

Spring 2015

Ficus sp. y la frugivoría: Una investigación sobre un recurso importante para las aves en el bosque nublado occidental del Ecuador

Hilary Niles

SIT Graduate Institute - Study Abroad

Follow this and additional works at: https://digitalcollections.sit.edu/isp_collection

 Part of the [Biology Commons](#), [Ecology and Evolutionary Biology Commons](#), and the [Forest Sciences Commons](#)

Recommended Citation

Niles, Hilary, "Ficus sp. y la frugivoría: Una investigación sobre un recurso importante para las aves en el bosque nublado occidental del Ecuador" (2015). *Independent Study Project (ISP) Collection*. 2132.
https://digitalcollections.sit.edu/isp_collection/2132

This Unpublished Paper is brought to you for free and open access by the SIT Study Abroad at SIT Digital Collections. It has been accepted for inclusion in Independent Study Project (ISP) Collection by an authorized administrator of SIT Digital Collections. For more information, please contact digitalcollections@sit.edu.

***Ficus* sp. y la frugivoría:
Una investigación sobre un recurso importante para las aves en el
bosque nublado occidental del Ecuador**

Niles, Hilary

Director académico: Silva, Xavier
Asesora del proyecto: Hoeneisen, Alexandra

Middlebury College
Environmental Studies/Conservation Biology

Sudamérica, Ecuador, Pichincha, La Hesperia

Submitted in partial fulfillment of the requirements for Ecuador Comparative Ecology and
Conservation, SIT Study Abroad, Spring 2015

Resumen

Ocho plantas fructíferas de *Ficus* sp. (Moraceae) fueron monitoreadas durante 16 días en la reserva La Hesperia en el bosque nublado al oeste del Ecuador; esto con el objetivo de entender mejor los patrones de la frugivoría aviar y la relación entre las aves y el género *Ficus*. Se observaron aves durante el 70.8% de las visitas de observación, en las que se registraron 326 individuos, 28 especies, y 7 familias comiendo la fruta de las plantas de *Ficus*. La mayoría (74.5%) de las aves observadas perteneció a la familia Thraupidae, siendo las dos especies predominantes *Tangara gyrola* y *Tangara arthus* (Thraupidae). Ignorando las visitas en las que no se observaron aves, se encontró un promedio de 3.29 especies por visita. Había significativamente más aves comiendo la fruta temprano por la mañana (0615-0715) que en la tarde (1400-1500). Los resultados de este estudio apoyan la idea de que plantas del género *Ficus* son un recurso clave porque proveen cantidades grandes de fruta para muchas especies frugívoras, muchas veces cuando otras fuentes de alimento están escasas. A pesar de que especies del género de *Ficus* pueden estrangular y dañar a las plantas hospederas, el manejo de La Hesperia debe incluir el mantenimiento de unos árboles de *Ficus* para apoyar el funcionamiento del ecosistema y promover una variedad amplia de especies de aves en el área.

Abstract

Eight fruiting *Ficus* sp. (Moraceae) plants were monitored over the course of 16 days in La Hesperia reserve in the western cloud forest of Ecuador to gain a better understanding of avian frugivory patterns and the relationship between birds and the genus *Ficus*. Birds were seen during 70.8% of observation visits, in which 326 individuals, 28 species, and 7 families were observed eating the fruit of the *Ficus* plants. The majority (74.5%) of birds belonged to family Thraupidae; the two most prevalent species were *Tangara gyrola* and *Tangara arthus* (Thraupidae). Disregarding the visits in which no birds were observed, there was an average of 3.29 species per observation period. Significantly more birds were seen feeding in the early morning (0615-0715) than in the afternoon (1400-1500). The results of this study support the idea that plants in the genus *Ficus* are a keystone resource, as they provide large quantities of fruit to many frugivores, often when other food sources are scarce. Although *Ficus* plants can strangle and harm host trees, management of La Hesperia should include maintenance of some *Ficus* trees so as to support the functioning of the ecosystem and promote a wide variety of bird species in the area.

ISP Topic Codes:

609 – Biology

614 – Ecology

608 – Forestry and Wildlife

Introducción

Ficus sp.

El género *Ficus* en la familia Moraceae es un grupo de plantas muy prevalente e importante en muchas partes del mundo. Existen cerca de 900 especies de *Ficus* en el mundo; este género contiene casi todos los tipos de plantas leñosas, incluyendo árbol, epífita, hemiepífita, liana y arbusto (Janzen 1979). Las plantas de *Ficus* usualmente crecen rápido y tienen hojas ovaladas y rígidas que se reemplazan una vez por año, así como látex que contiene

compuestos de defensa (Janzen 1979; Gentry 1993). Suelen crecer en sitios casi disturbados, como pasturas viejas u otras áreas abiertas (Janzen 1979; Gautier-Hion & Michaloud 1989).

Alrededor de 500 especies del género *Ficus* son famosas para su capacidad de estrangular a otros árboles (Putz & Holbrook 1986); por eso se las llaman “higuerones estranguladores” o “matapalos.” Estas plantas son hemiepífitas porque empiezan como epífitas (crecen en otras plantas) y luego establecen sus raíces en el suelo (Putz & Holbrook 1986); es probable que esta característica sea una evolución por la falta de luz en el suelo del bosque (Ramírez 1977). Las epífitas no toman nutrientes o agua de sus plantas hospederas, pero si pueden dañarlas (Putz & Holbrook 1986). Athreya (1999) encontró que había una correlación entre la densidad de higuerones estranguladores y la abundancia de las especies más comunes de huéspedes. Las hemiepífitas crecen en grietas de árboles con mucho material orgánico o dónde ya no hay ramas (Athreya 1999; Laman 1995; Ramírez 1977); ya que es posible que este humus tenga más nutrientes que el suelo normal (Putz & Holbrook 1986). Los *Ficus* suelen crecer en árboles más grandes y viejos (Athreya 1999). Después de establecerse, la hemiepífitas crece raíces que fusionan, estrangulando al huésped y previniendo su crecimiento (Figura 1) (Ramírez 1977; Putz & Holbrook 1986). En muchas ocasiones, el huésped eventualmente muere (Putz & Holbrook 1986). Entre las ventajas de ser hemiepífitas es poder evitar inundaciones, fuegos y la depredación de animales (Putz & Holbrook 1986); sin embargo, entre las desventajas están la falta de agua y de nutrientes, pero estas plantas suelen ahorrar agua en sus tallos y tienen hojas gruesas para evitar este problema (Putz & Holbrook 1986).



Figura 1. Las raíces de *Ficus* sp. estrangulando otro árbol en la reserva La Hesperia, Ecuador, abril 2015.

Cada árbol de *Ficus* sp. usualmente produce entre 500 y 1,000,000 de frutas uno o dos veces por año (Janzen 1979). La fruta es verde o blanca cuando no está madura y roja cuando ha madurado (Figura 2). El *Ficus* tiene una especialización y reproducción sexual muy diferentes de otras plantas en los neotrópicos (Janzen 1979). Contiene flores dentro de la fruta y tiene una simbiosis con las avispas (Agaonidae) (Janzen 1979); casi siempre hay frutas accesibles en los *Ficus* por la corta vida de estos polinizadores (Shanahan et al. 2001). Las avispas polinizan las flores en la fruta y ponen huevos en los ovarios por poner el ovipositor en el estilo (Janzen 1979). Las larvas comen las semillas y, después de un mes, aparean. Luego las hembras recogen polen antes de volar a otra planta para polinizarla (Janzen 1979; Milton et al. 1982); por lo que sin las avispas, la fruta de *Ficus* sería estéril (Janzen 1979).



Figura 2. Las hojas y fruta de *Ficus* sp. en la reserva La Hesperia, Ecuador, abril 2015.

Un recurso importante

Ficus sp. es una fuente de alimento significativa para muchos vertebrados y es tal vez el grupo más importante en partes de los neotrópicos (Lambert & Marshall 1991). Las especies de *Ficus* existen en las gran regiones de los trópicos y por eso tiene una lista larga de animales que dispersan sus semillas (Shanahan et al. 2001; Janzen 1979). Aves, mamíferos como monos y murciélagos, y a veces aún reptiles y peces, comen la fruta de *Ficus* sp. (Shanahan 2001). Usualmente las aves comen fruta diferente de la que los monos y murciélagos comen dentro del género (Snow 1981). La fruta del *Ficus* es popular porque es fácil de comer, ya que es blanda y no requiere de picos o dientes fuertes (Shanahan et al. 2001). Constituye una parte grande del alimento de muchos animales, más que todos los otros géneros de plantas tropicales que tienen fruta perenne (Janzen 1979). Se considera a este género un recurso clave, es decir un grupo de plantas que tiene influencia desproporcionada sobre el ecosistema relativa a su abundancia por razones como: tener muchas frutas, presentar fruta cada año o que muchos animales usan su fruta (Diaz-Martin et al. 2014). Se encontró que en bosques neotropicales, el género *Ficus* es parte del 2% de plantas que puede ser un recurso clave excelente; así como que un 80% de categorías de

animales frugívoros se alimentan de él (Díaz-Martín et al. 2014). Adicionalmente, se descubrió que en Malasia, la fruta de diferentes plantas de *Ficus* madura a tiempos distintos, es decir sin sincronización, y por eso siempre se encuentra fruta disponible (Lambert & Marshall 1991). La fruta de *Ficus* sp. suele tener semillas pequeñas y es probable que tenga fruta durante casi todo el año para poder dispersar las semillas pequeñas y tener mayor éxito de crecimiento (Milton et al. 1982). Además, *Ficus* es importante porque su fruta es abundante mientras que las de otras plantas no están disponibles; debido a que no está en sincronía con los dos períodos del año cuando hay la mayor cantidad de fruta en todas las plantas del ecosistema (Lambert & Marshall 1991; Milton et al. 1982; Shanahan et al. 2001). El período de fructificación del *Ficus* no ocurre durante el período habitual (Lambert & Marshall 1991); por lo que existe menor competencia con otras especies de plantas (Milton et al. 1982).

La frugivoría

La frugivoría es un tema muy importante en cómo funcionan los ecosistemas. Es una relación mutualista en la cual los animales frugívoros reciben fruta de las plantas y en reciprocidad dispersan las semillas para que nuevas plantas puedan crecer (Bascompte & Jordano 2007). Estas relaciones pueden ser complicadas y contribuyen a mantener la biodiversidad (Bascompte and Jordano 2007). La frugivoría permite una conexión entre las especies vegetales y sus bancos de semillas (Jordano 2000); por lo que, animales frugívoros son cruciales para las poblaciones de plantas (Forget et al. 2011). La dispersión es un ciclo en que la disponibilidad de fruta afecta la dispersión, que afecta la estructura de plantas, que afecta la disponibilidad de fruta, etc. (Wang & Smith 2002). Animales regurgitan, defecan o dejan caer semillas de plantas para dispersarlas (Jordano 2000). En los neotrópicos, entre el 70 y 94% de plantas leñosas dependen de la dispersión por animales (Jordano 2000); ya que durante todo el año los animales frugívoros comen la fruta de diferentes plantas (Jordano 2000). Los animales frugívoros especializados se alimentan de frutas que contienen semillas grandes y muchos nutrientes. En cambio, las especies generalistas comen fruta con semillas pequeñas y menos nutrientes (Snow 1981). *Ficus* es un ejemplo del segundo tipo ya que en su mayoría contiene carbohidratos (Jordano 2000; Lambert & Marshall 1991); por lo tanto, una gran cantidad de especies generalistas consumen la fruta del género *Ficus* (Snow 1981).

Existen varios aspectos de la frugivoría que influyen en el éxito del crecimiento de la planta: cómo el animal trata la semilla (por ejemplo, si la destruye en el intestino o la boca), cuántas semillas dispersa y dónde las dispersa (Jordano 2000; Schupp 1993). Las semillas tienen más éxito si son dispersadas más lejos del árbol padre (Janzen 1970). Usualmente los animales frugívoros que son más grandes comen más fruta y por eso dispersan más semillas (y a distancias más largas) (Shanahan et al. 2001). *Ficus* tiene frutas y semillas pequeñas para que animales las transporten a otros árboles donde crecen en las grietas (Janzen 1979); adicionalmente, el hecho de tener semillas pequeñas permite que más especies (como aves pequeñas) puedan dispersarlas (Jordano 2000).

Dispersión por aves

Hay una variedad amplia de especies de aves que dispersan las semillas de *Ficus* sp. Se ha encontrado que la riqueza de *Ficus* sp. se relaciona significativamente con la riqueza de aves frugívoras (Kissling 2007). Estas aves tienen maneras distintas de comer la fruta; unos consumidores tragan toda la fruta y después la regurgitan o la defecan, mientras que otros pican pedazos de la fruta (Jordano 2000). Usualmente las aves más grandes y con picos más amplios

optan por la primera opción (Jordano 2000). Adicionalmente, se dice que mientras que unas aves son *gulpers*, otros son *mashers*; los *gulpers* son las especies que tragan la fruta entera y los *mashers* la manipulan más (Jordano 2000; Levey 1987). Muchas veces las semillas que caen debajo del árbol son un resultado de la ruptura de las frutas (Jordano 2000; Levey 1987). Las semillas pequeñas usualmente son dispersadas más lejos que las grandes porque muchas veces las semillas grandes son dispersadas debajo del árbol (Levey 1987). Las tangaras (Thraupidae) son un ejemplo de *mashers* ya que manipulan la fruta, ingieren las semillas pequeñas y dejan caer las semillas grandes (Levey 1987; Schupp 1993). Por otro lado, los tucanes y tordos (familias Ramphastidae y Turdidae, respectivamente) son ejemplos de *gulpers* porque comen la fruta entera, sin mayor manipulación (Levey 1987).

Este estudio

Este estudio tomó lugar en La Hesperia, una reserva en el bosque nublado ubicada al oeste del Ecuador. Los bosques nublados de los Andes tienen alta humedad, precipitación y una amplia gama de plantas y animales; por lo que son parte de uno de las cuatro regiones más importantes del país (Silva 2013).

El objetivo de este estudio es comprender mejor la relación entre las especies de aves y el género *Ficus*. Esta información podría ayudar con el manejo de la reserva para saber si se debe cortar las plantas; es posible que la fruta de *Ficus* sea tan importante y atraiga tantas aves que no se debe cortarlas aunque estrangulan a otros árboles. Si los árboles de *Ficus* sp. atraen una gran cantidad de aves, esto podría ser una ventaja, ya que a se podrían potenciar el turismo de observación de aves en la reserva. Una hipótesis de este estudio es que aves generalistas comerían la fruta de *Ficus* sp. porque estas aves usualmente comen frutas con semillas pequeñas y sin muchos nutrientes, como la de *Ficus* (Snow 1981). De manera específica, se conjeturó que las tangaras (Thraupidae) dispersarían las semillas de *Ficus*, ya que no son especialistas (Snow & Snow 1971) y que en varios se ha constatado la dispersión de *Ficus* por parte de esta familia de aves (Vanderhoff & Grafton 2009; Guevara & Laborde 1993; Coates-Estrada & Estrada 1986; Shanahan et al. 2001; Snow & Snow 1971). Sin embargo, como Shanahan et al. (2001) encontraron que 54.8% de aves que comen fruta de *Ficus* en el mundo son del orden Passeriformes, se pronosticó que otras familias y ordenes de aves comerían la fruta.

Otro objetivo de la investigación es obtener más información sobre los patrones de frugivoría: cuando las aves comen la fruta, cuantas aves o especies comen a la vez, cómo la comen y que tan madura necesita estar la fruta. Al igual que en el estudio de Valburg (1992) se predijo que no habría una diferencia significativa entre el consumo de la fruta en las diferentes horas del día. Así mismo se esperó observar tanto *gulpers* como *mashers* (Jordano 2000; Levey 1987) comiendo la fruta. Adicionalmente se supuso que se observarían aves en hábitats abiertos porque *Ficus* usualmente crece en estas áreas (Janzen 1979; Gautier-Hion & Michaloud 1989); además, se ha encontrado que las aves comen una mayor cantidad de fruta en hábitats ubicados del borde del bosque que dentro de él y que las especies generalistas de aves son más comunes en los bordes (Galetti et al. 2003).

Métodos y materiales

Sitio

Esta investigación tomó lugar en la reserva La Hesperia ($00^{\circ}21'08.3''$ S, $078^{\circ}50'58.2''$ W), una estación biológica ubicada en el bosque nublado al oeste del Ecuador (altitud entre 1100 y 2040 m). La reserva se encuentra a 90km de Quito (Figura 3) y cerca de la comunidad La Esperie. Contiene 814 hectáreas y promueve la conservación, reforestación y agricultura sostenible; se encuentra en el centro del área de Importancia para las aves (AICA) Río Toachi-Chiriboga y cuenta con 278 especies de aves (Freile & Santander 2005; Winton 2012). El sitio es parte de dos regiones importantes: los Andes tropicales y el bosque húmedo de Chocó Darién (Hoeneisen 2014). Este estudio fue desarrollado en la zona de transición entre el bosque siempre verde piemontano y el bosque montano-bajo (± 1360 m) de la reserva. En esta área hay bosque secundario, pastizales, huertos y una granja con animales domésticos. Adicionalmente, hay un camino que cruza por la reserva. Cada día, usualmente está soleado en la mañana mientras que por la tarde está nublado y lluvioso. La temperatura oscila entre 16° y 24° C, siendo el período de lluvia entre diciembre y abril (el mes más lluvioso) mientras que el período seco es entre mayo y noviembre.



Figura 3. Mapa satelital de la reserva La Hesperia, Ecuador. Adaptado de Google Maps, abril 2015.

Selección de plantas

Se recorrió el lugar en la zona de bosque montano-bajo de la propiedad de La Hesperia, a partir de esto ocho plantas de *Ficus* sp. con frutas fueron elegidas (Figura 4). De cada ejemplar se colectó información como localización y planta hospedera, la cual se resume en la Tabla 1. Aunque unos *Ficus* (C, E y G) no tenían plantas hospederas visibles, es posible que antes las tuvieron pero ahora estén muertas, especialmente si los huéspedes eran pequeños. Se utilizó un GPS de marca Garmin etrex 30 para georeferenciar las ocho plantas (Tabla 1).

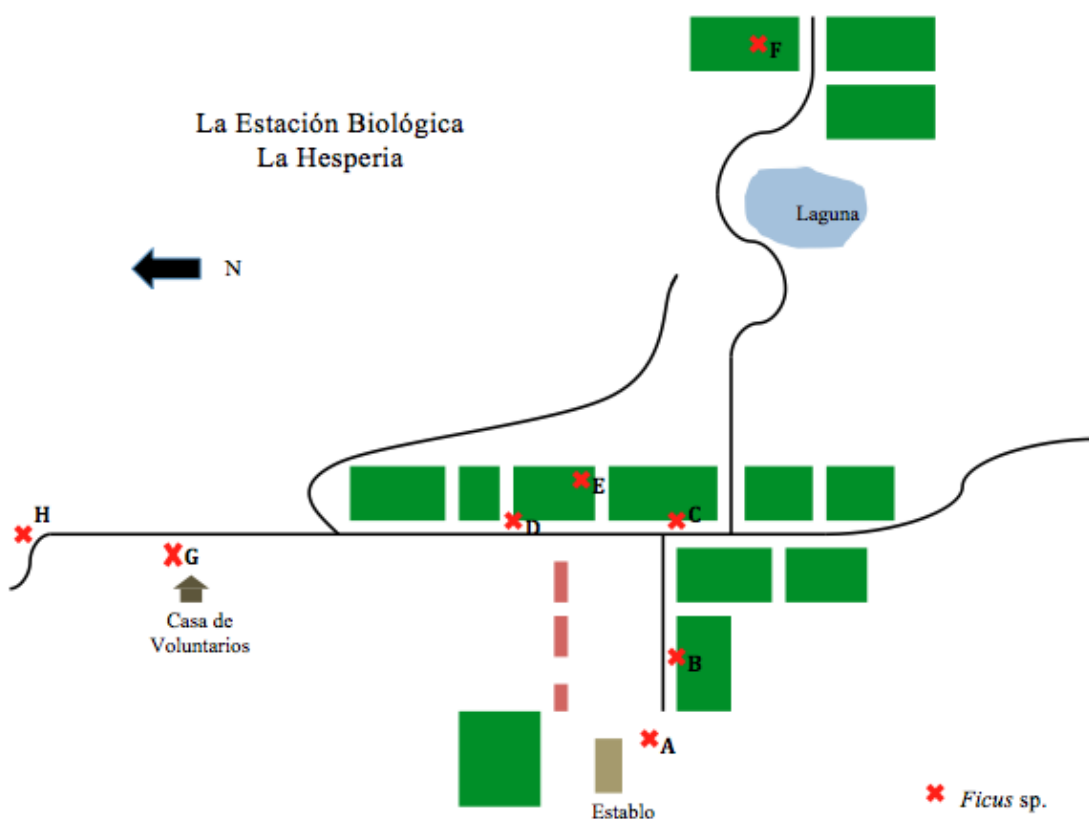


Figura 4. Mapa aproximado del área central de la reserva La Hesperia, Ecuador, y el sitio de las ocho plantas de *Ficus*. Creado con *Microsoft Word*, abril 2015.

Tabla 1. Información sobre las ocho plantas de *Ficus* sp. usadas en la investigación. Se identificaron la familia (F) y el nombre común (N.C.) de planta hospedera para cuando eran relevantes y disponibles. El árbol F crecía con dos plantas hospederas. El nivel de maduración refiere a la madurez de la fruta en una escala de 1 a 4 (siendo 4 la más madura) durante la mayoría de la investigación. Información fue recogida en la reserva La Hesperia, Ecuador, durante abril 2015.

<i>Ficus</i>	Coordenadas	Planta hospedera	Localización	Nivel de maduración
A	00°21'11.1" S 078°51'01.4" W	F: Apocynaceae N.C.: Chilca	Cerca de un pastizal y el establo	4
B	00°21'11.6" S 078°50'59.9" W	F: Lauraceae	Cerca de un camino entre pastizal y una huerta de plantas frutales	3
C	00°21'12.4" S 078°50'58.6" W	∅	Junto a un camino entre dos pastizales	4
D	00°21'08.3" S 078°50'58.0" W	F: Bignoniaceae N.C.: Fresno	Al lado del camino central, cerca de unas casas y un huerto	4
E	00°21'10.2" S 078°50'56.6" W	∅	Borde de un pastizal y un camino en el bosque	4
F	00°21'11.1" S 078°50'49.5" W	F: Anacardiaceae N.C.: Alubillo F: Elaeocarpaceae N.C.: Colorado	Campo rodeado por bosque secundario	4
G	00°21'00.5" S 078°50'58.1" W	∅	Bosque secundario, detrás de la casa de voluntarios	2
H	00°21'08.3" S 078°50'58.2" W	F: Fabaceae N.C.: Acacia	Bosque secundario junto al camino a la reserva	1

Recolección de datos

El muestreo se realizó desde el 14 hasta el 29 de abril de 2015. Durante la mayoría de estos días, la frecuencia de visita de cada planta fue diaria, estableciéndose cuatro períodos de observación: tres horas en la mañana (0615-0715, 0900-1000 y 1100-1200) y una en la tarde (1400-1500). Se eligieron estos tiempos tomando en consideración las condiciones climáticas en este mes. Durante cada visita se observó el *Ficus* por 20 minutos; dos plantas fueron observadas por hora. Además, se creó un ciclo para visitar a todas las plantas a los diferentes períodos de observación. Este ciclo ayudó para estandarizar los resultados. Durante los 16 días, cada planta fue visitada tres veces durante cada período de observación. Por lo tanto, se establecieron 96 visitas y 32 horas de observación en total.

Usualmente el sitio de observación se estableció a 10 o 20 metros fuera de la planta para no asustar a las aves. Otros estudios como el de Coates-Estrada & Estrada (1986) han usado métodos similares de mirar las aves con binoculares por menos de media hora. Durante cada observación se registró la actividad realizada por cada ave: comer fruta, posar, buscar insectos, etc. Si no había ninguna ave se anotaba esta información. Adicionalmente, se anotaba el clima y la madurez de la fruta en una escala de 1 a 4 (siendo 4 la más madura). Para la identificación de las aves se utilizaron el libro *The Birds of Ecuador* (Ridgely & Greenfield 2001) y la lista de aves de La Hesperia (Winton 2012). En caso de no poder identificar la especie se identificó la familia.

Análisis de datos

Al analizar los resultados, se utilizaron *t-tests* para comparar el número promedio de aves frugívoras entre los cuatro períodos de observación. También se evaluó la distribución de las familias de aves con un *chi-squared goodness of fit test*, utilizando para todas las pruebas *Microsoft Excel*.

Resultados

Datos

Las aves fueron vistas en las plantas durante 68 de las 96 visitas (70.8% de las observaciones). En total 348 aves y 40 especies fueron observadas en las plantas de *Ficus*. De este número total, 326 aves y 28 especies (10.1% de todas las especies de aves en La Hesperia) comieron la fruta de los árboles (Tabla 1). Las cinco especies más abundantes de éstas fueron *Tangara gyrola*, *Tangara arthus*, *Thraupis episcopus*, *Ramphocelus icteronotus* y *Aulacorhynchus haematopygus* (Tabla 2).

Tabla 2. Lista de especies y número de individuos de las 326 aves frugívoras observadas en las plantas de *Ficus*, en orden de frecuencia. Reserva La Hesperia, Ecuador, abril 2015.

Nombre común (Español / Inglés)	Nombre científico	Familia	Número de individuos
Tangara Cabecibaya / Bay-Headed Tanager	<i>Tangara gyrola</i>	Thraupidae	64
Tangara Dorada / Golden Tanager	<i>Tangara arthus</i>	Thraupidae	55
Tangara Azuleja / Blue-gray Tanager	<i>Thraupis episcopus</i>	Thraupidae	28

Tangara Lomilimón / Lemon-rumped Tanager	<i>Ramphocelus icteronotus</i>	Thraupidae	27
Tucanete Lomirrojo / Crimson-rumped Toucanet	<i>Aulacorhynchus haematopygus</i>	Ramphastidae	21
Mirlo Ecuatoriano / Ecuadorian Thrush	<i>Turdus maculirostris</i>	Turdidae	18
Tangara Cariflama / Flame-faced Tanager	<i>Tangara parzudakii</i>	Thraupidae	16
Arasari Piquipálido / Pale-mandibled Araçari	<i>Pteroglossus erythropygius</i>	Ramphastidae	14
Tangara Palmera / Palm Tanager	<i>Thraupis palmarum</i>	Thraupidae	10
Tangara Montana Aliazul / Blue-winged Mountain-tanager	<i>Anisognathus somptuosus</i>	Thraupidae	9
Tangara Pechianteada / Fawn-breasted Tanager	<i>Pipraeidea melanonota</i>	Thraupidae	9
Eufonia Ventrinaranja / Orange-bellied Euphonia	<i>Euphonia xanthogaster</i>	Fringillidae	9
Barbudo Cabecirrojo / Red-headed Barbet	<i>Eubucco bourcierii</i>	Capitonidae	9
Saltador Golianteadado / Buff-throated Saltator	<i>Saltator maximus</i>	Cardinalidae	6
Tangara Capuchiazul / Blue-necked Tanager	<i>Tangara cyanicollis</i>	Thraupidae	5
Tangara Goliplata / Silver-throated Tanager	<i>Tangara icterocephala</i>	Thraupidae	5
Tangara Filiblanca / White-lined Tanager	<i>Tachyphonus rufus</i>	Thraupidae	4
Eufonia Lomidorada / Golden-rumped Euphonia	<i>Euphonia cyanocephala</i>	Fringillidae	2
Tangara Verdimetálica / Metallic-green Tanager	<i>Tangara labradorides</i>	Thraupidae	2
Zorzal de Swainson / Swainson's Thrush	<i>Catharus ustulatus</i>	Turdidae	2
Piranga Aliblanca / White-winged Tanager	<i>Piranga leucoptera</i>	Thraupidae	2
Eufonia Coroninaranja / Orange-crowned Euphonia	<i>Euphonia saturata</i>	Fringillidae	1
Clorospingo Oscuro / Dusky Bush-Tanager	<i>Chlorospingus semifuscus</i>	Thraupidae	1
Tangara Guira / Guira Tanager	<i>Hemithraupis guira</i>	Thraupidae	1
Tangara Montana Encapuchada / Hooded Mountain-tanager	<i>Buthraupis montana</i>	Thraupidae	1
Picogrueso Amarillo Sureño / Southern Yellow-Grosbeak	<i>Pheucticus chrysogaster</i>	Cardinalidae	1
Clorospingo Goliamarillo / Yellow-throated Bush-tanager	<i>Chlorospingus flavigularis</i>	Thraupidae	1
Gallo de la Peña Andino / Andean Cock-of-the-rock	<i>Rupicola peruviana</i>	Cotingidae	1

En cuanto a las familias, siete de éstas comieron la fruta. La distribución de familias de aves frugívoras fue significativamente diferente de una distribución equitativa ($X^2=982$, grados de libertad=6, $N=326$, $p<0.001$), siendo Thraupidae la más prevalente (74.5% de aves) (Figura 5).

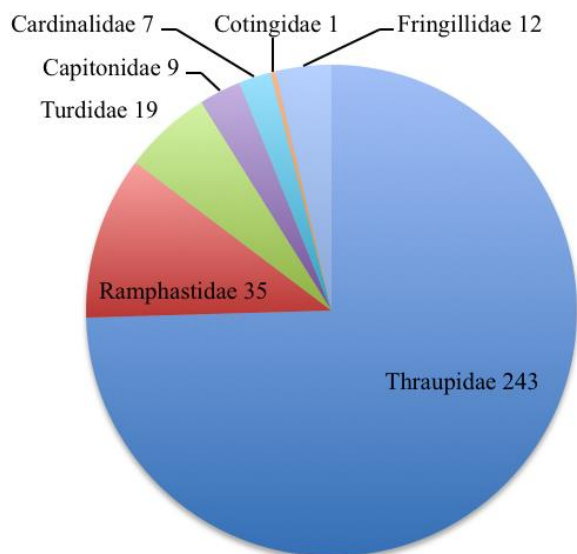


Figura 5. Distribución de familias y números de aves frugívoras observadas en *Ficus* sp. (N=326). Reserva La Hesperia, Ecuador, abril 2015.

Ignorando las visitas en las que no se observaron aves, se encontró un promedio de 3.29 especies (desviación estándar = 2.40) de aves durante cada período. Planta A recibió 39.3% del total de aves frugívoras, mientras que Plantas F (2.15%), G (3.68%) y H (0.920%) recibieron la menor cantidad. Había una diferencia significativa entre el número de aves frugívoras observadas entre 0615 y 0715 y las entre 1400-1500 (Tabla 3; Figura 6). De las 22 aves que no comieron la fruta, 9 buscaban insectos y 13 sólo se posaban en las ramas (Tabla 4, Apéndice A).

Tabla 3. Diferencia de números promedios de aves frugívoras observadas en *Ficus* sp. durante los cuatro períodos de observación (1=0615-0715; 2=0900-1000; 3=1100-1200; 4=1400-1500; N=24 visitas por cada período de observación). Todas las pruebas fueron bilaterales. Los resultados muestran que la diferencia entre el período de 0615-0715 y lo de 1400-1500 fue significativa. Reserva La Hesperia, Ecuador, abril 2015.

	t_{obs}	Grados de libertad	p
1 vs. 2	1.19	46	>0.05
1 vs. 3	1.08	46	>0.05
1 vs. 4	2.16	46	<0.05
2 vs. 3	0.110	46	>0.05
2 vs. 4	1.16	46	>0.05
3 vs. 4	1.24	46	>0.05

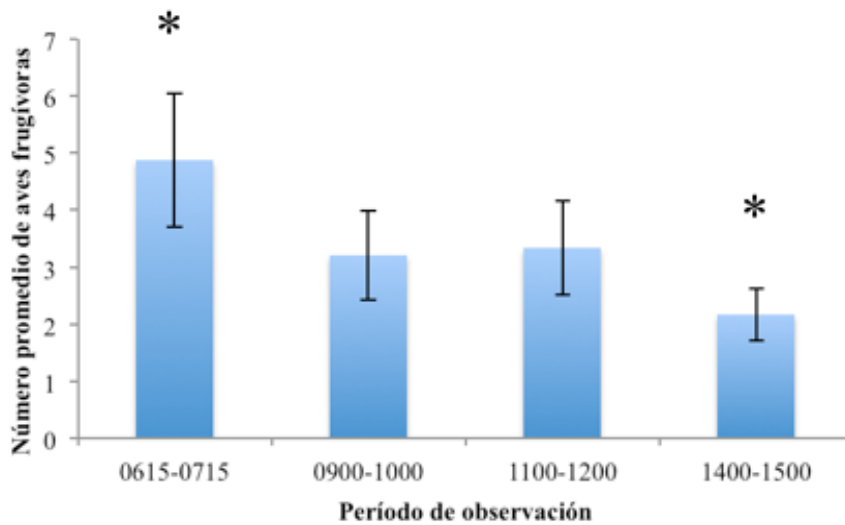


Figura 6. Números promedios (\pm error estándar) de aves frugívoras observadas en *Ficus* sp. (N=24 visitas por cada período de observación). Reserva La Hesperia, Ecuador, abril 2015.

Otras observaciones

Las diferentes aves frugívoras fueron observadas comiendo la fruta en maneras distintas. Por ejemplo, mientras que muchas tangaras, como *T. gyrola* y *T. arthus*, comieron la fruta picando pedazos pequeños de la fruta en la rama, aves como los tucanetes comieron fruta entera. Muchas aves se quedaron comiendo unas frutas en la planta por unos minutos; por lo tanto, defecaron debajo del mismo árbol. Los tucanetes usualmente permanecieron en la planta por casi toda la visita. Otras aves no se quedaron mucho tiempo y volaron a otras plantas después de estar en los árboles de *Ficus*.

Unas plantas de *Ficus* tenían fruta más madura que otras y unas casi ya no tenían fruta al final de la investigación. Por ejemplo, aunque la planta A tenía mucha fruta al principio, casi no tenía fruta al finalizar este proyecto. Por eso, parecía que unas aves frugívoras buscaban insectos más que comer fruta porque ésta no estaba disponible. Además, se encontraron árboles de *Ficus* en la reserva sin fruta. El tamaño de la fruta usualmente era de aproximadamente 1 cm. Al momento de la investigación no se encontraron muchas otras familias de plantas con fruta; *Ficus* era una de las plantas más populares para las aves. A pesar de que se avistaron especies de aves en las plantas al mismo tiempo, también a veces habían parejas o grupos pequeños de la misma especie (como *T. arthus*) comiendo simultáneamente. Otros animales frugívoros no fueron observados.

Discusión

Distribución de aves observadas

El objetivo de este estudio era investigar la relación entre las aves y el género *Ficus* en la reserva La Hesperia. La especie más común encontrada en los árboles de *Ficus* sp. fue *T. gyrola*. Esta especie también fue la más prevalente en una investigación sobre la frugivoría en un árbol de *Ficus* al lado de un camino en Surinam (Vanderhoff & Grafton 2009). Además, Snow &

Snow (1971) descubrieron que *Ficus* sp. constituía una porción considerable de la alimentación de *T. gyrola*; estos resultados apoyan lo que se encontró en el estudio actual. Aunque es probable que *Ficus* tenga características diferentes dependiendo de la especie y del sitio, se puede hacer conexiones entre este estudio y otras investigaciones sobre *Ficus* sp. y la frugivoría.

La familia más común de aves frugívoras en este estudio, Thraupidae (74.5%), era la hipótesis de este estudio. Las aves en esta familia (tangaras) no son especializadas y usualmente comen fruta más pequeña (Snow & Snow 1971). La fruta de *Ficus* sp. no es grande, tiene muchas semillas pequeñas y usualmente es comida por aves que no son generalistas (Snow 1981; Jordano 2000; Lambert & Marshall 1991). Por lo tanto, las conclusiones de la literatura apoyan los resultados de esta investigación. Otras familias de aves, como Ramphastidae y Turdidae (la segunda y tercera familias más representativas), han sido observadas dispersando las semillas de *Ficus*; como este estudio, Bronstein & Hoffmann (1987) observaron a *Catharus ustulatus* (Zorzales de Swainson) y tucanetes comiendo la fruta de *Ficus* en pastizales.

El número de individuos (326) y de especies (28) que comieron la fruta de *Ficus* demuestra que este género realmente es un recurso clave, como han encontrado Lambert & Marshall (1991) y Diaz-Martin et al. (2014). Adicionalmente, se encontraron aves en las plantas durante 70.8% de las visitas, que nos da un indicio de la importancia de este grupo de plantas. Además de las aves que comieron la fruta y dispersaron las semillas de *Ficus* sp., había aves en los árboles que buscaban insectos o sólo posaban en sus ramas. Por eso, las plantas tienen otros usos y otras razones para ser importantes para la dinámica del bosque.

El 93.7% de las visitas de las aves a los árboles fue para comer fruta, un resultado muy similar al lo de Guevara & Laborde (1993), quienes estudiaron los árboles de *Ficus* en pastizales viejos en México y encontraron que 91% de visitas por aves a las plantas fueron especies frugívoras. El número de especies (28) y familias (7) de aves que comieron la fruta también es similar a estudios pasados, como el de Bronstein & Hoffmann (1987) quienes encontraron en los neotrópicos 26 especies y 10 familias de aves comiendo la fruta de *Ficus*.

Es probable que las aves vistas en este estudio no representen todas las especies que se alimentan de la fruta de los árboles de *Ficus* en La Hesperia; por el período específico cuando se realizó esta investigación, aves que la comen en otras partes del año no fueron incluidas (Bronstein & Hoffmann 1987). Además, como este estudio tomó lugar durante abril, el mes más lluvioso y la transición al período seco, quizás la distribución de aves es diferente que en otras partes del año. Otros estudios durante diferentes períodos del año podrían profundizar el tema de esta investigación.

Efectividad de dispersión

La efectividad de la dispersión de semillas por las aves depende de varios factores como: el número de semillas dispersadas, el lugar de dispersión y el tratamiento de las semillas por parte de las aves (Jordano 2000; Schupp 1993). Es posible que las aves que son más prevalentes en *Ficus* no coman más fruta que las otras especies; se han encontrado que mientras que tucanetes no son tan abundantes como otras especies, comen más fruta (Bronstein & Hoffmann 1987). Coates-Estrada & Estrada (1986) encontraron que los tucanes son la más importante especie para la dispersión de las semillas porque usualmente se mueven desde el árbol para regurgitar o defecar en otro lugar; además, descubrieron que el número de frutas ingeridas se correlaciona con el tamaño del ave. Sin embargo, los tucanes también han sido observados en el mismo árbol por casi una hora, comiendo y regurgitando la fruta en el árbol (Galetti et al. 2000).

En este estudio, parecía que los tucanetes se quedaron en las plantas por más tiempo que otras especies, tragando las frutas enteras como *gulpers*.

Por otro lado, aves como tangaras y eufonías se quedan en el árbol y por eso probablemente dejan las semillas debajo (Coates-Estrada & Estrada 1986). Vanderhoff & Grafton (2009) observaron que *T. gyrola* saltaba por el árbol, eligiendo frutas y dejándolas caer en su totalidad (Vanderhoff & Grafton 2009). Estas acciones también fueron observadas en el estudio actual, ya que las tangaras usualmente son *mashers* (Levey 1987; Schupp 1993). Otra investigación observó que *T. gyrola* picaba la fruta en lugar de tragarla (Snow & Snow 1971), algo que también fue evidenciado en este estudio. Por su tratamiento de la fruta en el árbol en lugar de fuera de la planta, es posible que *T. gyrola* no disperse las semillas eficientemente (Vanderhoff & Grafton 2009). Sin embargo, también se dice que tangaras probablemente dispersan las semillas lejos del *Ficus* porque usualmente su permanencia es de menos de cinco minutos (Shanahan et al. 2001).

Por lo tanto, aunque *T. gyrola* fue el ave más prevalente en este estudio, no se puede saber si dispersa las semillas de manera eficiente, ya que en este estudio la cantidad de frutas comidas o la duración de la estadía en el árbol no fueron medidas. Mientras que las diferentes especies de aves tienen maneras distintas de comer la fruta y dispersar las semillas, es probable que todas las aves frugívoras ayuden en el proceso de dispersión. En general, la dispersión por animales en los árboles es importante para que las semillas caigan en otras plantas para crecer (Coates-Estrada & Estrada 1986); muchas plantas de *Ficus* crecen en grietas en plantas de hospedera (Athreya 1999; Laman 1995; Ramírez 1977).

Diferencias entre períodos de observación

Para cinco de las seis diferencias entre el número de aves observadas durante los distintos períodos de observación, los resultados no fueron significativos. Esta falta de diferencia también es lo que encontró Valburg (1992). Sin embargo, hubo una diferencia significativa entre el número de aves vistas en la mañana temprana (0615-0715) y en la tarde (1400-1500). Este resultado implica que las aves están más activas en la mañana. No obstante, es posible que hubieran otros factores que afectaran esta diferencia. La planta A usualmente tenía más aves que las otras, y en ella se encontró el 39.3% de todas las aves observadas. Al principio del estudio, tenía mucha fruta madura; al fin del estudio, sin embargo, casi ya no tenía fruta y por lo que el número de avistamientos fue menor. Las tres veces cuando se observó la planta A entre las 0615 y las 0715 ocurrieron en los siete primeros días del estudio, mientras que las tres ocasiones cuando se la observó entre las 1400 y las 1500 ocurrieron en los nueve días finales del estudio. Por eso, probablemente no se encontraron muchas aves en la tarde ya que esta observación sucedió cuando había menos fruta disponible.

Estructura de bandadas

Sin incluir las visitas en las que no se observaron aves, se encontró un promedio de 3.29 especies por visita. Aunque es posible que todas estas especies no estuvieran en el árbol al mismo tiempo (por ejemplo, si unas se fueron antes de que otras llegaran durante el curso de los 20 minutos), muchas veces había una mezcla de especies e individuos en un árbol a la vez. Existen varias razones que podrían explicar este fenómeno. Primero, hay menos riesgo de depredación y los individuos no tienen que vigilar a sus depredadores tan frecuentemente si están con una bandada mezclada (Hutto 1994). Adicionalmente, las aves pueden usar la información de otras para encontrar fuentes de alimento (Valburg 1992; Hutto 1994). Saracco et al. (2004)

escribe sobre “facilitación interespecífica,” en que unas especies ayudan a otras. Por ejemplo, es posible que las especies especialistas usen los cantos ruidosos de las especies generalistas para encontrar nuevas fuentes de fruta (Saracco et al. 2004). Por lo tanto, en lugar de competir por comida, tal vez existan relaciones de mutualismo. Sin embargo, se ha encontrado que a veces hay menos consumo de fruta cuando el tamaño de la bandada es más grande (Valburg 1992).

Otros estudios han encontrado que *T. gyrola*—la especie más prevalente en esta investigación—usualmente está sola o en parejas (Snow & Snow 1971). En este estudio, a veces estos patrones fueron observados, pero también se evidenciaron grupos pequeños de *T. gyrola* comiendo la fruta en los árboles de *Ficus*.

Otras observaciones

Cuatro de los ocho árboles observados no tenían fruta madura o disponible durante toda la duración del estudio. Unas plantas, como A y D, perdieron casi toda su fruta hacia el final, mientras que otras tenían más fruta al finalizar el estudio, como es el caso de la planta E. Otros estudios han encontrado que la fruta de *Ficus* puede estar madura y disponible por tres semanas o aún tres meses (Bronstein & Hoffmann 1987), mientras que otros investigadores han estudiado árboles con fruta que sólo está madura por menos de dos semanas (Lambert & Marshall 1991). Esta investigación duró un poco más de dos semanas y por eso refleja las conclusiones de estos estudios pasados. Es probable que las plantas en esta investigación tuvieran fruta madura antes del inicio del muestreo. Adicionalmente, es posible que las aves afecten la duración de fruta en las plantas; tal vez el espécimen A habría podido tener fruta madura por más tiempo si las aves no se la hubieran comido toda.

Varios estudios han comentado sobre la falta de sincronización de la fructificación del género *Ficus* (Gautier-Hion & Michaloud 1989; Lambert & Marshall 1991; Milton et al. 1982; Janzen 1979). Existen diferentes tipos de esta falta de sincronización como son: entre la misma especie (o género) y entre especies (o géneros) diferentes. *Ficus* usualmente tiene los dos tipos; plantas distintas de *Ficus* no tienen fruta a la vez, y *Ficus* tiene fruta a tiempos diferentes que otros tipos de árbol en el mismo hábitat (Lambert & Marshall 1991). En La Hesperia se encontraron árboles de *Ficus* carentes de fruta durante toda la investigación. Esta observación está en concordancia con otros estudios que han encontrado que *Ficus* tiene una falta de sincronización dentro el género (Gautier-Hion & Michaloud 1989; Lambert & Marshall 1991; Milton et al. 1982; Janzen 1979). Durante esta investigación, no se observaron muchas otras plantas con fruta o con muchas aves; otra planta que tiene fruta muy popular para las aves, “cojojo” (Solanaceae), no tenía fruta durante este estudio (Diego Pullugando, comunicación personal). Por eso, *Ficus* sp. no tenía mucha competencia durante la investigación.

Por otro lado, hay sincronización dentro de un árbol de *Ficus*; la fruta de una planta suele estar madura al mismo tiempo (Janzen 1979). Por estas características, el género *Ficus* tiene una dispersión eficaz. Si todos los árboles de *Ficus* tuvieran fruta de manera simultánea, mucha fruta sería desaprovechada (Janzen 1979). Adicionalmente, al no existir fruta en otras plantas, las aves necesitan comer la fruta de *Ficus*. Por la falta de sincronización de la fructificación de *Ficus*, las aves siempre pueden tener una fuente constante de alimento (Lambert & Marshall 1991).

Otra observación de la investigación se relaciona a la frecuencia de avistamientos; el árbol A fue más popular para las aves que los otros (39.3% de aves observadas). Existen varias posibilidades para explicar este fenómeno como son la cantidad de fruta madura. Por ejemplo, plantas G y H no tenían fruta madura y por eso no recibieron muchas aves para comerla (3.68% y 0.920% del número total, respectivamente) para comerla. Galetti et al. (2003) encontraron que

las aves comieron fruta roja más que comieron fruta blanca, y Bronstein & Hoffmann (1987) observaron que las aves sólo eligieron fruta madura. Otra razón de la preferencia es el tamaño de las plantas, ya que a mayor tamaño mayor cantidad de fruta (Milton et al. 1982). Además, Korine et al. (2000) evidenciaron que había una correlación positiva entre el tamaño de la cosecha de la fruta y las velocidades de extracción, probablemente porque cosechas más grandes atraen más animales frugívoros. Sin embargo, Bronstein & Hoffmann (1987) determinaron que plantas con mayor cantidad de fruta no recibieron más aves en su estudio. Adicionalmente, es posible que unas plantas, como planta F (2.15% de aves), recibieran menos aves por su localización. Se supone que hay una relación entre número de visitantes y proximidad a bosques u otros árboles con fruta (Bronstein & Hoffmann 1987). En el caso del árbol F éste se encontraba en un pastizal, un poco aislado de otras plantas; es probable que esta localización afectara el número de aves observadas.

Aunque depende de la especie de *Ficus*, otros estudios han encontrado que aves son el tipo de animal frugívoro más común para dispersar las semillas de *Ficus* (Athreya 1999). Esta observación relaciona con este estudio; otros animales nunca fueron observados comiendo la fruta. Sin embargo, es posible que otros coman la fruta durante horas que son diferentes de los períodos de observación de este estudio, por ejemplo murciélagos en la noche, o es posible que estos animales estén demasiado tímidos para comer cuando humanos están presentes.

Manejo de La Hesperia

Actualmente, se maneja *Ficus* en La Hesperia dependiendo de su planta hospedera. Por ejemplo, si un *Ficus* está estrangulando un árbol de la familia Lauraceae, se lo corta porque se quiere apoyar el crecimiento de este árbol; sin embargo, como unos árboles de familia Anacardiaceae pueden causar reacciones alérgicas, no se corta el *Ficus* para que éste lo reemplace (Diego Pullugando, comunicación personal).

Esta investigación reafirma que *Ficus* es un recurso importante para muchas especies, ya que provee fruta para las aves en distintos períodos de tiempo. En el caso de que se cortaran todas las plantas de *Ficus*, habría menos fruta para las aves. Eliminar las plantas podría tener un gran efecto—y tal vez negativo—en el ecosistema. Además, como La Hesperia es una reserva cuyo objetivo es promover la biodiversidad, en especial de las especies de aves ya que se encuentra en un (AICA) (Freile & Santander 2005), es importante dejar muchas de estas plantas en la reserva. Los resultados de este estudio muestran que las aves frugívoras están activas en su mayoría por la mañana y por eso los visitantes pueden observarlas en árboles con fruta durante una gran parte del día.

Si bien existen ventajas de tener *Ficus* en la reserva, también hay desventajas. Además de estrangular a sus plantas hospederas, *Ficus* sp. puede causar daños en la infraestructura (Putz & Holbrook 1986). Por ejemplo, una planta de *Ficus* fue observada en el techo de un edificio de La Hesperia. Si se deja el *Ficus* en la reserva, se debe tener cuidado por este fenómeno porque las plantas de *Ficus* pueden crecer con cantidades pequeñas de material orgánico, pueden sobrevivir durante sequías y tienen raíces fuertes (Putz & Holbrook 1986). No obstante, esta investigación demuestra que *Ficus* sp. es una parte importante del ecosistema.

Fuentes posibles de error

Aunque se tuvo éxito en observar las aves que comen la fruta y dispersan las semillas de *Ficus* sp. en La Hesperia, existen posibles fuentes de error en este proyecto. Por la falta de práctica en la identificación de las aves en la reserva antes de la investigación, es posible que ésta

mejorara durante el transcurso del estudio. Además, es viable que la identificación de unas aves—especialmente las más raras en esta investigación—sea incorrecta. No se incluyeron aves que no se pudieron identificar a nivel de especie o de familia en la sección de resultados.

Estudios futuros

Estudios en el futuro podrían investigar más sobre la efectividad de especies de aves en la dispersión de las semillas de *Ficus* sp. Se podría observar la cantidad de fruta comida por individuos o el tiempo de permanencia en el árbol. Adicionalmente, se podría estudiar los efectos de la madurez de la fruta y el tamaño de la cosecha de fruta en el número de aves que comen la fruta, ya que es posible que estos factores afectaran los resultados en esta investigación. Finalmente, otro estudio interesante sería el efecto de la altitud en la composición de aves que comen la fruta de *Ficus*; se podría observar árboles de *Ficus* en partes de la reserva con altitudes distintas.

Conclusión

Ficus sp. es un recurso significativo en muchas partes del mundo, incluyendo el bosque nublado y la reserva La Hesperia del Ecuador. Hay una amplia gama de aves que come la fruta de estas plantas y a cambio dispersan las semillas por esta relación mutualista. Por la disponibilidad de su fruta todo el año, *Ficus* sp. probablemente será aún más importante si hay más destrucción de hábitat a través de los trópicos (Bronstein & Hoffmann 1987). Mientras tanto, los resultados de esta investigación sugieren que los directores de la reserva La Hesperia deben mantener el crecimiento de *Ficus* sp. para apoyar la cantidad de aves en el área.

Agradecimientos

Quiero agradecer a Alexandra Hoeneisen por sus consejos sobre este proyecto y su ayuda con escribir este ensayo. Gracias a Diego Pullugando y Freddy Parra por ayudarme con identificación de las plantas y al resto del personal y de los voluntarios de La Hesperia por la comida, la compañía y la conversación. Gracias a Emma Homans y Luna Alonso-Glasner por su ayuda y por compartir esta experiencia conmigo. También quiero dar gracias a Xavier Silva y al programa de *SIT Comparative Ecology and Conservation* por esta oportunidad maravillosa.

Bibliografía

- Athreya, V.R. (1999). Light or presence of host trees: Which is more important for the strangler fig? *Journal of Tropical Ecology* 15 (5), 589-602.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 567-593.
- Bronstein, J.L., & Hoffmann, K. (1987). Spatial and temporal variation in frugivory at a neotropical fig, *Ficus pertusa*. *Oikos* 49 (3), 261-268.
- Coates-Estrada, R., & Estrada, A. (1986). Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Lox Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 2, 349-357.
- Diaz-Martin, Z, Swamy, V., Terborgh, J., Alvarez-Loayza, P., & Cornejo, F. (2014). Identifying keystone plant resources in an Amazonian forest using a long-term fruit-fall record. *Journal of Tropical Ecology* 30 (4), 291-301.

- Forget, P.-M., Jordano, P., Lambert, J.E., Bohning-Gaese, K., Traveset, A., & Wright, S.J. (2011). Frugivores and seed dispersal (1985-2010); the 'seeds' dispersed, established and matured. *Acta Oecologica* 37, 517-520.
- Freile, J.F., & Santander, T. (2005). Áreas importantes para la conservación de las aves en Ecuador. En K. Boyla y A. Estrada (Eds.), *Áreas importantes para la conservación de las aves en los Andes tropicales: Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad* (pp. 283-470). Quito, Ecuador: BirdLife International.
- Galetti, M., Alves-Costa, C.P., & Cazetta, E. (2003). Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation* 111, 269-273.
- Galetti, M., Laps, R., & Pizo, M.A. (2000). Frugivory by toucans (Ramphastidae) at two altitudes in the Atlantic forest of Brazil. *Biotropica* 32 (4), 842-850.
- Gautier-Hion, A., & Michaloud, G. (1989). Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. *Ecology* 70 (6), 1826-1833.
- Gentry, A.H. (1993). *A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Columbia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Guevara, S., & Laborde, J. (1993). Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: Consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108, 319-338.
- Hoeneisen, A. (2014). La Hesperia Volunteer Packet. *Texto inédito*
- Hutto, R.L. (1994). The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor* 96, 105-118.
- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104 (940), 501-528.
- Janzen, D.H. (1979). How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 13-51.
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 125-166). Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Kissling, W.D., Rahbek, C., & Bohning-Gaese, K. (2007). Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 799-808.
- Korine, C., Kalko, E.K.V., & Herre, E.A. (2000). Fruit characteristics and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs. *Oecologia* 123 (4), 560-568.
- Laman, T.G. (1995). *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a Bornean rain forest canopy. *Ecology* 76 (8), 2617-2626.
- Lambert, F.R., & Marshall, A.G. (1991). Keystone characteristics of bird-dispersed *Ficus* in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Ecology* 79 (3), 793-809.
- Levey, D.J. (1987). Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist* 129 (4), 471-485.
- Milton, K., Windsor, D.M., Morrison, D.W., & Estribi, M.A. (1982). Fruiting phenologies of two neotropical *Ficus* species. *Ecology* 63 (3), 752-762.
- Putz, F.E., & Holbrook, N.M. (1986). Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9 (1), 61-69.
- Ramírez, W. (1977). Evolution of the strangling habit in *Ficus* L., subgenus *Urostigma* (Moraceae). *Brenesia* 12/13, 11-19.
- Ridgely, R.S., & Greenfield, P.J. (2001). *The birds of Ecuador* (Vol. 2). Ithaca, NY: Cornell University Press.

- Saracco, J.F., Collazo, J.A., & Groom, M.J. (2004). How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest. *Oecologia* 139 (2), 235-245.
- Schupp, E.W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108, 15-29.
- Shanahan, M., So, S., Compton, S.G., & Corlett, R. (2001). Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 76 (4), 529-572.
- Silva, Xavier. (2013). Ecosistemas del Ecuador: Descripción de los ecosistemas más importantes del Ecuador. *Texto inédito*
- Snow, B.K., & Snow, D.W. (1971). The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. *The Auk* 88 (2), 291-322.
- Snow, D.W. (1981). Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13 (1), 1-14.
- Valburg, L.K. (1992). Flocking and frugivory: The effect of social groupings on resource use in the Common Bush-Tanager. *The Condor* 94, 358-363.
- Vanderhoff, E.N., & Grafton, B. (2009). Behavior of tamarins, tanagers and manakins foraging in a strangler fig (*Ficus* sp.) in Suriname, South America: Implications for seed dispersal. *Biota Neotropica* 9 (3), 419-423.
- Wang, B.C., & Smith, T.B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17 (8), 379-385.
- Winton, S.R. (2012). Birds of La Hesperia Biological Station & Reserve. *Texto inédito*

Apéndice A

Tabla 4. Lista de especies y número de individuos de las 22 aves observadas en las plantas de *Ficus* que no comieron la fruta, en orden de frecuencia. Reserva La Hesperia, Ecuador, abril 2015.

Nombre común (Español / Inglés)	Nombre científico	Familia	Número de individuos	Actividad observada
Colaespina Carirroja / Red-faced Spinetail	<i>Cranioleuca erythrops</i>	Furnariidae	4	Buscar insectos
Hornero del Pacífico / Pacific Hornero	<i>Furnarius cinnamomeus</i>	Furnariidae	3	Posar
Copetón Crestioscuro / Dusky-capped Flycatcher	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Tyrannidae	2	Posar
Soterrey Criollo / House Wren	<i>Troglodytes aedon</i>	Troglodytidae	2	Buscar insectos
Negro Matorralero / Scrub Blackbird	<i>Dives warszewiczi</i>	Icteridae	2	Posar
Garrapatero Piquiliso / Smooth-billed Ani	<i>Crotophaga ani</i>	Cuculidae	2	Posar
Pibí Occidental / Western Wood-pewee	<i>Contopus sordidulus</i>	Tyrannidae	2	Posar
Tucán del Chocó / Chocó Toucan	<i>Ramphastos brevis</i>	Ramphastidae	1	Posar
Carpintero Olvidorado / Golden-olive Woodpecker	<i>Piculus rubiginosus</i>	Picidae	1	Buscar insectos
Antifacito Coronioliva / Olive-crowned Yellowthroat	<i>Geothlypis semiflava</i>	Parulidae	1	Buscar insectos
Candelita Goliplomiza / Slate-throated Whitestart	<i>Myioborus miniatus</i>	Parulidae	1	Buscar insectos
Espiguero Variable / Variable Seed-eater	<i>Sporophila corvina</i>	Emberizidae	1	Posar