

CAPÍTULO VI

Dinámica anual de un ensamble
de aves Frugívoras y su relación
con la dispersión de semillas



Claudia Lorena Ortiz Melo
Ana Cecilia Umba Erazo

RESUMEN

Estudiamos el ciclo anual (muda, reproducción y grasa) de un ensamble de aves frugívoras de los estratos bajos y su relación con la dispersión de semillas en el Parque Natural Municipal Ranchería entre marzo de 2006 y marzo de 2008.

En total, 19 especies de aves (7 familias) fueron registradas en el Parque. *Anisognathus igniventris* fue la especie más frecuente en las capturas (21 % del total de individuos capturados), mientras que *Diglossopis caerulescens* se consideró la especie más frecuente en las observaciones (20 % del total de individuos observados).

La similitud en la composición de especies de aves frugívoras en los dos tipos de vegetación muestreados (áreas paramizadas y bosque alto-andino) es relativamente alta, tanto por el método de captura (Índice de Jaccard = 0.86) como por el método de observación (Índice de Jaccard = 0.81).

La estructura del ensamble se caracteriza por la dominancia de la familia Thraupidae (8 especies), pues es el grupo más diverso para los dos tipos de vegetación.

La actividad de muda en las especies de aves frugívoras no presenta un patrón general a lo largo del año; sin embargo, la tendencia encontrada a realizar este evento ocurre principalmente entre los meses de agosto y marzo. Las aves tienen un ciclo de reproducción monomodal, justo después del inicio de la muda intensa, que produce un traslape entre estas actividades.

Aunque no se observa una sincronía en el aumento o disminución en las reservas de grasa, la mayoría de aves alcanza los niveles de peso más bajos entre septiembre y febrero, meses que coinciden con las actividades de reproducción y muda, y logra su máximo peso corporal justo después de este periodo.

La familia Ericaceae se considera el componente principal en la dieta de las especies frugívoras del Parque, ya que presenta porcentajes de ocurrencia altos en las muestras fecales y además es consumida por todas las especies a lo largo del año. Así mismo, Clusiaceae también es consumida por la mayoría de especies de aves frugívoras, que la utilizan como un recurso ocasional en su dieta; sin embargo, es considerada un recurso preferencial en la dieta de *D. caerulescens*.

B. montana y *A. igniventris* dispersaron más de la mitad de las categorías vegetales encontradas en las muestras fecales (16 categorías cada una), seguidas por *Chlorospingus ophthalmicus* con el 45.5% (11 especies). A su vez, las especies vegetales *Gaultheria rigida* y *Disterigma alaternoides* fueron consumidas por el 71.42% de especies de aves de las que se obtuvo muestra fecal (5 especies cada una), seguidas por *Plutarchia guascensis* y *Pernetia* sp., con el 57.7% (4 especies).

INTRODUCCIÓN

Los frutos han sido reconocidos como un alimento importante para vertebrados frugívoros en hábitats tropicales. A pesar de ser un recurso prominente en la vegetación leñosa tropical, la relativa contribución de varios organismos consumidores de las semillas es poco conocida (Jordano 1983). Estudios como los de de Jordano (1995), Levey y Stiles (1992), Baker *et al.* (1998), Rozo-Mora y Parrado (2004), Wheelwright y Janson (1985), han sugerido la existencia de ciertos patrones que inducen o establecen este comportamiento y determinan un grado de coevolución entre las plantas y los animales que las consumen.

La principal meta de la investigación en ecología aviar es establecer el papel de las aves en la determinación de la estructura y funcionalidad de las comunidades ecológicas y cómo la distribución y abundancia de recursos en estas comunidades influyen en la dinámica de poblaciones y las interacciones entre especies (MacMahon *et al.* 1981; Stiles 1979).

Las interacciones planta-animal son componentes importantes en muchos hábitats tropicales, en donde cerca del 90% de las especies arbóreas y cerca del 98% de los arbustos del sotobosque son dispersados por animales (Howe y Smallwood 1982; Gentry 1982; Stiles 1985a; Silva *et al.* 2002) y, a su vez, el 50% de aves y mamíferos consume frutos al menos durante alguna parte del año (Stiles 1985a; Loiselle y Blake 1990).

Se ha podido determinar la preferencia de las aves por ciertos frutos. Rasgos, tales como valor nutricional, número de semillas por fruto, sabor, tiempo de maduración, despliegue espacial y color influyen en la selección de los frutos (Snow y Snow 1971; Van der Pijl 1982; Pratt y Stiles 1985; Wheelwright y Janson 1985; Jordano 1995; Argel *et al.* 1996).

El grado de eficiencia de las aves como dispersoras de semillas varía de acuerdo con el tipo de comportamiento del ave y las características propias del fruto a consumir. Por ejemplo, las aves masticadoras dispersan mejor semillas pequeñas que escapan a la acción trituradora del pico, mientras que las aves grandes son mejores para dispersar semillas grandes ya que son capaces de engullirlas; aves con pico más ancho pueden comer frutos más grandes que aves de igual tamaño con picos más estrechos; de esta manera se proporcionan diferentes mecanismos de atracción entre la planta y el ave (Levey y Martínez 2001).

Debido al número de actividades que realizan las aves y a los cambios fisiológicos y ambientales a los que se enfrentan, es necesario satisfacer ciertos requerimientos de tipo energético (Levey *et al.* 1994). Frutos con alto valor nutricional son consumidos por aves «especialistas» que se alimentan principalmente de frutos, mientras que frutos con bajo valor nutricional son consumidos principalmente por frugívoros «oportunistas» los cuales también forrajean con insectos, néctar o ambos (Snow y Snow 1971; Pratt y Stiles 1985). Según Herrera (2002), la relación que existe entre las aves frugívoras y los frutos puede considerarse de tipo mutualista, debido a que las aves deben mantener una dispersión de semillas eficaz a cambio de los beneficios que obtienen de los frutos consumidos.

A pesar de la importancia de interacciones planta-ave dentro de la comunidad en hábitats tropicales, pocos son los estudios que documenten la dinámica anual de aves frugívoras y su relación con la dispersión de semillas en tales hábitats (Herrera 2002), ya que estos estudios se han desarrollado principalmente en zonas templadas y selvas tropicales de tierras bajas (Pavajeau 1993), y enfocado en el estudio de especies animales que consumen frutos y dispersan semillas de una especie vegetal en particular (Loiselle y Blake 1990).

Es por eso, que este trabajo está dirigido al estudio de un ensamble de aves frugívoras, que se encuentra en un ecosistema altoandino, y permite generar ciertos patrones de la dinámica anual de las aves que habitan este tipo de ecosistemas. Esta propuesta de investigación suministra los primeros datos acerca de la relación entre la dinámica anual y la dispersión de semillas por aves frugívoras en el Parque Natural Municipal Ranchería, zona de manejo especial, con cierto grado de intervención antrópica.

MATERIALES Y MÉTODOS

FASE DE CAMPO

Esta investigación se llevó a cabo en el Parque Natural Municipal “La Ranchería” PNMR (2.600-3.500 m de altitud), ubicado en Paipa, Boyacá. Los sitios e intensidad de muestreo fueron los mismos del análisis de aves de los estratos bajos del Parque (ver Capítulo V), ya que ambos estudios se realizaron simultáneamente. Hicimos visitas mensuales desde marzo de 2006 hasta marzo de 2008, que incluyeron capturas y observación de aves. Los datos correspondientes al periodo comprendido entre mayo 2007 y marzo de 2008 fueron tomados del Proyecto Aves del Parque Natural Municipal Ranchería.

Realizamos muestreos mensuales de 4 días, con 12 redes de niebla ubicadas en línea continua (11 redes de 7 x 2.5m y una de 12 x 2.5m, con un ojo de malla de 36 mm), y procuramos abarcar sitios de tránsito de las aves dentro de matorrales, bosque y zonas abiertas. Las redes se abrieron aproximadamente desde las 0600 hasta las 1630h (siempre y cuando no lloviera) y fueron revisadas cada 30 minutos (Stiles y Roselli 1998) para acumular un total de 11.051 horas/red.

A las aves capturadas se les tomaron medidas convencionales, como: longitud total, longitud de la cola, longitud alar, longitud del tarso, longitud total del pico, ancho y alto del pico y peso, las cuales facilitaron la identificación de cada individuo a especie. Adicionalmente, el estado de muda del plumaje fue revisado de acuerdo con el progreso de muda de las remeras primarias (se determinó la categoría de *muda intensa* como el periodo en el que los individuos mudaron las primarias 6, 7, 8, 9 ó 10, y *muda general* como el periodo en el que los individuos mudaron cualquier parte del cuerpo a excepción de estas primarias), nivel de grasa corporal (se midió en una escala semi-cuantitativa entre 0 = sin grasa y 5 = grasa subcutánea abundante por todo el cuerpo) y presencia de parche de cría o protuberancia cloacal (Stiles 1979).

Después, las aves fueron depositadas en bolsas de tela durante 15 minutos aproximadamente, con el fin de obtener muestras fecales; luego se marcaron con anillos plásticos de colores, se fotografiaron y liberaron.

FASE DE LABORATORIO

Las muestras fecales colectadas se limpiaron con alcohol al 70%, y las semillas fueron separadas de los restos vegetales y animales con ayuda de un estereoscopio. Las semillas se cuantificaron y clasificaron por morfo-especie y fueron identificadas mediante comparación con la colección de referencia y las reunidas en el estudio «Fenología de plantas ornitócoras y ornitófilas del PNMR» de Alarcón y Parada (2009) y datos del trabajo de Acosta (2005). Posteriormente se almacenaron y etiquetaron con sus respectivos datos.

ANÁLISIS DE DATOS

Para este estudio se combinaron datos de los dos años de muestreo con el fin de obtener patrones generales del ciclo anual de las aves frugívoras (muda, reproducción y grasa) y dispersión de semillas en la zona.

Para el análisis de los datos de muda, reproducción y grasa se tuvieron en cuenta las especies de aves más frecuentes en las capturas. De acuerdo con el promedio de las variables analizadas, los datos se expresan para cada especie en porcentaje de número de individuos.

Para determinar la importancia de cada tipo de semilla (especie vegetal) en la dieta de las aves se analizó la frecuencia de ocurrencia de cada especie vegetal en las muestras. El total de frecuencias de ocurrencia está determinado como la suma de las veces que se observó cada especie vegetal en las muestras fecales colectadas, y una especie vegetal puede aparecer sólo una o ninguna vez en cada feca. Se definió el porcentaje de ocurrencia de las distintas especies vegetales como el número de muestras fecales donde apareció cada especie vegetal (FOs) multiplicada por 100 y dividida entre la suma de frecuencias de aparición de todas las especies en cada muestra (N) (tomado de Rosemberg y Cooper 1990):

$$PO_s = \frac{FO_s \times 100}{N}$$

Donde,

FOs= frecuencia de aparición de cada especie vegetal (número de muestras fecales en donde apareció).

N= suma de frecuencias de aparición de todas las especies vegetales.

Cuando un tipo de semilla no determinada apareció máximo dos veces en las muestras fecales se agrupó dentro de la categoría Otras, (si no se conoce la familia a la que pertenece), o Ericaceae (cuando se trató de semillas de esta familia a las que no se pudo determinar el género). Se trató como categoría independiente a las especies indeterminadas A, B y C, dado que aparecieron más de dos veces en las muestras fecales y a los arilos de *Clusia*, ya que en algunas muestras fecales se encontró un número considerable de estas envolturas sin presencia de semillas, por lo que no se pudo determinar la especie y se decidió agruparlas dentro de la categoría Arilos de *Clusia*.

Se calculó el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) con el fin de medir el grado de asociación entre el porcentaje de ocurrencia de las familias de plantas presentes en las muestras fecales con el número de dispersores de cada familia.

Con base en el análisis del total de muestras fecales obtenidas para 6 especies de aves frugívoras, se definió una «interacción» como la presencia de una especie vegetal en las muestras fecales de una especie de ave. Esta relación permitió definir un interacción tanto para el ave como para la planta, ya que un ave puede visitar muchas plantas y a la vez una planta puede ser visitada por muchas aves (modificado de Silva *et al.* 2002; Ferreira y de Marco 2004).

El índice de importancia I_j desarrollado por Murray (2000), mide las contribuciones de cada especie de aves en relación a las plantas consumidas y está dado por la ecuación:

$$I_j = \sum_{i=1}^S \left(\frac{C_{i,j}/T_i}{S} \right)$$

Donde T_i es el número total de aves que consume una especie de planta i , y S es el número total de plantas incluidas en la muestra. $C_{i,j} = 1$ si la especie de ave j consume frutos de la especie de planta i ó 0 si no consume. Este índice permite estimar el nivel de contribución de una especie a la comunidad como una función no sólo del número de interacciones que esta realiza, sino también del número de interacciones de otros *taxa* con las mismas especies. Así, por ejemplo, si dos especies de aves en una comunidad de frugívoros toman parte en exactamente el

mismo número de interacciones, su potencial de importancia como dispersores de semillas podría diferir de el de muchos otros frugívoros que comen en el mismo grupo de especies de plantas. Los valores de I_j pueden estar dentro de un rango de 0 a 1 para las especies que consumen todas las especies de plantas en esta comunidad (Silva *et al.* 2002; Ferreira y de Marco 2004).

La misma ecuación se utilizó para estimar la importancia relativa de las diferentes especies de plantas (24 especies) en la dieta de las aves (I_j); en tal caso T_i es el número total de especies de plantas consumidas por una especie de ave i , S es el número total de especies de aves incluidas en la muestra, y $C_{i,j} = 1$ si la especie de planta j está incluida en la dieta de la especie de aves i ó 0 si no lo está.

RESULTADOS

CICLO ANUAL

El ciclo anual de las especies de aves capturadas con mayor frecuencia estuvo estrechamente relacionado con la época reproductiva, y en menor medida con los periodos de muda de las primarias y cambios en los niveles de grasa corporal y peso (Figura 2).

La actividad de muda en las aves frugívoras presentó variaciones a lo largo del año, por lo que no se observó un patrón general de muda en todas las especies (Figura 2a). Sin embargo, la tendencia de las especies a realizar sus eventos de muda ocurrió principalmente entre los meses de agosto y marzo, en los cuales cerca del 88 % de las especies presentaron muda intensa.

D. cyanea y *A. pallidinucha* presentaron periodos de muda intensa relativamente cortos entre los meses de enero a febrero y junio a septiembre, respectivamente; sin embargo, ambas especies concordaron con la época en que se presentó mayor sincronía de muda intensa para las otras especies.

E. frantzii no presentó ningún periodo de muda intensa durante el año, pero se observó un incremento en el número de individuos en estado de muda en los meses de junio y septiembre.

Las aves presentaron un ciclo de reproducción monomodal, que se definió por una tendencia general muy marcada entre los meses de octubre y marzo, en los que todas las especies estuvieron en plena reproducción (presencia de parche de cría), seguida por un periodo entre los meses de abril y septiembre en el que hubo muy pocas especies en reproducción o ninguna especie en el mes de junio (Figura 2b). En general, el proceso de reproducción de las aves ocurrió justo después del inicio de la muda intensa, produjo un traslapo entre estas y coincidió con el mayor pico de fructificación del año (Figura 2c).

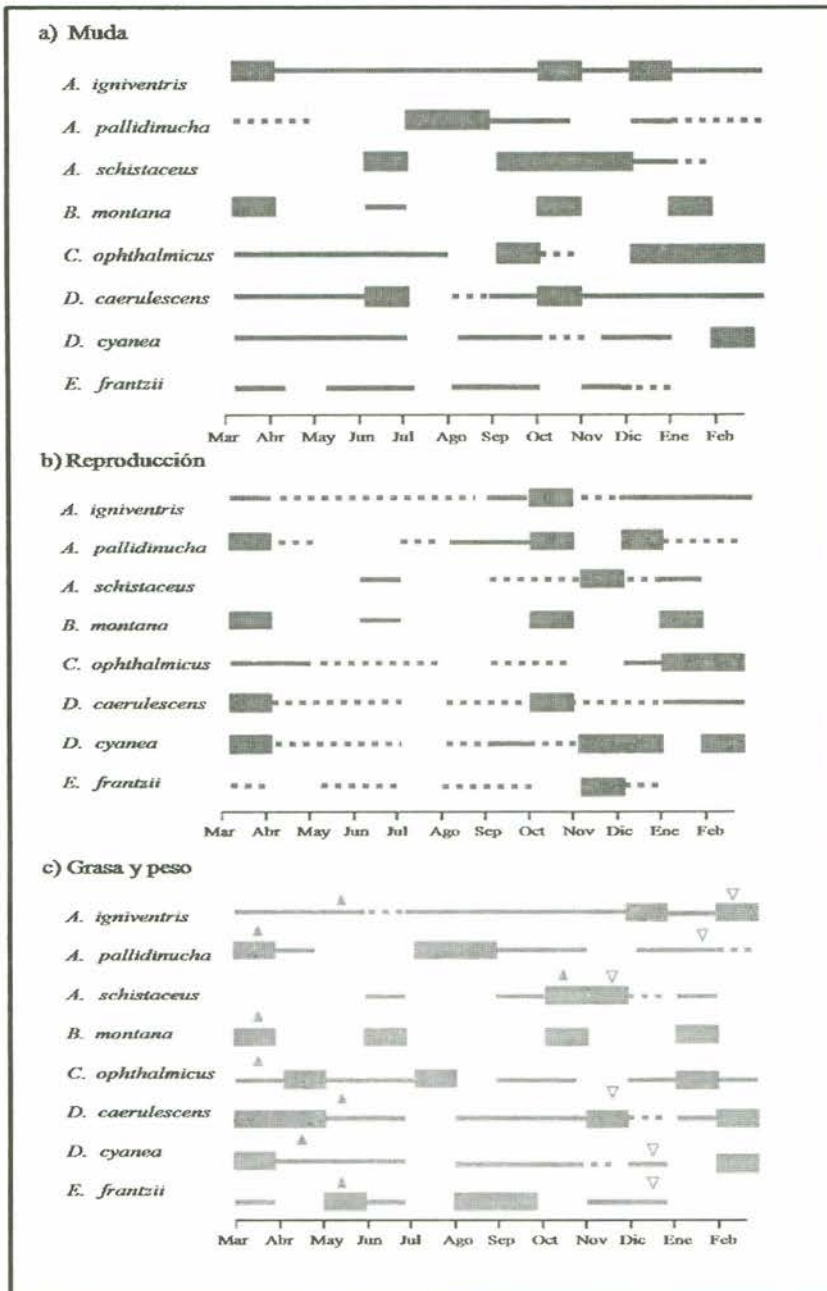


Figura 2. Patrón de muda, ciclo reproductivo y niveles de grasa corporal de 8 especies de aves frugívoras del PNMR. Las barras gruesas indican que más del 50 % de los individuos presentó: a) muda intensa, b) indicios de reproducción o c) niveles de grasa iguales o superiores a 2.5. La línea delgada indica menos del 50% de los individuos. En c), las flechas hacia arriba indican el peso máximo alcanzado durante el año y las flechas hacia abajo, el peso mínimo. La línea punteada indica presencia de individuos que no se encuentran dentro de estos ítems.

Todas las especies presentaron variaciones en las reservas de grasa y peso corporal. Aunque no se observó una sincronía en el aumento o disminución en las reservas de grasa, la mayoría de aves tuvo los niveles de peso más bajos entre septiembre y febrero, meses que coincidieron con los periodos de reproducción y muda, y alcanzó su máximo peso corporal justo después de este periodo (Figuras 2b y 2c).

Tabla 1. Picos de fructificación de las principales especies vegetales dispersadas. Para *Clusia multiflora* no se determinó el número de frutos, pero se indican los meses en los que fructifica (datos de Alarcón y Parada 2009).

Familia	Especie	Pico de Fructificación	# de frutos	Meses en fructificación
Ericaceae	<i>Gaultheria rigida</i>	Octubre	31	Todo el año
	<i>Disterigma alaternoides</i>	Noviembre	113	Nov – Ene Mar – Nov
	<i>Plutarchia guascensis</i>	Noviembre	506	Dic, Feb, Mar, Oct, Nov
Myrtaceae	<i>Ugni myricoides</i>	Septiembre	26	Jun – Oct
Clusiaceae	<i>Clusia multiflora</i>			Dic – May Jun – Sep
Loranthaceae	<i>Gaiadendrom punctatum</i>	Julio	373	Mar-Nov
Melastomataceae	<i>Miconia ligustrina</i>	Septiembre	26640	Ago- Nov
Theaceae	<i>Ternstroemia meridionalis</i>	Enero	148	Todo el año
Rubiaceae	<i>Galium hipocarpium</i>	Diciembre	218	Todo el año
Berberidaceae	<i>Berberis goudotiana</i>	Septiembre	194	Dic-Nov
Aquifoliaceae	<i>Ilex kunthiana</i>	Noviembre	160	Nov- Mar
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriacea</i>	Septiembre	9022	Jul.-Nov

FRUGIVORÍA Y DISPERSIÓN DE SEMILLAS

Porcentaje de presencia de las semillas

En un total de 78 muestras fecales analizadas encontramos 34 especies diferentes, de las cuales 10 son indeterminadas. Se identificaron 24 categorías (en las que se incluyeron 3 especies de plantas sin determinar Ind A, Ind B e Ind C, Ericáceas y arilos). *A. igniventris* y *D. caerulescens* fueron las especies de las que se obtuvo un mayor número de muestras fecales, representan el 55% de las muestras.

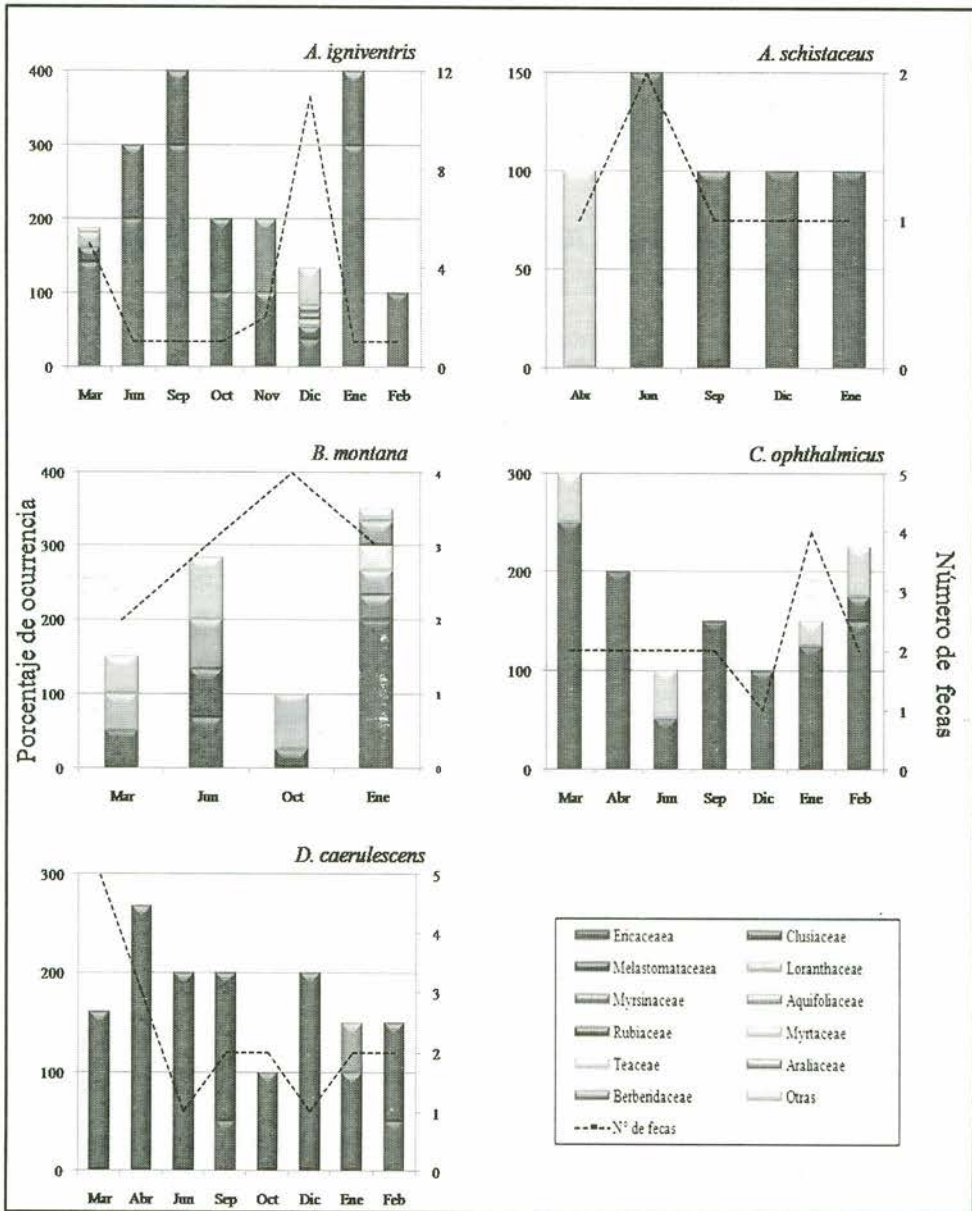


Figura 3. Porcentajes de abundancia de semillas en las muestras fecales de las principales especies de aves frugívoras del PNMR. Para este análisis sólo se tuvieron en cuenta las especies de las que se obtuvo por lo menos 5 muestras fecales durante el tiempo de muestreo. El porcentaje puede exceder el 100% porque las muestras fecales a menudo contienen más de un tipo de semilla.

INTERACCIONES ENTRE AVES Y PLANTAS

Seis especies de aves frugívoras formaron cerca del 88% de todas las interacciones y comprendieron tres grupos diferentes: 1) especies de gran tamaño corporal (*A. igniventris* y *B. montana*), que se alimentan de una amplia variedad de especies de plantas, forrajean principalmente en la parte intermedia entre el sotobosque y el dosel; 2) especies de aves de un tamaño medio (*C. ophthalmicus*, *A. schistaceus* y *A. pallidinucha*) que se alimentan preferiblemente de frutos bacoides de la familia Ericaceae y forrajean principalmente en bordes de camino y parte media del sotobosque; y 3) especies de menor tamaño (*D. caerulescens*; Anexo 1) que se alimenta preferencialmente de semillas ariladas y forrajean en la parte media y alta del dosel en donde también buscan insectos entre la hojas.

Por otra parte, las especies vegetales formaron cerca del 95% de todas las interacciones y comprendieron tres grupos diferentes: 1) arbustos de tamaño medio, con frutos en baya, carnosos y de colores llamativos (*Gaultheria rigida*, *Disterigma alaternoides*, *Plutarchia guascensis* y *Pernettya* sp.); 2) árboles con frutos en cápsula de colores poco llamativos y semillas ariladas (*Clusia rosea*, *Clusia multiflora* y *Clusia* sp.); y 3) compuesto por una gran variedad de especies, principalmente arbustos y árboles pequeños con diferentes tipos de frutos (Ver Alarcón y Parada, Cap. I).

ÍNDICE DE IMPORTANCIA

El 50% de las especies de aves frugívoras (de un total de 6 especies) y el 8.3% de las categorías registradas en las muestras fecales (24 categorías) generaron el 90% de las interacciones planta- ave en la zona (Figura 4). El 42% (3 especies) de aves frugívoras hizo parte en pocas interacciones (entre 2 y 5), mientras que el 33% (2 especies) de aves hizo parte en muchas interacciones (Figura 4a).

Aunque *B. montana* y *A. igniventris* registraron el mismo número de interacciones (n=16), *B. montana* registró el más alto índice de importancia como dispersor de semilla (0.29), principalmente por la presencia de dos especies vegetales que son exclusivas en la dieta de esta especie (*Ternstroemia meridionalis* y *Schefflera* sp.), en comparación con *A. igniventris* que sólo registró una especie exclusiva (*Galium* sp.). Sin embargo, el número de interacciones de cada especie de aves se correlacionó significativamente con el número de muestras fecales obtenidas de cada especie (r_s 0.86, $p < 0.05$).

El mismo patrón de interacciones para la distribución se observó para las especies de plantas. El 62.5% (15 especies) de plantas hizo parte en pocas interacciones (1 ó 2), mientras que el 16.6% (4 especies) hizo parte en muchas interacciones (Figura 4 b).

Gaultheria rigida registró el mayor índice de importancia (0.9), seguida por *U. myricoides* (0.85). Aunque *U. myricoides* solo fue consumida por dos especies de aves frugívoras, se consideró una especie importante en la dieta de *A. pallidinucha*,

ya que apareció en todas las muestras fecales analizadas para esta especie (n=3).

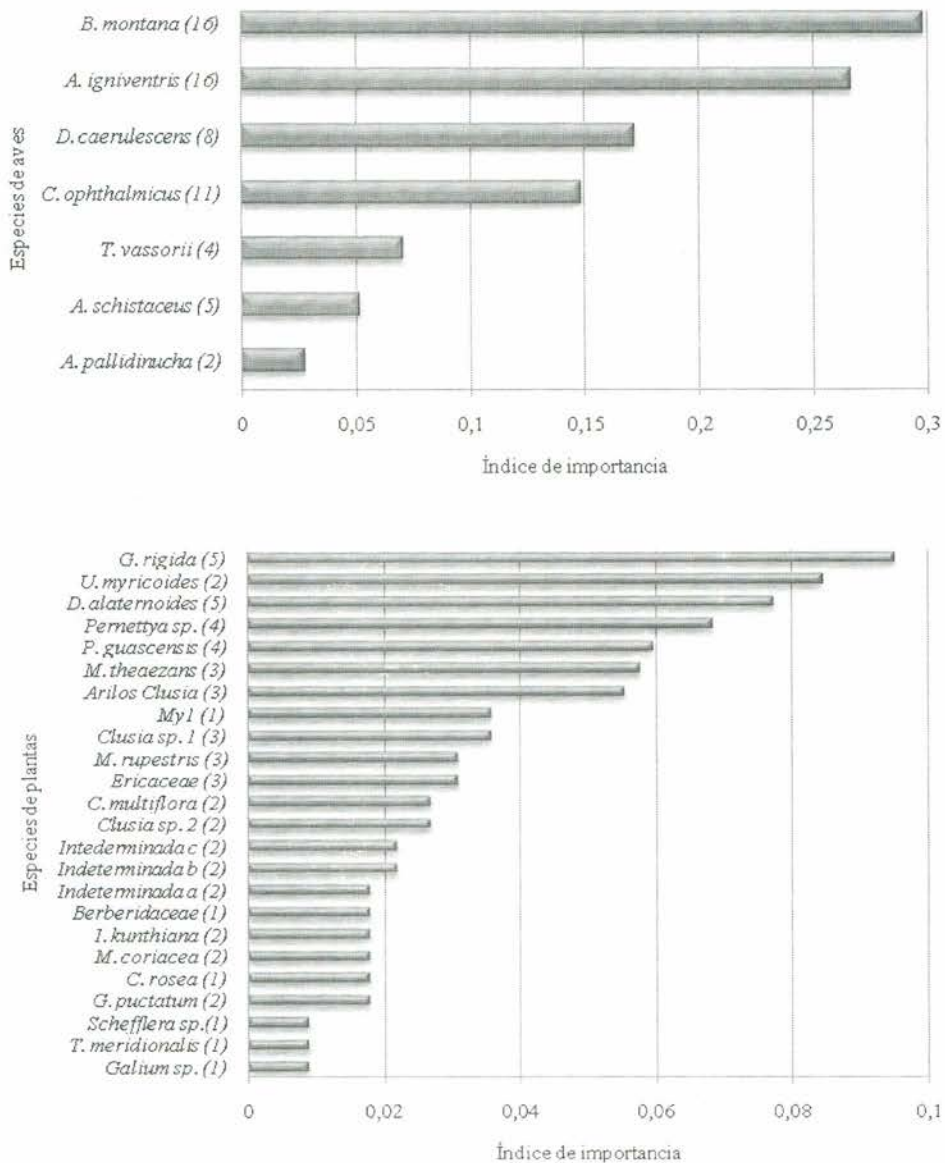


Figura 4. Valores del índice de importancia de a) aves frugívoras y, b) especies de plantas. El número de interacciones se muestra entre paréntesis. *Gaiadendrom punctatum* (Gp), *Plutarchia guascensis* (Pg), *Disterigma alaternoides* (Dg), *Clusia sp.1* (CL1), *Arilos Clusia* (ACI), *Clusia sp.2* (CL2), *Clusia multiflora* (CLm), *Clusia rosea* (CLr), *Ericácea* (Er), *Pernettya sp.* (Pt), *Gaultheria rigida* (Gr), *Maclaenia rupestris* (Mr), *Myrsine coriacea* (Mc), *Ilex kunthiana* (Ik), *Galium sp.* (Gl), *Ugni myricoides* (Um), *Ternstroemia meridionalis* (Tm), *Schefflera sp.* (Sf), *Berberidaceae* (Bb), *Miconia theaezans* (Mt), *Miconia sp.1* (My1), Indeterminada A (Ia), Indeterminada B (Ib), Indeterminada C (Ic).

DISCUSIÓN

CICLO ANUAL

El ciclo anual de las aves está estrechamente relacionado con la disponibilidad de alimento (Lack 1954; Stiles 1979; Moermond *et al.* 1986) y con las condiciones ambientales del medio (Stiles 1979). La mayoría de las especies presenta diferencias poblacionales en estos patrones, ya que cada individuo adapta este ciclo a sus necesidades particulares (Figura 2).

En general, las especies de aves frugívoras del PNMR iniciaron el proceso de muda intensa en el periodo de mayor fructificación de las principales especies plantas ornitócoras presentes en la zona (*Gaultheria rigida*, *Disterigma alaternoides*, *Plutarchia guascensis*, *Ugni myricoides*, *Miconia ligustrina*, *Galium hipocarpium*, *Berberis goudotiana*, *Ilex kunthiana*, *Mirsine coriacea*); aparentemente porque la síntesis de nuevas plumas requiere gran inversión de energía, debido a que la pérdida progresiva del plumaje disminuye su eficacia aislante y su capacidad de vuelo, por lo que el recambio del plumaje se produce en las épocas de mayor oferta de frutos. Este desequilibrio entre aumento de necesidades calóricas y disminución de la capacidad para conseguirlas, supone un gran «stress» fisiológico al que cada especie responde con diferentes estrategias adaptativas en función de sus características ecológicas.

A. pallidinucha presentó un patrón diferente en el proceso de muda; renovó su plumaje en los meses de julio y agosto, periodo en el que ninguna especie presentó indicios de muda y en el que el número de individuos capturados disminuyó notablemente. El proceso de muda intensa de *A. pallidinucha* se correlacionó significativamente con el periodo de mayor producción de frutos y número de plantas en fructificación en bosque altoandino, lo cual sugiere que esta especie utiliza particularmente los recursos de esta zona para favorecer así su proceso de muda en esta época. *E. frantzii* no mostró indicios de muda intensa a lo largo del año; aparentemente esta especie se presenta sólo en una época del año, y desaparece casi por completo entre diciembre y febrero, por lo que se cree que realiza migraciones a otras zonas en donde posiblemente podría haber llevado a cabo su proceso de muda.

Como en el caso de la muda, el ensamble de aves presentó un alto grado de sincronización en sus periodos de reproducción. Las especies iniciaron su reproducción en octubre y noviembre, meses asociados principalmente con la época de mayor precipitación en la zona e igualmente con el mayor pico de fructificación (Tabla 1).

Aunque la mayoría de aves intercalan los procesos de muda entre las distintas fases de su ciclo anual para no solaparla con otras épocas de gran requerimiento energético, se observó sin embargo, que las aves frugívoras en el PNMR presentaron superposición parcial entre las épocas de muda y reproducción (Figuras 2a y 2b). Foster (1975) sugiere que en aves tropicales la superposición es un

fenómeno común, por lo que las aves pueden suministrar la energía almacenada mediante la reducción del costo reproductivo o el uso de recursos superabundantes en procesos de muda (Lehikoinen 1987).

Estos ciclos de reproducción y muda coincidieron a su vez con los meses en los que se presentó una mayor cantidad de semillas en las muestras fecales, lo que sugiere que las aves complementan su dieta, mediante la ampliación del rango de consumo y la ingestión de especies vegetales que en otras épocas no son consumidas, con el fin de realizar exitosamente sus actividades.

Las reservas de grasa juegan un papel importante en la migración y fases de cría de las aves (Blem 1990); aparentemente algunas especies depositan grasa antes de la muda (como una adaptación a las demandas energéticas) que es usada posteriormente durante la cría (Dyrzc 1987). Aunque no se observó una tendencia de aumento en la grasa corporal en las aves en ningún periodo del año, la mayoría de las especies presentó los valores más bajos de peso en octubre y marzo, meses que corresponden a la época en la cual las aves presentaron signos de eventos reproductivos y muda, lo que induce a pensar que en este periodo hay un gasto máximo de energía que se ve reflejado en la disminución del peso corporal en las aves. Sin embargo, la disminución en el peso también pudo verse afectada por cambios climáticos como la disminución de la temperatura ambiental y prolongación de los periodos de lluvia o sequía, que generaron una reducción sustancial en la grasa corporal almacenada por las aves (Wolda 1978, 1983; Leigh *et al.* 1983).

FRUGIVORÍA Y DISPERSIÓN DE SEMILLAS

Porcentaje de ocurrencia de las semillas

La familia Ericaceae es un recurso importante en la dieta de las aves, debido a que presentó porcentajes de ocurrencia altos en las muestras fecales y además fue consumida por todas las especies a lo largo del año (Figura 3). Por su parte, Clusiaceae es considerada un recurso ocasional en la dieta de especies como *A. igniventris*, *A. schistaceus* y *B. montana*, pero un recurso preferencial en la dieta de *D. caerulescens*, se aprecia como el principal agente dispersor de esta especie en la zona (Anexo 2).

Las Familias Araliaceae, Berberidaceae, Myrtaceae y Rubiaceae, fueron exclusivas en la dieta de *B. montana*, *D. caerulescens*, *C. ophthalmicus* y *A. igniventris*, respectivamente. Sin embargo, estas especies vegetales se consideraron un recurso accidental en la dieta de estas aves debido a que solo se encontraron una vez en el total de muestras fecales analizadas en cada especie.

El porcentaje de presencia de cada familia de plantas en las muestras fecales se correlacionó significativamente con el número de dispersores de cada familia ($r_s = 0.93$, $p < 0.05$).

En general, de acuerdo con los resultados del estudio por medio de muestras fecales, encontramos que las especies frugívoras del PNMR se alimentaron de pocas especies vegetales, si consideramos que el número de plantas ornitócoras presentes en la zona es de al menos 50 especies (Alarcón y Parada 2009), aunque se hace necesario llevar a cabo estudios de regurgitaciones y contenidos estomacales, para corroborar esta afirmación. Loiselle y Blake (1990) sugieren que la importancia de las aves frugívoras se extiende más allá del rol en la estructura de la comunidad, principalmente porque la dispersión de semillas es un mecanismo importante en el mantenimiento de la diversidad de especies de plantas tropicales.

Las especies de aves frugívoras compartieron relativamente un alto número de especies vegetales en su dieta (Anexo 5). *A. igniventris* y *B. montana* consumieron frutos de una mayor diversidad de especies de plantas, en contraste con el comportamiento de *C. ophthalmicus* y *A. schistaceus*, quienes mantuvieron una fuerte tendencia a consumir casi exclusivamente los frutos de la familia Ericaceae; lo que sugiere que la fructificación continua de la mayoría de especies de esta familia, permite que este recurso pueda estar disponible a lo largo del año y para muchas especies (tanto residentes, como migratorias). Pavajeau (1993) menciona que las plantas con amplio consumo están compuestas principalmente por arbustos con alturas mayores a 1m y con períodos largos de fructificación (más de 10 meses al año).

La abundancia y accesibilidad de los frutos son componentes que influyen en la variedad de plantas consumidas por una especie. Definen el contexto en el cual los frutos son encontrados por las aves e inciden en la tasa de remoción y abundancia de frugívoros. Aunque Clusiaceae produjo frutos en la zona a lo largo del año (Tabla 1) que estuvieron siempre disponibles, solo *D. caerulescens* se alimentó constantemente de las semillas ariladas de esta planta.

Myrtaceae Myrsinaceae y Melastomataceae presentaron porcentajes de ocurrencia bajos, lo que sugiere que especies vegetales con periodos de fructificación relativamente cortos a lo largo del año, son aprovechadas por muy pocas aves (Wheelwright 1983). Como se podría esperar, las plantas compiten entre sí por ser dispersadas más fácilmente. Alternativamente, la repartición de recursos entre frugívoros puede no reflejar la competición por frutos, pero sí las adaptaciones para explotar otros recursos como insectos. La naturaleza de la variación estacional en las dietas también se dio entre especies, en mayor medida en las especies frugívoras residentes (*A. igniventris* y *B. montana*).

Consecuentemente, la variación estacional en el uso de los frutos por aves pudo estar influenciada por diferentes factores (p. ej. donde los frutos pueden ser más abundantes y las plantas fructifican a lo largo del año, pero las aves son más selectivas). Las especies vegetales con mayores índices de importancia corresponden en orden a especies de la familia Ericaceae (*G. rigida*, *D. alaternoides*, *Pernettya* sp. y *P. guascensis*) y a Arilos de Clusia (Clusiaceae), esta última muy importante; aunque no se puede establecer a qué especie de *Clusia* pertenecen, se evidencia

que las plantas de este género son un recurso alimentario importante para las aves frugívoras del PNMR.

El alto porcentaje de ocurrencia de semillas de la familia Ericaceae en las muestras fecales (Figura 3), evidenció un consumo preferencial de las aves frugívoras por ciertos frutos (carnosos, de colores vistosos y sabor dulce), que constituyen la principal fuente de alimento en la dieta de las aves.

Una de las principales estrategias que tienen las plantas ornitócoras (Ericaceae, Myrtaceae y Melastomataceae) es el poseer frutos con muchas semillas en los que se disminuye la capacidad de germinación a consecuencia de su tamaño pero se garantiza su dispersión (Snow 1976; Wheelwright 1983; Velasco-Linares 2007). Las plantas proveen a las aves de alimentos (frutas), que contienen muchas semillas diminutas. Las aves tragan las frutas enteras (incluidas las semillas) y digieren la pulpa de las frutas. Sin embargo, muchas de estas pequeñas semillas atraviesan intactas los sistemas digestivos de las aves. Entonces, cuando las aves regurgitan o defecan las semillas, las plantas se benefician, dado que sus semillas se dispersan a otros sitios en los que a menudo hay mayor posibilidad de germinación y supervivencia. De tal manera que, tanto las aves, como estas plantas se benefician de la interacción (Stiles y Rosselli 1993; Haeming 2008).

Durante los meses de la época seca, cuando otros frutos carnosos fueron escasos, las aves incluyeron en su dieta especies vegetales de las familias Aquifoliaceae (*Ilex kunthiana*), Teaceae (*Ternstroemia meridionalis*), Araliaceae (*Schefflera* sp.), Rubiaceae (*Galium* sp.) y Berberidaceae, que aunque fructificaron a lo largo del año, sólo estuvieron presentes en pocas ocasiones en las muestras fecales de algunas aves (Figura 4). Estas especies vegetales se consideran ocasionales, sin embargo su importancia radica en la aparición de sus semillas en las muestras fecales durante la estación seca, en la cual los recursos alimentarios disminuyen, por lo que aparentemente juegan un papel importante en la persistencia de frugívoros durante las estaciones secas en el Parque Natural Municipal Ranchería.

Encontramos un patrón asimétrico de las interacciones ave-planta, según el cual pocas aves interactúan con muchas plantas, en tanto que pocas plantas interactúan con muchas aves, encontrado también en trabajos como el de Jordano (1987) y Ferreira y de Marco (2004).

D. caerulescens presentó un alto número de muestras fecales, pero sólo 8 especies vegetales dispersadas, 6 de las cuales pertenecen a la familia Clusiaceae, lo cual sugiere que es una especie frugívora especialista. Esta marcada preferencia de alimentación ha sido descrita por ABO (2000) y Rojas-Nossa (2005). Las semillas de *Clusia* se caracterizan por ser pequeñas, ariladas y estar rodeadas de una pulpa jugosa, lo que las hace fácilmente digeribles. Las semillas son expulsadas completas lo que hace que *D. caerulescens* juegue un importante papel en la dispersión de esta planta.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen a CORPOBOYACÁ por la financiación del proyecto, a la Dirección de Investigaciones (DIN-UPTC) por la financiación y administración de los recursos, y a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia por el préstamo de los espacios y equipos para el desarrollo de los proyectos. A Mayer Lagos, Wilson Álvaro, Mónica Medina, Mónica Díaz y dos revisores anónimos por sus valiosos aportes y sugerencias a una versión preliminar del documento. A los integrantes del grupo de investigación Biología para la Conservación y especialmente a su directora la doctora Liliana Rosero Lasprilla. A nuestras familias por el constante apoyo y solidaridad; a Angélica Prada por su ayuda en campo y préstamo de algunas fotos; a Martha Parada y Darío Alarcón por su colaboración con la identificación de las semillas; a los profesores Orlando Vargas Ríos, Pedro Sánchez y F. Gary Stiles por las sugerencias al trabajo, y en general a todas las personas que participaron y que hicieron que este proyecto resultara exitoso.

Anexo 1. Fotografías de especies de aves frugívoras



Buthraupis montana



Anisognathus igniventris



Chlorospingus ophthalmicus



Diglossopsis caerulescens

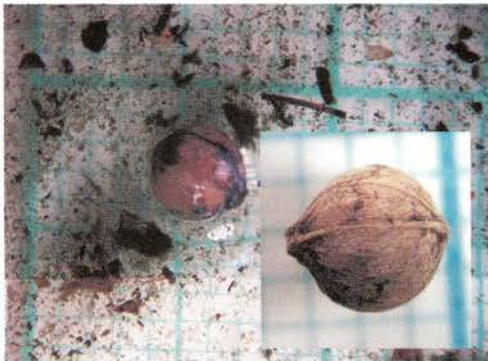
Anexo 2. Fecas de aves y semillas encontradas



Feca de *Chlorospingus ophthalmicus*



Gaultheria sp.



Feca de *Anisognathus igniventris*



Miconia teazans

Anexo 3. Número total de capturas de aves frugívoras en zonas paramizadas y bosque altoandino del Parque Natural Municipal Ranchería durante dos años de muestreo. Tasa de captura (No. de capturas/Horas red* 100).

Familia y especies	Subpáramo											
	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb
TYRANNIDAE <i>Elaenia frantzii</i>	3		3	1	2	2				1	1	
TURDIDAE <i>Turdus fuscater</i>	1											
EMBERIZIDAE <i>Diglossopsis cyanea</i> <i>Diglossopsis caeruleascens</i> <i>Atlapetes pallidinucha</i> <i>Atlapetes schistaceus</i>	1	1	4	3		2	6	1	1	2		4
		1		1	4	1	3	1	4		1	4
		1			1		1					1
							1	1	4		1	
THRAUPIDAE <i>Hemispingus atropileus</i> <i>Hemispingus verticalis</i> <i>Chlorospingus ophthalmicus</i> <i>Anisognathus igniventris</i> <i>Buthraupis Montana</i> <i>Tangara vassorii</i> <i>Catamblyrhynchus diadema</i> <i>Thraupis cyanocephala</i>	2											
	3			2			3					1
	5	2		3	1		3	1		3	9	2
	4	1	1		1		6	3	1	7	2	3
				4					4			
					1		1					
	1											
		1										
Total especies	8	6	3	6	6	3	8	6	5	4	4	6
Total de capturas	20	7	8	14	10	5	24	11	11	13	13	15
Horas/red	407.9	408	455	466.3	470	504	501.8	449	514	412.3	466	386
Tasa de captura	4.9	1.7	1.8	3	2.1	1	4.8	2.5	2.1	3.2	2.8	3.9

Familia y especies	Bosque alto - andino											
	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb
TIRANNIDAE <i>Elaenia frantzii</i>				2		1	1		1	1		
TURDIDAE <i>Turdus fuscater</i>	1											
EMBERIZIDAE <i>Diglossopsis cyanea</i> <i>Diglossopsis caeruleascens</i> <i>Atlapetes pallidinucha</i> <i>Atlapetes schistaceus</i>	3			1			5			1		1
	7	5	1				4	1		1	2	1
	1					3	2	1		1	3	3
				4			3	1		1	3	
THRAUPIDAE <i>Hemispingus verticalis</i> <i>Chlorospingus ophthalmicus</i> <i>Anisognathus igniventris</i> <i>Buthraupis montana</i> <i>Tangara vassorii</i> <i>Catamblyrhynchus diadema</i>	4											
	5	1	1	3			3			1	4	3
	12	2	1	1	1	1	1		5		1	1
	2										4	
					1							
										1		
Total especies	8	3	3	5	2	3	7	3	2	7	6	4
Total de capturas	35	8	3	11	2	5	19	3	6	7	17	6
Horas/red	620	285	393	395	387	451	445	468	500	468	459	463
Tasa de captura	5.6	2.8	0.8	2.8	0.5	1.1	4.3	0.6	1.2	1.5	3.7	1.3

Anexo 4. Peso, longitud total del cuerpo, ala, cola, tarso, culmen, ancho y alto del pico, longitud interdedal y apertura mandibular de las aves frugívoras del Parque Natural Municipal Ranchería. En cada celda aparece el valor promedio, la desviación estándar y el número de muestras entre paréntesis.

Familia y especie	Características morfológicas									
	Peso (g)	Longitud total (mm)	Ala (mm)	Cola (mm)	Tarso (mm)	Culmen Total (mm)	Ancho del pico (mm)	Altura (mm)	Longitud interdedal (mm)	Comisura bucal (mm)
TYRANNIDAE										
<i>E. frantzii</i>	13.7±4.1 (52)	135.2±12.4 (54)	65.3±5.4 (54)	65±6.7 (52)	17.8±1.8 (54)	10.3±1.5 (54)	4.2±0.5 (54)	3.3±0.4 (54)	15.5±1.8 (43)	8.9±2.5 (43)
TURDIDAE										
<i>T. fuscater</i>	127.5 (1)	310±14.1 (2)	163±4.2 (2)	152.50±0.7 (2)	44.95±0.1 (2)	28.6±0.1 (2)	7.05±1.5 (2)	8.8±0.4 (2)	28.5 (1)	14.6 (1)
EMBERIZIDAE										
<i>D. cyanea</i>	16.9±2.1 (32)	138.6±3.4 (33)	69.5±3.9 (33)	60.1±1.5 (33)	21.3±1.5 (33)	15±0.9 (33)	3.5±0.1 (33)	4.9±0.4 (33)	16.5±1.6 (27)	9.3±0.8 (27)
<i>D. caerulescens</i>	14.2±1.3 (37)	128±6 (40)	63.4±5.1 (39)	56.0±3.2 (40)	21±1.5 (40)	14.3±1.4 (39)	3.8±0.3 (40)	4.4±0.4 (40)	16±2.3 (31)	7.7±1.1 (31)
<i>A. pallidinucha</i>	32.8±11.2 (15)	172.1±21 (15)	76.1±7.1 (15)	82.1±10.8 (15)	27.1±4.7 (15)	14.2±2 (15)	6±1.3 (15)	6.7±1.5 (15)	20.4±4.5 (10)	9±2.1 (10)
<i>A. schistaceus</i>	25.6±7.7 (18)	160.4±18.5 (19)	71.5±3 (19)	82...2±9.2 (18)	25.2±4.3 (19)	13.8±0.8 (19)	5.4±1 (19)	5.9±1.3 (19)	20.3±2.1 (19)	9±1.2 (15)
THRAUPIDAE										
<i>H. atropileus</i>	21.5±0.7 (2)	143.5±40.3 (2)	74 ±1.4 (2)	75.5±4.9 (2)	24.6±1.3 (2)	12.5±0.4 (2)	5.9±0.3 (2)	4.9±0.1 (2)	148±0.3 (2)	8 ±1.0 (2)
<i>H. verticalis</i>	14.5±1.2 (13)	144.4±10.9 (13)	65.7±3.1 (13)	69.7±3.1 (13)	20.5±1.4 (13)	12±1.1 (13)	3.9±0.5 (13)	4.2±0.2 (13)	14.8±2 (10)	8±1.8 (10)
<i>C. ophthalmicus</i>	22.2±2.7 (47)	143.3±15.3 (49)	66.3±2.8 (49)	64.2±1.8 (48)	22.8±2.2 (48)	13.3±1 (48)	5.2±0.6 (47)	5.7±0.2 (47)	17.5±2.4 (39)	9.7±3 (39)
<i>A. igniventris</i>	37.5±5.4 (52)	179.5±6.5 (54)	89.7±10.3 (54)	82.4±2.9 (52)	25.9±1 (54)	15±1.1 (54)	7.1±0.6 (54)	7.2±0.6 (54)	20.6±1.8 (43)	10±2.3 (43)
<i>B. montana</i>	96.6±5.2 (14)	227.7±15.8 (14)	125.3±7.8 (14)	92.6±5.4 (14)	32.4±1.7 (14)	21.1±1.7 (14)	9.4±1.6 (14)	11±0.7 (14)	24.6±0.7 (10)	12.2±2.6 (9)
<i>T. vassorii</i>	18.2±1 (3)	121.3±9.5 (3)	67.7±5.9 (3)	55±3 (3)	17.5±0.5 (3)	12.8±5.9 (3)	5.2±0.2 (3)	4.6±0.2 (3)	14.5±0.8 (2)	5.4±0.8 (2)
<i>T. cyanocephala</i>	33 (1)	145 (1)	93 (1)	75 (1)	20.1 (1)	11.6 (1)	6.5 (1)	6.7 (1)	18.2 (1)	11.9 (1)
<i>C. diadema</i>	16.5±0 (2)	151.1±4.9 (2)	67.5±9.1 (2)	75±4.2 (2)	20.6±2.1 (2)	10.9±0.4 (2)	5.8±1.4 (2)	7.5±0.4 (2)	12±7 (2)	7.5±2.3 (2)

Anexo 5. Porcentaje de ocurrencia de cada especie vegetal en las fecas de ocho especies de aves frugívoras presentes en el PI. *Gaiadendrom punctatum* (Gp), *Plutarchia guascensis* (Pg), *Disterigma* sp. (Dg), *Clusia* sp.1(CL1), *Aristolochia* (*ACL*), *Clusia* (CL2), *Clusia multiflora* (CLm), *Clusia rosea* (CLr), *Ericácea* (Er), *Pernetia* sp. (Pt), *Gaultheria* sp. (Gt), *Maclaenia rupestris* (Mr), *Myrsine coriacea* (Mc), *Ilex kunthiana* (Ik), *Galium* sp. (Gl), *Ugny myricoides* (Um), *Ternstroemia meridionalis* (Tm), *Schefflera* sp. (Sf), *Berberidaceae* (Bb), *Miconia* sp.1(My1), *Miconia* sp.2 (My2), Indeterminada A (Ia), Indeterminada B (Ib), Indeterminada C (Ic), Otras (Ot).

ESPECIES DE AVES	PORCENTAJE DE OCURRENCIA ESPECIES VEGETALES DISPERSADAS																								
	Gp	Pg	Dg	CL1	ACL	CL2	CLm	CLr	Er	Pt	Gt	Mr	Mc	Ik	Gl	Um	Tm	Sf	Bb	My1	My2	Ia	Ib	Ic	
<i>A. igniventris</i>	13	25	31	6		6			13	13	25	25	19	6	6						38			19	13
<i>A. pallidinucha</i>																50									
<i>A. schistaceus</i>		20	20		20					20	40														
<i>B. montana</i>	25	19	6	6	6		6		13		6	13	6	19			6	6					13	6	
<i>C. ophthalmicus</i>		45	64						9	18	45	18				9					9		9		9
<i>D. caeruleus</i>			13	100	100	38	113	13		13											13				
<i>T. vasorii</i>											25										25		25		
<i>B. torquatus</i>																									
Total	37	109	133	112	126	43	119	12	34	63	141	56	25	25	6.3	59	6.3	6.3	12.5	78	25	22	25	22	22