



UNIVERSIDAD TÉCNICA PARTICULAR DE LOJA
La Universidad Católica de Loja

ÀREA BIOLÓGICA

TITULACIÓN DE BIÓLOGO

**“Variación temporal de recursos y su control sobre las interacciones
planta-ave en el bosque seco tropical”**

Trabajo de fin de Titulación.

Autor:

Salazar Romero Marco Vinicio

Director:

Espinosa Iñiguez Carlos Iván

LOJA – ECUADOR

2013



Esta versión digital, ha sido acreditada bajo la licencia Creative Commons 4.0, CC BY-NY-SA: Reconocimiento-No comercial-Compartir igual; la cual permite copiar, distribuir y comunicar públicamente la obra, mientras se reconozca la autoría original, no se utilice con fines comerciales y se permiten obras derivadas, siempre que mantenga la misma licencia al ser divulgada. <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/deed.es>

2013

APROBACIÓN DEL DIRECTOR

Ph D.

Carlos Iván Espinosa Iñiguez

Director del Trabajo de fin de titulación

De mi consideración

Que el presente trabajo de fin de titulación, denominado: **“Variación temporal de recursos y su control sobre las interacciones planta-ave en el bosque seco tropical”** realizado por el profesional en formación Salazar Romero Marco Vinicio; ha sido revisado durante su ejecución, por cuanto se aprueba la presentación del mismo

Loja, julio del 2013

f.....

Espinosa Iñiguez Carlos Iván

C.I: 110341717

DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS

Yo, Salazar Romero Marco Vinicio declaro ser el autor del presente trabajo y eximo expresamente a la Universidad Técnica Particular de Loja y a sus representantes legales de posibles reclamos o acciones legales.

Adicionalmente declaro conocer y aceptar la disposición del Art. 67 del Estatuto Orgánico de la Universidad Técnica Particular de Loja que en su parte pertinente textualmente dice: "Forman parte del patrimonio de la Universidad la propiedad intelectual de investigaciones, trabajos científicos o técnicos y tesis de grado que se realicen a través, o con el apoyo financiero, académico o institucional (operativo) de la Universidad"

f.

Salazar Romero Marco Vinicio

CI: 1104094311

DEDICATORIA

“El trabajo de una persona no es esfuerzo solo de sí misma,
es el trabajo de muchos a la vez”

Quisiera dedicar este trabajo a:

Dios por ser mi guía, por darme la fortaleza para no desmayar y por haberme regalado la vida.

A mis padres: A Angela Romero que a más de ser mi madre ha sido el motor en mi vida, gracias por comprenderme y nunca dejarme solo; A mi padre Marco Salazar gracias por enseñarme lo mejor que he aprendido, la humildad.

A mi hermana Angelita por ser mi segunda madre, gracias por estar siempre pendiente de mí, gracias por tu cariño y comprensión.

A mi hermano Luis Fernando por ser un gran amigo, gracias por tu admiración.

A mi amada esposa por todo su apoyo sentimental y la confianza que me ha brindado incondicionalmente, gracias Sabrina por tu amor, respeto y humildad.

A mi hija Sabrina Monserrat, por ser quien mantiene viva las ilusiones de ser mejor cada día, por ser quien me da la fuerza para vivir día a día.

A mi familia en general por todo el apoyo brindado en los buenos y malos momentos, gracias por sus consejos y por hacerme creer que todo es posible.

Finalmente y no menos importantes, a mis amigos y compañeros de la titulación de Biología, les dedico esta tesis para que en algo sirva de ejemplo de que en el sur del Ecuador si podemos y somos capaces de hacer investigación.

Marco Vinicio Salazar Romero

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento infinito hacia el Dr. Carlos Iván Espinosa sin sus ideas, correcciones, consejos y motivación nada de esto hubiese sido posible. Gracias por todo su apoyo brindado durante mi carrera profesional y por la dirección de mi tesis.

Quisiera dejar constancia de un eterno agradecimiento a la Universidad Técnica Particular de Loja por haberme dado la oportunidad de formarme de manera académica y humanística, gracias por ser mi alma mater. Agradezco al Departamento de Ciencias Naturales, especialmente a la sección de Ecología por abrirme sus puertas para la realización de esta investigación y por todo el apoyo brindado por parte de quienes conforman dicha sección. Un agradecimiento especial por el apoyo brindado: al Ing. Omar Cabrera (parte botánica), al Ing. Diego Marín (parte Insectos), a Adolfo Chamba, Misshelle Bustamante, Anabel Cueva, Carlos Narváez, Joel Sotomayor (trabajo de campo y laboratorio) y a mi tribunal de tesis (Ing. Elizabeth Guzmán; Ing. Andrea Jara).

Agradezco al Ministerio de Ambiente y a las Fuerzas Armadas por la facilitación en los permisos de investigación.

Marco Vinicio Salazar Romero

ÍNDICE DE CONTENIDOS

APROBACIÓN DEL DIRECTOR.....	ii
DECLARACIÓN DE AUTORÍA Y CESIÓN DE DERECHOS.....	iii
DEDICATORIA	iv
AGRADECIMIENTOS.....	v
ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	vi
RESUMEN EJECUTIVO	viii
ABSTRACT	ix
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN	1
Objetivos de la Investigación	4
CAPÍTULO II: MATERIALES Y MÉTODOS	5
Área de estudio.....	5
Registro de interacciones planta-ave	6
Estacionalidad de recursos.....	7
Análisis de Datos.....	8
CAPÍTULO III: RESULTADOS.....	10
Control de interacciones de nectarívoros y frugívoros	11
Control de las interacciones de red trófica	12
Especialización en el uso de recursos por parte de las aves.....	13
La Estacionalidad en la riqueza de aves y tipos de interacción.....	15
CAPITULO IV: DISCUSIÓN.....	17
Control de interacciones planta-ave	17
Especialización en el uso de recursos por parte de las aves.....	19
La Estacionalidad en la riqueza de aves y tipos de interacción.....	20
CAPÍTULO V: CONCLUSIONES	21
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	23
ANEXOS.....	32
Anexo 1. Fotografía del Bosque Seco Tumbesino en Estación Lluviosa (A) y Seca (B)	32
Anexo 2. Especies Vegetales objeto de estudio. P: Numero de parcela.....	33
Anexo 3. Carpa utilizada para la observación de las interacciones entre aves y plantas.	33

Anexo 4. Trampa Van Someren-Rydon para el muestreo de Lepidópteros.	34
Anexo 5. Lista de Aves Registradas durante los 9 meses de muestreo.	34
Anexo 6. Lista de Aves registradas mostrando algún tipo de interacción planta – ave, y clasificadas de acuerdo a su dieta registrada.....	36
Anexo 7. Cita de la publicación en The Field Museum de Chicago.....	36

RESUMEN EJECUTIVO

La comunidad de aves responde a la heterogeneidad ambiental, de acuerdo a la disponibilidad de recursos alimenticios. Cuando los recursos son provistos por las plantas, las aves pueden acceder a estos de dos maneras, de forma directa (flores - frutos) y de forma indirecta (insectos). Nuestro objetivo fue comprender como la abundancia de recursos obtenidos en la vegetación (néctar, frutos y herbívoros) determinan los patrones de interacción directa (polinización y dispersión) e indirecta (predación de herbívoros) planta-ave y hasta qué punto existe una especialización y una estacionalidad en el uso de estos recursos. Se muestreó durante nueve meses por medio de observaciones, parcelas y transectos. Como resultados tenemos que existiría una relación positiva entre la disponibilidad de recursos alimenticios y las interacciones existentes por parte de las aves. La estacionalidad del ecosistema ejerció una influencia en las especies de aves que estuvieron presentes en una determinada estación climática (lluviosa y/o seca), y existiría una especificidad o preferencia por parte de las aves frente a las plantas con las que interactúan.

Palabras clave (PFT de investigación): ave-herbívoro-planta; cadena trófica, Ecuador; especificidad; estacionalidad; frugívoros; nectarívoros.

ABSTRACT

The bird community responds to environmental heterogeneity, based on the availability of food resources. When resources are provided by plants, birds can access in two ways, directly (flowers - fruit) and indirectly (insects). Our goal was to understand how resource abundance obtained in vegetation (nectar, fruit and herbivores) determine direct interaction patterns (pollination and dispersal) and indirect (predation of herbivores) plant-bird and to what extent there is a specialization and seasonality in the use of these resources. Sampling lasted for nine months through observations, plots and transects. As results we have that there must exist a positive relationship between the availability of food resources and existing interactions by birds. Seasonality of the ecosystem influences on bird species that are present in a particular weather station (wet and / or dry), and there would be a specificity or preference of birds for the plants with which they interact.

Keywords: bird-herbivore-plant; food chain; Ecuador; specificity; seasonality; frugivorous; nectarivorous.

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la forma en que se relacionan las poblaciones animales con su entorno es la base fundamental para la comprensión de cómo los procesos poblacionales se ven afectados por los cambios en las características del paisaje (Kareiva & Wennergren 1995, Bengtsson et al., 1997), y es un factor clave para ligar el hábitat y la selección de nichos con la diversidad de especies (MacArthur et al., 1966; Terborgh et al., 1990; Tilman & Downing 1994). En el caso de las aves, diversos estudios han mostrado que la comunidad de aves responde a la heterogeneidad ambiental, la cual se encuentra asociada a la disponibilidad de recursos alimenticios (Loiselle & Blake 1991, Knick et al., 2008, Ruiz-Gutierrez et al., 2010, Cintra & Naka 2012). Algunos estudios señalan que la alta diversidad de aves en ecosistemas tropicales se explica por el aumento de la disponibilidad de frutos (Fleming et al., 1987; Kissling et al., 2009) y por el incremento de biomasa y diversidad de los recursos de insectos (Cody 1981; Mazia et al., 2009). Los insectos son importantes no solo para el gremio de insectívoros, ya que las especies frugívoras deben equilibrar su alimentación entre la fruta y los recursos de artrópodos (Nelson et al., 2000; O'Brien et al., 1998; Peters et al., 2010), debido al bajo contenido en proteínas, lípidos y minerales de las frutas (Rode et al., 2006).

Las aves dependen de los recursos obtenidos en las plantas de dos formas; una directa a través de los recursos generados por las plantas (frutos y néctar) y una indirecta por los insectos herbívoros que habitan la planta. Las interacciones directas planta-ave se dan a

través de dos procesos mutualistas clave; la dispersión y la polinización, mientras que las relaciones indirectas están marcadas por interacciones tróficas ave-herbívoro-planta. Las interacciones directas mutualistas e indirectas de red trófica tienen consecuencias ecológicas y evolutivas sobre caracteres fenotípicos tanto de plantas como de aves (Howe & Smallwood 1982) y también sobre los herbívoros que se alimentan de las plantas y son alimento de las aves (Holmes et al., 1979). La importancia de esta presión de selección para los pares de especies ave-planta y planta-ave es probablemente dependiente del grado de dependencia mutua (Herrera 1984). Por otro lado, las aves depredadoras pueden actuar como reguladores de la abundancia de herbívoros y ejercen fuertes presiones selectivas que dan como resultado la evolución de crípsis u otras defensas contra depredadores (Holmes et al., 1979; Schultz 1981).

Las presiones selectivas promueven la especialización de aves sobre los recursos, sin embargo, la variación temporal de los recursos promueven respuestas diferenciadas de las aves. Una de las posibles respuestas es la migración altitudinal (ej. Loiselle & Blake 1991; Johnson & Maclean 1994; Burgess & Mlingwa 2000; Hobson et al., 2003) como respuesta a los cambios en la disponibilidad de recursos sobre todo en cuanto a las especies frugívoras y nectarívoras (Boyle et al., 2010, Boyle 2011). Así las especies migran a elevaciones donde existen picos de abundancia de recursos durante la época de cría y retornan con los picos de abundancia de alimentos. Esta hipótesis de variación recíproca en la abundancia de alimentos ha recibido la aceptación general (Alcock 2005), en parte porque las dietas de las especies migrantes altitudinales son similares (principalmente frugívoros o nectarívoros; Stiles 1983), y en parte debido a que la abundancia de frutas y néctar se supone que varían entre estaciones en mayor medida que la abundancia de los insectos (Levey & Stiles 1992). Sin embargo, los patrones temporales y el movimiento de las especies individuales sólo pueden ser explicados en parte por los picos estacionales en la abundancia de fruta (Rosselli 1994; Chaves-Campos et al., 2003; Chaves-Campos 2004; Boyle 2010). Otra respuesta esperable de las aves sería la menor especialización de los individuos no migrantes (Catry et al., 2004), pudiendo cambiar estacionalmente los recursos utilizados (Carnicer et al., 2009). De esta forma la variación en la comunidad de aves estará determinado por un lado a la llegada o salida de especies migrantes en relación a la abundancia y diversidad de recursos y por otro lado a la cantidad de especies con dietas generalistas. De esta forma en el presente estudio nos interesa analizar como las interacciones planta-ave se modifican estacionalmente y si estas variaciones pueden explicar las estrategias de la comunidad de aves a la variación estacional de recursos. Específicamente nos interesa

contestar: i) ¿Cómo la variación en la disponibilidad de recursos afecta la frecuencia de interacciones directas de nectarívoros y frugívoros?, esperamos que las especies de aves respondan positivamente al incremento en el acceso a flores y frutos, pero este efecto debería ser mayor cuando evaluamos los recursos de especies-específicas con las cuales se registró interacción. ii) ¿La interacción de la cadena trófica ave-herbívoro-planta se encuentra determinado por la abundancia de recursos y la estación climática?. Por otro lado, las respuestas de las especies de aves frente a variaciones estacionales de recursos pueden responder migrando altitudinalmente o cambiando su dieta en función de la oportunidad de recursos de esta forma queremos responder: iii) ¿Cuán especializadas son las aves en cuanto al tipo de interacción y a las especies de plantas con las que interactúan? y finalmente iv) ¿La estacionalidad climática determina las especies de aves que interactúan con la vegetación y el tipo de interacción planta-ave desarrollado?

Un ecosistema ideal para probar nuestras preguntas es el denominado bosque seco tropical, debido su alta diversidad de aves (Best & Kessler 1995) y a que este ecosistema presenta dos estaciones climáticas marcadas, una seca y una lluviosa (Best & Kessler 1995; Tinoco 2009). La fenología de los árboles se mueve paralelamente a las estaciones climáticas, es así que por ejemplo el proceso de defoliación ocurre cuando empieza la época seca y la disponibilidad de frutos empieza a disminuir al final de la época lluviosa (Justiniano & Fredericksen 2000; Loiselle et al., 1990). Esperamos que esta marcada estacionalidad climática y de recursos nos permita evaluar la relación de la abundancia del recurso alimenticio y la comunidad de las aves (De Juana & García 2005; Wiens 2006; Tinoco 2009; Cody 1981). En el bosque seco los estudios sobre los movimientos estacionales de las especies y las interacciones planta-animal son considerados como escasos y prioritarios dentro del campo de la Ecología (Best & Kessler 1995; Tinoco 2009), por lo que nuestro estudio plantea aportar al conocimiento de los factores que determinan las interacciones planta-ave.

Objetivos de la Investigación

- Analizar cómo la variación en la disponibilidad de recursos afecta la frecuencia de interacciones directas de nectarívoros y frugívoros.
- Determinar si la abundancia de recursos y la estación climática controla la abundancia y riqueza de aves en la interacción de la cadena trófica ave-herbívoro-planta.
- Establecer cuán especializadas son las aves en cuanto al tipo de interacción y a las especies de plantas con las que interactúan.
- Determinar si la estacionalidad climática controla el tipo de interacción planta-ave y las especies de aves que interactúan con la vegetación.

CAPÍTULO II: MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Nuestra área de estudio se encuentra en la denominada región Tumbesina una de las EBA's (Área de Endemismo de Aves) más importantes en el contexto Sudamericano (BirdLife International 2013). Esta región está caracterizada por poseer una gran diversidad y alto endemismo de aves, al menos 55 especies de aves endémicas (Stattersfield et al., 1988; Ridgely et al., 2001). La Región tumbesina abarca los bosques secos de occidente de Ecuador y Perú y es considerada el área más amenazada del trópico (Janzen 1988; Stattersfield et al., 1988;).

El área de estudio forma parte de la Reserva Ecológica Arenillas (REA) en el sitio denominado "Pintag Nuevo" (Figura 1). La reserva está ubicada al sur del Ecuador entre los poblados de Arenillas y Huaquillas, provincia de El Oro y comprende 14.282 ha. El clima se caracteriza por tener una estación lluviosa (Anexo 1) de cuatro meses de enero a abril con una precipitación mensual promedio de 128.9 mm y una estación seca (Anexo 1) de ocho meses de mayo a diciembre con una precipitación mensual promedio de 27.8 mm. La temperatura media tiene una variación máxima de 3.4 ° C entre el mes más cálido (agosto) y el más frío (marzo).

La formación vegetal dominante en la reserva es el matorral seco de tierras bajas (Sierra 1999), la cual se caracteriza por tener una vegetación seca, espinosa, achaparrada con una gran presencia de cactus columnares, y especies de leguminosas, la vegetación es más dispersa que en formación equivalentes en la Costa Norte del país, se encuentra cerca y a menudo continua a los manglares junto al Océano Pacífico, casi todas las especies vegetales pierden sus hojas durante la estación seca y su distribución altitudinal no sobrepasa los 200 m. (Cerón & Peter 1999; Aguirre et al., 2006). Otra formación importante en el área de estudio es la denominada Bosque caducifolio donde *Tabebuia* spp, *Geoffroea spinosa* y *Colicodendron scabridum* son especies características. Nuestra área de estudio se corresponde con una zona de transición entre las dos formaciones vegetales.

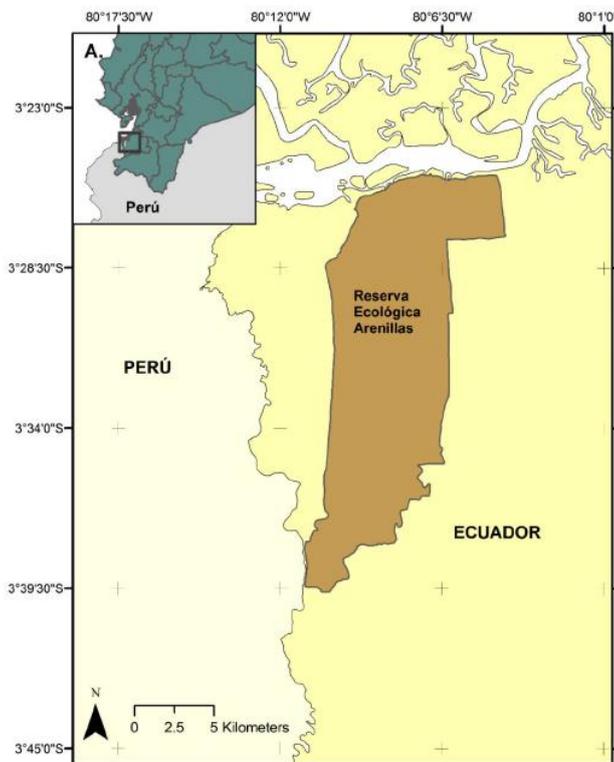


Figura 1: Ubicación del sitio de Estudio en café la delimitación de la Reserva Ecológica Militar Arenillas (REMA).

Registro de interacciones planta-ave

El trabajo de campo se realizó por cuatro días al mes, durante nueve meses que incluyeron las dos estaciones. Para el muestreo de interacciones se establecieron tres puntos de observación que consistieron en parcelas de 20x20 metros (Ralph et al., 1996)

con una distancia entre sí de alrededor de 150m. En cada punto el esfuerzo de muestreo fue de 5 horas/observador/parcela, en horarios entre 7:00 - 10:00 am, y 4:30 - 6:30 pm. El orden de observación de las parcelas fue aleatorio en cada mes de muestreo con fin de evitar factores alineados que pudiesen estar influyendo en las observaciones. Durante la observación se registraba las especies de aves que interactuaban, el tipo de interacción que desarrollaban con la planta; percheo, alimentación, depredación (Remsen & Robinson 1990), la identidad de las especies arbóreas con las cuales existía interacción y la frecuencia de interacción, registrada como la frecuencia de visita de cada especie en cada planta. Las observaciones se realizaron desde una carpa con camuflaje (Anexo 3) que evita que las aves sean alteradas por la presencia del observador. Se usaron binoculares nikon 10x50 para mejorar la identificación de los especímenes. La identificación de las aves se basó en la Guía de Campo Aves del Ecuador propuesta por Ridgely y Greenfield (2006).

Estacionalidad de recursos

El muestreo de recursos de insectos, flores y frutos se realizó una vez al mes durante el periodo del muestreo de aves. En el caso de los insectos se tomó como indicador a los lepidópteros debido que este grupo ha sido reportado como recurso alimenticio de aves (Villarreal et al., 2006; Moorman et al., 2007; Yard et al., 2004). Adicionalmente, se obtuvieron los datos de precipitación y temperatura para cada mes de muestreo, de la estación climática “Chacras” manejada por el Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI 2010).

Se evaluó la abundancia y diversidad de tres recursos alimenticios: flores, frutos e insectos. La abundancia fue calculada como la suma de los porcentajes de floración y fructificación de todos los individuos y a la biomasa total de insectos. La diversidad corresponde a la cantidad de especies que ocurrieron durante el muestreo en el caso de insectos, o que estuvieron en floración y fructificación en el caso de las plantas.

En cada punto de observación se marcaron e identificaron todos los árboles con DAP mayor a 10 cm para el seguimiento fenológico de las plantas. Se monitoreó 49 individuos pertenecientes a 12 especies vegetales (Anexo 2) durante los muestreos de las aves. La abundancia relativa de cada uno de los estados fenológicos (floración, fructificación) se

estimó con la base de una medida cuantitativa del porcentaje de la copa de cada árbol, así se definió 5 categorías 0 %, 25%, 50%, 75%, 100% (ej. Ojasti et al., 2000; Mostacedo & Fredericksen 2000).

El muestreo para lepidópteros se llevó a cabo por medio de trampas Van Someren-Rydon (Anexo 4) (Rydon 1964) con cebo de fruta. Un total de 18 trampas fueron distribuidas en una grilla de 250x100 metros, las trampas fueron colocadas a 50 m entre sí (Pérez 2008; Sánchez et al. 2011; Villarreal et al., 2006). Las trampas estuvieron activas durante 3 días al mes, con un esfuerzo de muestreo de 18 horas/trampa, y un total de 324 horas/muestreo. La biomasa de insectos fue obtenida mensualmente por medio del protocolo de Montes (2010) que consiste en eliminar el contenido de agua de la muestra sometiendo a los ejemplares a una temperatura de 60°C durante 4 días.

Análisis de Datos

Modelos lineales generalizados fueron implementados en el entorno R (Bates 2011) para evaluar los efectos de la disponibilidad de recursos sobre riqueza e intensidad de interacciones planta-ave. La frecuencia de interacción de nectarívoros, frugívoros y red trófica en follaje y tronco fueron modeladas, adicionalmente en el caso de redes tróficas se modeló la riqueza de interacciones.

Para los modelos de frecuencia de interacción de nectarívoros y frugívoros utilizamos como factores fijos la abundancia de floración y fructificación (respectivamente) de todas las especies arbóreas y de las especies arbóreas con interacción. Se incluyó como co-variables la abundancia de la comunidad de aves y la estacionalidad. La estacionalidad fue incluida como una variable categórica con dos niveles lluviosa y seca.

Para los modelos de frecuencia y riqueza de red trófica en follaje y tronco utilizamos como factores fijos la abundancia de lepidópteros, flores, frutos. Incluimos de igual forma como co-variables la estacionalidad y la abundancia total de aves.

La preferencia de las aves por interactuar con una especie definida de planta fue evaluada tanto para las interacciones totales como por cada tipo de interacción utilizando un test χ^2 . Por otra parte la estacionalidad de interacciones fue testado utilizando un test

χ^2 , testamos si el tipo de interacción estaba determinada por la estación climática y si la frecuencia de interacción de cada especie varía con la estación.

CAPÍTULO III: RESULTADOS

El monitoreo se desarrolló durante diciembre de 2010 a octubre de 2011, abarcando la estación lluviosa completa (4 meses; de enero - abril) y 5 meses de la estación seca (diciembre, julio – octubre), el esfuerzo de muestreo fue de 135 horas efectivas de observación. En total se registraron 54 especies de aves (Anexo 5) de las cuales 26 (Anexo 6) tuvieron algún tipo de interacción con las especies de plantas objetivo, 13 especies utilizaron las plantas únicamente para perchar mientras que 20 especies realizaron el tipo de interacción de: frugivoría, nectarivoría o de cadena trófica. Un total de 258 interacciones fueron registradas. En enero se registró la mayor riqueza de aves con interacción; 26 especies (81.3 %) y también la mayor frecuencia de interacciones (59 interacciones), mientras que en octubre se registró la menor riqueza de especies con interacción 2 especies (6.3 %) y únicamente 4 interacciones. Del total de especies registradas 4 fueron frugívoras, 1 nectarívora, 13 insectívoras, 1 carnívoro, 1 carroñero y 14 omnívoras. De las 12 especies vegetales monitoreadas, en 10 se registró interacción en diciembre y 2 en octubre. *Tabebuia billbergii* (Bignoniaceae) con 58 interacciones (23.4 %) del total de interacciones fue la especie mayormente visitada por las aves. Las aves con más interacciones fueron, entre los frugívoros *Icterus graceannae* (Icteridae) con 4 registros, entre los insectívoros *Sakesphorus bernardi* (Thamnophiilidae) con 21 registros, y entre los omnívoros *Cyanocorax mystacalis* (Corvidae) con 24 registros, los nectarívoros estuvieron representados únicamente por *Amazilia amazilia* (Trochilidae) con 53 interacciones.

Control de interacciones de nectarívoros y frugívoros

Los resultados nos muestran una relación positiva y significativa de la disponibilidad del recurso flores sobre la frecuencia de interacciones de *Amazilia amazilia*. Esta influencia se vuelve más fuerte cuando se examina la abundancia de flores de las especies de plantas con interacción (Tabla 1). El aumento de la disponibilidad de flores implica un aumento de la frecuencia de interacciones. Este patrón puede ser observado en la Figura 2. A, en el mes de enero y julio existe un aumento del recurso flores y de la frecuencia de interacción de nectarívoros. Adicionalmente observamos que la abundancia de aves y la estación climática no tuvieron una influencia significativa en la frecuencia de interacción por parte de los nectarívoros. La frecuencia de interacción de los frugívoros no mostró ser afectada por ninguno de los factores evaluados (Tabla 1).

Tabla1. Modelos lineares generalizados de frecuencia de interacción de nectarívoros y frugívoros. Flores; abundancia de flores por parcela, Flores_específico; abundancia de flores de las especies con interacción, Abundancia; abundancia total de aves, E. Seca; Estación climática con precipitación menor a 40mm anuales, Frutos; abundancia de frutos, Frutos_específico; abundancia de frutos de las especies con interacción.

Nectarívoros		
Factores fijos	Estimadores	
<i>Intercept</i>	0.731	
Flores	0.204	*
<i>Intercept</i>	0.275	
Flores_específico	0.058	***
<i>Intercept</i>	3.776	*
Abundancia	-0.026	
<i>Intercept</i>	0.250	
E. Seca	1.683	
Frugívoros		
<i>Intercept</i>	0.388	
Frutos	0.013	
<i>Intercept</i>	0.443	
Fruto_especifico	0.000	
<i>Intercept</i>	0.742	
Abundancia	-0.003	
<i>Intercept</i>	0.167	
E. Seca	0.500	

Control de las interacciones de red trófica

Para las aves que predaron en el tronco la frecuencia de interacción no estuvo relacionada significativamente con ninguna de las variables evaluadas. No obstante, la riqueza de esta interacción estuvo influida significativamente por la abundancia de lepidópteros, mostrando un incremento de la riqueza de especies de aves que se alimentaban en el tronco de las plantas con el incremento de la biomasa de mariposas (Tabla 2).

Tabla 2. Estimadores de modelos lineares generalizados para determinar la frecuencia y riqueza de interacción de red trófica. Flores; promedio de la abundancia de flores por parcela, Frutos; promedio de la abundancia de frutos por parcela, A_Lepid; biomasa de lepidópteros, Abundancia; abundancia total de aves que se registró en la parcela con y sin interacción, E. Seca; Estación climática con precipitación menor a 40mm anuales.

Factores fijos	Predación Tronco		Predación en hojas		
	Frecuencia	Riqueza	Frecuencia	Riqueza	
<i>Intercept</i>	-0.245	0.049	0.324	0.634	
A_Lepid	0.341	0.097 *	0.338	**	0.106
<i>Intercept</i>	1.326	0.441	1.4814	.	0.6702
Frutos	0.0187	0.018	0.1107	**	0.1099 *
<i>Intercept</i>	1.133	0.361	1.558	*	0.654
Flores	0.123	0.070	0.181		0.054
<i>Intercept</i>	0.9167	0.500	3.4167	***	2.25
E. Seca	0.8833	0.03333	-2.6167	*	-1.9833 ***
<i>Intercept</i>	0.429	0.294	-0.717		-0.263
Abundancia	0.010	0.002	0.027		0.014

La frecuencia de interacciones de aves que predan en el follaje estuvo afectada significativa y positivamente por la abundancia de lepidópteros y la abundancia de frutos. El aumento de biomasa de lepidópteros significó un aumento de la frecuencia de la predación en las hojas. Esta frecuencia se incrementó significativamente durante las épocas de mayor abundancia de frutos. . Interessantemente la biomasa de lepidópteros no influyó en la riqueza de aves que predaron en follaje, aunque la aparición de frutos influyó

significativamente en la riqueza de esta interacción. La estación seca influyó negativamente tanto en la frecuencia como en la riqueza de interacciones de predación en hojas (Tabla 2; Figura 2. B).

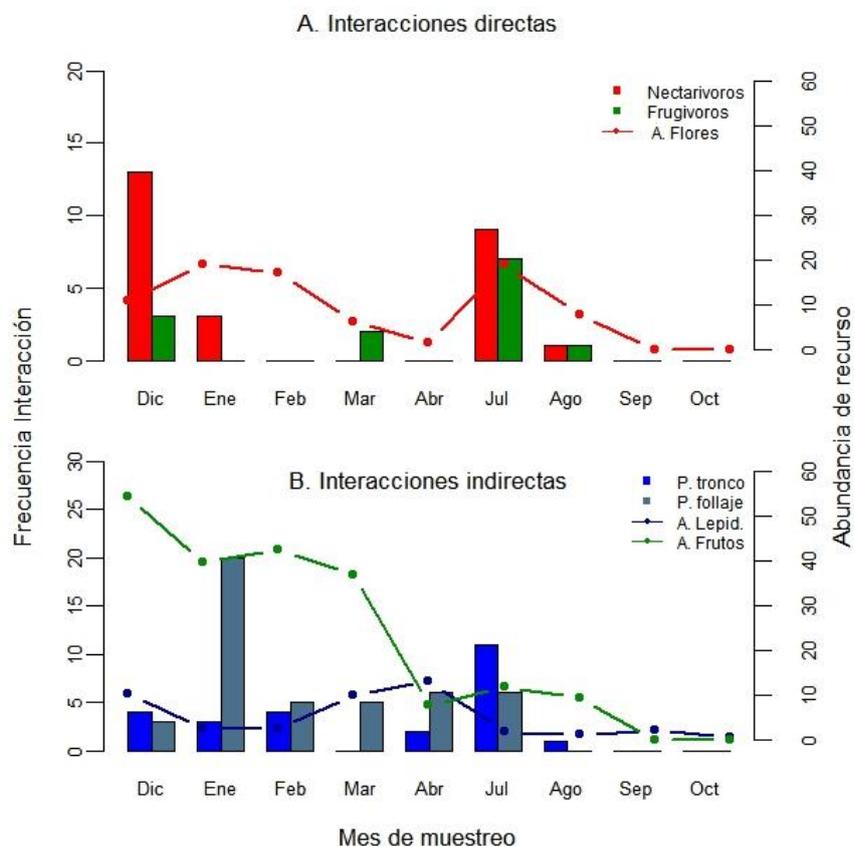


Figura 2. Variación temporal del tipo interacciones y su relación con el acceso a recursos. **A.** Interacciones directas de polinización y frugivoría. Las líneas en rojo representan la abundancia promedio de flores expresada en porcentaje. **B.** Interacciones indirectas de red trófica. La línea en azul representa la biomasa de lepidópteros (gr).

Especialización en el uso de recursos por parte de las aves

El test χ^2 mostró que la frecuencia de interacciones planta-ave observadas durante el muestreo se encuentra determinada por la identidad tanto del ave como de la planta. Esto implica que las aves tienen preferencia por ciertos tipos de plantas. La significancia de la relación de identidad de aves y de plantas se mantuvo cuando evaluamos la relación planta-ave por tipo de interacción (Tabla 3). En las especies frugívoras tres especies

Resultados

mostraron interacción únicamente con una especie de planta, y una especie interactuó con dos especies de plantas (Figura 3.A). De las aves que predaron en el tronco siete especies tuvieron interacción solo con una especie de planta y tres especies lo hicieron con más de dos especies de plantas, siendo *L. souleyetii* la especie que mayor especies de plantas visitó (seis especies) (Figura 3.B). La predación en el follaje siete especies interactuaron únicamente con una especie de planta, y seis especies tuvieron interacción con más de tres especies de plantas, siendo *L. souleyetii* y *C. fasciatus* las más generalista (cuatro especies de plantas cada ave) (Figura 3.C).

Por otro lado, testamos si las aves tenían alguna preferencia por el tipo de interacción, en este caso la relación de las aves por el tipo de interacción mostró una alta significancia, lo que implica que las especies de aves prefieren un cierto tipo de interacción (Tabla 3). Así tenemos que cinco especies de aves (*D. lineatus*; *P. olivaceus*; *P. sclateri*; *T. zarumae*; *X. minutus*) solo predan en el tronco y seis especies (*M. maculatus*; *P. pitiayumi*; *P. plumbea*; *R. cruentus*; *S. bernardi*; *T. niveigularis*) únicamente predan en el follaje (Figura 3.D). Durante todo el muestreo se observó una sola especie de ave nectarívora (*Amazilia amazilia*) que interactuó con cinco especies de plantas.

Tabla 3. Test de Chi cuadrado para evaluar la especificidad de las interacciones planta-ave *R.D. tronco*; interacción de red trófica en tronco, *R.D. follaje*; interacción de red trófica en follaje, *T. interacción*; tipo de interacción *Totales*; interacciones totales desarrolladas entre plantas y aves.

Interacciones Planta-Ave	χ^2	P-value	
Frugívoros	29.333	0.022	**
R.D.tronco	112.311	0.002	***
R.D.hojas	182.170	2.69E-07	***
Totales	487.654	2.20E-16	***
T. interacción	239.475	2.2e-16	***

Resultados

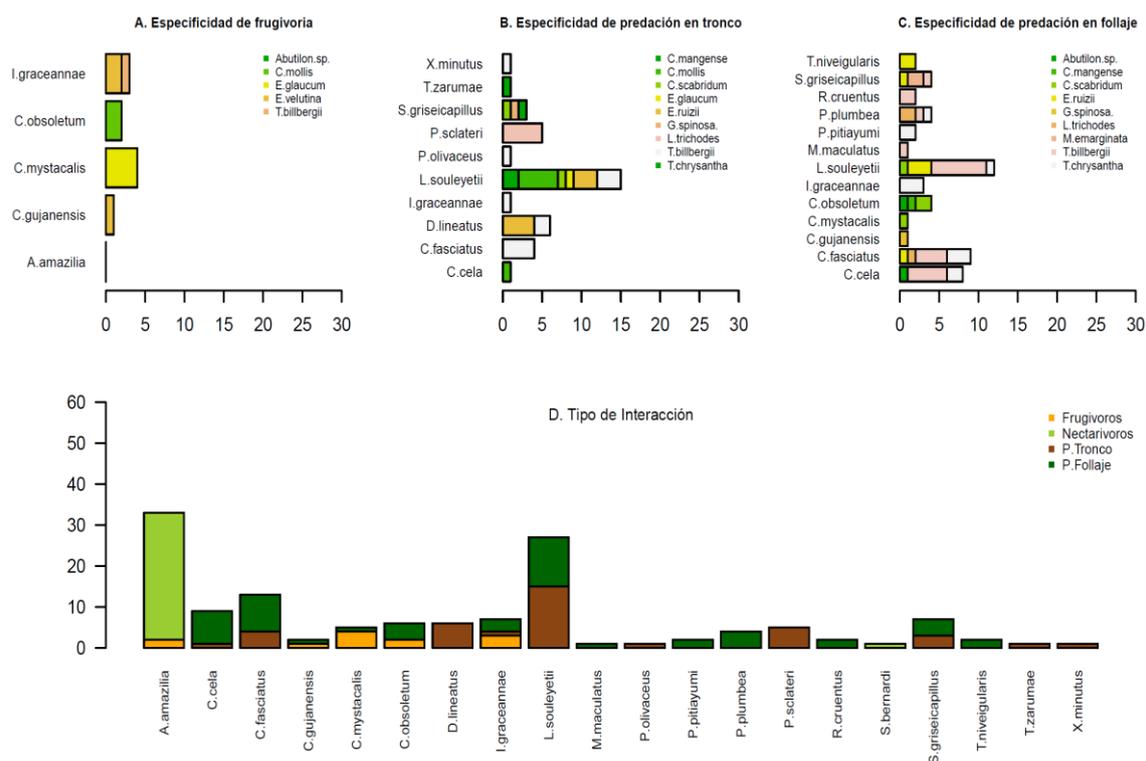


Figura 3. Especificidad de interacciones planta-ave. Las barras muestran la frecuencia de interacción. A. Interacciones de frugivoría, B Interacciones de red trófica en tronco, C Interacciones de red trófica en follaje, D. Frecuencia del tipo de interacción por especie de ave.

La Estacionalidad en la riqueza de aves y tipos de interacción

La estacionalidad tuvo influencia significativa en la riqueza de especies de aves que se encuentran interactuando con las plantas (Tabla 4). Como podemos observar en la Figura 4.A existen especies que fueron registradas interactuando en alguna de las dos estaciones. En la estación seca cinco especies de aves (*C. juganensis*; *P. sclateri*; *S. bernardi*; *T. zarumae*; *X. minutus*) interactúan, mientras que en la estación lluviosa ocho especies de aves (*C. cela*; *D. lineatus*; *M. maculatus*; *P. olivaceus*; *P. pitiayumi*; *P. plumbea*; *R. cruentus*; *T. niveigularis*). Se observaron siete especies que interactuaron en las dos estaciones.

Resultados

Tabla 4. Test de Chi cuadrado para evaluar la influencia de la estacionalidad sobre las especies de aves que interactúan y el tipo de interacción que las aves desarrollan. *T. interacción*; tipo de interacción, *Especie ave*; Especies de aves.

Estacionalidad	χ^2	P-value	
Especie Ave	62.949	1.31E-06	***
T. interacción	46.932	3.59E-10	***

La estación climática también afectó significativamente la frecuencia del tipo de interacción. En la Figura 4.B podemos observar que la frecuencia de interacción se eleva en la estación seca para los nectarívoros, frugívoros y las aves que predan del tronco, mientras que para las aves que predan en el follaje el mayor número de interacciones se dio en la estación lluviosa, mostrándonos una clara evidencia de la estacionalidad existente en el tipo de interacción que se desarrolla en una u otra estación climática.

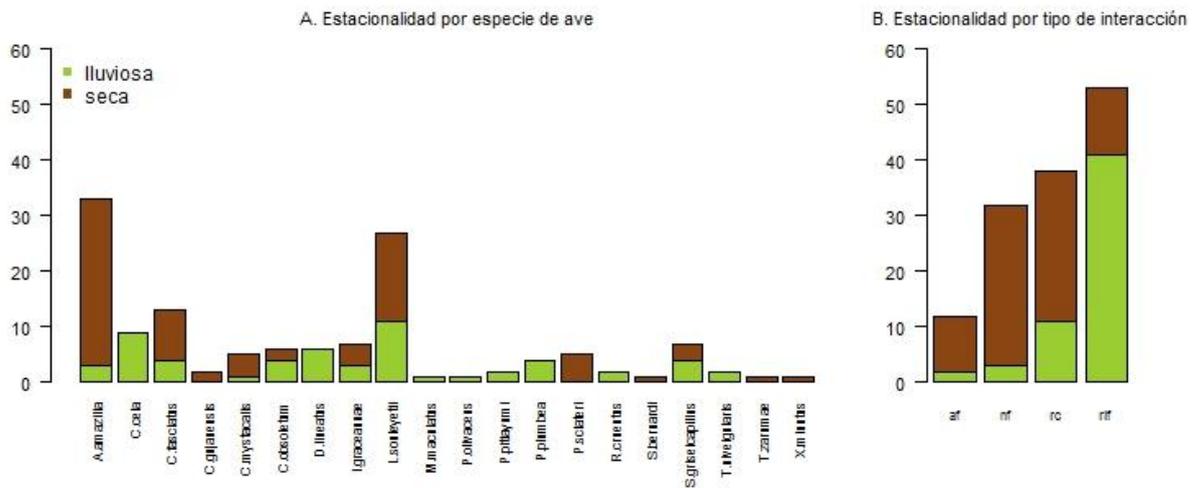


Figura 4. Frecuencia de Interacción en la estación lluviosa y la estación seca. A. Especies de aves por cada estación (lluviosa y seca) de acuerdo al número de interacciones. B. Frecuencia de los tipos de interacción en cada estación.

CAPITULO IV: DISCUSIÓN

En los ecosistemas secos la marcada estacionalidad climática determina la abundancia de recursos alimenticios. De esta forma el conocer como la variación en la disponibilidad de recursos afecta las interacciones ave-planta es fundamental para entender la dinámica de la comunidad de aves en el bosque seco.

Control de interacciones planta-ave

La variación en la explotación de recursos alimenticios es un factor decisivo para entender la fenología de la comunidad de aves (Poulin et al 1992). En muchos casos esta variación de la dieta puede estar dada por la abundancia de los recursos alimenticios, no obstante, también puede darse por necesidades fisiológicas de las aves dentro de los ciclos reproductivos y de muda (Recher 1990). En los trópicos los recursos de frutas e invertebrados están sujetos a fluctuaciones estacionales considerables (Poulin et. al 1992). Los bosques secos tropicales representan un ejemplo extremo de esta estacionalidad, con estaciones lluviosas y secas, creando una fuerte variabilidad temporal de las poblaciones de insectos y la producción de frutas (Baker et. al 1982, Young 1982). Las fluctuaciones de recursos en los trópicos son dependientes del tipo de ecosistema mientras que en ecosistemas lluviosos el pico de abundancia de los frutos se da en la estación seca y la de invertebrados en la estación húmeda (Poulin et al. 1992, Borghesio

y Laiolo 2004), en los bosques secos tropicales el pico de fructificación de especies zoócoras se da durante la época lluviosa (Jara-Guerrero et al. 2011) y esto coincide con los picos de la actividad de los insectos. Nuestros resultados muestran una relación directa positiva de los recursos tanto de flores como de biomasa de insectos con la interacción planta-ave lo cual coincide con otros estudios donde el incremento de recursos implicó un incremento de riqueza y abundancia de las interacciones planta – ave (ej. Malizia 2001; Ramos et al. 2009). Interesantemente, no se encontró una influencia directa de la estacionalidad sobre la frecuencia de interacciones a excepción de las interacciones de las aves con el follaje de las plantas donde la estación seca influyó negativamente sobre las interacciones. Esto se puede entender ya que en el bosque seco la mayor parte de especies de plantas se defolia durante la época seca eliminando el hábitat para insectos herbívoros. A pesar de no existir diferencias significativas entre ambos periodos es necesario destacar que durante la estación seca las interacciones se concentraron en dos meses, diciembre que es el final de la época seca y julio al finalizar la época seca, mientras en la estación lluviosa las interacciones se reparten durante los cuatro meses que dura la estación lluviosa. Esta repartición más equitativa durante la época lluviosa posiblemente se deba a que en este periodo se concentran la mayor abundancia de recursos.

Durante la estación seca las interacciones de polinización y de cadena trófica en el tronco fueron predominantes, mientras que en la estación lluviosa las interacciones de red trófica en follaje fueron las predominantes. Algunos estudios han mostrado que varias especies de frugívoros muestran una preferencia por alimentarse de insectos durante los picos de mayor abundancia de este recurso, el cual normalmente coincide con la etapa de anidamiento (Snow 1981, Johnsgard 2000, Riehl y Adelson, 2008). Las diferencias en cuanto a contenido de nitrógeno, mayor en los insectos con relación a los frutos, entre estos dos recursos ha sido nombrado como la causa de esta preferencia (Riehl y Adelson, 2008), los polluelos alimentados con frutas tienen tasas de crecimiento más bajas y tiempos de salida del nido retardados, aumentando el riesgo de depredación en el nido (Roca, 1994). Como resultado de ello, las aves más omnívoras alimentan a sus jóvenes con insectos, incluyendo aquellos que son principalmente frugívoros como adultos (Morton 1973). Durante la época seca al parecer las aves se vuelven más oportunistas explotando los recursos que se encuentran disponibles.

En el caso de las interacciones de frugivoría no fueron afectadas por la abundancia de frutos ni la estacionalidad. Sin embargo, es importante comentar que durante el muestreo algunas especies de plantas que pueden ser importantes como recursos para las aves no fructificaron en las zonas de muestreo. A pesar de esto es interesante ver que todas las especies que se alimentaban de frutos complementaban su alimentación con predación de herbívoros en el tronco a excepción de una especie *I. gracena* que se alimentó de insectos tanto en hojas como en el tronco de los árboles. Este comportamiento diferenciado en cuanto a la explotación del recurso puede darse porque las tácticas de búsqueda de las diferentes especies son diferentes (Hutto 1990) o porque existe preferencia de un cierto grupo de artrópodos (Raley y Anderson 1990, McMartin et al. 2002, Yard et al. 2004).

Especialización en el uso de recursos por parte de las aves

Se conoce que la preferencia de los frugívoros sobre una planta está influenciada por la distancia a la que se encuentran los frutos, es así que cuando los frutos preferidos se encuentran distantes, los menos preferidos son los más consumidos (Levey et al. 1984). Se evidenció una cierta preferencia por parte de las aves hacia el tipo de interacción que realizaron, es decir, algunas aves solo interactuaron con los recursos flores o solo frutos, y otras especies solo interactuaron predando en el tronco o en el follaje. La mayor parte de las aves registradas se clasificaron como insectívoras, pues los frugívoros y nectarívoros fueron muy pocos los observados. La existencia de mayor riqueza de aves insectívoras se debe a que los lepidópteros son considerados como presas de mejor calidad para la alimentación de las aves (Yard et al 2004).

Adicionalmente se observó una preferencia en las especies de plantas que utilizan las aves. Para el único nectarívoro registrado se pudo observar que de las 12 especies vegetales estudiadas, este mostro interacción únicamente con 5 especies, lo cual indica una clara preferencia hacia determinadas especies de flora. Se evidencio la existencia de cierta preferencia por parte de las aves y su frecuencia de interacción con las plantas estuvo determinada por la identidad tanto del ave como de la planta. Un dato importante que cabe mencionar es que los diferentes tipos de alimentos pueden ser preferidos por

los diferentes individuos de una bandada de pájaros (Brown 1969, Giraldeau y Lefebvre 1985), lo cual crea un interrogante en si los individuos de una misma especie por un lado, unos son especialistas y otro son generalista.

La Estacionalidad en la riqueza de aves y tipos de interacción

Es conocido que la abundancia de recursos alimenticios y su disponibilidad explica el aumento de la riqueza de aves en una comunidad (Rosenberg 1993; Peters et al. 2010; Khamcha et al 2012), pero esto lo explica solo en parte ya que la presencia o ausencia de una especie en un lugar está determinado por varios factores (Malizia 2001; Carnicer et al 2009). En este estudio la riqueza de aves está determinada por la estación climática (Malizia 2001), por ejemplo hemos observado la presencia de 5 especies de aves que solo están en la época seca y 8 especies que únicamente se presentan en estación lluviosa, corroborando lo que Tinoco (2009) encontró en un ecosistema del sur del Ecuador, que las especies cambian a lo largo del tiempo. Bowen (2004) y Peters (2010) documentaron un cambio estacional en el uso del hábitat por varios grupos de aves, donde las aves utilizan cada tipo de hábitat diferente durante las diferentes estaciones.

Los patrones de interacción entre las aves y las plantas es determinado por la abundancia de aves (Carnicer et al 2009), sin embargo en el tipo de interacción en este estudio fue determinado por la estación climática, es así que la frecuencia de interacción del nectarívoro fue mayor en la estación seca (Malizia 2001) y el número de interacciones de frugívoros aumento en época seca (Morales- Betancourt 2012). La frecuencia de predación de lepidópteros fue diferente entre el tronco y el follaje. Las aves que predaron en el tronco lo hicieron en su mayoría en estación seca, mientras que las aves que predaron en follaje tuvieron su mayor interacción en estación lluviosa, esto debido a la disponibilidad de mariposas como recurso alimenticio durante esta estación. Adicionalmente la estructura de los gremios alimenticios se puede ver afectada por la presencia estacional de las especies migratorias y a los cambios en la ecología de alimentación de las especies residentes (Lopez 2001).

CAPÍTULO V: CONCLUSIONES

- La disponibilidad de recursos alimenticios afecta directamente las interacciones de las aves nectarívoras y esta influencia es mayor cuando se evalúa las interacciones con las especies específicas con las que interactuó.
- Las aves frugívoras en nuestro estudio estuvieron poco representadas. La disponibilidad de recursos (frutos) no afectó al número o riqueza de interacciones por parte de estas aves.
- La interacción de la cadena trófica ave-herbívoro-planta se dio en dos formas en nuestro estudio, 1. Aves predando del follaje, y 2. Aves predando en el tronco de los árboles. Para las Aves que predan en follaje se evidenció una marcada influencia por parte del recurso lepidópteros (abundancia) y por parte de la estación lluviosa, lo que no sucede con las aves que predan en el tronco.
- Las interacciones mostradas por las aves (aprovechamiento de flores, frutos, predación de insectos en tronco y follaje) están determinadas por la identidad de la planta y del ave entre las que se da la interacción.
- Existe preferencia por parte de algunas aves frente a las plantas con las que interactúan, pues estas aves se restringen a una o unas pocas especies vegetales para interactuar.

Conclusiones

- Se evidencio preferencia por parte de las aves en el tipo de interacción que realizan, pues no todas realizan todos los tipos de interacción, existen unas que solo son insectívoras o solo frugívoras.
- Se determinó estacionalidad en la riqueza de aves que están presentes en la estación lluviosa o en la estación seca.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aguirre, Z., and L. Peter. 2005. Floristic composition and conservation status of the dry forests in Ecuador. *Lyonia*, Volume 8(2), Pag. 41-67.
- Alcock, J. 2005. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach* 8th ed Sunderland (MA) Sinauer.
- Arizmendi, M., and J. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in Mexico. *BIOTROPICA*, 22 (2): 172-180.
- Armesto, J., Rozzi R., Miranda P., and C. Sabag. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60: 321-336.
- Baker, T.C, and L. Kuenen. 1982. Pheromone source location by flying moths: A supplementary non-anemotactic mechanism. *Science* 16:424-427.
- Bates, D., Maechler M., and B. Bolker. 2011. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes. R package version 0.999375-42. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bengtsson J., Jones H., and H. Setälä. (1997) The value of biodiversity. *Trends Ecol Evol* 12: 334–336.

Referencias Bibliográficas

- Best, B., and M. Kressler. 1995. Biodiversity and conservation in Tumbesian Ecuador and Peru. Birdlife International, Cambridge, UK.
- BirdLife International. 2013. Important Bird Areas factsheet: Reserva Ecológica Arenillas. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 02/01/2013
- Borghesio L., and P. Laiolo. 2004. Seasonal foraging ecology in a northern Kenya forest avifauna. *Journal of Tropical Ecology* 20: 145-155.
- Bowen, L. 2004. Seasonal Relationships Between Birds and Arthropods in Bottomland Forest Canopy Gaps. Ph.D. dissertation. North Carolina State University.
- Boyle, W. A. 2011. Short-distance partial migration of Neotropical birds: a community-level test of the foraging limitation hypothesis. *Oikos*, 120, 1803-1816.
- Boyle, W. A., Norris D. R., and C. G. Guglielmo. 2010. Storms drive altitudinal migration in a tropical bird. *Proceedings of the Royal Society-B* 277: 2511-2519.
- Burgess, N. D., and C. O. Mlingwa. 2000. Evidence for altitudinal migration of Forest birds between montane Eastern Arc and lowland forests in East Africa. *Ostrich* 71: 184–190.
- Carnicer, J., Jordano P., and Melian C. 2009. The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology*, 90(7): 1958–1970.
- Catry, P., Phillips R., and J. Croxall. 2004. Sustained fast travel by a Gray-headed albatross (*Thalassarche chrysostoma*) riding an Antarctic storm. *The Auk* 121(4):1208–1213.
- Cayuela, L. 2011. Modelos lineales mixtos en R. Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, España.
- Cerón, C., Palacios W., Valencia R., and R. Sierra. 1999. (LAS FORMACIONES NATURALES DE LA COSTA DEL ECUADOR). Pp. (55 – 78). En: Sierra, R. (Ed.). 1999. Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito, Ecuador.
- Chaves-Campos, J. 2004. Elevational movements of large frugivorous birds and temporal variation in abundance of fruits along an elevational gradient. *Ornitol. Neotrop.* 15(4): 433-445.

Referencias Bibliográficas

- Chaves-Campos, J., Arévalo J. E., and M. Araya. 2003. Altitudinal movements and conservation of Bare-necked Umbrellabird *Cephalopterus glabricollis* of the Tilarán Mountains, Costa Rica. *Bird Conserv. Int.* 13(1): 45-58.
- Cintra, R., and L. Naka. 2012. Spatial Variation in Bird Community Composition in Relation to Topographic Gradient and Forest Heterogeneity in a Central Amazonian Rainforest. *International Journal of Ecology Volumen 2012, Artículo ID 435671, 25 paginas.*
- Cody, M. 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. *BioScience* 31: 107-113.
- De Juana, E., and A. García. 2005. Fluctuaciones relacionadas con la precipitación en la Riqueza y Abundancia de Aves de Medios Esterparios Mediterráneos. *Ardeola* 52 (1), 53 – 66.
- Fleming, T.H., Breitwisch R., and G.H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology & Systematics* 18: 91-109.
- Githiru, M., Lens L., Bennur L., and C. P. K. O. Ogol (2002) Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. *Oikos* 96:320-330
- Herrera, C. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54:1-23.
- Herrera, C. 2002. Seed dispersal by vertebral. Pp 185 – 208 en: Herrera C and Pellmyr O (eds). *Plant animal interactions. An Evolutionary approach.* Blackwell Science, Oxford.
- Hobson, K.A., Wassenaar L.I., Milá B., Lovette I., Dingle C., and T. B. Smith. 2003. Stable isotopes as indicators of altitudinal distributions and movements in an Ecuadorean hummingbird community. *Oecologia*, 136: 302–308.
- Holmes, R. T., Schultz J. C., and P. J. Nothnagle. 1979. Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* 206(4417):462-463.
- Howe, H. F., and J. Smallwood. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

Referencias Bibliográficas

- Hutto, R. L. 1990. Measuring the availability of food resources. *Studies in Avian Biology* 13:20-28.
- Janzen, D. 1988. Tropical dry forests: the most endangered tropical ecosystem. Pp. 130-137 en E. O. Wilson, ed. *Biodiversity*. Washington, DC.: National Academy Press.
- Jara-Guerrero, A., De la Cruz M., and M. Méndez. 2011. Seed Dispersal Spectrum of Woody Species in South Ecuadorian Dry Forests: Environmental Correlates and the Effect of Considering Species Abundance. *BIOTROPICA* 43(6): 722–730.
- Johnsgard, P. A. 2000. *Trogons and quetzals of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Johnson, D., and G. Maclean. 1994. Altitudinal migration in Natal. *Ostrich* 65: 86–94.
- Justiniano, M., and T. Fredericksen. 2000. Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica* 32(2): 276–281.
- Kareiva, P., and U. Wennergren. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373: 299–302.
- Kessler M., and G. Kattan. 2012. Fruits of Melastomataceae: phenology in Andean forest and role as a food resource for birds. *Journal of Tropical Ecology* 28:11–21. © Cambridge University Press 2011.
- Khamcha, D., Savini T., Brockleman W., Chimchome V., and Gale G. 2012. Influence of food availability and distribution on the movement patterns of a forest avian frugivore, the puff-throated bulbul (*Alophoixus pallidus*). *Journal of Tropical Ecology*, 28:1–9.
- Kikuchi, D. 2009. Terrestrial and understory insectivorous birds of a Peruvian cloud forest: species richness, abundance, density, territory size and biomass. *Journal of Tropical Ecology*, 25: 523–529.
- Kissling, W., K Böhning–Gaese, and W Jetz. 2009. The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography* 18 (2), 150-162.
- Knick, S.T., D.S. Dobkin, J.T. Rotenberry, M.A. Schroeder, M.A. Vander-Haegen, and C. Van Riper. (2003) Teetering on the edge or too late? Conservation and research issues for avifauna of sagebrush habitats. *Condor* 105: 611–634.

Referencias Bibliográficas

- Levey, D. J., F. G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: Resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *American Naturalist* 140: 447–476.
- Levey, D., Moermond T., and Denslow J. 1984. Fruit Choice in Neotropical Birds: The Effect of Distance Between Fruits on Preference Patterns. *Ecology*, 65 (3): 844-850.
- Loiselle, B., and J. Blake. 1990. Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: seasonality and resource abundance. *Studies in Avian Biology* No. 13:91 - 103. En: Morrison M, Ralph J, Verner J, y Jehl J. (eds.). 1990. *Avian Foraging: theory, methodology, and applications*. *Studies in Avian Biology* No. 13.
- Loiselle, B., and J. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72:180-193.
- Lopez, J. 2001. Estructura Gremial y Organización de un Ensamble de Aves del Desierto del Monte. Ph.D. dissertation, UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES. Argentina.
- MacArthur, R., H. Recher, and M. Cody. 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *American Naturalist* 100: 319–332.
- Malizia, L. 2001. Seasonal Fluctuations of Bird, fruit, and flowers in a subtropical forest of Argentina. *The Condor*, 103: 45-61.
- Mazia N., Chaneton E., Kitzberger T., and Garibaldi L. 2009. Variable strength of top-down effects in Nothofagus forests: bird predation and insect herbivory during an ENSO event. *Austral Ecology*, 34: 359–367.
- Montes, J. 2010. Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque en el nordeste antioqueño, Colombia. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Facultad de Ciencias, Maestría en Ciencias, Área entomología.
- Moorman, C., L. Bowen, J. Kilgo, C. Sorenson, J. Hanula, S. Horn, and M. Ulyshen. 2007. Seasonal diets of insectivorous birds using canopy gaps in a bottomland forest. *Journal Field Ornithology* 78(1): 11–20.

Referencias Bibliográficas

- Morales-Betancourt, J., Castaño-Villa G., and Fontúrbel F. 2012. Resource abundance and frugivory in two manakin species (Aves: Pipridae) inhabiting a reforested area in Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 511–514.
- Morton, E. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Am Nat* 107:8-22.
- Mostacedo, B. and T. Fredericksen. 2000. *Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOR)*. Santa Cruz, Bolivia.
- Nelson, M., A. Roline, J. Thullen, J. Sartoris, and J. Boutwell. 2000. Invertebrate assemblages and trace element bioaccumulation associated with constructed wetlands. *Wetlands* 20: 406-415.
- O'Brien, T. G., M. F. Kinnaird, E. S. Dierenfeld, N. L. Conklin-Brittain, R. W. Wrangham, and S. C. Silver. 1998. Fruit-eating animals regularly prefer to eat figs even when other food is abundant. We propose that high calcium levels contribute to the desirability of figs as food for many forest animals. *Nature* 392: 668.
- Ojasti, J. and F. Dallmeier (editor). 2000. *Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. SI/MAB Series #5*. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington DC.
- Pérez, O. 2008. *Evaluación de la biodiversidad de mariposas diurnas presentes en sistemas agroforestales modernos con café en el Corredor Biológico Volcánica Central-Talamanca, Costa Rica*. Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Costa Rica.
- Persson, L. 1999. Trophic cascades: Abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos*, 85: 385–397.
- Peters, V., R. Mordecai, R. Carroll, R. Cooper, and R. Greenberg. 2010. Bird community response to fruit energy. *Journal of Animal Ecology* 79: 824–835.
- Poulin, B., Lefebvre, G. and Mc Neil R. 1992. Tropical avian phenology in relation abundance and exploitation of food resources . *Ecology* 73, 22.95 – 2309.
- Price, P., Bouton C., Gross P., McPheron B., Thompson J., and Weis A. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between

Referencias Bibliográficas

- insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 41–65.
- Ramos, R., Albornoz A., Valdovinos F., Smith-Ramirez C., Arim M., Armesto J., and Marquet P. 2009. A network analysis of plant–pollinator interactions in temperate rain forests of Chiloe´ Island, Chile. *Oecologia*, 160: 697–706.
 - Recher, H. F. 1990. Specialist or generalist: avian response to spatial and temporal changes in resources. *Studies in Avian Biology* 13, 333 – 336.
 - Remsen, J., and S. Robinson. 1990. A Classification scheme for foraging behavior of Birds en Terrestrial Habitats. *Studies in Avian Biology* No. 13: 144 – 160. En: *Studies in Avian Biology 13: Avian Foraging: Theory, Methodology and Applications* (Morrison M., Ralph J., Verner J., Jehl J. eds) pp. 144-160. Allen Press Inc., Kansas, U.S.A.
 - Ridgely, R., and P. Greenfield. 2001. *The birds of Ecuador: status, distribution and taxonomy*. Ithaca, NY: Cornell University Press.
 - Ridgely, R., and P. Greenfield. 2006. *Aves del Ecuador, Guía de Campo*. Fundación de Conservación JOCOTOCO. Vol. 1 y 2. Pag. 812.
 - Riehl C., G. Adelson. 2008. Seasonal insectivory by Black-headed Trogons, a tropical dry forest frugivore. *J. Field Ornithol.* 79, 371-380.
 - Riehl, C. and Adelson G. 2008. Seasonal insectivory by Black-headed Trogons, a tropical dry forest frugivore. *J. Field Ornithol.* 79(4):371–380.
 - Roca, I. 1994, *Generative Phonology*. Routledge: London
 - Rode, K. D., C. A. Chapman, L. R. McDowell, and C. Stickler. 2006. Nutritional correlates of population density across habitats and logging intensities in redbell monkeys (*Cercopithecus ascanius*). *Biotropica* 38: 625–634.
 - Rosselli, L. 1994. The annual cycle of a tropical frugivorous altitudinal migrant Corapipo leucorrhoea (Pipridae) and its fruit resources. *Bird Conserv. Int* 4:143–160.
 - Ruiz-Gutiérrez, V., E. Zipkin, and A. Dhondt. 2010. Occupancy dynamics in a tropical bird community: unexpectedly high forest use by birds classified as non-forest species. *Journal of Applied Ecology* 47: 621–630.

Referencias Bibliográficas

- Rydon, A. 1964. Notes on the use of butterfly traps in East Africa. *Journal of the Lepidopterists Society*, 18 (1): 51 – 58.
- Sánchez, N., L. Vargas, and J. Castro. 2011. Mariposas, Escarabajos coprófagos y Vegetación acompañante en cultivos de cacao-banano orgánico y plátano convencional, región de Talamanca, Costa Rica. Corporación Educativa para el Desarrollo Costarricense. CEDECO. Proyecto Cam(Bio)2.
- Schmitz O. Krivan V., and Ovadia O. 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters*, 7: 153–163.
- Schultz, J.C. 1981. Adaptive changes in antipredator behaviour of a grasshopper during development. *Evolution* 35: 175–179.
- Sierra, R. (Ed.). 1999. Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito, Ecuador.
- Smith-Ramirez, C., and Armesto J. 1998. Nectarivoría y polinización por aves en *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71: 51-63.
- Snow, D. W. 1981. *Coevolution of birds and plants*. In: P. L. (Eds.) *The evolving biosphere*. Part II. Coexistence and coevolution, 169-178. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Stattersfield, A., Crosby M., Long A., and D. Wege. 1998. Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation. *Bird Life Conserv. Ser. no. 7*. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Stiles, F.G. 1983. Birds. In *Costa Rican Natural History*. Edited by D.H. Janzen. University of Chicago Press, Chicago. pp. 502–530.
- Stouffer, P. and R. Bierregaard. 1995. Use of Amazonian Forest Fragments by Understory Insectivorous Birds. *Ecology*. 76(8): 2429 – 2445.
- Terborgh, J., Robinson S. K., Parker T. A., Munn C. A., and N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60: 213–238.

Referencias Bibliográficas

- Tilman, D., and J. A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363–365.
- Tinoco, B. 2009. Estacionalidad de la comunidad de aves en un bosque deciduo tumbesino en el sur occidente de Ecuador. *Ornitología Neotropical* 20: 157–170.
- Vereá, C., Fernández-Badillo A. and Solorzano A. 2000. Variación en la Composición de las Comunidades de Aves de Sotobosque de dos Bosques en el Norte de Venezuela. *ORNITOLOGIA NEOTROPICAL* 11: 65–79.
- Villarreal, H., Álvarez M., Córdoba S., Escobar F., Fagua G., Gast F., Mendoza H., Ospina M., and A. Umaña. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 p.
- Whelan, C., Wenny D., and Marquis R. 2008 Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134: 25–60.
- Wiens, J. 2006. The Ecology of Bird Communities. Cambridge University Press. Vol. 2. 316: 141 – 195.
- Yard, H., Van-Riper C., Brown B., and M. Kearsle. 2004. Diets of Insectivorous birds along the Colorado River in Grand Canyon, Arizona. *The Condor* 106: 106-115.
- Young, A. M. 1982. Population biology of tropical insects. Plenum, New York.

ANEXOS

Anexo 1. Fotografía del Bosque Seco Tumbesino en Estación lluviosa (A) y Seca (B)

A.)



B.)



Anexo 2. Especies Vegetales objeto de estudio. P: Numero de parcela.

Especie	Individuos			TOTAL
	P1	P2	P3	
<i>Abutilon</i> sp.	1	1	0	2
<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose	0	1	1	2
<i>Colicodendrom scabridum</i> (Kunth) Seem	2	1	1	4
<i>Cynophalla mollis</i> (Kunth) J. Presl.	3	3	2	8
<i>Eriotheca ruizii</i> (K. Schum.) A. Robyns	0	4	1	5
<i>Erythrina velutina</i> Willd	1	0	0	1
<i>Erythroxylum glaucum</i> O.E. Schulz.	3	1	0	4
<i>Geoffrea spinosa</i> Jacq.	1	0	0	1
<i>Leucaena trichodes</i> (Jacq.) Benth.	0	3	5	8
<i>Malpighia</i> sp.	1	1	0	2
<i>Tabebuia billbergii</i> (Bureau & K. Schum.) Standl.	1	1	5	7
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G. Nicholson	4	0	1	5
Total	17	16	16	49

Anexo 3. Carpa utilizada para la observación de las interacciones entre aves y plantas.



Anexo 4. Trampa Van Someren-Rydon para el muestreo de Lepidópteros.



Anexo 5. Lista de Aves Registradas durante los 9 meses de muestreo.

Familia	Nombre científico
Accipitridae	<i>Chondrohierax unciatus</i>
Accipitridae	<i>Geranospiza caerulescens</i>
Anatidae	<i>Dendrocygna autummalis</i>
Cardinalidae	<i>Rhodospingus cruentus</i>
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>
Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>
Columbidae	<i>Claravis pretiosa</i>
Columbidae	<i>Columbina cruziana</i>
Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>
Columbidae	<i>Zenaida meloda</i>
Corvidae	<i>Cyanocorax mystacalis</i>
Cuculidae	<i>Crotophaga sulcirostris</i>
Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>
Dendrocolaptidae	<i>Sittasomus griseicapillus</i>
Emberizidae	<i>Sporophila corvina</i>
Emberizidae	<i>Sicalis flaveola</i>
Falconidae	<i>Herpetotheres cachinnans</i>
Falconidae	<i>Micrastur ruficollis</i>
Furnariidae	<i>Furnarius cinnamomeus</i>
Furnariidae	<i>Synallaxis stictothorax</i>

Hirundinidae	<i>Progne chalybea</i>
Icteridae	<i>Cacicus cela</i>
Icteridae	<i>Icterus gracennae</i>
Icteridae	<i>Dives warsewicsi</i>
Mimidae	<i>Mimus longicaudatus</i>
Momotidae	<i>Momotus momota</i>
Parulidae	<i>Basileuterus fraseri</i>
Parulidae	<i>Parula pitiayumi</i>
Parulidae	<i>Polioptila plumbea</i>
Picidae	<i>Dryocopus lineatus</i>
Picidae	<i>Picumnus olivaceus</i>
Picidae	<i>Campephilus gayaquilensis</i>
Picidae	<i>Veniliornis callonotus</i>
Psittacidae	<i>Forpus coelestis</i>
Strigidae	<i>Glaucidium peruanum</i>
Thamnophilidae	<i>Sakesphorus bernardi</i>
Thraupidae	<i>Thraupis episcopus</i>
Tinamidae	<i>Crypturellus transfasciatus</i>
Trochilidae	<i>Amazilia amazilia</i>
Troglodytidae	<i>Campylorhynchus fasciatus</i>
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>
Troglodytidae	<i>Thryothorus superciliaris</i>
Trogonidae	<i>Trogon mesurus</i>
Turdidae	<i>Turdus reevi</i>
Tyrannidae	<i>Camptostoma obsoletum</i>
Tyrannidae	<i>Myiarchus tuberculifer</i>
Tyrannidae	<i>Tyrannus niveigularis</i>
Tyrannidae	<i>Myiodinastes bairdii</i>
Tyrannidae	<i>Myiodinastes maculatus</i>
Tyrannidae	<i>Myiopagis subplacens</i>
Tyrannidae	<i>Platypsaris homochrous</i>
Tyrannidae	<i>Pyrocephalus rubinus</i>
Vireonidae	<i>Cyclarhis gujanensis</i>

Anexo 6. Lista de Aves registradas mostrando algún tipo de interacción planta – ave, y clasificadas de acuerdo a su dieta registrada.

Especie	Habito alimenticio
<i>Amazilia amazilia</i>	Nectarívoro
<i>Basileuterus fraseri</i>	Insectívoro
<i>Cacicus cela</i>	Omnívoro
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Omnívoro
<i>Campylorhynchus fasciatus</i>	Insectívoro
<i>Columbina cruziana</i>	Omnívoro
<i>Cyanocorax mystacalis</i>	Omnívoro
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Frugívoro
<i>Dryocopus lineatus</i>	Omnívoro
<i>Furnarius cinnamomeus</i>	Insectívoro
<i>Icterus gracennae</i>	Omnívoro
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i>	Insectívoro
<i>Momotus momota</i>	Omnívoro
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Omnívoro
<i>Myiodinastes maculatus</i>	Omnívoro
<i>Parula pitiaiyumi</i>	Omnívoro
<i>Picumnus olivaceus</i>	Insectívoro
<i>Polioptila plumbea</i>	Insectívoro
<i>Rhodospingus cruentus</i>	Frugívoro
<i>Sakesphorus bernardi</i>	Insectívoro
<i>Sittasomus griseicapillus</i>	Insectívoro
<i>Sporophila corvina</i>	Frugívoro
<i>Troglodytes aedon:</i>	Insectívoro
<i>Trogon mesurus</i>	Omnívoro
<i>Turdus reevi</i>	Omnívoro
<i>Tyrannus niveigularis</i>	Omnívoro

Anexo 7. Cita de la publicación en The Field Museum de Chicago.

Esta Guía de Aves de la Reserva Ecológica Arenillas se elaboró con fotos que se obtuvieron de algunas de las aves de estudio.

Narváez, C., **Salazar, M.**, Cartuche, C. & **Espinosa, C.** 2012. Aves Comunes de Arenillas. Reserva Ecológica Arenillas, Provincia El Oro, Ecuador. The Field Museum, Chicago, IL 60605 USA. Disponible en:

<http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/guideimages.asp?ID=514>