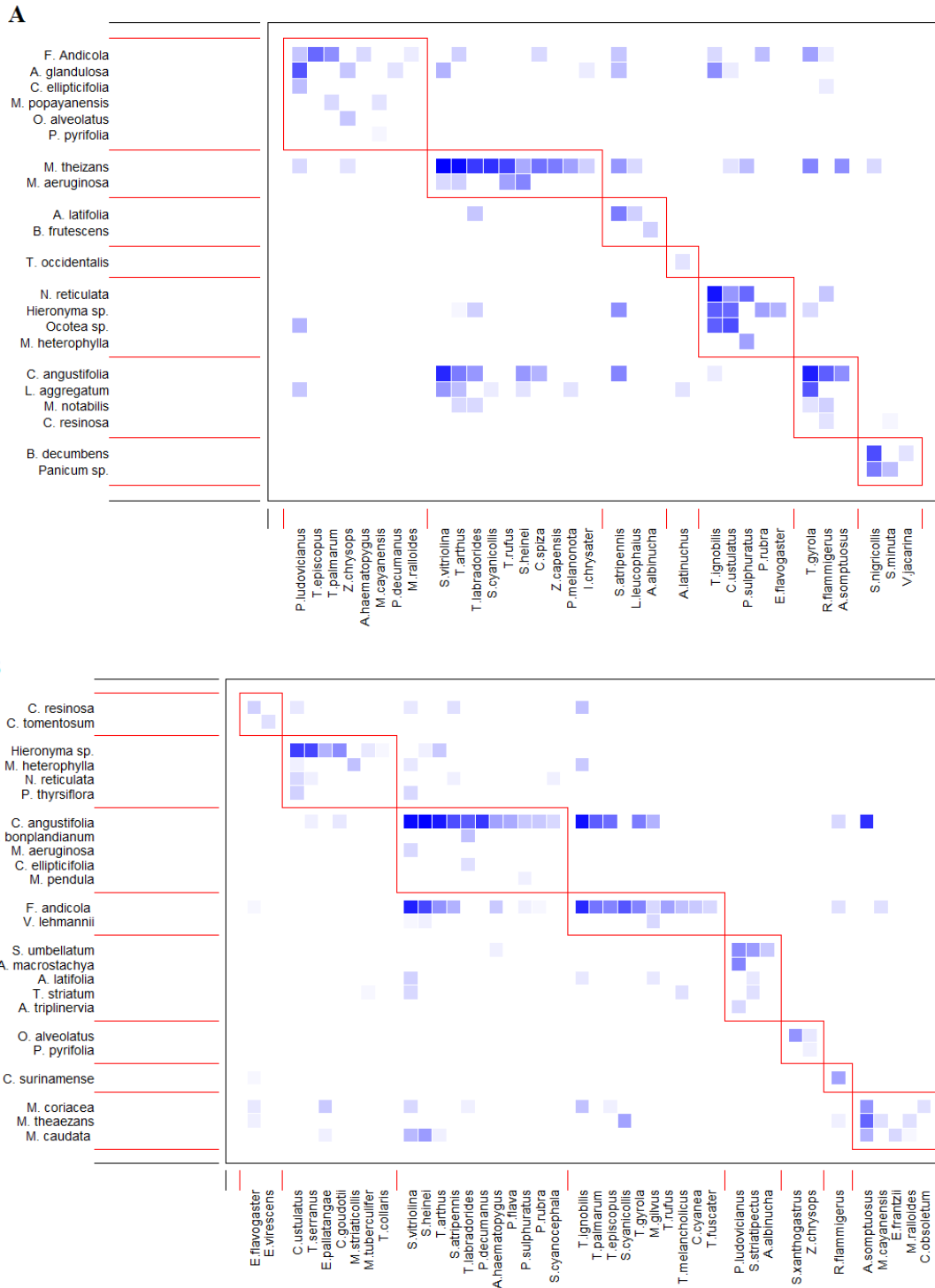
Además, se encontró que la red del ERV está compuesta por 7 subgrupos de especies, de los cuales es importante resaltar que las dos especies de gramíneas (Familia Poaceae; *Brachiaria decumbens* y *Panicum* sp.) se encuentran en un mismo subgrupo con las especies de aves conocidas como “semilleros” (*Sporophila nigricollis*; *Sporophila minuta* y *Volatinia jacarina*), mientras que la red de la RNHFR se compone de 8 subgrupos de especies, donde las dos especies de plantas hemiparásitas de la familia Loranthaceae (*Oryctanthus alveolatus* y *Phthirusa pyrifolia*) se encuentran en un mismo subgrupo con las especies de aves (*Spinus xanthogastrus* y *Zimmerius chrysops*), como se puede observar en la figura 12 y en las tablas 5 y 6.

**Tabla 5.** Métricas calculadas a nivel de red del ERV.

<b>Métricas</b>	<b>Valor</b>
Conectancia (C)	0,141414141
Especialización (H2')	0,532939833
Anidamiento (NODF)	27,184959
Asimetría de la fuerza de interacción (ISA)	0,130043822
Pendiente de extinción (Aves)	2,82050
Pendiente de extinción (Plantas)	2,51788
Robustez (Aves)	0,728578575
Robustez (Plantas)	0,706729928
Modularidad	7

**Tabla 6.** Métricas calculadas a nivel de red de la RNHFR.

<b>Métricas</b>	<b>Valor calculado</b>
Conectancia (C)	0,112804878
Especialización (H2')	0,501701757
Anidamiento	26.853601
Asimetría de la fuerza de interacción (ISA)	0,136389208
Pendiente de extinción (Aves)	2,50900
Pendiente de extinción (Plantas)	2,19952
Robustez (Aves)	0,70564091
Robustez (Plantas)	0,682755926
Modularidad	8



**Figura 12.** Matriz de interacción con módulos identificados con el algoritmo QuaBiMo: **A:** ERV y **B:** RNHFR, donde las filas se encuentran las especies de plantas y en las columnas las especies de aves. Los cuadros más oscuros indican mayor cantidad de

interacciones entre las especies y los rectángulos de color rojo indican los diferentes módulos identificados.

Por medio del algoritmo de Patfield (1981) se evaluaron las métricas de conectancia, H2', ISA y NODF para ambas áreas de estudio, teniendo diferencias significativas para todas las métricas ( $p < 0,00$ ) (Tablas 7 y 8), indicando que el comportamiento de todas las métricas evaluadas obedecen a un patrón natural; lo anterior se corrobora observando las distancias entre los valores observados de cada una de las métricas y la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Figuras 13 y 14).

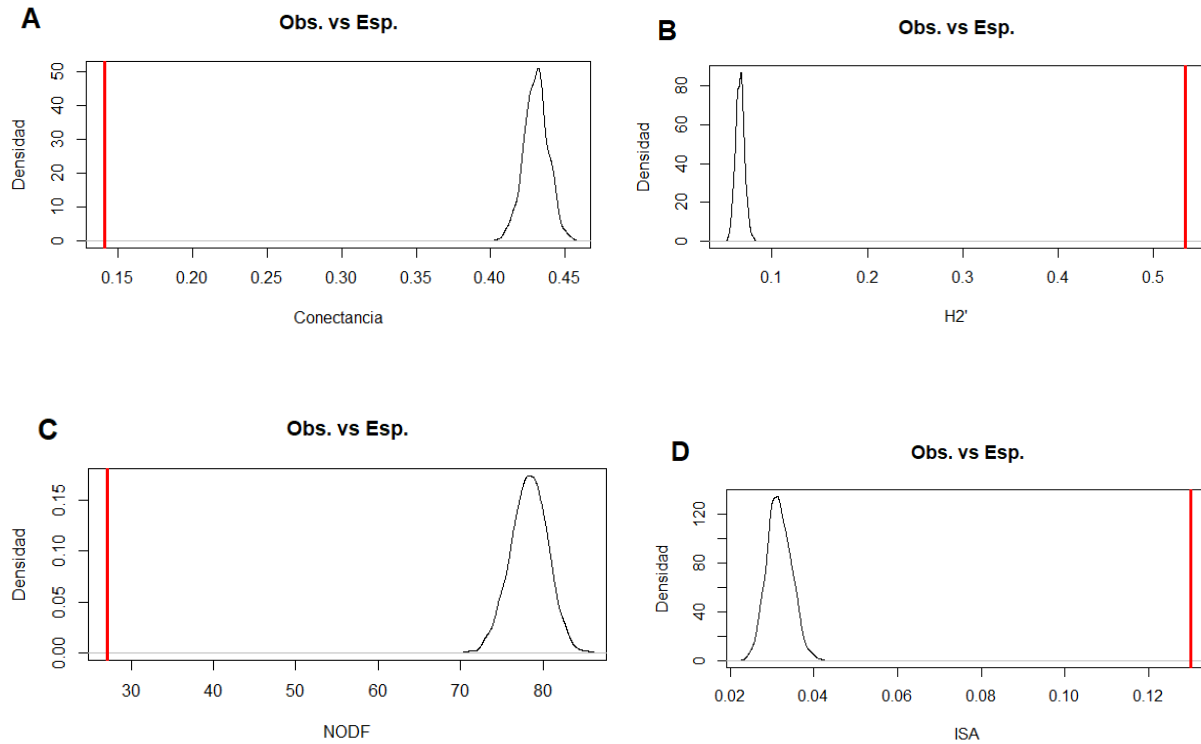
**Tabla 7.** Modelo nulo para las métricas evaluadas en la red del ERV. sd: desviación estándar de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; Z: Estadístico de Fisher y p: valor de la significancia.

Métrica	Valor observado	Valor esperado (Patfield 1981)	sd	Z	p
<b>Conectancia</b>	0,1414141	0,4304329	0,00812265	-35,5818	<0,00
<b>H2'</b>	0,5329686	0,0666397	0,00456872	102,07	<0,00
<b>NODF</b>	27,18496	78,32371	2,20876	-23,1527	<0,00
<b>ISA</b>	0,1300438	0,03171267	0,00291614	33,71964	<0,00

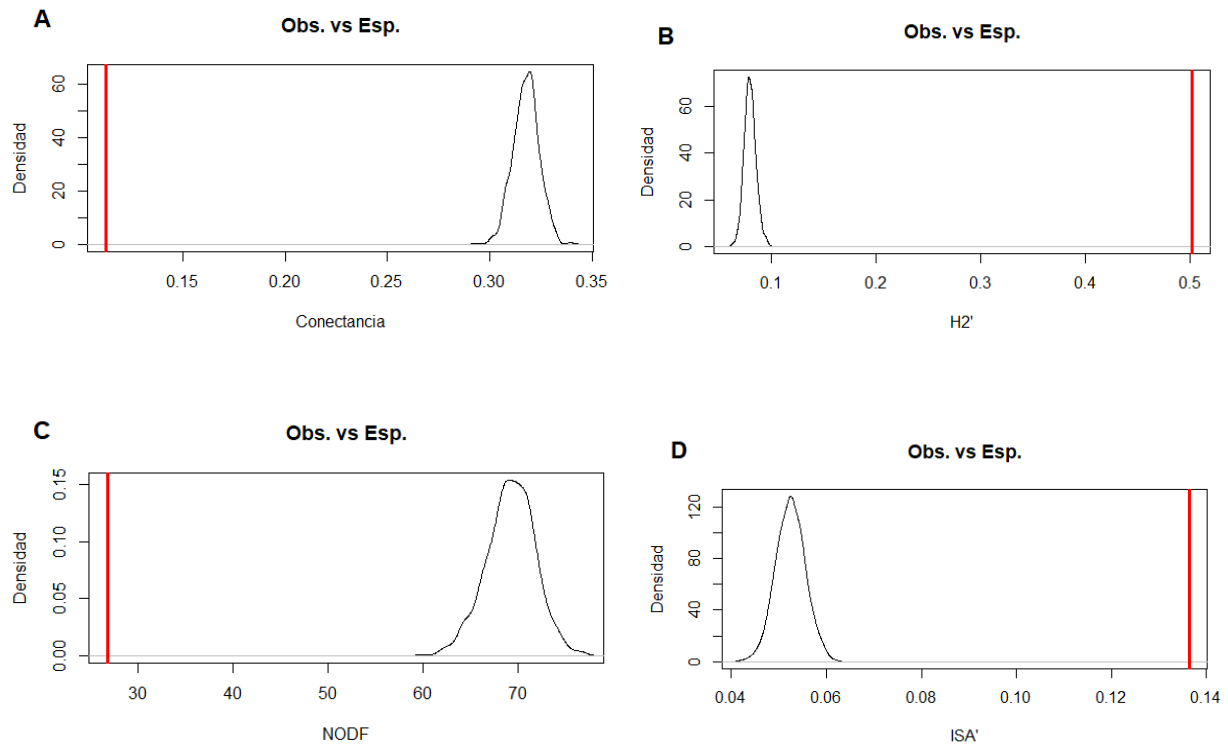
**Tabla 8.** Modelo nulo para las métricas evaluadas en la red de la RNHFR. sd: desviación estándar de la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo; Z: Estadístico de Fisher y p: valor de la significancia.

Métrica	Valor observado	Valor esperado (Patfield 1981)	sd	Z	p
<b>Conectancia</b>	0,1128049	0,3172063	0,0064583	-31,64917	<0,00
<b>H2'</b>	0,5017018	0,0799088	0,0056195	75,03548	<0,00
<b>NODF</b>	26,8536	69,2599	2,5666	-16,5226	<0,00
<b>ISA</b>	0,1363892	0,05243025	0,00313008	26,82325	<0,00





**Figura 13.** Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas del ERV. El eje "X" representa el valor del índice y el eje "Y" la densidad de los modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea roja como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros **A)** conectancia, **B)** especialización ( $H2'$ ), **C)** anidamiento (NODF) e **D)** índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA).



**Figura 14.** Modelo nulo graficado para las métricas evaluadas de la RNHFR. El eje "X" representa el valor del índice y el eje "Y" la densidad de los modelos por cada unidad del índice. Se visualiza una línea roja como el valor observado (Obs.) y una campana con la distribución de los valores de las redes aleatorias generadas por el modelo nulo (Esp.); la distancia entre ambas medias es significativamente diferente. Se representan los siguientes parámetros **A)** conectancia, **B)** especialización ( $H2'$ ), **C)** anidamiento (NODF) e **D)** índice de asimetría de fuerza de interacción (ISA').

### 6.3. Identificación de las especies clave dentro de la estructura de las redes de frugivoría.

Se lograron identificar nueve especies clave de aves dentro de la red de interacciones del ERV, las cuales se escogieron observando los valores más altos de grado, centralidad por intermediación y centralidad por cercanía (Ver tabla 9).

**Tabla 9.** métricas evaluadas para cada ave frugívora del ERV, en la cual se evidencian las nueve especies de aves con los valores más altos de grado, centralidad por intermediación y centralidad por cercanía.

<b>Especie ave</b>	<b>Grado</b>	<b>Centralidad por intermediación</b>	<b>Centralidad por cercanía</b>
<i>Tangara arthus</i>	7	0,123172684	0,038713911
<i>Tangara gyrola</i>	6	0,123172684	0,038713911
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	6	0,092149887	0,038057743
<i>Saltator atripennis</i>	6	0,090225284	0,038057743
<i>Turdus ignobilis</i>	6	0,046472856	0,033902012
<i>Ramphocelus flammigerus</i>	6	0,090459772	0,032589676
<i>Tangara labradorides</i>	5	0,050494112	0,035433071
<i>Catharus ustulatus</i>	5	0,038757031	0,035433071
<i>Stilpnia vitriolina</i>	5	0,028968670	0,034776903

De igual forma se logró determinar las especies claves de plantas (Tabla 10), identificadas con las mismas métricas que se utilizaron para las aves, donde se evidencia que *Miconia theizans* y *Ficus andicola* obtuvieron los mayores valores en cuanto a números de especies con las que están relacionadas, tienen la mayor importancia como conector entre diferentes partes de la red y son las que pueden afectar rápidamente a otros nodos.

**Tabla 10.** Métricas evaluadas para cada planta ornitócora del ERV, en la cual se evidencian las ocho especies de plantas con los valores más altos en cuanto al grado, centralidad por intermediación y centralidad por cercanía.

<b>Especie planta</b>	<b>Grado</b>	<b>Centralidad por intermediación</b>	<b>Centralidad por cercanía</b>
<i>Miconia theizans</i>	19	0,344323427	0,067193676
<i>Ficus andicola</i>	12	0,1612265	0,063241107
<i>Cecropia angustifolia</i>	10	0,033566926	0,061264822
<i>Alchornea glandulosa</i>	8	0,055614657	0,058629776
<i>Lacistema aggregatum</i>	8	0,134512552	0,057312253
<i>Hieronyma sp.</i>	8	0,013886075	0,057312253
<i>Miconia notabilis</i>	5	0,150768322	0,059288538
<i>Nectandra reticulata</i>	4	0,051415625	0,056653491

Del mismo modo se identificaron cinco especies clave de aves como de plantas para la RNHFR, las cuales se muestran en las tablas 11 y 12, respectivamente.

**Tabla 11.** métricas evaluadas para cada ave frugívora de la RNHFR, en la cual se evidencian las cinco especies de aves con los valores más altos de grado, centralidad por intermediación y centralidad por cercanía.

<b>Especie ave</b>	<b>Grado</b>	<b>Centralidad por intermediación</b>	<b>Centralidad por cercanía</b>
<i>Stilpnia vitriolina</i>	11	0,153648188	0,032951733
<i>Turdus ignobilis</i>	6	0,094956545	0,031559406
<i>Stilpnia heinei</i>	5	0,086190564	0,032023515
<i>Tangara arthus</i>	4	0,086190564	0,032023515
<i>Aulacorhynchus haematopygus</i>	3	0,195070173	0,030631188

**Tabla 12.** Métricas evaluadas para cada planta ornitócora de la RNHFR, en la cual se evidencian las seis especies de plantas con los valores más altos en cuanto al grado, centralidad por intermediación y centralidad por cercanía.

<b>Especie planta</b>	<b>Grado</b>	<b>Centralidad por intermediación</b>	<b>Centralidad por cercanía</b>
<i>Cecropia angustifolia</i>	20	0,319830247	0,064044944
<i>Ficus andicola</i>	20	0,167052469	0,060674157
<i>Myrsine coriacea</i>	8	0,108140432	0,057865169
<i>Hieronyma sp.</i>	8	0,004629630	0,049438202
<i>Miconia caudata</i>	7	0,011265432	0,052808989
<i>Cordia resinosa</i>	5	0,036844136	0,056179775

## 7. DISCUSIÓN

Las redes de interacción obtenidas para el ERV y en la RNHFR, son una muestra representativa del total de interacciones que se pueden dar en las zonas de estudio entre las aves frugívoras y las plantas ornitócoras. Sin embargo, no se observaron el total de interacciones, debido a la presencia de “enlaces prohibidos” entre las aves y las plantas (e.j. grosor del pico, frutos grandes o pequeños) (Rojas-González, 2018), como también a eventos de consumo poco frecuentes que no influyen mucho en la estructura de la red (Nielsen & Bascompte, 2007 como se citó en Palacio, 2014) y a desajustes fenológicos (e.j. frugívoros que son migrantes boreales no pueden interactuar con especies de plantas que fructifican en época de sequía) (Jordano *et al.*, 2009).

La diferencia significativa entre el número de especies de aves para la RNHFR puede ser debido a la mayor área del fragmento de bosque en esta área de estudio, como también a la presencia de fragmentos de bosque de gran tamaño que se encuentran alrededor del área de estudio, lo cual puede permitir el intercambio de especies entre los diferentes fragmentos, como también, proveer de alimento a especies de aves que necesiten mayores extensiones de bosque para su supervivencia, ya que los parches de mayor tamaño podrían presentar mayor heterogeneidad y una mayor diversidad en la oferta de recursos, permitiendo la existencia de diferentes grupos tróficos (Horlent *et al.*,

2003) . Además, las especies que por el tipo de alimento utilizado requieren grandes áreas de forrajeo no podrían estar presentes en los parches de área reducida (Rudnický & Hunter, 1993).

Por otra parte, los registros obtenidos del número de especies de aves frugívoras y plantas ornitócoras tanto en ERV y en la RNHFR son similares a otros estudios realizados en selvas subandina como lo reportan Camargo & Vargas (2006) y Ospina-Duque & Cortés-Díaz (2020); esta semejanza se puede relacionar a que los estudios se llevaron a cabo en áreas fragmentadas que están en procesos de sucesión ecológica, muestra de ello es la presencia de plantas pioneras y de crecimiento rápido como *Cecropia angustifolia*, *Miconia caudata*, *Miconia theaezans* y *Myrsine coriacea* (Camargo & Vargas, 2006; Vélez-Lemos *et al.*, 2015; Sociedad Antioqueña de Ornitología, 2021). Por otro lado la riqueza de especies es menor a lo encontrado por Palacio (2014), ya que este último muestreo se realizó en un fragmento de bosque de mayor tamaño y en mejor estado de conservación.

En el bosque subandino presente en las áreas de investigación se evidencia que las familias de plantas ornitócoras con mayor cantidad de especies fueron Melastomataceae y Euphorbiaceae, las cuales son características de la composición florística de esta zona de vida como lo reportan en su estudios Reina *et al.* (2010); López *et al.* (2015); Avella & Ávila (2017) y Malagón (2019). Las especies observadas se registraron en diferentes estratos de vegetación como herbáceo, arbustivo, arbóreo y escandente, en los cuales las aves consumieron frutos en todos ellos, sin embargo, a pesar que las aves tienen ciertas preferencias en los estratos de forrajeo, esto no impide que ocasionalmente se alimenten en otros estratos (Angulo, 2011).

Por otra parte, las familias Melastomataceae, Moraceae y Urticaceae estuvieron entre las familias con mayor riqueza de interacciones para las dos zonas de estudio, mientras que la familia Euphorbiaceae fue representativa solo para el ERV, representadas estas familias en los géneros, *Miconia*, *Ficus*, *Cecropia* y *Alchornea*.

El género *Miconia* es el más diverso dentro de la familia Melastomataceae y el de mayor número de especies dentro de las angiospermas con aproximadamente 1.000 especies

(Cabrejo-Bello, 2012). Los frutos de las Melastomataceae tienen características que promueven el esparcimiento de sus semillas como por ejemplo, arilos carnosos, ubicación en sitios de fácil acceso para sus consumidores y coloración vistosa, además que sus semillas son pequeñas, lo cual permite que más especies como aves pequeñas puedan dispersarlas fácilmente (Cabrejo-Bello, 2012; Niles, 2015).

Las especies del género *Ficus* poseen una fructificación asincrónica a nivel poblacional, lo que permite producir frutos de manera continua a lo largo del año, estas características los convierte en unas de las principales fuentes de alimento para muchos frugívoros, especialmente en épocas donde hay escasez de alimento, razón por la cual en los bosques tropicales este género se considera como un recurso clave e incluso el componente alimenticio de mayor importancia para más especies de animales (Janzen, 1979 como se citó en Galvis-Salamanca, 2021). Por el contrario, los frutos del género *Cecropia* son de coloraciones poco conspicuos a comparación de los frutos de *Ficus* y *Miconia*, en consecuencia, las aves pueden tender a preferir los frutos de estos últimos géneros; sin embargo, varios estudios han reportado diferentes especies de aves alimentándose de los frutos de *Cecropia* como los de Eisenmann (1961); Estrada *et al.* (1984); Barrera-Zambrano (2004) y Ríos (2005) que pueden ser un recurso utilizado en épocas de escasez de otros frutos (Sánchez, 1999). Por último, las especies del género *Alchornea* presentan frutos que cuando maduran tienen un arilo rojo muy llamativo que permite a las aves frugívoras acceder fácilmente a su consumo, sirven como una fuente alternativa y abundante de energía principalmente para aves insectívoras y frugívoras no especializadas (de Melo-Valente, 2001).

En el mismo sentido se encontró que las familias de aves frugívoras con mayor número de especies fueron Thraupidae y Tyrannidae, lo cual coincide con otros estudios en ecosistemas similares estando entre las familias con mayor riqueza de especies (Martínez-Maldonado, 2015; Peralta-Zapata, 2016; Sanabria-Mejía, 2018; Gómez *et al.*, 2020), además son las familias que presentan mayor cantidad de especies en el Cauca (Ayerbe-Quiñones *et al.*, 2008). La mayoría de las aves frugívoras neotropicales se encuentran distribuidas en varias familias del orden Passeriformes, particularmente Emberizidae, Pipridae, Thraupidae, Tyrannidae de las cuales estas dos últimas familias

y Turdidae fueron las que mayor riqueza y abundancia de interacciones tuvieron en las zonas de estudio (figuras 8.B. y 10.B.), en este sentido, las especies de la familia Thraupidae basan su dieta principalmente en frutos y son considerados “Masher”, es decir que manipulan mayormente los frutos lo que permite que dejen generalmente caer muchas semillas sin ingerir (Levey, 1987; Niles, 2015). Además, es una familia de aves no especializada que generalmente consumen gran variedad de plantas con frutos pequeños, lo que permite que las semillas sean transportadas a largas distancias de la planta parental (Niles, 2015).

Por otro lado, las familias Turdidae y Tyrannidae son principalmente “gelpers” o tragadores, los cuales se los ha considerado como los dispersores de semillas más efectivos, ya que tragan todo el fruto sin ningún tipo de procesamiento en el pico, teniendo una alta probabilidad de transportar las semillas lejos de la planta madre y defecarlas o regurgitarlas sin pulpa (Ruggera *et al.*, 2021). Muestra de ello es el estudio realizado por Malmoria (2021) en el cual reportó que la familia Turdidae compone su dieta de una gran variedad de recursos incluyendo frutas, semillas y diversos invertebrados, se clasifican como generalistas, pero resalta que algunas especies tiene una dieta con predominio en frutas. Las especies de *Turdus* se encuentran principalmente entre las especies de aves dispersoras de semillas y se consideran como un grupo que rara vez reducen el éxito de germinación o la tasa de germinación de las semillas, reforzando su papel como importantes dispersores. Del mismo modo las investigaciones de Camargo & Vargas (2006); Zuluaga & Espinosa (2005); Ospina-Duque & Cortés-Díaz (2020) también reportan especies de estas tres familias anteriormente nombradas dentro de las especies con mayor cantidad de interacciones.

Los valores bajos de conectancia pueden deberse a la alta diversidad de especies e interacciones registradas, lo cual se puede explicar con lo expuesto por Jordano (1987) y Ramírez-Burbano (2013), quienes dicen que a mayor riqueza de especies hay una mayor cantidad de interacciones y la conectancia disminuye exponencialmente. Investigaciones en redes de frugivoría como las de Palacio (2014); Bernal-Toro (2017); Ospina-Duque & Cortés-Díaz (2020) y Baquero-González (2021), también obtuvieron valores bajos de conectancia, lo que puede ser atribuido a las preferencias alimenticias



de las aves y a las limitaciones tanto fenológicas como morfológicas de las mismas para adquirir los recursos .

Las redes de ambas áreas de estudio se componen de especies generalistas, donde los valores de especialización ( $H^2$ ) son mayores a los registrados en otros estudios de redes de frugivoría como los de Bernal-Toro (2017); Polanco-Camacho *et al.* (2020); Baquero-González (2021) y Vásquez-Arévalo (2021), lo cual se puede atribuir a las interacciones no registradas, como por ejemplo interacciones poco comunes, ya sea por preferencias alimenticias, especies poco abundantes o inconspicuas. Sin embargo, los valores de especialización son menores a los encontrados en algunas redes de polinización, concordando con lo expuesto por (Blüthgen *et al.*, 2007), quien encontró que las redes de frugivoría son más generalistas que las redes de polinización, ya que las plantas se pueden beneficiar más de los polinizadores especializados, debido a que estos tienen una mayor probabilidad de visitar plantas conespecíficas manteniendo el éxito reproductivo de estas, reduciendo la transferencia de polen heteroespecífico desadaptativo. Por el contrario, la dispersión de semillas a sitios adecuados no depende del agente dispersor, donde un gran número de dispersores de semillas puede ser rentable desde la perspectiva de la planta (Snow & Snow, 1971; Poulin *et al.*, 1999;).

Los valores de anidamiento son bajos para ambas áreas de estudio, coincidiendo con otros estudios realizados en torno a redes de frugivoría aves-plantas quienes obtuvieron un valor bajo de esta métrica como los de Sánchez (2019) encontrado en Aramendiz-Macías & Valencia-Berrío (2020); Guidetti (2020) y Ramírez & Parrado (2020). De acuerdo con Sánchez (2019) encontrado en Aramendiz-Macías & Valencia-Berrío (2020) los valores bajos de anidamiento pueden ser atribuibles a las intervenciones antrópicas en el ecosistema, características que, a su vez, generan fragilidad y pueden ocasionar un colapso en los ensamblajes, al existir extinción de especies con mayor número de interacciones, además estas redes pueden ser más susceptibles frente a alteraciones ambientales, razón por la cual en las áreas de estudio se presentó un NODF bajo debido a que se puede evidenciar intervenciones antrópicas; cultivos de café, extracción de madera, cultivos de aguacate, etc. Adicionalmente, este bajo anidamiento puede ser producto de la ausencia de ciertas especies tanto de plantas como de animales que

estimularían la ocurrencia de ciertas interacciones. Además, la conectancia también puede afectar el anidamiento, ya que para un determinado número de especies, las redes con mayor riqueza de interacciones (mayor conectancia) muestran un anidamiento significativamente mayor (Almeida-Neto *et al.*, 2007; Bascompte *et al.*, 2003), donde los valores bajos de conectancia en ambas áreas de estudio pudieron afectar al valor del anidamiento (NODF) obtenido. Así mismo un anidamiento bajo podría ser incluso característico de las redes de interacción en las cuales no abundan los frugívoros estrictos, siendo esta tendencia ya observada en ecosistemas subtropicales (Guidetti, 2020).

El valor positivo de la asimetría de la fuerza de interacción (ISA), se puede deber a que la asimetría en las redes de interacción puede ser resultado de la distribución de la abundancia entre especies (Vázquez *et al.*, 2007); por lo tanto, al haber mayor riqueza de aves frugívoras que de plantas ornitócoras, estas pudieron influenciar en el aumento de la asimetría.

Por otro lado, el valor de pendiente de extinción mayor en las aves que las plantas para ambas áreas de estudio, nos sugiere que las plantas son más sensibles a la extinción secundaria por la desaparición de especies de aves frugívoras. (Dormann *et al.*, 2009). Lo anterior se puede ver reflejado en la robustez de las aves en ambas áreas de estudio, la cual es ligeramente mayor a la de las plantas, sin embargo, tanto para las aves como para las plantas se obtuvieron valores de robustez que se encuentran entre 0,68 y 0,73, indicando que la red es robusta ante una posible extinción de especies, lo anterior debido a la redundancia de la red (Memmott *et al.*, 2004).

Camargo & Vargas (2006), indican que las aves frugívoras y las plantas en los trópicos han coevolucionado, como resultado de este proceso se generan las adaptaciones mutuas, las cuales en áreas perturbadas como lo son el ERV y RNHFR, hacen que las especies de plantas creen estrategias de selección reproductiva y produzcan muchos frutos para atraer frugívoros oportunistas no especializados. En cuanto a la modularidad, para la RNHFR muestra ocho compartimentos, uno de ellos es conformado por dos especies de plantas (*Oryctanthus alveolatus* y *Phthirusa pyrifolia*) conocidas como

“Matapalos”, son hemiparásitas pertenecientes a la familia Loranthaceae siendo dispersadas por dos especies de aves (*Spinus xanthogastrus* y *Zimmerius chrysops*). *Z. chrysops* se conoce comúnmente como “Tiranuelo matapalos”, por su gran predilección por el fruto de dichas plantas. Según Restrepo (1987), estas plantas y sus diseminadores han desarrollado coadaptaciones, debido al grado de dependencia de las aves a una dieta rica en los frutos que produce las especies de la familia Loranthaceae y así mismo a una disminución del daño producido en las semillas, como también a la ausencia de una cubierta dura en las semillas y finalmente al alto contenido de nutrientes en la pulpa de los frutos. Cabe resaltar que las interacciones entre los “Matapalos” y las aves parece corresponder a un modelo de coevolución difusa, más que a un modelo de coevolución uno a uno (Janzen, 1980), en el cual parece existir una asimetría en la relación mutualista, donde los “Matapalos” tienen un alto grado de dependencia por las aves que los dispersan y sin las cuales no podrían sobrevivir, debido a que sus semillas deben ser depositadas intactas sobre las ramas de sus potenciales hospedadores, mientras que las aves no presentan una aparente dependencia de los frutos de los muérdagos, ya que estas incluyen en su dieta otro tipo de frutos e insectos (Restrepo, 1987).

Por otro lado, en cuanto a la modularidad en la red del ERV, se identificaron siete compartimentos, en donde llama la atención que uno de ellos agrupa a las dos especies de gramíneas (*Brachiaria decumbens* y *Panicum sp.*), siendo consumidas sus semillas por tres especies de aves conocidas como “semilleros” (*Volatinia jacarina*, *Sporophila nigricollis* y *Sporophila minuta*). Estas aves poseen un pico cónico y fuerte que les permite triturar las semillas (Castaño-Villa, 1998), a su vez esta relación puede estar dada por el valor nutricional de las semillas, permitiendo así una reproducción de las plantas de la familia Poaceae a cambio de una recompensa nutricional por parte de las aves. Además, estas tres especies de aves habitan en zonas abiertas en estados tempranos de sucesión, donde abundan arbustos y herbáceas como las gramíneas (Cerrón-Sosa, 2016). Cabe resaltar que este grupo de aves es considerado como predadores de semillas (Castaño-Villa, 1998). Sin embargo, se ha encontrado que los predadores de semillas también pueden ser dispersores efectivos en algunos contextos, no solo en términos de aspectos cuantitativos, sino también en términos del componente cualitativo del proceso de dispersión de semillas (Ruggera *et al.*, 2021).

Los demás módulos para ambas redes estuvieron conformados por las especies restantes de aves y plantas, donde no se logró evidenciar un patrón ecológico, ya que según Dormann & Strauss (2014) para poder establecer una relación ecológica se requiere un conocimiento mucho más profundo del sistema y sus componentes y es posible que después de incluir otros grupos de dispersores de semillas (ej. mamíferos) se formen nuevos módulos al realizar el análisis (Becoche, 2019).

Es importante mencionar que los factores abióticos en su conjunto establecen las distribuciones geográficas de las especies, sin embargo, estos no son los únicos factores que influyen en los límites de distribución (Freeman & Mason, 2015), siendo el hábitat y las interacciones algunos factores bióticos que influyen en los límites de la distribución de las especies (Heikkinen et al., 2007; Sexton et al., 2009). Por lo tanto, las redes mutualistas por medio de las interacciones pueden influir en la distribución de las especies a escalas pequeñas, pero no es un factor limitante, ya que esto depende también de otros factores.

En el mismo sentido la desaparición de las especies clave identificadas en cada una de las áreas de estudio puede ocasionar la extinción local secundaria de otras especies de la red. Dentro de la red del ERV se identificó a *T. arthus*, *T. gyrola* y *P. ludovicianus*, y para la red de la RNHFR se identificó a *S. vitriolina* y *T. ignobilis* como las especies de aves con los valores más altos de las métricas evaluadas.

*T. arthus*, *T. gyrola* y *S. vitriolina* son especies pertenecientes al grupo conocido comúnmente como “Tángaras”, las cuales hacen parte de la familia Thraupidae, caracterizadas por ser aves pequeñas que se alimentan principalmente de frutos, aunque también incorporan a su dieta larvas de insectos (Cabrejo-Bello, 2012) y son consideradas especies generalistas que consumen una gran variedad de plantas con frutos pequeños, permitiendo que las semillas sean transportadas a largas distancias de la planta parental (Niles, 2015), contribuyendo a la dinámica del bosque, mantenimiento del mismo y al flujo de energía dentro del ecosistema (Ramos-Moreno et al., 2012).

Se destaca la presencia de *P. ludovicianus* como una especie migratoria boreal y clave en el ERV, la cual se encuentra en Colombia entre los meses de septiembre – abril y se

reproduce en Norteamérica entre Mayo – Agosto (Ayerbe-Quiñones, 2019), el cual se alimenta principalmente de artrópodos cuando está en su periodo reproductivo, mientras que en las zonas invernales es principalmente frugívoro, siendo atraído por semillas ariladas (Arango, 2014). Baquero-González (2021) reporta en su estudio a esta especie como una de las aves migratorias con mayor número de interacciones y mostrando un alto nivel de oportunismo, ya que la migración es un fenómeno inherentemente oportunista por lo que las aves migrantes tienden a alimentarse de recursos abundantes, como por ejemplo plantas en fructificación (Bell, 2011).

*T. ignobilis* fue una de las especies de aves más abundantes en la RNHFR, la cual pertenece a la familia Turdidae, los cuales son principalmente “gulers” o tragadores, considerados como los dispersores de semillas más efectivos, por tragar el fruto entero sin ningún tipo de procesamiento en el pico (Ruggera *et al.*, 2021). Además el género *Turdus* se considera como un grupo que rara vez reduce el éxito de germinación de las semillas (Malmoria, 2021). En el mismo sentido las investigaciones de Camargo & Vargas (2006) y Ospina-Duque & Cortés-Díaz (2020) reportan a *T. ignobilis* como una de las especies con mayor cantidad de interacciones.

Se destacan las especies de plantas *C. angustifolia* y *F. andicola* como especies clave con los valores más altos de las tres métricas evaluadas para ambas áreas de estudio, mientras que *M. theizans* obtuvo valores altos solo en el ERV.

*C. angustifolia* interactuó con gran cantidad de las especies de aves frugívoras registradas en cada área de estudio, siendo una planta que brinda recursos alimenticios para muchas especies de aves, evidenciando que esta especie no tiene dispersores especializados, pero sí muchas especies generalistas que se benefician de la producción constante de sus frutos (Vepsäläinen, 1999).

Al igual que *C. angustifolia*, muchas especies de aves consumieron los frutos de *F. andicola*, siendo importante para las aves, ya que las especies de plantas del género *Ficus* producen frutos durante todo el año con el fin de mantener sus poblaciones, esta disponibilidad permite que alimente muchas especies de aves y mamíferos, funcionando como un recurso clave y siendo considerada como una de las plantas más importantes para el mantenimiento de frugívoros tropicales (González-Castañeda *et al.*, 2010). Lo

anterior concuerda con la investigación publicada por Valenzuela & Kattan (2022) donde registraron 45 especies de aves frugívoras que se alimentaron de *F. americana* subsp. *andicola*.

*M. theizans* fue la especie de planta que tuvo más interacciones con las especies de aves frugívoras en el ERV. Siendo importante, ya que produce frutos que son consumidos especialmente por las aves, quienes son las responsables de la dispersión de sus semillas, la cual es importante para los programas de restauración forestal, puesto que mejora la diversidad del bosque al atraer diferentes dispersores de semillas (Godoi & Takaki, 2007), además por su moderada tolerancia al sombreado le permite colonizar pastizales y mantenerse desde las primeras etapas de la sucesión hasta llegar a ser parte del sotobosque de las últimas fases (Camargo & Vargas, 2006).

Por último, los resultados de esta investigación evidencian que la redes de frugivoría están conformadas por especies generalistas y son robustas ante la pérdida de especies. Sin embargo, para tener un mejor análisis de las redes es importante ampliar el estudio a otros taxones como por ejemplo los mamíferos y complementar el muestreo con otras herramientas como las redes de niebla y análisis de heces. Adicionalmente, estos resultados aportan al entendimiento de las dinámicas del ecosistema y pueden ser tenidos en cuenta en futuros proyectos restauración ecológica, así mismo se espera que sirvan de base para la estructuración y formulación de estrategias adecuadas para la conservación de los bosques subandinos en la región.

## **8. CONCLUSIONES**

Se obtuvo una muestra representativa del total de interacciones que se pueden dar en las zonas de estudio entre las aves frugívoras y las plantas ornitócoras, las cuales están conformadas principalmente por especies generalistas, contribuyendo a formar unas redes robustas ante posibles extinciones de especies.

La riqueza de especies tanto de aves como de plantas es similar a la obtenida en otros estudios para la misma zona de vida en ecosistemas fragmentados que se encuentran en procesos de sucesión ecológica, sin embargo, esta riqueza de especies es menor a

la reportada en fragmentos de bosque de mayor tamaño y en mejor estado de conservación.

La topología de las redes es similar a la de otros estudios, sin embargo, se obtuvo un bajo anidamiento el cual se puede atribuir a las intervenciones antrópicas en los ecosistemas o a la ausencia de ciertas especies que estimulen la ocurrencia de algunas interacciones.

Para poder establecer una relación ecológica entre los diferentes subgrupos conformados dentro de las redes de frugivoría es necesario tener un conocimiento más profundo del sistema y sus componentes, es decir, incluir otros grupos de dispersores de semillas. Sin embargo, se observó un posible patrón ecológico entre especies de aves granívoras y plantas de la familia Poaceae para la red del ERV y entre plantas hemiparásitas de la familia Loranthaceae y sus aves dispersoras.

Los valores bajos de conectancia se pueden deber a la alta diversidad de especies e interacciones registradas, donde a mayor riqueza de especies hay una mayor cantidad de interacciones y la conectancia disminuye exponencialmente. Como también, puede ser atribuido a las preferencias alimenticias de las aves y a las limitaciones tanto fenológicas como morfológicas de las mismas para adquirir los recursos.

Las especies que se identificaron como clave son nativas de la selva subandina, generan una gran conectividad dentro de las redes y su eliminación podría conllevar a la extinción de otras especies, puesto que son quienes ayudan a mantener la diversidad local dentro de una comunidad al ofrecer y proporcionar una amplia gama de recursos necesarios para otras especies.

## **9. RECOMENDACIONES**

Con el fin de poder registrar mayor número de interacciones, se recomienda complementar los métodos de muestreo con redes de niebla y análisis de las heces de las aves, para tener una muestra más completa del consumo de los frutos. Así mismo ampliar el esfuerzo de muestreo a escala espacial procurando establecer mayor número de transectos.

Dado a que el consumo de frutos y la dispersión de semillas por parte de las aves varían estacionalmente de acuerdo a los patrones fenológicos de las plantas que utilizan como recurso, se propone realizar un estudio que abarque periodos más prolongados de muestreo.

Se recomienda realizar más investigaciones acerca de las relaciones ecológicas entre las comunidades de aves y los componentes de su hábitat en los bosques subandinos, ya que son aspectos poco estudiados en el departamento del Cauca y en Colombia.

Es importante tener en cuenta las especies clave identificadas dentro de las redes de interacción, para posteriores estudios o trabajos enfocados a la restauración ecológica en ecosistemas similares dentro de la región.



## 10. BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, M., & Gonzáles, J. (2019). *Red de interacciones entre plantas y aves del género Tangara (PASSERIFORMES: THRAUPIDAE) presentes en el parque natural Los Tunos, San Antonio del Tequendama, Cundinamarca-Colombia*. [Tesis de pregrado, Universidad Distrital Francisco José de Caldas]. Repositorio Institucional Universidad Distrital.  
<https://repository.udistrital.edu.co/bitstream/handle/11349/14985/AcevedoGuerreroGonz%C3%A1lezMoreno2019.pdf?sequence=1>
- Aizen, M. A., Vázquez, D. P., & Smith-Ramírez, C. (2002). Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(1), 79–97. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2002000100008>
- Almeida-Neto, M., Guimaraes Jr, P. R., & Lewinsohn, T. M. (2007). On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*, 116, 716–722. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15803.x>
- Andrade, Á., Etter, A., Saavedra, K., Amaya, P., Cortés, J., & Arévalo, P. (2021). *Ecosistemas colombianos: amenazas y riesgos*. Editorial Pontificia Universidad Javeriana. <https://doi.org/http://doi.org/10.11144/Javeriana.9789587816013>
- Angulo, A. A. (2011). *“Dispersión de semillas” por aves frugívoras: Una revisión de estudios de la región Neotropical* [Tesis de pregrado, Pontificia Universidad Javeriana]. Repositorio institucional Pontificia Universidad Javeriana <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/8847>
- Angulo, D. F. (2016). *Caracterización De Las Interacciones Entre Las Aves Frugívoras Potenciales Dispersoras De Semillas Y Las Plantas Ornitócoras De Un Bosque Altoandino Del Suroccidente Colombiano (Totoró-Cauca)*. [Tesis de pregrado no publicada]. Universidad del Cauca.
- Antoniazzi, R., Dáttilo, W., & Rico-Gray, V. (2018). A Useful Guide of Main Indices and Software Used for Ecological Networks Studies. In *Ecological Networks in the Tropics* (pp. 185–196). Springer, Cham. [https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0\\_13](https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_13)
- Aramendiz-Macías, L., & Valencia-Berrío, C. (2020). *Interacciones mutualistas de frugivoría y polinización mediadas por murciélagos filostómidos en un fragmento de Bosque Seco Tropical en Venadillo, Tolima*. [Tesis de pregrado, Universidad del Tolima]. Repositorio Institucional Universidad del Tolima <https://repository.ut.edu.co/items/7e1a7aed-6ed1-46f3-ad52-597217c8afc2>
- Arango, C. (2014). *Picogordo Degollado (Pheucticus ludovicianus)*. Wiki Aves de Colombia. Universidad Icesi. Cali, Colombia. [https://www.icesi.edu.co/wiki\\_aves\\_colombia/tiki-index.php?page=Picogordo+Degollado++Pheucticus+ludovicianus](https://www.icesi.edu.co/wiki_aves_colombia/tiki-index.php?page=Picogordo+Degollado++Pheucticus+ludovicianus)
- Ariza Cortés, W., Toro Murillo, J. L., & Lores Medina, A. (2009). Análisis Florístico Y

- Estructural De Los Bosques Premontanos En El Municipio De Amalfi (Antioquia, Colombia). *Colombia Forestal*, 12(1), 81–102. <https://doi.org/10.14483/udistrital.jour.colomb.for.2009.1.a07>
- Armenteras, D., & Rodríguez, N. (2007). *Monitoreo de los ecosistemas andinos 1985-2005: síntesis y perspectivas*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Avella, A., & Ávila, F. (2017). La flora vascular de los bosques de roble (Fagaceae) en Colombia: aproximación inicial. In *Colombia Diversidad Biótica xv. Los bosques de robles (Fagaceae) en Colombia. Composición florística, estructura, diversidad y conservación*. (Vol. 15, p. 311). Universidad Nacional de Colombia.
- Ayerbe-Quiñones, F. (2019). *Guía ilustrada de la Avifauna colombiana* (Segunda). Punto Aparte Bookvertising.
- Ayerbe-Quiñones, F., López-O, J. P., González-Rojas, M. F., Estela, F. A., Ramírez-Burbano, M. B., Sandoval-Sierra, J. V., & Gómez-Bernal, L. G. (2008). Aves del departamento del Cauca - Colombia. *Biota Colombiana*, 9(1), 77–132. <http://hdl.handle.net/20.500.11761/32805>
- Baquero-González, N. D. (2021). *Estructura de la red de interacciones mutualistas entre aves frugívoras residentes, migratorias y plantas ornitócoras en tierras bajas de la cordillera oriental Colombiana* [Tesis de pregrado, Universidad del Bsoque]. Repositorio institucional Universidad del Bosque <https://repositorio.unbosque.edu.co/handle/20.500.12495/7633>
- Barrera-Zambrano, V. A. (2004). *Frugivoría y Dispersión de semillas de dos árboles de dosel (Apeiba spp y Cecropia membranacea) en los PNN Amacayacu y Tinigua, Colombia*. [Tesis de pregrado, Universidad de los Andes]. Repositorio institucional Séneca <https://repositorio.uniandes.edu.co/handle/1992/21155>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431–433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Becoche, J. (2019). *Red de polinización de un bosque altoandino en Totoró, Cauca*. [Tesis de pregrado no publicada]. Universidad del Cauca.
- Bell, C. P. (2011). Resource buffering and the evolution of bird migration. *Evolutionary Ecology*, 25, 91–106. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9383-4>

- Bernal-Toro, J. A. (2017). *Relaciones Mutualistas entre Plantas y Aves Frugívoras y Nectarívoras en el Sector Sur del Parque Ecológico Distrital de Montaña Cerro la Conejera en la Ciudad de Bogotá*. [Tesis de pregrado, Universidad Distrital Francisco José de Caldas]. Repositorio institucional Universidad Distrital <https://repository.udistrital.edu.co/handle/11349/11152>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., & Blüthgen, N. (2007). Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology*, 20, 341–346. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.039>
- Bolaños, G. Y., Feuillet, C., Chito, E., Muñoz, E., & Ramírez, B. R. (2010). Vegetación, estructura y composición de un área boscosa en el jardín botánico “Álvaro José Negret”, vereda La Rejoja, Popayán (Cauca, Colombia). *Boletín Científico Museo de Historia Natural*, 14(2), 19–38.
- Bolaños, G. Y., & Ramírez, B. R. (2009). Distribución altitudinal de musgos en el municipio de Popayán, Cauca. *Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 21, 31–44. <https://revistaaccb.org/r/index.php/accb/article/view/45>
- Cabrejo-Bello, A. (2012). Interacción entre aves frugívoras y *Miconia floribunda* (Melastomataceae) en el PNN Serranía de los Yariguíes (Santander). *Cultura Científica*, 10, 16–23. [https://revista.jdc.edu.co/index.php/Cult\\_cient/article/view/194](https://revista.jdc.edu.co/index.php/Cult_cient/article/view/194)
- Camargo-Espitia, N. A., Gil-Legizamón, P. A., & Morales-Puentes, M. E. (2019). Vegetación de un bosque subandino en Bolívar, Santander-Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 67(4), 989–998. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i4.32169>
- Camargo, C., & Vargas, S. (2006). La relación dispersor-planta de aves frugívoras en zonas sucesionales tempranas como parte de la restauración natural del bosque subandino (Reserva Biológica Cachalú, Santander, Colombia). In *Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados* (pp. 157–172). Fundación Natura-Pontificia Universidad Javeriana.
- Carnicer, J., Jordano, P., & Melián, C. J. (2009). The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology*, 90(7), 1958–1970. <https://doi.org/10.1890/07-1939.1>
- Castaño-Villa, G. J. (1998). Inventario preliminar de aves y mamíferos presentes en fragmentos boscosos en el medio San Jorge, Departamento de Córdoba. *Crónica Forestal y Del Medio Ambiente*, 13(1), 1–8. <https://www.redalyc.org/pdf/113/11313109.pdf>
- Caziani, S. M. (1996). *Interacción plantas - aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiarido* [Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires]. Biblioteca digital FCEN-UBA [http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2851\\_Caziani.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2851_Caziani.pdf)
- Cerrón-Sosa, Ó. F. (2016). *Caracterización de los nichos tróficos de tres especies simpátricas de espigueros del género Sporophila (aves: Traupidae) en los*

*agroecosistemas de la costa del Perú Central*. [Tesis de pregrado, Universidad Nacional Mayor de San Marcos]. Repositorio institucional de tesis y trabajos de Titulación de la UNMSM.

<http://cybertesis.unmsm.edu.pe/handle/20.500.12672/5462>

- Chama, L., Berens, D. G., Downs, C. T., & Farwig, N. (2013). Do frugivores enhance germination success of plant species? An experimental approach. *South African Journal of Botany*, 88(September), 23–27. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.05.003>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., Ma, K. H., & Hsieh, T. C. (2016). *iNEXT Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity*. <https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>
- Costa, J. M., da Silva, L. P., Ramos, J. A., & Heleno, R. H. (2016). Sampling completeness in seed dispersal networks: When enough is enough. *Basic and Applied Ecology*, 17(2), 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.09.008>
- de Melo-Valente, R. (2001). Comportamento alimentar de aves em *Alchornea glandulosa* (Euphorbiaceae) em Rio Claro, Sao Paulo. *Iheringia*, 91, 61–66. <https://doi.org/https://doi.org/10.1590/S0073-47212001000200008>
- Dorman, C., Freund, J., Gruber, B., Beckett, S., Devoto, M., Felix, G., Ironio, J., Opsahl, T., Pinheiro, R. B. P., Strauss, R., & Velázquez, D. (2022). *Visualising Bipartite Networks and Calculating Some (Ecological) Indices V. 2.17* (p. 179). <https://cran.r-project.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf>
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 90–98. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139>
- Eisenmann, E. (1961). Favorite Foods of Neotropical Birds: Flying Termites and Cecropia Catking. *The Auk*, 78(4), 636–638. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/4082198>
- Escribano-Ávila, G., Lara-Romero, C., Heleno, R., & Traveset, A. (2018). Redes de dispersión de semillas tropicales: patrones emergentes, sesgos y rasgos clave de las especies. In C. Springer (Ed.), *Redes Ecológicas en el Trópico* (pp. 93–110).
- Estrada, A., Coates-Estrada, R., & Vázquez-Yanes, C. (1984). Observations on Fruiting and Dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica*, 16(4), 315–318. <https://doi.org/10.2307/2387942>

- Fleming, T. H., & Kress, W. J. (2011). A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica*, 37(6), 521–530. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.01.016>
- Freeman, B. G., & Mason, N. A. (2015). The Geographic Distribution of a Tropical Montane Bird Is Limited by a Tree : Acorn Woodpeckers ( *Melanerpes formicivorus* ) and Colombian Oaks ( *Quercus humboldtii* ) in the Northern Andes. *PLOS ONE*, 10(6), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128675>
- Galvis-Salamanca, L. M. (2021). *Un acercamiento holístico a la frugivoría en árboles premontanos del municipio de Medina, cundinamarca*. [Tesis de pregrado, Universidad El Bosque]. Repositorio institucional Universidad del Bosque. <https://repositorio.unbosque.edu.co/handle/20.500.12495/7533>
- García, D. (2016). Birds in Ecological Networks: Insights from Bird-Plant Mutualistic Interactions. *Ardeola*, 63(1), 151–180. <https://doi.org/10.13157/arla.63.1.2016.rp7>
- García, D., & Chacoff, N. P. (2007). Scale-Dependent Effects of Habitat Fragmentation on Hawthorn Pollination, Frugivory, and Seed Predation. *Conservation Biology*, 21(2), 400–412. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00593.x>
- Godoi, S., & Takaki, M. (2007). Seed Germination in *Miconia theaezans* (Bonpl.) Cogniaux (Melastomataceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50(July), 571–578. <https://doi.org/https://doi.org/10.1590/S1516-89132007000400002>
- Gómez-Camargo, J., Niño-Pico, M., Zuluaga-Bonilla, J., & González-Caro, A. (2020). Aves: ¡mucho más que plumas! Polinizadores y dispersores de los bosques andinos de San Mateo, Miraflores, Togüí y Pauna (Boyacá). *Ornitología Colombiana*, 18(i), 35. <http://asociacioncolombianadeornitologia.org/>
- Gómez, D., Orozco, K., Cardona, F., Pineda, M., Beboya, M. L., & Ocampo, D. (2020). Avifauna del Parque Nacional Natural Selva de Florencia (Samaná, Caldas, Colombia): nuevos registros y ampliaciones de distribución. *Biota Colombiana*, 21(2), 40–71. <https://doi.org/10.21068/c2020.v21n02a03>
- González-Castañeda, N., Cornejo-tenorio, G., & Ibarra-Manríquez, G. (2010). El género *Ficus* (Moraceae) en la Provincia Biogeográfica de la Depresión del Balsas, México. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*, 87, 105–124. <https://doi.org/10.17129/botsoci.318>
- Gotelli, N. J. (2000). NULL MODEL ANALYSIS OF SPECIES CO-OCCURRENCE PATTERNS. *Ecology*, 81(9), 2606–2621. <https://doi.org/10.2307/177478>
- Guidetti, B. Y. (2020). *Servicios ecosistémicos brindados por aves frugívoras dispersoras de semillas en bosques con ganadería extensiva del Espinal de la provincia de Entre Ríos*. [Tesis doctoral, Universidad Nacional del Nordeste]. Repositorio Institucional de la Universidad Nacional del Nordeste <https://repositorio.unne.edu.ar/handle/123456789/27734>
- Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., Aguiar, M. A. M. De, Brown, L. E., Carstensen, D. W., Genini, J., Jr, P. R. G., Jenkins, G. B., Jordano, P., Kaiser-

- Bunbury, C., Ledger, M. E., Maia, K. P., Darcie Marquitti, F. M., Mclaughlin, Ó., Morellato, L. P., O’Gorman, E., Trojelsgaard, K., Tylianakis, J., ... Olesen, J. M. (2012). Biodiversity , Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research*, 46(October 2012), 89–210. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2>
- Heikkinen, R., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R., & Körber, J.-H. (2007). Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography*, 16(6), 754–763. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00345.x>
- Herrera, J. M., & García, D. (2010). Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conservation Biology*, 24(4), 1089–1098. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01459.x>
- Herzog, S. K., Jørgensen, P. M., Martínez Güingla, R., Martius, C., Anderson, E. P., Hole, D. G., Larsen, T. H., Marengo, J. A., Ruiz Carrascal, D., & Tiessen, H. (2010). *Efectos del cambio climático en la biodiversidad de los Andes tropicales: el estado del conocimiento científico. Resumen para tomadores de decisiones y responsables de la formulación de políticas públicas*. (Issue May 2014). Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI).
- Holdridge, L. R. (1947). Determination of World Plant Formations From Simple Climatic Data. *Science*, 105, 367–368. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Horlent, N., Juárez, M., & Arturi, M. (2003). Incidencia de la estructura del paisaje sobre la composición de especies de aves de los talares del noreste de la provincia de Buenos Aires. *Ecología Austral*, 13, 173–182. [http://www.scielo.org.ar/scielo.php?pid=S1667-782X2003000200006&script=sci\\_arttext&tlng=pt](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?pid=S1667-782X2003000200006&script=sci_arttext&tlng=pt)
- Janzen, D. H. (1980). When is it Coevolution? *Evolution*, 34(May), 611–612. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04849.x>
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist*, 129(5), 657–677. <https://doi.org/10.1086/284665>
- Jordano, P. (2014). Fruits and frugivory. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (3rd ed., Issue January 2014, pp. 18–61). CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781780641836.0018>
- Jordano, P., Vázquez, D. P., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones planta-animal. In R. Medel, M. A. Aizen, & R. Zamora (Eds.), *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-animal* (Issue January 2009, pp. 17–41). Editorial Universitaria. [https://interactiodotorg.files.wordpress.com/2014/10/jordano\\_et\\_al\\_2009.pdf](https://interactiodotorg.files.wordpress.com/2014/10/jordano_et_al_2009.pdf)
- Levey, D. J. (1987). Seed Size and Fruit-Handling Techniques of Avian Frugivores. *The American Naturalist*, 129(4), 471–485. <https://doi.org/10.1086/284652>

- Levey, D. J., Silva, W. R., & Galetti, M. (2002). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851995250.0451>
- López, L. E., Becoche, J., Macías, D., Ruiz, K., Velasco, A., & Pineda, S. (2015). Estructura y composición florística de la Reserva Forestal - Institución Educativa Cajete, Popayán (Cauca). *Luna Azul*, 41, 131–151. <https://doi.org/10.17151/luaz.2015.41.8>
- Malagón, D. C. (2019). *Tipos funcionales de plantas en un bosque subandino en el municipio de suaita (santander, colombia) y sus implicaciones en la provisión de servicios ecosistémicos*. [Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Repositorio Institucional Universidad Nacional de Colombia <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/75748>
- Malmoria, P. E. (2021). *Redes de interacoes de frugivoria de sabiás (Turdidae) em dois estágios secessionais na Mata Atlântica no sul do Brasil*. [Tesis de posgrado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul]. Biblioteca digital de tesis y disertaciones PUCRS. <https://tede2.pucrs.br/tede2/handle/tede/9915>
- Martínez-Maldonado, A. (2015). *Estructura y composición de un ensamblaje de aves en el “Bosque de los Guayupes”, vertiente del río Guayuriba, Piedemonte Llanero. (Acacías-Meta)*. [Tesis de pregrado, Universidad Distrital Francisco José de Caldas]. Repositorio institucional Universidad Dsitrital. <https://repository.udistrital.edu.co/handle/11349/3524>
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *The Royal Society*, 271, 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Menke, S., Böhning-gaese, K., & Schleuning, M. (2012). Plant–frugivore networks are less specialized and more robust at forest–farmland edges than in the interior of a tropical forest. *Oikos*, 121(10), 1553–1566. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20210.x>
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. (2022). *Se reduce y se contiene la deforestación en Colombia durante los últimos cuatro años*. <https://www.minambiente.gov.co/bosques-biodiversidad-y-servicios-ecosistemicos/se-reduce-y-se-contiene-la-deforestacion-en-colombia-durante-los-ultimos-cuatro-anos/>
- Niles, H. (2015). Ficus sp. y la frugivoría : Una investigación sobre un recurso importante para las aves en el bosque nublado occidental del Ecuador. *Independent Study Project (ISP)*, 2132. [https://digitalcollections.sit.edu/isp\\_collection/2132](https://digitalcollections.sit.edu/isp_collection/2132)
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19891–19896.
- Ortiz-Pulido, R. (2000). ABUNDANCE OF FRUGIVOROUS BIRDS AND RICHNESS OF FRUIT RESOURCE : IS THERE A TEMPORAL RELATIONSHIP ? *Caldasia*, 22(1),

- Ospina-Duque, A., & Cortés-Díaz, D. (2020). Red de interacciones entre plantas y aves frugívoras: un enfoque en ecosistemas urbanos. *Ornitología Colombiana*, 18(i), 14. <http://asociacioncolombianadeornitologia.org/>
- Palacio, R. (2014). *Estructura de la red de interacciones mutualistas entre plantas y aves frugívoras en el bosque nublado de San Antonio Km 18, Valle del Cauca*. [Tesis de pregrado, Universidad ICESI]. Biblioteca digital Icesi. [https://repository.icesi.edu.co/biblioteca\\_digital/bitstream/10906/76988/1/palacio\\_estructura\\_red\\_2014.pdf](https://repository.icesi.edu.co/biblioteca_digital/bitstream/10906/76988/1/palacio_estructura_red_2014.pdf)
- Peralta-Zapata, N. A. (2016). *Estrategias para incrementar la funcionalidad de las aves en la restauración ecológica de bosques subandinos*. [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Repositorio institucional Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/57821>
- Pizo, A. M., & Galetti, M. (2010). Métodos e Perspectivas da Frugivoria e Dispersão de Sementes por Aves. In *Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento* (1st ed., pp. 1–12). Technical Books Editora.
- Plein, M., Längsfeld, L., Neuschulz, E. L., Schultheiß, C., Ingmann, L., Töpfer, T., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2013). Constant properties of plant–frugivore networks despite fluctuations in fruit and bird communities in space and time. *Ecology*, 94(6), 1296–1306. <https://doi.org/10.1890/12-1213.1>
- Polanco-Camacho, B., Muñoz, M. C., & Losada-Prado, S. (2020). Red de interacción entre plantas y aves frugívoras en la Reserva Forestal Andina “El Palmar”, Tolima. *Ornitología Colombiana*, 18(i), 33. <http://asociacioncolombianadeornitologia.org/>
- Poulin, B., Wright, S. J., Lefebvre, G., & Calderón, O. (1999). Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 213–227. <https://doi.org/https://doi.org/10.1017/S0266467499000760>
- Purificação, K. N., Pascotto, M. C., Pedroni, F., Mews, H. A., & Lima-Junior, D. P. (2020). Disentangling the architecture of the frugivorous bird-plant interaction networks in a savanna-forest mosaic in the Neotropical savanna. *Acta Oecologica*, 107, 103601. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103601>
- Ramírez-Burbano, M. B. (2013). Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿ La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia]. In *Bdigital.Unal.Edu.Co*. <http://www.bdigital.unal.edu.co/11324/>
- Ramírez-Burbano, M. B., Stiles, F. G., Catalina, G., Amorim, F. W., & Dalsgaard, B. (2017). The role of the endemic and critically endangered Colorful Puffleg *Eriocnemis mirabilis* in plant-hummingbird networks of the Colombian Andes. *Biotropica*, 0(0), 1–10. <https://doi.org/10.1111/btp.12442>
- Ramírez-Chaves, H. E., Pérez, W., & Ramírez-Mosquera, J. (2008). Mamíferos



- presentes en el municipio de Popayán, Cauca-Colombia. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*, 12, 65–89. <http://www.scielo.org.co/pdf/bccm/v12n1/v12n1a05.pdf>
- Ramírez, A. V., & Parrado, Á. (2021). Evaluación de la trayectoria de la restauración en un bosque andino a través de redes mutualistas de dispersión de semillas. *Colombia Forestal*, 24(1), 1–26. <https://doi.org/https://doi.org/10.14483/2256201X.15618>  
T0Evaluación
- Ramos-Moreno, A., Mayor-Polanía, R., Ortiz P., N. H., & Tovar-Pérez, L. F. (2012). La diversidad en aves como factor determinante de la interacción entre ecosistemas del departamento del Huila. *Logos Ciencia & Tecnología*, 3(2), 45–58. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=517751762005>
- Rangel, J. O., & Velázquez, A. (1997). Metodos de estudio de la vegetacion. In *Colombia Diversidad Biótica II. Tipos de vegetación en Colombia* (Issue February, pp. 59–87). Universidad Nacional de Colombia.
- Reid, S., & Armesto, J. J. (2011). Interaction dynamics of avian frugivores and plants in a Chilean Mediterranean shrubland. *Journal of Arid Environments*, 75(3), 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.10.002>
- Reina, M., Medina, R., Ávila, F.-A., Ángel, S., & Cortés, R. (2010). Catálogo preliminar de la flora vascular de los bosques subandinos de la Reserva Biológica Cachalú, Santander (Colombia). *Colombia Forestal*, 13(1), 27–54. [http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0120-07392010000100003](http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-07392010000100003)
- Remsen, J. V., Areta, J. I., Cadena, C. D., Claramunt, S., Jaramillo, A., Pacheco, J. F., Robbins, M. B., Stiles, F. G., Stotz, D. F., & Zimmer, K. J. (2018). *A classification of the bird species of South America*. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- Restrepo, C. (1987). *Aspectos ecológicos de la diseminación de 5 especies de muérdagos por aves*. [Tesis pregrado, Universidad del Valle]. Tropical Large-Scale Ecology Lab (TLSELab). [http://tlselab.uprrp.edu/documents/Restrepo\\_1987.pdf](http://tlselab.uprrp.edu/documents/Restrepo_1987.pdf)
- Ríos, M. (2005). ¿Quién come yarumo?...O mejor, ¿Quién no come yarumo en los bosques de montaña? *Boletín SAO*, XV(2), 5–15. <https://sao.org.co/publicaciones/boletinsao/02-Rios-Yarumo.pdf>
- Rodríguez, N., Armenteras, D., Morales, M., & Romero, M. (2006). Ecosistemas de los Andes colombianos. In *Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humbolt* (Segunda, Issue Julio). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Rojas-González, B. G. (2018). *Efecto de la pérdida de especies en redes de interacción "Planta-colibrí" en el bosque altoandino Yanacocha, faldas del volcán Pichincha, Ecuador*. [Tesis de pregrado, Pontificia Universidad Católica del Ecuador]. Repositorio PUCE. <http://repositorio.puce.edu.ec/handle/22000/15197>

- Rudas, G., Marcelo, D., Armenteras, D., Rodríguez, N., Morales, M., Delgado, L. C., & Sarmiento, A. (2007). *Biodiversidad Y Actividad Humana: relaciones en ecosistemas de bosque subandino en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Rudnický, T. C., & Hunter, M. L. (1993). Reversing the fragmentation perspective: effects of clearcut size on bird species richness in Maine. *Ecological Applications*, 3(2), 357–366. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1941838>
- Ruggera, R., Rojas, T., Gomez, M. . D., Salas, M. G., & Blendinger, P. G. (2021). Benefits to the germination of seeds provided by birds that mandibulate fleshy fruits. *Acta Oecologica*, 111, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103746>
- Salazar-Castaño, H. J. (2018). *Redes de interacción entre murciélagos frugívoros y plantas quiropterócoras en un paisaje rural cafetero* [Tesis doctoral, Pontificia Universidad Javeriana]. <https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/36774>
- Sanabria-Mejía, J. (2018). Avifauna en el sector La Cueva del Parque Nacional Natural Munchique, Colombia. *Novedades Colombianas*, 13(1), 133–164. <https://revistas.unicauca.edu.co/index.php/novedades/article/view/1193>
- Sánchez, C. (1999). Remoción de frutos por aves en tres especies de plantas: preferencia entre especies y métodos de forrajeo. In *Curso Biología de Campo* (pp. 204–209). Universidad de Costa Rica.
- Schleuning, M., Blüthgen, N., Flörchinger, M., Braun, J., Schaefer, H. M., & Böhning-Gaese, K. (2011). Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. *Ecology*, 92(1), 26–36. <https://doi.org/10.1890/09-1842.1>
- Serna-Ovallos, C. A. (2019). *Dispersión de semillas por aves en un fragmento de Bosque Seco Premontano en Bochalema, Norte de Santander*. [Tesis de pregrado, Universidad de Pamplona]. Repositorio Universidad de Pamplona. [http://repositoriodspace.unipamplona.edu.co/jspui/bitstream/20.500.12744/812/1/Serna\\_2019\\_TG.pdf](http://repositoriodspace.unipamplona.edu.co/jspui/bitstream/20.500.12744/812/1/Serna_2019_TG.pdf)
- Sexton, J., McIntyre, P., Angert, A., & Rice, K. (2009). Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 415–436. <https://doi.org/https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317>
- Snow, B. K., & Snow, D. W. (1971). The feeding ecology of Tanagers and Honeycreepers in Trinidad. *The Auk*, 88, 291–322. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/4083882>
- Sociedad Antioqueña de Ornitología. (2021). *Vida, color y canto. Plantas neotropicales que atraen aves* (Segunda ed). Panamericana, Formas e Impresos S. A.
- The Catalogue of Life Partnership. (2017). *APG IV: Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants*. <https://doi.org/https://doi.org/10.15468/fzuaam>
- Toledo, C. (2018). *Frugivoria e dispersão de sementes por aves em uma área urbanizada*. [Trabajo de finalización de curso, Universidade Estadual Paulista].

- Repositorio institucional UNESP. <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/157049>
- Traveset, A., Heleno, R., & Nogales, M. (2014). The ecology of seed dispersal. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (Issue January 2015, pp. 62–93). <https://doi.org/10.1079/9781780641836.0062>
- Valenzuela, L., & Kattan, G. H. (2022). Downscaling plant-frugivore interaction networks in an assemblage of fig consumers. *Biota Colombiana*, 23(1), 1–11. <https://doi.org/https://doi.org/10.21068/2539200X.1011>
- Vásquez-Arévalo, F. A. (2021). *Redes de frugivoría aves-planta en dos etapas sucesionales de Bosque secundario de Araucaria*. [Tesis de maestría, Pontificia Universidad Católica de Rio Grande del Sur]. Registro Nacional de Trabajos de Investigación. <https://renati.sunedu.gob.pe/handle/sunedu/3032309>
- Vásquez, Y. A. (2017). *Las aves en el monitoreo a procesos de restauración ecológica pasiva: una estrategia de manejo encaminada a la recuperación de ecosistemas al interior del PNN Farallones de Cali*. [Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Occidente]. Repositorio Educativo Digital Universidad Autónoma de Occidente. <https://red.uao.edu.co/bitstream/handle/10614/9664/T07332.pdf?sequence=1>
- Vázquez, D. P., Melián, C. J., Williams, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R., & Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *O*, 116, 1120–1127. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15828.x>
- Velasco-Sauca, K. G. (2018). *Determinación de las interacciones entre las aves frugívoras y las plantas ornitócoras del bosque alto andino en el sector sur del Parque Nacional Natural Puracé, Cauca*. [Tesis de pregrado no publicada]. Universidad del Cauca.
- Vélez-Lemos, D. M., Gallego-Roperro, M. C., & Riascos-Forero, Y. (2015). Diversidad de mariposas diurnas (Insecta: Lepidóptera) de un bosque subandino, Cajibío. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*, 19(1), 263–285. <https://doi.org/10.17151/bccm.2015.19.1.20>
- Vepsäläinen, V. (1999). *The avifauna feeding on fruits of Cecropia angustifolia in a premontaneous rainforest in the Western Andes of Colombia*. [Tesis de Maestría, University of Helsinki]. Digital Repository of the University of Helsinki. <https://helda.helsinki.fi/handle/10138/157097>
- Vidal, M. M., Hasui, E., Pizo, M. A., Tamashiro, J. Y., Silva, W. R., & Guimarães, P. R. (2014). Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. *Ecology*, 95(12), 3440–3447. <https://doi.org/10.1890/13-1584.1>
- Wehncke, E. V., Medellín, X. L., & Ezcurra, E. (2009). Patterns of frugivory, seed dispersal and predation of blue fan palms (*Brahea armata*) in oases of northern Baja California. *Journal of Arid Environments*, 73(9), 773–783. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.03.007>
- Wenny, D. G., & Levey, D. J. (1998). Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*

*of America*, 95(11), 6204–6207. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.11.6204>

Zhu, C., Li, W., Gregory, T., Wang, D., Ren, P., Zeng, D., Kang, Y., Ding, P., & Si, X. (2022). Arboreal camera trapping: a reliable tool to monitor plant-frugivore interactions in the trees on large scales. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 8(1), 92–104. <https://doi.org/10.1002/rse2.232>

Zuluaga, E., & Espinosa, S. (2005). *Las aves como dispersoras de semillas en la sucesión secundaria de un sector quemado del S.F.F. Iguaque, Boyacá*. [Tesis de pregrado, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia]. Academia.edu [https://www.academia.edu/5292923/Las\\_aves\\_como\\_dispersoras\\_de\\_semillas\\_en\\_la\\_sucesi%C3%B3n\\_secundaria\\_de\\_un\\_sector\\_quemado\\_del\\_Santuario\\_de\\_Fauna\\_y\\_Flora\\_de\\_Iguaque\\_Boyac%C3%A1](https://www.academia.edu/5292923/Las_aves_como_dispersoras_de_semillas_en_la_sucesi%C3%B3n_secundaria_de_un_sector_quemado_del_Santuario_de_Fauna_y_Flora_de_Iguaque_Boyac%C3%A1)

## 11. ANEXOS

### 11.1. Listado de especies de aves y plantas registradas en el Ecoparque “Raíces de vida” y la Reserva Natural Huma-Finca El Robledal

ESPECIES DE AVES					
Orden	Familia	Especie	Ecoparque “Raíces de vida”	Reserva Natural Huma-Finca el Robledal	
Galliformes	Cracidae	<i>Chamaepetes goudotii</i>		X	
Trogoniformes	Trogonidae	<i>Trogon collaris</i>		X	
Piciformes	Ramphastidae	<i>Aulacorhynchus haematopygus</i>	X	X	
		<i>Elaenia flavogaster</i>	X	X	
		<i>Elaenia frantzii</i>		X	
		<i>Elaenia pallatangae</i>		X	
		<i>Camptostoma obsoletum</i>		X	
		<i>Zimmerius chrysops</i>	X	X	
	Tyrannidae	<i>Mionectes striaticollis</i>		X	
		<i>Empidonax virescens</i>		X	
		<i>Legatus leucophaeus</i>	X		
		<i>Myiozetetes cayanensis</i>	X	X	
		<i>Pitangus sulphuratus</i>	X	X	
		<i>Tyrannus melancholicus</i>		X	
		<i>Myiarchus tuberculifer</i>		X	
Passeriformes		Turdidae	<i>Myadestes ralloides</i>	X	X
			<i>Catharus ustulatus</i>	X	X
			<i>Turdus ignobilis</i>	X	X
	<i>Turdus fuscater</i>			X	
	<i>Turdus serranus</i>			X	
		Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>		X
		Thraupidae	<i>Chlorophanes spiza</i>	X	
			<i>Volatinia jacarina</i>	X	
			<i>Tachyphonus rufus</i>	X	X
			<i>Ramphocelus flammigerus</i>	X	X
			<i>Sporophila minuta</i>	X	
			<i>Sporophila nigricollis</i>	X	
			<i>Saltator atripennis</i>	X	X
			<i>Saltator striatipectus</i>		X
		<i>Pipraeidea melanonota</i>	X		

	<i>Anisognathus somptuosus</i>	X	X
	<i>Stilpnia heinei</i>	X	X
	<i>Stilpnia vitriolina</i>	X	X
	<i>Stilpnia cyanicollis</i>	X	X
	<i>Tangara labradorides</i>	X	X
	<i>Tangara gyrola</i>	X	X
	<i>Tangara arthus</i>	X	X
	<i>Sporathraupis cyanocephala</i>		X
	<i>Thraupis episcopus</i>	X	X
	<i>Thraupis palmarum</i>	X	X
	<i>Zonotrichia capensis</i>	X	
Emberizidae	<i>Atlapetes albinucha</i>	X	X
	<i>Atlapetes latinuchus</i>	X	
	<i>Piranga flava</i>		X
Cardinalidae	<i>Piranga rubra</i>	X	X
	<i>Pheucticus ludovicianus</i>	X	X
	<i>Psarocolius decumanus</i>	X	X
Icteridae	<i>Icterus chrysater</i>	X	
	<i>Spinus xanthogastrus</i>		X
Fringillidae	<i>Chlorophonia cyanea</i>		X

### ESPECIES DE PLANTAS

Familia	Especie	Ecoparque "Raíces de vida"	Reserva Natural Huma- Finca Robledal
Adoxaceae	<i>Viburnum lehmannii</i>		X
Anacardiaceae	<i>Mauria heterophylla</i>	X	X
	<i>Toxicodendron striatum</i>		X
Asteraceae	<i>Clibadium surinamense</i>		X
Boraginaceae	<i>Cordia resinosa</i>	X	X
	<i>Hedyosmum bonplandianum</i>		X
Clusiaceae	<i>Clusia ellipticifolia</i>	X	X
Cucurbitaceae	<i>Melothria pendula</i>		X
	<i>Acalypha macrostachya</i>		X
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i>	X	
	<i>Alchornea latifolia</i>	X	X
	<i>Alchornea triplinervia</i>		X
Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i>	X	
Lauraceae	<i>Nectandra reticulata</i>	X	X

	<i>Ocotea sp.</i>	X	
Loranthaceae	<i>Oryctanthus alveolatus</i>	X	X
	<i>Phthirusa pyrifolia</i>	X	X
Melastomataceae	<i>Miconia aeruginosa</i>	X	X
	<i>Miconia caudata</i>		X
	<i>Miconia notabilis</i>	X	
	<i>Miconia theizans</i>	X	X
Moraceae	<i>Ficus Andicola</i>	X	X
Myrtaceae	<i>Myrcia popayanensis</i>	X	
Papaveraceae	<i>Bocconia frutescens</i>	X	
Phyllanthaceae	<i>Hieronyma sp.</i>	X	X
Poaceae	<i>Brachiaria decumbens</i>	X	
	<i>Panicum sp.</i>	X	
Primulaceae	<i>Myrsine coriácea</i>		X
Rubiaceae	<i>Palicourea thyrsoiflora</i>		X
Solanaceae	<i>Cestrum tomentosum</i>		X
	<i>Solanum umbellatum</i>		X
Staphyleaceae	<i>Turpinia occidentalis</i>	X	
Urticaceae	<i>Cecropia angustifolia</i>	X	X