



UNIVERSIDAD DEL ROSARIO

Variación de dieta de *Steatornis Caripensis* a diferentes altitudes en el departamento de Santander (Colombia)

ESTUDIANTE

Gabriela Ortiz Mancera

DIRECTORA

Adriana A. Maldonado-Chaparro

Departamento de Biología
Facultad de Ciencias Naturales
Universidad Del Rosario
2023

ABSTRACT

The present study focuses on how resource variability in forests affects species diet, using the guacharo as a model to explore differences between colonies located at different altitudinal levels. The oilbird (*Steatornis caripensis*) is a nocturnal frugivorous bird that inhabits neotropical forests and plays a key role as a seed disperser due to its high mobility capacity. Here, I investigated how the diet of the oilbirds varies among colonies located at two different altitudes. To answer this question, I studied the diet in three colonies in the department of Santander: two in El Peñón (2600 m.a.s.l.) and one in Bolívar (1600 m.a.s.l.). I placed six seed traps on the floor of each cave and collected seeds every two weeks from March to May 2023. I found that the diet of oilbirds in this region of Colombia consists of 29 seed species: 14 were identified to species level, 4 to genus level and the rest remained as morphotypes. The colonies in the different caves showed differences in diets. Las Palmas cave, located at the highest altitude, showed the highest seed species richness, and Berlin cave, located at the lowest altitude, showed the highest number of certain seeds species compared to the other caves. This study provides information on the diet of the oilbird and its variation among colonies located at different altitudes.

RESUMEN

El presente estudio se enfoca en cómo la variabilidad de recursos en bosques afecta la dieta de especies, utilizando al guácharo como modelo para explorar diferencias entre colonias ubicadas en niveles altitudinales diferentes. El guácharo (*Steatornis caripensis*) es un ave frugívora nocturna que habita en los bosques neotropicales y juega un papel clave como dispersor de semillas debido a su gran capacidad de movilidad. Aquí investigué cómo varía la dieta de los guácharos entre colonias situadas a dos altitudes. Estudié la dieta en tres colonias ubicadas en el departamento de Santander: dos en El Peñón (2600 msnm) y una en Bolívar (1600 msnm). Coloqué seis trampas de semillas en el suelo de cada cueva y recolecté semillas cada dos semanas, de marzo a mayo de 2023. Encontré que la dieta de los guácharos en esta región de Colombia está conformada por 29 especies de semillas: 14 fueron identificadas a nivel de especie, 4 a nivel de género y el resto quedaron como morfotipos. Las colonias de las diferentes cuevas mostraron diferencias en las dietas. La cueva de Las Palmas, situada a mayor altitud,

mostró la mayor riqueza de especies de semillas, y la cueva de Berlín, situada a menor altitud, mostró la mayor cantidad de ciertas especies de semillas en comparación con las otras cuevas. Este estudio aporta información sobre la dieta de los guácharos y su variación entre colonias situadas a distintas altitudes.

KEYWORDS

Frugivores, Oilbirds, Seed dispersal, diversity.

PALABRAS CLAVE

Frugívoros, Guácharos, dispersión de semilla, diversidad.

1. INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de recursos en un bosque tropical varía en el tiempo y el espacio, (Janzen, 1983; Terborgh & Winter, 1983) debido a la heterogeneidad del paisaje, la cual puede afectar el comportamiento de las especies que dependen de estos recursos (Gutiérrez, 1998). Por ejemplo, como respuesta a cambios temporales en la disponibilidad de recursos, los animales pueden, migrar a áreas con mayor disponibilidad de alimento o cambiar su patrón de forrajeo (Boyle, 2006). Esto indica que la dieta de una especie puede reflejar los cambios en la disponibilidad de alimento (Janzen, 1983; Terborgh & Winter, 1983). En una escala más local, la heterogeneidad espacial propone otros retos dados por diferencias en composición y estructura de los bosques, que resultan en diferencias locales en la disponibilidad de recursos (Marcelo et al., 2007). En este caso, podría esperarse que entre poblaciones de una misma especie haya diferencias en la dieta de acuerdo con la disponibilidad de recursos del hábitat. En especies como *Microsciurus mimulus*, que tienen baja dispersión, estas diferencias en dieta son claras (Rojas-Robles et al., 2012). Sin embargo, en especies con mayor capacidad de dispersión, existe la posibilidad de que poblaciones que viven en hábitats diferentes puedan hacer uso del mismo recurso y sus dietas se sobrelapen. Estas potenciales diferencias o similitudes en la dieta de poblaciones de una misma especie no han sido previamente estudiadas.

Para resolver esta pregunta utilicé el guácharo, como sistema de estudio. El guácharo es un ave nocturna que tiene una amplia distribución en el trópico a lo largo de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y norte de Chile (Gutiérrez, 1994). Sus poblaciones se distribuyen desde los 650 hasta los 2840 msnm (Miranda et al., 2018), ocupando hábitats de bosques de baja y alta montaña. Estas diferencias en hábitats suponen diferencias en la disponibilidad de alimento entre las diferentes poblaciones. Los guácharos son estrictamente frugívoros, y se alimentan principalmente de los frutos de palmas y arboles (Rojas-Lizarazo, 2016; Snow, 1962; Stevenson et al., 2018). Estudios previos indican que su dieta varía estacionalmente, de tal forma que hay un mayor consumo de semillas durante la época reproductiva entre abril y junio y un menor consumo en la época no reproductiva en los meses de agosto a octubre (Rojas-Lizarazo, 2016; Snow, 1962). Sin embargo, dada la extensa distribución de las colonias a lo largo del gradiente altitudinal de la cordillera Andina, no es claro si como resultado de la heterogeneidad espacial de los recursos, las colonias ubicadas en diferentes ecosistemas exhiben diferencias en la

composición de su dieta, o si, por el contrario, dada la alta capacidad de movimiento de esta especie (Jordano & Schupp, 2000), las poblaciones tienen sitios similares de forrajeo. Por lo tanto, en este estudio me propongo caracterizar la dieta de tres colonias de guácharos ubicadas en alta y baja montaña y determinar si existen diferencias en las dietas de estas tres colonias. Entender la variación en la dieta dentro y entre poblaciones es importante porque a partir de esta información se comprende la relación que hay entre animales dispersores y plantas, y cómo esta relación mantiene la conectividad entre parches de bosque y su composición.

2. MÉTODOS Y MATERIALES (MATERIALS AND METHODS)

2.1 Sistema y área de estudio

El guácharo, *Steatornis caripensis*, (Rojas-Lizarazo, 2016) es un ave colonial, nocturna que vive en cuevas y cañones (Martin et al., 2004; Shahuano Tello et al., 2008). Se distribuye en bosques tropicales de Colombia, Venezuela, Perú, Bolivia, Ecuador, Trinidad y Guyana (Martin et al., 2004). Es un ave frugívora que tiene una dieta conformada principalmente de frutos de palmas (Snow 1962). Los guácharos son considerados importantes dispersores de larga distancia de semillas de gran tamaño (Stevenson et al., 2021) y pueden tragar y separar por completo los pericarpios de los frutos de semillas de más de 2 cm de ancho (Van Roosmalen, 1985). En consecuencia, los guácharos tienen un rol importante como dispersores de semillas grandes en el neotrópico.

Este estudio se realizó en tres cuevas ubicadas en el departamento de Santander (Colombia) (Figura 1). La cueva de Carracos se encuentra a 2342 m.s.n.m. y Palmas se encuentran a 2288 m.s.n.m. en el municipio de El Peñón y están clasificadas en la zona de vida de bosque húmedo montano bajo (bh-MB), mientras que la cueva de Berlín se encuentra a 1572 m.s.n.m. en el municipio de Bolívar y está clasificada en la zona de vida de bosque húmedo premontano (bh-P) (Holdridge & Grenker, 1971).

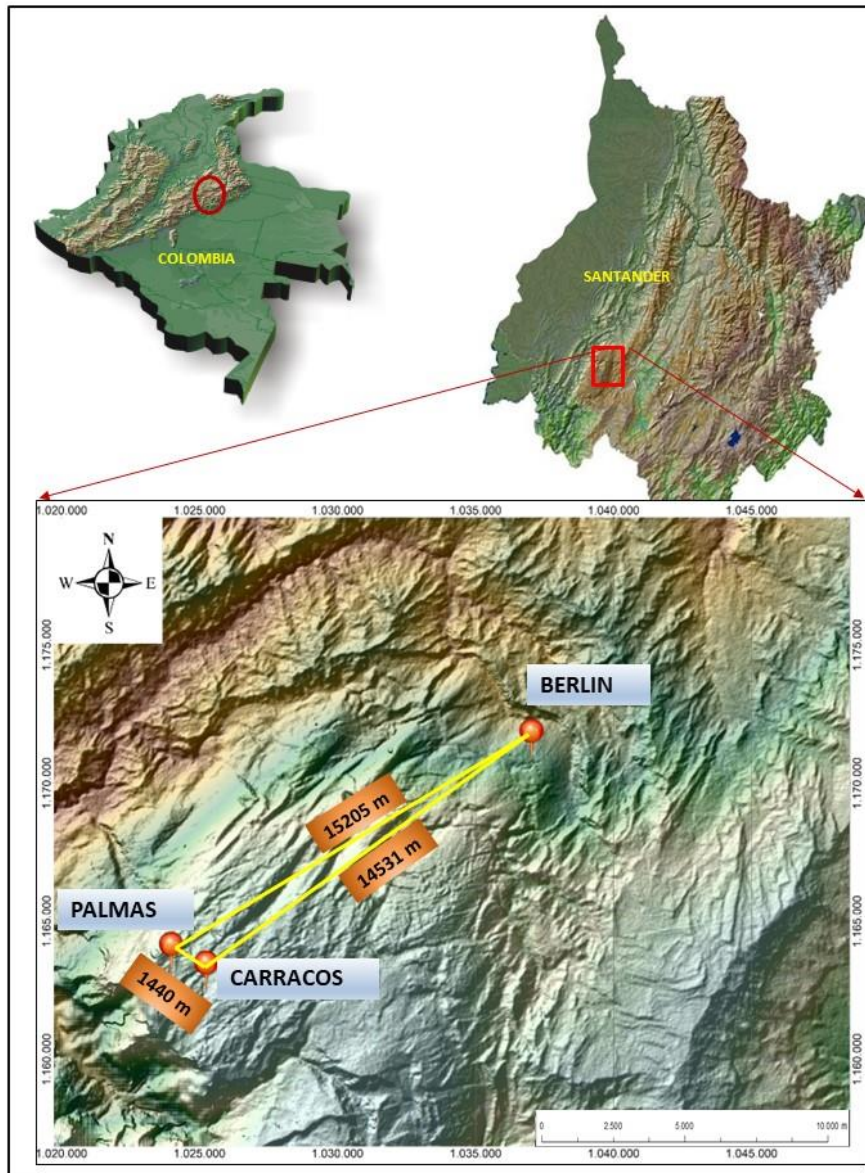


Figura 1. Ubicación y distancia entre las cuevas objeto de estudio en los municipios de Bolívar y El Peñón en el departamento de Santander. La cueva Berlín ubicada en baja montaña en el municipio de Bolívar y las cuevas Carracos y Las Palmas ubicadas en alta montaña en el municipio de El Peñón.

Para evaluar la dieta de *S. caripensis*, instalé trampas de semillas de suelo (Izhaki & Walton 1991). Esta trampa consistió en un cuadrante de 1 m x 1 m (área de recolección de 1m²) delimitado en campo con dos estacas ubicadas en las esquinas de diagonal y una lámina de plástico reciclado ubicada en uno de los lados (Figura 2). Esta estructura me permitió reducir el disturbio que las trampas pueden causar en el ambiente. Las trampas fueron ubicadas

ortogonal la pared de la cueva, bajo los nidos, para maximizar el número de semillas colectadas. En cada cueva, excepto Carracos, se instalaron seis trampas de suelo con una distancia entre trampas de no menos de 5 m entre ellas, siguiendo la metodología propuesta por Stevenson et al. (2018). En la cueva Carracos por cuestiones logísticas solo instalé cinco trampas. Aunque las trampas de suelo presentan algunas desventajas como la depredación de semillas por frugívoros y depredadores, o pérdida por viento y agua (Neff et al., 2005; Vargas, 2005), escogí este tipo de trampa por su viabilidad logística en cuanto a transporte y baja visibilidad. Además, dado que el muestreo es dentro de la cueva, la pérdida de semillas por depredación y viento se espera que sea menor.

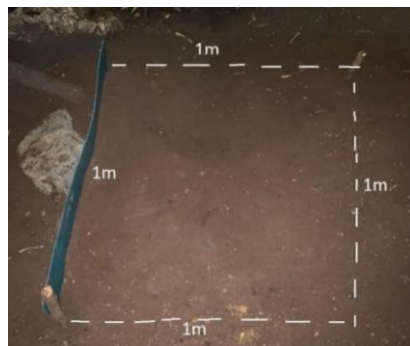


Figura 2. Ejemplo de trampa de suelo colocada en una de las cuevas. La foto muestra la lámina de plástico verde en el lado izquierdo, una de las estacas en la esquina inferior izquierda y la otra estaca en la esquina superior derecha. Las líneas punteadas son una línea imaginaria que indican la longitud de cada lado de la trampa (1 metro).

Las trampas se revisaron cada quince días, durante la época de reproducción, en los meses de marzo, abril y mayo del 2023. Durante la revisión usé un cuadrante de PVC de 1 m x 1 m, el cual sobrepuse en el área marcada por las estacas para así poder identificar sobre el suelo el área de 1 m². Colecté todas las semillas encontradas dentro de la trampa, y posteriormente removí cualquier otro material de tal forma que el área quedara limpia y lista para recibir nuevamente semillas (Figura 3). En el campo, las semillas fueron lavadas con hipoclorito al 0.01%, empacadas en bolsas de malla con sílica gel y trasladadas al laboratorio en Bogotá para su revisión posterior.



Figura 3. Colecta de las semillas. En la foto se muestra la ubicación del cuadrante de PVC sobre el área de la trampa demarcada con dos estacas. Los investigadores están limpiando el área después de realizar la colecta de todas las semillas.

2.3 Procesamiento de semillas.

Una vez en el laboratorio, las semillas fueron secadas, descritas, separadas por morfotipo y almacenadas en bolsas herméticas (Anexo 1). Usé una semilla de cada morfotipo para crear un registro fotográfico de la colecta. Una vez el material fue registrado, se pesaron las semillas y se secaron en horno BINDER BD56 a una temperatura de 50 - 70 °C hasta peso constante. Posterior al secado, pesé nuevamente las semillas para obtener el peso final. La descripción de las semillas consistió en registrar la fecha de su colecta, municipio, nombre de la cueva, código de la trampa de la cueva, color de las semillas, textura de las semillas, longitud de las semillas, cantidad de semillas, peso fresco y peso seco.

2.4 Identificación de semillas

Para la identificación de semillas utilicé fichas taxonómicas (Cornejo & Janovec, 2010; Henderson et al., 1995; Mancipé et al., 2018; Rojas-Lizarazo, 2016; Stevenson et al., 2018) y, el catálogo de plantas de Colombia de la Universidad Nacional de Colombia (Bernal & Celis, 2016), los cuales tienen en cuenta las características morfológicas como el color, tamaño, forma, presencia de cicatrices, y quillas, entre otras. Adicionalmente, para corroborar las identificaciones, visité la carpoteca del Herbario Nacional. En los casos que fue posible, la identificación se realizó a nivel de especie o género.

2.5 Análisis

En primera instancia construí una curva de acumulación de semillas para cada cueva, con el fin de evaluar si el esfuerzo de muestreo fue suficiente. Para evaluar la dieta de los guácharos evalué los índices de diversidad y riqueza, de sobreposición de dietas y de importancia de semillas:

2.5.1 Diversidad de la dieta

Con el fin de comparar la diversidad de semillas entre las diferentes cuevas, estimé los índices de Riqueza, de Shannon, de Simpson y de Igualdad usando el paquete vegan versión 2.6-4 en R (Oksanen & Simpson, 2008). La **riqueza** se define como número de especies colectadas en la zona de estudio (Pla, 2006). El **índice de Shannon (H)** varía entre 0.5 y 5, mide la uniformidad de la diversidad de una especie en una población (Somarriba, 1999) y está definido por:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$$

donde S es el número de especies, p_i corresponde a la proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos (abundancia relativa de la especie i definido como n_i/N), n_i es el número de individuos de la especie i y N es el número de todos los individuos de todas las especies (Oksanen & Simpson, 2008).

El **índice de Simpson (D)** mide la diversidad de una comunidad. Sus valores varían entre 0 y 1 y está definido por:

$$D = \sum p_i^2$$

Donde p_i corresponde a la proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos (Oksanen & Simpson, 2008). Por último, el **índice de igualdad (J)** mide la relación que tiene la diversidad observada con la diversidad esperada, sus valores varían entre 0 y 1 y está definido como:

$$J = H/H_{\max}$$

Donde H es el índice de Shannon y H_{\max} es igual al logaritmo natural de número de especies (Magurran, 1988).

2.5.2 Sobreposición de dietas

Para estimar el grado en que se sobrelapan las dietas de los guácharos entre las diferentes cuevas, calculé el **índice simplificado de Morisita-Horn (C_H)**. Este cumple la función de saber que tan alta o que tan baja es la similaridad entre dos dietas y su rango de variación va de 0 (no similitud) y 1 (similitud). Sin embargo, pueden dar valores mayores o menores a este rango lo cual puede dar lugar a falsas interpretaciones (Krebs et al., 1989). Está definido por:

$$C_H = \frac{2 \sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sum_i^n P_{ij}^2 + \sum_i^n P_{ik}^2}$$

Donde i se refiere al número de individuos, k y j a las especies, P_{ij} es la proporción de individuos de la especie j , P_{ik} es la proporción de individuos de la especie k y n es el número de individuos totales en el muestreo (Langton et al., 1990).

2.5.3 Índice de dispersión

Para evaluar qué especies de semillas fueron más importantes en la dieta de los guácharos durante los meses de marzo a mayo del 2023, estimé para cada cueva, el Índice de Importancia de Dispersión de Semillas (SDII, según Stevenson et al., 2017), a nivel de especie (incluida morfoespecie). El índice está definido por:

$$SDII = RSD + \ln RF + RD,$$

donde, RSD (densidad relativa de las semillas) corresponde al porcentaje de semillas pertenecientes a la especie i , dividido por el número total de semillas dispersadas, RF (frecuencia relativa) corresponde al porcentaje de colectas en las que se dispersaron las semillas de cada especie, transformada para dar un peso similar a cada componente y RD (Dominancia relativa) es el porcentaje de la masa seca de semillas en gramos perteneciente a la especie i , dividido por la masa total de semillas dispersadas. El índice fue calculado para el área total de trampas (5 o 6) en cada colecta y considera el número de semillas, porque cada semilla es una

potencial nueva planta. El índice considera la densidad relativa de las semillas, porque las especies de semillas más abundantes tienen una alta posibilidad de establecerse durante la dispersión. La frecuencia relativa, para determinar en qué meses y con qué frecuencia se dispersan ciertas especies de semillas.

2.5.4 Contenido lipídico

El contenido lipídico de los frutos consumidos por los guácharos se determinó a partir de datos previamente publicados (Bernal & Celis, 2016; Bosque et al., 1995; Connor et al., 1998.; Florida & Bomberger, 2004; Martin Schaefer et al., 2003; Morelos-Juárez et al., 2015; Ripperger, 2014; Rojas-Lizarazo, 2016; Rojas-Robles et al., 2012; Studds et al., 2017). Para cada especie, reporté el valor encontrado en la literatura. En caso de encontrar más de un valor de contenido lipídico de una especie, reporté el rango. En el caso de las semillas identificadas a género, promedí el valor de las especies pertenecientes a un mismo género y reporté el valor promedio y el rango.

3. RESULTADOS

En las tres cuevas, durante los tres meses de muestreo, realicé un total de 18 colectas, en las que obtuve 9225 semillas, distribuidas en un total de 29 morfotipos. De estos morfotipos logré identificar 14 a especie y 4 a género. Los 12 morfotipos restantes no pudieron ser identificados y por lo tanto fueron tratados como morfoespecies. Del total de semillas colectadas, el 38 % pertenece a la familia Aracaceae, el 14 % pertenece a las familias Lauraceae y Burseraceae, el 7% pertenece a las familias Meliceae y Myrtaceae, y el 41 % restante corresponde al grupo de especies no identificadas. La especie más representada fue la palma *Ceroxylon parvifrons* con un 32,7 % de las semillas, la segunda fue *Euterpe precatoria* con un 23,4 %, y la tercera representación estuvo ocupada por el grupo de *Bactris spp* con un 17%.

Las curvas de acumulación de especies muestran que el esfuerzo de muestreo realizado fue suficiente en las tres cuevas (Anexo 2). Aunque el esfuerzo no permitió estabilizar completamente la curva, se puede observar que la probabilidad de encontrar nuevas especies de semillas fue baja en todas las cuevas. El número de especies acumulado en la cueva de Berlín

fue de 25 (Figura A2-1), en la cueva de Las Palmas fue de 28 (Figura A2-2), y en la cueva Carracos fue de 16 (Figura A2-3). Lo que indica que la cueva con mayor riqueza de especies encontradas fue la cueva de Las Palmas.

La abundancia de semillas varió entre las diferentes cuevas. La cueva de Berlín muestra una mayor abundancia de semillas con 5140 individuos de las especies *Ceroxylon parvifrons*, *Oenocarpus batua*, *Geonoma orbignyana*, *Euterpe precatoria* y *Geonoma undata* y el género *Bactris* (Figura 4, barras horizontales color naranja). La segunda cueva con mayor abundancia es Las Palmas, con un total de 2518 individuos de especies de *Ceroxylon parvifrons*, *Oenocarpus batua*, *Geonoma orbignyana*, *Euterpe precatoria*, *Chammaedora pinnatifrons*, *Geonoma undata* y del género *Bactris* (Figura 4, barras horizontales color azul claro). Por último, en la cueva de Carracos en el municipio de El Peñón, registré una abundancia de 664 individuos pertenecientes a las especies *Ceroxylon parvifrons*, *Beilschmiedia pendula*, *Oenocarpus batua*, y de los géneros *Bactris* y *Trattinickia* (Figura 4, barras horizontales color verde).

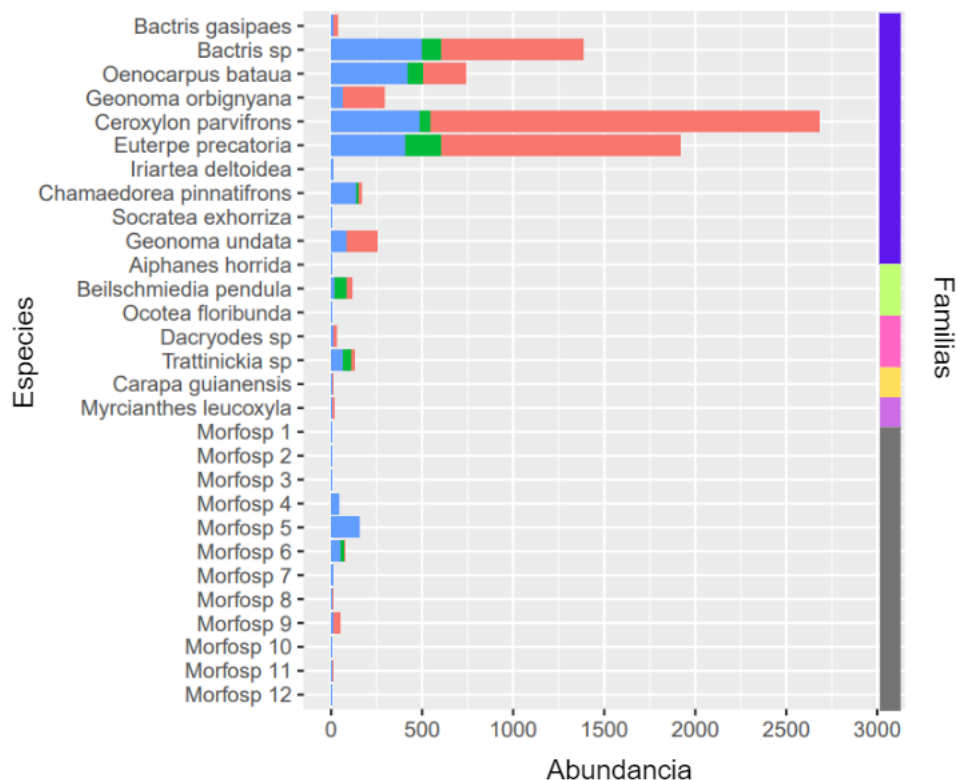


Figura 4. Número de semillas por especie colectadas en cada cueva. Los colores de las barras horizontales indican la cueva de colecta. Berlín (rojo claro), Carracos (verde oscuro) y Las Palmas (celeste); los colores de las barras verticales indican la familia a la que pertenecen las especies identificadas. Aracaceae (morado oscuro), Lauraceae (verde claro), Burseraceae (rosado), Meliceae (amarillo), Myrtaceae (morado claro) y NI (gris). Figura elaborada con ggplot2 ver 4.3.1 (Wickham, 2016) y tidyverse ver 4.3.1 (Wickham et al. 2019).

La riqueza de especies en la cueva de Berlín fue de 25 especies, en la de Las Palmas fue de 28 y en la de Carracos fue de 16, valores que indican que la cueva de Las Palmas presenta la mayor riqueza de especies de semillas (Tabla 1). Según el índice de Shannon, la cueva Las Palmas es la más diversa con un valor de 2.27, valor que indica que la uniformidad de las especies encontradas en la cueva es media (Tabla 1). Igualmente, de acuerdo con el índice de Simpson, la cueva con mayor diversidad fue Las Palmas y la de menor diversidad fue Carracos (Tabla 1). Por último, el índice de igualdad indica que la diversidad encontrada en las cuevas de Berlín y Las Palmas es más cercana a la máxima teórica, mientras que en la cueva de Carracos la diversidad es considerablemente menor a la esperada (Tabla 1).

Tabla 1. Índices de diversidad. Para cada cueva se obtuvo riqueza, índice de Shannon, índice de Simpson e índice de Igualdad.

Cueva	Altitud (msnm)	Riqueza	Shannon (H)	Simpson (D)	Igualdad (J)
Berlín	1572	25	2.02	0.83	0.72
Palmas	2288	28	2.27	0.85	0.68
Carracos	2342	16	1.67	0.74	0.51

El índice simplificado de Morisita-Horn muestra que las cuevas de Carracos y Berlín tuvieron la mayor similitud de dieta con un valor de 0.63. Por otro lado, las cuevas de Berlín y Palmas tuvieron una similitud de 0.56, y las cuevas de Palmas y Carracos, una similitud de 0.53, indicando que el solapamiento de las dietas era menor.

El SDII indica que en la cueva de Berlín las especies de mayor importancia en la dieta fueron *Ceroxylon parvifrons* (palma de vino, 103.79) y *Euterpe precatória* (palma de ramo, 92.18), mientras que la especie con menor importancia fue *Dacryodes sp* (9.55) (Anexo 3, Tabla A3-1). En el caso de la cueva de Las Palmas, el SDII indica que la especie de mayor importancia fue *Bactris sp* (82.66), y la de menor importancia fue *Myrcianthes leucoxylo* (29.35) (Anexo 3, Tabla A3-2). Por último, en la cueva de Carracos, al igual que en la cueva de Las Palmas, el SDII indica que la especie de mayor importancia fue *Bactris sp* (84.29), mientras que las de menor importancia fueron *Geonoma orbignyana* (30.32) y *Bactris gasipaes* (36.99) (Anexo 3, Tabla A3-3).

Las especies con mayor contenido lipídico registradas en la dieta de los guácharos son *Ocotea floribunda* (52.4) y *Carapa guianensis* (41.2), las cuales pertenecen a la familia Lauraceae y Meliceae, respectivamente (Tabla 2). Las especies de *Iriarteo deltoidea* y *Myrcianthes leucoxylo*, pertenecientes a las familias de Araceae y Myrtaceae, tienen contenidos lipídicos más bajos (por debajo de 1).

Tabla 2. Contenido lipídico de 16 especies de frutos identificados en la dieta de *Steatornis Caripensis*. El valor del contenido lipídico corresponde a valores en porcentaje.

Espeoie	Familia	Contenido lipídico (%)	Referencia
<i>Beilschmiedia pendula</i>	Lauraceae	25.4	(Studds et al., 2017)
<i>Ceroxylon parvifrons</i>	Areacaceae	2.4	(Rojas-Robles et al., 2012)
<i>Bactris sp</i>	Areacaceae	0.8 - 5.4	(Bernal & Celis, 2016; Rojas-Robles et al., 2012)
<i>Oenocarpus bataua</i>	Areacaceae	12.7 - 19.7	(Bosque et al., 1995; Rojas-Robles et al., 2012)
<i>Iriarteo deltoidea</i>	Areacaceae	0.43	(Morelos-Juárez et al., 2015)
<i>Bactris gasipaes</i>	Areacaceae	0.8 - 5.4	(Bernal & Celis, 2016; Rojas-Robles et al., 2012)
<i>Myrcianthes leucoxylo</i>	Myrtceae	1	(Rojas-Robles et al., 2012)
<i>Euterpe precatória</i>	Areacaceae	0.3 – 8	(Bosque et al., 1995; Rojas-Robles et al., 2012)
<i>Dacryodes sp</i>	Burseraceae	2.5	(Bosque et al., 1995)
<i>Aiphanes horrida</i>	Areacaceae	8.4 - 38.7	(Ripperger, 1998.; Siles Suárez, n.d.)
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	Areacaceae	7	(Florida & Bomberger, 2004)
<i>Trattinickia sp</i>	Burseraceae	10.73	(Martin Schaefer et al., 2003)
<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae	41.2	(Connor et al., 1998)

<i>Socratea exorrhiza</i>	Areacaceae	1.45	(Ripperger, 2014)
<i>Ocotea floribunda</i>	Lauraceae	52.4	(Bosque et al., 1995)
<i>Geonoma undata</i>	Areacaceae	1.5 - 5.5	(Bosque et al., 1995; Rojas-Robles et al., 2012)

4. DISCUSIÓN

Durante los tres meses del presente estudio colecté 9225 semillas en tres cuevas Berlín, Las Palmas y Carracos, ubicadas a diferentes altitudes, en el departamento de Santander. Mis resultados indican que, la dieta de los guácharos, en esta zona, está conformada por 29 especies y morfoespecies de semillas, pertenecientes a las familias de Lauracea, Aracacea, Burseraceae, Meliceae y Myrtaceae. Esta diversidad de semillas es comparable con la descrita en otros en otros países y en algunas regiones de Colombia (Stevenson et al. 2018; Rojas et al. 2016).

En Santander, la riqueza de semillas consumidas por los guácharos en la cueva de Berlín, en baja montaña (25 especies), es comparable con el estudio realizado por Bosque (1995) en la cueva del Guácharo en el noreste de Venezuela (1500 msnm) (25 especies) aunque menor que lo encontrado en el estudio realizado por Snow (1962) en la Estación Tropical de la Sociedad Zoológica de Nueva York en Trinidad y Tobago (10 msnm) (37 especies,) y lo reportado por Stevenson et al. (2018) (52 especies) en el Parque Nacional Cueva de los Guacharos (1935 msnm). La dieta registrada en las cuevas Las Palmas (28 especies) y Carracos (16 especies) es más diversa que la reportada en otros estudios en bosque de alta montaña como lo es el de Rojas et al. (2016) (16 especies), realizado en la Reserva Forestal Protectora de los Ríos Blanco y Negro (2900 msnm). Esta variación en la diversidad de especies puede deberse a diferencias en: 1) la ubicación geográfica de las cuevas, 2) la cobertura temporal del estudio y esfuerzo de muestreo, y 3) diferencias intrínsecas relacionadas con los requerimientos fisiológicos de los guácharos.

Las diferencias geográficas en la ubicación de las colonias, las cuales pueden traducirse en diferencias en los hábitats, pueden resultar en diferencias entre las dietas. Por ejemplo, la cueva de baja montaña (Berlín) está ubicada en bosque montano bajo, mientras que la cueva de Snow

(1962) está ubicada en bosque húmedo tropical; las cuevas de alta montaña de mi estudio están ubicadas en bosque montano bajo y la cueva de Bosque (1995) está ubicada en bosque premontano y la de Stevenson et al. (2018) en bosque montano bajo. Estas diferencias de hábitat reflejan una diferencia en la riqueza de especies en cada uno de los bosques mencionados, donde se da la particularidad de que la riqueza es más alta en las zonas cálidas y húmedas (bosque montano bajo y premontano) (Cui et al., 2021). Por ejemplo, Snow (1962) (baja montaña), reportó especies que no encontré en mi estudio tales como *Jessenia oligocarpa*, *Euterpe langloissi*, *Bactris cuesa*, *Roystonea oleracea*, *Livistona chinensis*, *Geonoma vaga*, *Beilschmiedia sulcata*, *Ocotea wachenheim*, *Ocotea caracasana*, *Cinnamomum elongatu*. Sin embargo, en mi estudio reporté especies como, *Ocotea floribunda*, *Euterpe precatória*, *Oenocarpus bataua*, *Bactris gasipaes*, *Ceroxylon parvifrons*, las cuales no fueron reportadas en el estudio de Snow. Por otro lado, en el estudio de Bosque (1995) (alta montaña), especies como *Beilschmiedia sulcata*, *Nectandra membranacea*, *Persea coerulea*, *Persea rigens* y *Geonoma densa*, no fueron reportadas en mi estudio. En contraste, especies como *Ceroxylon parvifrons*, *Bactris gasipaes*, *Oenocarpus bataua*, *Geonoma orbignyana*, *Geonoma undata*, *Socratea exorrhiza*, *Carapa guianensis* y *Myrcianthes leucoxylla*, fueron reportadas en mi estudio, pero no en el de Bosque. Las diferencias en la composición de especies entre los diferentes ecosistemas boscosos nos indica que, a pesar de la capacidad de vuelo de los guácharos, la dieta de puede variar de acuerdo a la composición de plantas presentes en el ecosistema en el que habitan.

La diferencia entre las dietas puede resultar de diferencias entre los periodos de muestreo, de tal forma que reflejan diferentes requerimientos asociados a las épocas de la historia de vida de los guácharos. Por ejemplo, este estudio fue realizado entre los meses de marzo a mayo del 2023, abarcando parte de la época reproductiva de los guácharos, mientras que Stevenson et al. (2018) y Rojas et al. (2016) cubrieron varias épocas a lo largo del año. Stevenson y colaboradores, cubrieron todas las épocas (1. Época seca: enero – abril, alta abundancia de frutos, 2. Inicio de época húmeda: mayo – agosto, decrecimiento en la disponibilidad de frutos, y 3. Final de época húmeda: baja disponibilidad de frutos). Rojas y colaboradores, al igual que este estudio, cubrieron parte de época reproductiva (abril y mayo), y además incluyeron parte de la época de cría de los polluelos (de abril a junio), y parte de la época del abandono del nido de los juveniles (de septiembre a diciembre). Cabe mencionar que en mi estudio reporté especies que no había sido mencionadas en los estudios más completos realizados en Colombia

(Stevenson et al. 2018; Rojas et al. 2016). Por ejemplo, en la cueva de Berlín (baja montaña), reporté especies como, *Ceroxylon parvifrons*, *Geonoma orbignyana* y *Chamaedorea pinnatifrons*, las cuales no fueron reportadas por Stevenson et al. (2018), y en las cuevas de Las Palmas y Carracos (alta montaña), encontré especies como *Trattinickia sp*, *Aiphanes horrida*, *Geonoma undata*, *Socratea exhorrida*, *Iriartea deltoidea* y *Carapa guianensis*, las cuales, no habían sido reportadas por Rojas et al. (2016). Estas diferencias evidencian que el periodo en el que se realizan la colectas nos permite inferir la variación de la dieta de acuerdo con los requerimientos de las diferentes etapas de historia de vida de una especie. En este caso particularmente, además nos permite identificar diferencias entre las especies de plantas consumidas por cada población. Estas diferencias podrían también, en buena medida, reflejar la alta diversidad beta de los ecosistemas de montaña en Colombia (es decir la baja similitud en la composición de plantas, incluso entre sitios cercanos) (Hurtado et al., 2021). En general, estos resultados evidencian cómo la composición de vegetación del hábitat en el que vive una población puede influenciar la dieta de una especie.

Otro factor que puede determinar las diferencias en las dietas está relacionado con diferencias intrínsecas determinadas por los requerimientos fisiológicos de los guácharos, los cuales pueden ser afectados por las condiciones climáticas. En este estudio, la cueva de baja montaña (Berlín) está ubicada en Bosque montano bajo, caracterizado por un clima templado y cálido (12°C – 21°C) con un porcentaje de humedad y probabilidad diaria precipitación de 86% y 40%, respectivamente (Salazar, 2004). Las cuevas de Snow (1962) están ubicadas en bosque de tierras bajas, la de Bosque (1995) está ubicada en bosque premontano y la Stevenson et al. (2018) en bosque montano bajo. La zona de estudio de Stevenson es más caliente (23°C - 36°) y su nivel de precipitación es menor que el de mi estudio (30%). En Colombia, las cuevas de alta montaña (Las Palmas y Carracos) de este estudio están ubicadas en zonas de clima frío (10 °C - 16 °C) con un porcentaje de humedad y probabilidad diaria de precipitación de 89% y 60%, respectivamente (Barajas & Gelvez, 2019). En comparación, la zona de estudio de Rojas et al. (2016), es más fría (5°C - 13°C), menos húmeda (47%), y la probabilidad de precipitación puede variar de 12% a 43%, siendo más baja que el de mi área de estudio. Estas diferencias climáticas entre las zonas de estudio nos indican que los guácharos pueden tener requerimientos fisiológicos diferentes determinados por las condiciones climáticas del hábitat en que viven. En este sentido, determinar la variación de la dieta nos proporciona información sobre la interacción entre los mecanismos fisiológicos y las estrategias ecológicas empleadas por las

especies en sus hábitats (Cecchetto, 2021). Por ejemplo, en esta especie una estrategia fisiológica importante es la termorregulación, la cual contribuye al mantenimiento de la temperatura corporal de los guácharos.

En general las especies de semillas más importantes en la dieta de los guacharos de acuerdo con el índice de importancia fueron *Ceroxylon parvifrons*, *Euterpe precatoria* y *Bactris sp.*, aunque registramos variaciones entre cuevas. En baja montaña (cueva de Berlín), las semillas más importantes reportadas en este estudio fueron *Ceroxylon parvifrons* y *Euterpe precatoria*, las cuales difieren de las reportadas por Stevenson et al. (2018) en el que reporta como más importante *Prestoea acuminata* (SDII = 52.84). Esta diferencia puede deberse a que Stevenson y colaboradores calcularon el índice de importancia para todo su muestreo, cubriendo así diferentes escalas temporales. En alta montaña (cuevas Carracos y Palmas), las semillas más importantes fueron *Bactris sp.*, *Beilschmiedia pendula* y *Euterpe precatoria*. Aunque estas especies también fueron reportadas por Rojas et al. (2016), no es claro si su nivel de importancia en la dieta es el mismo que en este estudio ya que Rojas y colaboradores no reportó un índice de importancia de semillas. Esta información es de gran importancia ya que al complementarla con aspectos nutricionales de las semillas nos permite inferir sobre los requerimientos energéticos de esta especie y las estrategias de forrajeo usadas para conseguirlos.

El contenido lipídico de las especies encontradas en este estudio tiene un amplio rango (0.3 – 52.4). En baja montaña el contenido lipídico reportado varía entre 0.3 % – 41.2 % y las semillas de mayor importancia que son, *Ceroxylon parvifrons* y *Euterpe precatoria*, tienen un contenido lipídico de 2.4 % y 4.1 %. En alta montaña, el contenido lipídico reportado varía entre 0.3% – 52.4% y las semillas de mayor importancia que son *Bactris sp.*, *Beilschmiedia pendula* y *Euterpe precatoria* tienen un contenido lipídico de 3.2 %, 25.4 % y 4.1 %. Muchas de estas especies de semillas poseen un bajo nivel lipídico, sin embargo, su nivel de importancia en la dieta de los guacharos es alto. Este planteamiento sugiere que los guácharos ingieren una cantidad significativa de estas semillas con bajos niveles de lípidos para mantener un óptimo nivel de energía, aprovechando su alta disponibilidad en las zonas de estudio (Bosque et al., 1995). Los lípidos desempeñan un rol importante en la dieta de los guacharos principalmente en los polluelos ya que una dieta rica en frutos de alto contenido lipídico ayuda a la producción de calor y contribuyen a la regulación de la temperatura corporal (Bosque et al., 1995; Roca, 1992).

Esta estrategia de forrajeo donde hay un alto contenido lipídico también ha sido reportada en otras especies de aves como *Vireo olivaceus*, en la que se observó que la dieta es rica en frutos grasos, los cuales son usados como reservas energéticas para la migración (Pierce & McWilliams, 2005).

El solapamiento en la dieta indica qué tan similares son las dietas entre cuevas. En mi caso, las cuevas Carracos y Berlín presentaron el valor más alto del índice de Morisita. Sin embargo, Berlín es una cueva de baja montaña mientras que Carracos es una cueva de alta montaña. Esta similitud de las dietas de los guácharos en las cuevas de Berlín y Carracos, a pesar de las diferencias ambientales de ambas cuevas, plantea interrogantes sobre los factores que impulsan las elecciones alimentarias de los guácharos. Entre las posibles explicaciones se encuentran las adaptaciones basadas en la disponibilidad de recursos alrededor de las cuevas, y su ubicación de las mismas. Esto debido a que, a pesar de ser cuevas altitudinalmente distintas, pueden encontrarse dentro del rango de distancia de vuelo de esta especie, ya que su rango máximo de vuelo puede llegar hasta 150 km en una noche (Rojas et al., 2016), sugiriendo que los guácharos pueden estar alimentando en una zona que ambas cuevas tienen en común. Por otro lado, Las Palmas es la cueva que presenta menor similitud tras compararla con las otras cuevas. La variación en la dieta de los guácharos refleja diferencias biológicas entre colonias, especialmente debido a sus distintas altitudes. Estas condiciones ambientales únicas son la principal causa de la diversidad en la alimentación de los guácharos.

En mi estudio encontré que la dieta del guácharo (*Steatornis caripensis*) puede variar de acuerdo con la altura en el que se encuentran las colonias y que la dieta además varía entre diferentes regiones del área de distribución. Esta información es importante ya que los guácharos son uno de los dispersores de semillas grandes más importantes en los bosques tropicales. Además, entender mejor su dieta puede mejorar el planteamiento de estrategias para la conservación de su hábitat. Dada la limitación temporal de mi estudio, investigaciones futuras deberían considerar colectas de mayor duración con el fin de tener mejor conocimiento de la variación de la dieta del guácharo a lo largo de las diferentes épocas del año. Finalmente, aunque los estudios tradicionales con colecta de semillas son muy valiosos, es importante mencionar que con metodologías como el metabarcoding-ADN se puede lograr una identificación más precisa de las especies de semillas que conforman la dieta de estas aves. Adicionaría que habría que

caracterizar la vegetación alrededor de las cuevas porque esta puede variar considerablemente sobre distancias cortas.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi profesora y directora Adriana Maldonado Chaparro quien me acompañó en todo mi proceso para la elaboración de este trabajo, desde consejos hasta extensas correcciones para lograr los mejores resultados. A Silvestre Hernández, asistente de investigación en campo por su guianza y ayuda en la colecta de muestras en Santander, y a Gabriela Peña, asistente de investigación, por estar pendiente de mis avances y de mis inquietudes durante mi trabajo.

Por último, quiero agradecerle al Grupo Asociado Max Planck Behavioral Ecology and Conservation y a Juan Pablo Ortiz González, mi padre, por financiar los recursos necesarios para el desarrollo de este proyecto.

REFERENCIAS

- Barajas, D., & Gelvez, J. (2019). Geoespeleología y Geoturismo en Cavernas de El Peñón (Santander): Conocimiento y alternativas para la Geoconservación de Sistemas Kársticos. Universidad Industrial de Santander.
- Bernal, R., & Celis, M. (2016). Catálogo de plantas y líquenes de Colombia (R. Bernal, R. Gradstein, & M. Celis, Eds.; Vol. 1). Universidad Nacional de Colombia. <https://www.researchgate.net/publication/328415051>
- Bosque, C., Ramírez, R., & Rodríguez, D. (1995). The diet of the oilbird in Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 67–80.
- Boyle, A. (2006). Why do Birds Migrate? The Role of Food, Habitat, Predation, and Competition Item Type text; Electronic Dissertation [University of Arizona]. <http://hdl.handle.net/10150/195068>
- Cardona Pérez, L. M. (2017). Dieta y dispersión de semillas por guácharos (*Steatornis caripensis*) en el PNN Cueva de los Guácharos (Huila, Colombia).

- Cecchetto, N. (2021). ¿Cómo sobreviven los lagartos de Patagonia al frío extremo? El caso de *Liolaemus pictus* y *Liolaemus lineomaculatus*. *Universidad Nacional Del Comahue Centro Regional Universitario Bariloche*, 1–138.
- Connor, K. F., Kossmann, I. D., Bonner, F. T., & Vozzo, J. A. (1998). Effects of Desiccation on the Recalcitrant Seeds of *Carapa guianensis* Aubl. and *Carapa procera* DC.
- Cornejo, F., & Janovec, J. (2010). *Seeds of Amazonian Plants* (Course Book, Vol. 66). Princeton University Press.
- Cui, J., Yang, H., Huntingford, C., Kooperman, G. J., Lian, X., He, M., & Piao, S. (2021). Vegetation Response to Rising CO₂ Amplifies Contrasts in Water Resources Between Global Wet and Dry Land Areas. *Geophysical Research Letters*, 48(14). <https://doi.org/10.1029/2021GL094293>
- Florida, S., & Bomberger, L. (2004). Fruit species preference in mountain robins (*Turdus plebejus*). https://digitalcommons.usf.edu/tropical_ecology/393
- Gutiérrez, G. (1998). Estrategias de Forrajeo. In *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento* (pp. 359–381). Librería nueva.
- Gutierrez, P. C. (1994). Mitochondrial-DNA polymorphism in the oilbird (*Steatornis caripensis*) in Venezuela. *The Auk*, 111(3), 573–578.
- Henderson, A., Galeano, G., & Bernal, R. (1995). *Field guide to the palms of the America*. Princeton University Press.
- Holdridge, L. R., & Grenker, W. (1971). Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon press.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 201-228.
- Hurtado-M, A. B., Echeverry-Galvis, M. Á., Salgado-Negret, B., Muñoz, J. C., Posada, J. M., & Norden, N. (2021). Little trace of floristic homogenization in peri-urban Andean secondary forests despite high anthropogenic transformation. *Journal of Ecology*, 109(3), 1468-1478.
- Janzen, D. H. (1983). Seasonal Change in Abundance of Large Nocturnal Dung Beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican Deciduous Forest and Adjacent Horse Pasture. *Oikos*, 41(2), 274–283.
- Jordano, P., & Schupp, E. W. (2000). Seed disperser effectiveness: The quantity component and patterns of seed rains for prunus Mahaleb. *SCHUPP Ecological Monographs*, 70(4), 591–615.
- Krebs, J. R., Sherry, D. F., Healy, S. D., Perry, V. H., & Vaccarino, A. L. (1989). Hippocampal specialization of food-storing birds (passerines/memory). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 86, 1388–1392. <https://www.pnas.org>
- Langton, R., Langton, E., Theroux, R., & Uzmann, J. (1990). Distribution, behavior and abundance of sea pens, *Pennatula aculeata*, in the Gulf of Maine. *Marine Biology* 107, 463–469.
- Magurran, A. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement* (1st ed., Vol. 1). Springer Dordrecht.
- Mancipe, C., Calderon, M., & Pérez, L. (2018). Evaluación de viabilidad de semillas de 17 especies tropicales altoandinas por la prueba de germinación y la prueba de tetrazolio. *CONSERVACIÓN Revistas Unal, Conservación*, 366–382.
- Marcelo, D., Bank, W., Armenteras, D., & Rodríguez, N. (2007). Biodiversidad y actividad humana: relaciones en ecosistemas de bosque subandino en Colombia (C. Villa, Ed.). Instituto de

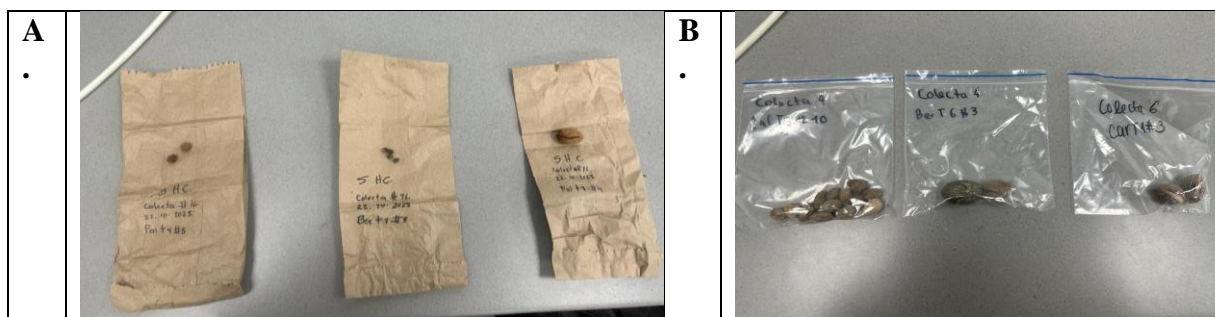
Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
<https://www.researchgate.net/publication/236173725>

- Martin, G., Rojas, L. M., Ramírez, Y., & McNeil, R. (2004). The eyes of oilbirds (*Steatornis caripensis*): Pushing at the limits of sensitivity. *Naturwissenschaften*, *91*(1), 26–29. <https://doi.org/10.1007/s00114-003-0495-3>
- Martin Schaefer, H., Schmidt, V., Winkler Schaefer, H., Schaefer, H. M., & Winkler, H. (2003). Testing the defence trade-off hypothesis: how contents of nutrients and secondary compounds affect fruit removal.
- Miranda, R., Tobes, I., Gaspar, S., & Peláez-Rodríguez, M. (2018). Patterns in the Distribution of Fish Assemblages and Their Association with Habitat Variables in the Suaza River on Its Way through the Cueva de los Guácharos National Park, Colombia. *Ecoscience*, *25*(1), 85–95. <https://doi.org/10.1080/11956860.2017.1419447>
- Morelos-Juárez, C., Tapia, A., Conde, G., & Peck, M. (2015). Diet of the critically endangered brown-headed spider monkey (*Ateles fusciceps fusciceps*) in the Ecuadorian Chocó: Conflict between primates and loggers over fruiting tree species Diet of the critically endangered. *PeerJ Preprints*, 1–17. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.1574v1>
- Neff, K. P., Baldwin, A. H., & Geological Survey, U. S. (2005). Seed dispersal into wetlands: techniques and results for a restorted tidal freshwater marsh. *WETLANDS*, *25*(2), 392–404.
- Oksanen, J., & Simpson, G. L. (2008). The vegan Package. 1–191. <http://cran.r-project.org/>,
- Pierce, B. J., & McWilliams, S. R. (2005). Seasonal changes in composition of lipid stores in migratory birds: Causes and consequences. *The Cooper Ornithological Society*, 269–279. <https://academic.oup.com/condor/article/107/2/269/5563545>
- Pla, L. (2006). Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *Interciencia*, *31*(8).
- Ripperger, S. (2014). Fruit characteristics associated with fruit preferences in frugivorous bats and saddle-back tamarins in Perú. <https://www.researchgate.net/publication/288660951>
- Roca, R. (1992). Ecology of Oilbirds in Venezuela: Implications for Protected Areas. *THE NATURE CONSERVANCY - U.S.*, *9*, 51–60.
- Rojas-Lizarazo, G. (2016). Dieta y reproducción en una colonia de guácharos (*Steatornis caripensis*) de alta montaña en Colombia. *Ornitología Colombiana*, *15*, 53–69. <http://asociacioncolombianadeornitologia.org/>
- Rojas-Robles, R., Stiles, F. G., & Yaneth Muñoz-Saba, &. (2012). Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus bataua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN, 60*(4), 1445–1461.
- Salazar, H. (2004). Aproximación de una tarifa de entrada al monumento natural Alejandro Humboldt, Cueva del Guácharo, Venezuela. *Universidad de Los Andes*, 1–42.
- Shahuano Tello, N., Stojan-Dolar, M., & Heymann, E. W. (2008). A sight and video record of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Peruvian lowland Amazonia. *Journal of Ornithology*, *149*(2), 267–269. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0266-6>
- Siles Suárez, L. (n.d.). Biosíntesi, distribució, acumulació i funció de la vitamina E en llavors: mecanismes de control.

- Snow, D. W. (1962). The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I. Part 2. Population, breeding ecology and food. *Zoologica: Scientific Contributions of the New York Zoological Society.*, 47(16), 199–221. <https://doi.org/10.5962/p.203332>
- Somarriba, E. (1999). Diversidad Shannnon. In *Agroforestería en las Américas: Vol. 6 N23* (pp. 72–74).
- Stevenson, P. R., Cardona, L., Cárdenas, S., & Link, A. (2021). Oilbirds disperse large seeds at longer distance than extinct megafauna. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-79280-4>
- Stevenson, P. R., Cardona, L., Carolina Acosta-Rojas, D., & Francisco Henao-Díaz, L. (2018). Dieta f oilbirds (*Steatornis caripensis*) in Cueva de los Guácharos National Park (Colombia): Temporal variation in fruit consumption, dispersal, and seed morphology. Article in *ORNITOLOGIA NEOTROPICAL. Sucesión View project Monitoring functional traits handbook: Conceptual and methodological protocols and applications View project*. <https://www.researchgate.net/publication/323596676>
- Studds, C. E., Kendall, B. E., Murray, N. J., Wilson, H. B., Rogers, D. I., Clemens, R. S., Gosbell, K., Hassell, C. J., Jessop, R., Melville, D. S., Milton, D. A., Minton, C. D. T., Possingham, H. P., Riegen, A. C., Straw, P., Woehler, E. J., & Fuller, R. A. (2017). Rapid population decline in migratory shorebirds relying on Yellow Sea tidal mudflats as stopover sites. *Nature Communications*, 8. <https://doi.org/10.1038/ncomms14895>
- Terborgh, J., & Winter, B. (1983). A Method for Siting Parks and Reserves with Special Reference to Colombia and Ecuador. *Biological Conservation*, 27, 45–58.
- Van Roosmalen, M. (1985). Fruits of the Guianan flora. Utrecht.
- Vargas, I. (2005). Efecto del diseño de trampa de frutos y semillas en su eficiencia recolectora: Un estudio caso en un bosque húmedo tropical (Estación biológica Caparú, Vaupés, Colombia). Universidad de los Andes.

ANEXOS

Anexo 1. Fotos para proceso de secado y conservación de semillas. **A.** Semillas previas al proceso de secado (se encontraban en bolsas de papel con información de fecha, cueva donde fue colectada, código de la trampa con el grupo de morfotipo) **B.** Semillas después de secarse conservadas en bolsas selladas de plástico con información de número de colecta, código de la trampa con el grupo de morfotipo).



Anexo 2. Curvas de acumulación de especies observadas en cada área de estudio.

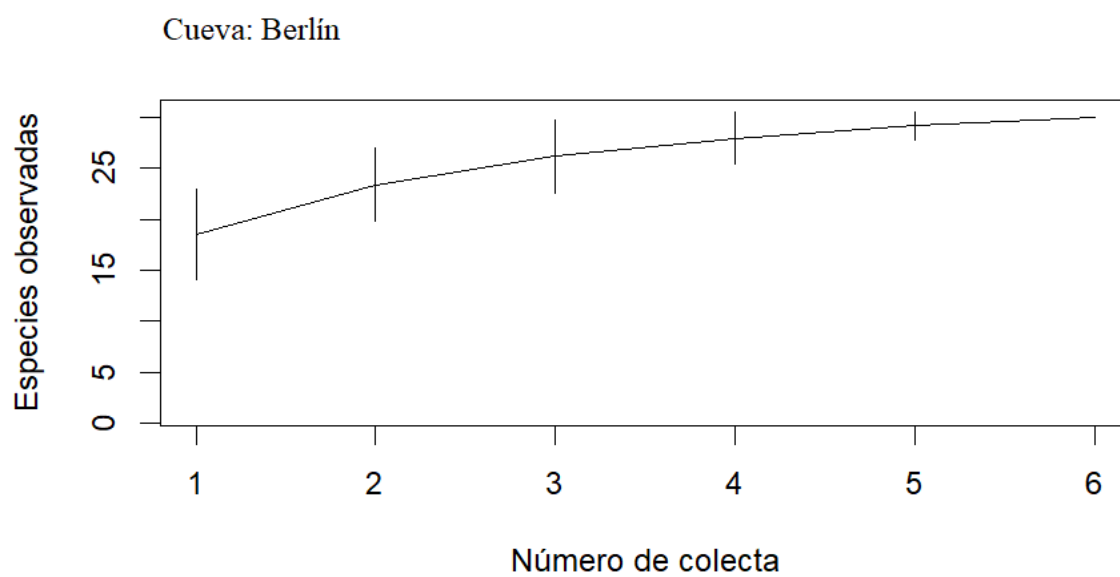


Figura A2-1. Curva de acumulación de especies para el inventario de la cueva de Berlín durante los meses de marzo, abril y mayo de 2023. Gráfica elaborada con el paquete vegan versión 2.6-4 (Oksanen et al. 2022).

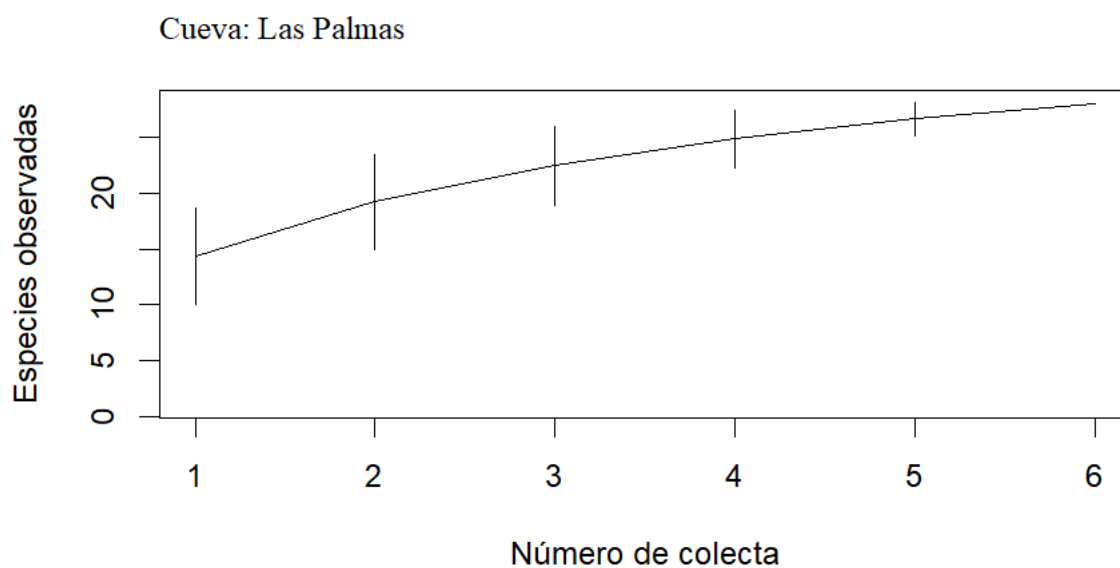


Figura A2-2. Curva de acumulación de especies para el inventario en la cueva de Las Palmas durante los meses de Marzo, Abril y Mayo de 2023, efectuados con vegan, versión 2.6-4 (Oksanen et al. 2022).

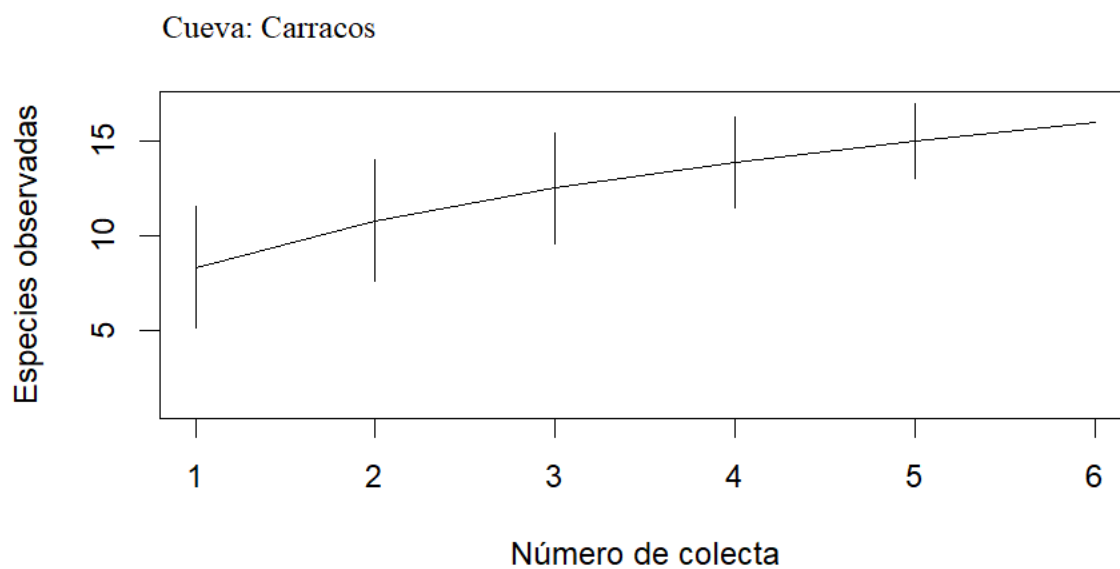


Figura A2-3. Curva de acumulación de especies para el inventario de la cueva Carracos durante los meses de marzo, Abril y Mayo de 2023, efectuados con vegan, versión 2.6-4 (Oksanen et al. 2022).

Anexo 3. Tablas de Densidad, frecuencia y dominancia relativa e índice de importancia de dispersión de semillas de las 3 cuevas estudiadas.

Tabla A3-1. Densidad, frecuencia y dominancia relativa y el índice de importancia de dispersión de semillas para las especies de plantas que hacen parte de la dieta del Guácharo (*Steatornis caripensis*) en la cueva de Berlín en el municipio de Bolívar.

Especie	Familia	Densidad relativa (%)	Frecuencia relativa (ln%)	Dominancia relativa (%)	SDII
<i>Ceroxylon parvifrons</i>	Areacaceae	42,09	4,6	57,09	103,79
<i>Euterpe precatória</i>	Areacaceae	25,94	4,6	61,63	92,18
<i>Geonoma orbignyana</i>	Areacaceae	4,49	4,6	70,78	79,88
<i>Bactris sp</i>	Areacaceae	15,43	4,6	59,51	79,55
<i>Oenocarpus bataua</i>	Areacaceae	4,59	4,6	70,12	79,32
<i>Ocotea floribunda</i>	Lauraceae	0,02	3,5	73,33	76,85
<i>Humiria sp</i>	Humiriaceae	0,19	4,6	71,23	76,03
<i>Bactris gasipaes</i>	Areacaceae	0,53	4,6	65,11	70,25
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	Areacaceae	0,31	4,1	63,21	67,73
Morfosp 6	NI	0,02	3,5	57,81	61,33
Morfosp 5	NI	0,02	3,5	56,14	59,66
<i>Iriartea deltoidea</i>	Areacaceae	0,03	4,1	55,17	59,41
<i>Beilschmiedia pendula</i>	Lauraceae	0,57	4,1	49,76	54,53
Morfosp 10	NI	0,11	4,1	49,41	53,72
Morfosp 11	NI	0,07	3,5	50	53,58
Morfosp 9	NI	0,84	3,5	46	50,35
<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae	0,11	4,1	35,71	40,03
<i>Myrcianthes leucoxylla</i>	Myrtaceae	0,21	4,1	38,54	42,95
Morfosp 8	NI	0,19	3,5	38,8	42,5
Morfosp 1	NI	0,09	4,1	37,5	41,79
Morfosp 2	NI	0,02	3,5	37,5	41,06
<i>Trattinickia sp</i>	Burseraceae	0,27	4,1	33,87	38,35
<i>Socratea exorrhiza</i>	Areacaceae	0,02	3,5	33,33	36,85
<i>Geonoma undata</i>	Areacaceae	3,35	3,5	19,82	26,67
<i>Dacryodes sp</i>	Burseraceae	0,29	4,6	4,65	9,55

Tabla A3-2. Densidad, frecuencia y dominancia relativa y el índice de importancia de dispersión de semillas para las especies de plantas que hacen parte de la dieta del Guácharo (*Steatornis caripensis*) en la cueva de Las Palmas en el municipio de El Peñón.

Especie	Familia	Densidad relativa (%)	Frecuencia relativa (ln%)	Dominancia relativa (%)	SDII
<i>Bactris sp</i>	Areacaceae	19,63	4,6	58,42	82,66
<i>Ceroxylon parvifrons</i>	Areacaceae	19,12	4,6	42,86	66,59
<i>Ocotea floribunda</i>	Lauraceae	0,11	4,1	62,85	66,48
<i>Euterpe precatoria</i>	Areacaceae	16,04	4,6	44,52	65,16
<i>Geonoma undata</i>	Areacaceae	3,35	3,5	50,8	58,36
<i>Aiphanes horrida</i>	Areacaceae	0,19	4,1	50	54,39
Morfosp 5	NI	6,16	3,5	41,63	52,39
<i>Oenocarpus bataua</i>	Areacaceae	16,39	4,6	30,3	51,8
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	Areacaceae	5,41	4,6	40,36	50,37
<i>Socratea exorrhiza</i>	Areacaceae	0,07	3,5	46,15	49,73
Morfosp 4	NI	1,61	4,1	43,58	48,71
<i>Iriartea deltoidea</i>	Areacaceae	0,27	4,1	43,75	48,22
Morfosp 12	NI	0,19	3,5	44,28	47,98
<i>Dacryodes sp</i>	Burseraceae	0,43	4,1	42,85	47,49
Morfosp 6	NI	2,05	3,5	41,23	47,49
Morfosp 7	NI	0,31	3,5	42,85	46,67
<i>Geonoma orbignyana</i>	Areacaceae	2,44	4,1	40	46,64
<i>Beilschmiedia pendula</i>	Lauraceae	0,71	4,6	41,07	46,38
<i>Humiria sp</i>	Humiriaceae	1,54	4,6	39,62	45,76
Morfosp 3	NI	0,15	4,6	40,62	45,38
Morfosp 9	NI	0,35	3,5	41,3	45,16
<i>Bactris gasipaes</i>	Areacaceae	0,27	4,1	40	44,47
<i>Trattinickia sp</i>	Burseraceae	2,44	4,6	35,38	42,43
Morfosp 11	NI	0,15	3,5	36,66	40,33
<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae	0,19	3,5	35	38,7
Morfosp 2	NI	0,03	3,5	33,3	36,87
Morfosp 10	NI	0,07	3,5	33,33	36,91
<i>Myrcianthes leucoxylla</i>	Myrtaceae	0,15	4,1	25	29,35

Tabla A3-3. Densidad, frecuencia y dominancia relativa y el índice de importancia de dispersión de semillas para las especies de plantas que hacen parte de la dieta del Guácharo (*Steatornis caripensis*) en la cueva de Carracos en el municipio de El Peñón.

Especie	Familia	Densidad relativa (%)	Frecuencia relativa (ln%)	Dominancia relativa (%)	SDII
<i>Bactris sp</i>	Areacaceae	17,18	4,6	62,5	84,29
<i>Beilschmiedia pendula</i>	Lauraceae	10,62	4,6	61,29	76,51
<i>Euterpe precatória</i>	Areacaceae	30,93	4,6	40,46	76
<i>Carapa guianensis</i>	Meliaceae	0,15	3,5	60	63,66
Morfosp 6	NI	3,43	3,5	53,19	60,13
<i>Trattinickia sp</i>	Burseraceae	8,43	4,6	46,15	59,19
<i>Ceroxylon parvifrons</i>	Areacaceae	9,53	4,6	40	54,13
<i>Myrcianthes leucoxylo</i>	Myrtaceae	0,15	3,5	50	53,66
<i>Oenocarpus bataua</i>	Areacaceae	14,53	4,6	34,24	53,38
<i>Chamaedorea pinnatifrons</i>	Areacaceae	2,5	4,1	46,51	53,21
<i>Humiria sp</i>	Humiriaceae	0,93	4,1	45,83	50,96
<i>Geonoma undata</i>	Areacaceae	0,31	3,5	41,66	45,48
<i>Dacryodes sp</i>	Burseraceae	0,62	4,1	40	44,82
Morfosp 7	NI	0,31	3,5	38,33	42,15
<i>Bactris gasipaes</i>	Areacaceae	0,15	3,5	33,3	36,99
<i>Geonoma orbignyana</i>	Areacaceae	0,15	3,5	26,66	30,32