

# La maduración de frutos en árboles aislados de *Acnistus arborescens* (Solanaceae) fomenta la dispersión de semillas por aves en un parque urbano costarricense

Recibido: 12/09/2025      Aceptado: 22/01/2026

Sergio Gabriel Quesada-Acuña <sup>1</sup> , Harold Arias-LeClaire <sup>2</sup> , Carolina Seas <sup>3</sup> , Paola Gastezzi-Arias <sup>4</sup> , Gabriela Pérez Gómez <sup>5</sup> 

1. Universidad Estatal a Distancia, Vicerrectoría de Investigación, Laboratorio de Ecología Urbana, 2050 Sabanilla, San José, Costa Rica; [squesadaa@uned.ac.cr](mailto:squesadaa@uned.ac.cr)

2. Universidad Estatal a Distancia, Vicerrectoría de Investigación, Laboratorio de Ecología Molecular y Evolutiva, 2050 Sabanilla, San José, Costa Rica; [ariash@uned.ac.cr](mailto:ariash@uned.ac.cr)

3. Universidad Estatal a Distancia, Vicerrectoría de Investigación, Unidad de Ciencia Abierta, 2050 Sabanilla, San José, Costa Rica; [cseas@uned.ac.cr](mailto:cseas@uned.ac.cr)

4. Universidad Estatal a Distancia, Vicerrectoría de Investigación, Laboratorio de Vida Silvestre y Salud, 2050 Sabanilla, San José, Costa Rica; [pgastezzi@uned.ac.cr](mailto:pgastezzi@uned.ac.cr)

5. Universidad Estatal a Distancia, Vicerrectoría de Investigación, Laboratorio de Vida Silvestre y Salud, 2050 Sabanilla, San José, Costa Rica; [gperez@uned.ac.cr](mailto:gperez@uned.ac.cr)

**RESUMEN:** La dispersión de semillas es un factor clave de la regeneración natural y sucede en todo tipo de áreas verdes, incluso en aquellas rodeadas por urbanismo, donde las investigaciones sobre este tema son escasas. **Objetivo:** Comparar la ornitocoria en tres micrositios de un parque urbano: césped, borde de bosque y bajo árboles aislados de *Acnistus arborescens*, considerando aspectos ecológicos, fenológicos y climáticos. La metodología adoptada fue cuantitativa, con un diseño cuasiexperimental y enfoque comparativo: hicimos dos muestreos por mes durante doce meses consecutivos, colocando veinte trampas de semillas (0,71 m x 0,71 m) en cada micrositio para cuantificar la dispersión y analizar la germinación. Como resultados, detectamos más excretas en época lluviosa y bajo árboles aislados con frutos maduros. La cantidad de semillas excretadas y de semillas libres no difiere entre épocas ni entre micrositios, pero se acumula bajo árboles con frutos maduros. La riqueza de especies dispersadas, diversidad y dominancia fue mayor en el borde de bosque. La abundancia de semillas fue mayor bajo árboles aislados. El porcentaje de germinación no mostró diferencia entre tratamientos. La variable “maduración de frutos” mostró efecto sobre la cantidad de excretas de aves. Las variables “etapa fenológica”, “viento” y “maduración de los frutos” mostraron efecto sobre la dispersión de semillas en excretas de aves. En conclusión, nuestra investigación indica que la densidad de excretas y semillas dispersadas aumenta con la presencia de frutos maduros en los árboles aislados y que la diversidad de las especies vegetales dispersadas se mantiene alta en el borde de bosque. Los patrones ecológicos estudiados son aplicables a la restauración ecológica de ecosistemas urbanos.

**Palabras clave:** Ecología urbana; germinación; regeneración natural; ornitocoria; lluvia de semillas

**ABSTRACT:** “Fruit ripening on isolated *Acnistus arborescens* (Solanaceae) trees promote seed dispersal by birds in a Costa Rican urban park”. Seed dispersal is a key factor in natural regeneration and occurs in all types of green areas, even those surrounded by urban development, where research on this topic is scarce. **Objective:** To compare ornithochory in three microsites of an urban park: lawn, forest edge and under isolated *Acnistus*

*arborescens* trees, considering ecological, phenological and climatic aspects. The methodology adopted was quantitative, with a quasi-experimental design and comparative approach: we carried out two samplings per month for twelve consecutive months, placing twenty seed traps (0.71 m x 0.71 m) in each microsite to quantify dispersion and analyze germination. As a result, we detected more excrement during the rainy season and under isolated trees with ripe fruit. The amount of excreted and free seeds did not differ between seasons or microsites, but accumulated under trees with ripe fruit. Dispersed species richness, diversity, and dominance were higher at the forest edge. Seed abundance was higher under isolated trees. Germination percentage did not differ between treatments. The variable "fruit ripening" showed an effect on the quantity of bird droppings. The variables "phenological stage," "wind," and "fruit ripening" showed an effect on seed dispersal in bird droppings. In conclusion, our research indicates that the density of dispersed droppings and seeds increases with the presence of ripe fruit on isolated trees, and that the diversity of dispersed plant species remains high at the forest edge. The ecological patterns studied are applicable to the ecological restoration of urban ecosystems.

**Key words:** Germination; natural regeneration; ornithochory; seed rain; urban ecology.

## INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es un factor clave de la regeneración natural y está relacionada con procesos ecológicos como: colonización de nuevas áreas por nuevas plantas, formación de refugio para la biodiversidad, conservación de la diversidad genética, y aumento de la complejidad estructural del paisaje (Holl et al., 2000; Kämpf-Binelli et al., 2000; Hooper et al., 2005; Guix, 2007; Aud & Ferraz, 2012; Emer et al., 2020). En los ecosistemas tropicales, el fenómeno de la dispersión ha sido ampliamente estudiado (Schupp 1993; Schupp et al., 2010; Bechara et al., 2016; Camargo et al., 2021) y se considera a las aves de los principales dispersores por su diversidad, variabilidad de su dieta, capacidad de adaptación y desplazamiento (Wenny et al., 2011; Karubian et al., 2012; Sheldon & Nadkarni, 2013; Palacio, 2019). La dispersión de semillas por aves u ornitocoria sucede en todo tipo de áreas verdes y fragmentos de bosque, incluso aquellos rodeados por urbanismo, porque las aves pueden visitar árboles aislados y generar una concentración de semillas bajo ellos, por lo cual funcionan como "núcleos de dispersión" (Galindo-González et al., 2000; Pejchar et al., 2008; Cole et al., 2010; Corbin & Holl, 2012; Charles et al., 2019; Miranda et al., 2019). Se ha observado que este proceso de nucleación se favorece con la presencia de árboles y arbustos nativos, los cuales ofrecen a las aves recursos adicionales al sitio de descanso, como alimento o refugio para anidación (Mikich & DaSilva-Possette, 2007; Estrada & Sánchez, 2012; Albornoz et al., 2013; Bechara et al., 2016). En todo caso, la dispersión de semillas es un proceso ecológico complejo que involucra relaciones mutualistas entre plantas y frugívoros, de manera que es un fenómeno que puede analizarse en múltiples escenarios (Schupp 1993; Schupp et al., 2010; Wenny et al., 2011; Karubian et al., 2012; Camargo et al., 2021).

Para analizar la dispersión de semillas debe considerarse dos aspectos: la cantidad y la calidad (o viabilidad) de los propágulos diseminados (Schupp 1993; Loiselle & Blake 1999; Domínguez-Domínguez et al., 2006; Spiegel & Nathan, 2007; Salvade et al., 2011; Palacio, 2019). Para que la dispersión sea efectiva, los componentes cantidad y calidad son complementarios y han sido estudiados mediante observación directa, experimentos de alimentación en cautividad temporal, técnicas biotecnológicas para el reconocimiento individual de aves e incluso simulaciones computarizadas (Domínguez-Domínguez et al., 2006; Carlo & Morales, 2008; Schupp et al., 2010; Viana et al., 2013). Sin embargo, el método más natural, confiable y menos invasivo, es la recolección de las excretas mediante trampas de tela colocadas a cierta altura sobre el suelo, que permite estudiar los patrones de dispersión de las especies vegetales en un área y tiempo específico (Galindo-González et al., 2000; Barrantes & Pereira, 2002; Tomazi et al., 2010; Lindell et al., 2012).

En Costa Rica los estudios sobre ornitocoria son escasos y la mayoría se desarrolla en bosques secundarios protegidos, pastizales rurales abandonados, agropaisajes fragmentados inmersos entre áreas

protegidas o similares (Finegan & Delgado, 2000; Barrantes & Pereira, 2002; Carnevale & Montagnini, 2002; Cole, 2009; Cole et al., 2010; Reid et al., 2012; Wolfe et al., 2014). Aún más escasas son las investigaciones sobre ornitocoria en ecosistemas urbanos costarricenses y su importancia radica en que el desarrollo inmobiliario busca también restaurar y proteger áreas verdes para conservación del paisaje y la biodiversidad, dando un valor agregado para la recreación y salud mental de los habitantes (DiStéfano et al., 1996; Estrada & Sánchez, 2012; Gastezzi-Arias et al., 2017). Considerando esta tendencia, se justifica generar conocimientos científicos aplicables a la restauración ecológica de las áreas verdes en la Gran Área Metropolitana de Costa Rica, donde se estima que existen más de mil especies de árboles y arbustos nativos utilizadas por aves (Estrada & Sánchez, 2012). Una de las especies pioneras nativas más abundantes en los hábitats urbanos costarricenses es *Acnistus arborescens* (L.) Schlttdl. (Solanaceae), conocido como güitite, el cual produce grandes cantidades de bayas anaranjadas apetecidas por las aves (DiStéfano et al., 1996; Estrada & Sánchez, 2012; Verçozza et al., 2012; Freire-DeBrito et al., 2014).

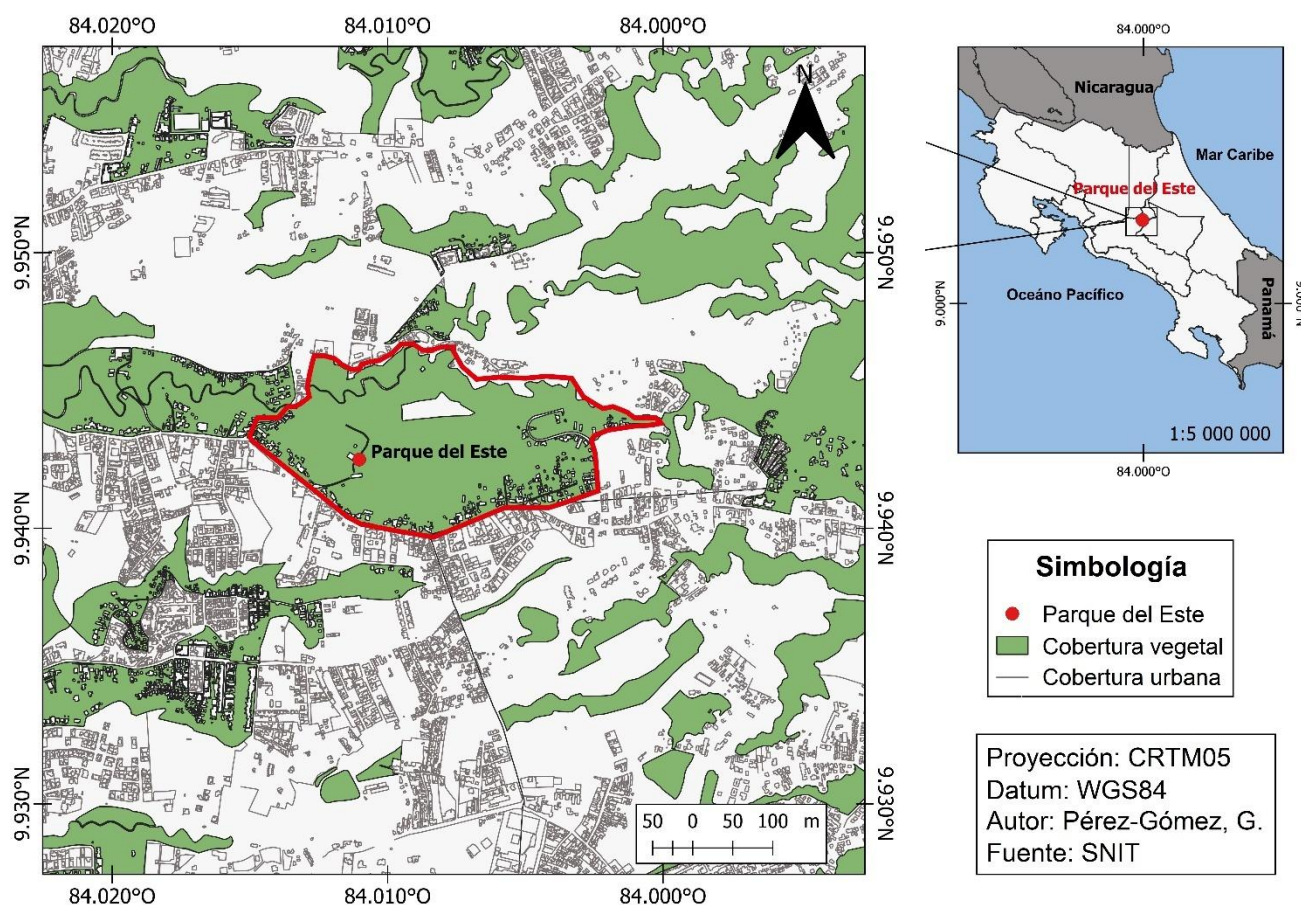
Nuestro objetivo con esta investigación es determinar la ornitocoria en tres micrositios de un parque urbano: césped, borde de bosque y bajo árboles aislados de *A. arborescens*, considerando aspectos ecológicos, fenológicos y climáticos. Enfocamos nuestro análisis comparativo en la densidad de excretas y semillas dispersadas, la diversidad (riqueza y abundancia) de las especies vegetales dispersadas y el porcentaje de germinación, pues nuestra hipótesis es que la maduración de frutos de *A. arborescens* fomenta la visitación y permanencia de las aves (Karubian et al., 2012; Rojas-Rodríguez & Torres-Córdoba, 2012).

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Sitio de estudio:** Realizamos la investigación en el Parque del Este, San Rafael de Montes de Oca, San José, Costa Rica, a una altitud promedio de 1 350msnm (Figura 1). El parque mide 24 hectáreas, se encuentra rodeado por construcciones urbanas y conserva fragmentos de bosque húmedo premontano de crecimiento secundario en remanentes de bosque ribereño. En las áreas verdes del parque se realizan labores de jardinería y se observan árboles aislados como: *Trichilia havanensis*, *Acnistus arborescens*, *Stemmadenia litoralis*, *Ficus pertusa*, *Muntingia calabura*, *Miconia aeruginosa*, *Erythrina poeppigiana*. La región presenta dos estaciones climáticas: seca (diciembre-abril) y lluviosa (mayo-noviembre), con breves periodos de transición (Barrientos, 2010).

**Selección de árboles, caracterización fenológica y muestreo:** Seleccionamos diez árboles aislados de *A. arborescens*, sin enredaderas o similares en sus ramas, ni traslape horizontal ni vertical en sus copas, rodeados a nivel de suelo por césped recortado y a una distancia de separación de al menos 3m hasta la copa más cercana (Derroire et al., 2016; Charles et al., 2019). Los árboles seleccionados tenían un tamaño y desarrollo similar considerando tres parámetros: diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5cm; diámetro de copa (DCP) mayor a 3m; y altura total mayor a 2m (Albornoz et al., 2013). Anotamos la distancia mínima de cada arbusto hacia el borde de bosque más cercano y la etapa fenológica de cada arbusto en cada muestreo quincenal, considerando: etapa vegetativa, floración, inmadurez y maduración. Agrupamos las etapas en dos categorías según la presencia o ausencia de frutos maduros (Ortiz, 1990; Newstrom et al., 1994; Hudson, 2010; Morellato et al., 2010).

Realizamos dos visitas mensuales durante un año (julio 2021 a junio 2022), siempre sin visitantes dentro del parque. En cada visita colocamos dos trampas de semillas bajo la copa de cada arbusto seleccionado (20 en total), 20 trampas en el borde de bosque y 20 en el césped. Colocamos todas las trampas al azar mediante estrategias según cada escenario: bajo cada arbusto generamos números al azar que correspondían a un punto cardinal y la trampa no sobrepasaba la línea de circunferencia de la copa; en el borde de bosque recorrimos un sendero circular existente de aproximadamente 1km de largo, colocando trampas separadas entre 20m y 50m según números aleatorios generados por computadora para abarcar toda la longitud; en el césped dividimos el área rectangular en 40 cuadrantes numerados y colocamos las trampas según números aleatorios generados por computadora para abarcar toda el área.



**Fig. 1.** Ubicación del Parque del Este, San Rafael de Montes de Oca, San José, Costa Rica.

Cada trampa de semillas era un cuadrado de sarán verde oscuro 90% (medidas:  $0,71\text{m} \times 0,71\text{m} = 0,50\text{m}^2$ ), con estructura en varilla de construcción # 2 para que permaneciera sujeta al suelo a 0,25m de alto para minimizar la depredación de semillas (Beckman & Muller-Landau, 2007; Tomazi et al., 2010). Las trampas permanecieron abiertas de 05:30 am a 10:30 am, para un total de 7 200 horas de muestreo. Escogimos el horario considerando el periodo en que los murciélagos cesan su actividad y las aves intensifican sus esfuerzos de forrajeo y alimentación (Ralph et al., 1996; Pejchar et al., 2008). Cuando las trampas estaban abiertas anotamos la velocidad del viento una vez por hora (km / h) con un anemómetro digital portátil para estimar un promedio por muestreo. Al finalizar retiramos las trampas y seleccionamos *in situ* las excretas de aves y las semillas libres dispersadas por otros mecanismos de ornitocoria: frutos picoteados, regurgitación y fragmentos de frutos. Excluimos las semillas con alas o vilanos cuyo vector de dispersión es el viento o la gravedad (Slocum & Horvitz, 2000; Mikich & DaSilva-Possette, 2007).

**Germinación en laboratorio:** El mismo día de su recolección llevamos el material al Laboratorio Oficial de Análisis de Calidad de Semillas del Centro para Investigaciones en Granos y Semillas (CIGRAS) de la Universidad de Costa Rica (UCR), en sobres de papel rotulados individualmente. Cuantificamos todas las semillas separándolas según su procedencia considerando si atravesaron el tracto digestivo del ave (excretadas) o no (semillas libres, frutos maduros enteros y frutos verdes enteros). Cuando era necesario manipulamos los frutos para extraer las semillas y colocamos todas las semillas en placas Petri esterilizadas de 90mm de diámetro, sobre un sustrato de papel filtro cualitativo N° 101 rotulado, humedecido con 4ml de agua destilada. Colocamos las placas en una cámara



de germinación programada con fotoperiodo de 12h luz, temperatura 30°C y humedad relativa 98% (Domínguez-Domínguez et al., 2006; Cabrera et al., 2010; Quesada-Acuña et al., 2018). Revisamos la germinación quince días después de la siembra para estimar el porcentaje de germinación, considerando “germinadas” las semillas que mostraron una emergencia normal de la radícula hasta alcanzar una longitud equivalente al doble de la semilla (Tenorio-Galindo et al., 2008; Cabrera et al., 2010). Utilizamos la apariencia de la semilla, la germinación y la plántula para identificar las especies vegetales con ayuda de guías especializadas y una colección de referencia de frutos y semillas recolectados en el sitio de estudio en los días de muestreo. Para la discusión solamente consideramos la conespecificidad de *Acnistus arborescens* (Slocum & Horvitz, 2000).

**Análisis estadístico:** Estimamos la cantidad de excretas, semillas excretadas y semillas libres (dispersadas por ornitorquia sin digestión, como frutos picoteados, fragmentos de frutos o regurgitación) para cada uno de los tres micrositios (bajo árboles de *A. arborescens*, borde de bosque y césped) y comparamos los valores (variables dependientes) mediante chi cuadrado de contingencia o bondad de ajuste, considerando la estación climática (seca o lluviosa) y el estado fenológico de *A. arborescens* (variables independientes). Con el propósito de estudiar la diversidad de lo dispersado cuantificamos la cantidad de especies totales (riqueza) y el total de semillas (abundancia) para hacer comparaciones mediante chi cuadrado de contingencia o bondad de ajuste. Además, estimamos el índice de diversidad Shannon y el índice de dominancia Simpson para cada ambiente. Estimamos el porcentaje de germinación promedio para cada categoría según la procedencia de la semilla (excretadas, semillas libres, frutos maduros enteros y frutos verdes enteros) y los comparamos con un análisis de varianza Kruskal-Wallis. Finalmente, generamos dos modelos lineales generalizados gaussianos (GLM) para analizar factores que podrían afectar la dispersión. Con el primer GLM analizamos el efecto de las variables arbustivas (DAP, DCP, altura, distancia, maduración) sobre la cantidad de excretas de aves. Con el segundo GLM (saturado) analizamos el efecto de las diez variables estudiadas, incluyendo arbustivas, fenológicas (mes, año, etapa) y climáticas (estación, viento) sobre la cantidad de semillas excretadas. Los análisis los realizamos en R, interfaz RStudio (R Development Core Team, 2022).

## RESULTADOS

**Densidad de excretas, semillas excretadas y semillas libres:** Detectamos más excretas en época lluviosa (promedio =  $0,35 \pm 0,11$  excretas /m<sup>2</sup>) que durante época seca (promedio =  $0,22 \pm 0,06$  excretas /m<sup>2</sup>) ( $\chi^2 = 10,22$ ; Grados de Libertad GL= 1;  $p < 0,05$ ). Capturamos más excretas bajo árboles aislados que en los otros micrositios ( $\chi^2 = 72,78$ ; GL= 2;  $p < 0,05$ ; Cuadro 1). Considerando la fenología de *A. arborescens*, encontramos más excretas bajo árboles con frutos maduros ( $\chi^2 = 41,44$ ; GL= 3;  $p < 0,05$ ; Cuadro 1). La cantidad de semillas excretadas durante la época lluviosa (promedio =  $14,88 \pm 6,97$  semillas / m<sup>2</sup>) no difiere significativamente ( $\chi^2 = 0,04$ ; GL= 1;  $p > 0,05$ ) de la época seca (promedio =  $13,01 \pm 7,32$  semillas / m<sup>2</sup>). La cantidad de semillas excretadas bajo árboles aislados no difiere significativamente de la cantidad en borde de bosque, aunque ambos superan al césped ( $\chi^2 = 1,24$ ; GL= 1;  $p > 0,05$ ; Cuadro 1). Considerando la fenología de *A. arborescens*, encontramos más semillas excretadas bajo árboles con frutos maduros ( $\chi^2 = 489,92$ ; GL= 3;  $p < 0,05$ ; Cuadro 1).

La cantidad de semillas libres no mostró diferencia significativa entre época lluviosa (promedio =  $1,20 \pm 0,65$  semillas /m<sup>2</sup>) y época seca (promedio =  $0,96 \pm 0,81$  semillas /m<sup>2</sup>) ( $\chi^2 = 2,44$ ; GL= 1;  $p > 0,05$ ). No encontramos diferencia significativa entre los tres micrositios ( $\chi^2 = 2,00$ ; GL= 2;  $p > 0,05$ ; Cuadro 1). Considerando la fenología de *A. arborescens*, encontramos más semillas libres bajo árboles con frutos maduros ( $\chi^2 = 268,13$ ; GL= 3;  $p < 0,05$ ; Cuadro 1).

CUADRO 1. Densidad de excretas de aves, semillas excretadas y semillas libres (ornitocoria sin digestión) en tres micrositios de un parque urbano en San José, Costa Rica.

| Ítems                               | Güítite maduro             | Árboles aislados          | Güítite no maduro         | Borde de bosque           | Césped                   |
|-------------------------------------|----------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------------|
| Excretas de aves /m <sup>2</sup>    | 0,86 ± 0,45 <sup>a</sup>   | 0,47 ± 0,14 <sup>b</sup>  | 0,34 ± 0,11 <sup>c</sup>  | 0,32 ± 0,11 <sup>c</sup>  | 0,06 ± 0,04 <sup>d</sup> |
| Semillas excretadas /m <sup>2</sup> | 26,63 ± 15,85 <sup>a</sup> | 18,14 ± 7,81 <sup>b</sup> | 13,89 ± 8,88 <sup>b</sup> | 11,62 ± 7,43 <sup>b</sup> | 1,30 ± 1,96 <sup>c</sup> |
| Semillas libres /m <sup>2</sup>     | 3,65 ± 1,76 <sup>a</sup>   | 2,11 ± 1,01 <sup>b</sup>  | 1,60 ± 1,21 <sup>b</sup>  | 1,12 ± 1,18 <sup>b</sup>  | 0,01 ± 0,02 <sup>c</sup> |

Nota: La columna “árboles aislados” representa la sumatoria de las dos columnas de *Acnistus arborescens* (güítite) separadas por su fenología (maduro y no maduro). Los valores representan el promedio ± la desviación estándar (DE). Las letras diferentes indican “diferencia estadística significativa” en la fila respectiva.

**Diversidad de especies dispersadas:** La riqueza de especies dispersadas fue mayor en el borde de bosque ( $\chi^2=12,17$ ; GL= 2;  $p<0,05$ ; Cuadro 2). La abundancia de semillas fue mayor bajo árboles aislados ( $\chi^2=1488,52$ ; GL= 2;  $p<0,05$ ; Cuadro 2). La diversidad (índice Shannon) y la dominancia (índice Simpson) fueron mayores en el borde de bosque (Cuadro 2). Las especies más representadas fueron: *Acnistus arborescens* (40,8%, simultáneamente representa conespecificidad), *Ficus pertusa* (24,8%) y *Stemmadenia litoralis* (8%).

CUADRO 2. Diversidad de especies dispersadas por aves en tres micrositios de un parque urbano en San José, Costa Rica.

| Parámetro             | Borde de bosque  | Árboles aislados   | Güítite no maduro | Güítite maduro   | Césped          |
|-----------------------|------------------|--------------------|-------------------|------------------|-----------------|
| Especies o morfotipos | 21 <sup>a</sup>  | 11 <sup>b</sup>    | 9 <sup>b</sup>    | 5 <sup>c</sup>   | 4 <sup>c</sup>  |
| Semillas totales      | 793 <sup>a</sup> | 1 542 <sup>b</sup> | 817 <sup>a</sup>  | 725 <sup>a</sup> | 15 <sup>c</sup> |
| Índice Shannon anual  | 2,54             | 1,24               | 1,48              | 0,75             | 1,33            |
| Índice Simpson anual  | 0,86             | 0,56               | 0,68              | 0,36             | 0,72            |

Nota: La columna “árboles aislados” representa la sumatoria de las dos columnas de *Acnistus arborescens* (güítite) separadas por su fenología (maduro y no maduro). Los valores representan el total anual. Las letras diferentes indican “diferencia estadística significativa” en la fila respectiva.

**Germinación de semillas:** El porcentaje de germinación fue ligeramente mayor para las semillas de excretas (promedio =  $41,57 \pm 33,45\%$ ), seguido por las semillas libres (promedio =  $37,18 \pm 38,57\%$ ), las semillas de frutos maduros (promedio =  $37,15 \pm 36,35\%$ ) y las semillas de frutos verdes (promedio =  $15,77 \pm 20,02\%$ ), aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa (KW= 7,31; GL= 3;  $p > 0,05$ ).

**Factores que afectan la dispersión:** Entre las variables arbustivas, solamente “maduración de frutos” mostró un efecto significativo sobre la cantidad de excretas de aves (GLM1, Cuadro 3). Al analizar las variables arbustivas, fenológicas y climáticas en conjunto observamos efectos significativos de “etapa fenológica”, “viento” y “maduración de frutos” sobre la dispersión de semillas en excretas de aves (GLM2, Cuadro 3).

CUADRO 3. Modelos lineales generalizados (GLM) y coeficientes de los efectos de las variables sobre la ornitocoria en tres micrositios de un parque urbano en San José, Costa Rica.

| GLM1 (variables arbustivas sobre excretas de aves)                                                        | Estimado | Error Est. | Valor T  |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------|------------|----------|
| Maduración (güitite maduro o no maduro)                                                                   | 0,522    | 0,169      | 3,075 *  |
| Altura total del arbusto                                                                                  | 0,001    | 0,001      | 1,146    |
| DAP (diámetro a la altura del pecho del arbusto)                                                          | -0,040   | 0,048      | -0,838   |
| DCP (diámetro de copa del arbusto)                                                                        | -0,000   | 0,001      | -0,568   |
| Distancia mínima al bosque de bosque                                                                      | 0,001    | 0,003      | 0,506    |
| GLM2 (variables arbustivas, fenológicas y climáticas sobre la dispersión de semillas en excretas de aves) | Estimado | Error Est. | Valor T  |
| Maduración (güitite maduro o no maduro)                                                                   | 49,325   | 19,495     | 2,530 *  |
| Velocidad del viento                                                                                      | 3,291    | 1,427      | 2,306 *  |
| Fenología (vegetativo, floración, inmadurez, maduración)                                                  | -20,440  | 9,003      | -2,270 * |
| Época (seca o lluviosa)                                                                                   | 21,963   | 12,250     | 1,793    |
| Altura total del arbusto                                                                                  | 0,079    | 0,074      | 1,055    |
| Año (2021 o 2022)                                                                                         | 22,519   | 24,883     | 0,905    |
| Mes                                                                                                       | 1,667    | 2,948      | 0,565    |
| DAP (diámetro a la altura del pecho del arbusto)                                                          | -1,014   | 2,597      | -0,391   |
| DCP (diámetro de copa del arbusto)                                                                        | 0,015    | 0,068      | 0,222    |
| Distancia mínima al borde de bosque                                                                       | -0,033   | 0,183      | -0,179   |

Nota: En la sección “Materiales y Métodos” se describen las variables con mayor detalle. Las variables se ordenan descendientemente según su valor T (absoluto). \* indica “diferencia estadística significativa”.

## DISCUSIÓN

**Densidad de excretas, semillas excretadas y semillas libres:** La visitación y permanencia de las aves permite visualizar la ornitocoria “potencial” en un sitio y puede analizarse con el método indirecto de cuantificar sus excretas (Barrantes & Pereira, 2002). En esta investigación encontramos una mayor concentración de excretas bajo árboles aislados, incrementada considerablemente cuando *A. arborescens* presentaba frutos maduros durante la estación lluviosa (Slocum & Horvitz, 2000; Rojas-Rodríguez & Torres-Córdoba, 2012; Camargo et al., 2020). La presencia de frutos altos en azúcares como *A. arborescens* favorece la visitación y permanencia de las aves residentes y migratorias (Wolfe et al., 2014; Derroire et al., 2016; Camargo et al., 2020), existen especies de aves que solamente visitan árboles aislados cuando tienen frutos maduros (Barrantes & Pereira, 2002) e incluso se sabe que la tasa de captura de aves aumenta cuando el hábitat ofrece frutos maduros (Wolfe et al., 2014).

Por el contrario, cuando los árboles no presentan frutos maduros observamos que la lluvia de semillas es muy similar a la del borde de bosque y varias ideas pueden explicar esta tendencia. Aunque algunas especies de aves pueden visitar árboles aislados sin frutos, principalmente como sitios de descanso, refugio o anidación por temporadas (Slocum & Horvitz, 2000), la presencia de frutos maduros se convierte en una motivación adicional suficiente para que las aves abandonen la seguridad de la cobertura boscosa (Silva et al., 2008; Lindell et al., 2012; Vespa et al., 2014). Sin embargo, cuando la continuidad o cercanía de los árboles aislados lo permite, las aves pueden cubrir la distancia de separación sin exponerse demasiado, minimizando el efecto del aislamiento (Slocum & Horvitz, 2000; Wijdeven & Kuzee, 2000; Dosch et al., 2007). En parques urbanos donde las distancias son cortas (menores a 100m) no se observa el efecto de aislamiento que se ha descrito en pasturas rurales dedicadas a ganadería extensiva (Wijdeven & Kuzee, 2000; Dosch et al., 2007; Derroire et al., 2016) y esto favorece la dispersión de semillas. La ornitocoria de un sitio puede cuantificarse por la cantidad de semillas excretadas y de semillas libres, aquellas que son dispersadas por aves con mecanismos que no incluyen la digestión, como frutos destruidos con el pico o las patas, regurgitación, o frutos arrancados involuntariamente (Barrantes & Pereira, 2002; Mikich & DaSilva-Possette, 2007). Nuestra investigación demuestra que bajo árboles con frutos maduros se dispersan más semillas de ambos tipos (Slocum & Horvitz, 2000; Derroire et al., 2016), pero ambas circunstancias de las semillas deben analizarse por separado.

Las semillas excretadas pueden permanecer en el tracto digestivo del ave entre 6 y 60 minutos, evitando que las semillas caigan bajo su planta paterna (Gasperin & Pizo, 2012) y obteniendo beneficios adicionales para su desarrollo, como mayor porcentaje o velocidad de germinación o mayor tolerancia a agentes patógenos (Domínguez-Domínguez et al., 2006; Acosta-Rojas et al., 2012; Karubian et al., 2012; Pérez-Cadavid et al., 2018). Por otro lado, las semillas libres que caen bajo árboles aislados en maduración están relacionadas con el hábito alimenticio del ave visitante y la morfología de los frutos (Barrantes & Pereira, 2002). Por ejemplo, cuando las semillas son grandes el ave puede tardarse entre 3 y 23 minutos para regurgitarla (Gasperin & Pizo, 2012), pero si las semillas son pequeñas y numerosas como en *A. arborescens* pueden observarse yigüirros (*Turdus grayi*) consumiendo frutos enteros o pericos frentirrojos (*Psittacara finschi*) triturando los frutos de manera que las semillas caen a la sombra de la planta paterna y aumentan la conespecificidad (Slocum & Horvitz, 2000). Es probable que varias de las circunstancias descritas se estén combinando para que la conespecificidad obtenida en nuestra investigación sea superior al 40%, similar al reportado bajo *Ficus* spp. en un pastizal arbolado (Slocum & Horvitz, 2000). Sin embargo, esto no significa que la dispersión sea inviable, pues algunas especies pioneras como *A. arborescens* tienen éxito germinando a la sombra de la planta paterna o de otro individuo de su misma especie (Verçozza et al., 2012). Finalmente, estudios enfocados en analizar la regeneración bajo árboles aislados reportan valores de conespecificidad muy bajos (Derroire et al., 2016), pero esto tal vez se genere en otras etapas del desarrollo vegetal como plántulas o árboles jóvenes y no precisamente a nivel de dispersión.



**Diversidad de especies dispersadas:** La riqueza y diversidad de especies dispersadas es considerablemente mayor hacia el borde de bosque, donde posiblemente las aves tienen dietas más variadas y la diversidad avifaunística podría ser mayor (Wheelwright et al., 1984; Loiselle, 1990; Loiselle & Blake, 1999; Puebla-Olivares & Winker, 2004; Maruyama et al., 2019; Palacio, 2019; Camargo et al., 2021). Este fenómeno se ha detectado principalmente en los primeros 20m de distancia respecto al borde (Wijdeven & Kuzee, 2000) y en bosques secundarios donde las excretas suelen contener varios morfotipos de semillas (Loiselle, 1990), aunque en esta investigación no establecimos comparaciones sobre la morfología de las semillas. Por otra parte, los resultados sugieren que los árboles aislados están cumpliendo su función como núcleo de dispersión al acumular propágulos a su alrededor, especialmente cuando ofrecen frutos maduros (Wenny et al., 2011; Estrada & Sánchez, 2012; Karubian et al., 2012), entonces, es posible que las aves aprovechen el recurso temporal para alimentarse en mayor proporción de *Acnistus arborescens*, *Ficus pertusa* y *Stemmadenia litoralis*, lo que incrementa la abundancia, la conespecificidad y la dominancia, pero reduce la diversidad (Loiselle & Blake, 1999; Slocum & Horvitz, 2000; Puebla-Olivares y Winker, 2004; González-Castro et al., 2019).

En términos generales, la ornitocoria en el parque urbano mostró una composición similar a lo reportado por otras investigaciones: gran representación de especies pioneras (Pejchar et al., 2008; Cole et al., 2010; Lindell et al., 2012; Camargo et al., 2020), preponderancia de solanáceas y moráceas (Slocum & Horvitz, 2000; Barrantes & Pereira, 2002; Dosch et al., 2007; Pejchar et al., 2008; Cole et al., 2010), presencia importante de aves del género *Turdus* (Barrantes & Pereira, 2002; Quesada-Acuña et al., 2018) y dispersión extremadamente baja en áreas abiertas (Wijdeven & Kuzee, 2000; Dosch et al., 2007; Reid et al., 2012). Sin embargo, encontramos que la fenología del güitite fue ligeramente diferente a la reportada en la literatura, pues acá se observaron dos momentos alrededor de julio y noviembre, mientras que otros investigadores reportan presencia de frutos maduros durante seis meses consecutivos entre abril y setiembre (Rojas-Rodríguez & Torres-Córdoba, 2012).

Además, otra diferencia fundamental de esta investigación respecto a otros estudios es que detectamos la influencia de las aves que se perchan sobre las trampas. Son muy pocos los investigadores que han cuantificado el efecto de las aves que se perchan y excretan sobre las trampas, al punto que se le considera un evento extraño con potencial para influenciar los resultados (Reid et al., 2012). El único antecedente del que tenemos registro reportó 5 eventos en 1 407 horas de trampeo en pastizal rural (0,0035 perchas / hora) y ninguna excreta (Reid et al., 2012). Acá documentamos 15 excretas de tiránidos (Aves: Tyrannidae) en 2 400 horas de trampeo en césped urbano (0,006 excretas / hora), once de ellas en octubre 2021, de manera que posiblemente este fenómeno sea mucho más frecuente en ecosistemas urbanos (Reid et al., 2012) y su efecto se hace especialmente evidente en la estimación del índice de dominancia Simpson.

**Germinación de semillas:** Al analizar el impacto de la digestión en el porcentaje de germinación de las semillas observamos una ligera tendencia en favor de las semillas excretadas, pero el efecto no es tan marcado como se esperaba, pues Acosta-Rojas et al. (2012) reportaron que el porcentaje de germinación puede superar hasta el doble en semillas de melastomatáceas. De manera similar, investigaciones sobre *A. arborescens* reportan porcentajes de germinación menores a nuestros resultados en ausencia de tratamientos pre germinativos y mayores utilizando tratamientos pre germinativos (Rojas-Rodríguez & Torres-Córdoba, 2012; Freire-DeBrito et al., 2014). Al no encontrar un patrón definido, recomendamos desarrollar mayor investigación, preferiblemente con metodología enfocada en evaluar éste u otros posibles efectos de las aves sobre la velocidad de germinación o la resistencia a enfermedades y patógenos en las semillas de güitite (Domínguez-Domínguez et al., 2006; Acosta-Rojas et al., 2012; Gasperin & Pizo, 2012; Karubian et al., 2012). Además, aunque no enfocamos esta investigación en la diversidad de la avifauna, durante las visitas detectamos más de 70 especies de aves que utilizan el parque urbano (Apéndice Digital) y cada una de ellas podría generar diferentes efectos sobre las semillas que consume (Quesada-Acuña et al., 2018; González-Castro et al., 2019).

**Factores que afectan la dispersión:** Al utilizar modelos para analizar factores que afectan la dispersión y patrones ecológicos aplicables a la restauración ecológica de las áreas verdes urbanas, observamos que el factor “maduración de frutos” es la única variable arbustiva que mostró un efecto significativo sobre la permanencia de las aves (cantidad de excretas). Al igual que esta investigación, Slocum y Horvitz (2000) reportaron que la altura del árbol, la estructura de la copa y la distancia respecto al borde, no tienen efectos significativos sobre la dispersión de semillas por aves. Es posible que la tendencia que encontramos también pueda explicarse porque los árboles fueron seleccionados con características de desarrollo similares y porque las distancias dentro del parque urbano no diferían mucho entre sí (Wijdeven & Kuzee, 2000).

Al ampliar la cantidad de factores incluyendo variables arbustivas, fenológicas y climáticas, observamos que dos parámetros redundantes: “etapa fenológica” y “maduración de frutos”, tienen un efecto significativo sobre la dispersión de semillas excretadas. Este fenómeno es redundante porque una categoría resulta de la reclasificación de la otra, sin embargo, es importante destacar que para futuras investigaciones puede utilizarse cualquiera de las dos y el resultado apoya la estrategia de seleccionar árboles y arbustos nativos consumidos por aves y de fenologías asincrónicas, para potenciar los esfuerzos de restauración ecológica considerando que son menos vulnerables a la pérdida del hábitat y que pueden permanecer aislados en varias etapas de su desarrollo (Sheldon & Nadkarni, 2013; Camargo et al., 2020). El tercer parámetro que mostró efecto significativo sobre las semillas excretadas fue la velocidad del viento, lo cual sugiere que las aves pueden esquivar el viento fuerte permaneciendo perchadas, lo que generaría mayor probabilidad de capturar la excreta (Ralph et al., 1996). También se ha documentado que a mayor velocidad de viento se reduce la cantidad de insectos volando, de manera que las aves omnívoras forrajeen por más tiempo (Moller, 2013). A futuro sería interesante investigar más específicamente esta posible correlación. Finalmente observamos que nuestros resultados no se vieron influenciados por la estación climática, lo cual es contrario a lo reportado por Dosch et al. (2007).

En términos generales, nuestra investigación sugiere que la dispersión de semillas por aves en ecosistemas urbanos muestra similitudes y diferencias con respecto a estudios similares realizados en Costa Rica en pastizales rurales abandonados o en regeneración temprana (Barrantes & Pereira, 2002; Dosch et al., 2007; Pejchar et al., 2008; Cole et al., 2010; Reid et al., 2012). El análisis comparativo mostró que la densidad de excretas y semillas dispersadas se relaciona a la presencia de frutos maduros en los árboles aislados, que la diversidad (riqueza y abundancia) de las especies vegetales dispersadas se mantiene alta en el borde de bosque y que el porcentaje de germinación de las semillas podría estar mostrando un beneficio germinativo por atravesar el tracto digestivo del ave (Acosta-Rojas et al., 2012). Finalmente, nuestra investigación brinda una oportunidad para analizar patrones ecológicos y generar conocimientos científicos aplicables a la restauración ecológica de las coberturas vegetales urbanas, donde los árboles aislados ofrecen refugio, sitio de descanso y anidación, pero también funcionan como núcleo de dispersión (Mikich & DaSilva-Possette, 2007; Wenny et al., 2011; Albornoz et al., 2013) principalmente al ofrecer recursos alimenticios a las aves (Corbin & Holl, 2012; Estrada & Sánchez, 2012; Bechara et al., 2016).

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Laboratorio de Ecología Urbana (LEU) y a la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad Estatal a Distancia (UNED) por su financiamiento a través del proyecto PROY-0015-2020. A la Municipalidad de Montes de Oca por fomentar la investigación. A Ester Vargas, Guillermo Solano y Verónica Campos del Laboratorio Oficial de Análisis de Calidad de Semillas del Centro para Investigaciones en Granos y Semillas (CIGRAS) de la Universidad de Costa Rica (UCR) por acoger la investigación. A Frank González, Zaidett Barrientos y revisores anónimos por sus sugerencias para mejorar el manuscrito. Este trabajo es parte de los requisitos de graduación del programa de Maestría Académica en Manejo de Recursos Naturales de la UNED, Costa Rica.

## Referencias

- Acosta-Rojas, D. C., Muñoz, M. C., Torres, A. M., & Corredor, G. (2012). Dieta y dispersión de semillas: ¿Afecta la guacharaca colombiana (*Ortalis columbiana*) la germinación de las semillas consumidas? *Ornitología Neotropical*, 23, 439-453.
- Albornoz, F. E., Gaxiola, A., Seaman, B. J., Pugnaire, F. I., & Armesto, J. J. (2013). Nucleation-driven regeneration promotes post-fire recovery in a Chilean temperate forest. *Plant Ecology*, 214(5), 765-776. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0206-x>
- Aud, F. F., & Ferraz, I. D. K. (2012). Seed size influence on germination responses to light and temperature of seven pioneer tree species from the Central Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84(3), 759-766. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652012000300018>
- Barrantes, G., & Pereira, A. (2002). Seed dissemination by frugivorous birds from forest fragments to adjacent pastures on the western slope of Volcán Barva, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 50(2), 569-575.
- Barrientos, Z. (2010). Contaminación atmosférica en la Meseta Central de Costa Rica. *Biocenosis*, 23(1), 50-54.
- Bechara, F. C., Dickens, S. J., Farrer, E. C., Larios, L., Spotswood, E. N., Mariotte, P., & Suding, K. N. (2016). Neotropical rainforest restoration: Comparing passive, plantation and nucleation approaches. *Biodiversity and Conservation*, 25(11), 2021-2034. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1186-7>
- Beckman, N. G., & Muller-Landau, H. C. (2007). Differential effects of hunting on pre-dispersal seed predation and primary and secondary seed removal of two neotropical tree species. *Biotropica*, 39(3), 328-339. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00273.x>
- Cabrera, V. A., Dottori, N., & Cosa, M. T. (2010). Germinación, éxito reproductivo y fenología de *Solanum chenopodioides* (Solanaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 45(1-2), 73-80.
- Camargo, P. H. S. A., Carlo, T. A., Brancalion, P. H. S., & Pizo, M. A. (2021). Frugivore diversity increases evenness in the seed rain on deforested tropical landscapes. *Oikos*, 130(9), 1-13. <https://doi.org/10.1111/oik.08028>
- Camargo, P. H. S. A., Pizo, M. A., Brancalion, P. H. S., & Carlo, T. A. (2020). Fruit traits of pioneer trees structure seed dispersal across distances on tropical deforested landscapes: Implications for restoration. *Journal of Applied Ecology*, 57(12), 2329-2339. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13697>
- Carlo, T. A., & Morales, J. M. (2008). Inequalities in fruit-removal and seed dispersal: Consequences of bird behavior, neighborhood density and landscape aggregation. *Journal of Ecology*, 96(4), 609-618. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01379.x>
- Carnevale, N. J., & Montagnini, F. (2002). Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management*, 163(1-3), 217-227. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00581-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00581-3)
- Charles, L. S., Dwyer, J. M., Chapman, H. M., Yadok, B. G., & Mayfield, M. M. (2019). Landscape structure mediates zoochorous-dispersed seed rain under isolated pasture trees across distinct tropical regions. *Landscape Ecology*, 34(6), 1347-1362. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00846-3>
- Cole, R. J. (2009). Postdispersal seed fate of tropical montane trees in an agricultural landscape, southern Costa Rica. *Biotropica*, 41(3), 319-327. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00490.x>

- Cole, R. J., Holl, K. D., & Zahawi, R. A. (2010). Seed rain under tree islands planted to restore degraded lands in a tropical agricultural landscape. *Ecological Applications*, 20(5), 1255-1269. <https://doi.org/10.1890/09-0714.1>
- Corbin, J. D., & Holl, K. D. (2012). Applied nucleation as a forest restoration strategy. *Forest Ecology and Management*, 265, 37-46. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.013>
- Derroire, G., Coe, R., & Healey, J. R. (2016). Isolated trees as nuclei of regeneration in tropical pastures: Testing the importance of niche-based and landscape factors. *Journal of Vegetation Science*, 27(4), 679-691. <https://doi.org/10.1111/jvs.12404>
- DiStéfano, J. F., Nielsen, V., Hoomans, J., & Fournier, L. A. (1996). Regeneración de la vegetación arbórea en una pequeña reserva forestal urbana del nivel premontano húmedo, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(2), 575-580.
- Domínguez-Domínguez, L. E., Morales-Mávil, J. E., & Alba-Landa, J. (2006). Germinación de semillas de *Ficus insípida* (Moraceae) defecadas por tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) y monos araña (*Ateles geoffroyi*). *Revista de Biología Tropical*, 54(2), 387-394. <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i2.13880>
- Dosch, J. J., Peterson, C. J., & Haines, B. L. (2007). Seed rain during initial colonization of abandoned pastures in the premontane wet forest zone of southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 23(2), 151-159. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003853>
- Emer, C., Jordano, P., Pizo, M. A., Ribeiro, M. C., da Silva, F. R., & Galetti, M. (2020). Seed dispersal networks in tropical forest fragments: Area effects, remnant species, and interaction diversity. *Biotropica*, 52(1), 81-89. <https://doi.org/10.1111/btp.12738>
- Estrada, A., & Sánchez, J. E. (2012). Árboles y arbustos de importancia para las aves del Valle Central de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Finegan, B., & Delgado, D. (2000). Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology*, 8(4), 380-393. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80053.x>
- Freire-DeBrito, S., Silva-Sousa, J. E., Da Silva, J. A., & Bezerra, A. M. E. (2014). Morfometria de frutos e sementes e desenvolvimento pós-seminal de *Acnistus arborescens*. *Ciências Agrárias*, 57(4), 422-428. <https://doi.org/10.4322/rca.1418>
- Galindo-González, J., Guevara, S., & Sosa, V. J. (2000). Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14(6), 1693-1703. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99072.x>
- Gasperin, G., & Pizo, M. A. (2012). Passage time of seeds through the guts of frugivorous birds, a first assessment in Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 20(1), 48-51.
- Gastezzi-Arias, P., Alvarado-García, V., & Pérez-Gómez, G. (2017). La importancia de los ríos como corredores interurbanos. *Biocenosis*, 31(1-2), 39-45.
- González-Castro, A., Yang, S., & Carlo, T. A. (2019). How does avian seed dispersal shape the structure of early successional tropical forests? *Functional Ecology*, 33(2), 229-238. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13250>
- Guix, J. C. (2007). The role of alien plants in the composition of the fruit-eating bird assemblages in Brazilian urban ecosystems. *Orsis*, 22, 87-104.
- Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H. V., & Samuels, I. A. (2000). Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, 8(4), 339-349. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80049.x>

- Hooper, E., Legendre, P., & Condit, R. (2005). Barriers to forest regeneration of deforested and abandoned land in Panama. *Journal of Applied Ecology*, 42(6), 1165-1174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01106.x>
- Hudson, I. L. (2010). Interdisciplinary approaches: Towards new statistical methods for phenological studies. *Climatic Change*, 100(1), 143-171. <https://doi.org/10.1007/s10584-010-9859-9>
- Kämpf-Binelli, E., Gholz, H. L., & Duryea, M. L. (2000). Plant succession and disturbances in the urban forest ecosystem. En M. L. Duryea, E. Kämpf-Binelli, & L. V. Korhnak (Eds.), *Restoring the urban forest ecosystem* (pp. 56-78). University of Florida, School of Forest Resources and Conservation.
- Karubian, J., Browne, L., Bosque, C., Carlo, T., Galetti, M., Loiselle, B. A., Blake, J. G., Cabrera, D., Durães, R., Labecca, F. M., Holbrook, K. M., Holland, R., Jetz, W., Kummeth, F., Olivo, J., Ottewell, K., Papadakis, G., Rivas, G., Steiger, S., Voirin, B., & Wikelski, M. (2012). Seed dispersal by Neotropical birds: Emerging patterns and underlying processes. *Ornitología Neotropical*, 23(Suppl.), 9-24.
- Lindell, C. A., Reid, J. L., & Cole, R. J. (2012). Planting design effects on avian seed dispersers in a tropical forest restoration experiment. *Restoration Ecology*, 20(6), 758-765. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00905.x>
- Loiselle, B. A. (1990). Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: Importance of considering seed composition. *Oecologia*, 82(4), 494-500. <https://doi.org/10.1007/BF00319792>
- Loiselle, B. A., & Blake, J. G. (1999). Dispersal of Melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology*, 80(1), 330-336. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0330:DOMSBF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0330:DOMSBF]2.0.CO;2)
- Maruyama, P. K., Melo, C., Pascoal, C., Vicente, E., Fernandes-Cardoso, J. C., García-Brito, V. L., & Oliveira, P. E. (2019). What is on the menu for frugivorous birds in the Cerrado? Fruiting phenology and nutritional traits highlight the importance of habitat complementarity. *Acta Botanica Brasilica*, 33(3), 572-583. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0221>
- Mikich, S. B., & da Silva-Possette, R. F. (2007). Quantitative analysis of seed rain under natural and artificial perches in the Araucaria Forest. *Pesquisa Florestal Brasileira*, 55, 103-105.
- Miranda, A., Vásquez, I. A., Becerra, P., Smith-Ramírez, C., Delpiano, C. A., Hernández-Moreno, A., & Altamirano, A. (2019). Traits of perch trees promote seed dispersal of endemic fleshy-fruit species in degraded areas of endangered Mediterranean ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 170, Article 103995. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.103995>
- Møller, A. P. (2013). Long-term trends in wind speed, insect abundance and ecology of an insectivorous bird. *Ecosphere*, 4(1), Article 6. <https://doi.org/10.1890/ES12-00310.1>
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., e Neves, F. F., Luize, B. G., Mantovani, A., & Hudson, I. L. (2010). The influence of sampling method, sample size, and frequency of observations on plant phenological patterns and interpretation in tropical forest trees. En I. L. Hudson & M. R. Keatley (Eds.), *Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis* (pp. 99-121). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_5)
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W., & Baker, H. G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), 141-159. <https://doi.org/10.2307/2388804>
- Ortiz, R. (1990). Fenología de árboles en un bosque semideciduo tropical del estado Cojedes. *Acta Botánica Venezuelica*, 16(1), 93-116.
- Palacio, F. X. (2019). Seed dispersal effectiveness by frugivorous birds: Identifying functional equivalent species in bird assemblages. *Avian Biology Research*, 12(3), 103-108. <https://doi.org/10.1177/1758155919832189>
- Pejchar, L., Pringle, R. M., Ranganathan, J., Zook, J. R., Durán, G., Oviedo, F., & Daily, G. C. (2008). Birds as agents of seed dispersal in a human-dominated landscape of southern Costa Rica. *Biological Conservation*, 141(2), 536-544. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.11.008>



- Pérez-Cadavid, A., Rojas-Soto, O. R., & Bonilla-Moheno, M. (2018). Efecto de la digestión de semillas por aves en la germinación de especies de sotobosque en el bosque mesófilo de montaña. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(4), 1167-1175. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2612>
- Puebla-Olivares, F., & Winker, K. (2004). Dieta y dispersión de semillas por dos especies de Tangara (Habia) en dos tipos de vegetación en Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Ornitología Neotropical*, 15, 53-64.
- Quesada-Acuña, S. G., Porras, C., Ramírez, O., & Gastezzi-Arias, P. (2018). Dispersión de semillas por aves residentes en bosque ribereño urbano del río Torres, San José, Costa Rica. *UNED Research Journal*, 10(1), 48-56. <https://doi.org/10.22458/urj.v10i1.2040>
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., & Milá, B. (1996). Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres (General Technical Report PSW-GTR-159). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station. <https://doi.org/10.2737/PSW-GTR-159>
- Reid, J. L., Katsuki, K. N., & Holl, K. D. (2012). Do birds bias measurements of seed rain? *Journal of Tropical Ecology*, 28(4), 421-422. <https://doi.org/10.1017/S0266467412000247>
- Rojas-Rodríguez, F., & Torres-Córdoba, G. (2012). Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción del Güitite (*Acinetostemma arborescens*). *Forestal Mesoamericana Kurú*, 9(22), 68-69. <https://doi.org/10.18845/rfmk.v9i22.367>
- Salvande, M., Figueroa, J. A., & Armesto, J. J. (2011). Componente cuantitativo de la efectividad de dispersión de semillas por aves en el bosque templado de Chiloé, Chile. *Bosque*, 32(1), 39-45. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000100005>
- Schupp, E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107(1), 15-29. <https://doi.org/10.1007/BF00052209>
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytologist*, 188(2), 333-353. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03402.x>
- Sheldon, K. S., & Nadkarni, N. M. (2013). Spatial and temporal variation of seed rain in the canopy and on the ground of a tropical cloud forest. *Biotropica*, 45(5), 549-556. <https://doi.org/10.1111/btp.12043>
- Silva, I. A., Figueiredo, R. A., & da Silva-Matos, D. M. (2008). Feeding visit time of fruit-eating birds in Cerrado plants: Revisiting the predation risk model. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25(4), 682-688. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000400013>
- Slocum, M. G., & Horvitz, C. C. (2000). Seed arrival under different genera of trees in a neotropical pasture. *Plant Ecology*, 149(1), 51-62. <https://doi.org/10.1023/A:1009892821864>
- Spiegel, O., & Nathan, R. (2007). Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: Frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology Letters*, 10(8), 718-728. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01062.x>
- Tenorio-Galindo, G., Rodríguez-Trejo, D. A., & López-Ríos, G. (2008). Efecto del tamaño y color de la semilla en la germinación de *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Cecropiaceae). *Agrociencia*, 42(5), 585-593.
- Tomazi, A. L., Zimmermann, C. E., & Laps, R. R. (2010). Artificial perches as a nucleation technique for restoration of a riparian environment: Characterization of the seed rain and natural regeneration. *Biotemas*, 23(3), 125-135. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2010v23n3p125>

- Verçosa, F. C., Dias, A. R., & Missagia, C. C. C. (2012). Ecologia da polinização e potenciais dispersores da “marianeira” *Acnistus arborescens* (L.) Schltl. (Solanaceae) em área de Floresta Atlântica do Rio de Janeiro. *Natureza on line*, 10(2), 59-64.
- Vespa, N. I., Zurita, G., & Bellocq, M. I. (2014). Functional responses to edge effects: Seed dispersal in the southern Atlantic forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 328, 310-318. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.054>
- Viana, D. S., Santamaría, L., Michot, T. C., & Figuerola, J. (2013). Allometric scaling of long-distance seed dispersal by migratory birds. *The American Naturalist*, 181(5), 649-662. <https://doi.org/10.1086/670025>
- Wenny, D. G., DeVault, T. L., Johnson, M. D., Kelly, D., Sekercioglu, Ç. H., Tomback, D. F., & Whelan, C. J. (2011). The need to quantify ecosystem services provided by birds. *The Auk*, 128(1), 1-14. <https://doi.org/10.1525/auk.2011.10248>
- Wheelwright, N. T., Haber, W. A., Murray, K. G., & Guindon, C. (1984). Tropical fruit-eating birds and their food plants: A survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica*, 16(3), 173-192. <https://doi.org/10.2307/2388051>
- Wijdeven, S. M. J., & Kuzee, M. E. (2000). Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*, 8(4), 414-424. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.2000.80056.x>
- Wolfe, J. D., Johnson, M. D., & Ralph, C. J. (2014). Do birds select habitat or food resources? Nearctic-neotropic migrants in northeastern Costa Rica. *PLoS ONE*, 9(1), e86221. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086221>