



Máster en Biotecnología Aplicada a la Conservación y Gestión Sostenible de Recursos Vegetales

TRABAJO FIN DE MÁSTER

Efectos de la pérdida de hábitat en el servicio de dispersión de semillas por aves en bosques cantábricos



Lucía García Álvarez
22 de Julio de 2014

Máster en Biotecnología Aplicada a la Conservación y
Gestión Sostenible de Recursos Vegetales

TRABAJO FIN DE MÁSTER

*Efectos de la pérdida de hábitat en el servicio de dispersión de
semillas por aves en bosques cantábricos*

Lucía García Álvarez

Firma



Daniel García García



Firma

Mario Quevedo de Anta



Firma

Resumen

Evaluar la respuesta funcional de los ecosistemas a la pérdida de biodiversidad asociada al cambio global es uno de los grandes retos actuales de la Ecología Aplicada. La dispersión de semillas por animales constituye una importante función ecosistémica al determinar la dinámica poblacional de las comunidades vegetales e incluso su regeneración en zonas degradadas. Las perturbaciones causadas por la actividad antropogénica producen cambios en las funciones ecosistémicas al generar continuas pérdidas de hábitat y severas modificaciones en el paisaje. En este trabajo se evalúan los componentes de un sistema de interacciones ecológicas planta-frugívoro así como su función ecosistémica derivada, la dispersión de semillas, a lo largo de un gradiente de perturbación antropogénica en el bosque Cantábrico. El estudio se llevó a cabo entre Junio de 2012 y Junio de 2013 en dos localidades montañas del Principado de Asturias. En cada localidad se establecieron 7 parcelas generando un gradiente equivalente de cobertura forestal. Se cuantificó a nivel de parcela la proporción de cobertura forestal, la densidad media y la variación espacial de la deposición de semillas así como la abundancia y la diversidad de las aves frugívoras. Las distintas componentes cuantitativas (abundancia y homogeneidad de la deposición de semillas) y cualitativas (frecuencia de dispersión global y a pastizal) de la dispersión de semillas se analizaron mediante Modelos Lineales Generalizados Mixtos. Los resultados obtenidos mostraron que la función de dispersión de semillas depende de las características del complejo planta-frugívoro, siendo más relevante la abundancia de las aves dispersoras que la diversidad de las mismas en la mayor parte de las componentes de dispersión. Asimismo, se aprecia una alteración funcional, en términos de dispersión de semillas, como respuesta a la reducción de la cobertura forestal, limitando la frecuencia de dispersión y favoreciendo un mayor confinamiento de las semillas dentro del bosque.

Summary

Assessing the functional response of ecosystems to biodiversity loss driven by global change is one of the current challenges of Applied Ecology sciences. Seed dispersal by animals constitutes a pivotal ecosystem service that drives the dynamics of plant populations and its restoration in disturbed areas. These ecosystem services can be compromised by the continuous habitat loss and landscape modification imposed by anthropogenic activities. Here, we assess the ecological interactions of a plant-frugivore assemblage as well as its derived ecosystem function, seed dispersal, along a land-use gradient in a Cantabrian forest. The study was carried out from June 2012 to June 2013 in two montane localities in Principado de Asturias. Seven plots were set in each locality representing a gradient of forest habitat loss. The percentage of forest cover, the mean density and spatial variation of the seed deposition as well as the abundance and diversity of dispersing bird communities were registered at plot scale. Analysis of both the quantitative (abundance and spatial variation of seed deposition) and qualitative (frequency of seed dispersal along the plot and to open microhabitats) traits of seed dispersal were carried out by means of Generalized Linear Mixed Models. The results showed that seed dispersal as an ecosystem function depended upon the plant-frugivore assemblage's traits, suggesting a more relevant role of bird abundance rather than bird diversity in the provision of most seed dispersal processes. In addition to this, a disruption of the seed dispersal function driven by the decline in forest cover was observed, limiting the frequency of seed dispersal and thus confining the seeds more often than not within the forest.

AGRADECIMIENTOS

La realización de este trabajo no habría sido posible sin la participación de muchas personas a las que me gustaría expresar mi más sincero agradecimiento:

Mi más sincero agradecimiento a Daniel García, Isabel Donoso, Javier Rodríguez-Pérez, Carlos Guardado, Juan Rodríguez, Margarita García, Daniel Martínez, René Pérez, Jorge Álvarez-Sostres y José Antonio Molina, quienes desarrollaron el diseño experimental y la toma de datos de campo y laboratorio. El trabajo está financiado por el proyecto CGL2011-28430 (MICINN) concedido a Daniel García. La consejería de Medio Ambiente del Principado de Asturias facilitó todos los permisos necesarios para realizar el trabajo de campo.

A mi tutor, Daniel García, por creer en mí y ayudarme a desarrollar este trabajo. Has sabido guiarme en todo momento y me has enseñado innumerables cosas a lo largo de este año.

A toda la gente con la que he compartido este año en el laboratorio, habéis sabido crear una atmósfera amena y divertida. He aprendido mucho de vosotros y habéis conseguido que esta sea una experiencia que, sin duda, será difícil de olvidar.

A mi familia por apoyarme en todo momento y brindarme todo su cariño. Sin vosotros no hubiera llegado tan lejos. Va por vosotros.

A mis amigos, tanto de licenciatura como del máster, por todos los buenos momentos que hemos pasado juntos y los que quedan por venir.

A Marcos, por saber devolverme la cordura en los momentos en los que sucumbo al estrés. Siempre haces que cada día sea mejor que el anterior y me motivas a dar lo mejor de mí misma en todo momento. Que no se acaben los buenos momentos a tu lado.

A todos vosotros, gracias.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

1. Introducción	Pág. 1
<i>1.1 Planteamiento y objetivos</i>	Pág. 3
2. Materiales y métodos	Pág. 4
<i>2.1 Sistema de estudio</i>	Pág. 4
<i>2.2 Sitio de estudio</i>	Pág. 5
<i>2.3 Cobertura forestal y abundancia de frutos</i>	Pág. 6
<i>2.4 Censos de aves</i>	Pág. 7
<i>2.5 Dispersión de semillas</i>	Pág. 8
<i>2.6 Análisis de datos</i>	Pág. 9
3. Resultados	Pág. 11
<i>3.1 Abundancia de frutos, aves y semillas dispersadas</i>	Pág. 11
<i>3.2 Biodiversidad de aves dispersoras y pérdida de hábitat forestal</i>	Pág. 13
<i>3.3 Efectos de la biodiversidad de frugívoros en la función de dispersión de semillas</i>	Pág. 13
4. Discusión	Pág. 18
5. Conclusiones	Pág. 23
6. Bibliografía	Pág. 24

1. INTRODUCCIÓN

Las perturbaciones causadas por la actividad antropogénica generan una pérdida continua de hábitats naturales o semi-naturales que culminan en la formación de paisajes de uso intensivo en los que apenas quedan remanentes del hábitat original (Chapin *et al.* 2000; Lindenmayer y Fischer 2006). Estas modificaciones en el paisaje llevan a la aparición de cambios en la diversidad que, a su vez, tienen como resultado cambios en las funciones ecosistémicas (Lindenmayer y Fischer 2006; Tscharrntke *et al.* 2012). El vínculo entre la biodiversidad y la función ecosistémica es, actualmente, un paradigma reconocido en las ciencias ambientales y ecológicas (Loreau 2010). Es bien conocido que biotas con mayor riqueza y diversidad de especies acumulan más biomasa, usan los recursos de forma más eficiente, resisten mejor las perturbaciones y proveen servicios ecosistémicos (recursos o procesos de los ecosistemas que mejoran y sustentan el bienestar humano. Daily 1997; Kremen *et al.* 2007) mejor que otras comunidades empobrecidas por el declive o la extinción de especies (Hooper *et al.* 2005; Balvanera *et al.* 2006; Reiss *et al.* 2009).

La dispersión de semillas constituye una importante función ecosistémica al determinar la dinámica poblacional de las comunidades vegetales y sienta, por ende, las bases del mantenimiento y la resiliencia de los hábitats naturales así como la restauración de los degradados (Howe y Miriti 2004; Farwig y Berens 2012). Las principales ventajas de la dispersión de semillas radican en la evasión de la alta tasa de mortalidad cerca de los árboles parentales y la colonización de nuevos hábitats disponibles (Howe y Smallwood 1982; Nathan y Muller-Landau 2000). La mayoría de las plantas, especialmente las leñosas formadoras de bosque, dependen de la dispersión de sus semillas por animales (Jordano 2000; Farwig y Berens 2012). Debido a la gran importancia de la dispersión de semillas por animales, se considera que constituye un servicio ecosistémico cuyos resultados pueden ser cuantificados

en términos económicos al vincular el proceso de regeneración de la vegetación con fines recreativos o como sumidero de carbono (Kremen 2005; Chazdon 2008).

Las aves se encuentran entre los dispersores de semillas más importantes de los ecosistemas terrestres templados y tropicales (Jordano 2000; Sekercioglu 2006). Se consideran agentes móviles al conectar diferentes parches de hábitat a lo largo del paisaje mediante la transferencia de semillas (Lundberg y Moberg 2003; Kremen *et al.* 2007; García *et al.* 2010). Se cree que esta conectividad a gran escala contribuye de forma importante a la persistencia de plantas en paisajes fragmentados y a la resiliencia de los ecosistemas, especialmente cuando el movimiento de semillas conlleva la transferencia de las mismas desde hábitats maduros a parches degradados (Lundberg y Moberg 2003; Bengtsson *et al.* 2003; García *et al.* 2010). No solo son fundamentales en el mantenimiento de comunidades vegetales diversas (Stiles 1985) sino que también pueden tener la capacidad de restaurarlos (Wunderle 1997; Cavallero *et al.* 2013). Sin embargo, el movimiento de muchas especies de aves frugívoras puede verse limitado por las características del hábitat, haciendo que el resultado de la relación entre el frugívoro y las semillas dependa más de aspectos del entorno (cobertura forestal, riesgo de depredación, etc.) que de la abundancia de frugívoros *per se* (Carlo y Morales 2008; García *et al.* 2009; García *et al.* 2010). Esto hace necesario evaluar el papel de las aves frugívoras en la dispersión de semillas considerando la importancia de los gradientes ambientales en la actividad de las mismas, especialmente cuando estos gradientes son consecuencia de la degradación antropogénica del hábitat (García *et al.* 2010).

La degradación y la pérdida de hábitat producen alteraciones en la abundancia y la diversidad de frugívoros, por lo que se espera que se produzcan desbarajustes en la función de dispersión de semillas que desempeñan. Estudios previos han puesto de manifiesto el vínculo entre la diversidad y la función ecosistémica (Pejchar *et al.* 2008; García y Martínez

2012) mientras que otros autores (Breitbach *et al.* 2010; Schleuning *et al.* 2011) no encontraron cambios significativos en la función ecosistémica al reducirse la diversidad de frugívoros. No obstante, el efecto de la riqueza y la diversidad de frugívoros pueden repercutir de forma diferente en los distintos componentes cuantitativos y cualitativos de la dispersión (García y Martínez 2012).

1.1 Planteamiento y objetivos

En este contexto, se hace necesario evaluar cómo distintos componentes de la biodiversidad de dispersores afectan a distintos componentes de la función de dispersión y a una escala suficientemente amplia para representar bien los gradientes de pérdida de hábitat en los paisajes regionales. El objetivo general de este estudio es evaluar el efecto de la biodiversidad de aves frugívoras en la cantidad y la calidad de la dispersión de semillas de plantas leñosas, en un gradiente regional de pérdida de hábitat. Para ello se estudia la comunidad de plantas leñosas de fruto carnoso y aves frugívoras de los bosques montanos secundarios cantábricos, especialmente idóneos para este fin dado que 1) dichos bosques presentan un alto grado de pérdida y fragmentación de hábitat con efectos negativos sobre la función de dispersión (véase García *et al.* 2010); 2) estudios previos a escala local muestran relaciones positivas entre riqueza de algunos grupos de aves dispersoras (*Turdus* spp.) y la función de dispersión de especies arbóreas (García y Martínez 2012).

Este objetivo se ha desglosado en los siguientes objetivos parciales:

- 1. Describir el gremio de aves frugívoras dispersoras y la dispersión de semillas de plantas leñosas de fruto carnoso a lo largo de un gradiente de pérdida de hábitat forestal.**

2. Relacionar las distintas componentes de biodiversidad de aves frugívoras dispersoras con la pérdida de hábitat. Esperamos un declive en la abundancia y la diversidad de aves ante la pérdida de hábitat.

3. Evaluar la respuesta funcional, en términos de cantidad y calidad de dispersión de semillas, a los cambios en la biodiversidad de aves frugívoras dispersoras, en un contexto de pérdida de hábitat. Esperamos encontrar un efecto negativo del declive de la abundancia y la diversidad de aves sobre la cantidad y la calidad del servicio de dispersión ante la pérdida de hábitat.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Sistema de estudio

Nuestro estudio se centra en el bosque secundario montano cantábrico rico en especies leñosas de fruto carnoso. Es un tipo de bosque frecuente en altitudes medias, pero que se extiende a nivel regional con una baja cobertura total y altos niveles de fragmentación (García *et al.* 2005). Estos bosques secundarios aparecen como la orla de rodales grandes de bosque maduro de *Fagus sylvatica* L., o bien como fragmentos pequeños dominados por árboles de fruto carnoso y *Corylus avellana* L.) e incluso como árboles aislados (especialmente *Crataegus monogyna* Jacq.), embebidos en una matriz deforestada de uso ganadero, ocupada por pastizales, brezales-tojales y áreas rocosas.

EL bosque secundario está compuesto fundamentalmente por especies leñosas de fruto carnoso, entre las que dominan, con porte arbóreo, el espino albar *Crataegus monogyna*, el acebo *Ilex aquifolium* L. y el tejo *Taxus baccata* L. y, de porte arbustivo, la zarzamora (*Rubus fruticosus* L., *R. idaeus* L.) y el rosal (*Rosa* sp.). Sus frutos, ricos en azúcares, incluyen bayas

(acebo), drupas arracimadas (mora) o semillas ariladas (tejo), con diámetros que varían de 10 a 15 mm y que maduran en desde final de verano a principios de invierno. Además de las anteriores especies, también se pueden encontrar, aunque en menor proporción, el saúco *Sambucus nigra* L., el mostajo *Sorbus aria* (L.) Crantz, el serbal de cazadores *Sorbus aucuparia* L. y el endrino *Prunus spinosa* L..

Las principales aves dispersoras de semillas son mirlos y zorzales como el mirlo común *Turdus merula* L., el zorzal charlo *T. viscivorus* L., el zorzal real *T. pilaris* L. o el zorzal alirrojo *T. iliacus* L. así como otras especies de paseriformes como el petirrojo *Erithacus rubecula* L. o la curruca capirotada *Sylvia atricapilla* L.. La mayoría de estas especies son residentes en los bosques montanos cantábricos, aunque sus poblaciones reciben numerosos efectivos estacionales en otoño-invierno (Arce y Vázquez 2012). Estas especies consumen los frutos carnosos enteros y regurgitan o defecan las semillas enteras, aparentemente en condiciones adecuadas para la germinación, por lo que se consideran dispersores legítimos (Jordano 2000).

2.2 Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo entre Junio de 2012 y Junio de 2013 en dos localidades montanas (900-1200 m s.n.m.) del centro de Asturias: Sierra de Peña Mayor (43° 18' N, 05° 30' W; Concejos de Nava y Laviana) y Puertos de Marabio-Bandujo (43° 12' N, 06° 07' W; Concejos de Yernes-Tameza, Teverga y Proaza) (Fig. 1a). En cada localidad se establecieron 7 parcelas de 150 m x 150 m, separadas más de 250 m entre sí y elegidas de forma arbitraria para representar, dentro de cada localidad, un gradiente equivalente de cobertura forestal (Rango 3-68%, media \pm EE: 28.28 ± 5.06 ; Fig. 1b). Cada parcela se subdividió, a su vez, en 36 celdas de 25 m x 25 m (Fig. 1c).

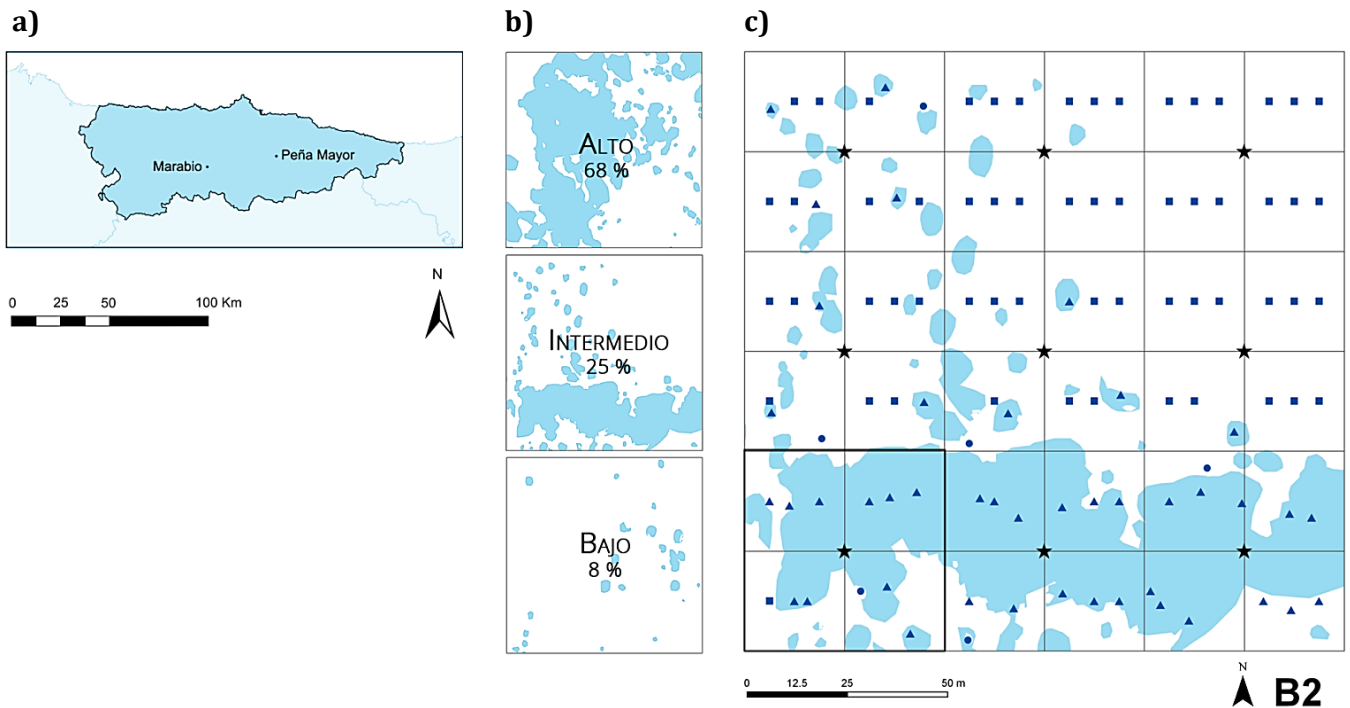


Figura 1

a) Situación geográfica de las dos localidades de estudio, Peña Mayor y Puertos de Marabio-Bandujo. **b)** Ejemplo del gradiente y la configuración de la cobertura forestal a lo largo de distintas parcelas de estudio (cobertura forestal en azul). **c)** Detalle del diseño experimental en una parcela, subdividida en 36 celdas de 25 m x 25 m. Cada celda contiene tres estaciones de muestreo de semillas dispersadas: ■ cuadrado de muestreo en pastizal; ● bandeja colectora bajo zarza; ▲ maceta colectora bajo dosel arbóreo. Los puntos de observación de aves se indican con ★.

2.3 Cobertura forestal y abundancia de frutos

Para cada parcela de estudio, se generó un Sistema de Información Geográfica (ArcGIS 9.0, ESRI®ArcMap™ 9.0) a partir de ortofotomapas a escala 1:5000, en el cual se incorporó la cobertura forestal (digitalizando la extensión y la forma de la superficie arbolada) y la posición y el tamaño de cosecha (número de frutos carnosos maduros) de todos los árboles individuales. El tamaño de cosecha se estimó visualmente en el campo al inicio de la temporada de maduración (Septiembre–Octubre 2012), mediante un Índice semicuantitativo de Abundancia de Frutos (FAI = 1: 1-10 frutos; 2: 11-100; 3: 101-1000; 4: 1001-10000; 5: > 10000; Saracco *et al.* 2004; García *et al.* 2010).

Para cada parcela, se estimó la cobertura forestal como porcentaje de superficie, y el número total de frutos de las distintas especies leñosas como la suma de FAI individuales (traspuestos a los valores medios de cada intervalo, excepto para el valor 5, al que se asignó arbitrariamente 25.000 frutos; García *et al.* 2010).

2.4 Censos de aves

En cada parcela de estudio se realizaron censos de aves en estaciones de muestreo situadas en el punto central de cada cuatro celdas adyacentes de 25 m x 25 m (Fig. 1c). A lo largo de todo el otoño - invierno (Septiembre 2012 - Enero 2013), se realizaron, aproximadamente cada 2 semanas, 8 censos consecutivos en cada punto de muestreo. En cada censo, se registraron, durante 5 minutos de duración, la especie y el número de individuos de todas las aves vistas u oídas en las cuatro celdas alrededor del punto central (exceptuando rapaces planeadoras, hirudíneos y aves sobrevolando el punto de muestreo a más de 25 m de altura). Asimismo, se anotaron las aves observadas comiendo frutos carnosos presentes en la parcela, así como su tipo de alimentación (si comen sólo la pulpa, el fruto entero o bien lo trituran) para clasificar las especies de aves en tipos funcionales de frugívoros (consumidores de pulpa, dispersores legítimos de semillas y depredadores de semillas, respectivamente; Jordano 1995).

Para cada especie de ave y cada parcela, se calculó la abundancia como la suma de observaciones acumuladas a lo largo de la totalidad de censos. En el caso de los dispersores legítimos (véase resultados), se estimó la abundancia total como la suma de las abundancias específicas, la riqueza como el número total de especies observado por parcela y la diversidad (equitatividad) mediante el índice de Simpson (D).

2.5 Dispersión de semillas

La dispersión de semillas de plantas leñosas de fruto carnoso por aves se evaluó mediante estaciones de muestro para la recolección de semillas dispersadas. Estas semillas dispersadas son fácilmente identificables ya que aparecen regurgitadas sin restos de pulpa o bien separadas de la pulpa en las heces de las aves y se distinguen fácilmente de las dispersadas por mamíferos (Herrera y García 2010; García y Martínez 2012). Se utilizaron tres tipos de dispositivos de recolección y muestreo de semillas, en función de la estructura del microhábitat a muestrear: bajo doseles arbóreos se usaron macetas colectoras de plástico (área = 0.07 m²; 30 cm diámetro mayor x 15 cm altura, con tapa de malla de alambre de 1 cm de poro y fondo de malla plástica de 1 mm de poro, con agujeros de drenaje) colgadas con alambre de ramas a 1.8 m de altura; bajo doseles de arbustos de fruto carnoso (*Rubus fruticosus/idaeus* y *Rosa* spp.) se colocaron bandejas de plástico (área = 0.08 m², 40 cm x 20 cm x 5 cm, con tapa de malla de alambre de 1 cm de diámetro y fondo de malla plástica de 1 mm de poro, con agujeros de drenaje) fijadas al sustrato mediante piquetas; en zonas abiertas de pastizal o matorral se establecieron cuadrados abiertos (área = 0.10 m², 33 cm x 33 cm) delimitados por marcas permanentes en las esquinas.

En cada parcela, en septiembre de 2012 se establecieron 108 estaciones de muestreo de semillas (3 estaciones por celda; Fig. 1c), siendo la asignación del número de dispositivos de distinto tipo proporcional a la cobertura de los microhábitats (dosel arbóreo, dosel arbustivo, pastizal-brezal) en cada parcela. Las semillas depositadas en macetas y bandejas se recolectaron en Febrero de 2013, mientras que las de los cuadrados abiertos se recolectaron en Noviembre de 2012 y Febrero de 2013. Tras secar las muestras en estufa a 60 °C durante una semana, se procedió a la cuantificación e identificación a nivel de especie de las semillas por estación de muestreo.

La función de dispersión de semillas se cuantificó, a escala de cada parcela, mediante las siguientes variables:

1) Densidad de semillas dispersadas (número medio de semillas/m² por parcela; N = 108 estaciones de muestreo. Representa la magnitud promedio de dispersión de semillas.

2) Coeficiente de variación (CV) de la densidad de semillas dispersadas, a partir de las 108 estaciones de muestreo. Representa, de forma inversa, la homogeneidad (estabilidad espacial) en la provisión de dispersión.

3) Frecuencia de dispersión (proporción de estaciones de muestreo de toda la parcela que reciben al menos una semilla). Representa el reparto y grado de cobertura de la dispersión en el espacio (calidad de dispersión, García y Martínez 2012).

4) Frecuencia de dispersión a pastizal (proporción de estaciones de muestreo en pastizal-brezal que reciben al menos una semilla). Representa la importancia de la dispersión en la recolonización de las zonas deforestadas (calidad de dispersión, García y Martínez 2012).

Todos estos parámetros se calcularon separadamente para el total de semillas de plantas leñosas de fruto carnoso (árboles y arbustos) y para las semillas de especies arbóreas.

2.6 Análisis de datos

El objetivo analítico del estudio es comprobar el vínculo entre la biodiversidad de aves dispersoras y la función de dispersión de semillas, teniendo en cuenta el contexto espacial de muestreo y el gradiente de pérdida de bosque. Como paso previo, se evaluaron las relaciones

entre localidad de estudio, el gradiente de cobertura forestal, así como la abundancia, riqueza y diversidad de aves dispersoras, mediante correlaciones de Pearson y test de t de Student (en el caso de comparación entre localidades).

Para cada una de las distintas componentes cuantitativas y cualitativas de la dispersión de semillas (variables respuesta) se desarrolló un Modelo Lineal Generalizado Mixto (GLMM; Bolker *et al.* 2009 ; Zuur *et al.* 2009) considerando, como variables predictoras, la abundancia de aves, la diversidad de aves y la cobertura forestal (factores fijos, variables estandarizadas), así como la localidad (factor considerado como aleatorio por la estructura en bloques del diseño experimental, con evaluación del efecto sobre el intercepto del modelo). Se omitió la riqueza de dispersores como variable predictora debido a su colinearidad con la diversidad de dispersores. En el caso de la densidad de semillas dispersadas y de su coeficiente de variación, los modelos consideraron una distribución de Poisson en el error y una función de enlace *log*. Para controlar el efecto de sobre-dispersión y equiparar estos modelos a un modelo con distribución quasi-Poisson, se incorporó, como predictor aleatorio adicional, un factor representando la identidad de la parcela de muestreo, anidado dentro del factor localidad (Ekstrom 2011). En el caso de la frecuencia de dispersión y la frecuencia de dispersión a pastizal, los modelos consideraron una distribución binomial en el error y una función de enlace *logit*.

Todos los modelos se repitieron por separado para las variables de dispersión de semillas de todas las especies leñosas de fruto carnoso y las correspondientes a las especies leñosas arbóreas. Los GLMM se realizaron con la función *lmer* del paquete estadístico *lme4* (Ekstrom 2011) de R 2.15 (R 2013). A lo largo del texto, los valores medios se acompañan del error estándar (\pm EE).

3. RESULTADOS

3.1 Abundancia de frutos, aves y semillas dispersadas

Se ha estimado una densidad media de frutos por parcela de 15.86 ± 2.03 frutos/m², apareciendo en mayor abundancia los frutos de *C. monogyna*, *I. aquifolium* y *Rubus fruticosus/idaeus* (Fig. 2a) siendo considerablemente menor la abundancia de frutos de otras especies como *Rosa* sp. y *S. aria*.

Se observó una media de 21.63 ± 1.47 aves por censo y parcela, y una riqueza total de 39 especies (Fig. 2b). Las especies con mayor abundancia relativa del conjunto de aves avistadas fueron *T. merula* (27 %), *T. iliacus* (14 %), *Fringilla coelebs* (10 %), *E. rubecula* (10 %) y *T. philomelos* (9 %), asumiendo entre todos hasta un 70 % de la abundancia total (Fig. 2c). No obstante, teniendo en cuenta únicamente las observaciones correspondientes a las 7 especies consideradas como dispersores legítimos (*Turdus* spp., *Erithacus rubecula* y *Sylvia atricapilla*), se avistaron una media de 14.56 ± 1.26 aves dispersoras por censo y parcela, llegando a alcanzar niveles de riqueza iguales o superiores a 6 especies en 5 parcelas. Los dispersores legítimos supusieron un 65 % de la abundancia total de aves observadas en todas las parcelas. La diversidad media de aves dispersoras por parcela fue de 3.31 ± 1.09 .

La densidad media de semillas de especies de fruto carnoso dispersadas por las aves por parcela fue de 132.77 ± 18.52 semillas/m² (84.05 ± 5.27 semillas/m² considerando solo semillas de especies arbóreas). Se encontraron semillas dispersadas pertenecientes a 7 especies diferentes (Fig. 2c). Las especies más frecuentes en la lluvia de semillas fueron *Rubus fruticosus/idaeus*, *I. aquifolium* y *C. monogyna*, que acapararon más del 90 % de las semillas observadas (Fig. 2c). Aproximadamente el 50 % de las estaciones de muestreo (N=1512) recibió al menos una semilla. Las estaciones de muestreo en pastizal-brezal recibieron semillas en un 19 % de los casos (N=812).

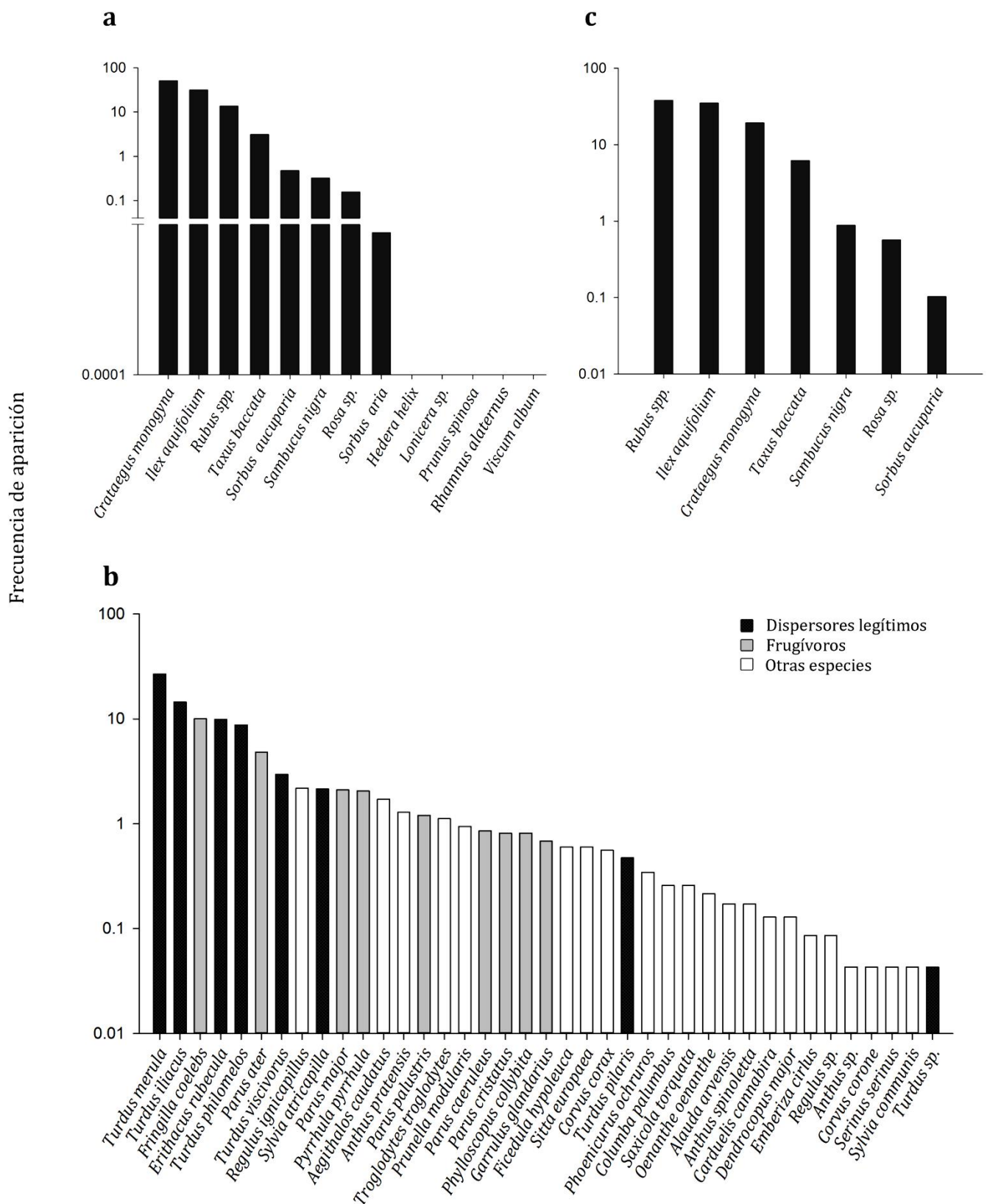


Figura 2

a) Frecuencias de aparición de frutos de distintas especies encontradas en el estudio. **b)** Frecuencias de aparición de aves de distintas especies respecto al total de aves observadas. **c)** Frecuencia de aparición de semillas de distintas especies dispersadas por aves.

3.2 Biodiversidad de aves dispersoras y pérdida de hábitat forestal

La cobertura forestal a escala de parcela no afectó a la abundancia o a la riqueza de aves dispersoras de semillas (Tabla 1). No obstante, las parcelas con mayor cobertura forestal albergaron conjuntos de aves dispersoras más diversos (Tabla 1). Se observaron también ciertas diferencias en diversidad y riqueza de aves dispersoras entre localidades de estudio (Tabla 1).

Tabla 1

Matriz de correlaciones de Pearson para distintas variables de biodiversidad de aves y la cobertura forestal, y del test de t de Student en relación a la variable "Localidad". En la parte superior se muestran los estadísticos (r , t) y en la inferior los valores de significación estadística (p) correspondientes, para cada par de variables. Las correlaciones significativas (p -valor <0.05) se indican en negrita.

	Abundancia disp.	Diversidad disp.	Riqueza disp.	Cobertura Forestal	Localidad
Abundancia disp.	-	0.338	0.418	0.437	0.56
Diversidad disp.	0.237	-	0.649	0.537	2.70
Riqueza disp.	0.137	0.011	-	0.161	2.18
Cobertura Forestal	0.118	0.047	0.583	-	< -0.01
Localidad	0.588	0.019	0.050	0.996	-

3.3 Efectos de la biodiversidad de frugívoros en la función de dispersión de semillas

En general, se observa un efecto positivo de la biodiversidad de aves dispersoras en la cantidad y calidad de dispersión del conjunto de especies leñosas de fruto carnoso (Fig. 3; Tabla 2), independientemente de la cobertura forestal de las parcelas de estudio. No obstante, distintas componentes de biodiversidad de aves afectaron de forma diferente a distintas componentes de la dispersión de semillas. Así, se observa que la densidad de semillas dispersadas fue significativamente mayor en aquellas parcelas más visitadas por las aves dispersoras y, sobre todo, en aquellas que mostraron un conjunto de dispersores más diverso

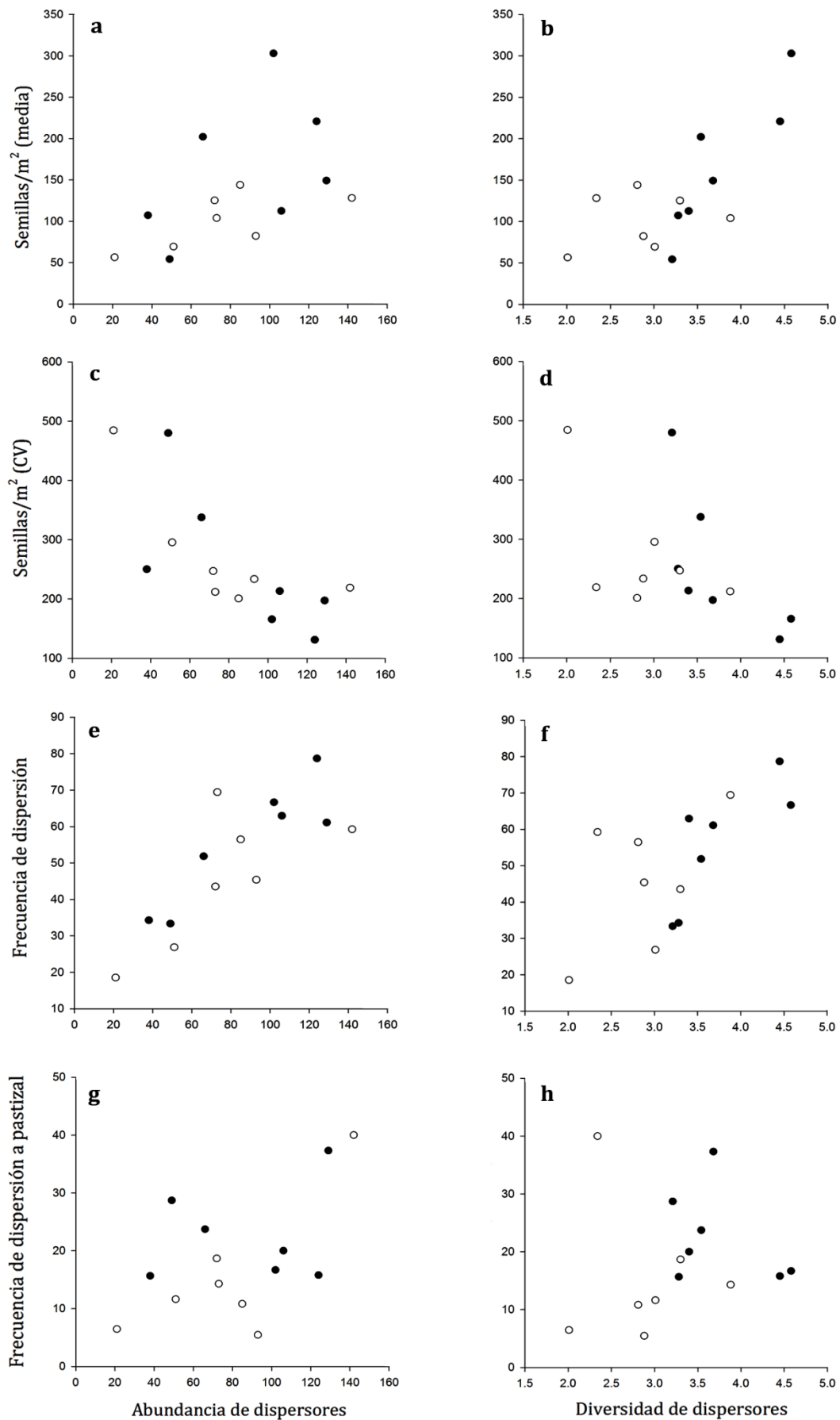


Figura 3

Valores de distintas componentes de la función de dispersión de semillas de plantas leñosas de fruto carnoso (a-b: densidad media de semillas; c-d: coeficiente de variación; e-f: frecuencia de dispersión global; g-h: frecuencia de dispersión a pastizal) en función de la abundancia y la diversidad de aves dispersoras, en distintas parcelas de muestreo (Blanco: Peña Mayor; Negro: Puertos de Marabio-Bandujo).

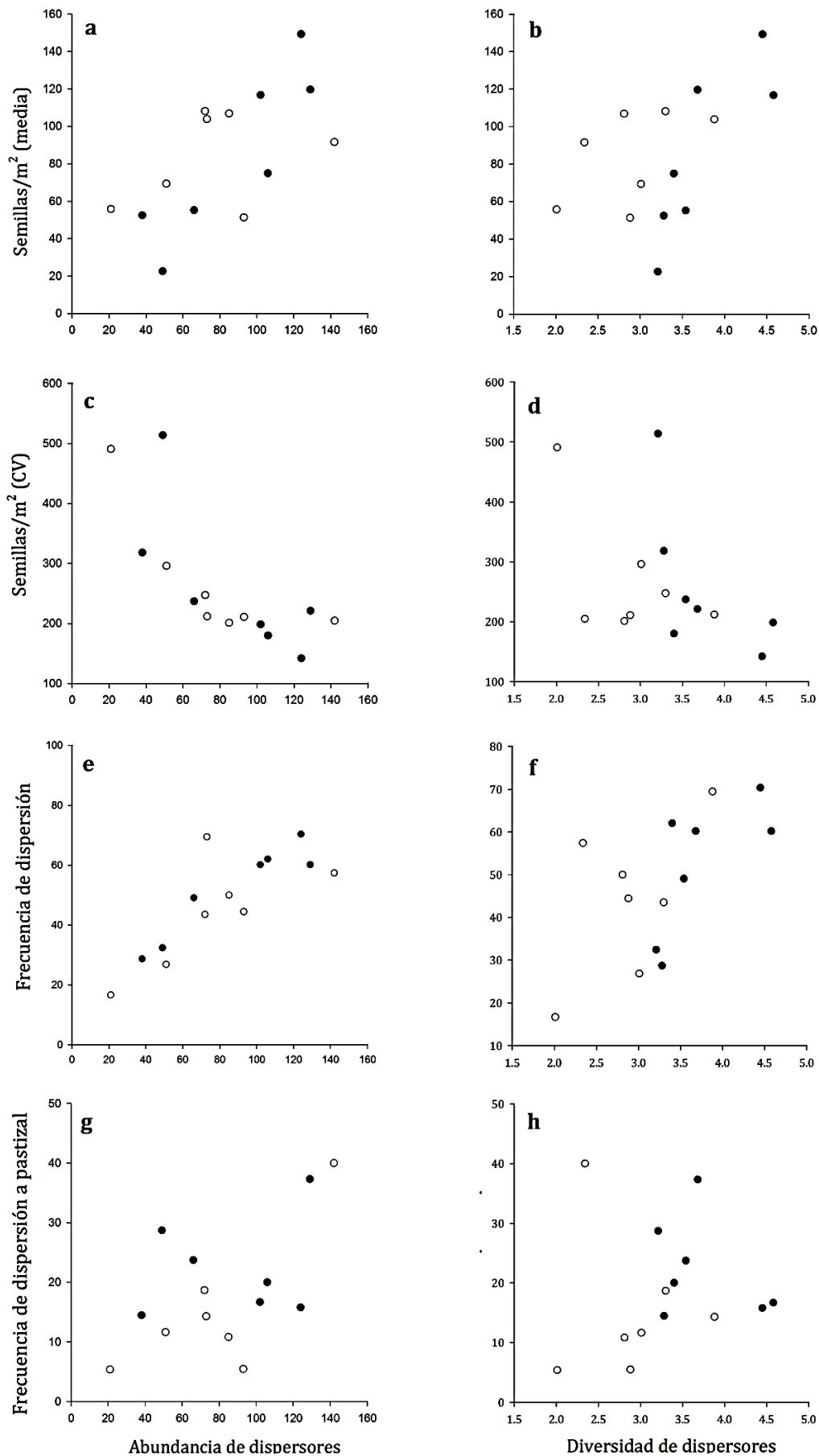


Figura 4

Valores de distintas componentes de la función de dispersión de semillas de especies arbóreas de fruto carnoso (a-b: densidad media de semillas; c-d: coeficiente de variación; e-f: frecuencia de dispersión global; g-h: frecuencia de dispersión a pastizal) en función de la abundancia y la diversidad de aves dispersoras, en distintas parcelas de muestreo (Blanco: Peña Mayor; Negro: Puertos de Marabio-Bandujo).

(Fig. 3 a,b; Tabla 2). El coeficiente de variación en la densidad de semillas dependió negativamente de la abundancia de aves, aunque mostró también una tendencia de respuesta negativa a la diversidad (Fig. 3 c,d; Tabla 2). La frecuencia de dispersión global respondió positivamente a la abundancia de aves y, en menor medida, a su diversidad, indicando un mayor reparto espacial de la dispersión allí donde hay más aves dispersoras y éstas están

Tabla 2

Resultados de los Modelos Lineales Generalizados Mixtos obtenidos para los distintos componentes de la dispersión de semillas (*Densidad media*, *Coficiente de variación* y *Frecuencia de dispersión global* y *a pastizal*) respecto al total de especies leñosas de fruto carnoso. Se muestran los valores de AIC y devianza. EE: error estándar; DT: desviación típica. Los valores de Z significativos ($p < 0.05$) se indican en negrita.

		AIC: 151.1		Devianza: 139.1	
<i>Densidad de semillas/m² (media)</i>	<i>Efectos fijos</i>			<i>Efectos aleatorios</i>	
	Estima ± EE	Z	p	Varianza	DT
<i>Abundancia dispersores</i>	0.20 ± 0.09	2.24	0.025	<i>Parcela [L]</i>	0.08
<i>Diversidad dispersores</i>	0.29 ± 0.10	2.98	0.003	<i>Localidad</i>	0.00
<i>Cobertura forestal</i>	-0.01 ± 0.10	-0.15	0.883		
		AIC: 156.0		Devianza: 144.0	
<i>CV densidad de semillas/m²</i>	<i>Efectos fijos</i>			<i>Efectos aleatorios</i>	
	Estima ± EE	Z	p	Varianza	DT
<i>Abundancia dispersores</i>	-0.20 ± 0.05	-3.70	2.0⁻⁰⁴	<i>Parcela [L]</i>	0.03
<i>Diversidad dispersores</i>	-0.10 ± 0.06	-1.72	0.084	<i>Localidad</i>	0.00
<i>Cobertura forestal</i>	-0.11 ± 0.06	-1.86	0.063		
		AIC: 87.2		Devianza: 77.2	
<i>Frecuencia de dispersión</i>	<i>Efectos fijos</i>			<i>Efectos aleatorios</i>	
	Estima ± EE	Z	p	Varianza	DT
<i>Abundancia dispersores</i>	0.40 ± 0.06	6.32	< 1.0⁻⁰⁴	<i>Localidad</i>	0.00
<i>Diversidad dispersores</i>	0.22 ± 0.07	3.21	0.001		
<i>Cobertura forestal</i>	0.33 ± 0.07	4.60	< 1.0⁻⁰⁴		
		AIC: 79.7		Devianza: 69.7	
<i>Frecuencia de dispersión a pastizal</i>	<i>Efectos fijos</i>			<i>Efectos aleatorios</i>	
	Estima ± EE	Z	p	Varianza	DT
<i>Abundancia dispersores</i>	0.61 ± 0.10	6.12	< 1.0⁻⁰⁴	<i>Localidad</i>	0.04
<i>Diversidad dispersores</i>	0.11 ± 0.24	0.46	0.645		
<i>Cobertura forestal</i>	-0.68 ± 0.20	-3.34	8.0⁻⁰⁴		

repartidas de forma más equitativa entre distintas especies (Fig. 3 e,f; Tabla 2). Finalmente, la frecuencia de dispersión a pastizales dependió única, y positivamente, de la abundancia de aves.

Los patrones observados de relación entre biodiversidad de aves dispersoras y las distintas componentes de dispersión para la totalidad de especies leñosas de fruto carnoso se mantienen, a grandes rasgos, al considerar la dispersión de especies arbóreas (Fig. 4; Tabla 3).

Tabla 3

Resultados de los Modelos Lineales Generalizados Mixtos obtenidos para los distintos componentes de la dispersión de semillas (*Densidad media*, *Coficiente de variación* y *Frecuencia de dispersión global y a pastizal*) respecto a las especies de porte arbóreo. Se muestran los valores de AIC y devianza. EE: error estándar; DT: desviación típica. Los valores de Z significativos ($p < 0.05$) se indican en negrita.

AIC: 141.1 Devianza: 129.1						
<i>Densidad de semillas/m² (media)</i>	<i>Efectos fijos</i>			<i>Efectos aleatorios</i>		
	Estima ± EE	Z	p		Varianza	DT
<i>Abundancia dispersores</i>	0.21 ± 0.09	2.24	0.025	<i>Parcela [L]</i>	0.08	0.28
<i>Diversidad dispersores</i>	0.06 ± 0.10	0.57	0.567	<i>Localidad</i>	0.00	0.00
<i>Cobertura forestal</i>	0.15 ± 0.11	1.46	0.145			
AIC: 151.0 Devianza: 139.0						
<i>CV densidad de semillas/m²</i>	<i>Efectos fijos</i>			<i>Efectos aleatorios</i>		
	Estima ± EE	Z	p		Varianza	DT
<i>Abundancia dispersores</i>	-0.21 ± 0.05	-4.56	< 1.0⁻⁰⁴	<i>Parcela [L]</i>	0.02	0.13
<i>Diversidad dispersores</i>	-0.03 ± 0.05	-0.59	0.552	<i>Localidad</i>	0.00	0.00
<i>Cobertura forestal</i>	-0.17 ± 0.05	-3.37	8.0⁻⁰⁴			
AIC: 87.5 Devianza: 77.5						
<i>Frecuencia de dispersión</i>	<i>Efectos fijos</i>			<i>Efectos aleatorios</i>		
	Estima ± EE	Z	p		Varianza	DT
<i>Abundancia dispersores</i>	0.39 ± 0.06	6.26	< 1.0⁻⁰⁴	<i>Localidad</i>	0.00	0.00
<i>Diversidad dispersores</i>	0.16 ± 0.07	2.42	0.015			
<i>Cobertura forestal</i>	0.33 ± 0.07	4.63	< 1.0⁻⁰⁴			
AIC: 80.6 Devianza: 70.6						
<i>Frecuencia de dispersión a pastizal</i>	<i>Efectos fijos</i>			<i>Efectos aleatorios</i>		
	Estima ± EE	Z	p		Varianza	DT
<i>Abundancia dispersores</i>	0.63 ± 0.10	6.28	< 1.0⁻⁰⁴	<i>Localidad</i>	0.02	0.16
<i>Diversidad dispersores</i>	0.17 ± 0.27	0.62	0.536			
<i>Cobertura forestal</i>	-0.71 ± 0.22	-3.27	0.001			

La abundancia de aves dispersoras influyó de forma significativa en todas las componentes de dispersión de especies arbóreas analizadas. A su vez, la diversidad tuvo un efecto positivo significativo en la frecuencia de dispersión global, indicando un mayor reparto espacial de las semillas arbóreas en parcelas con conjuntos de dispersores más equitativos.

Los modelos lineales generalizados mostraron que el gradiente de cobertura forestal no tuvo efectos significativos sobre la densidad de semillas dispersadas (Tablas 2 y 3) pero sí sobre el coeficiente de variación de dicha densidad (la lluvia de semillas tendió a ser más homogénea en parcelas más boscosas) y sobre las frecuencias de dispersión global (siendo ésta mayor en parcelas más boscosas) y a pastizal (con menor probabilidad de llegada en parcelas más boscosas).

4. DISCUSIÓN

En este trabajo se evalúan los componentes de un sistema de interacciones ecológicas planta-frugívoro así como su función ecosistémica derivada, la dispersión de semillas, a lo largo de un gradiente de perturbación antropogénica en el bosque Cantábrico. Los resultados muestran que tanto la diversidad como la abundancia del gremio de aves dispersoras tuvieron efectos positivos en la dispersión de semillas. Sin embargo, la importancia relativa de ambas características varía según el componente de la dispersión analizado.

Los presentes resultados sugieren que el principal factor que determina la dispersión de semillas en los bosques cantábricos no es tanto la diversidad de aves sino su abundancia global. Pejchar *et al.* (2008) puso de manifiesto una mayor importancia de la abundancia en el servicio de dispersión de semillas en bosques del sur de Costa Rica. Los presentes resultados amplían la escala ecológica de este estudio previo, mostrando una intensa relación positiva

entre la abundancia de aves, tanto en la densidad de semillas como en su grado de homogeneidad espacial a lo largo del paisaje. Estos efectos se mantuvieron constantes tanto para el conjunto global de especies de fruto carnosos como para las especies de porte arbóreo, sugiriendo la gran relevancia potencial de la abundancia de aves en la provisión de servicios ecosistémicos derivados de la formación y el mantenimiento de los bosques (Chazdon 2008).

La abundancia de dispersores influyó en todos los parámetros de la dispersión (Tablas 2 y 3), depositándose mayores cantidades de semillas y de forma más homogénea en las parcelas con mayor abundancia de frugívoros, lo que sugiere que mayores abundancias de aves proporcionan una mayor estabilidad en la función de dispersión. Asimismo, abundancias altas de aves dispersoras favorecieron una mayor cobertura espacial en la dispersión de semillas, depositándolas incluso en microhábitats degradados. Esto puede deberse a que en aquellos lugares donde hay un mayor número de aves, independientemente de la especie, estas se reparten a lo largo del territorio, incrementando la frecuencia con que las semillas son dispersadas en el global de la parcela, pero también la probabilidad de que la dispersión de semillas se produzca en zonas abiertas de pastizal.

Los resultados (Tablas 2 y 3) muestran que conjuntos de aves dispersoras más diversos influyeron positivamente en la función de dispersión mediante la deposición de mayores densidades de semillas, favoreciendo, a su vez, una mayor cobertura espacial de la dispersión a lo largo de la parcela. Se han identificado diversos mecanismos que explican el vínculo entre la diversidad y la función ecosistémica (efectos de muestreo, complementariedad de nicho y facilitación; Loreau *et al.* 2001). La diversidad no solo incorpora la riqueza de las aves frugívoras sino también su equitatividad, siendo ésta más independiente de la abundancia que la riqueza *per se*. Esto sugiere que comunidades más diversas tienen mayor probabilidad de

incluir especies dominantes que monopolicen la función de dispersión de semillas e incrementen la magnitud del servicio (efecto de muestreo).

Asimismo, comunidades más diversas proveen un servicio de dispersión de mejor calidad debido a la complementariedad de nicho y la facilitación funcional existente entre frugívoros (véase Tylianakis *et al.* 2008). Se sabe que hay una marcada variación en la respuesta de las aves dispersoras a la heterogeneidad espacial, especialmente en el uso relativo de microhábitats abiertos y zonas de bosque (Martínez *et al.* 2008). Esta complementariedad espacial (Morales *et al.* 2013; Bueno *et al.* 2013) suele ir asociada a una complementariedad en la dieta, aves de menor tamaño como *E. rubecula* o *S. atricapilla* se alimentan en mayor medida de *Rubus* spp. mientras que, aun teniendo una dieta más o menos generalista, *T. merula*, *T. philomelos* y *T. viscivorus*, tienen mayor preferencia por los frutos de tejo, *T. iliacus* por los de acebo y *T. pilaris* por los del espino (Martínez *et al.* 2008). Comunidades de aves más diversas permiten utilizar los recursos de forma más eficiente gracias a esta complementariedad, favoreciendo la presencia de más especies de fruto carnoso en la lluvia de semillas y generando una distribución espacial de la dispersión más amplia (García y Martínez 2012).

Esta complementariedad en la dieta puede ser la causa de las diferencias observadas en los efectos de la diversidad entre el total de especies leñosas y las especies de porte arbóreo (Tablas 2 y 3), al haber una mayor preferencia de mirlos y zorzales por las especies de porte arbóreo y de petirrojos y curruacas por las especies arbustivas.

Otro mecanismo que vincula la diversidad y la función ecosistémica es la facilitación funcional, es decir, la posibilidad de que la actividad de un frugívoro facilite la frugivoría en otra especie. Se ha visto que algunas especies de mirlos y zorzales son capaces de localizar

otras aves dentro de la parcela (Saracco *et al.* 2004) proporcionando un servicio de dispersión local adicional.

Los resultados muestran una alteración en la diversidad de aves dispersoras a lo largo del gradiente de pérdida de hábitat (Tabla 1). Las parcelas con menor cobertura forestal albergaron conjuntos de aves dispersoras menos diversos, sin embargo, estos cambios en diversidad se debieron más a cambios en la equitatividad del conjunto de aves que a cambios en la riqueza, ya que ésta no varió significativamente con el gradiente de cobertura forestal. En las zonas más perturbadas y deforestadas no se observó una marcada desaparición de especies pero sí se pudo apreciar una mayor dominancia de unas especies frente a otras, especialmente *T. merula* y *E. rubecula*.

La pérdida de hábitat influyó de forma significativa y negativa en los procesos cualitativos de la dispersión de semillas, es decir, en la frecuencia de dispersión tanto global como a pastizal (Tablas 2 y 3). Proporciones mayores de cobertura forestal favorecen la dispersión de semillas al permitir que las aves se muevan con mayor libertad por el terreno. Un declive en la cobertura forestal puede suponer una barrera a la dispersión de semillas a lo largo de la parcela. Asimismo en hábitats con menor proporción de cobertura forestal la probabilidad de que las semillas dispersadas lleguen a los claros y a las zonas de pastizal disminuye notablemente. La escasez en la existencia de árboles aislados o zonas de descanso, una reducida producción de frutos o una mayor probabilidad de depredación (Wunderle 1997; Zimmerman *et al.* 2000) en estas zonas abiertas reducen la probabilidad de ser visitados por las aves frugívoras, resultando en una limitación por distancia de la dispersión desde las zonas de mayor cobertura forestal y en un mayor confinamiento de las semillas dentro del bosque.

Los resultados obtenidos por Breitbach *et al.* (2012) mostraron que cambios en la heterogeneidad de la vegetación y en la composición de la comunidad de aves no tenían efectos significativos sobre la función de dispersión de semillas de *Prunus avium* L.. En contraste, los resultados de este trabajo muestran un declive en la diversidad de aves dispersoras a lo largo de un gradiente de pérdida de hábitat, produciendo un declive en la función ecosistémica. Breitbach *et al.* (2012) aportan resultados difícilmente extrapolables a otros ecosistemas al considerar únicamente los efectos que ejercen los cambios en la diversidad de las aves dispersoras y la heterogeneidad del paisaje sobre una sola especie vegetal, mientras que los resultados expuestos en este trabajo amplían esta escala ecológica al incluir una mayor biodiversidad en el conjunto planta-frugívoro, siendo, a su vez, representativo de los bosques montanos cantábricos.

5. CONCLUSIONES

La perturbación del hábitat afecta especialmente a aquellos procesos ecosistémicos más sensibles a los cambios en la composición de la comunidad. Los resultados muestran que la dispersión de semillas a lo largo del gradiente de pérdida de cobertura forestal está muy relacionada con la biodiversidad del complejo planta-frugívoro. La abundancia de aves tuvo un efecto positivo en todos los componentes de la dispersión, aportando gran estabilidad a la función ecosistémica. Parches de hábitats más pequeños alojan comunidades de aves menos diversas y esto se ve reflejado en un declive de la función ecosistémica de la dispersión de semillas.

En relación a nuestros objetivos iniciales podemos concluir lo siguiente:

1. Se ha comprobado que el servicio de dispersión de semillas depende de las características del complejo planta-frugívoro, siendo más relevante la abundancia de las aves dispersoras que la diversidad de las mismas en la mayor parte de los componentes de dispersión. La diversidad de aves es especialmente relevante cuando se considera la dispersión de semillas de la comunidad global de plantas de fruto carnoso.
2. Se aprecia una alteración funcional, en términos de dispersión de semillas y especialmente de semillas arbóreas, como respuesta a la reducción de la cobertura forestal. La pérdida de bosque conlleva un aumento en la heterogeneidad espacial de la deposición por aves, con una menor frecuencia de dispersión y mayor confinamiento de las semillas dentro del bosque.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Arce L.M., Vázquez V.M. (2012) Aves de la España atlántica. Fundación HC Energía
- Balvanera P., Pfisterer A.B., Buchmann N., He J.S., Nakashizuka T., Raffaelli D., Schmid B. (2006) *Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services*. Ecology letters 9: 1146-1156.
- Bengtsson J., Angelstam P., Elmqvist T., Emanuelsson U., Folke C., Ihse M., Moberg F., Nyström M. (2003) *Reserves, resilience and dynamics landscapes*. Ambio 32: 389–396.
- Bolker B.M., Brooks M.E., Clark C.J., Geange S.W., Poulsen J.R., Stevens M.H.H., White J.S. (2009) *Generalized linear mixed models: A practical guide for ecology and evolution*. Trends in Ecology and Evolution 24: 127–135.
- Breitbach N., Laube I., Steffan-Dewenter I., Böhning-Gaese K. (2010) *Bird diversity and seed dispersal along a human land-use gradient: high seed removal in structurally simple farmland*. Oecologia 162: 965–976.
- Breitbach N., Tillmann S., Schleuning M., Gruenewald C., Laube I., Steffan-Dewenter I., Boehning-Gaese K. (2012) *Influence of habitat complexity and landscape configuration on pollination and seed-dispersal interactions of wild cherry trees*. Oecologia 168: 425–437.
- Bueno R.S., Guevara R., Ribeiro M.C., Culot L., Bufalo F.S., Galetti M. (2013) *Functional Redundancy and Complementarities of Seed Dispersal by the Last Neotropical Megafrugivores*. PLoS ONE 8: e56252.
- Carlo T.A., Morales J.M. (2008) *Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation*. Journal of Ecology 96: 609–618.
- Cavallero L., Raffaele E., Aizen M.A. (2013) *Birds as mediators of passive restoration during early post-fire recovery*. Biological Conservation 158: 342–350.
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Díaz S. (2000) *Consequences of changing biodiversity*. Nature 405: 234–242.

- Chazdon R.L. (2008) *Beyond Deforestation: Restoring Forests and Ecosystem Services on Degraded Lands*. Science 320: 1458–1460.
- Daily G.C. (1997) *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington, DC.
- Ekstrom C.T. (2011) *The R primer*. CRC Press.
- 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.
- García D., Martínez D. (2012) *Species richness matters for the quality of ecosystem services: a test using seed dispersal by frugivorous birds*. Proceedings of the Royal Society B 279: 3106–3113.
- García D., Obeso J.R., Martínez I. (2005) *Rodent seed predation promotes differential seedling recruitment among bird-dispersed trees in temperate secondary forests*. Oecologia 144: 435–446.
- García D., Rodríguez-Cabal M.A., Amico G.C. (2009) *Seed dispersal by a frugivorous marsupial shapes the spatial scale of a mistletoe population*. Journal of Ecology 97: 217–229.
- García D., Zamora R., Amico G.C. (2010) *Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes*. Conservation Biology 24: 1070–1079.
- Herrera J.M., García D. (2010) *Effects of forest fragmentation on dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees*. Conservation Biology 24: 1089–1098.
- Hooper D.U., Chapin III F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A. (2005) *Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge*. Ecological Monographs 75: 3–35.
- Howe H.F., Miriti M.N. (2004) *When seed dispersal matters*. BioScience 54: 651–660.
- Howe H.F., Smallwood J. (1982) *Ecology of seed dispersal*. Annual Review of Ecology Systematics 13: 201–228.

- Jordano P. (1995) *Frugivore-Mediated Selection on Fruit and Seed Size: Birds and St. Lucie's Cherry, Prunus Mahaleb*. *Ecology* 76: 2627–2639.
- Jordano P. (2000) Fruits and frugivory. *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. In: Fenner M. (ed.) 2nd Edition. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK. 125–166.
- Kremen C. (2005) *Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology?* *Ecology Letters* 8: 468–479.
- Kremen C., Williams N.M., Aizen M.A., Gemmill-Herren B., LeBuhn G., Minckley R., Packer L., Potts S.G., Roulston T., Steffan-Dewenter I. (2007) *Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change*. *Ecology Letters* 10: 299–314.
- Lindenmayer D.B., Fischer J. (2006) *Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis*. Island Press.
- Loreau M. (2010) *Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 49–60.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D.A. (2001) *Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges*. *Science* 294: 804–808.
- Lundberg J., Moberg F. (2003) *Mobile link organism and ecosystem functioning—implications for ecosystem resilience and management*. *Ecosystems* 6: 87–98.
- Martínez I., García D., Obeso, J.R. (2008) *Differential seed dispersal patterns generated by a common assemblage of vertebrate frugivores in three fleshy-fruited trees*. *Écoscience* 15: 189–199.
- Morales J.M., García D., Martínez D., Rodríguez-Pérez J., Herrera J.M. (2013) *Frugivore Behavioural Details Matter for Seed Dispersal: A Multi-Species Model for Cantabrian Thrushes and Trees*. *PLoS ONE* 8: e65216.

- Nathan R., Muller-Landau H.C. (2000) *Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment*. Trends in ecology & evolution 15: 278-285.
- Pejchar L., Pringle R., Ranganathan J., Zook J., Duran G., Daily G.C. (2008) *Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape in southern Costa Rica*. Biological Conservation 141: 536–544.
- R Core Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL <http://www.R-project.org/>
- Reiss J., Bridle J.R., Montoya J.M., Woodward G. (2009) *Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research*. Trends in Ecology & Evolution 24: 505–514.
- 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: 235–245.
- Schleuning M., Farwig N., Peters M.K., Bergsdorf T., Bleher B., Brandl R., Dalitz H., Fischer G., Freund W., Gikungu M.W., Hagen M., Garcia F.H., Kagezi G.H., Kaib M., Kraemer M., Lung T., Naumann C.M., Schaab G., Templin M., Uster D., Wägele J.W., Böhning-Gaese K. (2011) *Forest fragmentation and selective logging have inconsistent effects on multiple animal-mediated ecosystem processes in a tropical forest*. PLoS ONE 6: e27785.
- Sekercioglu C.H. (2006) *Increasing awareness of avian ecological function*. Trends in Ecology and Evolution 21: 464–471.
- Stiles F.G. (1985) *On the role of birds in the dynamics of Neotropical forests*. In: Diamond A.W., Lovejoy T.E. (Eds.) *Conservation of Tropical Forest Birds*. International Council for Bird Preservation Cambridge 49–59.
- Tscharntke T., Tylianakis J.M., Rand T.A., Didham R.K., Fahrig L., Batáry P., Bengtsson J., Clough Y., Crist T.O., Dormann C.F., Ewers R.M., Fründ J., Holt R.D., Holzschuh A., Klein A.M., Kleijn D., Kremen C., Landis D.A., Laurance W., Lindenmayer D., Scherber C., Sodhi N., Steffan-Dewenter I., Thies C., van der Putten W.H., Westphal C. (2012) *Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses*. Biological Reviews 87: 661–685.

- Tylianakis J.M., Rand T.A., Kahmen A., Klein A.M., Buchmann N., Perner J., Tscharntke T. (2008) *Resource heterogeneity moderates the biodiversity–function relationship in real-world ecosystems*. PLoS Biology 6: 947–956.
- Wunderle J.M. (1997) *The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands*. Forest Ecology and Management 99: 223–235.
- Zimmerman J.K., Pascarella J.B., Aide T.M. (2000) *Barriers to Forest Regeneration in an Abandoned Pasture in Puerto Rico*. Restoration Ecology 8: 350–360.
- Zuur A., Ieno E.N., Walker N., Saveliev A.A., Smith G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.