



ESTRUCTURA DE LA RED DE INTERACCIONES MUTUALISTAS ENTRE PLANTAS Y AVES  
FRUGÍVORAS EN EL BOSQUE NUBLADO DE SAN ANTONIO -KM 18, VALLE DEL CAUCA

RUBÉN DARÍO PALACIO ARCE

UNIVERSIDAD ICESI, FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES,  
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS.  
SANTIAGO DE CALI  
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

RUBÉN DARÍO PALACIO ARCE

Trabajo de Grado

ASESOR

Carlos Valderrama, *Ph. D.*, Director del Departamento de Ciencias Biológicas de la  
Universidad Icesi

CO-ASESOR

Gustavo Kattan, *Ph. D.*, Docente Pontificia Universidad Javeriana de Cali

UNIVERSIDAD ICESI, FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES,  
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS.  
SANTIAGO DE CALI  
2014



**APROBADO POR:**

Alan Giraldo López, Ph.D  
Evaluador Externo.

Leonardo Herrera Orozco, Ph.D  
Evaluador Externo.

Carlos H. Valderrama, Ph.D  
Director del Proyecto.

Gustavo H. Kattan, Ph.D  
Co-Director del Proyecto.

## **Agradecimientos**

A Gustavo Kattan y Carlos Valderrama por su imprescindible apoyo, consejos y sugerencias para esta investigación. A William Vargas por la ayuda brindada para las identificaciones botánicas y su apoyo e interés por mi formación profesional. A Carlos Mario Wagner por las indicaciones para el trabajo en la zona, el préstamo de literatura y su amistad.

Agradezco muy especialmente a mis amigos de la familia Gómez-zapata por permitir alojarme en su finca. A Raúl Nieto y Elsa Ruíz por el ingreso a la finca Alejandría. A la comunidad del km 18, el Saladito y de San Antonio quienes me recibieron con las puertas abiertas, especialmente a don Gabriel de la Finca La Nevera.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>1. Resumen</b> .....	2
<b>2. Descripción del proyecto</b> .....	4
2.1 Planteamiento de la investigación y justificación.....	4
2.2 Marco teórico y estado del arte.....	5
2.2.1 Antecedentes .....	5
2.2.2 Estructura de las redes mutualistas.....	6
<b>3. Objetivos</b> .....	9
3.1 Objetivo General .....	9
3.2 Objetivos específicos .....	9
<b>4. Metodología</b> .....	10
4.1 Área de estudio .....	10
4.1.1 Localización y ubicación de las áreas de estudio. ....	10
4.1.2 Clima.....	10
4.2 Vegetación .....	12
4.3 Comunidad de aves frugívoras.....	13
4.4 Colecta de Datos .....	14
4.4.1 Muestreo de las interacciones mutualistas .....	14
4.4.2 Descripción de las especies de plantas ornitócoras en fruto .....	14
4.5. Análisis de los datos.....	15
4.5.1 Evaluación de la representatividad del muestreo .....	15
4.5.2 Conectividad de la red.....	15
4.5.3 Grado de Anidamiento y modularidad .....	16
4.5.4 Centralidad de las especies en la red de interacciones .....	18
4.5.5 Robustez de la red .....	18
<b>5. Resultados</b> .....	19
5.1 Estructura de la red de interacciones mutualistas .....	19
5.3 centralidad de las especies .....	22
5.4 Robustez de la red. ....	23
5.5 Comparación de los criterios de inclusión de especies en la estructura de la red.....	23

<b>6. Discusión</b> .....	25
<b>7. Conclusiones y Recomendaciones</b> .....	28
7.1 Conclusiones.....	28
7.2 Recomendaciones.....	29
<b>8. Referencias citadas</b> .....	30
<b>9. Anexos</b> .....	35
9.1 Aves frugívoras del bosque nublado de San Antonio. ....	35
9.2 Características ecológicas y morfológicas de las especies de plantas consumidas por aves. ....	38

## 1. RESUMEN

Las redes de interacciones mutualistas son fundamentales para entender la dinámica de los bosques a nivel ecosistémico lo que no es posible si se analizan las especies de forma aislada. A pesar de su importancia, todavía no existen estudios de redes para los andes colombianos. Para comenzar a suplir este vacío, se caracterizó la estructura de la red de interacciones frugívoras entre plantas y aves en el bosque nublado de San Antonio-km 18, un área de Reserva Forestal de la ciudad de Cali, importante por su biodiversidad y por tener nacimientos de quebradas afluentes de los ríos Cali y Aguacatal.

Para registrar las interacciones se utilizó un muestreo por trayectos anotando las interacciones frugívoras mediante observaciones puntuales, procediendo a compilar las interacciones en una matriz de presencia-ausencia para los análisis respectivos. Todas las aves observadas consumiendo frutos fueron incluidas. Se evaluó la representatividad del muestreo, la conectividad, el grado de anidamiento y modularidad de la red, así como la centralidad de las especies y la robustez de la red. Adicionalmente se evaluó los criterios de inclusión de especies generando una nueva red sólo con especies de aves mayoritariamente frugívoras (>50% dieta en frutos)

Se registraron un total de 75 especies de aves y 60 especies de plantas. La representatividad del muestreo estuvo en un 80.13% para la riqueza asintótica de interacciones. La conectividad se caracterizó por una densidad de red de 5.3 vínculos por especie y una conectancia del 16%. La red está significativamente anidada (NODF=41.22,  $P<0.001$ ) y tiene una baja modular ( $M=0.28$ ,  $P<0.001$ ) conformada por cinco módulos no solapables de especies. La robustez ( $R$ ) de la red a las extinciones acumulativa fue alta, tanto para la eliminación de plantas ( $R=0,86$ ) como de aves ( $R=0,87$ ). La remoción selectiva de las especies más conectadas genera extinciones secundarias más rápidamente pero la red también se muestra robusta a este tipo de eventos.

La red de interacciones mutualistas en el bosque nublado de San Antonio es un sistema altamente generalista donde las especies con más interacciones también son las más centrales, siendo súper-generalistas que interactúan con distintas especies con múltiples atributos biológicos. Dentro de este grupo se encuentran las plantas pioneras intermedias y las aves de mayor masa corporal, las cuales son vulnerables a la extinción. Por lo tanto para una estrategia efectiva de conservación del bosque se debe garantizar la protección de las especies de aves de mayor masa corporal y restaurar la conectividad del paisaje con el uso de plantas pioneras intermedias que son las más consumidas por las aves en la red.

**Palabras clave:** *Redes mutualistas, frugivoría, bosque nublado de San Antonio.*

## ABSTRACT

Mutualistic interaction networks are fundamental to understand the dynamics of forests at the ecosystem level which is not possible if species are studied independently. Despite their importance, there are no studies yet of interaction networks for the Colombian Andes. To start filling this gap, I characterized the interaction frugivory network between plants and birds in the cloud forest of San Antonio-km 18, a Forest Reserve in the city of Cali, important for its biodiversity and for having tributaries of Cali and Aguacatal rivers.

To register the interactions a transect sampling was used annotating the frugivory interactions with spot censuses, and further compiling the interactions in an absence-presence matrix for the analysis. All birds recorded eating fruits were included. Sampling completeness, connectivity, nestedness and network modularity were assessed, as well as the centrality of species and the robustness of the network. Additionally, inclusion criteria was evaluated generating a new network composed only of main frugivores (>50% fruit diet)

A total of 75 bird species and 60 plant species were recorded. Sampling completeness was estimated at 80.13% for the asymptotic interaction richness using the non parametric estimator Chao 2. The connectivity was characterized by a network density of 5.3 links per species and a connectance of 16%. The network is significantly nested (NODF=41.22,  $P<0.001$ ) with a low modularity ( $M=0.28$ ,  $P<0.001$ ), and consists of five non-overlapping species modules. The robustness ( $R$ ) of the network was high to cumulative extinctions for the elimination of plants ( $R=0,86$ ) and also for birds ( $R=0,87$ ). The selective elimination of the most connected species generates secondary extinctions more rapidly but the network is also robust to this kind of events.

The mutualistic interaction network in the cloud forest of San Antonio is a highly generalist system where the species with more interactions are also the more central, becoming super-generalists that interact with different species with multiple biological attributes. Within this group are intermediate pioneer plants and birds of a high body mass, which are more vulnerable to extinction. Therefore, an effective strategy for conserving the forest must ensure the protection of the birds with high body mass and to restore the connectivity at the landscape level using intermediate pioneer plant species that are the most consumed by birds in the network.

**Key words:** *Mutualistic networks, frugivory, San Antonio cloud Forest.*

## 2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO

### 2.1 PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN Y JUSTIFICACIÓN.

Se estima que en los bosques tropicales, entre el 50% y el 90% de todos los árboles y arbustos son dispersados por animales, y cerca del 20-50% de aves y mamíferos consumen frutos al menos una parte del año (Fleming *et al.* 1987). Estas interacciones planta-animal se ensamblan en redes mutualistas con beneficios recíprocos y conforman la estructura física de la biodiversidad (Bascompte y Jordano 2007). Por lo tanto, el desafío actual en la biología de la conservación es entender cómo la biodiversidad es afectada a nivel de estructura y función, superando las limitaciones de decisiones basadas en listas de especies.

Siguiendo esta idea, el consumo de frutos por aves y la dispersión de semillas que obtienen las plantas, son interacciones claves en los bosques tropicales (Wheelwright *et al.* 1984, Snow 1981). La continua degradación de los bosques afecta estas redes mutualistas y puede ocasionar la desaparición de dispersores claves (Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999). Por esta razón, el presente estudio se enfocó en aportar información sobre las interacciones frugívoras, en su sentido global de red, como base para evaluar las respuestas del bosque de San Antonio-Km 18 ante diversas perturbaciones como la pérdida de hábitat, la fragmentación y el cambio climático (Tylianakis *et al.* 2008).

El bosque nublado de San Antonio está clasificado como un Área Importante para la Conservación de las Aves-AICA y a su vez hace parte de la reserva forestal de la ciudad de Cali. Su conservación tiene una disposición legal estipulada en el artículo 43 del Plan de Ordenamiento Territorial (POT), Mediante el acuerdo 69 del 26 de octubre del año 2000. Se menciona en el artículo que San Antonio “posee una valiosísima diversidad de flora y fauna, y nacimientos de quebradas de importantes afluentes de los ríos Cali y Aguacatal, características que lo definen como un lugar de valor ambiental estratégico tanto para el municipio como para la región”.

Dentro de las investigaciones adelantadas en la zona, existen estudios ornitológicos en San Antonio desde los realizados por Chapman (1917) hasta el estudio de Kattan y colaboradores (1994) e inventarios de su flora (Giraldo 1990). Sin embargo, existía un vacío de información que evaluará las interacciones entre estos dos grupos biológicos. El proyecto ha logrado suplir este vacío, describiendo los patrones de red que conforman la arquitectura de la biodiversidad local, y permitirá tomar decisiones más acertadas en conservación y manejo de los recursos naturales del bosque.

## 2.2 MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

### 2.2.1 ANTECEDENTES

Las interacciones mutualistas son de una gran importancia en la generación de la biodiversidad, y explican fenómenos como la coevolución entre especies (Ehrlich y Raven 1964, Thompson 2005). En el caso de las interacciones planta- animal, son de gran relevancia en la dispersión de semillas y la dinámica de los bosques (Schupp *et al.* 2010). Aun así, hasta hace muy poco se desconocía sobre la organización en red de de estas interacciones. Su estudio comenzó de manera incipiente en el siglo pasado con trabajos clásicos en redes tróficas (Elton 1927) y le siguió el desarrollo de conceptos y terminologías apropiadas (Rejmánek y Stary 1979, Yodzis 1980) que culminó en los primeros trabajos importantes en redes de interacciones mutualistas como el de Jordano (1987).

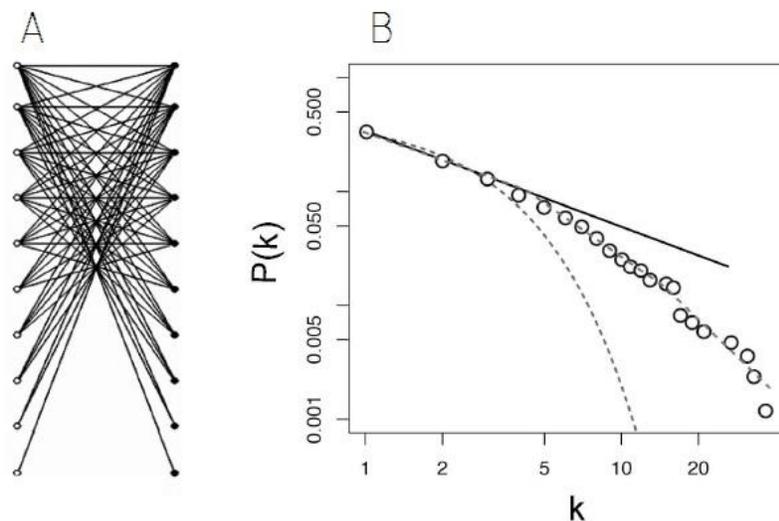
Por otra parte, el análisis de redes tuvo un gran avance gracias a herramientas matemáticas que se desarrollaron recientemente. El desarrollo matemático comenzó utilizando la teoría de grafos, con la cuál Erdős y Reny (1959) representaron una red aleatoria sencilla bastante homogénea donde existe una probabilidad  $p$  de que dos nodos escogidos al azar estén vinculados. En esta representación hay una media de nodos bien definida y no existen nodos mucho más conectados que otros. Sin embargo, el trabajo con redes naturales muestra distribuciones mucho más heterogéneas. El desarrollo de la teoría de este tipo de redes se debió en gran parte a Barabási y Albert (1999) quienes encontraron una distribución de conectividad de escala libre en muchas redes complejas incluyendo internet, que se aproxima a una ley de potencias (*power-law*) con pocos nodos muy conectados y muchos nodos con pocas conexiones.

A partir de estos descubrimientos, el paso lógico siguiente fue hallar el tipo de distribución en la redes de interacciones mutualistas. En un estudio seminal, Jordano y colaboradores (2003), investigaron el grado de distribución de 29 redes de interacciones de polinización y 24 redes de interacciones frugívoras, encontrando una distribución de escala amplia (*Broad-scale*) donde la frecuencia de nodos muy conectados es más baja que en una ley de potencia, lo que genera una caída exponencial en la distribución de frecuencias acumuladas (Amaral *et al* 2000). Dicho de otro modo, la distribución de conectividad está truncada para valores elevados donde a partir de cierto grado de conectividad disminuye la probabilidad de tener nodos extensamente conectados. Con estos resultados y posteriores estudios, fue posible la descripción de las propiedades de red que se manejan actualmente, y que permiten un entendimiento mayor a nivel ecológico que no es posible con el estudio de especies aisladas.

## 2.2.2 ESTRUCTURA DE LAS REDES MUTUALISTAS

Las redes de interacciones mutualistas son redes bipartitas, caracterizadas por dos conjuntos distintos de nodos: Plantas y animales. (Fig 1A) Las interacciones se dan entre pares de especies de cada conjunto de nodos y representan un vínculo que implica una reciprocidad. La topología de la red indica la forma de la distribución de vínculos o enlaces entre especies, lo que llamamos distribución de grado o de conectividad. La *conectividad* indica la densidad de vínculos entre los vértices de la red, y es una medida importante de cohesión entre los nodos.

Las interacciones mutualistas tienen una distribución de escala amplia siguiendo una ley de potencia truncada (Fig 1B) con una característica fundamental: Encontramos muchas especies con pocos vínculos, y unas pocas especies muy conectadas (Jordano *et al.* 2003)



**Fig 1.** A. Diagrama de una red bipartita anidada (Tomado de Guimarães *et al.* 2006) B. Distribución de probabilidad  $P(k)$  de nodos con  $k$  interacciones. Las líneas son ajustes a diferentes tipos de distribuciones: Negro, ley de potencias; segmentada, ley de potencia truncada; punteada, exponencial (Tomado de Jordano *et al.* 2009)

En las redes mutualistas se presentan restricciones biológicas, especialmente fenológicas y morfológicas, que resultan en interacciones que no pueden realizarse (Olesen *et al.* 2011). Por ende, se presenta una baja *conectancia*, definida como las interacciones potenciales que ocurren realmente. A medida que aumenta la diversidad de especies, aumenta la diversidad de interacciones y la conectancia disminuye exponencialmente. Este patrón se presenta en muchas redes ecológicas estudiadas (Cohen 1978, Dunne *et al.* 2002, Jordano 1987)

Las redes mutualistas presentan en la mayoría de los casos una baja conectancia y no tienen nodos hiperconectados cuya eliminación fragmenta rápidamente la red entera (Albert *et al.* 2000). Por lo tanto son muy estables y robustas a la eliminación de nodos, en este caso a las consecuencias de la extinción de especies (Memmot *et al.* 2004) lo que explica la persistencia de la biodiversidad aún ante perturbaciones como la pérdida de hábitat (Fortuna y Bascompte 2006). No obstante, la cacería y la tala dirigida tienen efectos negativos significativos sobre la dispersión de semillas (Markl *et al.* 2012), lo que constituye una clase de ataque dirigido a algunos nodos bien conectados.

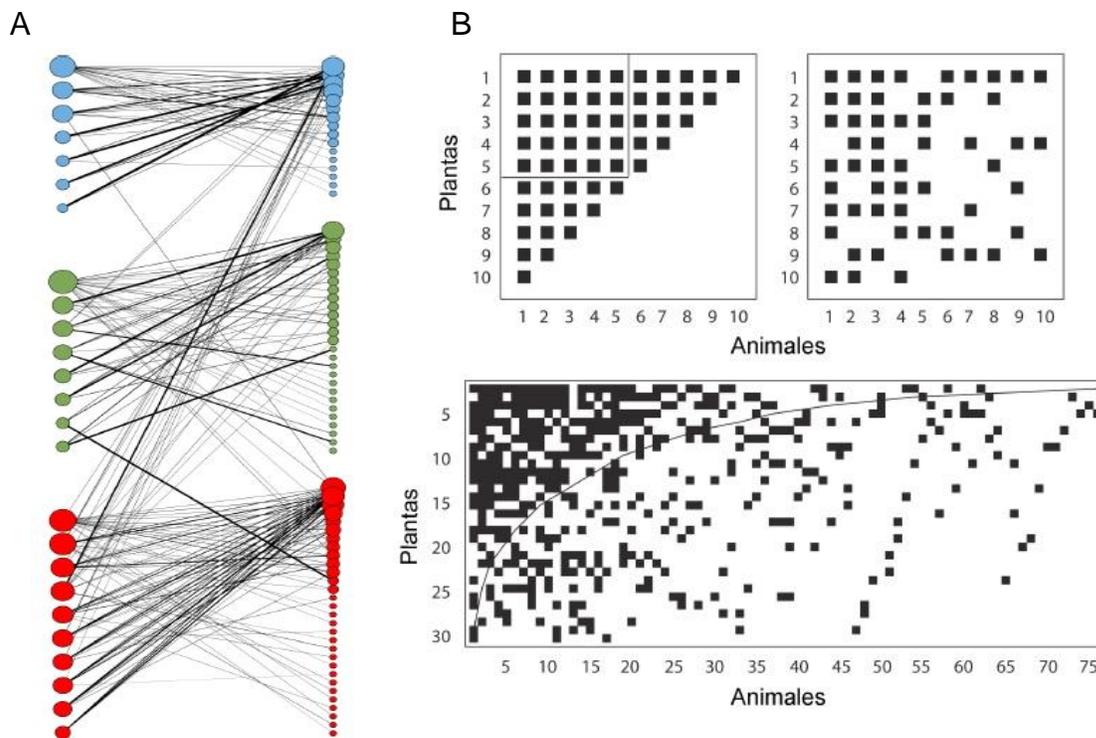
La arquitectura de las interacciones mutualistas se ensambla en una *estructura anidada*, en la cual las especies con más interacciones interactúan con un subconjunto de las especies con menos interacciones (Fig 2B), de manera análoga a muñecas rusas unas en otras. (Bascompte *et al.* 2003). Esta estructura es robusta al esfuerzo de muestreo, porque las especies más abundantes y generalistas que conforman la red sean las primeras en ser detectadas, seguido de las capas de especies que se construyen alrededor de esta, elucidando rápidamente el grado de anidamiento de la red. (Nielsen y Bascompte 2007) Adicionalmente, las redes mutualistas tienen un grado importante de *modularidad* (Olesen *et al.* 2007) donde los módulos son subconjuntos de especies que están más conectados entre ellos que con especies de otros módulos (Fig 2A).

La modularidad es un índice global que describe la red entera y dentro de los módulos, los nodos con las mismas propiedades topológicas se pueden clasificar de acuerdo a su rol funcional (Guimera y Amaral 2005, Olesen *et al.* 2007). Para esto una de las herramientas más valiosas y precisas son las medidas de *centralidad*, que indican la importancia relativa de cada nodo dentro de la red. Desde un punto de vista ecológico, las medidas de centralidad permiten la identificación de las especies claves y los distintos roles que cumplen que definen la estructura de la red (González *et al.* 2010).

Se ha debatido bastante la relación entre las propiedades estructurales de las redes mutualistas y la estabilidad de las comunidades ecológicas. Las redes usualmente exhiben un grado de anidamiento y de modularidad simultáneo, con una estructura modular en la cual los módulos tienen una estructura anidada. (Lewinsohn *et al.* 2006). La relación exacta entre estos dos patrones depende del tipo de interacción entre recursos y consumidores. Una alta conectividad y grado de anidamiento promueve la estabilidad de las redes mutualistas, mientras las redes tróficas son más estables con una alta modularidad y arquitecturas no muy conectadas (Thébault y Fontaine 2010, Kondoh *et al.* 2010). Aunque todavía no hay un consenso, el anidamiento parece ser la pieza fundamental que explica la coexistencia de las especies y el mantenimiento de la biodiversidad (Bascompte *et al.* 2006, Bastolla *et al.* 2009). Específicamente, un alto grado de anidamiento con interacciones fuertes y simétricas es determinante (Okuyama y Holland 2008).

El origen de este patrón de red responde a causas ecológicas complejas. Mediante modelos analíticos y numéricos, se ha sugerido que el anidamiento emerge como la consecuencia de un principio de optimización que intenta maximizar la abundancia de las especies: Cuando se incrementa el número de individuos de una comunidad, sigue un incremento en el anidamiento de la matriz de interacciones (Suweis *et al.* 2013). Por ende, el anidamiento se logra incrementando el tamaño de la comunidad, la diversidad de especies y el número de interacciones. Las comunidades mutualistas entonces presentan relaciones positivas de complejidad y estabilidad, de acuerdo a lo planteado por Roberts (1974) y en oposición a lo propuesto por el físico Robert May (1972).

En síntesis, la estructura de las redes mutualistas es bastante heterogénea, construida sobre interacciones con una estructura anidada que responde a causas ecológicas, razón por la cual las interacciones entre especies conforman la estructura física de la biodiversidad (Bascompte y Jordano 2007).



**Fig 2.** A. Diagrama de una red con tres módulos bien definidos (Tomado de Fortuna *et al.* 2009) B. En el panel izquierdo superior se ilustra una estructura perfectamente anidada, y en el panel derecho una estructura al azar. El panel inferior muestra una matriz de interacciones real que no es perfectamente anidada, pero se desvía de un patrón aleatorio. (Tomado de Jordano *et al.* 2009)

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1 OBJETIVO GENERAL**

Caracterizar la estructura de la red de interacciones mutualistas entre plantas ornitócoras y aves frugívoras en el bosque nublado de San Antonio-km 18.

#### **3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. Identificar las interacciones mutualistas frugívoras entre plantas y aves en el bosque de San Antonio-km 18.
2. Determinar la conectividad, el grado de anidamiento y la modularidad de la red de interacciones mutualistas.
3. Evaluar la centralidad de las especies y la robustez de la red

## 4. METODOLOGÍA

### 4.1 ÁREA DE ESTUDIO

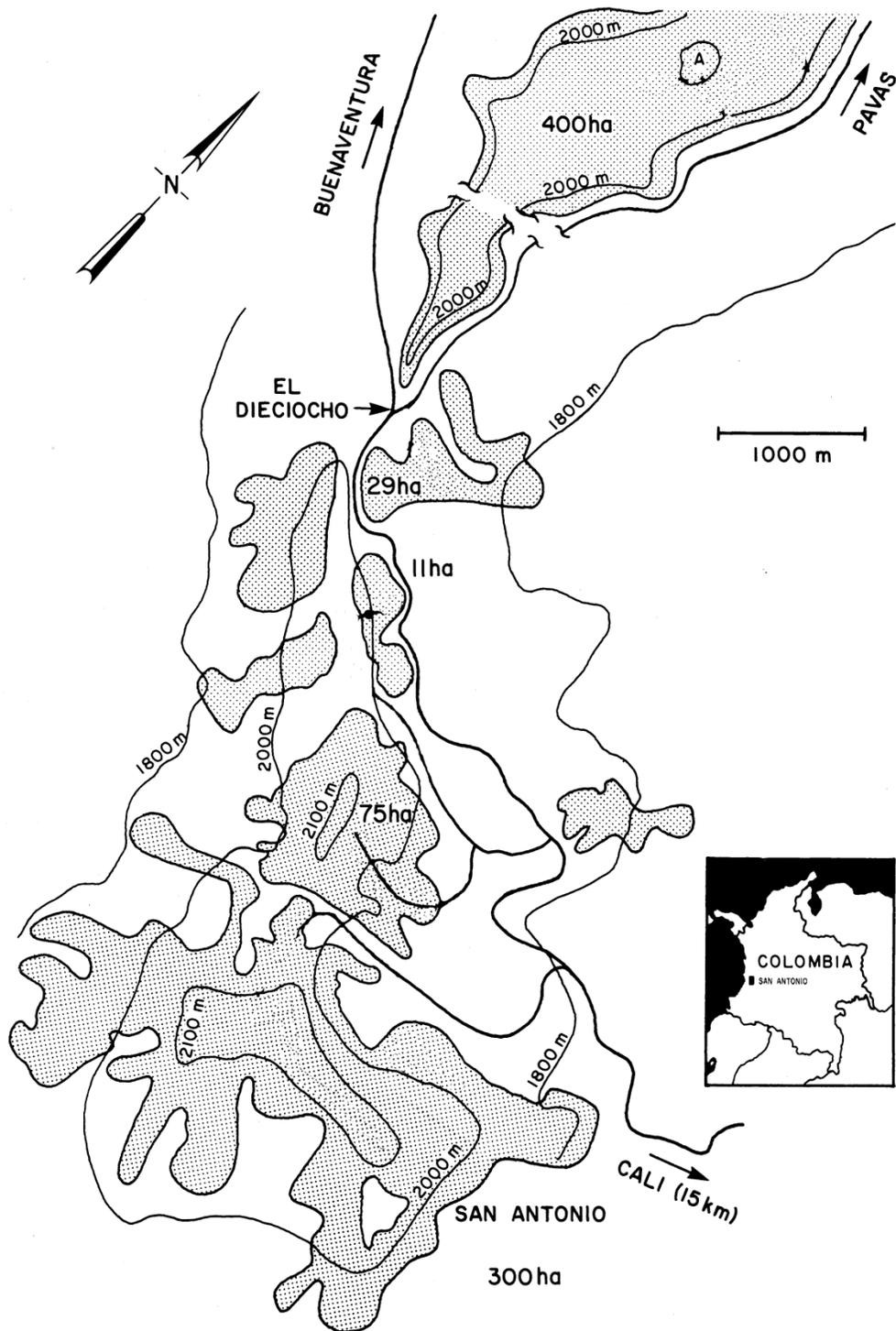
#### 4.1.1 LOCALIZACIÓN Y UBICACIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO.

El bosque nublado de San Antonio y sus alrededores, el kilómetro 18, están ubicados al occidente de la Ciudad de Cali, entre los kilómetros 14 a 23 de la vía Cali-Buenaventura. El lugar corresponde a la zona más baja de la Cordillera Occidental entre los Farrallones de Cali al sur y la Cuchilla Atravesada al norte, separando la vertiente del Pacífico de la del Cauca. El área total muestreada tiene una extensión aproximada de 700 ha, con una elevación entre los 1.800- 2.200 m (Fig 3). Su altura máxima se registra en el cerro de la Horqueta a 2.253 msnm (03°29'N, 76°37'W). El área se considera un bosque subandino en la clasificación de ecosistemas estratégicos para el Valle del Cauca de la CVC (Gómez 2003) y como un bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB) en el sistema de zonas de vida de Holdridge.

El muestreo se realizó en San Antonio en el camino que conduce al cerro de la horqueta, el camino desde el km 18 hasta Pavas, la finca Alejandría (03° 32'N 76°36'W) y los otros múltiples trayectos y caminos que atraviesan el área (De ahora en adelante, San Antonio). Los trayectos designados para el muestreo cubrieron sitios en diferentes estados sucesionales y de perturbación.

#### 4.1.2 CLIMA

San Antonio posee una temperatura anual entre 12-20 °C con un promedio de 16°C y una precipitación media anual de 1.967 mm. Se presentan dos picos de lluvia con un 47% de la precipitación entre los meses de Abril-Mayo y Octubre-Noviembre. Debido a su ubicación en la cresta de la montaña, el bosque presenta una alta humedad relativa dada influencia de los vientos húmedos provenientes del pacífico, que al chocar contra el filo de la montaña en el Cerro de la Horqueta se condensan ocasionando una neblina que cubre al bosque especialmente en las horas de la tarde. Las aguas provenientes de las lluvias y las condensaciones alimentan tres cuencas hidrográficas: el Río Cali, el Río Aguacatal y el Río Dagua (Álvarez *et al.* 1987)



**Fig 3.** Mapa del área de San Antonio- el km 18. Tomado y modificado de Kattan *et al.* 1994

## 4.2 VEGETACIÓN

La estructura del bosque de San Antonio fue estudiada por Kattan y colaboradores (1984) donde definieron mediante estratos su composición florística. Allí se encuentran árboles y arbustos tanto de sucesiones tempranas como de sucesiones tardías, posiblemente debido a perturbaciones que ocurren por causas naturales. Actualmente, los bosques de San Antonio forman una matriz heterogénea más o menos continua entre pequeñas fincas de recreo y casas suburbanas. También se encuentran pequeños parches de bosque primario en las partes altas, especialmente las crestas de la cordillera y los cañones donde se encuentran pequeños tributarios del río Aguacatal. A continuación se presenta una descripción con los grupos botánicos más importantes para cada estrato del bosque.

En el suelo, la capa de materia orgánica es bastante significativa y aquí se encuentran plantas herbáceas, tales como helechos, gesneriáceas, algunas aráceas (*Anthurium*). Hay abundancia también de plantas vasculares sin semilla en lugares más abiertos especialmente *Sellaginella* y *Lycopodium*, que también están siendo colonizados por el helecho marranero (*Pteridium aquilinum*) El otro componente son las plántulas principalmente de palmas, rubiáceas y de especies de distintos estados sucesionales que comienzan su desarrollo.

El estrato arbustivo de 2 a 5 m de altura está dominado por rubiáceas del género *Palicourea*, *Psycotria* seguido de las palmas con una alta representatividad de *Chamaedorea*, *Geonoma*, y también se encuentran en gran proporción especies de los géneros *Solanum*, *Piper*, *Peperomia*, *Cybianthus*, *Alloplectus*, *Trema* y *Miconia*. En los bordes es frecuente la invasión del ojo de poeta (*Thunbergia alata*)

En los estratos medios de 5 a 15 m dominan *Prestoea*, *Weinmannia*, *Heisteria*, *Guettarda*, *Cordia*, *Schefflera*, *Saurauia*, *Clusia* y helechos arbustivos del género *Cyathea*. En el dosel se encuentran individuos de los géneros *Cecropia*, *Ficus*, *Oreopanax*. Los individuos de *Tibouchina lepidota* alcanzan hasta 26 m de altura. La mayor parte de la vegetación combina especies de bosque primario como *Guatteria*, *Eschweilera*, *Ilex*, *Ocotea*, *Nectandra*, *Pseudolmedia*, *Clarisia*, *Hieronyma*, *Tapirira*, *Billia*, *Prunus* típicos de bosques primarios con otros de crecimiento secundario como *Ladenbergia*, *Croton*, *Sapium*, *Chrysochlamys* y *Cecropia*.

Existe un alto nivel de epífitismo con hasta 15 individuos en un solo árbol, siendo las familias predominantes Bromeliaceae, Araceae, Orchidaceae y Gesneriaceae. A su vez la abundancia de musgos es característica de estos bosques. También hay una buena representatividad de bejucos principalmente con *Bomarea Cavendishia*, *Carludovica* y *Cupania*, así como hemiepífitas de la familia Santalaceae (*Phoradendron*) y Loranthaceae.

### 4.3 COMUNIDAD DE AVES FRUGÍVORAS

San Antonio posee una gran riqueza de especies de aves frugívoras con al menos 71 de ellas (>50% de la dieta, Fleming *et al.* 1987), representando 18 familias y 47 géneros (Anexo 1). Entre los frugívoros del bosque de San Antonio se encuentran dos especies endémicas: *Odontophorus hyperythrus* y *Chlorochrysa nitidissima* las cuales están amenazadas a nivel global y regional (Rengifo *et al.*, 2002) y dos casi endémicas: *Ramphocelus flammigerus* y *Tangara vitriolina*. Cuatro especies adicionales; *Ortalis columbiana*, *Psittacara wagleri*, *Pharomachrus auriceps* y *Trogon collaris* presentan grados de amenaza a nivel regional (Castillo y González 2007) aunque *O. columbiana* ha incrementado sus poblaciones considerablemente y es una especie muy común en San Antonio (obs. pers.)

En un monitoreo de la avifauna de San Antonio (Convenio CVC 051 de 2007) se realizó la distribución de especies de aves según el gremio alimenticio, determinando que para la zona predominan pequeñas aves frugívoras – omnívoras de dosel y de borde de bosque. En contraste, los grandes frugívoros de dosel estuvieron entre los gremios menos representados. La fragmentación que experimentó el bosque a principios del siglo pasado afectó diferencialmente a estas especies (Kattan *et al.* 1994)

Por otra parte, las bandadas mixtas son un evento común y de una alta importancia para la dispersión de frutos en los bosques de San Antonio. Giraldo (1985) reporta 42 especies participando de bandadas mixtas en San Antonio, de las cuales 20 son aves frugívoras. Entre estas, 15 pertenecen a la familia Thraupidae, incluidas *Anisognathus somptuosus*, *Chlorophanes spiza*, *Chlorochrysa nitidissima* y el grupo del género *Tangara*. En este estudio también se observó una participación menor de *Iridosornis porphyrocephalus*. Las tangaras parecen ser las especies núcleo con un rol especial en la formación y el mantenimiento de las bandadas mixtas en las montañas andinas (Arbeláez-Cortés y Marín-Gómez 2012, Bohórquez 2003), debido a características como plumajes coloridos y movimiento sincronizado al cual otras especies pueden unirse. (*sensu* Moynihan, 1979).

## 4.4 COLECTA DE DATOS

### 4.4.1 MUESTREO DE LAS INTERACCIONES MUTUALISTAS

El muestreo se hizo mediante trayectos designados en el área de estudio (Fig 3) usando observaciones puntuales donde se hacían escaneos cortos en la vegetación (típicamente <3min) para registrar las interacciones frugívoras. Luego de detectar actividad frugívora, en cada planta me detenía hasta no encontrar más evidencias de consumo de frutos luego de 10 minutos. Los eventos de consumo dudosos no fueron registrados, y se tuvo especial cuidado en observar que efectivamente el ave estaba consumiendo el fruto. Todas las aves que consumieron frutos fueron registradas. En este trabajo consideré toda ave que consume un fruto como potencial dispersor de semillas, dado que aún las especies depredadoras ocasionalmente dispersan semillas (Schupp 1993).

Los recorridos en trayectos son especialmente útiles para áreas muy diversas, donde se encuentran especies de plantas con tasa de visita muy baja y en las cuales no es factible usar observaciones focales en plantas. De esta manera, con las observaciones puntuales se pueden abarcar más plantas y aves en el muestreo, incrementando las posibilidades de detectar eventos raros e infrecuentes (Jordano *com. pers.*) Una excepción son las aves frugívoras de sotobosque, las cuales pueden ser importantes dispersoras pero su baja detectabilidad requiere de metodologías específicas para su muestreo. Entre las plantas, las epífitas son una fuente de alimento para las aves, pero en la red son relativamente escasas debido a la dificultad que implica observar sus interacciones.

Las interacciones se registraron entre Junio y Noviembre de 2013 haciendo sesiones de observación entre las 6:00-11:00 horas y las 15:00-18:00 horas para un total de 16 semanas con una intensidad de muestreo de 512 horas. Las observaciones en campo se efectuaron con binoculares 8x42, y las aves se determinaron con apoyo de guías de campo (Hilty y Brown 1986, McMullan *et al* 2010) siguiendo la nomenclatura de acuerdo a Remsen *et al.* (2013).

### 4.4.2 DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE PLANTAS ORNITÓCORAS EN FRUTO

Se identificaron las especies de árboles y arbustos que fueron consumidos por las aves, y cada especie se describió de acuerdo con las siguientes características ecológicas y morfológicas (Anexo 2): Hábito de crecimiento, estado sucesional, diámetro y color del fruto. Los frutos se colectaron y se congelaron para realizar las mediciones. Para el diámetro, se colectaron 5-10 frutos de cada individuo entre 2-10 plantas distintas de la misma especie para obtener un promedio ponderado.

El diámetro se midió con un pie de rey SPi a los 0.1 mm. El valor registrado es el máximo de longitud entre el ancho o largo del fruto, considerando de esta forma la dimensión que puede ser más restrictiva para el consumo por parte de las aves, dependiendo del tamaño del pico.

#### 4.5. ANÁLISIS DE LOS DATOS

Para realizar el análisis de las interacciones, organicé una matriz de adyacencia con las especies de aves (A) en filas y las especies de plantas (P) en columnas. La matriz es binaria donde la interacción entre una planta y un ave se representa con un valor de 1, y en el caso de no haber interacción con un 0. (Disponible en formato Excel a petición).

##### 4.5.1 EVALUACIÓN DE LA REPRESENTATIVIDAD DEL MUESTREO

Para evaluar si el estudio detectó la mayoría de interacciones frugívoras, se hizo un análisis generando una curva de acumulación de interacciones en función del esfuerzo de muestreo. Como unidad muestral se utilizó cada semana, considerando las interacciones que allí se registraron. Se hicieron 100 aleatorizaciones de las semanas usando el programa EstimateS 9.1 (Colwell 2013) y se calculó la riqueza asintótica de las interacciones con el estimador no paramétrico Chao 2 (Chacoff *et al.* 2012)

El porcentaje estimado de la riqueza asintótica de interacciones se definió como:

$$\%S_o = 100 \frac{S_o}{S_E}$$

Donde  $S_o$  es la riqueza de interacciones observada y  $S_E$  es la riqueza estimada por Chao 2.

##### 4.5.2 CONECTIVIDAD DE LA RED.

Se calculó el número de especies de plantas (P), el número de aves frugívoras (A) y el tamaño de la red (S). Seguidamente se determinaron las interacciones potencias (A x P) y el número observado de interacciones (L). Estos datos fueron usados para describir la conectividad con dos parámetros: conectancia y densidad de la red. La conectancia,  $C = L/(AxP)$  se interpreta como la proporción de

interacciones registradas del total de interacciones potenciales. La densidad de la red  $L/(A+P)$ , como la media del número de interacciones por especie. Los análisis se hicieron utilizando el paquete Bipartite 2.02 (Dormann *et al.* 2008) implementado en el software estadístico de distribución libre R 3.0.2 (R Core Team, 2013).

#### 4.5.3 GRADO DE ANIDAMIENTO Y MODULARIDAD

El grado de anidamiento se calculó usando el algoritmo NODF propuesto por Almeida-Neto y colaboradores (2008) implementado en el programa ANINHADO 3.0 (Guimarães y Guimarães 2006). Los valores de NODF oscilan entre 0 y 100, donde N toma valores próximos a 100 en matrices muy anidadas. La significancia de NODF se estimó usando un procedimiento de Monte Carlo.

El grado de anidamiento obtenido se comparó con un modelo nulo (Ce en ANINHADO) generando 1000 matrices aleatorias del mismo tamaño que la registrada, donde la probabilidad de interacción entre una planta y un frugívoro es proporcional a su número total de interacciones (Bascompte *et al.* 2003). El valor de P se definió como la fracción de matrices aleatorias que tuvieron un NODF igual o mayor que la matriz real. Cuando ninguna matriz tenía un valor mayor de NODF que la matriz real, se definió  $p < 0.001$  (Mello *et al.* 2011a)

La modularidad se detectó con el programa MODULAR (Marquitti *et al.* 2013) que identifica módulos no solapables formados por plantas y aves de manera simultánea. El programa tiene la ventaja de que incorpora la función de modularidad propuesta por Barber (2007) la cual está diseñada específicamente para redes bipartitas, y tiene el mejor comportamiento para detectar la modularidad en matrices de presencia-ausencia (Thébaud 2013). Esta función se calcula cómo:

$$M_B = \sum_{i=1}^{N_m} \frac{L_i}{L} - \left( \frac{k_i^C - k_i^R}{L^2} \right)$$

Donde  $N_m$  es el número de módulos,  $L$  es el número de vínculos en la red,  $L_i$  es la suma de vínculos en el módulo  $i$ ,  $k_i^C$  es la suma del número de vínculos en el módulo  $i$  que pertenecen al conjunto de plantas C y  $k_i^R$  es la suma del número de vínculos dentro del módulo  $i$  que pertenecen al conjunto de aves R.

En el programa se usó un algoritmo de recocido o enfriamiento simulado (*Simulated annealing*) para maximizar la función de modularidad  $M_B$ , el cual es considerado uno de los métodos más precisos para la detección de módulos en

redes bipartitas (Sawardecker *et al.* 2009). Los parámetros para el algoritmo se definieron de acuerdo a las especificaciones estándar, donde la temperatura inicial se fijó en 2, el factor de iteración en 1.1 y el factor de enfriamiento en 0.995. El análisis se corrió con 1000 iteraciones. La significancia de  $M$  se estimó generando 1000 matrices aleatorias del mismo tamaño que la registrada, utilizando el mismo modelo nulo que para el grado de anidamiento.

Una buena partición maximiza el número de vínculos *dentro* de los módulos y minimiza el número de vínculos *entre* los módulos. El número de módulos es un resultado del proceso de optimización sin necesidad de especificar un valor *a priori*.  $M_B$  varía de 0 a  $1-1/n$  donde  $n$  es el número de módulos. Los valores de  $M$  cercanos a 1 indican una mayor modularidad en la red. Debido a su naturaleza heurística, los resultados pueden variar con diferentes corridas. Por esto, se corrieron los análisis 25 veces y se usó el valor máximo de  $M$  obtenido para designar la modularidad de la red (Fortuna *et al.* 2010)

Desde un punto de vista práctico, es importante una vez confirmada la modularidad en la red, asignar de manera definitiva cada especie a un módulo en particular. El inconveniente radica en que la maximización de la modularidad exhibe soluciones degeneradas obteniendo particiones relativamente diferentes entre las especies cada vez que se corren los análisis. Por lo tanto, cualquier resultado que implique una partición en particular debe ser interpretado con cuidado (Good *et al.* 2010).

Para resolver este problema, la aproximación más sólida es encontrar especies que se agrupan juntas en las diferentes particiones lo que permite incrementar la confianza en los módulos generados. Se usó entonces el programa Coral (Filippova *et al.* 2012) que permite comparar diferentes particiones mediante un set integrado de visualizaciones. El programa calcula con un algoritmo dinámico los grupos de especies núcleo que representan los módulos más fidedignos y los ilustra en una matriz de co-agrupamiento, con lo que se determinó la partición más representativa para los módulos en la red de frugivoría de San Antonio.

Con el fin de estudiar los mecanismos que afectan la modularidad se comparó si existen diferencias significativas entre la masa corporal de las aves y el diámetro del fruto de las plantas entre los módulos. La masa corporal provee una forma sencilla de condensar una gran cantidad de información biológica que puede explicar una gran parte los patrones obtenidos en las redes ecológicas (Woodward *et al.* 2005). Los valores de masa corporal de las aves se obtuvieron de la literatura y se transformaron logarítmicamente. Usé una prueba de Kruskal-Wallis para comparar la masa corporal y el diámetro de los frutos entre los módulos. Estos análisis se hicieron en el paquete estadístico R.

#### 4.5.4 CENTRALIDAD DE LAS ESPECIES EN LA RED DE INTERACCIONES

Para determinar el rol funcional de las especies en la red de frugivoría se utilizaron dos índices de centralidad descritos a continuación:

*Centralidad de grado*: El número de interacciones que tiene cada especie.

*Cercanía (Closeness centrality)*: El promedio de las geodésicas (distancias más cortas) de una especie hacia todas las demás. Describe que tan cerca está una especie del resto de las especies en la red.

Las especies con una alta centralidad de grado comparadas con otras especies en la red se clasifican como especies con una alta centralidad local (*hubs*), mientras las especies con una alta cercanía se clasifican como conectoras (Mello *et al.* 2011a). Se calculó también la distancia promedio entre especies (*Average path length*) que representa el promedio de las distancias más cortas entre dos especies en la red. Adicionalmente, para calcular la distancia entre las aves frugívoras, se transformó la red de interacciones bipartita a una proyección unipartita, donde los vértices son las especies de aves y los vínculos son una especie de planta compartida al menos una vez entre dos pares de aves. De la misma manera se hizo para las plantas. Todos los cálculos de centralidad se hicieron con el programa Pajek 3.14 (Batagelj y Mrvar, 2013)

#### 4.5.5 ROBUSTEZ DE LA RED

Para evaluar la robustez de la red a la extinción de especies, se hicieron simulaciones Montecarlo con 1000 iteraciones donde se removieron especies de plantas o aves directamente de la red siguiendo dos estrategias: Eliminación aleatoria y eliminación selectiva desde las especies más generalistas a especialistas. De esta forma, se construyeron curvas de extinción trazando el número de especies que sobreviven en la red contra el número acumulado de especies removidas. Luego se calculó el área bajo la curva de extinción correspondiente al índice de robustez (R) el cual explica que tan rápido colapsa una red con las extinciones acumuladas. El índice tiene un rango entre 0 y 1, donde valores cercanos a 1 indican una curva que decrece muy lentamente con la eliminación de especies, mientras valores próximos a 0 indican una red que colapsa rápido con las primeras especies removidas. El índice puede subestimar la robustez de la red ya que representa el peor caso de extinciones sin la resiliencia que caracteriza a los sistemas biológicos. No obstante, esta medida es una buena aproximación teniendo en cuenta que la eliminación de especies en las simulaciones no representa extirpaciones en la comunidad ecológica, sino la exclusión de las especies en el servicio de dispersión local.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 ESTRUCTURA DE LA RED DE INTERACCIONES MUTUALISTAS

A nivel de la red se registraron un total de 75 especies de aves (A) que consumieron frutos de 60 especies de plantas (P) para un tamaño de red de 135 especies (S). El número de interacciones potenciales (A x P) fue 4.500 y el número observado de interacciones (L) fue 720 para una conectancia (C) del 16%. La densidad de la red fue de 5,3 vínculos por especie. Se estima que la representatividad del muestreo está en un 80,13% de la riqueza asintótica de interacciones frugívoras en esta comunidad. Por lo tanto, es factible asumir que la red es robusta a un esfuerzo de muestreo mayor.

Las aves registradas corresponden a 19 familias y 59 géneros, con una representatividad importante del género *Tangara* (8 especies) que en total representaron el 17,5% de las interacciones en la comunidad. La gran mayoría de las especies observadas son residentes (69, o el 92%) mientras seis (8%) son migratorias: *Cardellina canadensis*, *Catharus ustulatus*, *Parula pitiayumi*, *Pheuticus ludovicianus*, *Piranga rubra* y *Setophaga fusca*. En total las migratorias representaron el 3,75% de las interacciones. De estas sólo *C. ustulatus* es mayoritariamente frugívora, mientras las demás son insectívoras que consumen frutos de manera ocasional.

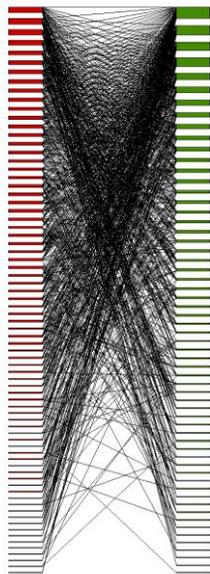
Las plantas registradas pertenecen a 38 familia botánicas, con una amplia representación de géneros característicos de los bosques andinos como *Miconia*, *Palicourea*, *Cecropia*, *Solanum*, *Ocotea* entre otros. Los hábitos de crecimiento fueron: árboles (31 especies), arbustos (15), palmas (5), arbustos hemipárasitos (3), epífitas (3) y 1 planta trepadora (Anexo 1). La mayoría de especies fueron pioneras intermedias (31), seguidas de sucesionales tardías (23) y 4 de sitios abiertos. Esta diversidad conforma una muestra bastante representativa del conjunto alimentario del que disponen las aves frugívoras.

La red de frugivoría en San Antonio está bastante anidada (NODF = 41,22,  $P < 0,001$ ) lo que indica que hay un grupo de generalistas con más interacciones que interactúan con un subconjunto de las especies con menos interacciones (Fig 4). Se encontró también que la red es significativamente modular ( $M = 0,28$ ,  $P < 0,001$ ) por lo que se encuentran grupos de especies que interactúan más entre ellos que con grupos de otras especies. En cuanto a la composición de los módulos, de las 25 particiones analizadas se encontraron 11 con 6 módulos, 12 con 5 módulos, 1 partición con 7 módulos y una con 4. El consenso obtenido con la visualización de los grupos centrales fue una partición con 5 módulos (Fig 5).

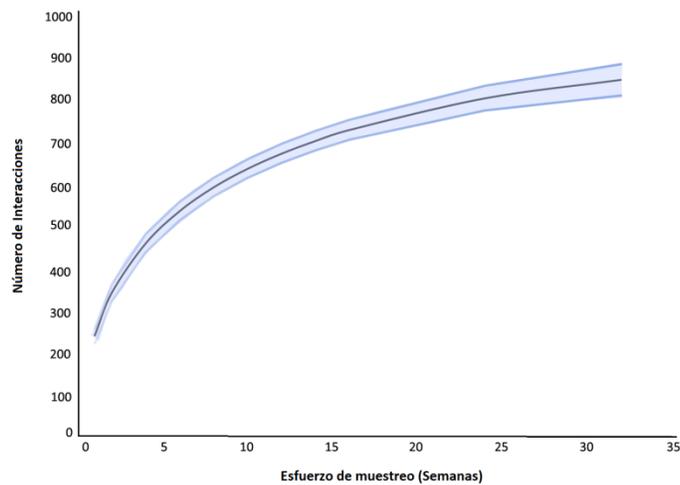
A



B

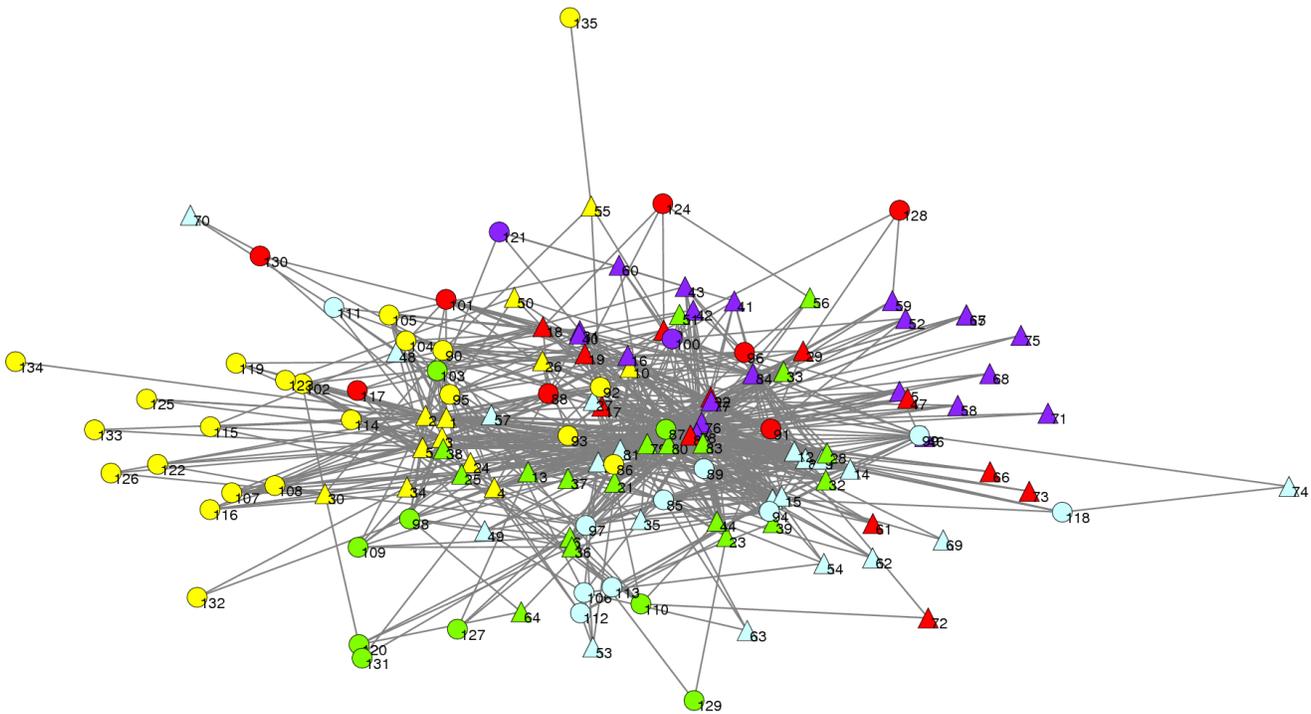


C



**Fig 4.** A. Matriz de interacciones frugívoras. Cada cuadro representa una interacción potencial entre un ave y una planta ornitócora, donde los cuadros con color rojo representan una interacción registrada. Las filas y columnas se organizaron con las especies siguiendo un orden de mayor a menor número de interacciones para facilitar la visualización del anidamiento. B. Gráfica bipartita con las aves de color rojo y las plantas de color C. Curva de acumulación de interacciones en función del esfuerzo de muestreo.

La masa corporal de las aves varió entre los módulos ( $H= 19,22$ ,  $P<0,001$ , d.f.= 4) y las diferencias significativas se dieron comparando el módulo 2 ( $Me=142,35$  g) con los módulos 4 ( $Me=17,75$  g) y 5 ( $Me=23,0$ ). En cambio, el diámetro del fruto no difiere significativamente entre los módulos. ( $H=8,43$ ,  $P=0,08$ , d.f.=4). La mediana de la masa corporal entre los módulos tampoco estuvo significativamente correlacionada con la mediana del diámetro del fruto ( $r=0,80$   $P=0.11$ , d.f.=3). Sin embargo, al considerar la red entera, la correlación entre la masa corporal de las aves y del diámetro del fruto fue bastante significativa ( $r=0,98$   $P<0,001$  d.f.= 58) encontrando que las especies de aves más grandes pueden consumir frutos de mayor tamaño lo que explica las diferencias en peso corporal en los módulos.



**Fig 5.** Modularidad en la red de frugivoría en el bosque nublado de San Antonio. Las plantas están representadas como círculos y las aves como triángulos. Cada módulo está identificado con un color diferente. Las especies con más vínculos y que son más centrales en la red se dibujan se ubican en el centro de la figura. Los números de las especies siguen el orden en la matriz de interacciones. La figura fue dibujada manualmente usando Pajek 3.14

### 5.3 CENTRALIDAD DE LAS ESPECIES

Los índices de centralidad de grado y de cercanía tuvieron una correlación bastante alta ( $\rho= 0,84$ ,  $P<0,00$  d.f.=133) por lo que ambos muestran resultados similares. Se encontró entonces que para San Antonio, las especies con mayor número de interacciones son a su vez las más centrales dentro de los módulos y conectoras entre los módulos.

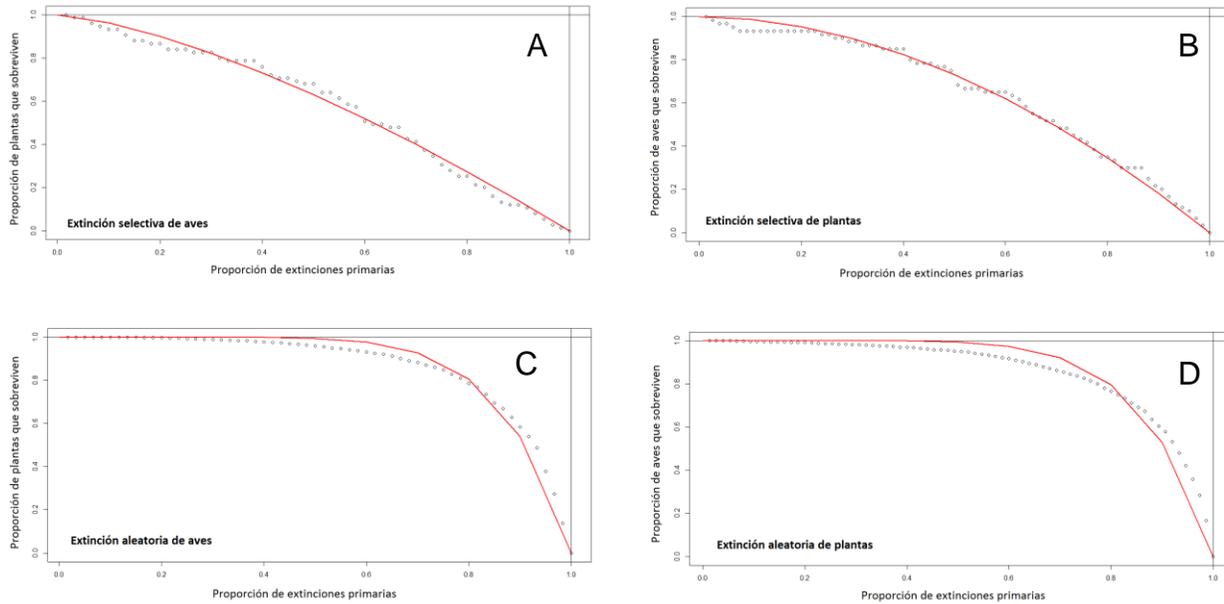
A nivel de la red, se encontró que la distancia promedio entre dos especies de plantas y aves es de 2,6 vínculos. La distancia promedio entre dos especies de aves que comparten una planta en común es de 1,15 vínculos. La distancia promedio entre dos especies de plantas que comparten un ave frugívora en común es de 1,31 vínculos.

**Tabla 1.** Las 10 especies de plantas y aves más centrales en la red de interacciones.

AVES		PLANTAS	
Especie	Número de interacciones	Especie	Número de interacciones
<i>Aulacorhynchus haematopygus</i>	29	<i>Miconia lehmanii</i>	57
<i>Ortalis columbiana</i>	28	<i>Miconia caudata</i>	47
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	25	<i>Cecropia telealba</i>	43
<i>Pipreola riefferii</i>	23	<i>Ficus andicola</i>	43
<i>Chamaepetes goudotii</i>	21	<i>Trema micrantha</i>	31
<i>Euphonia xanthogaster</i>	19	<i>Guettarda crispiflora</i>	30
<i>Tangara xanthocephala</i>	19	<i>Clusia hydrogera</i>	28
<i>Tangara arthus</i>	19	<i>Alchornea grandiflora</i>	23
<i>Tangara labradorides</i>	17	<i>Miconia ceramicarpa</i>	22
<i>Turdus ignobilis</i>	17	<i>Cordia cylindrostachya</i>	21

## 5.4 ROBUSTEZ DE LA RED.

La robustez ( $R$ ) de la red a las extinciones acumulativa fue alta, tanto para la eliminación de plantas ( $R=0,86$ ) como de aves ( $R=0,87$ ). La remoción selectiva de las especies más conectadas genera extinciones secundarias más rápidamente pero la red también se muestra robusta a este tipo de eventos, tanto para la eliminación de plantas ( $R=0,65$ ) como de aves ( $R=0,58$ )



**Fig 5.** Robustez ( $R$ ) a la extinción acumulada de especies. A. Extinción selectiva de aves. B. Extinción selectiva de plantas. C. Extinción aleatoria de aves. D. Extinción aleatoria de plantas.

## 5.5 COMPARACIÓN DE LOS CRITERIOS DE INCLUSIÓN DE ESPECIES EN LA ESTRUCTURA DE LA RED.

La red original de San Antonio incluye todas las especies observadas alimentándose de frutos, aún muchas consideradas predominantemente insectívoras y otras consumidoras ocasionales de frutos. Para determinar el efecto de los criterios de inclusión de especies sobre la red de frugivoría, se construyó una nueva red esta vez incluyendo sólo las especies consideradas mayoritariamente frugívoras ( $> 50\%$  dieta) y obtuvimos los parámetros de la red utilizando la misma metodología que para la red entera. La red resultante tiene 52

especies de aves interactuando con 60 especies de plantas. Los resultados se encuentran en la Tabla 2 en una comparación con la red original y también se adicionan los valores comunes de estos parámetros encontrados en otras redes de dispersión por aves en los trópicos.

Se observa que los parámetros son muy similares. Debido a que la red de frugívoros tiene un tamaño menor, se espera que así disminuyan la conectancia (Jordano 1986) y aumente la densidad de la red, aunque los cambios no son muy significativos. La modularidad continua constante, tanto en el índice de modularidad como en el número de módulos detectados, lo cual indica que las especies que consumen pocos frutos no determinan la estructura modular de la red o conforman un módulo independiente. La diferencia más grande se encuentra en el anidamiento, que para la red completa es un 51,45% mayor. Las especies periféricas promueven un mayor anidamiento debido a que sus pocas interacciones están dirigidas a especies muy conectadas y abundantes. Interesantemente, la robustez de la red permanece estable e inclusive para la red de frugívoros es mayor. Esto se da puesto que ocurren menos extinciones secundarias de aves poco conectadas cuando se elimina una planta al azar.

**Tabla 2.** Comparación de los parámetros de la red de interacciones mutualistas en San Antonio bajo dos criterios diferentes.

Parámetros	Red Completa de frugivoría	Red de frugívoros (>50% dieta)	Valores reportados en la literatura*
Tamaño red	135	112	26- 207
Conectancia	16%	19,70%	10%-19%
Densidad de la red	5,3	5,5	-
Anidamiento	41,22	21,21	31-46
Modularidad	0,28	0,27	0,20-0,42
Número de módulos	5	5	4-5
Robustez (plantas)	0,86	0,85	0,63-0,92
Robustez (animales)	0,87	0,90	0,46-0,83

\*Valores reportados en Mello *et al.* 2011a

## 6. DISCUSIÓN

La red de interacciones mutualistas obtenida para el bosque de San Antonio es una muestra bastante completa del total de interacciones que ocurren en el lugar, a juzgar por la alta representatividad del muestreo. Además, el muestreo mediante trayectos permitió observar las plantas en relación a su abundancia, y los parámetros obtenidos son más cercanos a la estructura real de la red (Gibson *et al.* 2011) debido a que las especies más abundantes tienen un mayor número de interacciones (Bascompte y Jordano 2003; Vázquez *et al.* 2009). Por lo tanto, las interacciones faltantes corresponden eventos de consumo poco frecuentes que influyen muy poco en la estructura de la red (Nielsen y Bascompte 2007). Le sigue que los frutos de las plantas menos abundantes rara vez constituyen una porción importante de la dieta de las aves frugívoras, así como las aves más raras probablemente son menos importantes como dispersoras de semillas para la mayoría de las plantas que las aves más comunes.

La red obtenida es la segunda en tamaño de cualquier red de dispersión publicada y tiene el mayor número de aves registrado hasta el momento, debido a fuertes efectos biogeográficos, porque la mayor riqueza de aves frugívoras se encuentra en los trópicos y es mayor en los Andes (Kissling *et al.* 2009). En San Antonio como en otros bosques andinos, la constante disponibilidad del recurso hídrico permite generar balances positivos de agua y energía para la producción de frutos y lleva a un aumento en la diversidad de plantas de familias como Melastomataceae, Rubiaceae y Lauraceae (Gentry 1995) que producen abundantes recursos para las aves. Esta riqueza de plantas con dispersión zoócora está directamente relacionada con la riqueza de aves frugívoras (Fleming 2005). Se suma que en San Antonio la actividad de fructificación es bastante asincrónica a través del año (Giraldo 1990) y el bosque provee alimento constante a las aves. Estas distribuciones fenológicas altamente solapables de las especies maximizan el número de interacciones realizables (Encinas-Viso *et al.* 2012) y la continua presencia de frugívoros y plantas ornitócoras todo el año resulta en un sistema altamente generalista donde se optimizan las abundancias de las especies y del recurso alimentario (Suweis *et al.* 2013, Zhang *et al.* 2011). Por el contrario, en los bosques templados predominan estrategias especialistas como respuesta a la baja diversidad de plantas y las redes son menos estables (Scheleuning *et al.* 2012).

Analizando los patrones de red, se encuentra que para San Antonio la conectividad termina siendo bastante alta con 5,3 vínculos por especie y una conectancia que está en el rango alto de valores reportados en la literatura (10-19%), a pesar de ser una de las redes más grandes. Sin embargo, debido a que todavía falta por muestrear interacciones, es muy posible que este bosque tenga una conectancia mayor que todos los otros bosques estudiados. La conectancia

es una medida de comunidad básica del número de interacciones mutualistas y cuando su valor es más grande se incrementa la robustez de la red (Staniczenko *et al.* 2013). Para las especies individuales, el número de interacciones es un excelente predictor de su persistencia en la comunidad (James *et al.* 2012). Los estudios de redes muestran que las especies más vulnerables tienen menos interacciones, y a su vez que un ataque dirigido a las especies más conectadas pone en riesgo la red entera (Memmot *et al.* 2004). El análisis de robustez en San Antonio muestra que en efecto, la red de frugivoría colapsaría más rápido si se eliminan las plantas más conectadas en la red, y por el contrario es mucho más robusto a la eliminación aleatoria de especies.

El valor del anidamiento es característico a otras redes estudiadas (NODF 31-46) siendo una de las observaciones empíricas mejor soportadas en los estudios de redes mutualistas (Bascompte *et al.* 2003). Esto implica que existe un conjunto de especies con muchas interacciones, y que las especies con menos interacciones están vinculadas preferencialmente a estas especies más conectadas. Por ejemplo, en San Antonio muchas de las aves con menor nivel de frugivoría consumen *Miconia*, el género con el mayor número de interacciones para las plantas muestreadas. Cuando se volvió a analizar la red esta vez sólo con especies de aves consideradas tradicionalmente frugívoras (>50% dieta en frutos) el anidamiento se redujo en un poco más de la mitad, porque las aves mayoritariamente frugívoras en este sistema tienen estrategias generalistas y consumen una gran cantidad de frutos. También la robustez de la red aumentó ligeramente debido a que las especies restantes están mucho más conectadas y se producen menos extinciones secundarias cuando se remueven las especies.

En cuanto a la modularidad en la red de San Antonio, un índice de 0.28 es bajo lo que indica que muchos vínculos están externalizados entre los módulos en vez de maximizarse entre ellos, y la ubicación de las especies en los módulos es débil a lo mejor. Esto es característico en las redes de dispersión que exhiben entre 4 y 5 módulos y una modularidad entre 0.20 y 0.42 (Mello *et al.* 2011a). En contraste, las redes de polinización tienen alrededor de 8.8 módulos y una modularidad entre 0,42 y 0,64 (Olesen *et al.* 2007). Entre los módulos las especies no parecen estar estrechamente ligadas a un módulo específico debido al alto nivel de generalización en las interacciones frugívoras. Sin embargo, se observa que hay un efecto filogenético bastante marcado donde especies de un mismo género se encuentran ubicadas en el mismo módulo, debido a una alta redundancia funcional de las especies (ej. *Palicourea*, *Miconia*, *Tangara*).

Sólo la masa corporal de las aves presentó diferencias significativas entre los módulos, y aunque estos no parecen estar determinados por las características morfológicas de plantas y aves, a nivel de la red los resultados señalan que las especies de aves de mayor masa corporal consumen de los frutos más grandes, de manera adicional a los frutos pequeños que también consumen, lo que resulta

en dietas más generalistas (Wheelwright 1985) y tienen el mayor número de interacciones.

Esta combinación de rasgos entre consumidores y recursos tiene un importante poder explicativo para dilucidar la estructura de las redes, lo que permite vincular especies ecológicamente importantes con los atributos de la comunidad a gran escala (Eklöf *et al.* 2013). El efecto de la masa corporal es tan importante, que las aves más grandes son también las más centrales en toda la red y funcionan como conectoras siendo responsables de la cohesión y la alta conectancia en la red. Estas especies se conocen como súper-generalistas (Guimarães *et al.* 2011). En cuanto a las plantas, las especies súper-generalistas son pioneras intermedias y no especies de sucesiones tardías de bosques maduros, lo cual lleva a pensar que al menos en los bosques de montaña la diversidad se sustenta gracias perturbaciones naturales que mantienen un paisaje heterogéneo.

Siguiendo con las aves, se ha encontrado que las distribuciones del tamaño corporal en las redes mutualistas están sesgadas hacia las especies pequeñas, lo que implica que el potencial para la redundancia funcional decrece cuando se incrementa el tamaño corporal, y las especies super-generalistas son irremplazables. Por lo tanto, la extirpación de especies grandes puede resultar en la pérdida de muchas interacciones importantes causando cambios dramáticos en la topología de la red (Woodward *et al.* 2005). A nivel ecológico, en los bosques montanos neotropicales la desaparición de las grandes aves frugívoras puede reflejar cambios importantes en la dispersión de semillas y por lo tanto las trayectorias de regeneración luego de una perturbación (Restrepo *et al.* 1997). Además, estas aves son importantes consumidoras y dispersoras de plantas con frutos monospermos y semillas grandes (Levey 1987) y si desaparecen del sistema de dispersión local pueden generar cambios negativos en el reclutamiento y dinámica de estas plantas disminuyendo el fitness de sus poblaciones (Galetti *et al.* 2013).

Estos resultados no serían preocupantes de no ser porque los grandes frugívoros se encuentran en una situación de mayor vulnerabilidad: Son más sensibles a la fragmentación (Kattan *et al.* 1994, Renjifo 1999), y comúnmente son víctimas de la cacería y el tráfico ilegal (Redford 1992, Markl *et al.* 2012). De hecho, la historia del bosque de San Antonio muestra que las extinciones de aves afectaron diferencialmente a las grandes aves frugívoras sobre las otras especies. Un ejemplo fue la extirpación local del compás (*Semnornis ramphastinus*) por la comercialización de sus individuos (Hilty y Brown 1986), un ave que pesa alrededor de 90 g y es altamente frugívora (Restrepo 1999, Short y Horne 2001). Los cambios que debieron ocurrir en la red de dispersión dada la extirpación de esta ave deben haber sido bastante significativos. Se hace necesario diseñar estrategias de conservación para las grandes aves frugívoras, y encaminar los esfuerzos de restauración utilizando plantas pioneras intermedias para mantener la estructura y robustez de la red.

## 7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

### 7.1 CONCLUSIONES

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. Estas especies son súper-generalistas que interactúan con muchas otras especies con diferentes atributos biológicos y aumentan la conectividad lo que favorece a la robustez de la red. Las especies con menos interacciones están vinculadas preferencialmente a estas especies súper-generalistas generando un alto grado de anidamiento en la red. En este sistema hay una alta redundancia ecológica entre especies de un mismo taxón, que se ubican mayoritariamente en módulos específicos que interactúan con otros módulos con atributos diferentes.

Las aves frugívoras súper-generalistas son las de mayor masa corporal como los tucanes (*Aulacorhynchus haematopygus*, *A. prasinus*) crácidos (*Ortalis*, *Chamaepetes*) y cotingas (*Pipreola riefferii*) porque consumen tanto frutos grandes como pequeños. Entre los pequeños frugívoros, los traúpidos y especialmente el género *Tangara* son los más centrales. Las aves migratorias por su parte, tienen un rol menor en el consumo de frutos en esta comunidad. Las plantas súper-generalistas son pioneras intermedias (*Miconia*, *Cecropia telealba*, *Ficus andicola*, *Guettarda crispifolia*) que son muy abundantes y se encuentran principalmente en bordes y bosques secundarios. Estas especies tienen como características producir frutos pequeños con múltiples semillas de manera asincrónica durante todo el año, lo cual provee constante alimento para aves tanto grandes como pequeñas.

La estructura de la red de interacciones mutualistas en el bosque de San Antonio muestra que para los bosques andinos es fundamental una matriz continua y heterogénea bajo diferentes niveles de sucesión, donde las plantas pioneras intermedias son el componente principal. Seguidamente, las aves de mayor masa corporal al ser más frugívoras mantienen la conectividad al garantizar la dispersión de estas plantas pioneras así como de sucesiones tardías, manteniendo una alta diversidad, estabilidad y el buen funcionamiento ecológico del bosque.

## 7.2 RECOMENDACIONES

Este trabajo es el primero en caracterizar la estructura de una red de interacciones mutualistas en los Andes de Colombia. Por lo tanto, es un paso importante para empezar una línea base de investigación de redes ecológicas en el bosque de San Antonio y en otras localidades andinas. Lo más necesario ahora es generar estudios a largo plazo que tengan en cuenta las variaciones espacio-temporales en la comunidad. Para esto se hace necesario determinar las abundancias de las especies, hacer análisis de la variación de frugivoría en las distintas escalas espaciales y estudiar la fenología en el tiempo de las especies vegetales para determinar cómo afecta la oferta de recursos la dinámica de las redes de interacciones. Otro aspecto relevante es analizar la efectividad de la dispersión de las especies una vez consumen los frutos.

La red de frugivoría en San Antonio se construyó sobre información cualitativa basada en observaciones que incluyó sobre todo especies de estratos medios y de dosel. Se necesita ampliar estos datos examinando los contenidos estomacales de aves capturadas en redes de niebla a baja altura para tener una muestra más completa del consumo de frutos en los estratos bajos del bosque. Además, es recomendable construir matrices cuantitativas para evaluar la fuerza de la interacción entre las especies, y avanzar en el entendimiento de los mecanismos que afectan la partición de recursos desde las preferencias cuantitativas de los organismos. El estudio de las redes de interacciones debe integrarse en análisis a diferentes escalas, lo que permitiría responder preguntas sobre patrones de diversidad en los andes, biogeografía, evolución, entre otros.

Se recomienda iniciar un proyecto de restauración para mejorar la conectividad entre Farallones y el bosque de San Antonio que permita a especies de aves como cotingas, trotones y quetzales que realizan migraciones altitudinales trasladarse más fácilmente e incrementar sus abundancias actuales. También es necesario mejorar la conectividad entre algunos fragmentos del km 18 y San Antonio que en algunos sectores se ha venido disminuyendo significativamente. El componente principal de la restauración debe ser el uso de plantas pioneras intermedias que son las más importantes para la red. Estos esfuerzos deben ir en conjunto con medidas que garanticen la protección de especies de aves de mayor masa corporal como los tucanes contra el tráfico ilegal y la cacería. Se debe incluir siempre el trabajo con la comunidad local para generar consciencia y que sean ellos quienes se empoderen de la restauración y conservación de la zona.

## 8. REFERENCIAS CITADAS

- Albert, R., Jeong, H y Barabási, A.L. (2000). Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*. 406: 378-382
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117 (8): 1227-1239
- Álvarez, L. M., Z. Piñeros, C. Restrepo, J. H. Restrepo y E. Velasco. (1987). Propuesta para la protección del bosque de San Antonio. Centro de Datos para la Conservación CDC – CVC.
- Amaral, L.A., Scala, A., Barthelemy, M., Stanley, H.E. (2000) Classes of small-world networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:11149–52
- Arbeláez-Cortés, E. y Marín-Gomez, O.H. (2012). The Composition of Mixed-Species Bird Flocks in Alto Quindío, Colombia *The Wilson Journal of Ornithology*, 124(3):572-580.
- Barabási, A.L y Albert, R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *Science* 286: 509–12
- Barber, M. J. (2007). Modularity and community detection in bipartite networks” *Physical Review E*, 76: (6), p. 066102.
- Bascompte, J. y Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 38: 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. y Olesen, J.M. (2003). The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 9383–87
- Bascompte, J., Jordano, P. y Olesen, J.M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431–33
- Bastolla, U., Fortuna, M., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B. y Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458: 1018–1020
- Batagelj, V., Mrvar, A. (2013). Pajek – Program for Large Network Analysis. Home page: <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>
- Bohórquez, C.I. (2003). Mixed-species flocks in a montane cloud forest of Colombia. *Ornitología Neotropical* 14: 67-78.
- Burgos, E., Ceva H., Perazzo, R.P.J., Devoto, M., Medan, D., Zimmermann M., María Delbue, A. (2007) Why nestedness in mutualistic networks? *J Theor Biol* 249:307–313
- Castillo., C. L. S. y González, M.A. (Ed). 2007. Avances en la Implementación del Plan de Acción en Biodiversidad del Valle del Cauca. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC. Cali, Colombia.
- Chacoff, N. P., D. P. Vázquez, S. B. Lomáscolo, E. L. Stevani, J. Dorado y Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology* 81: 190–200.
- Chapman, F. M. (1917). The distribution of bird life in Colombia: A contribution to a biological survey of the south america. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist*
- Cohen, J.E. (1978) *Food Webs and Niche Space*. Princeton, NJ: Princeton University Press

- Colwell, R. K. (2013) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Delgado-V, C. A. and D. M. Brooks. (2003). Unusual vertebrate prey taken by Neotropical birds. *Ornitología Colombiana* 1:63–65
- Dormann, C.F., Gruber, B., Fründ, J. (2008) Introducing the bipartite package: Analysing ecological networks. *R News* 8: 8–11
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D. (2002b) Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology letters* 5: 558–67
- Eklöf et al. (2013) The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters* (2013) 16: 577–583
- Elton, C. S. (1927) *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson. Londres
- Encinas-Viso, F., Revilla, T.A y Etienne, R.S (2012). Phenology drives mutualistic network structure and diversity. *Ecology Letters* 15: 198–208
- Erdős, P., Rényi, A. (1959) On random graphs. *Publ. Math.* (6):290–97
- Ehrlich, P., Raven, P. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* (18):586–608
- Filippova, D., Gadani, Aashish, G y Kingsford, C. (2012). Coral: an integrated suite of visualizations for comparing clusterings. *BMC Bioinformatics*, 13:276
- Fleming, T., Breitwisch, R. & Whitesides, G. (1987) Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* (18): 91–109.
- Fleming, T.H. (2005) The relationship between species richness of vertebrate mutualists and their food plants in tropical and subtropical communities differs among hemispheres. *Oikos* 111: 556–562.
- Fortuna, M.A y Bascompte, J. (2006) Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology letters* 9(3):278–283.
- Fortuna, M.A., Popa-lissenu, A.G., Ibáñez, C. y Bascompte, J. (2009). The roosting spatial network of a bird-predator bat. *Ecology* 90(4): 934-944
- Galetti M., Guevara R., Côrtes M., Fadini R., Von Matter S., Leite A.B., Labacca F., Ribeiro T., Carvalho C., Collevatti R.G., Pires M.M., Guimarães Jr. P.R., Brancalion P.H., Ribeiro M.C., Jordano P. (2013). Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340 (6136): 1086-1090.
- Gentry, A. H. (1995). Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. pp. 103–126. En: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.) *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Gibson, R.H, Knott, B., Eberlein, T y Memmot, J. (2011). Sampling method influences the structure of plant – pollinator networks. *Oikos* 120:822-831
- Giraldo, M. (1985) Estructura y composición de la comunidad aviar en un bosque montano húmedo de la cordillera occidental. Trabajo de pregrado en Biología. Universidad del valle. Cali, Colombia.
- Giraldo, J. (1990) Estudio fenológico de una comunidad vegetal en un bosque húmedo montano en la cordillera occidental. *Cespedesia* 16-17 (57-58) 53-75
- Guimarães, P. R. Jr , P. Guimarães. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*. 21: 1512-1513
- Guimarães, P.R Jr., Rico-Gray, V., dos Reis, S.F. y Thompson, J.N. (2006). Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 273:2041–47

- Guimarães, P.R Jr., Jordano, P y Thompson, J.N. (2011). Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters*, 14: 877-885
- Guimera R, Nunes Amaral L.A (2005) Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433: 895–900.
- Gómez, N. (2003). Ecosistemas Estratégicos para el Valle del Cauca. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC.
- González A.M.M., Dalsgaard B., Olesen, J.M (2010). Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. *Ecological Complexity* 7: 36-43
- Good, B.H., de Montjoye, Y.A y Clauset, A. (2010). "The performance of modularity maximization in practical contexts". *Phys. Rev. E* 81 (4): 046106. doi:10.1103/PhysRevE. 81. 046106.
- Hilty, S.L. y Brown, W. L. (1986) *Guía de las Aves de Colombia*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 996pp.
- Isler, M. L. & Isler, P. R. 1999: *The Tanagers: natural history, distribution, and identification. Second edition*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- James, A., Pithford, J.W. y Plank, M.J. (2012). Disentangling nestedness from models of ecological complexity. *Nature* 487: 227-230
- Jordano, P. (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129:657–77
- Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen, J.M. (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*. 6:69–81
- Jordano, P., Forget, P-M., Lambert, J.E., Böhning-Gaese, K., Traveset, A y Wright, S.J. (2011). Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology letters* 7: 321-323
- Jordano, P., Vázquez, D. y Bascompte, J. (2009) Redes complejas de interacciones mutualistas planta animal. pp. 17-41 En: Medel, R., Aizen, M., Zamora, R. (Eds). *Ecología y evolución de interacciones planta-animal: Conceptos y aplicaciones*. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile.
- Kattan, G. H., Alvarez-López, H. y Giraldo, M. (1994) Forest Fragmentation and Bird Extinctions: San Antonio Eighty Years Later. *Conservation Biology*, 8: 138–146
- Kattan, G., C. Restrepo y Giraldo, M. (1984) Estructura de un bosque de niebla en la Cordillera Occidental, Valle del Cauca, Colombia. *Cespedesia* 13:23-43
- Kissling, D.W., Böhning-Gaese, K. y Jetz, W. (2009), The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 150–162.
- Kondoh M., Kato S., Sakato Y. (2010). Food webs are built up with nested subwebs. *Ecology* 91(11): 3123-30
- Lewinsohn, T.M., Prado, P.I., Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen J. (2006). Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos* 113: 174–184
- Levey, D.J.(1987). Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129: 471-485
- Markl, J.S., Scheleuning, M., Forget, P.M, Jordano, P., Lambert, J.E., Traveset, A., Wright, J y Böhning-Gaese, K. (2012) Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* 26: 1072-1081
- Marquitti, F.M.D., Guimarães Jr, P.R., Pires, M.M., Bittencourt, L.F (2013). MODULAR: Software for the Autonomous Computation of Modularity in Large Network Sets. 1304(2917): arXiv e-print.

- Mello, M.A.R., MArquitti, F.M.D., Guimarães Jr, P.R., Kalko, E.KV., Jordano, P y Aguiar, M.A.M. (2011a). The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia* (2011) 167:131–140
- Mello, M.A.R., MArquitti, F.M.D., Guimarães Jr, P.R., Kalko, E.KV., Jordano, P y Aguiar, M.A.M. (2011b). The missing part of seed dispersal networks: Structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE*: 6:e17395
- Memmott, J., Waser, N.M., Price, M.V. (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. Biol. Sci.* 271: 2605–11
- Mendoza H. & Ramírez B. (2006) *Guía ilustrada de géneros Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Universidad del Cauca. Bogotá D. C., Colombia. 288 p.
- McMullan, M., Donegan, T.M. & Quevedo, A. (2010) *Guía de campo de las aves de Colombia*. Fundación ProAves de Colombia. Bogotá
- Moynihan, M. (1962). The organization and probable evolution of some mixed species flocks of Neotropical birds. *Smithson. Misc. Collec.* 143:1-140
- Okuyama, T y Holland , J.N. (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, (2008) 11: 208–216
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Elberling, H., Rasmussen, C., Jordano, P. (2011) Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proc R Soc B* 278: 725–732.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. y Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 104: 19891–19896.
- R Core Team. (2013) R: A language and Environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <http://www.R-project.org>
- Redford, K.H. (1992). The empty forest. *Bioscience* 42: 412-422
- Rejmánek, M., y Sary, P. (1979) Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems. *Nature* (Lond.) 280:311-313
- Remsen, J. V., Jr., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, y K. J. Zimmer. Version 31 October 2013. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union.
- Remsen, J. V., Hyde, M. A. y Chapman, A. (1993). The diets of Neotropical trogons, motmots, barbets and toucans. *The Condor* 95:178-192.
- Renjifo, L. M. (1999) Composition Changes in a Subandean Avifauna after Long-Term Forest Fragmentation. *Conservation Biology*, 13: 1124–1139
- Restrepo, C. (1990). Ecology and cooperative breeding in a frugivorous bird, *Semnornis ramphastinus*. M.Sc.thesis, University of Florida, Gainesville.
- Restrepo, C., L. M. Renjifo y P. Marples. (1997) Frugivorous birds in fragmented Neotropical montane forests: Landscape pattern and body mass distribution. Pages 171-189, in W.F. Laurance and R. O. Bierregaard, Jr., (Eds). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Sawardecker, E.N, Amundsen, C.A., SAles-Pardo, M y Amaral L.A.N. (2009). Comparison of methods for the detection of node group membership in bipartite networks. *Eur. Phys.J.B.* 72: 671-677.

- Sedano, R.E y Burns, K.J. (2010) Are the Northern Andes a species pump for Neotropical birds? Phylogenetics and biogeography of a clade of Neotropical tanagers (Aves: Thraupini) *J. biogeogr.* 37: 325-343
- Schleuning *et al.* (2011). Specialization and interaction strength in a tropical plant–frugivore network differ among forest strata. *Ecology* 92(1): 22-36
- Schleuning *et al.* (2012). Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current Biology* 22: 1925-1931
- Short, L y Horne, J.F.M. (2001). *Toucans, Barbets, and Honeyguides: Ramphastidae, Capitonidae and Indicatoridae*. Oxford University Press.
- Schupp, E.W., Jordano, P y Gómez, J.M (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333-353
- Suweis S, Simini F, Banavar J.R, Maritan A. (2013). Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks. *Nature* 500 (7463): 449-52
- Snow, D.W. (1981) Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1–14.
- Staniczenko, P.P.A., Kopp, J., Allesina, S. (2013) The ghost of nestedness in ecological networks. *Nature Communications* 4: 139.
- Stiles, G. & L. Roselli. (1993). Consumption of fruits of the Melastomataceae by birds: how diffuse is coevolution? *Vegetatio* 107/108: 57-73.
- Thébault, E. y Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329: 853–856
- Thébault, E. (2013). Identifying compartments in presence-absence matrices and bipartite networks: insights into modularity measures. *J Biogeogr.* 40(4): 759–768
- Thompson, J N. (2005) *The Geographic mosaic of coevolution*. Chicago University Press
- Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J y Wardle, D. A. (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 11:1351-1363.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T. y Lewis, O.T. (2007) Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445: 202–205
- Whelan, C. J., K. A. Schmidt, B. B. Steele, W. J. Quinn, and S. Dilger. (1998). Are bird-consumed fruits complementary resources? *Oikos* 83:195–205.
- Wheelwright, N. T., Haber, W. A., Murray, K. G y Guindon C. (1984) Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica*, 16:173-192.
- Wheelwright N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66 (3): 808-818
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A y Warren, P.H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends Ecol. Evol.* 20:402-409
- Yodzis, P. (1980) The connectance of real ecosystems. *Nature* (London) 284:544–545.
- Zamora, R. (2000) Functional equivalence in plant–animal interactions: ecological and evolutionary consequences. *Oikos* 88: 442–447.
- Zhang, F., Hui, C y Terblanche, J.S. (2011). An interaction switch predicts the nested architecture of mutualistic networks. *Ecology Letters* 14: 797–803

## 9. ANEXOS

### 9.1 AVES FRUGÍVORAS DEL BOSQUE NUBLADO DE SAN ANTONIO.

La nomenclatura sigue a Remsen *et al.* A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. (<http://www.museum.lsu.edu/~remsen/saccbaseline.html>)

<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Epíteto específico</b>	<b>Masa corporal (g)</b>
<b>Capitonidae</b>	<i>Eubucco</i>	<i>bourcierii</i>	41,4
<b>Caprimulgidae</b>	<i>Steatornis</i>	<i>caripensis</i>	475
<b>Cardinalidae</b>	<i>Pheucticus</i>	<i>ludovicianus</i>	46
	<i>Piranga</i>	<i>rubra</i>	28
	<i>Piranga</i>	<i>flava</i>	37
<b>Colombidae</b>	<i>Columbina</i>	<i>talpacoti</i>	47
	<i>Geotrygon</i>	<i>frenata</i>	342
	<i>Geotrygon</i>	<i>montana</i>	136,2
	<i>Leptotila</i>	<i>verreauxi</i>	205
	<i>Patagioenas</i>	<i>fasciata</i>	309
	<i>Zenaida</i>	<i>auriculata</i>	120
<b>Corvidae</b>	<i>Cyanocorax</i>	<i>yncas</i>	94
<b>Cotingidae</b>	<i>Ampelioides</i>	<i>tschudii</i>	95
	<i>Ampelion</i>	<i>rufaxilla</i>	78
	<i>Pipreola</i>	<i>riefferii</i>	62
<b>Cracidae</b>	<i>Chamaepetes</i>	<i>goudotii</i>	685
	<i>Ortalis</i>	<i>columbiana</i>	600
<b>Fringillidae</b>	<i>Chlorophonia</i>	<i>cyanea</i>	14
	<i>Euphonia</i>	<i>cianocephala</i>	12
	<i>Euphonia</i>	<i>xanthogaster</i>	13

	<i>Chlorophonia</i>	<i>pyrrhophrys</i>	17
<b>Momotidae</b>	<i>Momotus</i>	<i>aequatorialis</i>	176
<b>Odontophoridae</b>	<i>Odontophorus</i>	<i>hyperhythus</i>	275
<b>Pipridae</b>	<i>Masius</i>	<i>chrysopterus</i>	16
	<i>Xenopipo</i>	<i>flavicapilla</i>	19,5
<b>Psittacidae</b>	<i>Amazona</i>	<i>mercenaria</i>	340
	<i>Psittacara</i>	<i>wagleri</i>	189
	<i>Forpus</i>	<i>conspicillatus</i>	26,5
<b>Ramphastidae</b>	<i>Aulacorhynchus</i>	<i>prasinus</i>	189,7
	<i>Aulacorhynchus</i>	<i>haematopygus</i>	208
<b>Thraupidae</b>	<i>Anisognathus</i>	<i>somptuosus</i>	42
	<i>Chlorochrysa</i>	<i>nitidissima</i>	19
	<i>Chlorophanes</i>	<i>spiza</i>	19
	<i>Creurgops</i>	<i>verticalis</i>	24
	<i>Diglossa</i>	<i>cyanea</i>	14,5
	<i>Iridosornis</i>	<i>porphyrocephalus</i>	38
	<i>Pipraeidea</i>	<i>melanonota</i>	21
	<i>Ramphocelus</i>	<i>dimidiatus</i>	28
	<i>Ramphocelus</i>	<i>flammigerus</i>	33
	<i>Saltator</i>	<i>atripennis</i>	56,1
	<i>Saltator</i>	<i>striaticollis</i>	55
	<i>Tachyphonus</i>	<i>rufus</i>	33
	<i>Tangara</i>	<i>heinei</i>	21
	<i>Tangara</i>	<i>vitriolina</i>	23
	<i>Tangara</i>	<i>cyanicollis</i>	17
	<i>Tangara</i>	<i>vassorii</i>	18

	<i>Tangara</i>	<i>nigroviridis</i>	17
	<i>Tangara</i>	<i>labradorides</i>	15
	<i>Tangara</i>	<i>gyrola</i>	21
	<i>Tangara</i>	<i>xanthocephala</i>	19
	<i>Tangara</i>	<i>arthus</i>	22
	<i>Tangara</i>	<i>ruficervix</i>	19
	<i>Thraupis</i>	<i>episcopus</i>	35
	<i>Thraupis</i>	<i>palmarum</i>	39
	<i>Thraupis</i>	<i>cynocephala</i>	36
<b>Tinamidae</b>	<i>Tinamus</i>	<i>tao</i>	1800
	<i>Crypturellus</i>	<i>soui</i>	217
<b>Trogonidae</b>	<i>Pharomachrus</i>	<i>auriceps</i>	222
	<i>Pharomachrus</i>	<i>antisianus</i>	226
	<i>Trogon</i>	<i>collaris</i>	70
	<i>Trogon</i>	<i>personatus</i>	68,3
<b>Turdidae</b>	<i>Catharus</i>	<i>ustulatus</i>	29,6
	<i>Turdus</i>	<i>leucops</i>	79
	<i>Turdus</i>	<i>ignobilis</i>	85
	<i>Turdus</i>	<i>fuscater</i>	151
	<i>Turdus</i>	<i>serranus</i>	83
	<i>Myadestes</i>	<i>ralloides</i>	30,4
<b>Tyrannidae</b>	<i>Elaenia</i>	<i>frantzii</i>	16,3
	<i>Elaenia</i>	<i>flavogaster</i>	26,8
	<i>Mionectes</i>	<i>striaticollis</i>	15,4
	<i>Zimmerius</i>	<i>chrysops</i>	12

## 9.2 CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS Y MORFOLÓGICAS DE LAS ESPECIES DE PLANTAS CONSUMIDAS POR AVES.

La nomenclatura sigue a w3 Tropicos Missouri Botanical Garden <http://www.tropicos.org>

Familia	Especie	Hábito de crecimiento	Estado Sucesional	Diámetro del fruto (mm)	Color del Fruto
<b>Actinidaceae</b>	<i>Saurauia brachybotris</i> Turcz.	Árbol	Pionera intermedia	4,8	Verde
<b>Anacardiaceae</b>	<i>Toxicodendron striatum</i> (R. & P.) Kuntze	Árbol	Pionera intermedia	5	Morado
	<i>Mauria heterophylla</i> Kunth.	Árbol	Pionera intermedia	6	Naranja
<b>Annonaceae</b>	<i>Guatteria pilosula</i> Planch. & Linden ex Triana & Planch.	Árbol	Sucesional tardía	6,9	morado
<b>Araceae</b>	<i>Anthurium sanguineum</i> Engl.	Epífita	Sucesional tardía	8,1	Rojo
<b>Araliaceae</b>	<i>Oreopanax floribundum</i> Decne & Planch.	Árbol	Sucesional tardía	8,5	Morado
	<i>Schefflera ferruginea</i> (Willd. ex Schult.) Harms	Árbol	Pionera intermedia	8,6	Morado
	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	Árbol	Sucesional tardía	9,2	Morado
<b>Arecaceae</b>	<i>Chamaedorea pinnatifrons</i> (Jacq.) Oerst.	Palma	Sucesional tardía	10,6	Naranja a negro
	<i>Chamaedorea linearis</i> (Ruiz & Pav.) Mart.	Palma	Sucesional tardía	1,1	Naranja
	<i>Geonoma undata</i> Klotzsch.	Palma	Sucesional tardía	4,5	morado
	<i>Prestoea acuminata</i> (Willd.) H.E. Moore	Palma	Sucesional tardía	6,5	Negro

<b>Boraginaceae</b>	<i>Cordia cylindrostachya</i> (Ruiz & Pav.) Roem. & Schult.	Árbol	Pionera intermedia	7,7	Rojo
	<i>Tournefortia scabrida</i> Kunth.	Arbusto	Pionera intermedia	6,6	Blanco
<b>Bromeliaceae</b>	<i>Aechmea tonduzii</i> Mez & Pittier ex Mez	Epífita	Sucesional tardía	7,7	Blanco
<b>Caprifoliaceae</b>	<i>Viburnum cornifolium</i> Killip & A.C. Sm.	Árbol	Pionera intermedia	8,4	Morado
<b>Chlorantaceae</b>	<i>Hedyosmum bonplandianum</i> Kunth.	Árbol	Pionera intermedia	8,9	Blanco
<b>Clusiaceae</b>	<i>Clusia hydrogera</i> Cuatrec.	Árbol	Sucesional tardía	9	Verde
<b>Cucurbitaceae</b>	<i>Cayaponia tubulosa</i> Cogn.	Trepadora	Sitios abiertos	9,2	Rojo
<b>Ericaceae</b>	<i>Cavendishia axillaris</i> A.C. Sm.	Epífita	Pionera intermedia	9,3	Violeta
<b>Euphorbiaceae</b>	<i>Croton magdalenensis</i> Müll. Arg.	Árbol	Pionera intermedia	10,7	Café
	<i>Alchornea grandiflora</i> Müll. Arg.	Árbol	Pionera intermedia	10,1	Rojo
<b>Lamiaceae</b>	<i>Aegiphila mollis</i> Kunth.	Arbusto	Pionera intermedia	11,8	Naranja
<b>Lauraceae</b>	<i>Ocotea insularis</i> (Meisn.) Mez	Árbol	Sucesional tardía	12,2	Verde
	<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	Árbol	Sucesional tardía	12,1	Verde
<b>Loranthaceae</b>	<i>Peristethium archeri</i> (A.C. Sm.) Kuijt	Arbusto hemiparásito	Pionera intermedia	14,5	Morado

<b>Melastomataceae</b>	<i>Miconia caudata</i> (Bonpl.) DC.	Arbusto	Pionera intermedia	17,6	Blanco
	<i>Miconia lehmannii</i> Cogn.	Arbusto	Pionera intermedia	15,3	café
	<i>Miconia ceramicarpa</i> (DC.) Cogn.	Arbusto	Pionera intermedia	16,4	Morado
	<i>Ossaea</i> DC.	Árbol	Pionera intermedia	9,2	Morado
<b>Meliaceae</b>	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	Árbol	Sucesional tardía	25	Naranja
<b>Monimiaceae</b>	<i>Mollinedia tomentosa</i> (Benth.) Tul.	Arbusto	Sucesional tardía	1,6	Morado
<b>Moraceae</b>	<i>Morus insignis</i> (Bureau.)	Árbol	Pionera intermedia	5,2	Rojo
	<i>Ficus andicola</i> Standl.	Árbol	Pionera intermedia	3,6	Rojo
	<i>Rubus guianensis</i> Focke	Arbusto	Sitios abiertos	1,8	Morado
<b>Myricaceae</b>	<i>Morella pubescens</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.) Wilbur	Arbusto	Sitios abiertos	5,5	Café
<b>Myrsinaceae</b>	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Árbol	Pionera intermedia	6,6	Negro
	<i>Ardisia sapida</i> Cuatrec.	Árbol	Sucesional tardía	7,2	Morado
<b>Papaveraceae</b>	<i>Bocconia frutescens</i> L.	Arbusto	Sitios abiertos	8	Verde
<b>Phyllanthaceae</b>	<i>Hieronyma duquei</i> Müll. Arg.	Árbol	Pionera intermedia	10,9	Rojo
<b>Phytolaccaceae</b>	<i>Phytolacca rivinoides</i> Kunth & C.D. Bouché	Arbusto	Pionera intermedia	13,7	Morado
<b>Piperaceae</b>	<i>Piper aduncum</i> L.	Arbusto	Pionera intermedia	14,4	Verde

<b>Rosaceae</b>	<i>Prunus integrifolia</i> (C. Presl) Walp.	Árbol	Sucesional tardía	17,4	Rojo
<b>Rubiaceae</b>	<i>Palicourea</i> <i>angustifolia</i> Kunth.	Árbol	Pionera intermedia	5,3	Morado
	<i>Palicourea</i> <i>thyrsoiflora</i> (Ruiz & Pav.) DC.	Árbol	Pionera intermedia	5,1	Morado
	<i>Guettarda</i> <i>crispifolia</i> Vahl.	Arbusto	Pionera intermedia	7,9	Púrpura
	<i>Psychotria areolata</i> C.M. Taylor	Arbusto	Pionera intermedia	3,5	Morado
	<i>Faramea</i> <i>oblongifolia</i> Standl.	Arbusto	Sucesional tardía	7	Morado
<b>Sabiaceae</b>	<i>Meliosma</i> <i>boliviensis</i> Cuatrec.	Árbol	Sucesional tardía	12,2	Verde
<b>Santalaceae</b>	<i>Antidaphne</i> <i>viscoidea</i> Poepp. & Endl.	Arbusto hemiparásito	Sucesional tardía	2,9	Blanco
	<i>Phoradendron</i> <i>chrysocladon</i> A. Gray	Arbusto hemiparásito	Sucesional tardía	3,2	Blanco
<b>Sapindaceae</b>	<i>Matayba elegans</i> Radlk.	Árbol	Sucesional tardía	3,6	Rojo
<b>Siparunaceae</b>	<i>Siparuna laurifolia</i> (Kunth) A. DC.	Arbusto	Pionera intermedia	3,8	Rojo
<b>Solanaceae</b>	<i>Solanum</i> <i>sycophanta</i> Dunal.	Árbol	Pionera intermedia	5	Verde
	<i>Solanum</i> <i>aphyodendron</i> S. Knapp	Arbusto	Pionera intermedia	6,3	Verde
	<i>Cestrum</i> <i>megalophyllum</i> Dunal.	Arbusto	Sucesional tardía	44	Morado