

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71i1.52288>

Rasgos funcionales de frutos con importancia particular para los dispersores de semillas en el bosque seco tropical

Juan Fernando Acevedo-Quintero^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-9826-4607>

Joan Gastón Zamora-Abrego²;  <https://orcid.org/0000-0003-2904-4077>

Juan Pablo Chica-Vargas³;  <https://orcid.org/0000-0002-9616-766X>

Néstor Javier Mancera-Rodríguez¹;  <https://orcid.org/0000-0002-7325-9588>

1. Departamento de Ciencias Forestales, Grupo de Investigación Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 65 No. 59A - 110, Bloque 14, Oficina 310, Medellín, 050034, Colombia; jfacevedoq@unal.edu.co (*Correspondencia), njmancer@unal.edu.co
2. Grupo de Investigación Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Universidad Nacional de Colombia sede de La Paz, La Paz, Colombia; jogzamoraab@unal.edu.co
3. Grupo de investigación Biodiversidad, Universidad de Córdoba, Montería C.P. 230003, Córdoba, Colombia; jchicavargas@correo.unicordoba.edu.co

Recibido 31-VIII-2022. Corregido 08-XII-2022. Aceptado 18-III-2023.

ABSTRACT

Functional traits of fruits of particular importance for seed dispersers in the tropical dry forest

Introduction: Frugivory is a pivotal ecological process for the structure and regeneration of forests. In the tropics, where the diversity of plants and frugivorous animals is high, interspecific relationships in the interaction networks are complex and need study.

Objective: To identify ecologically important plant species in two interaction networks, and the role of functional fruit traits in those interactions in a dry forest.

Methods: We collected 10 fruits per plant from 10 plants of each species of interest in a Colombian dry forest, we calculated the Plant Importance Index based on the bird and mammal frugivores relevance for network structure. This relevance is directly related to the animal's potential as effective seed dispersers. We used generalized linear models to estimate the effect of fruit size, color, stratum, and type of pulp, on the index.

Results: The most important plants are species of the genera *Miconia*, *Ficus*, *Cecropia*, *Bursera*, *Casearia* and *Trichilia*, also identified as important resources for tropical frugivores in other studies. Plants with small, red, and fleshy fruits are the best for seed dispersers. The plant importance index has a high variation; this suggests that the set of frugivore species benefited by each plant species has a differential contribution to the ecological processes derived from seed dispersal.

Conclusions: Restoration programs for this kind of tropical dry forest should include a variety of plants, including species with small, red, and fleshy fruits.

Key words: frugivory; interaction networks; Colombia; mutualism; plant-animal interactions.

RESUMEN

Introducción: La frugivoría es un proceso ecológico determinante para la estructuración y regeneración de los bosques. En los trópicos, donde la diversidad de plantas y animales frugívoros es alta, las relaciones interespecíficas son complejas y requieren estudio.



Objetivo: Identificar las especies de plantas ecológicamente importantes en dos redes de interacción, y el papel de los rasgos funcionales de los frutos en esas interacciones en un bosque seco.

Métodos: Recolectamos 10 frutos por planta de 10 plantas de cada especie de interés en un bosque seco colombiano, calculamos el índice de importancia de las plantas a partir de la relevancia de aves y mamíferos frugívoros en la estructura de las redes. Esta relevancia se relaciona directamente con el potencial del animal como dispersor efectivo de semillas. Utilizamos modelos lineales generalizados para estimar el tamaño, color, estrato, y tipo de pulpa, en el índice.

Resultados: Las plantas más importantes son especies de los géneros *Miconia*, *Ficus*, *Cecropia*, *Bursera*, *Casearia* y *Trichilia*, también identificadas como recursos importantes para los frugívoros de los trópicos en otros estudios. Las plantas con frutos carnosos, rojos y de menor tamaño son los mejores para dispersores de semillas. El índice de importancia de las plantas tiene alta variación; esto sugiere que un conjunto de especies frugívoras beneficiadas por cada especie de planta tiene una contribución diferenciada en procesos ecológicos derivados de la dispersión de semillas.

Conclusiones: Programas de restauración para este tipo de bosque tropical seco debería incluir una variedad de plantas, incluyendo especies con frutos pequeños, rojos y carnosos.

Palabras clave: frugivoría; redes de interacción; rasgos funcionales; mutualismo; interacciones planta-animal.

INTRODUCCIÓN

La frugivoría, así como los procesos ecológicos derivados como la dispersión y depredación de semillas son de vital importancia en los bosques tropicales, debido a que entre el 70 y el 90 % de las plantas leñosas dependen de un animal para dispersar efectivamente sus semillas (Farwig & Berens, 2012; Jordano, 2014). Debido a la alta diversidad tanto de plantas como de animales frugívoros en el trópico, las relaciones entre ellos suelen ser complejas, donde cada especie involucrada desempeña un papel diferencial en el resultado neto del proceso a nivel comunitario (Fricke et al., 2018; Lázaro et al., 2019; Messeder et al., 2020); mientras que a nivel ecosistémico la categorización de estas especies de acuerdo a su papel funcional, puede ser importante para establecer prioridades de conservación a nivel específico para el mantenimiento de los procesos ecológicos (Whittaker & Cottee-Jones, 2012).

En las últimas décadas, la complejidad de las relaciones interespecíficas, como la frugivoría, a nivel comunitario ha sido estudiada utilizando redes complejas (Bascompte & Jordano, 2007; García et al., 2018). Dos patrones de organización de las interacciones pueden ser detectados en estas redes. Por un lado, el anidamiento, que se caracteriza por presentar un

núcleo de especies generalistas que interactúan entre sí y un grupo de especies especialistas que también interactúan con generalistas (Bascompte et al., 2003; Tylianakis et al., 2010); y, por otro lado, la modularidad que representa una red dividida en módulos de especies que interactúan más entre sí, que con el resto de las especies de otros módulos o de la comunidad (Olesen et al., 2007).

Ambos patrones de organización están relacionados con propiedades de resistencia y robustez a extinciones secundarias de especies y la promoción de la coexistencia de las especies que conforman estos sistemas a largo plazo (Bastolla et al., 2009; Rohr et al., 2014; Tylianakis et al., 2010). Asimismo, es posible cuantificar el aporte que tiene cada especie en el mantenimiento de los patrones estructurales de las redes, en términos del número de interacciones de cada nodo (Mello et al., 2015), la contribución al anidamiento (Saavedra et al., 2011), y el mantenimiento del patrón modular (Olesen et al., 2007). Particularmente, el aporte que tiene cada especie sobre el patrón estructural en las redes de frugivoría es de suma relevancia, ya que se relaciona de manera directa con el papel funcional que cumple cada una de ellas en términos de su potencialidad como dispersor efectivo de semillas (Acevedo-Quintero et al., 2020).

La dispersión de semillas representa un proceso ecológico importante para la configuración de los patrones de diversidad, la distribución espacial y los procesos de reclutamiento de las especies de plantas, promoviendo y asegurando el mantenimiento de la estructura y funcionalidad de los bosques (Traveset & Richardson, 2014). En este sentido, el papel funcional que cumple cada especie en la red de interacción ha sido estudiado mucho más frecuentemente desde la perspectiva de los animales (Donoso et al., 2016; Fricke et al., 2018; Naniwadekar et al., 2019), mientras que las plantas han sido evaluadas de acuerdo a su aporte a los patrones estructurales de las redes (Messeder et al., 2020; Ramos-Robles et al., 2018; Sebastián-González et al., 2017). Sin embargo, en términos de la interacción mutualista planta-frugívoro el beneficio que recibe una especie (p.e. animal) repercute en la disminución de la competencia que su par interactuante (planta) tiene con otras plantas por dispersores de semillas. Así, este beneficio indirecto será mayor cuantas más plantas beneficien al animal (Bastolla et al., 2009). Por lo tanto, la importancia funcional de las especies de plantas sobre los procesos ecológicos puede ser determinada por el tipo de animales a los cuales beneficia, en términos de su participación como dispersores efectivos de semillas a nivel comunitario.

Dado que las características morfológicas de los frutos actúan como señales atractivas para los animales y se relacionan con la obtención de recompensas alimenticias (Schaefer & Schmidt, 2004), es de esperar que la relevancia funcional de las especies de plantas esté ligada a la configuración de los rasgos de sus frutos (Ramos-Robles et al., 2018). Por ejemplo, el color, el tamaño, la forma, el tipo de pulpa, o la posición en el estrato vertical, puede determinar la diversidad o el tipo de frugívoros consumidores (Herrera, 1987; Rodríguez-Godínez et al., 2022; Valido et al., 2011; Wheelwright, 1985). Por ello, nuestra investigación pretende responder las siguientes preguntas: i) ¿Cuáles son las especies de plantas ecológicamente más importantes en redes de interacción

planta-frugívoro del bosque seco tropical (bs-T)? y ii) ¿Cuáles son los atributos de los rasgos funcionales de los frutos que determinan dicha importancia? Esta información podría ser de gran utilidad en programas de restauración ecológica mediante la selección de especies de plantas que ayuden a recuperar de manera efectiva la funcionalidad del bs-T, el cual se encuentra altamente amenazado en Colombia y toda la región neotropical (Etter et al., 2020).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Este estudio se llevó a cabo en el departamento de Córdoba al norte de Colombia. Esta región del Caribe colombiano corresponde a la zona de vida bosque seco tropical (bs-T), con un clima cálido y temperatura promedio de 28 °C, precipitación de 1 300 mm/año en distribución unimodal, con una época seca de diciembre a marzo y una época de lluvias de abril a noviembre (Ballesteros-Correa & Linares-Arias, 2015). Los muestreos incluyeron las épocas lluviosa y seca completas en dos localidades: (1) la hacienda Guacamayas (8°11'72" N & 75°32'78" W) que se compone de fragmentos de bs-T estructuralmente conectados por corredores en una matriz de pastizales donde se practica ganadería silvo-pastoril; y (2) la hacienda El Pino (8°25'11.33" N & 76°03'24.43" W), donde los muestreos se limitaron a un fragmento aislado de otras formaciones boscosas e inmerso en una matriz de ganadería extensiva que han sido destinado a la conservación del bosque nativo. En ambas localidades las áreas de muestreo abarcaron 150 ha aproximadamente.

Registro de interacciones: En cada localidad realizamos ocho sesiones de muestreo de cinco días de duración cada una, a intervalos de dos meses entre abril 2017 y junio 2018. Se establecieron cuatro transectos de 1 km de longitud con un promedio de separación entre ellos de 1 300 m para Guacamayas y 850 m El Pino. Los transectos incluyeron los diferentes hábitats (borde e interior de bosque fragmentado, bosque de galería, áreas



abiertas y pastos arbolados), dos observadores con experiencia en la fauna de la región recorrieron de manera simultánea dos transectos separados y se registraron todos los eventos de frugivoría observados con ayuda de binoculares sin restringir las observaciones a un grupo taxonómico particular (p.e., aves y mamíferos). En cada planta (arbusto, árbol, liana o palma) donde se observó consumo de frutos se realizó un muestreo focal de 5 minutos, si durante el último minuto de observación fue registraba una nueva interacción, la observación focal se extendía un minuto más, esto con el fin de optimizar el tiempo de muestreo y obtener la mayor cantidad de interacciones posible. Un evento de frugivoría fue definido como una visita donde un organismo consume un fruto, o parte del fruto de la planta observada. De cada observación se tuvo en cuenta la especie de planta, la especie de frugívoro y el número de individuos que se observó consumiendo frutos. Las plantas que no pudieron ser identificadas *in situ*, fueron muestreadas y transportadas al

herbario de la Universidad de Córdoba (HUC) para su posterior identificación. Los datos fueron complementados con la instalación de 7 cámaras automáticas (Bushnell® Trophy Cam) por localidad, ubicadas a 50 cm del suelo cerca de cúmulos de frutos caídos, o en el dosel, a una altura de 10 a 15 m, cerca de racimos de frutos maduros. Las cámaras fueron programadas para capturar videos de 30 segundos con intervalos entre grabaciones de 20 segundos y estuvieron activas de manera continua (24 h). La localización y cantidad de las cámaras varió durante el estudio en función de la disponibilidad de frutos.

Rasgos funcionales de los frutos: Con el fin de caracterizar los frutos de las especies de plantas consumidos por los frugívoros, se realizó la medición cualitativa y cuantitativa de los atributos de cuatro rasgos funcionales: color, tipo de pulpa, estrato y tamaño (Tabla 1). Para esto se recolectaron 10 frutos por individuo en 10 individuos de cada especie que

TABLA 1 / TABLE 1

Rasgos funcionales de los frutos, justificación y atributos de las especies de plantas consumidas por frugívoros en un bosque seco del Caribe colombiano. / Fruits functional traits, justification and attributes from plants species consumed by frugivores in a Colombian Caribbean Tropical dry forest.

Rasgo	Justificación	Atributo
Color	El color y el contraste son importantes en el reconocimiento de una recompensa nutritiva por parte de los frugívoros (Ordano et al., 2017; Sinnott-Armstrong et al., 2018)	Los frutos fueron clasificados en categorías de manera visual. Dada la subjetividad de la información se conformaron cuatro categorías generales: i) verde; ii) amarillo/naranja; iii) morado/negro/café; y, iv) rojo.
Tipo de pulpa	El tipo de pulpa está asociado al síndrome de dispersión de las semillas. En el trópico más del 80 % de las plantas con frutos carnosos sus semillas se dispersan a través de vectores animales (Farwig & Berens, 2012; Jordano, 2014)	Se establecieron cuatro categorías según el tipo de pulpa. i) arilo: donde la parte carnosa corresponde a partes distintas al pericarpio; ii) carnosa: en los que el pericarpio es jugoso, carnoso y rodea a las semillas; iii) fibrosa: con abundantes estructuras fibrosas en el pericarpio; iv) seca: con poco contenido de agua en el pericarpio (< 50 %)
Estrato	El estrato vertical en el cual se ofertan y consumen los frutos tiene influencia en la posición de las especies y las preferencias de forrajeo en las redes de interacción (Almazán-Núñez et al., 2021; Schleuning et al., 2011)	Según la posición de la disponibilidad de los frutos se establecieron tres categorías: i) bajo (< 4.9 m); ii) medio (5.0 – 20.9 m); y, iii) alto (> 21 m)
Tamaño	El tamaño del fruto puede generar restricciones de tipo mecánico que impiden o facilitan las interacciones con algunos grupos de animales (Herrera, 1987; Muñoz et al., 2017)	Diámetro del fruto (milímetros)

fue consumida por los frugívoros. En todos los casos se prefirieron los frutos en el estado seleccionado por los animales y plantas en buenas condiciones fitosanitarias (Ordano et al., 2017). En los casos donde no había suficientes frutos, o no estaban accesibles, los rasgos fueron tomados a partir de literatura especializada y guías de campo (p.e., <http://legacy.tropicos.org/Project/FM>; Galeano & Bernal, 2010). Finalmente, el grado de similitud entre las especies de plantas usadas por los frugívoros en cada localidad fue comparada usando el índice Jaccard (Villareal et al., 2004)

Redes de interacción y determinación de la importancia de las plantas: Para ambas localidades se determinaron los patrones de organización estructural de las redes en términos del anidamiento, utilizando la métrica NODF propuesta por Almeida-Neto et al. (2008); y la modularidad (Q), siguiendo el algoritmo QuanBiMo (Dormann & Strauss, 2014). En ambos casos se evaluó si la métrica calculada difiere de lo esperado por el azar. Para ello se construyó un modelo nulo *Patefield* con 1 000 matrices del mismo tamaño sobre las cuales se calculó la métrica correspondiente y luego se comparó con el valor de la matriz original. El valor de “P” corresponde a la fracción de matrices nulas con un valor de NODF o Q igual o mayor que la de la matriz observada. A nivel específico se calculó el aporte de cada especie al mantenimiento del anidamiento y la modularidad utilizando cuatro métricas: *grado*, que cuantifica el número de enlaces que tiene cada especie en la red y representa una medida básica de generalización de cada especie (Mello et al., 2015); la *contribución al anidamiento*, que cuantifica la contribución de cada especie al mantenimiento del anidamiento de la red (Saavedra et al., 2011); y las métricas *c* y *z*, que miden el nivel en el que una especie actúa como conector de diferentes módulos o del mismo módulo, respectivamente (Olesen et al., 2007).

Con las métricas a nivel específico se construyó un análisis de componentes principales (ACP) para determinar la variación

entre especies en los parámetros topológicos de cada red (Estrada, 2007; Vidal et al., 2014) (AT1A, AT1B). Para esto utilizamos el primer eje del ACP como un estimador de la relevancia estructural de las especies en cada red (contribución a la estructura de la red, CNS; Acevedo-Quintero et al., 2020; Dáttilo et al., 2016; AT2). Todos los cálculos de redes fueron hechos utilizando el paquete *bipartite* (Dormann et al., 2009) en el software R.

Para identificar la importancia que tiene cada especie de planta sobre los procesos ecológicos a nivel comunitario, se utilizó una medida de su relevancia con base en la cantidad e identidad de los frugívoros que se alimentan de ella. Para esto, se empleó la CNS de cada especie de frugívoro en cada localidad (AT2), teniendo en cuenta que esta medida se relaciona de manera directa con el papel potencial que cada frugívoro desempeña como dispersor efectivo de semillas a nivel comunitario (Acevedo-Quintero et al., 2020). De esta manera, el índice de importancia de las especies de plantas (IIP) corresponde a la sumatoria de los valores de CNS del conjunto de frugívoros que interactúa con cada especie de planta como se muestra en la siguiente ecuación:

$$IIP_i = \sum CNS_{ij}$$

Donde, IIP es el índice de importancia de las plantas, CNS es la contribución a la estructura de la red de las especies de frugívoros, *i* son las especies de plantas, y *j* son las especies de frugívoros que interactúan con la planta *i*.

Relación entre la importancia de las plantas y sus rasgos funcionales: Para probar la relación entre la relevancia de las plantas y sus rasgos funcionales se ajustaron modelos lineales generalizados (MLG), con el IIP como variable respuesta considerando una distribución gaussiana, con los datos de las especies de plantas de ambas localidades en conjunto y de manera independiente. Los valores de los cuatro rasgos funcionales fueron incorporados como variables predictoras. Finalmente, como prueba de bondad de ajuste para los modelos

se utilizó el valor de Pseudo- R^2 propuesto por McFadden (1973), el cual compara un modelo sin ningún predictor con un modelo que incluye todas las covariables. Los cálculos fueron hechos utilizando el paquete *DescTools* (Signorell et al., 2022) en el software R. Las especies de plantas sin una identificación clara a nivel específico, o sin datos sobre sus rasgos funcionales no fueron incluidas en este análisis.

RESULTADOS

Se registraron interacciones de frugivoría entre 57 especies de animales y 53 especies de plantas (AT2). Las especies de frugívoros están compuestas por cinco mamíferos y 52 aves (78.5 % Orden Passeriformes). En la localidad Guacamayas se destacan las especies *Psarocolius decumanus*, *Ramphocelus dimidiatus*, *Thraupis episcopus* y *T. palmarum*; mientras que para El Pino resaltan *Melanerpes rubricapillus*, *T. episcopus*, *Pitangus sulphuratus* y

P. decumanus. Las redes en ambas localidades mostraron valores de anidamiento (NODF Guacamayas 27.52, NODF El Pino 25.56) y modularidad (Q Guacamayas 0.37, Q El Pino 0.47) significativos ($P < 0.001$, indicando que los valores obtenidos son mayores que lo esperado por el azar). Las especies de plantas usadas por los frugívoros en ambas localidades varió considerablemente (Índice de Jaccard = 0.19). Los valores del IIP muestran una importante variabilidad entre las especies (Fig. 1, AT3), indicando que, según las interacciones establecidas cada planta tiene un papel diferencial sobre las especies de frugívoros a los cuales ofrecen una recompensa alimenticia a cambio del servicio de dispersión de semillas.

Los atributos de los rasgos de los frutos consumidos por los animales presentan una gran variabilidad en relación con la importancia de las plantas en cada una de las localidades (Fig. 2, AT3). Sin embargo, algunas tendencias se pueden identificar, por ejemplo, se presentan

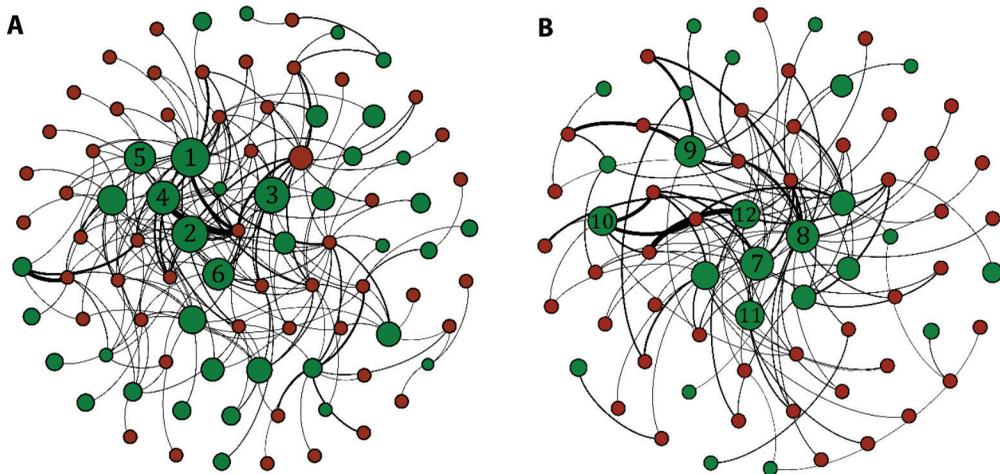


Fig. 1. Redes de interacción planta-frugívoro en las localidades **A.** Guacamayas y **B.** El Pino. Los círculos verdes corresponden a las especies de plantas y los rojos a las especies de frugívoros. El grueso de las líneas ilustra la fuerza de la interacción. El tamaño de los círculos verdes representa el valor del índice de importancia de las plantas (IIP). Los números dentro de los círculos corresponden a las plantas más importantes en cada localidad: 1. *Miconia albicans*, 2. *Doliocarpus dentatus*, 3. *Myrcia falla*, 4. *Ficus* sp2, 5. *Miconia impetolaris*, 6. *Vitex capitata*, 7. *Acacia mangium*, 8. *Ficus dendrocida*, 9. *Cecropia peltata*, 10. *Casearia corymbosa*, 11. *Trichilia hirta*, 12. *Bursera simaruba*. / **Fig. 1.** Plant-fruitivore interaction networks in **A.** Guacamayas and **B.** El Pino localities. Green circles correspond to plant species and red circles to frugivore species. The thickness of the lines illustrates the strength of the interaction. The green circles size represents the plant importance index (PII). The numbers inside the circles correspond to the most important plants in each locality: 1. *Miconia albicans*, 2. *Doliocarpus dentatus*, 3. *Myrcia falla*, 4. *Ficus* sp2, 5. *Miconia impetolaris*, 6. *Vitex capitata*, 7. *Acacia mangium*, 8. *Ficus dendrocida*, 9. *Cecropia peltata*, 10. *Casearia corymbosa*, 11. *Trichilia hirta*, 12. *Bursera simaruba*.

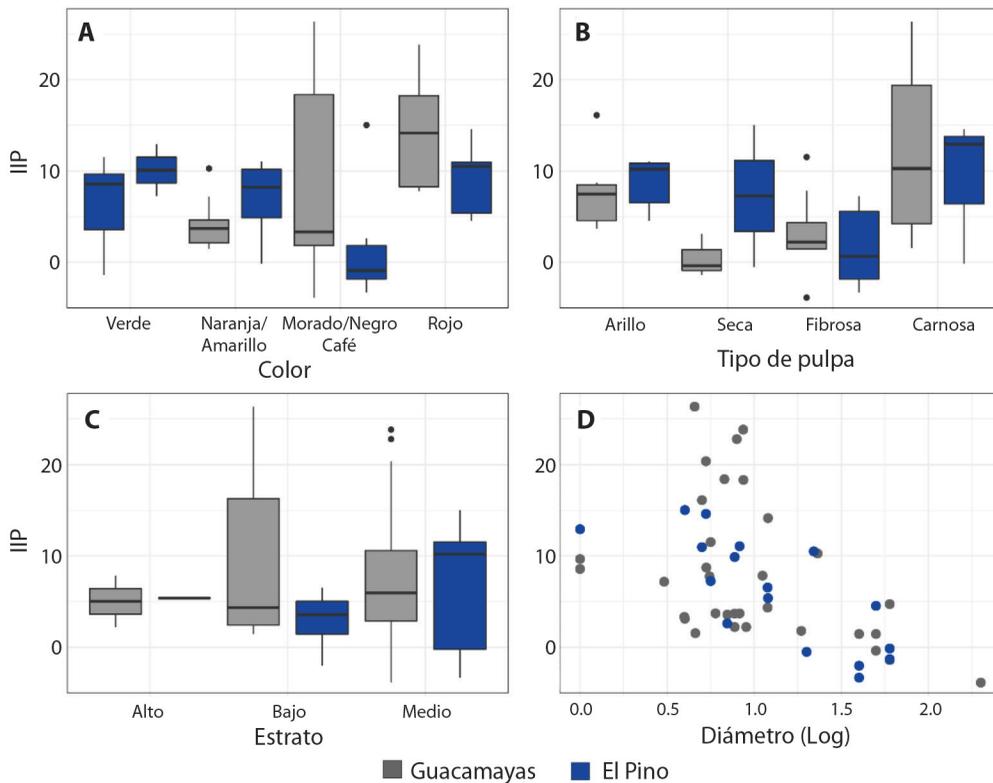


Fig. 2. Relación entre el índice de importancia de las plantas y los diferentes rasgos evaluados para cada localidad. **A.** color; **B.** tipo de pulpa; **C.** estrato; **D.** tamaño del fruto (diámetro). / **Fig. 2.** Relationship between the plant importance index and the fruits functional traits for each locality. **A.** Color; **B.** Pulp type; **C.** Stratum; **D.** fruit size (diameter).

mayores valores del IIP para los frutos rojos y las pulpas carnosas (Fig. 2A, Fig. 2B), mientras que los frutos de mayor tamaño (diámetro) pertenecen a las especies con menores valores del IIP (Fig. 2D). Estas tendencias son verificadas con el MLG conjunto, que revela efectos estadísticamente significativos positivos del IIP con los frutos rojos y las pulpas carnosas, y negativos con el tamaño de los frutos (Tabla 2). Los modelos discriminados por localidad muestran que para Guacamayas el IIP se relaciona con los frutos rojos y las pulpas carnosas, mientras que para El Pino solo el tamaño de los frutos presenta una relación negativa y significativa (Tabla 3).

DISCUSIÓN

En este trabajo evaluamos el valor de importancia funcional de las especies de plantas en dos redes de interacción planta-frugívoro, el cual está determinado por la calidad de los frugívoros como potenciales dispersores de semillas de las especies de plantas con las cuales interactúan. Además, identificamos que las plantas con frutos carnosos y rojos, en la localidad Guacamayas, y pequeños, en la localidad El Pino, presentan los mayores valores de importancia funcional en el bosque seco tropical evaluado.



TABLA 2 / TABLE 2

Modelos lineales generalizados entre el índice de importancia de las plantas y los rasgos funcionales de los frutos (ambas localidades). / Generalized linear models between the plant importance index and the fruits functional traits (both locations)

	Pseudo- R2 = 0.11			
	Est.	Error est.	t	P
(Intercepto)	3.24	4.79	0.68	0.50
Color				
Naranja/Amarillo	1.58	3.00	0.53	0.60
Morado/Negro/Café	3.17	2.87	1.10	0.28
Rojo	8.43	3.34	2.53	0.02
Tipo de pulpa				
Seca	-0.61	3.45	-0.18	0.86
Fibrosa	-0.15	2.81	-0.05	0.96
Carnosa	5.17	2.37	2.18	0.04
Estrato				
Bajo	4.86	3.70	1.31	0.20
Medio	5.83	3.48	1.68	0.10
Tamaño del fruto				
Diámetro	-6.28	1.96	-3.20	0.00

Los valores significativos ($P < 0.05$) se muestran en negrita. / Significant values ($P < 0.05$) are shown in bold.

Aquí utilizamos un método novedoso, para la evaluación de especies clave, que se fundamenta en los resultados recíprocos de la relación mutualista entre interactuantes más que en la posición estructural de las especies de un solo grupo. Nuestros resultados muestran una gran variación en los valores del IIP, lo que sugiere que el conjunto de especies de frugívoros beneficiados por cada especie de planta tiene un aporte diferencial en los procesos ecológicos derivados de la dispersión de semillas. Por lo tanto, la presencia de las especies con altos valores del IIP favorece el desarrollo de relaciones mutualistas fuertes y beneficiosas para el mantenimiento y la regeneración del bosque seco tropical en las localidades estudiadas.

Entre las plantas identificadas con un papel funcional preponderante en la localidad Guacamayas se destacan algunas especies pertenecientes a los géneros *Miconia* (Melastomataceae) y *Ficus* (Moraceae), mientras que para El Pino los géneros *Cecropia* (Urticaceae) y

TABLA 3 / TABLE 3

Modelos lineales generalizados entre el índice de importancia de las plantas y los rasgos funcionales de los frutos discriminados por localidad. / Generalized linear models between the plant importance index and the fruit functional traits discriminated by locality.

	Guacamayas. Pseudo- R2 = 0.11				El Pino. Pseudo- R2 = 0.33			
	Est.	Error est.	t	p	Est.	Error est.	t	P
(Intercepto)	-1.88	7.04	-0.27	0.79	8.46	4.85	1.75	0.12
Color								
Naranja/Amarillo	0.53	4.03	0.13	0.90	4.40	3.68	1.20	0.27
Morado/Negro/Café	3.54	4.05	0.87	0.39	-0.51	3.83	-0.13	0.90
Rojo	9.76	4.45	2.19	0.04	7.25	4.11	1.76	0.12
Tipo de pulpa								
Seca	-1.02	5.29	-0.19	0.85	2.70	4.31	0.63	0.55
Fibrosa	1.60	4.29	0.37	0.71	-0.04	3.55	-0.01	0.99
Carnosa	7.36	3.57	2.06	0.05	-0.95	2.57	-0.37	0.72
Estrato								
Bajo	6.46	5.11	1.26	0.22	4.32	3.99	1.08	0.31
Medio	7.73	4.92	1.57	0.13	5.71	3.68	1.55	0.16
Tamaño del fruto								
Diámetro	-4.22	2.94	-1.44	0.16	-9.57	2.15	-4.45	0.00

Los valores significativos ($P < 0.05$) se muestran en negrita. / Significant value ($P < 0.05$) is shown in bold.

Bursera (Burseraceae) son importantes. Estudios previos han mostrado que estos grupos de especies son determinantes en la estructuración de las redes de interacción planta-frugívoro y han sido registradas estableciendo relaciones con una mayor cantidad de frugívoros que otras especies (Messeder et al., 2020; Messeder et al., 2022; Moermond & Denslow, 1985; Ramos-Robles et al., 2018; Snow, 1981). Este resultado puede estar determinado por los patrones fenológicos, que garantizan un recurso constante y confiable a lo largo del año (Blendinger et al., 2008; Kessler-Rios & Kattan, 2012), sumado a características de los frutos y los contenidos nutricionales (principalmente azúcares no estructurales) (Baker et al., 1998; Maruyama et al., 2019) que convierten a estas especies en recursos clave para la fauna que los consume (Messeder et al., 2021).

Sin embargo, para la localidad El Pino, otro tipo de plantas pertenecientes a los géneros *Casearia* (Salicaceae) y *Trichilia* (Meliaceae) presentan también altos valores de IIP. Estas especies producen recompensas abundantes, ricas en lípidos, con una o unas pocas semillas grandes y establecen relaciones con un pequeño número de frugívoros especializados (McKey 1975; Messeder et al., 2021). En las localidades evaluadas el consumo de estos frutos está relacionado con especies de aves tradicionalmente consideradas insectívoras de las familias Tyrannidae (atrapamoscas) y Picidae (carpinteros), que en el bosque seco tropical pueden consumir una importante cantidad de frutos (Acevedo-Quintero et al., 2020; Rodríguez-Godínez et al., 2022). Para Guacamayas, otras especies de plantas como *Doliocarpus dentatus* y *Vitex capitata* que presentan frutos de tamaño medio (~ 1.0 cm diámetro), alto contenido de agua y semillas grandes (Peres, 2011) se destacan en sus valores del IIP por ser consumidas, entre otros, por especies de frugívoros grandes (p.e. *Cyanocorax affinis*, *Psarocolius decumanus* y *Pteroglossus torquatus*) con una importante participación como dispersores de semillas (Acevedo-Quintero et al., 2020).

La presencia de plantaciones dispersas de la especie exótica *Acacia mangium* (Fabaceae)

en la localidad El Pino, actúa como un atrayente de una importante riqueza de frugívoros altamente generalistas (p.e. *Thraupis episcopus*, *Melanerpes rubricapillus*, *Tyrannus melancholicus*, *Pitangus sulphuratus*). Esta especie al ser un recurso abundante localmente y por sus características relacionadas con una cosecha abundante, frutos aceitosos y con un funículo carnoso atractivo para las aves, la convierte en un recurso importante para la fauna (Francis, 2002). Sin embargo, sus características ecológicas la pueden convertir en una especie potencialmente invasora, aunque es necesaria una mayor investigación al respecto en ambientes particulares (Aguiar Jr et al., 2014).

Con relación a los rasgos funcionales que determinan la importancia ecológica de las plantas nuestros resultados indican que no se encontró ninguna relación de la IIP con estrato donde se ofertan los frutos, lo que indica que los frugívoros no seleccionan algún estrato vertical específico para la obtención de los frutos de consumo. Sin embargo, las especies de plantas con frutos rojos, pulpa carnosa y pequeños tienden a presentar mayores valores del IIP. Este patrón indica que esta configuración de los rasgos atrae a frugívoros que se desempeñan como buenos dispersores de semillas. Sin embargo, se presentan diferencias entre las localidades en la respuesta del IIP frente a los rasgos evaluados. Este resultado puede estar fundamentado en la diferencia en la composición taxonómica de las especies de plantas que consecuentemente modifica la composición de los frugívoros visitantes.

De manera particular, las especies con frutos rojos presentan valores significativamente mayores de IIP en la localidad Guacamayas, lo cual podría estar relacionado con el contraste con el fondo del follaje. Este es un patrón común como lo señala Schaefer (2011), quien indica que entre el 26 y el 45 % de los frutos que utilizan los frugívoros como recurso alimenticio corresponden a colores contrastantes con el fondo en varias regiones del mundo. De igual forma, esta selección ha sido relacionada con la capacidad visual y tetracromática en el caso de las aves, las cuales les permite ubicar



los frutos, incluso desde la distancia (Ordano et al., 2017; Schaefer, 2011; Stourmaras et al., 2013; Voigt et al., 2004). También, la selección de este tipo de coloración garantiza el aumento en la calidad de la recompensa para los frugívoros, ya que la biosíntesis de las moléculas que determinan las coloraciones de rojos a naranjas (antocianinas y carotenos) está regulada por carbohidratos y lípidos (Camara & Brangeon, 1981; Solfanelli et al., 2006). Adicionalmente, las frutas con pulpas carnosas son importantes en la dieta de muchas aves, en particular en ecosistemas secos tropicales con una producción altamente variable y dependiente de las condiciones climáticas (de Oliveira et al., 2020). De esta manera, la covarianza entre los rasgos perceptibles (color) y los no perceptibles (valor nutricional) permite utilizar señales visuales como indicadores de mejores recompensas (Valido et al., 2011).

El tamaño del fruto se relacionó negativamente con el IIP en la localidad El Pino, lo que indica que los frugívoros prefieren consumir frutos pequeños. Teniendo en cuenta que existen restricciones de tipo morfológico que impiden ciertas interacciones (animales pequeños tienden a no consumir grandes frutos) (Wheelwright, 1985), la composición de la comunidad de frugívoros puede explicar en parte este patrón. Aunque los muestreos no se restringieron a un grupo taxonómico particular, la mayoría de los frugívoros registrados corresponde a aves del Orden Passeriformes (78.5 % de las especies) el cual se caracteriza por agrupar aves de un tamaño relativamente pequeño con roles funcionales importantes en la dispersión de semillas. Sin embargo, el grado de intervención antrópica histórica en la región puede, en cierta medida, explicar la ausencia de especies de mayor tamaño debido a procesos de defaunación que puede ser más pronunciada en esta localidad debido al aislamiento del fragmento de bosque evaluado. Aun así, la selección de alimentos por este grupo particular de frugívoros depende de los requerimientos dietéticos y factores como la habilidad del consumidor, el comportamiento de forrajeo,

la distribución espacio-temporal de los frutos (Moran & Catterall 2010; Wheelwright, 1988).

En el caso particular de ecosistemas de bosque seco tropical, con períodos altamente contrastantes de sequía y humedad, impone restricciones constantes a las plantas sobre la producción cantidad/calidad de frutos. Por ejemplo, se sabe que fuertes restricciones hídricas no afectan drásticamente la producción de frutos, pero sí afecta el tamaño y con ello la cantidad/calidad de la pulpa de los frutos (Clark, 2012; Wien, 1997). En ese sentido, los rasgos de los frutos transmiten información sobre la calidad de la recompensa y el estado de madurez, además determinan cuáles interacciones son más probables de ocurrir en el ecosistema. Este ajuste, desde un punto de vista evolutivo, puede haber influenciado sobre la capacidad de los frugívoros de explotar un recurso fundamental, y desde el punto de vista de las plantas sobre atraer a los dispersores de semillas más efectivos. Esta relación se sustenta y permanece estable siempre y cuando el beneficio sea mutuo y actúe sobre rasgos involucrados en las tasas vitales de las especies (crecimiento, supervivencia y reproducción). Por lo tanto, la estimación del IIP está soportada en la interacción mutualista planta-frugívoro, a través de la relevancia directa de las plantas como recurso alimenticio (beneficio exclusivo sobre los animales) y la importancia de los animales como mejores dispersores de semillas (beneficio exclusivo sobre las plantas) del conjunto de frugívoros.

El IIP recoge la variabilidad del aporte de cada planta a los procesos ecológicos derivados de la frugivoría a nivel comunitario. Además, permite identificar las especies más relevantes y los atributos de los rasgos que determinan dicha importancia. Aunque en las localidades evaluadas en esta investigación el color, el tamaño y el tipo de pulpa explican parcialmente la importancia de las plantas, otros rasgos que cuantifiquen de manera directa el contenido nutricional y la disponibilidad de recurso (abundancia de las plantas con frutos y el tamaño de la cosecha) podrían mejorar la capacidad predictiva de los modelos (Blendinger et al.,

2016). Sin embargo, la información generada puede ser útil en el desarrollo de programas de reforestación y restauración ecológica mucho más efectivos, ayudando en la selección de especies que tengan un mayor impacto en la recuperación funcional del bosque seco tropical que se encuentra en un estado crítico de amenaza en la región Neotropical.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los propietarios de las haciendas El Pino y Betancí-Guacamayas por permitirnos trabajar en sus predios. A Angela Ortega-León y a los integrantes del grupo de investigación Biodiversidad de la Universidad de Córdoba por el apoyo en la fase de campo. J. F. A-Q fue financiado por la beca de Doctorados Nacionales de Colciencias (647-2015-II) y la beca Postdoctoral de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, 2021.

Ver apéndice digital / See digital appendix
- a13v71n1-A1

REFERENCIAS

- Acevedo-Quintero, J. F., Zamora-Abrego, J. G., & García, D. (2020). From structure to function in mutualistic interaction networks: Topologically important frugivores have greater potential as seed dispersers. *Journal of Animal Ecology*, 89(9), 2181–2191.
- Aguiar Jr, A., Barbosa, R. I., Barbosa, J. B., & Mourão Jr, M. (2014). Invasion of *Acacia mangium* in Amazonian savannas following planting for forestry. *Plant Ecology & Diversity*, 7(1-2), 359–369.
- Almazán-Núñez, R. C., Alvarez-Alvarez, E. A., Sierra-Morales, P., & Rodríguez-Godínez, R. (2021). Fruit size and structure of zoochorous trees: Identifying drivers for the foraging preferences of fruit-eating birds in a Mexican successional dry forest. *Animals*, 11(12), 3343.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P. R. J., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.
- Baker, H. G., Baker, I., & Hodges, S. A. (1998). Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica*, 30, 559–586.
- Ballesteros-Correa, J., & Linares-Arias, J. C. (2015). *Fauna de Córdoba, Colombia*. Fondo Editorial Universidad de Córdoba.
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), 9383–9387.
- Bastolla, U., Fortuna, M. A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., & Bascompte, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458(7241), 1018–1020.
- Blendinger, P. G., Loiselle, B. A., & Blake, J. G. (2008). Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon. *Oecologia*, 158, 273–283.
- Blendinger, P. G., Martín, E., Osinaga Acosta, O., Ruggera, R. A., & Araújo, E. (2016). Fruit selection by Andean forest birds: influence of fruit functional traits and their temporal variation. *Biotropica*, 48(5), 677–686.
- Camara, B., & Brangeon, J. (1981). Carotenoid metabolism during chloroplast to chromoplast transformation in *Capsicum annuum* fruit. *Planta*, 151, 359–364.
- Clark, E. J. (2012). *Influence of climate, fruit availability and nutritional content on bird selection of non-native, invasive (Frangula alnus) and native (Prunus serotina) fruit in eastern Massachusetts* (Tesis de Maestría). Northeastern University, Estados Unidos de América.



- Dáttilo, W., Lara-Rodríguez, N., Jordano, P., Guimaraes, P. R., Thompson, J. N., Marquis, R. J., Medeiros, L. P., Ortiz-Pulido, R., Marcos-García, R. A., & Rico-Gray, V. (2016). Unravelling Darwin's entangled bank: Architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1843), 20161564.
- de Oliveira, A. C. P., Nunes, A., Rodrigues, R. G., & Branquinho, C. (2020). The response of plant functional traits to aridity in a tropical dry forest. *Science of the Total Environment*, 747, 141177.
- Donoso, I., García, D., Rodríguez-Pérez, J., & Martínez, D. (2016). Incorporating seed fate into plant–frugivore networks increases interaction diversity across plant regeneration stages. *Oikos*, 125(12), 1762–1771.
- Dormann, C. F., Frund, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2(1), 7–24.
- Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 90–98.
- Estrada, E. (2007). Characterization of topological keystone species. Local, global and 'meso-scale' centralities in food webs. *Ecological Complexity*, 4(1-2), 48–57.
- Etter, A., Pérez, A. A., Saavedra, K., Amaya, A. V., Cortés, J., & Arévalo, P. (2020). *Ecosistemas colombianos: amenazas y riesgos: una aplicación de la Lista Roja de Ecosistemas a los ecosistemas terrestres continentales*. Editorial Pontificia Universidad Javeriana.
- Farwig, N., & Berens, D. G. (2012). Imagine a world without seed dispersers: a review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology*, 13, 109–115.
- Francis, J. K. (2002). *Acacia mangium Willd. Tropical trees seed manual*. USDA Forest Service.
- Fricke, E. C., Bender, J., Rehm, E. M., & Rogers, H. S. (2018). Functional outcomes of mutualistic network interactions: A community-scale study of frugivore gut passage on germination. *Journal of Ecology*, 107, 757–767.
- Galeano, G., & Bernal, R. (2010). *Palmas de Colombia: Guía de campo*. Universidad Nacional de Colombia.
- García, D., Donoso, I., & Rodríguez-Pérez, J. (2018). Frugivore biodiversity and complementarity in interaction networks enhance landscape-scale seed dispersal function. *Functional Ecology*, 32(12), 2742–2752.
- Herrera, C. M. (1987). Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs*, 57(4), 305–331.
- Jordano, P. (2014). Fruits and frugivory. In R. S. Gallagher (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (pp. 18–61). CAB International.
- Kessler-Rios, M. M., & Kattan, G. H. (2012). Fruits of Melastomataceae: phenology in Andean forest and role as a food resource for birds. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 11–21.
- Lázaro, A., Gómez-Martínez, C., Alomar, D., González-Estévez, M. A., & Traveset, A. (2019). Linking species-level network metrics to flower traits and plant fitness. *Journal of Ecology*, 108(4), 1287–1298.
- Maruyama, P. K., Melo, C., Pascoal, C., Vicente, E., Fernandes-Cardoso, J. C., Garcia Brito, V. L., & Oliveira, P. E. (2019). What is on the menu for frugivorous birds in the Cerrado? Fruiting phenology and nutritional traits highlight the importance of habitat complementarity. *Acta Botanica Brasílica*, 33, 572–583.
- McKey, D. (1975). The ecology of coevolved seed dispersal systems. In L. E. Gilbert & P. H. Raven (Eds.), *Coevolution of animals and plants* (pp. 159–191). University of Texas Press.
- McFadden, D. (1973). Conditional logit analysis of qualitative choice behaviour. In P. Zarembka (Ed.), *Frontiers in econometrics* (pp. 105–142). Academic Press.
- Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, L. D. F., Kissling, W. D., Şekercioglu, Ç. H., Marquitti, F. M. D., & Kalko, E. K. V. (2015). Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124, 1031–1039.
- Messeder, J. V. S., Guerra, T. J., Dáttilo, W., & Silveira, F. A. (2020). Searching for keystone plant resources in fruit-frugivore interaction networks across the Neotropics. *Biotropica*, 52(5), 857–870.
- Messeder, J. V. S., Guerra, T. J., Pizo, M. A., Blendinger, P. G., & Silveira, F. A. (2022). Seed Dispersal Ecology in Neotropical Melastomataceae. In R. Goldenberg, F. A. Michelangeli, & F. Almeda (Eds.), *Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae* (pp. 735–759). Springer.
- Messeder, J. V. S., Silveira, F. A., Cornelissen, T. G., Fuzesy, L. F., & Guerra, T. J. (2021). Frugivory and seed dispersal in a hyperdiverse plant clade and its role as a keystone resource for the Neotropical fauna. *Annals of Botany*, 127(5), 577–595.
- Moermond, T. C., & Denslow, J. S. (1985). Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology,

- and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs*, 36, 865–897.
- Moran, C., & Catterall, C. P. (2010). Can functional traits predict ecological interactions? A case study using rain forest frugivores and plants in Australia. *Biotropica*, 42(3), 318–326.
- Muñoz, M. C., Schaefer, H. M., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2017). Importance of animal and plant traits for fruit removal and seedling recruitment in a tropical forest. *Oikos*, 126(6), 823–832.
- Naniwadekar, R., Chaplod, S., Datta, A., Rathore, A., & Sridhar, H. (2019). Large frugivores matter: Insights from network and seed dispersal effectiveness approaches. *Journal of Animal Ecology*, 88(8), 1250–1262.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19891–19896.
- Ordano, M., Blendinger, P., Lomáscolo, S., Chacoff, N., Sánchez, M., Montellano, G., Jiménez, J., Ruggera, R., & Valoy, M. (2017). The role of trait combination in the conspicuousness of fruit display among Bird-dispersed plants. *Journal of Engineering and Applied Sciences*, 12(10), 3218–3221.
- Peres, M. K. (2011). *Diásporas do Cerrado atrativos para fauna: chave interativa, caracterização visual e relações ecológicas* (Tesis de Maestría). Universidade de Brasília, Brasil.
- Ramos-Robles, M., Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C., & Andresen, E. (2018). Fruit traits and temporal abundance shape plant-frugivore interaction networks in a seasonal tropical forest. *The Science of Nature*, 105(3), 1–11.
- Rodríguez-Godínez, R., Sánchez-González, L. A., del Coro Arizmendi, M., & Almazán-Núñez, R. C. (2022). *Bursera* fruit traits as drivers of fruit removal by flycatchers. *Acta Oecologica*, 114, 103811.
- Rohr, R. P., Saavedra, S., & Bascompte, J. (2014). On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 345(6195), 1253497.
- Saavedra, S., Stouffer, D. B., Uzzi, B., & Bascompte, J. (2011). Strong contributors to network persistence are the most vulnerable to extinction. *Nature*, 478(7368), 233–235.
- Schleuning, M., Blüthgen, N., Flörchinger, M., Braun, J., Schaefer, H. M., & Böhning-Gaese, K. (2011). Specialization and interaction strength in a tropical plant–frugivore network differ among forest strata. *Ecology*, 92(1), 26–36.
- Schaefer, H. (2011). Why fruits go to the dark side. *Acta Oecologica*, 37(6), 604–610.
- Schaefer, H. M., & Schmidt, V. (2004). Detectability and content as opposing signal characteristics in fruits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, S370–S373.
- Sebastián-González, E., Pires, M. M., Donatti, C. I., Guimarães Jr, P. R., & Dirzo, R. (2017). Species traits and interaction rules shape a species-rich seed-dispersal interaction network. *Ecology and Evolution*, 7(12), 4496–4506.
- Signorell, A., Aho, K., Alfons, A., Anderegg, N., Aragon, T., Arachchige, C., Arppe, A., Baddeley, A., Barton, K., Bolker, B., Borchers, H. W., Caeiro, F., Champely, S., Chessel, D., Chhay, L., Cooper, N., Cummins, C., Dewey, M., Doran, H. C., ... Zeileis, A. (2019). *DescTools: Tools for descriptive statistics* (Version 0.99.28.17). <https://cran.r-project.org/web/packages/DescTools/index.html>
- Sinnott-Armstrong, M. A., Downie, A. E., Federman, S., Valido, A., Jordano, P., & Donoghue, M. J. (2018). Global geographic patterns in the colours and sizes of animal-dispersed fruits. *Global Ecology and Biogeography*, 27(11), 1339–1351.
- Solfanelli, C., Poggi, A., Loreti, E., Alpi, A., & Perata, P. (2006). Sucrose-specific induction of the anthocyanin biosynthetic pathway in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 140, 637–646.
- Stournaras, K., Lo, E., Böhning-Gaese, K., Cazetta, E., Dehling, D., Schleuning, M., Caswell, M., Stoddard, M., Donoghue, M., Prum, R., & Schaefer, H. (2013). How colorful are fruits? Limited color diversity in fleshy fruits on local and global scales. *New Phytologist*, 198(2), 617–629.
- Snow, D. W. (1981). Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13(1), 1–14.
- Traveset, A., & Richardson, D. M. (2014). Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 89–113.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143(10), 2270–2279.
- Valido, A., Schaefer, H. M., & Jordano, P. (2011). Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(4), 751–760.
- Vidal, M. M., Hasui, E., Pizo, M. A., Tamashiro, J. Y., Silva, W. R., & Guimarães Jr, P. R. (2014).



- Frugivores at higher risk of extinction are the key elements of a mutualistic network. *Ecology*, 95(12), 3440–3447.
- Villareal, H., Alvarez, M., Cordoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., & Mendoza, H. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Voigt, F., Bleher, B., Fietz, J., Ganzhorn, J., Schwab, D., & Böhning-Gaese, K. (2004). A comparison of morphological and chemical fruit traits between two sites with different frugivore assemblages. *Oecologia*, 141(1), 94–104.
- Wheelwright, E. E. (1985). Fruit size, gape-width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 66(663), 808–819.
- Wheelwright, N. T. (1988). Fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the tropics and temperate zone. *Trends in Ecology & Evolution*, 3(10), 270–274.
- Whittaker, R. J., & Cottee-Jones, H. E. W. (2012). The keystone species concept: a critical appraisal. *Frontiers of Biogeography*, 4(3), 183–193.
- Wien, H. C. (1997). The cucurbits: cucumber, melon, squash and pumpkin. In H. C. Wien (Ed.), *The Physiology of Crops* (pp. 345–386). CAB International.