

**Uso de hábitat por guácharos (*Steatornis caripensis*) en el sur de los Andes de Colombia, y  
su influencia en la efectividad de la dispersión de semillas**



Pontificia Universidad  
**JAVERIANA**  
Bogotá

**Sasha Cárdenas Hoyos**

**Trabajo de grado para optar por el título de Magister en  
Conservación y Uso de la Biodiversidad  
Modalidad de investigación**

**Directora: María Ángela Echeverry-Galvis**

**Co-director: Pablo R. Stevenson**

**Pontificia Universidad Javeriana  
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales  
Maestría en Conservación y Uso de la Biodiversidad**

**2019**



**Uso de hábitat por guácharos (*Steatornis caripensis*) en el sur de los Andes de Colombia, y su influencia en la efectividad de la dispersión de semillas**

**Sasha Cárdenas Hoyos**

**Trabajo de grado para optar por el título de Magister en  
Conservación y Uso de la Biodiversidad  
Modalidad de investigación**

**Directora: María Ángela Echeverry-Galvis**

**Co-director: Pablo R. Stevenson**

**Luis Miguel Renjifo-M. Ph. D.**

**Juan Carlos Benavides, Ph. D.**

**Pontificia Universidad Javeriana  
Facultad de Estudios Ambientales y Rurales  
Maestría en Conservación y Uso de la Biodiversidad  
2019**



**Nota de Advertencia: Artículo 23 de la Resolución N° 13 de Julio de 1946.**

*“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará por qué no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y por qué las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia”.*



## RESUMEN

Los patrones de movimiento de los frugívoros suelen afectar a las plantas, mediante procesos de la dispersión de semillas. El estudio de estas relaciones y los patrones comportamentales de los frugívoros son relevantes para entender como la perturbación de hábitats puede generar efectos en cascada sobre las interacciones que ocurren en los ecosistemas. En este trabajo se utilizó información del uso de hábitat de una población de guácharos (*Stearornis caripensis*) en el sur de los Andes de Colombia, para analizar la influencia que pueden tener aspectos topográficos y del paisaje, como fragmentación, porcentaje de cobertura boscosa y altitud en el uso de hábitat por esta especie. Para esto se utilizó la frecuencia de uso de distintas coberturas, a partir de 3 aves que fueron rastreadas con dispositivos de GPS, y datos de 25 parcelas de vegetación de 0.1 ha, para caracterizar los lugares más frecuentados por los guacharos. También se utilizaron sistemas de información geográfica para analizar el grado de fragmentación y de cobertura arbórea de los lugares más visitados por estas aves. Adicionalmente, se evaluó la efectividad de la dispersión utilizando información de la cantidad de semillas dispersadas, la calidad de la dispersión en términos de porcentajes de germinación, una estimación del tipo de hábitat donde son depositadas las semillas y estimativos de supervivencia de semillas y plántulas (de la literatura). Se encontró que los guácharos utilizan más los bosques densos y las elevaciones intermedias, y que visitan zonas fragmentadas o de bosques continuos. Los lugares de uso frecuente tienen una alta proporción de individuos y de área basal de las plantas más consumidas por estas aves (mayormente especies de las familias Lauraceae y Arecaceae). También, encontramos que no existe una relación entre la eficiencia de la dispersión y la altura propia de las plantas, pero sí encontramos que los guacharos son más eficientes dispersores de plantas fuera de la época reproductiva. Por último, los resultados hacen prever consecuencias negativas en conservación, que se pueden generar por el deterioro de las poblaciones de guácharos en las plantas (especialmente las de semillas grandes). Esto por el servicio único que ellos aportan al dispersar semillas a largas distancias y en distintos tipos de coberturas, incluyendo bosques densos y también lugares intervenidos y fragmentados.

## ABSTRACT

The movement patterns of frugivores usually influences plants through processes of seed dispersal. Studies of these relationships and the behavioral patterns of frugivores are important to understand how habitat disturbance can generate cascading effects on the interactions occurring in ecosystems. In this study, information on the habitat use of a population of oilbirds (*Steatornis caripensis*) in the southern Andes of Colombia was analyzed, to determine what structural and floristic factors influence habitat choice. Similarly, the influence of topographic and landscape aspects, such as fragmentation, forest cover and elevation were used to analyzed the use of habitat by this species. For this purpose, the frequency of use of different land covers by three oilbirds with GPS devices, and data from 25 vegetation plots (0.1 ha) was analyzed. In addition, GIS were used to evaluate the degree of fragmentation and forest cover in the most frequently sites used by oilbirds. Furthermore, seed dispersal effectiveness was assessed from the information on the quantity of seeds dispersed to the main cave in Cueva de Los Guacharos National Park, an estimate of the number of seeds reaching adequate habitats for establishment, germination rates of dispersed seed and estimates of seed and seedling survival (from a literature review). Oilbirds prefer to be in dense forests, avoid high altitudes and visit both continuous and fragmented forests. The most frequently used sites have a high proportion of plants known to be consumed by oilbirds (mostly species in the Lauraceae and some other in the Arecaceae and Burseraceae families). No relationship was found between seed dispersal effectiveness (SDE) and the mean elevation range of the plant species, but SDE was higher when the oilbirds were out of the nesting period. Finally, the results suggest that the degradation of oilbird populations may imply negative conservation implications on plants (especially large seeded species); because oilbird perform a unique ecological role at dispersing seeds to far places, including dense forests, as well as degraded and fragmented environments.



## INTRODUCCIÓN GENERAL

La ecología del movimiento es entendida como un paradigma que unifica la investigación con relación al movimiento de individuos, y que es relevante en una multitud de temas y escalas ecológicas (Nathan, 2006). Los animales se mueven por diferentes razones: para adquirir recursos nutricionales, para estar cerca a conspecíficos, desarrollar sus ciclos reproductivos, y evadir depredadores y competencia (Fahrig, 2007; Gillies & St. Clair, 2010). Para las plantas, la posibilidad de ocurrencia en un lugar dependerá de que sus semillas sean dispersadas, y que posteriormente logren germinar y establecerse (Valenta *et al.* 2015). Uno de los sistemas de dispersión de semillas más frecuentes en bosques tropicales, son por medio de animales, donde la endozoocoria suele ser preponderante (Correa *et al.* 2015). De esta forma, el movimiento animal tiene repercusiones no solamente para sus propias poblaciones, sino para las plantas que son dispersadas por estos agentes (Herrmann *et al.* 2016).

La deforestación además de la disminución del hábitat natural, está asociada a la generación de fragmentos de bosque, efectos de borde y cambios en la matriz (Holt *et al.* 1995; Cunningham & Johnson, 2011). Las características de estos fragmentos pueden generar modificaciones locales en variables como la disponibilidad de nutrientes y cambios en el microclima (Hobbs & Yates, 2003). Esta situación lleva a variaciones en las dinámicas de las plantas causando cambios en la composición de especies y una disminución en la diversidad (Tilman & Lehman, 2001). Cuando esto ocurre, los patrones de movimiento de animales se pueden afectar la dispersión de semillas (Howe & Smallwood, 1982). Así, la fragmentación de bosque, la conectividad entre fragmentos y tamaño de los mismos, pueden determinar el movimiento de los animales, y generar cambios en la frecuencia de uso de los ecosistemas con respecto a su disponibilidad, lo que se conoce como preferencia de hábitat (Gillies & St. Clair, 2010; Herrmann *et al.* 2016). Debido a las implicaciones que tienen los patrones de movimiento de los organismos en los procesos ecológicos, el conocimiento en esta área es sustancial para la conservación de las poblaciones y sus interacciones dentro de las comunidades de las que hacen parte (Gillies & St. Clair, 2010; Holland *et al.* 2009).

*Steatornis caripensis* (Humboldt 1817), o guácharo, es la única especie de la familia Steatornithidae, un ave frugívora nocturna que se distribuye en el norte de Suramérica (Holland *et al.* 2009). Estas aves duermen en cuevas y cañones, pero también pueden estar fuera de cuevas

durante el día (Thomas, 1999; Tello *et al.* 2008; Holland *et al.* 2009; Cardona, 2016). Se alimentan de frutos de más de 13 especies de plantas, tragando la fruta entera, digiriendo la pulpa, y luego expulsando la semilla entera en las heces o regurgitándola (Tannenbaum & Wrege 1978; Bosque *et al.* 1995; Rojas-Lizarazo, 2016; Stevenson *et al.* 2017). Se ha documentado que pueden ingerir semillas de hasta 5.4 cm de longitud y 2.5 cm de ancho (Stevenson *et al.* 2017; McAtee, 1922), un tamaño que solo los frugívoros actuales más grandes del Neotrópico pueden pasar por el tracto digestivo (Peres & Van Roosmalen, 2002; Stevenson *et al.* 2005). Por tanto, es posible que los guácharos sean los principales dispersores de semillas grandes por endozoocoria, para una amplia variedad de especies.

Estudios en Colombia y Venezuela encontraron que esta ave recorre largas distancias, llegando a volar fuera de las cuevas entre 44 km y 300 km diarios (Holland *et al.* 2009; Karubian *et al.* 2012; Cardona, 2016). Debido a las largas distancias que recorren entre las áreas de forrajeo y sus lugares de descanso, estas aves podrían constituir uno de los vectores más importantes para la dispersión de semillas a largas distancias entre fragmentos aislados (Karubian *et al.* 2012). En este sentido, el proceso de dispersión realizado por los guácharos puede ayudar a la regeneración en bosques fragmentados. Es entonces pertinente entender cuáles son los requerimientos de hábitat de esta especie fuera de sus cuevas, cuál es la disponibilidad de este en el paisaje de forma que nos aproximemos a determinar, cuál es la eficiencia en la dispersión para las plantas que consumen (ya que una buena parte de las semillas que consumen son depositadas en cuevas, donde no hay reclutamiento de plantas).

La pregunta de este trabajo de grado fue ¿Cuál es la frecuencia de uso de distintos tipos de coberturas por parte de una población de Guacharos que habita en el sur de los Andes de Colombia, y qué repercusiones tienen sus patrones de movimiento en la eficiencia de la dispersión de semillas? Para responderla se planteó el objetivo de evaluar las características de los sitios que visita una población de guácharos, a partir de información de las frecuencias de uso de diferentes lugares, y determinar si esto repercute en la eficiencia de la dispersión de semillas (con base en estudios previos de movimiento realizados en el PNN Cueva de los Guácharos). Específicamente, se buscó conocer cuáles y cómo son los hábitats visitados por los guacharos en términos de cobertura de paisaje, composición de especies y la fragmentación de bosque. Igualmente se buscó conocer los patrones de movimiento de estas aves, así como su potencial dispersor para especies focales de plantas, para aproximarnos a poder definir las, o no, como vínculos móviles en la

conservación de biodiversidad en el paisaje.

El estudio que aquí se muestra enmarca distintos aspectos de los guácharos (*S. caripensis*), y se refleja en dos artículos. En el primero se determinan cuáles factores a nivel de paisaje están asociados a la frecuencia de uso de hábitat por parte de los guácharos. Adicionalmente, busca estimar cual es el rango de hogar de algunos individuos y determinar los patrones de movimiento. Esta información tiene importantes implicaciones, pues es el primer acercamiento al rango de hogar de esta especie y sugiere que los guácharos podrían tener un papel importante en el proceso de dispersión de semillas, incluso a escalas espaciales regionales, permitiendo el flujo de genes para las poblaciones de plantas y posiblemente la regeneración de fragmentos degradados. En el segundo artículo se evalúa la eficiencia de dispersión por parte de los guácharos para especies de plantas focales, aspecto relevante para determinar si los guácharos son o no malos dispersores por llevar tantas semillas a cuevas. En este trabajo se encontró que los guácharos son dispersores importantes, y posiblemente los principales dispersores de semillas grandes entre fragmentos de bosque a escalas regionales.

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28

**Movement patterns and habitat preference of oilbirds (*Steatornis caripensis*) in Southern Andes of Colombia**

Sasha Cárdenas<sup>1,2\*</sup>  
Pablo R. Stevenson<sup>2</sup>  
María Ángela Echeverry-Galvis<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Current affiliation: Departamento de Ecología y Territorio, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Trans- versal 4 #42-00, Piso 8 Bogotá, Colombia, 110231  
<sup>2</sup>Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Carrera 1 No. 18A-10, Bogotá, Colombia.

**Abstract**

**Background:** Patterns of space use in animals are usually determined by the availability food and safe sites that are adequate to complete vital cycles. These patterns are also limited by social aspects and by the movement capacity of individuals. The objective of this study was to estimate home range areas, quantify daily travelled distances, and evaluate patterns of space use of oilbirds, and the factors that can affect them.

**Methods:** GPS devices were attached to five individuals, but information was recovered from three (two during the nesting season and one off-season), which were captured in the main cave of the Cueva de Los Guacharos National Park (Huila, Colombia). GPS Devices were set to record the location of individuals every half hour, from 18:00 h to 6:00 h between two weeks and two months. Home ranges were estimate by minimum convex polygon (MCP) method, as well as 90 and 50% kernel method. Travelled distances were estimated as the sum of the linear distances between sampling points, and patterns of habitat use were evaluated through an ecological-niche factor analysis (ENFA) including forest cover, height above sea level, and degree of fragmentation. To analyze the type of preferred areas by oilbirds 25 vegetation plots were established in frequently

\*Correspondence: sashacaho@gmail.com

29 used areas, and species richness and the proportion of consumed plants was compared with other  
30 locations within their distribution range.

31 **Results:** Home range area was estimated to be 4517 km<sup>2</sup>, which correspond possibly to a sub  
32 estimation, due to the reduced sample size. Average traveled distances per night were 55 km;  
33 however, individuals sampled during the nesting season traveled longer distances per night than  
34 the one sampled off season. Analyses on habitat use showed a clear preference for areas with a  
35 larger forest cover within their distribution range. Height above sea level was also largely  
36 associated to frequencies of habitat use, indicating a low use of areas above 3000 m, while the  
37 degree of fragmentation did not show any consistent pattern with use. Finally, vegetation plots in  
38 frequently used areas did not show higher species richness compared to the control plots, but a  
39 higher proportion of trees and basal area of species consumed by oilbirds.

40 **Conclusions:** Oilbirds have a substantial capacity of movement, being able to use landscape  
41 elements located far from each other, and indicating a clear preference for areas with forest cover  
42 and with a high representation of the plant species that they consume.

43 **Key Words:** Birds, habitat use, home range, movement ecology, daily travel distance.

44

## 45 **Background**

46 For animals with capacity of individual movement, their location in space usually depends on habitat  
47 characteristics, including a wide range of ecological factors (Nathan, 2006; Scharf et al., 2018). Among  
48 the most important are the availability of nutritional resources, adequate zones to carry out reproductive  
49 events, and places with low predation risk (Fahrig, 2007; Gillies & St. Clair, 2010). Other parameters  
50 included in the study of movement are the difficulty of trajectory, travel distance, and the probability of  
51 crossing different matrices (Andr n; 1994, Fritz et al., 2003; Frair et al., 2005). The relevance of these  
52 limiting factors is variable depending on the species (Villard et al., 1999; Johnson et al., 2002; Fritz et al.,  
53 2003), as well as on the specific movement event to be evaluated, but it can also vary within the  
54 population and even individually (e.g. depending on the physiological state of the organisms: Johnson et  
55 al., 2002). Thus, in the context of the ecology of movement, usually the landscape plays an important  
56 role.

57 Given the elevated rates of deforestation and transformation of natural habitats in tropical countries,  
58 the reduction in the natural environment as well as an increase in fragmentation, edge-effects and changes  
59 in the matrix are evident (Holt, 1995; Etter et al., 2006; Barlow et al., 2007; Feeley & Silman, 2009;  
60 Cunningham & Johnson, 2011; Ocampo-Pe uela et al., 2018). Patterns of fragments defined by patch  
61 size, shape and isolation, cause local modifications in environmental variables such as alterations in the

62 availability of resources and changes in the microclimate (Andrén, 1994; Hobbs & Yates, 2003). This  
63 situation leads to variations in plant dynamics, causing changes in species composition and a reduction in  
64 diversity (Tilman & Lehman, 2001; Fahrig, 2003; Aguilar et al., 2018). Hence, animal movement patterns  
65 can be affected, depending on factors such as fragment connectivity and size, causing disruptions in the  
66 movement of animals (Gobeil & Villard, 2002; Gillies & St. Clair, 2010; Herrmann et al., 2016). This  
67 could lead, in a cascading effect, to alterations in different ecosystem processes that depend on  
68 movement, such as seed dispersal and the movement of nutrients (Howe & Smallwood, 1982; Holbrook  
69 & Smith, 2000; Gosper et al. 2005; Levey et al., 2005; Stevenson & Guzmán, 2010). Therefore,  
70 knowledge on how landscape changes can affect these processes is important for the conservation of  
71 populations, their interactions within communities, and ecosystem processes (Holland et al., 2009; Gillies  
72 & St. Clair, 2010; Maniguaje et al., 2011).

73 Movement capacity in birds varies among species depending on traits such as morphology, diet,  
74 foraging behaviors, body size and habitat specialization (Neuschulz et al., 2013; Diaz et al., 2015). The  
75 most extreme cases of long-distance movement have been reported for migratory circumpolar birds,  
76 which move from one pole to the other during reproductive seasons (Klaassen et al., 2011; Egevang et al.,  
77 2010; Gill et al. 2009). Some frugivorous species, not necessarily considered latitudinal migrants such as  
78 parrots, horn birds, quetzals and toucans, travel long distances to find food resources that are unevenly  
79 distributed (Symes & Marsden 2007; Holbrook, 2011; Mueller et al., 2014; Diaz et al., 2015). The  
80 presence of crossing points or stepping stones are necessary to maintain movement patterns for some  
81 species of forest birds (Diaz et al. 2015). On the other hand, species such as some passerine birds, from  
82 the Furnariidae family, are incapable of crossing between forest fragments or barriers such as rivers,  
83 since their movement is strongly limited by open areas (Hayes & Sewlal 2004).

84 *Steatornis caripensis* (Humboldt 1817), known as oilbird, is a nocturnal frugivorous bird distributed  
85 in the north of South America, and the only species from the Steatornithidae family. During the day, these  
86 birds usually sleep inside caves and canyons of both lowland and mountain forests and during the night  
87 they travel long distances (Roca, 1994; Thomas, 1999; Bosque, 2002; Holland et al., 2009; Tello et al.,  
88 2008). However, individuals can also be found outside the caves during the day (Holland et al., 2009;  
89 Cardona, 2016). Oilbirds feed on fruits of numerous plant species (Tannenbaum & Wrege 1978; Bosque  
90 & de Parra, 1992; Bosque, 2002; Rojas-Lizarazo, 2016; Stevenson et al., 2017), swallowing the entire  
91 fruit and digesting the pulp and then expelling whole seeds in feces or through regurgitation (Bosque &  
92 de Parra, 1992; Amico & Aizen, 2005).

93 Oilbirds in Venezuela move to foraging sites which are located on average  $44.4 \pm 10.7$  km away from  
94 caves (Holland et al., 2009). Due to long distances they cover between foraging areas and caves, and  
95 since they do not always travel these distances in a single flight, these birds have the potential of being

96 important vectors for long-distance seed dispersal between isolated fragments (Holland et al., 2009;  
97 Karubian et al., 2012a; Stevenson et al., 2017). Therefore, they could be key for regeneration processes in  
98 fragmented forests. However, little is known about this species' habitat requirements outside their caves,  
99 or about the availability of appropriate areas for them within the landscape.

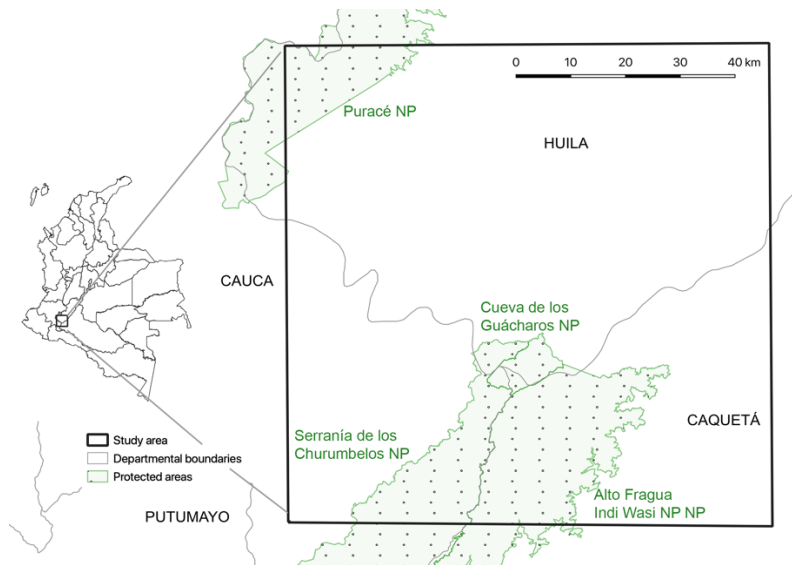
100 The objective of this study was to determine which factors, at landscape level such as cover types,  
101 degree of fragmentation, plant diversity, and tree composition, are associated to habitat use by oilbirds.  
102 Additionally, it seeks to find out which is the home range of some individuals and to determine the  
103 movement patterns (e.g. daily travelled distances, routes and flight speed). Using knowledge on habitat use  
104 we aim to determine which landscape configuration can lead to the maintenance of the oilbirds'  
105 movement patterns, so that they can act as possible mobile agents in conservation, by playing seed  
106 dispersal roles (Holland et al., 2009; Rojas-Lizarazo, 2016).

107

## 108 **Methods**

### 109 **Study area**

110 The study area was defined as a rectangle (ca. 8000 km<sup>2</sup>) enclosing all known movements of the colony  
111 of oilbirds based on the principal cave at Cueva de los Guacharos National Park (NP) (Cardona, 2016).  
112 The area is located in the southern portion of the eastern mountain range in Colombia. The study area,  
113 includes four National Parks: Cueva de Los Guacharos, Alto Fragua Indi Wasi, Serranía de los  
114 Churumbelos and Puracé. The central cave is located at 2000 mas lying within the boundaries of the  
115 Guacharos NP (Figure 1). The forests within the park are classified into three groups: sub-Andean forests  
116 located between 1100 and 2400 masl which include primary and secondary forests; Andean forests,  
117 located from 2400 to 2700 masl, and sub-paramo above 2700 masl (Minambiente, 2005). At least 74  
118 families of woody plants have been found in the park (Prada & Stevenson, 2016). Also, there are forests  
119 dominated by oak trees, which are distributed in the upper limit of sub-Andean forests and the lower limit  
120 of Andean forests (Minambiente, 2005).



121  
 122 **Figure 1.** Study Area with the location of the oilbird's colony zone at main cave in Cueva de los  
 123 Guácharos Natural Park.

124  
 125 **Data**

126 GPS telemetry devices were attached to captured individuals of oilbirds (Global Positioning System of e-  
 127 obs digital telemetry ©), individuals were captured at the central cave of Cueva de Los Guacharos.  
 128 Captures were performed during two different seasons: devices labeled 29, 30 and 31 were placed off the  
 129 nesting season, beginning data collection on December 2015; and devices 32 and 33 were placed during  
 130 the nesting season, beginning data collection on March 2016. Records were recovered for 3 out of the 5  
 131 individuals: for birds captured during the nesting season, 56 and 31 nights were sampled for devices 32  
 132 and 33 respectively, and for one of the individuals captured off the nesting season (device 29) data were  
 133 obtained for 17 nights. Information on location (WGS-84), flight speed, elevation and flight direction  
 134 were collected for each individual in intervals of 30 minutes from 18:00 h to 6:00 h (Cardona, 2016). A  
 135 total of 2266 records were obtained for the three individuals, of which 29% reported coordinates and  
 136 speeds of zero. Since GPS signal is lost within the cave, coordinates of the cave were assigned when the  
 137 trajectory showed an approach to that point. All location data generated by the telemetry collars were  
 138 converted to UTM (Universal Transverse Mercator) coordinates.

139  
 140 **Home range and movements**

141 The action area was estimated for each individual and for all three, using 100% minimum convex polygon  
 142 (MCP) since it allows comparisons with other studies, even though it does not consider the probability of  
 143 occurrence. In addition, within the home range established for each individual, a grid (5 x 5 km) was built  
 144 to estimate the number of times its quadrat was used and so determine if the cumulative sampling effort



145 per individual was sufficient. Furthermore, Kernel UD analyses were performed to estimate the home  
146 range size of the studied individuals, using 95% and 50% of the data, as indicators of the total range and  
147 core areas. These home ranges were generated using the extension Spatial Analysis for ArcGIS 10.3 and  
148 the R software, using the package “adehabitatHR” (Calenge, 2006; Calenge, 2011; R Development Core  
149 Team, 2012). Daily travelled distances were calculated as the sum of the straight distances between  
150 sampling points every 30 minutes. Flight speed data were recorded to establish at which time of the night  
151 individuals used different flight patterns, indicating faster movements and potentially longer distances, or  
152 lower speeds and shorter distances. In addition, resting periods could also be inferred from this  
153 information.

154

### 155 **Landscape elements and habitat use**

156 Geographic information analyses were performed with the softwares QGis, ArcGis and the packages  
157 “raster”, “rgdal”, “sp” and “gdistance” in R (Pebesma & Bivand 2005; Hijmans & van Etten, 2014;  
158 Bivand et al., 2016; GDAL/OGR contributors, 2018). To define the different attributes of the landscape  
159 elements and the oilbirds’ habitat, a vegetation map was used based on the importance that each one could  
160 have for the oilbirds, using information on the natural history of the species (Snow, 1961; Tannenbaum &  
161 Wrege, 1978; Roca, 1994; Bosque et al., 1995; Bosque, 2002; Holland et al., 2009; Karubian et al.,  
162 2012a). Cover types were re-classified as follows: 1. dense *terra firme* forest, 2. fragmented or disturbed  
163 forest, 3. coffee plantations, 4. mosaic of crops and natural forest, 5. mosaic of grass with natural forest, 6.  
164 pastures and crops, 7. burnt zones, naked and degraded lands, 8. rivers and lagoons, 9. secondary  
165 vegetation, 10. shrublands, 11. forest plantations and 12. urban zones. Additionally, the central cave was  
166 included as a cover category to avoid overestimating the use of dense *terra firme* forest, were the main  
167 cave is located.

168 To identify which variables, affect the frequency of habitat use an ecological-niche factor analysis  
169 (ENFA) was performed using the package “adehabitatHS” in R 3.4.1, which estimates the degree of  
170 marginality and specialization using data on presence relative to the habitat availability in the study area  
171 (7.961 km<sup>2</sup>). Marginality is defined as the ecological distance between the species’ optimum and available  
172 habitat, and specialization is the relationship between the ecological variance of the habitat and that of the  
173 species. In other words, specialization is opposite to tolerance, and suggests how specialized can  
174 individuals be to certain variables (Hirzel et al., 2002). The following factors were used as explaining  
175 variables: forest cover (percentage of trees per pixel in raster format, Hansen et al. 2013), height above  
176 sea level from a digital model of elevation (Amatulli et al., 2018) and degree of fragmentation, associated  
177 to the degree of continuity between the forest fragments in the study area, obtained from the forest cover  
178 map. To quantify fragmentation three parameters were used: i) The quantity of pixels with forest cover

179 within the analysis window, ii) The number of cells that have at least another contiguous cell with forest  
180 cover, meaning that it shares one of its sides completely, and iii) number of groups of cells of the forest  
181 cover that are formed within the window. From these data a fragmentation index was estimated according  
182 to Gonzalez-Caro & Vasquez (2017):

183

184

$$F = \frac{nc+n}{gN^2}$$

185

186 where:  $F$  is the degree of fragmentation,  $n$  is the number of cells with target cover within the study  
187 window,  $c$  is the number of cells of target cover connected,  $g$  is the number of groups of cells with target  
188 cover, and  $N$  is the total number of cells. This index has values of zero when fragmentation is high and  
189 values close to one when fragmentation is low (Gonzalez-Caro & Vasquez, 2017). From these analyses a  
190 raster is obtained which indicates the index of fragmentation for every pixel, and then used as a niche  
191 factor. The analysis was performed with 999 random data replicates. To test for spatial pseudo replication  
192 an estimation of Moran's Index 1 was included (Dutilleul et al., 1993).

193

#### 194 **Influence of vegetation**

195 To evaluate if plant diversity and the proportion of species consumed by oilbirds are associated to habitat  
196 use frequency, a comparison was made between the characteristics of the most frequently used areas by  
197 the individuals equipped with the tracking device, and other plots where oilbirds were not reported.  
198 Frequently used areas (N=30) were selected based on the number of recorded visits (more than 6) and  
199 distance between areas (at least 5 km) to avoid spatial pseudo replication. The possible margin of error  
200 from satellite positions of the tracking devices was also considered. A total of 25 locations were selected  
201 because of accessibility and security.

202 On each of the frequently used locations, 0.1 ha circular vegetation plots were established, where all  
203 trees, palms and lianas with a diameter at breast height (DBH) > 10 cm were marked, identified and  
204 measured. Since GPS points can have between 2-5 m of error, circular plots were established to increase  
205 the chance of including feeding trees. The GPS fix was taken as the center of the plot, and vegetation  
206 within 20 m around it was sampled. These plots in frequently used locations were compared with  
207 randomly selected plots in zones within the PNN Cueva de Los Guacharos, other places in the south of  
208 Huila, and in the foothills of Caquetá, that were within the sampling window (Fig 1), but with no reports  
209 of visits by oilbirds. These plots were taken as control points, even though it cannot be guaranteed that  
210 these are zones not used by the oilbirds. A total of 25 frequently used plots and 46 control plots were  
211 evaluated in all the analyses, except for the analyses of vegetation structure in which 12 control plots and

212 all the frequently used plots were evaluated (since tree height and height to the first branch variables were  
213 not available for the other plots).

214 The following vegetation variables were measured for individuals within the plots: 1) DBH, 2) height  
215 of the individual, 3) height to the first branch, and 4) species or morphospecies. Based on secondary  
216 literature, plant species potentially consumed by the oilbirds of the PNN Cueva de Los Guacharos were  
217 determined, including species from the Lauraceae family, various species of palms (*Euterpe precatoria*,  
218 *Presotea acuminata*, *Geonoma undata*, *Oenocarpus spp.*, *Socratea exorrhiza*, *Bactris horrida* and  
219 *Chamadorea lienaris*) and other few species (*Trattinickia spp.*, *Dendropanax spp.*, *Dacryodes spp.*,  
220 *Turpinia spp.*, *Guarea spp.* and *Symplocos spp.*) (Stevenson et al., 2017). The number of individuals of  
221 consumed species was then estimated, as well as their proportion in each plot and the proportion of basal  
222 area (BA). To estimate the diversity of plants in each plot species richness was determined, and the index  
223 of species diversity per stem, which corrects the richness value for the number of individuals (Hubbell et  
224 al., 1999), which was highly variable between plots. These variables were then compared using ANOVA  
225 tests, to look for differences between frequently used locations and those where oilbirds have not been  
226 reported.

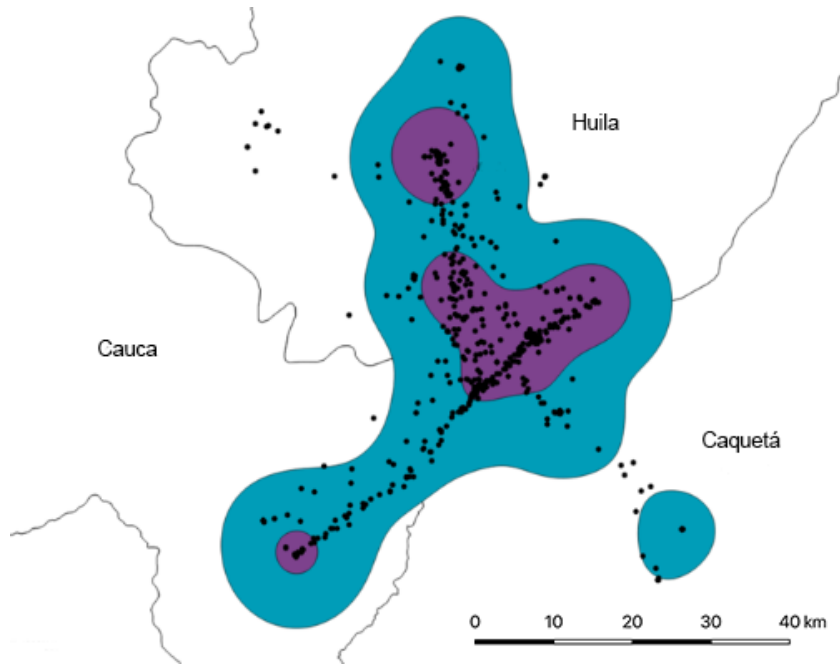
227

## 228 **Results**

### 229 **Home range and movements**

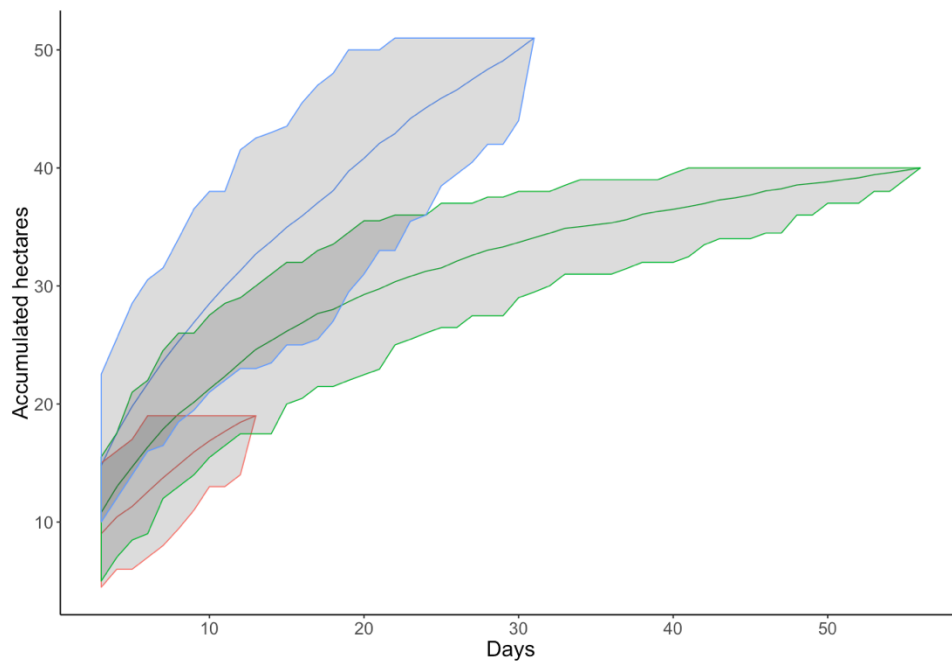
230 The individual sampled outside the nesting season spent more days outside the cave, sleeping 58% of the  
231 days outside the cave, while those tracked during the nesting season spent between 17.6% - 6% of days  
232 outside the cave. According to the MCP, the studied oilbirds occupied a home range of at least 4517 km<sup>2</sup>  
233 (580.6 km<sup>2</sup> for individual 29, 1866.8 km<sup>2</sup> for individual 32, and 2295.5 km<sup>2</sup> for individual 22), while the  
234 95 and 50% kernel were 2567.9 km and 481.7 km<sup>2</sup> respectively. However, for all three individuals,  
235 rarefaction curves showed that the sampling effort was not enough to obtain a reliable estimation of the  
236 home range area (Fig. 2), which would suggest larger ranges. During the nesting season, core areas were  
237 mainly located in the cave area, but other areas, separated by a maximum distance of 40.7 km, were also  
238 identified (Fig. 3). These were locations frequently used during the study period, especially by the  
239 individual sampled outside the reproductive season.

240



241  
 242 **Figure 3.** Estimated home range for the oilbirds studied in the PNN Cueva de Los Guácharos (Huila,  
 243 Colombia), according to Kernel estimates of 90%, blue; and 50%, purple. Points correspond to the  
 244 locations of instantaneous records every 30 minutes.

245



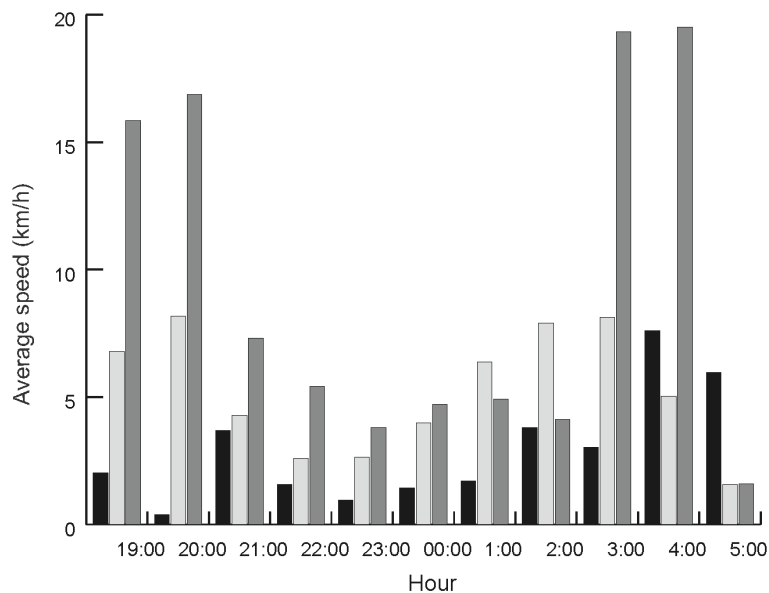
246  
 247 **Figure 2.** Rarefaction curves indicating the number of quadrats used by three oilbirds, in function of the  
 248 cumulative sampling days in the PNN Cueva de Los Guácharos (Huila, Colombia). Values for Guac29  
 249 are shown in red (outside the nesting season), for Guac32 in green and for Guac33 in blue.

250

251 Tracked oilbirds moved on average 54.7 km per night, with smaller distances for the individual  
252 sampled off the nesting season (average of 19.0 km), than for individuals sampled during the nesting  
253 season (average of 52.0 and 79.1 km) (Add. file 2). Maximum flight distances per night were of 101.3 km  
254 and 112.4 km for individuals monitored during nesting season, and of 48.2 for the individual monitored  
255 off season, while oilbirds monitored during the reproductive season did not move some nights, minimum  
256 distance was of 0.9 km for the other individual. The most distant point from the cave was located at 58.2  
257 km.

258 The average flight speed was of 9.2 km/h, despite all individuals reaching maximum speeds of  
259 between 54.9 and 59.7 km/h. However, following the same distance patterns, the individual monitored  
260 outside the nesting season (Guac 29), had a lower speed average, of 3.5 km/h, than the average for  
261 individuals monitored during the nesting season (10.1 – 11.6 km/h) (Add. file 3). Higher flight speeds  
262 were recorded at the beginning and at the end of the night (Fig. 4), which possibly represent the times at  
263 which they leave the cave to forage (between 19:00 – 20:00 h), and when they return to the cave (usually  
264 between 3:00 – 5:00 h).

265



266

267 **Figure 4.** Average speed during the night for three oilbirds captures in the PNN Cueva de Los Guácharos  
268 (Huila, Colombia). Black bars represent individual 29 (outside the nesting season), dark gray represents  
269 individual 32 and light grey individual 33.

270

271 **Landscape elements and habitat use**

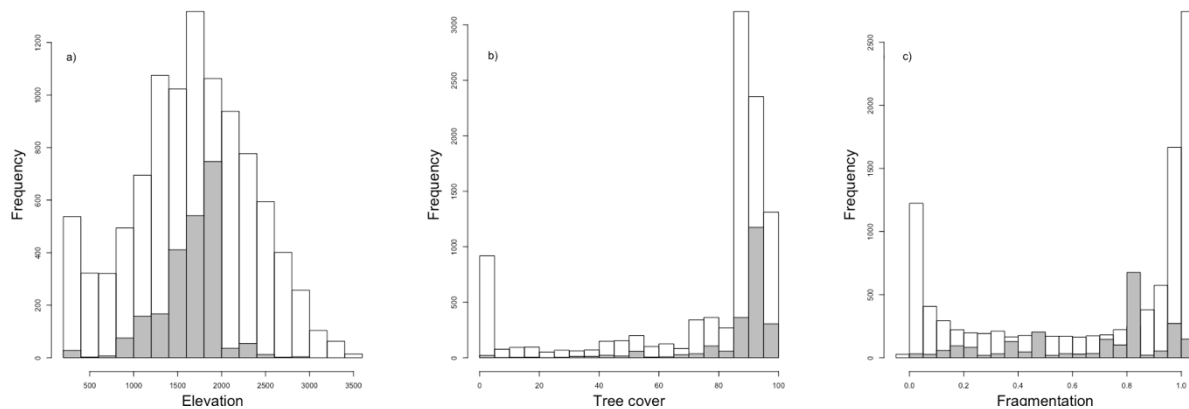
272 The most frequently used area was the cave with a total of 28% of the records, followed by the *terra firme*  
273 dense forest with 21%, crop and natural spaces mosaic with 15%, and coffee plantations with 12%. The  
274 available places that they did not visit include urban zones, forested plantations, shrublands and degraded,  
275 burnt, and naked lands.

276 According to the Ecological-niche factor analysis (ENFA), there is a marginality of 0.3 (axis X in Fig.  
277 5), indicating that the monitored individuals use specific places relative to the available habitat within the  
278 study window. Specialization (axis Y in Fig. 5) is of 4.09, indicating that the variance of the available  
279 habitat is four times higher than the variance of used habitat. Considering the computation of the  
280 marginality and the specialization, there is a significant difference between the areas that they use and the  
281 available habitat ( $p = 0.001$ , Fig 5). Results show that the most influential variables of habitat use were  
282 elevation and tree cover, which showed high levels of specialization; while they showed high tolerance to  
283 fragmentation, which is a variable that explains to a lower extent habitat preference (axis Y in Fig. 5). A  
284 preference for the use of intermediate heights of  $1000 \pm 2000$  m was observed, compared to the 200 -  
285 3500 m range available in the study area (Fig. 6a), showing intolerance to altitudes of more than 3000 m,  
286 without records above this elevation. In a similar way, they chose areas with high tree cover (Fig. 6b),  
287 which does not imply that they do not travel across pastures, agricultural or urban zones, but indicating  
288 higher permanence in areas with forest cover. In fact, many of the frequently used areas are located within  
289 transformed matrices, including coffee plantations and even visits to isolated trees in grasslands.  
290 Therefore, the degree of fragmentation is not a determining factor in the distribution and landscape use by  
291 the oilbirds (Fig. 6c).



292  
293 **Figure 5.** Biplot of ENFA where the x axis represents marginality and the y axis represents specialization.  
294 The length of vectors shows the contribution of the variable and its influence in the position of the

295 ecological niche (dark gray) relative to the available habitat (light grey).  
296

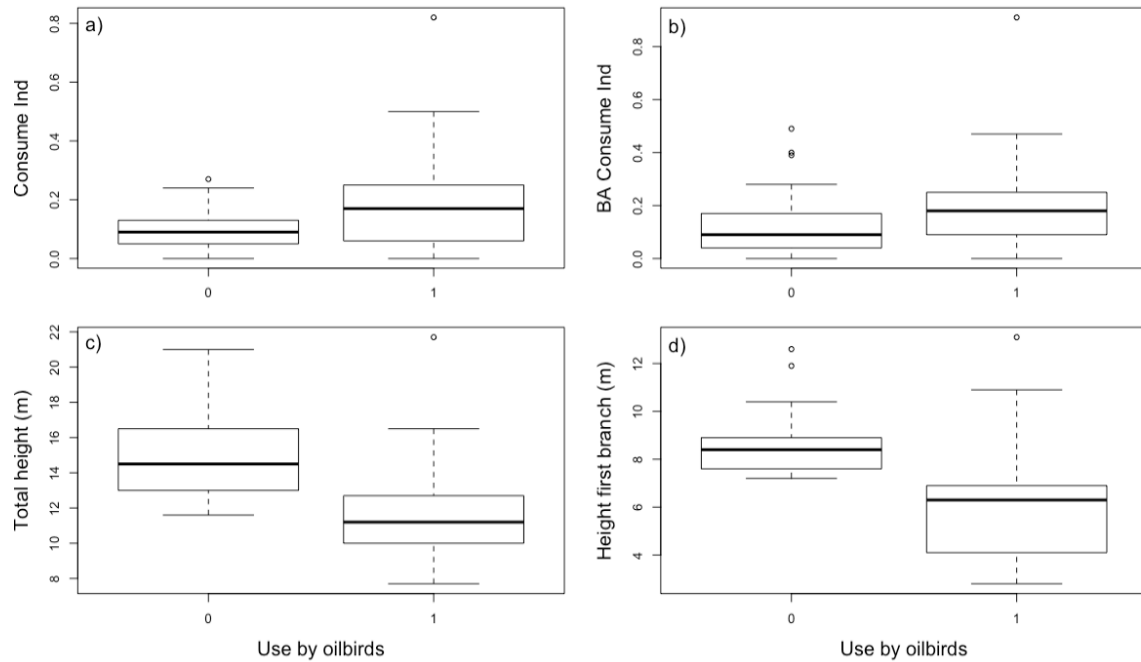


297  
298 **Figure 6.** Histograms of the three analyzed variables in the ENFA. The habitat available in the area used  
299 by oilbirds is shown in white, and in grey events of presence obtained through telemetry.

300  
301 **Influence of the vegetation**

302 The control plots had a higher total number of individuals that plots located in frequented areas (median  
303 in frequent points = 47, vs. 991;  $F = 27$ ,  $gl = 69$ ,  $p < 0.001$ ; Add. file 1). Accordingly, the number of  
304 consumed individuals were also higher in control plots. However, when control for the number of  
305 individuals, the proportion of consumed individuals, BA of plants consumed by oilbirds, total height of  
306 individuals and height to the first branch were higher in frequently used areas were.

307 When examining the index of species per stem (Hubbell et al., 1999), no differences in diversity were  
308 found between plots in frequently used areas and control plots ( $F = 0.11$ ,  $gl = 69$ ,  $p = 0.74$ ). On the other  
309 hand, the proportion of individuals that were included in the oilbirds' diet was higher in the frequently  
310 visited plots ( $F = 9.8$ ,  $gl = 69$ ,  $p = 0.002$ , Fig. 7a). The proportion of BA of consumed plant species was  
311 higher in the frequently used plots than in control plots ( $F = 4.23$ ,  $gl = 69$ ,  $p = 0.04$ , Fig. 7b). On the other  
312 hand, to evaluate if this difference was due to the presence particular forest types, the same comparison  
313 was made removing plots from forests that do not have many elements consumed by the oilbirds, such as  
314 species of white oak (*Quercus humboldti*), black oak (*Trigonobalanus excelsa*) and *Alfaroa colombiana*.  
315 These species are not part of the oilbirds diet and in 6 control plots represented between 60% and 90% of  
316 the total BA which, when removed from the analyses, the difference in the proportion of BA of consumed  
317 individuals was no longer significant ( $F = 2.35$ ,  $gl = 63$ ,  $p = 0.13$ ). This suggests avoidance of this type of  
318 forests by oilbirds. In fact, none of the frequently used plots presented dominance of these plants.  
319 Regarding the vegetation structure, differences were found both in terms of total tree height ( $F = 9.5$ ,  $gl =$   
320  $36$ ,  $p = 0.003$ , Fig. 7c), and the height to the first branch ( $F = 12.3$ ,  $gl = 34$ ,  $p = 0.001$ , Fig. 7d), with  
321 frequently used plots having a lower tree height compared to control plots.



323

324 **Figure 7.** Comparison between (a) the proportion of consumed individuals, (b) the proportion of BA of  
 325 plants consumed by oilbirds, (c) total height of individuals and (d) height to the first branch in frequently  
 326 used areas (1) and areas where they have not been reported (0), in plots established in the departments of  
 327 Huila and Caquetá.

328

### 329 Discussion

330 We estimated that individual home ranges were in the order of 581 to 2296 km<sup>2</sup>, which correspond  
 331 possibly to sub estimations according to the cumulative curves. Travelled distances per night were on  
 332 average of 55 km. However, individuals that were sampled during the nesting season travelled longer  
 333 distances in comparison with the one sampled off season. Habitat use analyses show that the oilbirds  
 334 chose places with higher tree cover and intermediate heights between 1400 – 2000 m, avoiding places  
 335 above 3000 m and rarely using heights below 1000 m. The degree of fragmentation did not show patterns  
 336 consistent with use, indicating tolerance to changes in this variable. Finally, plots in frequently used areas  
 337 did not show higher species richness compared to control plots, but they had a higher proportion of  
 338 individuals and of BA of plants consumed by the oilbirds.

339

340 Results presented here show longer distances and large home ranges for the oilbirds in the PNN  
 341 Cueva de Los Guacharos. In previous studies, it was reported that they can fly up to 73.5 km away from  
 342 the central cave (Holland et al., 2009) a value similar to the one reported in this study, of 58.2 km. Even  
 though the results from this study underestimate home range values, they suggest that the magnitude of



343 the areas that these birds can cover is considerable. For other frugivorous Neotropical species, such as  
344 *Ramphastos tucanus*, *R. vitellinus* and *Pteroglossus pluricinctus* (Ramphastidae), home ranges of 0.8 –  
345 9.66 km<sup>2</sup> (Holbrook, 2011) have been estimated, which is 10 times lower than the values found for  
346 oilbirds in this study. On the other hand, studies on horn birds, frugivorous birds considered to be  
347 important seed dispersers in Africa from Bucerotidae family (Holbrook & Smith, 2000; Mueller et al.,  
348 2014), home ranges of between 9.25 – 44.72 km<sup>2</sup> have been reported for *Ceratogymna atrata* and *C.*  
349 *cylindricus* (Holbrook & Smith, 2000) and traveled distances of up to 15 km for *Bycanistes bucinator*  
350 (Mueller et al., 2014), which are also lower to the values reported for the oilbirds. One of the factors that  
351 allows these birds to achieve such large home ranges is their flight speed, since they can reach speeds of  
352 up to 60 km/h, allowing them to travel long distances in a short amount of time.

353 Another interesting fact is the confirmation that these birds can spend several days outside the cave,  
354 as has been previously reported in Venezuela (Holland et al., 2009). Given their large home range, it is  
355 therefore possible that they play an important role as long-distance seed dispersers, even more so when  
356 they do not arrive at the cave every night. If this is so and considering the Janzen-Conell hypothesis,  
357 oilbirds would be dispersing seeds far from their parent trees, allowing them to avoid competition and to  
358 escape possible pathogens, thus giving them an advantage for establishment (Kellner & Hubbell 2018).

359 Despite the low number of followed individuals using telemetry, it must be considered that movement  
360 patterns can be different between nesting and non-nesting seasons. During the reproductive season birds  
361 showed higher flight speeds, longer daily travelled distances and larger home ranges compared to the  
362 individual monitored outside the reproductive season. At the same time, they spent a lower proportion of  
363 days outside the cave, than the individual monitored outside the nesting season. This could be related to  
364 the fact that, during the reproductive season, birds are forced to return to their nests in the cave to take  
365 care of the chicks, while outside the reproductive season birds can spend several days outside the cave  
366 near foraging sites, as reported by Holland and collaborators (2009). This would also explain daily  
367 patterns of high flight speeds at the beginning of the night, when they leave the cave, and early in the  
368 morning, when they must return to the cave.

369 Defining ecological preference is methodologically difficult (Orians & Wittenberger, 1991; Railsback  
370 & Harvey, 2002; Freitas et al., 2008), especially at the scales evaluated in this study, where experiments  
371 are not viable. Therefore, some studies are based on habitat selection (Basille et al., 2008), including  
372 ENFA, which provides a measure of the realized niche within the available possibilities in the study area  
373 (Hirzel et al., 2002). This analysis has been used and recommended by studies on different groups of  
374 animals, to evaluate habitat preference by individuals or populations, when there is only data on presence,  
375 which is an advantage given that confirming data on absence is difficult (Hirzel et al., 2002; Basille et al.,  
376 2008; Cianfrani et al., 2010). Additionally, the ENFA is recommended because it is an analysis that is not

377 affected by spatial pseudo replication (Hirzel et al., 2002; Basille et al., 2008). Some authors have  
378 reported that this analysis can be sensitive to scale, presenting less accurate models at local scales, for  
379 example, when species have small home ranges (Brotons et al., 2004; González-Irusta et al., 2015).  
380 However, other studies have attributed this to the low amount of data on presence (Hirzel et al., 2002;  
381 Preau et al., 2018; Botts et al., 2013). ENFA is a descriptive method that does not infer relationships of  
382 causality, and correlated variables may not be the main drivers, but factors associated with the variables  
383 that indeed determine the system (Hirzel et al., 2002; Basille et al., 2008). Therefore, the interpretation of  
384 the results must be done carefully.

385 Our results indicate that the percentage of forest cover use is higher than the use of other habitat  
386 types. However, high levels of fragmentation are not an obstacle for their movement as they can overfly  
387 above crop and pasture matrices and they used almost the whole range of fragmentation scores (0.05 – 1).  
388 It is known that for several birds, long distances between desired covers such as forests, mountains, rivers,  
389 roads and even behavioral limitations can restrict their movement (Bélisle & Clair, 2002; Harris & Reed,  
390 2002; Laurance et al., 2004). For the studied oilbirds, long distances were travelled both over continuous  
391 forest covers, and over severely intervened places, suggesting that they may not require stepping stones to  
392 cover long distances.

393 The umbrella birds (*Cephalopterus penduliger*) have the capacity to fly over open zones in Ecuador,  
394 allowing seed dispersal and genetic flow between plant populations of different forest fragments  
395 (Karubian et al., 2012b). Oilbirds could be playing similar roles in their distribution range, even at wider  
396 spatial scales, and generating opportunities for plants to colonize new habitats, taking seeds to isolated  
397 places. Even though they were detected mainly in areas with high forest cover, they also forage in  
398 pastures and crops, where they may find fruit sources (for instance, *Nectandra acutifolia* was found in  
399 open habitats, such as plot 579 for Guac33). It is not clear how they are able to know where these fruit  
400 trees are located, but their relatively unidirectional and non-erratic movement patterns suggest a previous  
401 knowledge of their location. This could be explained by mental maps and/or the sharing of information  
402 among colony members, which could be a topic of investigation for future studies.

403 Given the size of the colony reported in the PNN Cueva de Los Guacharos, with around 1000 nests  
404 (Emerson com. pers), plant productivity requirements in the region would be considerably high.  
405 Therefore, the conservation of this colony very likely depends on the protection of forests in the whole  
406 region. On the other hand, it could be considered that the long flight distances could be already affected  
407 by the low availability of the plants included in their diet, forcing them to travel very long distances to  
408 satisfy their energy requirements (Bosque com. pers). Fortunately, in this region of the country there is a  
409 network of national (Cueva de Los Guacharos, Churumbelos, Alto Fragua – Indi Wasi y Purace) and  
410 regional natural parks (e.g. Corredor Oilbirds – Purace), which favor the maintenance of forest

411 ecosystems. However, it is estimated that approximately 17.8% of the Andean territory in Colombia was  
412 deforested in 2017 (IDEAM, 2017). Although oilbirds can tolerate open zones due to their wide home  
413 ranges, it is necessary to know which fragmentation threshold sustain appropriate resources and how far  
414 they can travel between forest patches. To overcome this and given the reports of individuals of this  
415 species using isolated trees, we suggest that the maintenance of forest cover in other landscape elements  
416 is necessary (as long as they include trees of the species consumed by the oilbirds). It is also important to  
417 outline that not all types of forest cover are adequate for the species, since frequent landscapes in the  
418 study area such as oak forests (dominated by *Trigonobalanus excelsa*, *Quercus hubmoldtii* from Fagaceae  
419 family and *Alfaroa colombiana*, Juglandaceae family), and the forested plantations do not offer many  
420 resources and seems to be avoided by the oilbirds.

421 Our results indicate that the elevation above sea level is also a variable that restricts habitat use by the  
422 oilbirds, keeping their activities within an altitudinal range of 200 – 3000 masl, but with a higher  
423 frequency between 1000 – 2000 masl. It is likely that avoiding high elevations is a sub-product of the fact  
424 that in this region at high altitudes there is a preponderance of oak forests (Prada & Stevenson 2016). It is  
425 also possible that flying at elevated heights could have negative repercussions physiologically and  
426 energetically, even though there are reports of nesting colonies up to 3000 masl in Cundinamarca (Rojas-  
427 Lizarazo, 2016). In the present study, all travels to lowlands in Caquetá, went through a low altitude area  
428 in the edge of the eastern mountain range, which could be associated in some way to a preference for  
429 routes that minimize ascents and maintain relatively straight movements.

430

## 431 **Conclusions**

432 Landscape composition such as cover types, degree of fragmentation and plant diversity plays different  
433 roles on habitat selection and movement patterns in oilbirds. Our findings show that they move widely,  
434 visiting distant fragments or even isolated trees to find resources at large scales. Although oilbirds are  
435 capable to inhabit fragmented landscapes, our results highlight the importance of forests in order to  
436 maintain their nutritional needs, an in return they play unique roles as seed dispersers (chap. 2). Future  
437 studies are need to assess if there is an intervention threshold to maintain their lifecycles. Since they use  
438 different coverages such as plantations, crops and grass mosaics (as long as they have available resource),  
439 it is important to maintain their feeding trees in the landscape to assure oilbird's visits, and thus, their  
440 ecosystem services.

441 At the scale of plots, it was evident that feeding trees are associated to the habitat-use frequency. The  
442 diet of oilbirds includes species with high contents of lipids such as laurels and some palms (Stevenson et  
443 al. 2017), and the sites that they frequent present a larger proportion of individuals of these species, as  
444 well as a larger proportion of BA of consume species. We also evidenced that frequently used sites had a

445 high density of feeding trees, and within the study site, 58% of the frequently used plots had at least one  
446 large individual of consumed species (which possible determined use). However, these species are also  
447 present in some control plots that might also be visited by the oilbirds, when these species are fruiting.  
448 Although proportion of consume species was higher in frequently plots (Add. file 4), what may be  
449 explaining the visit of oilbirds is the fruit productivity rather than species richness. This suggests the need  
450 for studies that evaluate patterns of habitat use during longer periods of time, considering changes in  
451 phenology of species that are important for the diet of this birds. The analysis of vegetation differences  
452 between frequently used and control plots showed that when plots placed in oak forests were excluded,  
453 differences were not significant, suggesting that oilbirds avoid these zones, where there are less food  
454 resources.

455

### 456 **Additional files**

457 **Additional file 1:** Number of individuals, species richness, diversity (ind./spp), consumed plant individuals  
458 and their proportion (Ind. Prop.), total basal area (BA) of consumed species and their proportion (Prop. AB)  
459 within vegetation plots. Plots beginning with Pufe. correspond to frequently used areas and the other ones  
460 represent other places in Huila and Caquetá.

461 **Additional file 2:** Daily traveled distances and home range for three oilbirds captured in the PNN Cueva de  
462 Los Guácharos (Huila, Colombia).

463 **Additional file 3:** Flight speed recorded for three oilbirds captured in the PNN Cueva de Los Guácharos  
464 (Huila, Colombia).

465 **Additional file 4:** Comparison between (a) the richness and (b) the proportion of consumed plant species in  
466 frequented areas (0) and where oilbirds have not been reported (1), in plots established in the Huila and  
467 Caquetá departments ( $T_s = 3.5$ ,  $gl = 69$ ,  $p = 0.0008$ ).

468

### 469 **Abbreviations**

470 ENFA: Ecological-niche factor analysis; MCP: Minimum convex polygon; BA: Basal area.

471

### 472 **Acknowledgements**

473 We thank the researchers who established plots of vegetation and who helped determine the botanical  
474 specimens: Manuel Lequerica, Laura Molina and María Paula Kairuz. We also thank Santiago Palacios for his  
475 logistical support in this phase and Laura Cardona for her collaboration with the databases. Sebastian  
476 González-Caro helped us suggesting data analyses. We also thank to Luis Miguel Renjifo and Juan Benavides  
477 for their comments in the formulating project. Finally, we thank to Facultad de Estudios Ambientales y  
478 Rurales (Pontificia Universidad Javeriana) for allowing us to use GIS and habitat cover maps.

479

480 **Funding**

481 This project was funded by Amazon Conservation Team Colombia, and the research vice-rectory of  
482 Universidad de Los Andes finances de GPS devices.

483

484 **References**

- 485 Aguilar, R., Calviño, A., Ashworth, L., Aguirre-Acosta, N., Carbone, L. M., Albrieu-Llinás, G., ... &  
486 Cagnolo, L. (2018). Unprecedented plant species loss after a decade in fragmented subtropical  
487 Chaco Serrano forests. *PloS one*, 13(11), e0206738.
- 488 Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J., and Jetz, W.  
489 (2018) A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity  
490 modeling. *Scientific Data* volume 5, Article number: 180040. DOI: doi:10.1038/sdata.2018.40.
- 491 Amico, G. C., & Aizen, M. A. (2005). Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de  
492 Sudamérica austral: ¿ quién dispersa a quién?. *Ecología austral*, 15(1), 89-100.
- 493 Andren, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different  
494 proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 355-366.
- 495 Barlow, J., Mestre, L. A., Gardner, T. A., & Peres, C. A. (2007). The value of primary, secondary and  
496 plantation forests for Amazonian birds. *Biological Conservation*, 136(2), 212-231.
- 497 Basille, M., Calenge, C., Marboutin, E., Andersen, R., & Gaillard, J. M. (2008). Assessing habitat  
498 selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor  
499 analysis. *Ecological modelling*, 211(1-2), 233-240.
- 500 Bélisle, M., & St. Clair, C. C. (2002). Cumulative effects of barriers on the movements of forest  
501 birds. *Conservation Ecology*, 5(2).
- 502 Bivand, R., T. Keitt, and B. Rowlingson. (2016). Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library,  
503 Version 1.3-6. R Package.
- 504 Bosque, C. (2002). *Steatornithidae: Oilbirds*. Pages 373-376 in Grzimek's Animal Life Encyclopaedia,  
505 vol. 2. Gale group, Farmington hills.
- 506 Bosque, C., & de Parra, O. (1992). Digestive efficiency and rate of food passage in oilbird nestlings.  
507 *Condor*, 557-571.
- 508 Bosque, C., R. Ramírez, and D. Rodríguez. (1995). The diet of the Oilbird in Venezuela. *Ornitología*  
509 *Neotropical* 6: 67-80.
- 510 Botts, E. A., Erasmus, B. F., & Alexander, G. J. (2013). Small range size and narrow niche breadth  
511 predict range contractions in South African frogs. *Global Ecology and Biogeography*, 22(5), 567-  
512 576.
- 513 Brotons, L., Thuiller, W., Araújo, M. B., & Hirzel, A. H. (2004). Presence-absence versus presence-only

514 modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27(4), 437-448.

515 Calenge, C. (2006) The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat  
516 use by animals. *Ecological Modelling*, 197, 516-519

517 Calenge, C. (2011). Home range estimation in R: the adehabitatHR package. Office national de la classe  
518 et de la faune sauvage: Saint Benoist, Auffargis, France.

519 Cardona L. M. (2016). Dieta y dispersión de semillas por guácharos (*Steatornis caripensis*) en el PNN  
520 cueva de los Guácharos (Huila, Colombia). Tesis de pregrado. Universidad de Los Andes.

521 Cianfrani, C., Le Lay, G., Hirzel, A. H., & Loy, A. (2010). Do habitat suitability models reliably predict  
522 the recovery areas of threatened species? *Journal of Applied Ecology*, 47(2), 421-430.

523 Cunningham, M. A., & Johnson, D. H. (2011). Seeking parsimony in landscape metrics. *Journal of*  
524 *Wildlife Management*, 75(3), 692–701. <https://doi.org/10.1002/jwmg.85>

525 Díaz-Vélez, M. C., Silva, W. R., Pizo, M. A., & Galetto, L. (2015). Movement patterns of frugivorous  
526 birds promote functional connectivity among Chaco Serrano woodland fragments in  
527 Argentina. *Biotropica*, 47(4), 475-483.

528 Dutilleul, P., Clifford, P., Richardson, S., & Hemon, D. (1993). Modifying the t test for assessing the  
529 correlation between two spatial processes. *Biometrics*, 305-314.

530 Egevang, C., Stenhouse, I. J., Phillips, R. A., Petersen, A., Fox, J. W., & Silk, J. R. (2010). Tracking of  
531 Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National*  
532 *Academy of Sciences*, 107(5), 2078-2081.

533 Etter, A., C. McAlpine, K. Wilson, S. Phinn, and H. Possingham. 2006. Regional patterns of agricultural  
534 land use and deforestation in Colombia. *Agric. Ecosyst. Environ.* 114:369-386.

535 Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*,  
536 21(6), 1003–1015. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01326>.

537 Feeley, K. J., & Silman, M. R. (2009). Extinction risks of Amazonian plant species. *Proceedings of the*  
538 *National Academy of Sciences*, 106(30), 12382-12387.

539 Frair, J. L., Merrill, E. H., Visscher, D. R., Fortin, D., Beyer, H. L., & Morales, J. M. (2005). Scales of  
540 movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation  
541 risk. *Landscape ecology*, 20(3), 273-287.

542 Freitas, C., Kovacs, K. M., Lydersen, C., & Ims, R. A. (2008). A novel method for quantifying habitat  
543 selection and predicting habitat use. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1213-1220.

544 Fritz, H., Said, S., & Weimerskirch, H. (2003). Scale-dependent hierarchical adjustments of movement  
545 patterns in a long-range foraging seabird, (April), 1143–1148.  
546 <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2350>

547 GDAL/OGR contributors (2018). GDAL/OGR Geospatial Data Abstraction software Library. Open

548 Source Geospatial Foundation. URL <http://gdal.org>

549 Gill, R. E., Tibbitts, T. L., Douglas, D. C., Handel, C. M., Mulcahy, D. M., Gottschalck, J. C., ... &  
550 Piersma, T. (2009). Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological  
551 corridor rather than barrier?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological*  
552 *Sciences*, 276(1656), 447-457.

553 Gillies, C. S., & St. Clair, C. C. (2010). Functional responses in habitat selection by tropical birds moving  
554 through fragmented forest. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 182–190.  
555 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01756>.

556 Gobeil, J. F., & Villard, M. A. (2002). Permeability of three boreal forest landscape types to bird  
557 movements as determined from experimental translocations. *Oikos*, 98(3), 447-458.

558 González-Irusta, J. M., González-Porto, M., Sarralde, R., Arrese, B., Almón, B., & Martín-Sosa, P.  
559 (2015). Comparing species distribution models: a case study of four deep sea urchin  
560 species. *Hydrobiologia*, 745(1), 43-57.

561 González-Caro, S., & Vásquez, Á. (2018). Estado de los bosques de Antioquia entre 1990-2015. *Bosques*  
562 *Andinos: Estado actual y retos para su conservación en Antioquia*. pp: 63-80

563 Gosper, C. R., Stansbury, C. D., & Vivian-Smith, G. (2005). Seed dispersal of fleshy-fruited invasive  
564 plants by birds: contributing factors and management options. *Diversity and distributions*, 11(6),  
565 549-558.

566 Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A. A., Tyukavina, A., ... &  
567 Kommareddy, A. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover  
568 change. *science*, 342(6160), 850-853.

569 Harris, R. J., & Reed, J. M. (2002). Behavioral barriers to non-migratory movements of birds. In *Annales*  
570 *Zoologici Fennici* (pp. 275-290). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

571 Hayes, F. E., & Sewlal, J. A. N. (2004). The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds:  
572 effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography*, 31(11), 1809-1818.

573 Herrmann, J. D., Carlo, T. A., Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Haddad, N. M., Levey, D. J., ...  
574 Tewksbury, J. J. (2016). Connectivity from a different perspective: Comparing seed dispersal  
575 kernels in connected vs. unfragmented landscapes. *Ecology*, 97(5), 1274–1282.  
576 <https://doi.org/10.1890/15-0734.1/supinfo>

577 Hijmans, R. J., & van Etten, J. (2014). raster: Geographic data analysis and modeling. R package  
578 version, 2(8).

579 Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D., & Perrin, N. (2002). Ecological-niche factor analysis: how to  
580 compute habitat-suitability maps without absence data?. *Ecology*, 83(7), 2027-2036.

581 Hobbs, R. J., & Yates, C. J. (2003). Turner Review No. 7. Impacts of ecosystem fragmentation on plant

582 populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, 51(5), 471-488.

583 Holbrook, K. M. (2011). Home range and movement patterns of toucans: implications for seed  
584 dispersal. *Biotropica*, 43(3), 357-364.

585 Holbrook, K. M., & Smith, T. B. (2000). Seed dispersal and movement patterns in two species of  
586 *Ceratogymna* hornbills in a West African tropical lowland forest. *Oecologia*, 125(2), 249-257.

587 Holland, R. A., Wikelski, M., Kümmerle, F., & Bosque, C. (2009). The secret life of oilbirds: New  
588 insights into the movement ecology of a unique avian frugivore. *PLoS ONE*, 4(12), 1-6.  
589 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008264>

590 Holt, D. B. (1995). How consumers consume: A typology of consumption practices. *Journal of consumer*  
591 *research*, 22(1), 1-16.

592 Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and*  
593 *systematics*, 13, 201-228

594 Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., ... & De Lao, S. L.  
595 (1999). Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical  
596 forest. *Science*, 283(5401), 554-557.

597 IDEAM. 2017. Indicadores de Proporción de la superficie de Bosque Natural, Cambio en la superficie de  
598 Bosque Natural y Tasa anual de deforestación.  
599 [hQp://www.ideam.gov.co/web/ecosistemas/ecosistemas-recursos-forestales](http://www.ideam.gov.co/web/ecosistemas/ecosistemas-recursos-forestales)

600 Johnson, C. J., Parker, K. L., Heard, D. C., & Gillingham, M. P. (2002). Movement parameters of  
601 ungulates and scale-specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology*, 71(2), 225-  
602 235.

603 Karubian, J., Browne, L., Bosque, C., Carlo, T., Galetti, M., Loiselle, B. A., ... & Holbrook, K. M.  
604 (2012a). Seed dispersal by Neotropical birds: emerging patterns and underlying processes.  
605 *Ornitologia Neotropical*, 23, 9- 14.

606 Karubian, J., Duraes, R., Storey, J. L., & Smith, T. B. (2012b). Mating behavior drives seed dispersal by  
607 the long-wattled umbrellabird *Cephalopterus penduliger*. *Biotropica*, 44(5), 689-698.

608 Kellner, J. R., & Hubbell, S. P. (2018). Density-dependent adult recruitment in a low-density tropical  
609 tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(44), 11268-11273.

610 Klaassen, R. H., Alerstam, T., Carlsson, P., Fox, J. W., & Lindström, Å. (2011). Great flights by great  
611 snipes: long and fast non-stop migration over benign habitats. *Biology letters*, 7(6), 833-835.

612 Laurance, S. G., Stouffer, P. C., & Laurance, W. F. (2004). Effects of road clearings on movement  
613 patterns of understory rainforest birds in central Amazonia. *Conservation biology*, 18(4), 1099-  
614 1109.

615 Levey, D. J., Bolker, B. M., Tewksbury, J. J., Sargent, S., & Haddad, N. M. (2005). Effects of landscape



616 corridors on seed dispersal by birds. *Science*, 309(5731), 146-148.

617 Maniguaje, L., Duque, A., Cárdenas, D., & Moreno, F. (2011). Changes in seed dispersal spectrum along  
618 the altitudinal gradient between wet amazonian and andean forest in Colombia. *Colombia*  
619 *Amazónica*, 4, 35-42.

620 Minambiente. 2005. Plan de manejo 2005-2009. Parque Nacional Natural Cueva de los Guacharos.  
621 Ministerio de Ambiente Vivienda y Desarrollo Territorial. Unidad administrativa especial del  
622 sistema de Parques Nacionales Naturales.

623 Mueller, T., Lenz, J., Caprano, T., Fiedler, W., & Böhning-Gaese, K. (2014). Large frugivorous birds  
624 facilitate functional connectivity of fragmented landscapes. *Journal of applied ecology*, 51(3), 684-  
625 692.

626 Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science (New York, N.Y.)*, 313(5788), 786–788.  
627 <https://doi.org/10.1126/science.1124975>.

628 Neuschulz, E. L., Brown, M., & Farwig, N. (2013). Frequent bird movements across a highly fragmented  
629 landscape: the role of species traits and forest matrix. *Animal Conservation*, 16(2), 170-179.

630 Ocampo-Peñuela, N., Garcia-Ulloa, J., Ghazoul, J., & Etter, A. (2018). Quantifying impacts of oil palm  
631 expansion on Colombia's threatened biodiversity. *Biological Conservation*, 224, 117-121.

632 Pebesma, E., & Bivand, R. S. (2005). *Classes and Methods for Spatial Data: the sp Package*. R  
633 *news*, 5(2), 9-13.

634 Prada, C. M., & Stevenson, P. R. (2016). Plant composition associated with environmental gradients in  
635 tropical montane forests (Cueva de Los Guacharos National Park, Huila, Colombia). *Biotropica*,  
636 48(5), 568-576.

637 Preau, C., Trochet, A., Bertrand, R., & Isselin-Nondedeu, F. (2018). Modeling Potential Distributions of  
638 Three European Amphibian Species Comparing ENFA and MaxEnt. *Herpetological Conservation*  
639 *and Biology*, 13(1), 91-104.

640 R Development Core Team. 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version  
641 2.14.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. [www.R-project.org/](http://www.R-project.org/)

642 Railsback, S. F., & Harvey, B. C. (2002). Analysis of habitat-selection rules using an individual-based  
643 model. *Ecology*, 83(7), 1817-1830.

644 Roca RL. (1994). *Oilbirds of Venezuela: Ecology and Conservation*. Publications of the Nuttall  
645 Ornithological Club. Cambridge, Massachusetts.

646 Rojas-Lizarazo, G. (2016). Dieta y reproducción en una colonia de guácharos (*Steatornis caripensis*) de  
647 alta montaña en Colombia. *Ornitología Colombiana*, (15).

648 Scharf, H. R., Hooten, M. B., Wilson, R. R., Durner, G. M., & Atwood, T. C. (2018). Accounting for  
649 phenology in the analysis of animal movement. arXiv preprint arXiv:1806.09473.

650 Snow, D. W. (1961). The Natural History of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, WI. New  
651 York Zoological Society.

652 Stevenson, P. R., Cardona, L. M., Acosta-Rojas, D. C., Henao-Díaz, F., & Cárdenas, S. (2017). Diet of  
653 oilbirds (*Steatornis caripensis*) in cueva de los guácharos national park (Colombia): temporal  
654 variation in fruit consumption, dispersal, and seed morphology. *Ornitología Neotropical*, 28, 295-  
655 307.

656 Stevenson, P. R., & Guzmán-Caro, D. C. (2010). Nutrient transport within and between habitats through  
657 seed dispersal processes by woolly monkeys in north-western Amazonia. *American Journal of*  
658 *Primatology*, 72(11), 992-1003.

659 Symes, C. T., & Marsden, S. J. (2007). Patterns of supra-canopy flight by pigeons and parrots at a hill-  
660 forest site in Papua New Guinea. *Emu*, 107(2), 115-125.

661 Tannenbaum B, & Wrege P (1978) Ecology of the guacharo (*Steatornis caripensis*) in Venezuela. *Boletín*  
662 *de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 38:83–90

663 Tello NS, Stojan-Dolar M, Heymann EW (2008) A sight and video record of the oilbird, *Steatornis*  
664 *caripensis*, in Peruvian lowland Amazonia. *J Ornithol* 149:267–269

665 Thomas BT (1999) Family Steatornithidae (Oilbird). In: Del Hoyo J, Elliott E, Sargatal J (eds) *Handbook*  
666 *of the Birds of the World*, Vol. 5. Lynx Ediciones, Barcelona, pp 244–250

667 Tilman, D., & Lehman, C. (2001). Human-caused environmental change: Impacts on plant diversity and  
668 evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5433–5440.  
669 <https://doi.org/10.1073/pnas.091093198>

670 Villard, M. A., Trzcinski, M. K., & Merriam, G. (1999). Fragmentation effects on forest birds: relative  
671 influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation*  
672 *biology*, 13(4), 774-783.

673 Orians, G. H., & Wittenberger, J. F. (1991). Spatial and temporal scales in habitat selection. *The*  
674 *American Naturalist*, 137, S29-S49.

675 **Additional files**

676 **Additional file 1**

677 Number of individuals, species richness, diversity (ind./spp), consumed plant individuals and their  
 678 proportion (Ind. Prop.), total basal area (BA) of consumed species and their proportion (Prop. AB) within  
 679 vegetation plots. Plots beginning with Pufe. correspond to frequently used areas and the other ones  
 680 represent other places in Huila and Caquetá.

681

Plot	Individuals	Species	Ind/spp	Consumed individuals	Prop. Ind.	BA Consum	Total BA	Prop. BA	Control
A 1 -									
900	83	57	1.46	7	0.08	1571	50320	0.03	1
A 2 -									
1100	92	66	1.39	11	0.12	10818	62956	0.17	1
A 3 -									
1300	75	49	1.53	8	0.11	2772	64032	0.04	1
A 4 -									
1500	151	46	3.28	10	0.07	1827	39704	0.05	1
GR1	116	46	2.52	10	0.10	3836	49228	0.10	1
GR2	57	24	2.38	2	0.19	460	22533	0.19	1
GT1	61	22	2.77	5	0.21	3268	32273	0.22	1
GT2	150	35	4.29	12	0.12	8180	79665	0.13	1
GUAC1	84	33	2.55	18	0.21	3681	35609	0.10	1
GUAC1									
0	97	30	3.23	13	0.13	10812	52425	0.21	1
GUAC1									
1	95	40	2.38	17	0.18	5922	61621	0.10	1
GUAC1									
2	104	47	2.21	24	0.23	5082	42423	0.12	1
GUAC1									
3	100	42	2.38	7	0.07	1923	25015	0.08	1
GUAC1									
4	106	29	3.66	20	0.19	14035	36087	0.39	1

GUAC1										
5	83	34	2.44	17	0.20	8933	37742	0.24	1	
GUAC1										
6	108	34	3.18	5	0.05	1349	30690	0.04	1	
GUAC1										
7	104	44	2.36	14	0.13	1648	25257	0.07	1	
GUAC1										
8	78	42	1.86	10	0.13	1861	28891	0.06	1	
GUAC1										
9	74	6	12.33	1	0.01	104	75751	0.00	1	
GUAC2	281	53	5.30	75	0.27	7838	35526	0.22	1	
GUAC2										
0	64	19	3.37	1	0.02	115	11706	0.01	1	
GUAC3	85	12	7.08	2	0.02	342	73096	0.00	1	
GUAC4	99	33	3.00	11	0.11	4579	37298	0.12	1	
GUAC5	88	37	2.38	12	0.14	3669	55948	0.07	1	
GUAC6	91	40	2.28	12	0.13	4662	38181	0.12	1	
GUAC7	98	21	4.67	9	0.09	1121	34585	0.03	1	
GUAC8	130	49	2.65	12	0.09	2579	37667	0.07	1	
GUAC9	92	32	2.88	5	0.05	1182	37266	0.03	1	
P1	35	21	1.67	3	0.29	1234	7803	0.49	1	
P2	49	9	5.44	4	0.37	1169	26829	0.40	1	
PJ1	71	35	2.03	7	0.15	2561	37604	0.11	1	
PJ2	44	16	2.75	2	0.24	1220	15574	0.26	1	
Prim1Pe										
ncil	100	44	2.27	24	0.24	11402	48614	0.23	1	
Prim2Pe										
ncil	81	22	3.68	7	0.09	2231	36992	0.06	1	
PUFE09										
2	72	56	1.29	12	0.17	13927	44987	0.31	0	
PUFE12										
6	8	3	2.67	1	0.13	94	2697	0.03	0	
PUFE14										
0	17	6	2.83	1	0.06	1645	13332	0.12	0	

PUFE15									
4	81	29	2.79	21	0.26	4264	22905	0.19	0
PUFE16									
0	47	19	2.47	13	0.28	6104	33691	0.18	0
PUFE17									
3	74	28	2.64	18	0.24	7213	29084	0.25	0
PUFE18									
6	85	29	2.93	18	0.21	5104	38272	0.13	0
PUFE27									
6	16	4	4.00	1	0.06	849	4676	0.18	0
PUFE27									
9	32	13	2.46	1	0.03	2370	29465	0.08	0
PUFE31									
1	84	29	2.90	8	0.10	2707	30598	0.09	0
PUFE32									
9	40	15	2.67	1	0.03	207	16689	0.01	0
PUFE34									
7	10	8	1.25	1	0.10	608	2860	0.21	0
PUFE56									
2	54	17	3.18	13	0.24	5302	23566	0.22	0
PUFE57									
9	28	4	7.00	23	0.82	56636	62522	0.91	0
PUFE59									
7	84	26	3.23	34	0.40	10056	40928	0.25	0
PUFE72									
8	16	10	1.60	4	0.25	2069	7460	0.28	0
PUFE78									
0	46	30	1.53	8	0.17	2744	21371	0.13	0
PUFE79									
61	15		4.07	1	0.02	46	21200	0.00	0
PUFE81									
31	3		10.33	0	0.00	0	4722	0.00	0
PUFE84									
0	15	12	1.25	5	0.33	3672	7804	0.47	0
PUFE84									
2	18	8	2.25	0	0.00	0	17434	0.00	0

PUFE9	88	29	3.03	16	0.18	10509	115457	0.09	0
PUFEG									
UA128	74	58	1.28	11	0.15	4491	34988	0.13	0
PUFEG									
UA602	40	13	3.08	20	0.26	5780	10545	0.37	0
Q 1 -									
900	87	50	1.74	4	0.05	1692	32693	0.05	1
Q 2 -									
1100	71	49	1.45	5	0.07	1044	34847	0.03	1
Q 3 -									
1300	75	37	2.03	0	0.00	0	52410	0.00	1
Q 4 -									
1500	122	51	2.39	8	0.07	6648	43380	0.15	1
R1	89	27	3.30	14	0.13	6682	35779	0.13	1
R2	49	19	2.58	4	0.23	836	16423	0.28	1
RC1	45	20	2.25	2	0.27	304	32322	0.21	1
RC2	64	18	3.56	7	0.21	2656	27160	0.17	1
Robl1Pe									
ncil	101	15	6.73	2	0.02	296	33835	0.01	1
SEC1Pe									
ncil	59	21	2.81	3	0.05	513	10493	0.05	1
Sec2Pen									
cil	118	34	3.47	13	0.11	2784	48335	0.06	1

682

683 **Additional file 2**

684 Daily traveled distances and home range for three oilbirds captured in the PNN Cueva de Los Guácharos  
 685 (Huila, Colombia).

	Guac29	Guac32	Guac33	<b>Total</b>
Average	19.0	52.0	79.1	<b>54.7</b>
Standard Deviation	15.4	26.4	24.5	<b>31.3</b>
Max. Distance/night	48.2	101.3	112.4	<b>112.4</b>
Min. Distance/night	0.9	0.0	0.0	<b>0.0</b>
50% Kernel Home Range (km <sup>2</sup> )	72.8	286.5	315.3	<b>481.7</b>
95% Kernel Home Range (km <sup>2</sup> )	469.2	1747.0	1965.3	<b>2567.9</b>

686

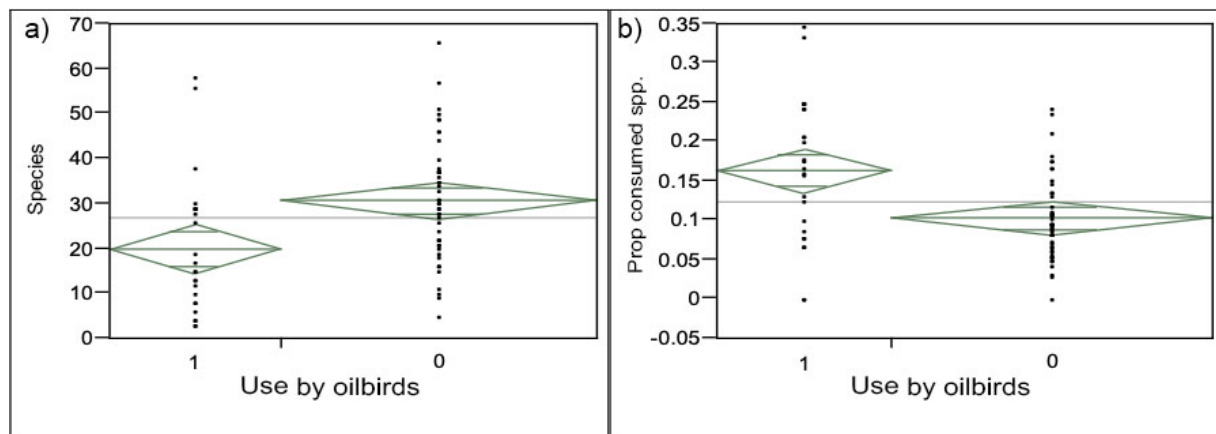
687

688 **Additional file 3**

689 Flight speed recorded for three oilbirds captured in the PNN Cueva de Los Guácharos (Huila, Colombia).

	Guac29	Guac32	Guac33	<b>Total</b>
Average	3.5	10.1	11.6	<b>9.2</b>
Standard Deviation	9.5	15.3	16.0	<b>14.8</b>
Max. Speed (km/h)	54.9	56.3	59.7	<b>57.0</b>
Min. Speed (km/h)	0.0	0.0	0.0	<b>0.0</b>

690



691

692 **Additional file 4**

693 Comparison between (a) the richness and (b) the proportion of consumed plant species ( $F = 12.25$ ,  $g1 =$   
 694  $69$ ,  $p = 0.0008$ ) in frequented areas (1) and where oilbirds have not been reported (0), in plots established  
 695 in the Huila and Caquetá departments

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23

LRH: Cárdenas *et al.*

RRH: Seed Dispersal by Oilbirds

**Eficiencia de la dispersión de semillas por Guácharos *Steatornis caripensis* en el sur de los Andes de Colombia**

Sasha Cárdenas<sup>1,2,3</sup>

Pablo R. Stevenson<sup>2</sup>

María Ángela Echeverry-Galvis<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Current affiliation: Departamento de Ecología y Territorio, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Trans- versal 4 #42-00, Piso 8 Bogotá, Colombia, 110231

<sup>2</sup>Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes, Carrera 1 No. 18A-10, Bogotá, Colombia.

Received\_\_\_\_; revision accepted\_\_\_\_

<sup>3</sup>Corresponding author, email: sashacaho@gmail.com



## 24 **Resumen**

25 Los guácharos son considerados como frugívoros especializados, con algún potencial de  
26 dispersar semillas; sin embargo, ningún estudio ha evaluado su efectividad como dispersores  
27 EDS). El objetivo de este trabajo fue evaluar su EDS para nueve especies de plantas, y probar si  
28 las especies de montaña son mejor dispersadas que las de tierras bajas y que los guacharos son  
29 más eficientes en épocas de no anidación. Se cuantificó la cantidad de la dispersión a partir de  
30 datos de lluvia de semillas en la cueva principal del PNN Cueva de Los Guacharos (Huila,  
31 Colombia); y la calidad de la dispersión teniendo en cuenta la tasa de germinación de las semillas  
32 dispersadas, la probabilidad de que las semillas lleguen a hábitats adecuados y la probabilidad de  
33 establecimiento en diferentes tipos de cobertura. La cobertura en la que cayeron más semillas fue  
34 la cueva (43%), seguido de bosques densos y mosaicos de cultivos y bosques (ca. 20%), y la  
35 sombra de semillas fue mejor explicada por los patrones de uso de hábitat, que por la  
36 disponibilidad de coberturas. La germinación de semillas se evidencio en 7 de las especies y las  
37 otras 2 indicaron viabilidad (con pruebas de tetrazolio). En términos de densidad, las especies  
38 más dispersadas correspondieron a palmas (*Prestoea acuminata* y *Geonoma undata*), pero al  
39 utilizar biomasa, *Dacryodes olivigera* y *Oenocarpus bataua* fueron las especies con mayores  
40 valores de EDS. No se encontró una relación entre la probabilidad de llegada a hábitats  
41 adecuados y el nivel altitudinal de las especies, pero los guácharos sí son más eficientes  
42 dispersando semillas en épocas de no-anidación. A pesar de que depositan en las cuevas, estas  
43 aves son eficientes dispersores, especialmente para especies de semillas grandes con baja  
44 densidad en la zona de estudio; por esto, la conservación de guácharos parece imperativa para  
45 mantener procesos ecosistémicos.

46 **Palabras Clave:** Calidad de dispersión, cantidad de semillas dispersadas, germinación, Parque  
47 Nacional Natural Cueva de Los Guácharos, sombras de semillas.

48 **Abstract**

49 Oilbirds are considered specialized frugivores, with some potential to disperse seeds; however,  
50 no study has evaluated seed dispersal effectiveness (SDE) for the plants species they consume.  
51 The objective of this work was to evaluate dispersal effectiveness for nine plant species, and to  
52 test if the mountain plants are more efficiently dispersed than lowland species and that the  
53 oilbirds high SDE scores in non-nesting periods. The quantity factor was stimated from seed rain  
54 data in the main cave of the PNN Cueva de Los Guacharos (Huila, Colombia). The quality of the  
55 dispersion was quantified considering the germination rate of the dispersed seeds, the probability  
56 of seeds to reach suitable habitats (using data from GPS devices in 3 individuals: 2 in the nesting  
57 season and 1 in the no nesting) and the probability of establishment in different types of  
58 coverage. The coverage with more rain seeds was the cave (43%), followed by dense forests and  
59 mosaics of crops and forests (ca. 20%). Seed shadows were better explained by the patterns of  
60 habitat use that by cover availability. Seed germination was evidenced in 7 of the species and the  
61 other 2 indicated viability (with tetrazolium tests). In terms of seed density, the most dispersed  
62 species corresponded to palms (*Prestoea acuminata* and *Geonoma undata*). However, in terms of  
63 biomass, *Dacryodes olivigera* and *Oenocarpus bataua* were the species with the highest SDE  
64 values. No relationship was found between the probability of arrival to suitable habitats and the  
65 altitudinal level of the species, but the oilbirds are more effective dispersing seeds in non-nesting  
66 periods. In spite of the large amount of seeds dropped at the caves, these birds are efficient  
67 dispersers, especially for large seed species with a low density of individuals in their range of  
68 distribution; therefore, conservation seems imperative to maintain ecosystem processes.

69 **Key words:** dispersion quality, dispersed seeds, germination, Cueva de Los Guácharos National  
70 Park, seed shadows.

71 LA DISPERSIÓN ES EL MOVIMIENTO DE LOS INDIVIDUOS DESDE SU LUGAR DE NACIMIENTO A OTRA  
72 localidad donde se pueden establecer y reproducir. Para plantas, se han postulado tres hipótesis  
73 principales para explicar la importancia de la dispersión de semillas, que son la hipótesis del  
74 escape, la de colonización y la de dispersión dirigida (Howe & Smallwood 1982). La hipótesis  
75 del escape indica que una semilla que llega lejos de una planta paternal tiene mayor probabilidad  
76 de sobrevivir (Janzen 1970, Connell 1971) debido a que debajo de los parentales hay mayor  
77 mortalidad por depredación o ataque de patógenos específicos, mientras que si las semillas  
78 logran sobrevivir y se desarrollan plántulas, puede haber un alto nivel de competencia intra-  
79 específica (Gillies & St. Clair 2010). La hipótesis de colonización se basa en el hecho de que  
80 cada especie tiene requerimientos particulares para establecerse y la dispersión aumenta la  
81 probabilidad de que las semillas lleguen a esos lugares (Howe & Smallwood 1982). Finalmente,  
82 la hipótesis de dispersión dirigida es similar a la anterior, pero tiene en cuenta que los dispersores  
83 pueden llevar semillas directamente a los lugares de reclutamiento (Howe & Smallwood 1982).

84 Debido a que las plantas son sésiles, los sistemas de dispersión son fundamentales para su  
85 propagación, e incluyen el movimiento por animales (zoocórica), o por otros medios  
86 (anemocórica por viento, hidrocórica por agua, autocórica por gravedad o dehiscencia explosiva)  
87 (Ridley 1930, van der Pijl 1972, Nathan *et al.* 2008). La dispersión endozoocórica se incluye en  
88 el grupo de interacciones mutualistas planta-animal, donde se espera que las plantas aumenten su  
89 éxito reproductivo por dispersión y que los frugívoros ganen en términos nutricionales  
90 (Ganzhorn *et al.* 2009). Según Schupp (1993), una planta se verá beneficiada por procesos de  
91 dispersión endozoocórica de acuerdo a dos componentes: cantidad de dispersión y calidad de  
92 dispersión, que deben tenerse en cuenta de manera simultánea y multiplicativa para evaluar la  
93 eficiencia de la dispersión (Schupp *et al.* 2010). El componente de cantidad hace referencia al

94 número de semillas que un dispersor remueve del parental (usualmente a partir del número de  
95 visitas, su duración y la tasa de ingestión). El componente de calidad tiene a su vez dos  
96 componentes, el tratamiento de las semillas (ej. probabilidad de supervivencia por daño en la  
97 boca y tracto digestivo), y la calidad de la deposición. Si un frugívoro da buen tratamiento a las  
98 semillas, esto se ve reflejado en que las semillas dispersadas tengan unas altas tasas de  
99 germinación (Schupp 1993). Por otra parte, la calidad de la deposición incluye aspectos como el  
100 efecto de las heces sobre las semillas, efecto de mezcla de semillas que caen al suelo y si el lugar  
101 donde son depositadas es adecuado para su establecimiento (Schupp 1993).

102       Una vez en el suelo, las semillas suelen sufrir alta mortalidad por depredación, donde  
103 normalmente la remoción por depredadores es cercana al 90% en los primeros meses (Notman &  
104 Gorchov 2001), quedando pocas semillas que pueden germinar. Son varios los factores que  
105 pueden afectar la germinación de las semillas: algunas pueden germinar cuando hay suficiente  
106 humedad y otras dormantes sólo germinan bajo condiciones ambientales específicas (Baskin &  
107 Baskin 2004). También se ha sugerido que para frugívoros endotermos, la temperatura puede ser  
108 un catalizador de los procesos de germinación (Stevenson *et al.* 2002), y se han hecho algunas  
109 especulaciones de si el paso por el tracto digestivo pueda afectar las tasas de germinación y los  
110 tiempos de latencia (Traveset & Verdu 2002, Traveset *et al.* 2008). Algunas semillas que pasan  
111 por los tractos digestivos de los frugívoros dispersores suelen presentar tasas de germinación  
112 mayores o similares a las de semillas control (Traveset *et al.* 2008), por lo que se contempla que  
113 el frugívoro ejerce un efecto positivo en la calidad de la dispersión (Schupp *et al.* 2010).

114       Por otro lado, la lluvia de semillas hace referencia a los patrones espaciales de deposición  
115 de semillas en el hábitat (Nathan & Muller-Landau 2000). Estos aspectos se enfocan a escalas  
116 espaciales desde la distribución de semillas desde un solo árbol parental, o escalas más amplias

117 de kilómetros (Nathan *et al.* 2008). Tradicionalmente hay dos aproximaciones para estimar las  
118 lluvias de semillas de acuerdo con modelos fenomenológicos y mecánicos, donde los primeros  
119 consisten en cuantificar el número de semillas que llegan a distintos lugares desde una planta  
120 parental, y ajustar funciones que se adapten a los datos (Nathan & Muller-Landau 2000). Los  
121 segundos modelos, hacen referencia a la parametrización de modelos de variables que pueden  
122 afectar la dispersión de las semillas (ej. Stevenson *et al.* 2014). En el caso de dispersión por  
123 animales, los modelos mecánicos suelen tener en cuenta los tiempos de retención de las  
124 semillas en el tracto digestivo y los patrones de movimiento de los frugívoros (Stevenson *et al.*  
125 2014). Sin embargo, no es fácil tener información del tiempo que permanecen las semillas en el  
126 tracto digestivo, especialmente para organismos con mucha movilidad, donde la información de  
127 este parámetro suele venir de individuos en cautiverio, cuyo metabolismo no es necesariamente  
128 similar al de las contrapartes en condiciones naturales (Stevenson & García 2003).

129       La dispersión de semillas controla las dinámicas de las poblaciones de plantas y la  
130 regeneración de la vegetación en múltiples hábitats (McConkey *et al.* 2012), donde los animales  
131 que dispersan son denominados vínculos móviles (Gilbert 1980, Garcia *et al.* 2010, Sekercioglu  
132 2017). Algunos estudios han propuesto este tipo de conexión como un factor que contribuye a la  
133 persistencia de las plantas, especialmente cuando el movimiento implica movimientos de  
134 semillas desde bosques maduros hasta parches degradados (Garcia *et al.* 2010). Debido a esto, la  
135 conservación de los procesos de dispersión a través de vínculos móviles, es de gran importancia  
136 para las plantas, sobretodo en ambientes fragmentados, en donde algunos dispersores de gran  
137 tamaño se están extinguiendo (Restrepo *et al.* 1997, Renjifo 2001, Holbrook *et al.* 2002, Garcia  
138 *et al.* 2010, Redford 1992).

139           *Steatornis caripensis* (Humboldt, 1817) comúnmente conocido como guácharo, es la  
140           única ave nocturna frugívora que habita en sur América. Estas aves habitan en cuevas y cañones  
141           de los bosques tropicales y se distribuyen en un rango altitudinal bastante amplio (Thomas 1999,  
142           Tello *et al.* 2008). Su dieta en Venezuela comprende 32 especies de plantas (Bosque & de Parra  
143           1992), y se ha asociado una dieta alta en componentes lipídicos con épocas de anidación  
144           (Tannenbaum & Wrege 1978). En PNN Chingaza, Colombia, se encontró que consumen de 16  
145           especies, también con contenidos altamente lipídicos de familias como Arecaceae, Lauraceae y  
146           Myrtaceae (Rojas-Lizarazo 2016). Dentro del PNN Cueva de los Guacharos, la dieta se  
147           conforma de especies pertenecientes a las familias Arecaceae (54%), Lauraceae (25%) y  
148           Burseraceae (9%) (Stevenson *et al.* 2017).

149           Estas aves, a pesar de tener un tamaño corporal mediano (419 gr) (Holland *et al.* 2009),  
150           logran tragar semillas enteras de hasta 2 cm de ancho; semillas que sólo frugívoros vivientes más  
151           grandes del Neotrópico pueden consumir (Peres & Van Roosmalen 2002), liberándolas casi  
152           intactas (McAtee 1922, Amico & Aizen 2005). Dado que estas aves no siempre pernoctan en las  
153           cuevas y que pueden recorrer distancias de 44 - 300 km lejos de las cuevas (Holland *et al.* 2009,  
154           Karubian *et al.* 2012, Cap. 1), la deposición de semillas no se da siempre en la cueva, pero  
155           factiblemente lejos de los árboles parentales, beneficiando sus probabilidades de establecimiento  
156           (Karubian *et al.* 2012). Es por esto, que más allá de la gran cantidad de semillas que depositan en  
157           cuevas, en donde las probabilidades de establecerse para una planta son casi nulas, podrían estar  
158           generando efectos positivos por procesos distancia-dependientes y facilitando la evasión de  
159           procesos denso-negativos (Janzen 1970, Connell 1971).

160           El objetivo del presente trabajo fue evaluar el potencial como dispersores de semillas por  
161           parte de los Guácharos del PNN Cueva de los Guácharos para algunas especies de plantas de la

162 región. De manera específica se buscó conocer el potencial para nueve especies de plantas  
163 dispersadas por guácharos a través de: 1) estimar la cantidad de semillas dispersadas a distintos  
164 tipos de coberturas y determinar si esto está relacionado con frecuencias de uso o de la  
165 disponibilidad de hábitat. 2) cuantificar las tasas de germinación de semillas que han pasado por  
166 el tracto digestivo y, 3) estimar la eficiencia de la dispersión de las especies. Dadas las  
167 preferencias de hábitat del guácharo (capítulo 1), se plantea la hipótesis de que la eficiencia de  
168 dispersión variará de acuerdo al rango altitudinal de las plantas que consumen. Para probar esto,  
169 se predice una relación negativa entre la probabilidad de establecimiento de las diferentes  
170 especies y la altura media sobre el nivel del mar del rango de distribución de las plantas. Por otra  
171 parte, si se asume que la calidad de la dispersión depende del tiempo que están viajando a las  
172 cuevas, se plantea la hipótesis que va a haber cambios en la eficiencia de la dispersión de  
173 acuerdo a los períodos reproductivos; donde se predice que en momentos de anidación va a ser  
174 menor la eficiencia que en periodos de no anidación, dados los datos de movimiento de esta  
175 especie (Cárdenas et. al., Cap. 1).

176

## 177 **MÉTODOS**

178

179 **ÁREA DE ESTUDIO** – El trabajo tuvo como base el PNN Cueva de Los Guácharos (1°36.14' N;  
180 76°8.13' W), localizado en los departamentos del Huila y Caquetá, Colombia. Los bosques de  
181 montaña que preponderan son bosques andinos y subandinos, y estos últimos incluyen bosques  
182 primarios y secundarios viejos (Prada & Stevenson 2016). Los bosques sub-andinos están entre  
183 1100 y 2400 msnm y los bosques andinos, localizados desde 2400 hasta 2700 msnm, coronando  
184 las montañas con un sub-páramo por encima de 2700 msnm (Minambiente 2005). Estudios de

185 flora local a partir de parcelas de vegetación, han detectado al menos 74 familias de plantas  
186 leñosas (Prada & Stevenson 2016).  
187  
188 POTENCIAL COMO DISPERSORES DE SEMILLAS – Se utilizó un acercamiento basado en los  
189 principios de eficiencia de la dispersión (Schupp *et al.* 2010), teniendo en cuenta aspectos de  
190 cantidad y calidad de la dispersión (Tabla 1). Partiendo de Cardona (2016) y Stevenson *et al.*  
191 (2017), se obtuvieron datos cuantitativos. Dichos autores instalaron seis trampas de semillas  
192 ubicadas cerca de las paredes de la cueva principal del área de estudio, donde se colectaron las  
193 semillas por cinco días al mes de enero a diciembre de 2015. Se realizó la identificación y  
194 cuantificación de las semillas al nivel taxonómico más detallado posible, de acuerdo a su  
195 morfología y a una colección de referencia del sitio. Con base en esta información, se generó un  
196 estimativo de cantidad de semillas colectadas para las especies focales de plantas de dos formas,  
197 1) en términos de densidad o número de semillas y 2) biomasa dispersada por metro cuadrado al  
198 año. Se utilizó el número de semillas, dado que cada una es un potencial nuevo individuo; y  
199 biomasa, ya que es un buen predictor de la densidad de plántulas y juveniles en ecosistemas  
200 boscosos (Stevenson & Guzman 2013), considerando que la probabilidad de reclutamiento de  
201 semillas pequeñas es baja en el suelo de un bosque (Harms *et al.* 2000).

202 Los aspectos de calidad de dispersión que se tuvieron en cuenta fueron: 1. tasas de  
203 germinación de las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los guácharos y, 2.  
204 probabilidad de que las semillas de las especies de estudio cayeran en un hábitat adecuado. Para  
205 evaluar las tasas de germinación se colectaron semillas en trampas dentro de la cueva, se lavaron  
206 y se realizaron siembras de las 9 especies focales en materas con tierra local o en cajas de petri  
207 con algodón (cuando eran semillas pequeñas). Para cada especie se montaron de 4-8 réplicas,



208 cada una con 10 semillas. Las semillas fueron monitoreadas semanalmente por un período de  
209 entre 6 – 10 meses, donde el momento de la germinación fue determinado por la salida de la  
210 radícula. Para *Oenocarpus bataua* y *Trattinnickia lawrencei*, no se observó germinación,  
211 posiblemente asociado a ser especies de tierras bajas. En estos casos se utilizó el método de  
212 tetrazolio para determinar la viabilidad de las semillas (Delouche *et al.* 1962), y en vez del  
213 porcentaje de germinación se utilizó el porcentaje de viabilidad para los análisis de eficiencia de  
214 dispersión. En *Geonoma undata*, *Licaria applanata* y *Ocotea rugosa* se encontraron semillas  
215 latentes al final del estudio (10 meses después) y para estas semillas se asumió un porcentaje de  
216 germinación promedio a las de las especies de rápida germinación.

217         Para estimar cuantas semillas llegan a un sitio adecuado, se generó un modelo de  
218 distribución espacial basado en las tasas de retención de semillas en el tracto digestivo según  
219 Bosque y Parra (1992), y los patrones de movimiento de tres guacharos a los que se les instalaron  
220 dispositivos de GPS. Con los datos de Bosque y Parra (1992), se graficó la frecuencia acumulada  
221 de ítems evacuados en función del tiempo y se ajustó un modelo polinomial (Fig. S1), con el que  
222 se realizaron estimativos de cuantas semillas podrían caer cada media hora luego de la  
223 alimentación y hasta 15 horas después. Esta periodicidad se utilizó debido a que los dispositivos  
224 de telemetría fueron programados para tomar datos de ubicación cada 30 min desde las 18:00 h  
225 hasta las 6:00 h.

226         Adicionalmente, se generó un mapa de distribución potencial para cada una de las nueve  
227 plantas, a partir de registros de museo (Missouri Botanical Garden, Herbario Nacional  
228 Colombiano, Herbario Amazónico y GBIF) y complementados con datos de campo de 71  
229 parcelas de vegetación en lugares de uso frecuente de los guacharos (25 lugares donde en menos  
230 de una hectárea se registraron al menos 5 registros de utilización) y otras zonas (46) de bosque

231 donde no se han reportado guácharos (Cap. 1). De esta manera, se logró obtener lugares  
232 georeferenciados en los cuales existen posibles parentales, que se utilizaron como punto inicial  
233 de consumo, para determinar donde llegarían semillas dispersadas. A partir de esta información  
234 espacial se generó un estimativo de densidad poblacional para las especies de estudio. Para *G.*  
235 *undata* y *O. bataua*, no se registraron potenciales parentales dentro de las parcelas, por lo que se  
236 escogieron de 5 a 6 parcelas en las que detectamos individuos de la especie a menos de 50  
237 metros de alguna parcela. De cada visita a los parentales, se calculó el lugar de deposición de  
238 100 semillas consumidas en este punto, de acuerdo al tiempo de retención en el tracto digestivo y  
239 al recorrido de los guacharos. De esta manera, se estimó cuantas de 100 semillas serían  
240 dispersadas a diferentes puntos del espacio, de acuerdo a los registros de GPS cada media hora.  
241 Por ejemplo, a la media hora de la visita, la probabilidad de excreción de semillas sería 0.8, a la  
242 hora saldrían 1.9 semillas, a las 7 horas caería un máximo de 6.1 semillas y a las 15 horas sería  
243 de 0 (Fig. S1). Esta distribución se manejó de igual manera para todas las especies, y así se  
244 calculó el número de semillas que cayeron en la cueva y en diferentes coberturas. Para clasificar  
245 los hábitats se utilizó un mapa de coberturas (Cap. 1).

246       Para establecer si el lugar de expulsión era o no adecuado para las semillas, se definió  
247 que sólo aquellas semillas que cayeran en bosques naturales dentro del rango de distribución  
248 altitudinal de la especie podrían establecerse, dado que semillas y plántulas llevadas a pastizales  
249 y zonas de cultivo suelen tener menor grado de supervivencia (Nepstad *et al.* 1991, 1996, Holl &  
250 Lulow 1997, Zimmerman *et al.* 2000). Sin embargo, se puede considerar nula la posibilidad de  
251 establecimiento, porque en estos lugares usualmente no se permite el crecimiento de malezas y  
252 plantas que interfieran con los usos agropecuarios. Por otra parte, posibilidad de establecimiento

253 en las cuevas puede ser nula por la baja intensidad lumínica y porque la depredación e  
254 infestación por hongos parece ser muy alta.

255 El rango altitudinal de las especies de estudio (Tabla 1) se determinó de tres formas: 1. El  
256 rango establecido a partir de ejemplares de herbario (ej. Missouri Botanical Garden, Herbario  
257 Nacional Colombiano, Herbario Amazónico), GBIF y parcelas de la región (departamentos del  
258 Huila, Caquetá, Cauca, y Putumayo), cuando se obtuvieron más de 15 registros locales. 2.  
259 Cuando se encontraron menos registros, se procedió a buscar información altitudinal de la  
260 especie en cualquier lugar de su distribución, y se calculó el promedio y los límites como dos  
261 desviaciones estándar para arriba y abajo del promedio. 3. Cuando se tuvieron menos de 10  
262 registros a nivel global, se utilizó el rango completo.

263

264 ANÁLISIS DE DATOS – Se ensambló una base de datos con registros de ubicación de los guácharos  
265 de 4934 entradas, en donde se incluyeron todas las horas de la noche y el día. La ubicación  
266 durante el día se asoció a un tipo de cobertura en la gran mayoría de los casos o a la cueva, de  
267 estos, 111 registros no pudieron ser adjudicados a ningún punto de cobertura y 2740 (56%)  
268 fueron asignados a la cueva principal.

269 La eficiencia de la dispersión se estimó de dos formas diferentes (ecuaciones 1 y 2):

270 1.  $SDE = NS \cdot pG \cdot pSA \cdot pSu1$

271 2.  $SDE = BS \cdot pG \cdot pSA \cdot pSu$

272 En donde SDE es eficiencia de la dispersión, en el primer acercamiento basado en el número de  
273 semillas (NS), y en el segundo, en la biomasa de semillas (BM) llevada a la cueva. Dado que se  
274 desconoce el número de parentales de los que provienen las semillas, en ambos casos se corrigió  
275 por la densidad de plantas de cada especie en el total de las parcelas de vegetación (Tabla 1). En

276 los casos en que no se encontraron individuos dentro de las parcelas, se les adjudicó el mínimo  
277 valor de densidad. Adicionalmente se tuvo en cuenta la probabilidad de germinación (pG), la  
278 probabilidad de que las semillas lleguen a lugares adecuados para su desarrollo (pSA), de  
279 acuerdo con el rango altitudinal de las semillas y la cobertura y a las probabilidades de  
280 supervivencia de semillas y plántulas (pSu). En el primer acercamiento se tuvo en cuenta que las  
281 semillas pequeñas tienen una menor probabilidad de establecimiento que semillas grandes  
282 (pSu1), donde se ponderó también la probabilidad de establecimiento de acuerdo al tamaño de la  
283 semilla (Tabla 1), según la relación encontrada por Baraloto y colaboradores (2005).

284 Las tasas de depredación son altas y varían de acuerdo con el tipo de hábitat (Notman &  
285 Gorchov 2001, Stevenson 2007), y son aún desconocidas para las especies de estudio. Por lo  
286 tanto, se asumieron tasas de mortalidad de plántulas y semillas a partir de las reportadas en la  
287 literatura, en diferentes tipos de hábitats, y para semillas dispersadas lejos de los parentales. Para  
288 esto se realizó una búsqueda sistemática en bases de datos (Scopus, Web of Science y Google  
289 académico), con términos de búsqueda como “seed predation in tropical forests”, “seed survival  
290 in tropical forests”, and “seedling survival in tropical forests”, excluyendo registros de Asia por  
291 efectos de *masting* (Curran *et al.* 2000), así como especies pioneras (dado que estas no son  
292 dispersadas por guácharos, Stevenson *et al.* 2017). En total se lograron 796 registros de  
293 supervivencia lejos de árboles parentales (>30 m), incluyendo datos de 35 lugares y 310 especies  
294 de plantas. Se estableció que las tasas de supervivencia de semillas son cerca de 6 veces más  
295 bajas en bosques secundarios que en otros tipos de bosque (Tabla S1), lo que se incluyó en la  
296 calidad de dispersión a diferentes hábitats. Adicionalmente, se encontraron altas tasas de  
297 supervivencia en zonas con tala selectiva, aunque este tipo de cobertura no fue evaluada en este  
298 estudio; sin embargo, si se consideró que la calidad de establecimiento sería similar entre

299 bosques y mosaicos de zonas naturales y cultivos, asumiendo que estos últimos tienen mayor  
300 irradiación, pero más probabilidad de perturbación por efectos de borde y cambios en las  
301 condiciones micro-ambientales (Laurance *et al.* 2002). Finalmente, se estableció un modelo  
302 logarítmico donde la supervivencia de semillas y plántulas disminuye con el tiempo, con los  
303 siguientes valores al final de cada estadio: supervivencia de semillas de 0.10, de plántulas de  
304 0.16, de plántulas grandes (DAP 1-5 cm) de 0.85 y juveniles (DAP 5-10 cm.) de 0.88 (Fig. S3).  
305 Multiplicando todas estas probabilidades de transición, se estimó la probabilidad de que una  
306 semilla logre establecerse en los hábitats adecuados para la especie.

307       Para determinar si la probabilidad de llegar a lugares adecuados depende de la altura a la  
308 cual se encuentran las especies de plantas, se hizo una regresión en donde la altitud intenta  
309 explicar la probabilidad de establecimiento, al igual que para determinar si la llegada de semillas  
310 a distintas coberturas depende de la disponibilidad del hábitat o de la frecuencia de uso por parte  
311 de los guácharos. Se analizó el porcentaje de semillas que llegan a lugares de establecimiento,  
312 comparando entre periodos de anidación (de enero a junio) y no anidación con una prueba de  
313 Mann-Whitney.

314

## 315 **RESULTADOS**

316

317 Los guácharos se movieron en promedio 54.7 km por noche y fueron registrados fuera de la cueva  
318 con más frecuencia en bosques densos de tierra firme con el 21% de los registros, seguido por  
319 mosaicos de cultivos y espacios naturales con 15%, y cultivos de café con 12% de los registros  
320 (Cap. 1). El lugar con mayor probabilidad de caída de semillas correspondió a la cueva principal  
321 del PNN Cueva de los Guácharos (41.5%), seguido por mosaicos de cultivos y hábitats naturales

322 y bosques densos (20 y 21% respectivamente) (Tabla 2). La disponibilidad de hábitat no resultó  
323 ser un buen predictor de la lluvia de semillas en distintas coberturas ( $R^2=0.06$ ,  $F = 0.78$ ,  $gl. = 11$ ,  
324  $p = 0.39$ ), debido a que el área de la cueva aún cuando es muy pequeña acapara la mayor cantidad  
325 de semillas. En cambio, la lluvia de semillas estimada para el conjunto de especies sí estuvo  
326 relacionada con la frecuencia de uso por parte de las aves (Fig. 1,  $R^2=0.82$ ,  $F = 55.5$ ,  $gl. = 11$ ,  $p <$   
327  $0.001$ ), con cada especie de planta por separado mostrando este tipo de asociación (Fig. S2). No  
328 se encontró relación negativa entre el porcentaje de semillas que llegan a hábitats adecuados y la  
329 elevación media de la distribución de las especies ( $F = 0.08$ ,  $n = 9$ ,  $p = 0.78$ ).

330 *Prestoea acuminata* presentó la mayor densidad de semillas en la cueva (1070  
331 semillas.m<sup>-2</sup>.año<sup>-1</sup>), seguida por otra especie de palma (*G. undata*: 483 semillas.m<sup>-2</sup>.año<sup>-1</sup>). Las  
332 que tuvieron menores valores de densidad de semillas fueron *T. lawrencei*, *Hedyosmum*  
333 *cuatrecazanum* y *O. bataua* (11, 37 y 35 respectivamente). En términos de biomasa *G. undata*  
334 mostró el mayor valor (548 gr.m<sup>2</sup>.año), seguido por *Dacryodes olivifera* (505 gr.m<sup>2</sup>.año); y los  
335 menores valores para *H. cuatrecazanum* y *T. lawrencei* (2.2 y 11.9 respectivamente), especies  
336 con semillas más pequeñas. Las especies más abundantes regionalmente fueron *L. applanata*, *P.*  
337 *acuminata*, *Nectandra purpurea* y *H. cuatrecazanum* (>3 ind/ha), mientras que las otras tuvieron  
338 menos de un individuo por hectárea. Esto implica que la dispersión por individuo sería  
339 especialmente alta para *D. olivifera* y *O. bataua*, y los valores más bajos para *H. cuatrecazanum*  
340 (Tabla 3).

341 Todas las especies analizadas mostraron algún grado de germinación (rango: 31 - 98%) o  
342 viabilidad (Tabla 3). Los mayores valores de germinación fueron para *P. acuminata* (98%), *D.*  
343 *olivifera* (94%), *P. acuminata* (92%) y *H. cuatrecazanum* (82%). Los valores más bajos (*O.*  
344 *rugosa* 31% y *N. purpurea* 39%) estuvieron asociados a infestación por hongos en réplicas

345 particulares, por lo que posiblemente estos resultados subestiman el potencial de germinación en  
346 hábitats naturales fuera de la cueva.

347 De acuerdo al estimativo de calidad de dispersión basado en el número de semillas, las  
348 especies con mayor eficiencia de dispersión fueron *D. olivifera* y *G. undata*; y las de menor  
349 fueron *H. cuatrecazanum* y *N. purpurea* (Tabla 3). Según el estimativo basado en biomasa, el  
350 patrón fue similar, teniendo de nuevo a *D. olivifera* como la mejor dispersada, aunque en  
351 segunda posición se ubicó *O. bataua*. *D. olivifera* obtuvo mayores valores debido a que tuvo  
352 valores intermedios de cantidad de semillas dispersadas provenientes de muy pocos individuos  
353 en la zona, un arribo intermedio de semillas a lugares adecuados, muy alta tasa de germinación y  
354 alta tasa de establecimiento con las semillas más grandes dentro del estudio (Fig. 2, Tabla 3). La  
355 palma de milpé (*O. bataua*) presentó características similares en todos estos aspectos, con  
356 valores menores que *D. olivifera* en tasas de viabilidad y probabilidad de llegada a lugares  
357 adecuados (Tabla 3), posiblemente porque es la especie más restringida a tierras bajas. La palma  
358 *G. undata* varió mucho entre los estimativos de eficiencia, ya que tuvo un alto valor según el  
359 número de semillas dispersadas y uno intermedio según la biomasa dispersada. Esta especie tuvo  
360 gran cantidad de semillas dispersadas (Tabla 1), pero la menor probabilidad de llegada a hábitats  
361 adecuados (Tabla 3), lo que se acentúa por tener semillas pequeñas. La palma *P. acuminata*  
362 presentó valores intermedios, por tener la mayor cantidad de semillas dispersadas, la  
363 probabilidad más alta de llegar a hábitats adecuados y muy altas tasas de germinación, pero  
364 densidades poblacionales relativamente altas y semillas relativamente pequeñas.

365 Dentro de los laureles analizados, *N. purpurea* mostró los valores más bajos de eficiencia  
366 de dispersión (Tabla 3), por las bajas tasas de germinación y de probabilidad de caer en lugares  
367 aptos, a pesar de tener valores intermedios de cantidad de dispersión (que se ven disminuidos

368 también por unas densidades poblacionales altas). Patrones similares se obtuvieron para *O.*  
369 *rugosa*, que por tener menor densidad poblacional logra mayores valores de cantidad dispersada  
370 por individuo (Tabla 3). *L. applanata*, mostró mayores valores de germinación y alta  
371 probabilidad de llegar a hábitats adecuados (Tabla 3), y aunque los estimativos de cantidad de  
372 dispersión fueron altos, es bastante abundante en la región (Tabla 1). Los menores valores de  
373 eficiencia se dieron para *H. cuatrecazanum*, debido a que los estimativos de cantidad de  
374 dispersión fueron bajos (Tabla 3), especialmente en términos de biomasa (debido a presentar las  
375 semillas más pequeñas dentro del estudio), y a que la especie es relativamente abundante (Tabla  
376 1). Finalmente, *T. lawrencei* mostró patrones similares a la anterior (Fig. 2), excepto porque la  
377 calidad de la dispersión no es tan baja, por ser una especie poco abundante (Tabla 1).

378 La dispersión resultó ser más efectiva en temporadas de no anidación ( $W = 0$ ,  $n = 13$ ,  $p =$   
379  $0.003$ ). Adicionalmente para las nueve especies analizadas, el porcentaje medio de semillas  
380 llegando a lugares adecuados fue el doble en épocas de no anidación, que en épocas de anidación  
381 (41%, Tabla 4).

382

## 383 **DISCUSIÓN**

384

385 El modelo empleado en este estudio muestra que la lluvia de semillas está relacionada a la  
386 frecuencia de uso por parte de los guácharos, y no a la disponibilidad de hábitat en el área de  
387 estudio. Además, todas las especies evaluadas mostraron posibilidades de germinación,  
388 indicando que no son dañadas en su paso por el tracto digestivo de los guácharos, y también se  
389 muestra que los guácharos son eficientes dispersores dando la posibilidad de establecimiento de  
390 semillas en distintos tipos de hábitat. Esta eficiencia no está relacionada con la altura media



391 sobre el nivel del mar de las plantas, pero sí podría cambiar de acuerdo a los periodos  
392 reproductivos.

393 Los resultados del modelo soportan la idea de que los guácharos son eficientes  
394 dispersores de semillas, al dejar cerca de la mitad de las semillas en hábitats con algún potencial  
395 para su posterior establecimiento. Contrario a lo que se esperaba, no existe una relación entre la  
396 eficiencia de la dispersión y la altitud a la que se encuentran las plantas estudiadas, dado que si  
397 bien muestran preferencia por zonas altitudinales intermedias (Cap. 1), no necesariamente dejan  
398 semillas de estas especies en lugares más adecuados para el establecimiento. Algunas especies  
399 tanto de tierras altas (i.e. *G. undata*) como de tierras bajas (i.e. *D. olivifera* & *O. bataua*) fueron  
400 eficientemente dispersadas. Estas últimas, con los más altos índices de eficiencia de dispersión,  
401 se caracterizan por que son dispersadas en gran cantidad, aparentemente de una población  
402 relativamente poco densa en la región (según las parcelas de vegetación realizadas en la zona,  
403 Cap. 1), y con altas probabilidades de establecimiento en algunos lugares donde las semillas  
404 serían potencialmente liberadas. Por otra parte, las especies de palmas con los mayores valores  
405 de densidad de dispersión, pueden provenir de poblaciones en zonas montañosas, pero que no  
406 caen en tanta proporción en lugares favorables para su establecimiento.

407 La efectividad de la dispersión varía entre las especies de plantas estudiadas, lo que es  
408 común en los pocos estudios en los que se compara la eficiencia de la dispersión  
409 simultáneamente para varias especies (Graham *et al.* 1995, Figueroa-Esquivel 2009, Rother *et al.*  
410 2015), reflejando distintas combinaciones entre la calidad y la cantidad de semillas (Schupp *et al.*  
411 2010). En este estudio los guacharos mostraron ser muy eficientes en el aspecto cuantitativo de la  
412 dispersión para muchas especies de plantas, moviendo gran cantidad de semillas de las nueve  
413 especies focales y de alrededor de otras 43 especies (Stevenson *et al.* 2017). En cuanto al aspecto

414 cualitativo, la contribución es menor, donde se estimó que el 41% de las semillas analizadas  
415 fueron depositadas en la cueva, con un potencial de establecimiento casi nulo.

416 La efectividad en la dispersión intenta abordar el mecanismo de dispersión como un  
417 acercamiento a qué tanto afecta un frugívoro el éxito reproductivo de una planta (Schupp 1993).  
418 Sin embargo, lo más frecuente es encontrar solo componentes de la calidad y cantidad de la  
419 dispersión. Aunque este estudio se basa en pocos componentes (i.e. se debió asumir las tasas de  
420 establecimiento de las diferentes especies en distintos hábitats de acuerdo a la revisión de  
421 literatura), se presenta un acercamiento de cuantos descendientes dejarían individuos de las  
422 especies estudiadas mediante la dispersión por guácharos. *D. olivifera*, *O. bataua* y *G. undata*  
423 presentaron la mayor efectividad en dispersión, sin embargo, cuando se tiene en cuenta el tamaño  
424 de la semilla, el cual está asociado a la probabilidad de establecimiento (Baraloto *et al.* 2005) *G.*  
425 *undata* baja su éxito reproductivo. De acuerdo a un estudio realizado en bosque tropical en el  
426 estado de São Paulo, Brasil, la importancia del tamaño de la semilla, puede determinar la  
427 cantidad dispersada, siendo las especies de semillas pequeñas dispersadas por una mayor  
428 cantidad y variedad de aves, en comparación con semillas grandes (Rother *et al.* 2015). En este  
429 estudio, encontramos que los guácharos dispersan de manera efectiva semillas grandes (ej: *D.*  
430 *olivifera* y *O. bataua*, las cuales miden en promedio más de 1.8 cm de ancho), lo que puede ser  
431 una contribución al éxito reproductivo de estas, debido que pueden tener un relativamente  
432 limitado grupo de dispersores (ej. Wright 2003, Terborgh *et al.* 2008, Bueno *et al.* 2013,  
433 Stevenson *et al.* 2015, Karubian *et al.* 2012).

434 De acuerdo a lo que se esperaba, los guácharos mostraron diferencias dependiendo de si  
435 se encuentran en época de anidación o fuera de la época reproductiva. Fuera de la época  
436 reproductiva la calidad de la dispersión fue mayor, por la disminución en el uso de la cueva y se

437 utilizó en mayor proporción las coberturas que pueden favorecer el reclutamiento y  
438 establecimiento de las semillas dispersadas. A pesar de que casi la mitad de las semillas que  
439 dispersan caen en la cueva durante la época de anidación, encontramos que incluso en las  
440 especies con menor eficiencia de dispersión (*H. cuatrecazanum* y *N. purpurea*), es posible que se  
441 establezcan algunos individuos a partir de semillas dispersadas por los guácharos. Esto se debe a  
442 que los guácharos tienen largos recorridos, visitando muchos tipos de hábitats, durmiendo fuera  
443 de la cueva algunas noches (Holland *et al.* 2009, Cap. 1), y a que el promedio del paso por el  
444 tracto digestivo es de 6 h (Bosque & Parra 1992), lo que genera la posibilidad de llevar semillas  
445 muchos lugares (incluyendo zonas adecuadas para su establecimiento). El tiempo de retención en  
446 el tracto digestivo de aves frugívoras varía, siendo corto en Bulbuls, (*Andropadus* spp.: 12.9 –  
447 17.8 min, Graham *et al.* 1995); Turacos (*Musophaga johnstoni*: 0.6 – 1.8 h, Sun *et al.* 1997), y  
448 largo en otros frugívoros (Calaos, *Ceratogymna* spp.: 1 – 12.7 h, Holbrook & Smith 2000). El  
449 tránsito lento que ocurre en guácharos posibilita llevar semillas muy lejos del parental, dadas las  
450 distancias que recorren en poco tiempo, como en el caso de los guacharos que pueden recorrer  
451 en cuestión de 6 horas distancias de entre 0-112.4 km (Cap. 1, Holland 2009). Esto combinado  
452 con los extensos rangos de hogar (Cap. 1), permite que estas aves frugívoras de gran tamaño,  
453 generen una lluvia de semillas en diferentes tipos de coberturas, las cuales pueden o no ser  
454 favorables para las plantas, pero que dado el uso que estas aves hacen de varias coberturas (Cap.  
455 1), genere alguna probabilidad de establecimiento.

456 El reclutamiento de plántulas de frutos carnosos, la regeneración de bosques y la  
457 dispersión de semillas, están asociadas a la presencia de frugívoros (García *et al.* 2010,  
458 Stevenson 2011). Es por esto que los parches más visitados por frugívoros han sido propuestos  
459 como elementos paisajísticos importantes para ser tenidos en cuenta en planes de conservación

460 (García *et al.* 2010); de esta forma se busca generar dispersión entre parches y continuidad de las  
461 visitas por parte de los frugívoros (Sanford *et al.* 2008, García *et al.* 2010), manteniendo  
462 procesos ecosistémicos. Sin embargo, muchas especies de aves requieren de corredores de  
463 conectividad para atravesar diferentes matrices en el paisaje (Fahrig 2007, Gillies & St. Clair  
464 2010, Eycott *et al.* 2012), por lo que los parches aislados no son garantía de dispersión. En la  
465 escala regional estudiada, existen diferentes grados de fragmentación dentro de los cuales se  
466 tienen registros de los guácharos (Cap. 1), incluso árboles aislados, a los que los guácharos  
467 acceden. En términos de conservación, esta especie tiene esta ventaja, en donde parece no  
468 requerir de conectividad estructural como corredores, los cuales pueden ser costosos y difíciles  
469 de implementar (Simberloff & Cox 1987). Por esta razón es pertinente tener a los guácharos en  
470 cuenta como vínculos móviles que pueden acelerar la recuperación de ecosistemas degradados,  
471 disminuyendo costos de restauración ecológica.

472         Se ha demostrado que, en contextos de intervención humana, incluyendo fragmentación y  
473 tala selectiva, son las plantas de frutos carnosos y semillas grandes las que son más afectadas  
474 (Chapman & Onderdonk 1998, McConkey *et al.* 2012). Esto se debe a que sólo los frugívoros  
475 más grandes son capaces de dispersarlas y algunos estudios han reportado una disminución en el  
476 reclutamiento de estas especies por falta de dispersores de gran tamaño (Chapman & Onderdonk  
477 1998, Wright 2003, Terborgh *et al.* 2008, Bueno *et al.* 2013). Los guácharos tendrían potencial  
478 para cumplir un papel importante en la dispersión de estas semillas de gran tamaño, y/o de otras  
479 especies vegetales de interés, como las de la familia Lauraceae, que dada la alta densidad de  
480 madera tiene varios usos antrópicos y que poseen además un alto potencial de acumular carbono  
481 (King *et al.* 2006, Scabin *et al.* 2012). Adicionalmente, García y colaboradores (2010), plantean  
482 que las aves frugívoras deben ser tenidas en cuenta a la hora de generar planes de conservación

483 para todos los ecosistemas, porque conectan parches en diferentes estados de degradación y de  
484 diferente calidad de hábitat por medio de la deposición de semillas. Anudado a esto, se presenta  
485 que son justamente este grupo de aves, las que pueden tener un punto límite de tolerancia o  
486 mayor susceptibilidad a procesos de transformación de las coberturas, como se ha encontrado en  
487 áreas alto andinas (Renjifo 2001, Kattan *et al.* 1994). El mantenimiento de grandes frugívoros,  
488 fortalece la entrada de semillas a los diferentes parches, lo que conlleva al aumento del  
489 reclutamiento y la regeneración de plantas leñosas, actuando como una forma pasiva y poco  
490 costosa de restauración ecológica (Sekercioglu 2017, García *et al.* 2010, Howe & Miriti 2004).  
491 Esto anudado a que la dispersión de semillas es un proceso ecosistémico, ya que numerosos  
492 valores económicos y no económicos se desprenden de la regeneración de las plantas (García *et*  
493 *al.* 2010, Sekercioglu 2017), y de ahí la relevancia de mantener los guacharos como vínculos  
494 móviles dentro del paisaje.

495

## 496 **AGRADECIMIENTOS**

497

498 Agradecemos a los investigadores que establecieron parcelas de vegetación y que ayudaron a la  
499 determinación de los ejemplares botánicos: Manuel Lequerica, Laura Molina y María Paula  
500 Kairuz. También agradecemos a Santiago Palacios por su apoyo logístico en esta fase y a Laura  
501 Cardona por su colaboración con las bases de datos. A Francisco Henao por realizar análisis de  
502 modelación ecológica de las plantas y a Luis Miguel Renjifo y Juan Benavides por sus  
503 comentarios en la formulación de la propuesta del proyecto. También agradecemos a la Facultad  
504 de Estudios Ambientales y Rurales de la Pontificia Universidad Javeriana por permitirnos el  
505 desarrollo de este proyecto por medio del uso de GIS y mapas de coberturas. Al Laboratorio de

506 Ecología de Bosques Tropicales y Primatología de la Universidad de Los Andes por el apoyo  
507 con el procesamiento y análisis del material vegetal y a Rafael Lozano y los estudiantes de  
508 Ecología por su colaboración con los experimentos de germinación; y por último, agradecemos a  
509 Amazon Conservation Team Colombia, por haber colaborado en la financiación del proyecto, y a  
510 la vicerrectoría de investigaciones de La Universidad de Los Andes por la financiación para  
511 obtener los dispositivos de GPS.

512

### 513 **LITERATURA CITADA**

514

515 AMICO, G. C. AND AIZEN, M. A. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de  
516 Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién?. *Ecol. Austr* 15: 89–100.

517 BARALOTO, C., FORGET, P. M. AND GOLDBERG, D. E. 2005. Seed mass, seedling size and  
518 neotropical tree seedling establishment. *J. Ecol.* 93: 1156–1166.

519 BASKIN, J. M., AND BASKIN, C. C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Sci. Res.*  
520 14: 1–16.

521 BOSQUE, C. AND DE PARRA, O. 1992. Digestive efficiency and rate of food passage in oilbird  
522 nestlings. *Condor* 94: 557–571.

523 BUENO, R. S., GUEVARA, R., RIBEIRO, M. C., CULOT, L., BUFALO, F. S. AND GALETTI, M. 2013.  
524 Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical  
525 megafrugivores. *PloS ONE* 8: e56252.

526 CARDONA L. M. 2016. Dieta y dispersión de semillas por guácharos (*Steatornis caripensis*) en el  
527 PNN cueva de los Guácharos (Huila, Colombia). BSc Thesis Departamento de Ciencias  
528 Biológicas, Universidad de Los Andes, Bogotá.

529 CHAPMAN, C. A. AND ONDERDONK, D. A. 1998. Forests without primates: primate/plant  
530 codependency. *Am. J. Primatol* 45: 127–141.

531 CONNELL, J. H. 1971 On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some  
532 marine animals and in rain forest trees. *In* den Boer P. J., Gradwell G.R. (Eds). *Dynamics*  
533 *of Populations*, pp: 298–312. Center for Agricultural Publishing and Documentation,  
534 Wageningen, The Netherlands

535 CURRAN, L. M. AND LEIGHTON, M. 2000. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed  
536 production of mast-fruiting Dipterocarpaceae. *Ecol Monogr* 70: 101–128.

537 DELOUCHE, J. C., STILL, T. W., RASPET, M. AND LIENHARD, M. 1962. The tetrazolium test for seed  
538 viability. *Mississippi State Univ. State Coll. Techn. Bull.* 51.

539 EYCOTT, A. E., STEWART, G. B., BUYUNG-ALI, L. M., BOWLER, D. E., WATTS, K. AND PULLIN, A.  
540 S. 2012. A meta-analysis on the impact of different matrix structures on species movement  
541 rates. *Landsc Ecol* 27: 1263–1278.

542 FAHRIG, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Funct Ecol* 21:  
543 1003–1015.

544 FIGUEROA-ESQUIVEL, E., PUEBLA-OLIVARES, F., GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H. AND NÚÑEZ-FARFÁN, J.  
545 2009. Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a  
546 fragmented landscape. *Biodivers. Conserv* 18: 3357–3365.

547 GANZHORN, J. U., ARRIGO-NELSON, S., BOINSKI, S., BOLLEN, A., CARRAI, V., DERBY, A., DONATI,  
548 G., KOENIG, A., KOWALEWSKI, M., LAHANN, P., NORSCIA, I., POLOWINSKY, S. Y.,  
549 SCHWITZER, C., STEVENSON, P. R., TALEBI, M. G., TAN, C., VOGEL, E. R. AND WRIGHT, P.  
550 C. 2009. Possible fruit protein effects on primate communities in Madagascar and the  
551 Neotropics. *PLoS ONE* 4: e8253.

- 552 GARCÍA, D., ZAMORA, R. AND AMICO, G. C. 2010. Birds as Suppliers of Seed Dispersal in  
553 Temperate Ecosystems: Conservation Guidelines from Real-World Landscapes. *Conserv*  
554 *Biol* 24: 1070–1079.
- 555 GILBERT, L. E. 1980. Food web organization and conservation of neotropical diversity. *In* M. E.  
556 Soule and B. A. Wilcox (Eds). *Conservation Biology*, pp: 11–33. Sinauer Associates,  
557 Sunderland, Massachusetts.
- 558 GILLIES, C. S. AND ST. CLAIR, C. C. 2010. Functional responses in habitat selection by tropical  
559 birds moving through fragmented forest. *J Appl Ecol* 47: 182–190.
- 560 GRAHAM, C. H., MOERMOND, T. C., KRISTENSEN, K. A. AND MVUKIYUMWAMI, J. 1995. Seed  
561 dispersal effectiveness by two bulbuls on *Maesa lanceolata*, an African montane forest  
562 tree. *Biotropica* 27: 479–486.
- 563 HARMS, K. E., WRIGHT, S. J., CALDERÓN, O., HERNÁNDEZ, A. AND HERRE, E. A. 2000. Pervasive  
564 density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404:  
565 493–495.
- 566 HOLBROOK, K. M. AND SMITH, T. B. 2000. Seed dispersal and movement patterns in two species  
567 of *Ceratogymna* hornbills in a West African tropical lowland forest. *Oecologia* 125: 249–  
568 257.
- 569 HOLBROOK, K. M., SMITH, T. B. AND HARDESTY, B. D. 2002. Implications of long-distance  
570 movements of frugivorous rain forest hornbills. *Ecography* 6: 745–749.
- 571 HOLL, K. D. AND LULOW, M. E. 1997. Effects of Species, Habitat, and Distance from Edge on Post-  
572 dispersal Seed Predation in a Tropical Rainforest. *Biotropica* 29: 459–468.
- 573 HOLLAND, R. A., WIKELSKI, M., KÜMMETH, F. AND BOSQUE, C. 2009. The secret life of oilbirds:  
574 New insights into the movement ecology of a unique avian frugivore. *PLoS ONE* 4: e8264



575 HOWE, H. F. AND SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu Rev Ecol Syst* 13: 201–  
576 228.

577 HOWE, H. F. AND MIRITI, M. N. 2004. When seed dispersal matters. *BioScience* 54: 651–660.

578 JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The Am. Nat.*  
579 104:501–528.

580 KARUBIAN, J., BROWNE, L., BOSQUE, C., CARLO, T., GALETTI, M., LOISELLE, B. A., BLAKE, J. G.,  
581 CABRERA, D., DURÃES, R., LABECCA, F. M., HOLBROOK, K. M., HOLLAND, R., JETZ, W.,  
582 KUMMETH, F., OLIVO, J., OTTEWELL, K., PAPADAKIS, G., RIVAS, G., STEIGER, S., VOIRIN,  
583 B. AND WIKELSKI, M. 2012. Seed dispersal by Neotropical birds: emerging patterns and  
584 underlying processes. *Ornitol. Neotrop.* 23: 9–14.

585 KATTAN, G. H., ALVAREZ-LÓPEZ, H. AND GIRALDO, M. 1994. Forest fragmentation and bird  
586 extinctions: San Antonio eighty years later. *Conserv Biol* 8: 138–146.

587 KING, D. A., DAVIES, S. J., TAN, S. AND NOOR, N. S. M. 2006. The role of wood density and stem  
588 support costs in the growth and mortality of tropical trees. *J. Ecol* 94: 670–680.

589 LAURANCE, W. F., LOVEJOY, T. E., VASCONCELOS, H. L., BRUNA, E. M., DIDHAM, R. K., STOUFFER,  
590 P. C., GASCON, C., BIERREGAARD, R. O., LAURANCE, S. G. AND SAMPAIO, E. 2002.  
591 Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv*  
592 *Biol* 16: 605–618.

593 MCATEE, W. L. 1922. Notes on the food of the Guacharo (*Steatornis caripensis*). *Auk* 39:108–  
594 109.

595 MCCONKEY, K. R., PRASAD, S., CORLETT, R. T., CAMPOS-ARCEIZ, A., BRODIE, J. F., ROGERS, H.  
596 AND SANTAMARIA, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biol. Conserv.* 146: 1–  
597 13.

- 598 MINAMBIENTE. 2005. Plan de manejo 2005-2009. Parque Nacional Natural Cueva de los  
599 Guacharos. Ministerio de Ambiente Vivienda y Desarrollo Territorial. Unidad  
600 administrativa especial del sistema de Parques Nacionales Naturales, Colombia.
- 601 NATHAN, R. AND MULLER-LANDAU, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their  
602 determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15: 278–285.
- 603 NATHAN, R., NATHAN, R., SCHURR, F. M., SPIEGEL, O., STEINITZ, O., TRAKHTENBROT, A. AND  
604 TSOAR, A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 23: 638–  
605 647.
- 606 NEPSTAD, D. C., UHL, C. AND SERRAO, E. A. 1991. Recuperation of a degraded Amazonian  
607 landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248–255.
- 608 NEPSTAD, D. C., UHL, C., PEREIRA, C. A. AND DA SILVA, J. M. C. 1996. A comparative study of  
609 tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76:  
610 25–39.
- 611 NOTMAN, E. AND GORCHOV, D. L. 2001. Variation in Post-dispersal Seed Predation in Mature  
612 Peruvian Lowland Tropical Forest and Fallow Agricultural Sites 1. *Biotropica* 33: 621–  
613 636.
- 614 PERES, C. A. AND VAN ROOSMALEN, M. 2002. Primate frugivory in two species-rich neotropical  
615 forests: implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. *In* D.  
616 J. Levey, W. R. Silva, M. Galetti (Eds). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution*  
617 *and conservation*. pp: 407–421. CABI International, Wallingford, UK.
- 618 VAN DER PIJL, L. 1972. Functional considerations and observations on the flowers of some  
619 Labiatae. *Blumea* 20: 93–103.
- 620 PRADA, C. M. AND STEVENSON, P. R. 2016. Plant composition associated with environmental

621 gradients in tropical montane forests (Cueva de Los Guacharos National Park, Huila,  
622 Colombia). *Biotropica* 48: 568-576.

623 REDFORD, K. H. 1992. The empty forest: Many large animals are already ecologically extinct in  
624 vast areas of neotropical forest where the vegetation still appears intact. *Bioscience* 42:  
625 412–422.

626 RESTREPO, C., L. M. RENJIFO, AND P. MARPLES. 1997. Frugivorous birds in fragmented  
627 Neotropical montane forests: landscape pattern and body mass distribution. In W. F.  
628 Laurance and R. O. Bierregaard Jr., editors. *Tropical forest remnants*. pp: 171–189.  
629 University of Chicago Press, Chicago.

630 RENJIFO, L. M. 2001. Effect of natural and anthropogenic landscape matrices on the abundance of  
631 subandean bird species. *Ecol App* 11: 14–31.

632 RIDLEY, H. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. pp 744. Reeve, Ashford, Kent.

633 ROJAS-LIZARAZO, G. 2016. Dieta y reproducción en una colonia de guácharos (*Steatornis*  
634 *caripensis*) de alta montaña en Colombia. *Ornitología Colombiana*. 15: 53–69.

635 ROTHER, D. C., PIZO, M. A. AND JORDANO, P. 2016. Variation in seed dispersal effectiveness: the  
636 redundancy of consequences in diversified tropical frugivore assemblages. *Oikos* 125:  
637 336–342.

638 SANFORD, M. P., MANLEY P. N. AND MURPHY. D. D. 2008. Effects of urban development on ant  
639 communities: implications for ecosystem services and management. *Conserv Biol* 23:131–  
640 141.

641 SCABIN, A. B., COSTA, F. R. C. AND SCHOENGART, J. 2012. The spatial distribution of illegal  
642 logging in the Anavilhanas archipelago (Central Amazonia) and logging impacts on  
643 species. *Environ Conserv* 39: 111–121.

- 644 SCHUPP, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *In*  
645 *Vegetario* 107: 15–29
- 646 SCHUPP, E. W., JORDANO, P. AND GÓMEZ, J. M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a  
647 conceptual review. *New Phytol.* 188: 333–353.
- 648 SEKERCIOGLU, C. H. 2017. Increasing awareness of avian ecological function Increasing awareness  
649 of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol.* 21: 464–471.
- 650 SIMBERLOFF, D. AND COX, J. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conserv*  
651 *Biol* 1: 63–71.
- 652 STEVENSON, P. R. 2007. A test of the escape and colonization hypotheses for zoochorous tree  
653 species in a Western Amazonian forest. *Plant Ecol* 190: 245–258.
- 654 STEVENSON, P. R. 2011. Pulp–seed attachment is a dominant variable explaining legitimate seed  
655 dispersal: a case study on woolly monkeys. *Oecologia* 166: 693–701.
- 656 STEVENSON, P. R., CASTELLANOS, M. C., PIZARRO, J. C. AND GARAVITO, M. 2002. Effects of seed  
657 dispersal by three ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park,  
658 Colombia. *Int. J. Primatol.* 23: 1187–1204.
- 659 STEVENSON, P. R. AND GARCÍA, C. 2003. Modelos para predecir las distancias de dispersión de  
660 semillas por micos churucos (*Lagothrix lagothricha*): Aportes de estudios en campo y en  
661 cautiverio. *UniveSci* 8: 13–22.
- 662 STEVENSON, P. R. AND GUZMÁN-CARO, D. C. 2013. Procesos ecosistémicos provenientes del papel  
663 de los monos churucos (*Lagothrix lagothricha*) como dispersores de semillas. *In* T. H.  
664 Defler, P. R. Stevenson, M. L. Bueno and D. C. Guzmán (Eds). *Primates Colombianos en*  
665 *Peligro de Extinción*. pp: 332–347. Asociación Primatológica Colombiana, Bogotá.
- 666 STEVENSON, P. R., LINK, A., ONSHUUS, A., QUIROZ, A. J. AND VELASCO, M. 2014. Estimation of

667 seed shadows generated by Andean woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha lugens*). Int J.  
668 Primatol. 35: 1021–1036.

669 STEVENSON, P. R., LINK, A., GONZÁLEZ-CARO, S. AND TORRES-JIMÉNEZ, M. F. 2015. Frugivory in  
670 Canopy Plants in a Western Amazonian Forest: Dispersal Systems, Phylogenetic  
671 Ensembles and Keystone Plants. PLoS ONE 10: e0140751.

672 STEVENSON, P. R., CARDONA, L. M., ACOSTA-ROJAS, D. C., HENAO-DÍAZ, F. AND CÁRDENAS, S.  
673 2017. Diet of Oilbirds (*Steatornis Caripensis*) in Cueva de los Guácharos National Park  
674 (Colombia): Temporal Variation in Fruit Consumption, Dispersal, and Seed  
675 Morphology. Ornitol. Neotrop. 28: 295–307.

676 SUN, C., IVES, A. R., KRAEUTER, H. J. AND MOERMOND, T. C. 1997. Effectiveness of three turacos  
677 as seed dispersers in a tropical montane forest. Oecologia 112: 94–103.

678 TANNENBAUM B. AND WREGE P. 1978 Ecology of the guacharo (*Steatornis caripensis*) in  
679 Venezuela. Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales 38:83–  
680 90.

681 TELLO, N. S., STOJAN-DOLAR, M. AND HEYMANN, E. W. 2008. A sight and video record of the  
682 oilbird, *Steatornis caripensis*, in Peruvian lowland Amazonia. J. Ornithol 149:267–269

683 TERBORGH, J., NUÑEZ-ITURRI, G., PITMAN, N. C., VALVERDE, F. H. C., ALVAREZ, P., SWAMY, V.,  
684 PRINGLE, E. G. AND PAINE, C. E. T. 2008. Tree recruitment in an empty forest. Ecology 89:  
685 1757–1768.

686 THOMAS, B. T. 1999. Family Steatornithidae (Oilbird). In J. Del Hoyo, E. Elliott, J. Sargatal (Eds).  
687 Handbook of the Birds of the World pp: 244–250. Vol 5. Lynx Ediciones, Barcelona.

688 TRAVESET, A. AND VERDÚ, M. 2002. A Meta-analysis of the Effect of Gut Treatment on Seed  
689 Germination. In D. J. Levey, W. R. Silva, M. Galetti (Eds). Seed dispersal and frugivory:

690 ecology, evolution and conservation. pp: 339–350. CABI International, Wallingford, UK.

691 TRAVESET, A., RODRÍGUEZ-PÉREZ, J. AND PÍAS, B. 2008. Seed trait changes in dispersers' guts and  
692 consequences for germination and seedling growth. *Ecology* 89: 95-106.

693 WRIGHT, S. J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical  
694 forests. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 6: 73–86

695 ZIMMERMAN, J. K., PASCARELLA, J. B. AND AIDE, T. M. 2000. Barriers to forest regeneration in an  
696 abandoned pasture in Puerto Rico. *Restor Ecol* 8: 350-360.

697 **TABLAS**

698 TABLA 1. Especies de plantas estudiadas y sus características, en términos de rango altitudinal,  
 699 densidad de individuos y cantidad de semillas dispersadas en la cueva principal del PNN Cueva  
 700 de Los Guácharos (Huila, Colombia). También se muestra el peso seco de la semilla.

<b>Especie</b>	<b>Rango medio de elevación (msnm)</b>	<b>mínima (msnm)</b>	<b>máxima (msnm)</b>	<b>Densidad (ind/ha)</b>	<b>Cantidad semillas (#/m<sup>2</sup>.año)</b>	<b>Peso semilla (gr)</b>	<b>Biomasa (gr/m<sup>2</sup>*año)</b>
<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i> <sup>1</sup>	2264	1145	3382	3.8	37	0.01	2.2
<i>Geonoma undata</i> <sup>2</sup>	2175	1200	3150	0.2	483.4	0.09	84.6
<i>Licaria applanata</i> <sup>3</sup>	2150	1600	2700	3.1	125.6	1.44	327.8
<i>Prestoea acuminata</i> <sup>2</sup>	2075	1500	2650	3.5	1069.9	0.31	547.8
<i>Nectandra purpurea</i> <sup>3</sup>	1950	1300	2600	4.1	135.7	2.48	344.7
<i>Ocotea rugosa</i> <sup>3</sup>	2050	1600	2500	0.3	118.3	0.37	78.1
<i>Dacryodes olivifera</i> <sup>4</sup>	1095	490	1700	0.1	90.2	5.15	504.7
<i>Trattinnickia lawrencei</i> <sup>4</sup>	673	140	1205	0.1	10.9	0.36	11.9
<i>Oenocarpus bataua</i> <sup>2</sup>	475	50	900	0.1	35.4	3.91	301.1

701 \* Familias de las especies focales: <sup>1</sup>Chloranthaceae, <sup>2</sup>Arecaceae, <sup>3</sup>Lauraceae y <sup>4</sup>Burseraceae

702 TABLA 2. Estimativos del total de semillas dispersadas por guácharos (*Steatornis caripensis*) en  
 703 diferentes tipos de coberturas en el sur de los Andes de Colombia, para 9 especies de plantas.

Cobertura	<i>O. bataua</i>	<i>T. lawrencei</i>	<i>D. olivifera</i>	<i>O. rugosa</i>	<i>N. purpurea</i>
Bosque Denso de Tierra Firme	21	267	291	26	54
Bosque Fragmentado o Intervenido	0	4	4	12	2
Café	21	0	23	72	74
Cueva	169	416	434	349	265
Mosaico de Cultivos y Espacios Naturales	6	0	6	64	47
Mosaico de Pastos con Espacios Naturales	13	12	17	38	0
Pastos y Cultivos	3	2	8	22	47
Ríos y Lagunas	0	0	0	0	3
Vegetación Secundaria o en Transición	65	95	111	6	5
Herbazales y Arbustales	0	0	0	0	0
Plantacion Forestal	0	0	0	0	0
Zonas Urbanas	0	0	0	0	0
Zonas quemadas, Desnudas o Degradadas	0	0	0	0	0
<b>Total</b>	<b>298</b>	<b>795</b>	<b>894</b>	<b>590</b>	<b>497</b>

	<i>P. acuminata</i>	<i>L. applannata</i>	<i>G. undata</i>	<i>H. cuatrecazanum</i>	Total semillas
Bosque Denso de Tierra Firme	252	239	33	361	1545
Bosque Fragmentado o Intervenido	52	3	58	44	180
Café	29	58	0	91	367



Cueva	395	295	374	556	3252
Mosaico de Cultivos y Espacios Naturales	931	506	15	78	1652
Mosaico de Pastos con Espacios Naturales	36	19	0	25	161
Pastos y Cultivos	67	43	29	0	222
Ríos y Lagunas	0	0	0	0	3
Vegetación Secundaria o en Transición	75	29	28	38	451
Herbazales y Arbustales	0	0	0	0	0
Plantacion Forestal	0	0	0	0	0
Zonas Urbanas	0	0	0	0	0
Zonas quemadas, Desnudas o Degradadas	0	0	0	0	0
<b>Total</b>	<b>1836</b>	<b>1192</b>	<b>537</b>	<b>1193</b>	<b>7833</b>

704

705 TABLA 3. Efectividad de dispersión por guácharos en el Sur de los Andes Colombianos, a partir  
 706 de dos parámetros de eficiencia basados en cantidad de semillas dispersadas (Eficiencia 1) y  
 707 biomasa de semillas dispersadas (Eficiencia 2), donde la calidad de la dispersión incluye la  
 708 probabilidad de germinación y de establecimiento (basado en el % que llegan a hábitats adecuados  
 709 para la especie).  
 710

<b>Especie</b>	<b>N</b>	<b>% en habitat adecuado</b>	<b>Prob. Germina /viab</b>	<b>Prob. establece</b>	<b>Cantidad /ind</b>	<b>Cantidad dispersada (gr.m<sup>2</sup>.año)</b>	<b>Eficiencia 1</b>	<b>Eficiencia 2</b>
<i>H. cuatrecazanum</i>	1193	53	0.82	0.16	9.7	0	1.1	0
<i>G. undata</i>	537	26	0.73	0.07	2417	212	111.2	22
<i>L. applanata</i>	1192	66	0.52	0.24	41	48	4.8	12
<i>P. acuminata</i>	1836	70	0.98	0.25	306	78	63.7	38
<i>N. purpurea</i>	497	37	0.39	0.08	33	42	1.1	3
<i>O. rugosa</i>	590	37	0.31	0.09	394	130	9.7	7
<i>D. olivifera</i>	894	51	0.94	0.14	902	2524	163.8	664
<i>T. lawrencei</i>	795	47	0.75	0.14	109	60	10.1	13
<i>O. bataua</i>	298	42	0.46	0.07	354	1506	14.0	97

711

712 TABLA 4. Porcentaje de semillas que llegan a lugares adecuados para su establecimiento en  
 713 épocas de anidación (usualmente primer semestre del año) y no anidación (segundo semestre del  
 714 año) en el PNN Cueva de los Guacharos (Huila, Colombia).

Especie	N	% Anida	% No Anida
<i>Hedyosmum cuatrecazanum</i>	1193	43	74
<i>Geonoma undata</i>	537	26	N.A
<i>Licaria applanata</i>	1192	56	66
<i>Prestoea acuminata</i>	1836	45	87
<i>Nectandra purpurea</i>	497	37	N.A
<i>Ocotea rugosa</i>	590	24	100
<i>Dacryodes olivifera</i>	894	51	N.A
<i>Trattinnickia lawrencei</i>	795	47	N.A
<i>Oenocarpus bataua</i>	298	42	N.A

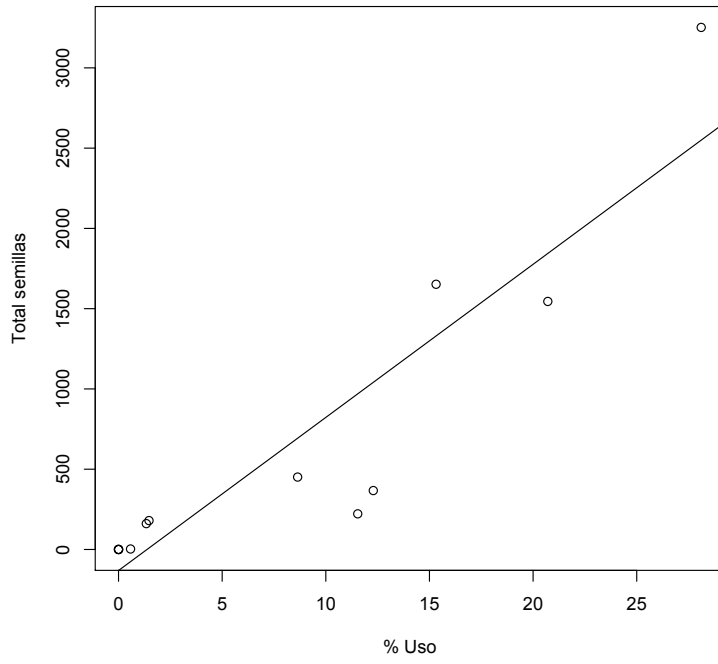
715

716 **LEYENDAS DE FIGURAS**

717 FIGURA 1. Relación mostrando como el uso del hábitat en diferentes tipos de coberturas (cada  
718 punto es un tipo de cobertura), explica una porción importante de la variación en lluvia de  
719 semillas dispersadas por los guácharos del PNN Cueva de Los Guacharos (Huila, Colombia).

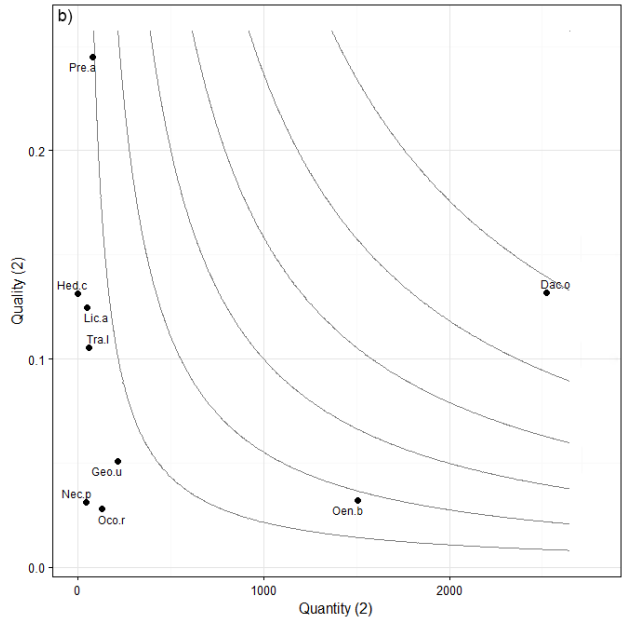
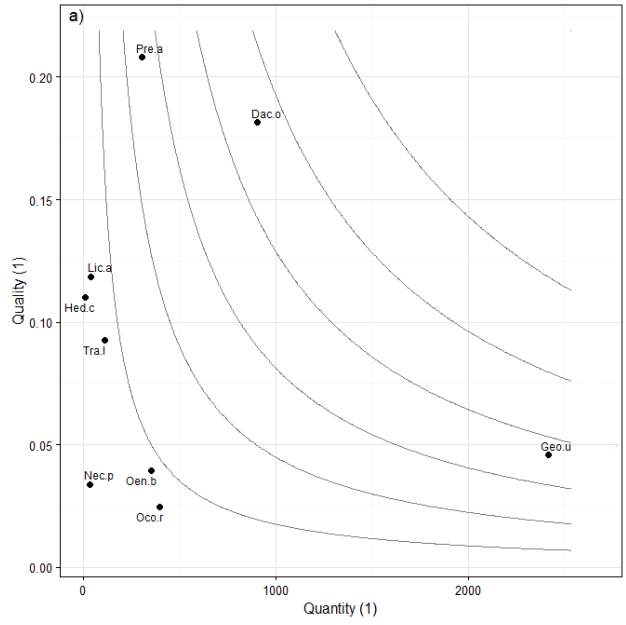
720

721 FIGURA 2. Eficiencia de la dispersión de semillas por guacharos para 9 especies de plantas,  
722 según dos estimativos de cantidad de dispersión (a) basado en el número de semillas dispersadas  
723 y teniendo en cuenta una ponderación por el tamaño de las semillas y (b) basado en la biomasa  
724 de semillas dispersadas y escalando a unidades de individuos dispersados por guácharos en el  
725 Sur de los Andes de Colombia.



726 **Figura 1.**

727



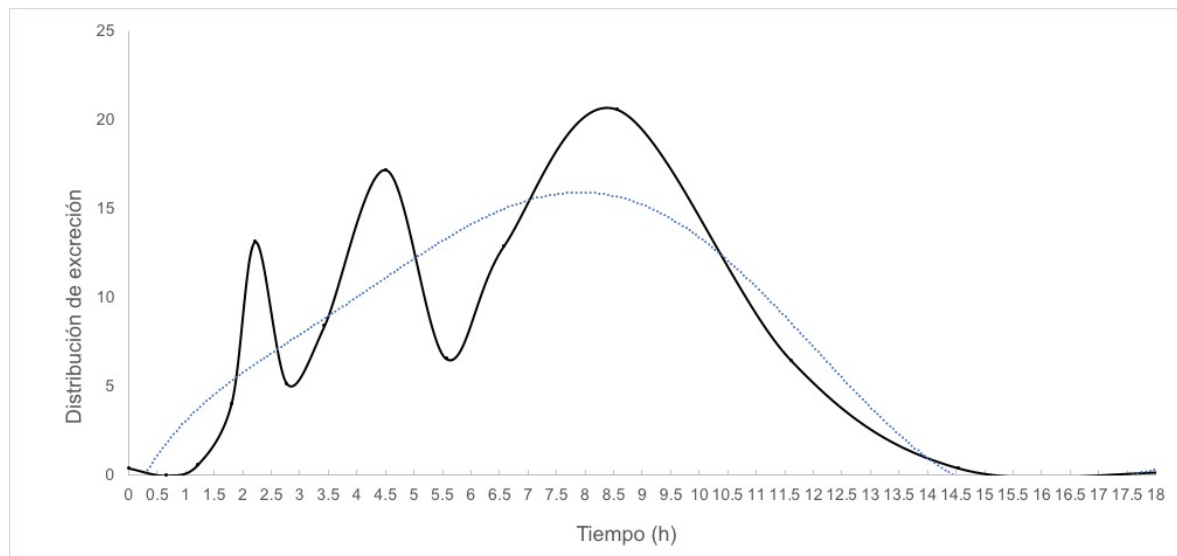
728

729 **Figura 2.**

730 **INFORMACIÓN SUPLEMENTARIA**

731

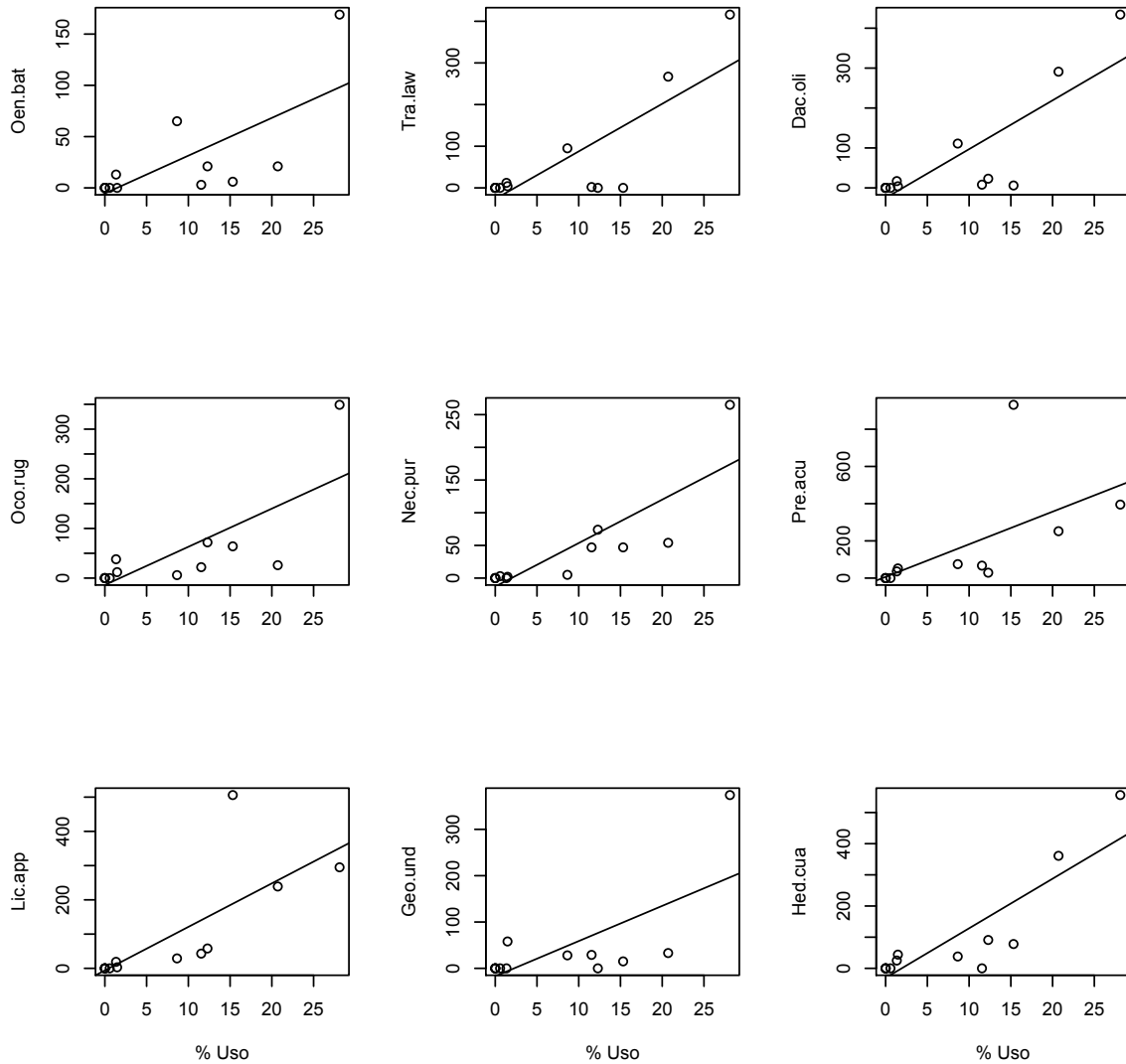
732



733

734 **Figura S1.** Tiempo de retención de alimento por parte de guácharos cautivos (línea continua  
735 basada en Bosque & Parra 1992) y el modelo polinómico (punteada azul) empleado para predecir  
736 la llegada de semillas a distintos lugares donde ocurrió desplazamiento de estas aves.

737



738

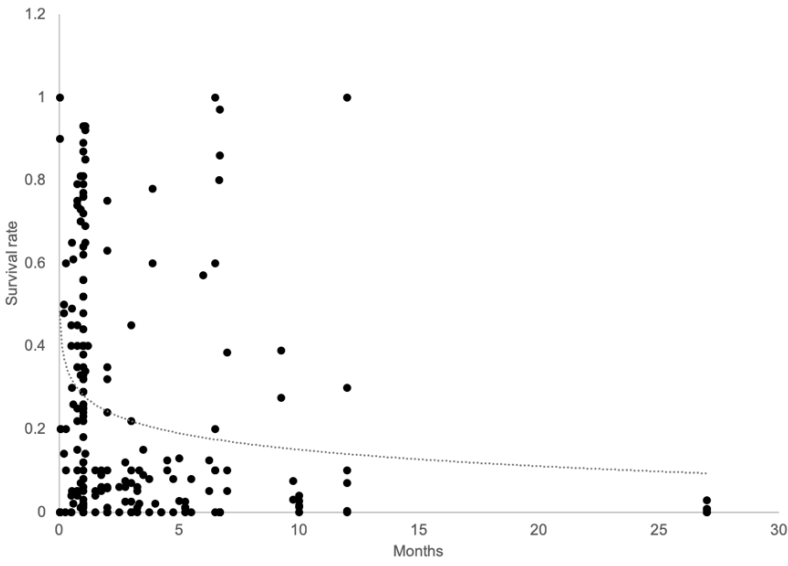
739 **Figura S2.** Relación entre el porcentaje de uso de diferentes tipos de cobertura y la sombra de  
 740 semillas que los guacharos depositan en cada una de ellas, en el Sur de los Andes de Colombia.

741



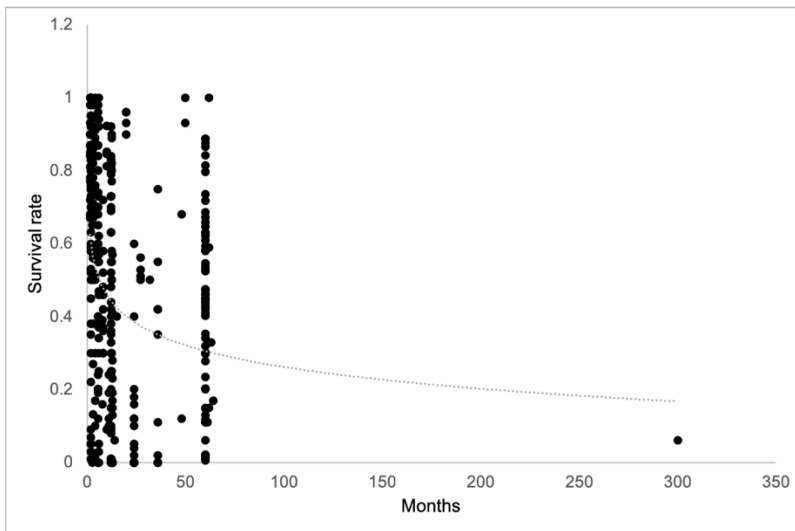
742

743 (a)



744

745 (b)



746

747 **Figura S3.** Modelos de supervivencia para (a) semillas y (b) plántulas estimados a partir del

748 ajuste logarítmico de datos obtenidos de la literatura.

749

750 **Tabla S1.** Probabilidad de supervivencia de semillas y plántulas en distintos hábitats, según una  
 751 revisión de la literatura.

<b>Estadío</b>	<b>Bosque</b>	<b>Cultivo</b>	<b>Fragmento</b>	<b>Tala</b>	<b>Pastizal</b>	<b>Secundario</b>	<b>Total</b>
Plántula	0.46	0.36	0.43	0.67	0.30	0.14	0.46
Semilla	0.26	0.42	0.33		0.28	0.05	0.25
Semilla/plántula	0.29		0.22				0.28
Supervivencia promedio	0.39	0.38	0.36	0.67	0.29	0.06	0.37

752

## CONCLUSIONES GENERALES Y RECOMENDACIONES

En esta investigación se presentó un acercamiento a la ecología del movimiento con relación a una colonia de guácharos en Colombia que tiene repercusiones en una variedad de procesos ecológicos en la zona, como la dispersión de semillas. Este estudio confirma que los guácharos son aves con una gran capacidad de movimiento (en promedio 54.7 km por noche reportados para la colonia); con un rango de hogar, por primera vez reportado para esta especie, de aproximadamente 5189 km<sup>2</sup>. Dados estos amplios movimientos y sus condiciones, es posible considerar que los guácharos tienen un papel importante como movilizadores de semillas a largas distancias en la zona de estudio. De igual forma se comprobó que los guácharos son eficientes en la dispersión de semillas en términos de cantidad y calidad. Este estudio permitió además considerar algunas posibles diferencias con relación a la época reproductiva los guácharos, periodo en el que utilizan en mayor proporción la cueva y que esto pudiera tener repercusiones en la eficiencia de la dispersión, la cual aumenta en la época no reproductiva y disminuye en la época reproductiva en la que dejan más de la mitad de las semillas que consumen en la cueva, donde no se pueden establecer. Este sería un aspecto, derivado de este trabajo de grado, que valdría la pena conocer en relación a los momentos de fructificación de las plantas que potencialmente dispersarían.

En términos de conservación, el conocimiento de los procesos de dispersión en ambientes fragmentados e intervenidos puede ser aplicado para reducir las tasas de degradación y aumentar las tasas de regeneración manteniendo viabilidad poblacional de muchas especies. Conocer los aspectos paisajísticos que promueven el movimiento de los guácharos provee herramientas de manejo a escalas locales y regionales, pues se evidenció que las plantas de consumo funcionan como puntos atrayentes, y que a su vez, estas pueden ser eficazmente dispersadas a nuevos territorios. Por lo tanto, el mantenimiento o establecimiento de las especies de consumo puede ser usado como una acción clave cuando exista el interés de restaurar, promover la regeneración, y generar corredores con bajo costo económico. La dispersión de semillas en paisajes fragmentados es un proceso de especial interés para la conservación de las comunidades de plantas, tanto a nivel taxonómico como funcional, pues algunos de los dispersores capaces de movilizar semillas grandes (ej. churucos, monos

<sup>3</sup>Corresponding author, email: sashacaho@gmail.com

araña, dantas) no son capaces de sobrepasar fragmentos a largas distancias. Constatar que algunas especies de plantas están siendo eficientemente dispersadas permite comprender de una mejor manera el papel importante que tiene el proceso de dispersión de los guácharos para la conservación de estas especies, siendo vínculos móviles.

Por otro lado, a pesar de que los dispositivos de rastreo permiten un mayor conocimiento de especies con gran movilidad, y además nocturnas, una de las limitaciones de este estudio fue el número de individuos rastreados ( $N = 3$  de 5 iniciales). Una de las razones, es que no se colectaron datos de dos de los individuos capturados inicialmente, y a pesar de que es imposible saber que pasó con ellos, existe una alta posibilidad de que, en el tiempo de duración de la batería del dispositivo, las aves no hayan regresado a la cueva imposibilitando la descarga de los datos. Por esta razón, es recomendable que futuras investigaciones usen dispositivos que descarguen los datos satelitalmente, especialmente para monitorear individuos en fuera de la época de anidación. Así mismo, la aproximación que se hizo de la efectividad de la dispersión, no fue teniendo en cuenta árboles individuales como se hace usualmente, debido a la dificultad de observar especies nocturnas y a la escala espacial en la que se mueven. Si bien esto podría ser complementado con análisis genéticos de parentales posibles, involucraría un marco conceptual mucho más amplio que el usado aquí. Finalmente, otro limitante es la escasa información sobre las tasas de mortalidad de semillas y plántulas de las especies estudiadas. Es conveniente que se realicen estudios en donde se estimen las tasas de mortalidad de semillas y plántulas de algunas especies de interés (ej. algunas especies de la familia Lauraceae son usadas como maderables), cuyos resultados podrían tener repercusiones en la toma de decisiones y en el manejo por parte de los habitantes de la zona. Además, estudios que incluyan la regeneración de plántulas en puntos frecuentes y distancias de dispersión de las semillas pueden ayudar a explicar a profundidad el funcionamiento del sistema de dispersión de los guácharos.

Por último, vale la pena destacar el análisis de factores de nicho ecológico (ENFA), el cual provee una medida del nicho realizado dentro de las condiciones del área de estudio (Hirzel et al., 2002), y ofrece ventajas para el estudio de preferencias de hábitat de individuos, comunidades o especies porque sólo requiere registros de presencia, y por ser un análisis que no es afectado por pseudoreplicación espacial (Hirzel et al., 2002; Basille et al., 2008).

Sin embargo, se debe tener en cuenta es un método descriptivo por lo que al interpretarlo no se deben extraer relaciones de causalidad (Hirzel et al., 2002; Basille et al., 2008).

Esta investigación se basó en la pregunta: ¿Cuál es la frecuencia de uso de distintos tipos de coberturas por parte de una población de Guacharos que habita en el sur de los Andes de Colombia, y qué repercusiones tienen sus patrones de movimiento en la eficiencia de la dispersión de semillas? Ante esta, la respuesta que encontré es que, a pesar de que los guácharos utilizan en gran cantidad la cueva, también tienen preferencias por los bosques densos de alturas menores a 3000 msnm. Dados sus amplios recorridos y sus patrones de vuelo, estimamos que para las especies de plantas de tierras bajas como de tierras altas, logran valores intermedios de efectividad de dispersión. Sin embargo, a pesar de no ser los dispersores más eficientes, su importancia para la conservación radica en que son vínculos móviles que pueden estar manteniendo el flujo genético y la regeneración de plantas a escalas regionales.

## LITERATURA CITADA

- Amico, G. C., & Aizen, M. A. (2005). Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién?. *Ecología austral*, 15(1), 89-100.
- Basille, M., Calenge, C., Marboutin, E., Andersen, R., & Gaillard, J. M. (2008). Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological modelling*, 211(1-2), 233-240.
- Bosque, C., & de Parra, O. (1992). Digestive efficiency and rate of food passage in oilbird nestlings. *Condor*, 557-571.
- Cardona L. M. (2016). Dieta y dispersión de semillas por guácharos (*Steatornis caripensis*) en el PNN cueva de los Guácharos (Huila, Colombia). Tesis de Pregrado, Biblioteca Universidad de Los Andes.
- Correa, D. F., Álvarez, E., & Stevenson, P. R. (2015). Plant dispersal systems in Neotropical forests: Availability of dispersal agents or availability of resources for constructing zoochorous fruits? *Global Ecology and Biogeography*, 24(2), 203–214. <http://doi.org/10.1111/geb.12248>
- Cunningham, M. A., & Johnson, D. H. (2011). Seeking parsimony in landscape metrics. *Journal of Wildlife Management*, 75(3), 692–701. <http://doi.org/10.1002/jwmg.85>
- Gillies, C. S., & St. Clair, C. C. (2010). Functional responses in habitat selection by tropical birds moving through fragmented forest. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 182–190.
- Herrmann, J. D., Carlo, T. A., Brudvig, L. A., Damschen, E. I., Haddad, N. M., Levey, D. J., ... Tewksbury, J. J. (2016). Connectivity from a different perspective: Comparing seed dispersal kernels in connected vs. unfragmented landscapes. *Ecology*, 97(5), 1274–1282.
- Hirzel, A. H., Hausser, J., Chessel, D., & Perrin, N. (2002). Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data?. *Ecology*, 83(7), 2027-2036.
- Hobbs, R. J., & Yates, C. J. (2003). Turner Review No. 7. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany*, 51(5), 471-488.
- Holland, R. A., Wikelski, M., Kümmeth, F., & Bosque, C. (2009). The secret life of oilbirds:

- New insights into the movement ecology of a unique avian frugivore. *PLoS ONE*, 4(12), 1–6.
- Holt, D. B. (1995). How consumers consume: A typology of consumption practices. *Journal of consumer research*, 22(1), 1-16.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13, 201-228.
- Karubian, J., Browne, L., Bosque, C., Carlo, T., Galetti, M., Loiselle, B. A., .. & Holbrook, K. M. (2012). Seed dispersal by Neotropical birds: emerging patterns and underlying processes. *Ornitologia Neotropical*, 23, 9- 14.
- McAtee, W. L. (1922). Notes on the food of the Guacharo (*Steatornis caripensis*). *The Auk*. 39(1):108-109.
- Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science (New York, N.Y.)*, 313(5788), 786–788.
- Nathan, R., Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal, 23(April), 638–647.
- Peres, C. A., & Van Roosmalen, M. (2002). Primate frugivory in two species-rich neotropical forests: implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing, Wallingford, 407-421.
- Rojas-Lizarazo, G. (2016). Dieta y reproducción en una colonia de guácharos (*Steatornis caripensis*) de alta montaña en Colombia. *Ornitología Colombiana*, (15).
- Stevenson P. R., Link A, González-Caro S, Torres-Jiménez MF (2015) Frugivory in Canopy Plants in a Western Amazonian Forest: Dispersal Systems, Phylogenetic Ensembles and Keystone Plants. *PLoS One*, doi:10.1371/journal.pone.0140751
- Stevenson et 2017
- Tannenbaum B, Wrege P (1978) Ecology of the guacharo (*Steatornis caripensis*) in Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 38:83–90
- Tello NS, Stojan-Dolar M, Heymann EW (2008) A sight and video record of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Peruvian lowland Amazonia. *J Ornithol* 149:267–269

- Thomas BT (1999) Family Steatornithidae (Oilbird). In: Del Hoyo J, Elliott E, Sargatal J (eds) Handbook of the Birds of the World, Vol. 5. Lynx Ediciones, Barcelona, pp 244–250
- Tilman, D., & Lehman, C. (2001). Human-caused environmental change: Impacts on plant diversity and evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5433–5440. <http://doi.org/10.1073/pnas.091093198>
- Valenta, K., Brown, K. a., Melin, A. D., Monckton, S. K., Styler, S. a., Jackson, D. a., & Chapman, C. a. (2015). It's Not Easy Being Blue: Are There Olfactory and Visual Trade-Offs in Plant Signalling? *Plos One*, 10(6), e0131725. [doi:10.1371/journal.pone.0131725](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131725).



## **ANEXOS**

### **Anexo 1.**

#### Revistas consideradas

Artículo 1. Uso de hábitat, rango de acción y patrones de movimiento de guácharos (*Steatornis caripensis*) en el sur de los Andes de Colombia: Este artículo será sometido en los próximos días a *Journal of Movement Ecology* ya que incluye datos novedosos sobre los patrones de movimiento de los guácharos. Esta revista es de libre acceso, lo cual consideramos importante a la hora de difundir este tipo de datos que son constantemente comparados con otros estudios. Dentro de sus temas específicos se encuentran los patrones de cualquier fenómeno de movimiento de los organismos por lo cual consideramos que está dentro de los intereses de la revista por su especificidad en la evaluación de los patrones de movimiento de los guácharos.

Artículo 2. Eficiencia en la dispersión de semillas por guácharos (*Steatornis caripensis*) en el sur de los Andes de Colombia: Este artículo será sometido próximamente a *Biotropica* por el enfoque en un proceso ecológico que tiene aplicación en la conservación. Esta revista es de amplia difusión y tiene intereses interdisciplinarios de estudios ecológicos del trópico haciendo énfasis en manejo y conservación.