

# **UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL**

**Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas**



Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en Ciencias  
Biológicas

## **INTERACCIONES PLANTAS-AVES FRUGÍVORAS EN UN GRADIENTE LATITUDINAL Y BIOGEOGRÁFICO EN BOSQUES DE LOS DOMINIOS CHAQUEÑO Y AMAZÓNICO**

Lic. Ignacio José Berón

Director de Tesis: Dr. Alejandro Raúl Giraudó

Co-director de Tesis: Dr. José Francisco Pensiero

Instituto Nacional de Limnología - Laboratorio de Biodiversidad y  
Conservación de Tetrápodos - CONICET - Universidad Nacional del Litoral

**-2025-**

*“Y ahora es hora de entregarle  
un ave más al vuelo...”*



## AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas y a la Universidad Nacional del Litoral por brindar el marco académico para llevar adelante mi formación de posgrado.

Al Instituto Nacional de Limnología (INALI) por aceptar llevar adelante este proyecto doctoral en el marco de la institución.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por la beca otorgada.

Al Dr. Alejandro Giraud y al Dr. José Pensiero por haber aceptado dirigirme en este doctorado y todo su apoyo, acompañamiento, sugerencias y conocimientos. Mis respetos hacia su compromiso con la ciencia argentina y la conservación de la naturaleza.

Al Dr. Pedro Blendinger quien desde el primer día me ha acompañado amablemente en mi formación de posgrado aportando siempre certeras sugerencias, consejos, literatura científica y observaciones.

A Carlos Sager, Mario Bianchi, Jorge Douglas, Rubén Miranda, Ayelén Muchiuti y su familia, a la familia Murzilla y al Sr. Rubén Blanco, propietarios y administradores de los sitios de estudio.

A los colegas-amigos/as que ayudaron durante el trabajo de campo, apoyo logístico, académico y emocional: Kito Borgna, Rodrigo Lorenzón, Andrés Sarquís, Romina Pavé, Evelina León, Lorena Sovrano y Maximiliano Cristaldi.

Agradezco especialmente a la Dra. Eliana Exner por su orientación en la identificación de especies de plantas, es sin dudas una de las personas más amables que he conocido.

A Idea Wild, quienes proporcionaron muchas de las redes de niebla que utilicé para esta investigación.

A Alexandra Elbakyan por hacer del conocimiento científico un bien de la humanidad.

Al Dr. Pedro Jordano por sus sugerencias y recibirme en su laboratorio de la Estación Biológica de Doñana, en Sevilla, España.

A la Dra. Carine Emer, por su predisposición y genuino interés en mi trabajo, agradecido de que sea coautora de una de mis más queridas e interesantes publicaciones.

A mi papá, mi mamá y mi hermana Paloma.

A todos los documentales que vi mientras crecía y me hicieron seguir este camino.

A las aves y plantas del Litoral argentino que embellecen y dan identidad a la tierra donde nací y que habito.

A la Argentina y su educación pública, gratuita, laica y de calidad, la cual me ha formado en la primaria, secundaria, universidad y me ha permitido alcanzar el máximo grado académico al cual se puede aspirar en este mundo sin pagar un peso ni exigirme más que compromiso y dedicación.

Al privilegio de nacer en este país, en donde hay educación pública, gratuita, laica y de calidad y un sistema científico de renombre mundial.

A la convicción de que la ciencia no es cara, de que cara es la ignorancia, y peligroso el oscurantismo que pregonan aquellos cuya luz no sobrepasa la baldosa donde pisan.

## APORTES CIENTÍFICOS - TECNOLÓGICOS

- ♣ Berón, I. J., & Giraudo, A. R. (2023). Primer registro de frugivoría por el Chinchero Chico (*Lepidocolaptes angustirostris*). *Nuestras Aves*, 68, 209–210. <https://doi.org/10.56178/na.vi68.77>
- ♣ Berón, I. J., Emer, C., Pensiero, J. F., & Giraudo, A. R. (2025a). Neotropical rivers as potential interaction corridors: An evaluation of frugivory metanetworks across two biogeographic domains in South America. *Journal of Biogeography*. Advance online publication. <https://doi.org/10.1111/jbi.70094>
- ♣ Berón, I. J., Giraudo, A. R., & Pensiero, J. F. (2025b). Comparing bird-plant interaction networks between xerophytic and humid forests of the southeastern Neotropics. *Ornithology Research*, 33(28), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s43388-025-00236-1>

<b>Agradecimientos</b>	<b>03</b>
<b>Aportes científicos – tecnológicos</b>	<b>05</b>
<b>Abreviaturas y símbolos</b>	<b>08</b>
<b>Resumen</b>	<b>09</b>
<b>Abstract</b>	<b>10</b>
<b>Introducción</b>	<b>12</b>
<b>Objetivos</b>	<b>17</b>
<b>Hipótesis</b>	<b>18</b>
<b>Capítulo 1: Comparación de las ‘redes de interacción’ plantas-aves frugívoras entre los Dominios Chaqueño y Amazónico en Santa Fe, Argentina.</b>	
<i>Introducción</i>	<b>19</b>
<i>Materiales y métodos</i>	<b>21</b>
<i>Resultados</i>	<b>31</b>
<i>Discusión</i>	<b>39</b>
<b>Capítulo 2: Una evaluación desde ‘meta-redes’ de interacción y diversidad beta.</b>	
<i>Introducción</i>	<b>47</b>
<i>Materiales y métodos</i>	<b>50</b>
<i>Resultados</i>	<b>55</b>
<i>Discusión</i>	<b>66</b>
<b>Capítulo 3: Efectos del dominio biogeográfico, latitud y estacionalidad anual sobre la riqueza de aves frugívoras y sus interacciones.</b>	
<i>Introducción</i>	<b>71</b>
<i>Materiales y métodos</i>	<b>73</b>
<i>Resultados</i>	<b>74</b>
<i>Discusión</i>	<b>78</b>

**Capítulo 4 Composición filogenética de los ensambles de aves frugívoras en dominios Chaqueño y Amazónico.**

<i>Introducción</i>	80
<i>Materiales y métodos</i>	81
<i>Resultados</i>	85
<i>Discusión</i>	92
<b>Conclusiones</b>	96
<b>Bibliografía</b>	99
<b>Apéndices</b>	119

## ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

**BC:** “*Betweenness centrality*” - Centralidad de intermediación

**C:** Conectancia

***c-value:*** “*Participation coefficient*” - Coeficiente de participación

**ED:** “*Evolutionary distinctiveness*” - Distintividad evolutiva

**GTS:** “*Grand total standarization*” - Estandarización por total general

**H<sub>2</sub>':** Especialización

**IF:** “*Interaction frequency*” - Frecuencia de interacción

***k:*** “*Degree*” - Grado

**M:** Modularidad

**MNTD:** “*Mean Nearest Taxon Distance*” - Distancia filogenética mínima al taxón más cercano

**MPD:** “*Mean Pairwise Distance*” - Distancia filogenética promedio entre pares de especies

**NODF:** “*Nestedness metric based on overlap and decreasing fill*” - Anidamiento

**NOL:** “*Number of links*” - Número en enlaces

**NRI:** “*Net Relatedness Index*” - Índice de relación neta

**NTI:** “*Nearest Taxon Index*” - Índice del taxón más cercano

**PD:** “*Phylogenetic diversity*” - Diversidad filogenética total

**wNODE:** “*weighted Nestedness metric based on overlap and decreasing fill*” - Anidamiento ponderado.

**z-value:** “*Within-module degree*” - Grado dentro del módulo

**$\beta_{sim}$ :** Índice de disimilitud de Simpson

**$\beta_{sne}$ :** Índice de disimilitud de anidamiento

**$\beta_{sor}$ :** Índice de disimilitud de Sorensen

## RESUMEN

Las aves frugívoras desempeñan un papel fundamental al influir en la distribución y evolución de las comunidades vegetales a nivel mundial. A pesar de su importancia, los estudios comparativos sobre la frugivoría de las aves siguen siendo limitados en varias regiones neotropicales, lo que deja una importante brecha en nuestra comprensión de este vital proceso ecológico. Esta tesis analiza la estructura y dinámica de las interacciones plantas-aves frugívoras en dos dominios neotropicales contiguos y contrastantes de la provincia de Santa Fe, Argentina: el Dominio Amazónico, caracterizado por bosques húmedos de la planicie de inundación del Río Paraná, y el Dominio Chaqueño, caracterizado por bosques xerofíticos. Se realizaron 14 campañas en 6 sitios, 3 sitios pareados de cada tipo de bosque, distribuidos en un gradiente latitudinal desde ~28°S a 31°S, separados por ~150 km de distancia entre pares. Se utilizaron: i) redes de niebla (6720 horas/red y 1758 individuos capturados) con el fin de obtener semillas presentes en muestras fecales (375 muestras con semillas); ii) el método de transectas lineales adaptadas para estudios de frugivoría (2040 horas de observación y 621 registros de frugivoría), distribuidas equitativamente entre sitios y visitas. Se registraron 41 especies de aves frugívoras, 46 plantas ornitócoras y 203 interacciones únicas, con las cuales se construyeron redes bipartitas, meta-redes y filogenias.

En el Capítulo 1, a partir de un análisis de redes bipartitas de interacción por dominio, se muestra que, pese a que hubo una alta proporción de especies de aves frugívoras compartidas, las redes difieren estructuralmente: el Dominio Amazónico presenta mayor anidamiento, mientras que el Chaqueño exhibe mayor modularidad y especialización, asociadas a diferencias en la flora ornitócora, además, Thraupidae, Turdidae y Tyrannidae fueron las familias que más

contribuyeron a la frugivoría. En el Capítulo 2, a partir de un análisis de metaredes y beta diversidad, se evidencia que el Paraná funciona como corredor ecológico, aumentando la conectividad de la meta-red Paranaense frente a la mayor fragmentación y recambio de plantas en el Chaco. En el Capítulo 3, a partir de un análisis con GLMM, la estacionalidad emerge como el factor más determinante: la riqueza de aves y la frugivoría alcanzan sus máximos en primavera–verano, superando los efectos espaciales. En el Capítulo 4, a partir de análisis filogenéticos, se revela un patrón asimétrico: las aves de ambos dominios comparten linajes evolutivos similares, mientras que las plantas muestran una marcada divergencia filogenética, indicando que la identidad de los recursos alimentarios varía más que la de sus consumidores.

En conjunto, la tesis demuestra que la arquitectura de las interacciones mutualistas resulta de la confluencia entre historia evolutiva, conectividad espacial y dinámica estacional. Los resultados subrayan el papel del Río Paraná como corredor funcional de interacciones, la importancia de incorporar temporalidad en el estudio de redes y el rol de ciertas familias de aves en la regeneración de los bosques. Este estudio constituye el primer análisis comparativo sistemático de frugivoría entre los Dominios Chaqueño y Amazónico en Argentina, aportando bases aplicables al entendimiento de las relaciones esenciales para la conservación de sus bosques.

**Palabras clave:** *Biogeografía Neotropical – Redes de interacción – Meta-redes – Frugivoría – Aves frugívoras – Ornitocoria – Dispersión de semillas – Mutualismos – Dominio Chaqueño – Dominio Amazónico – Río Paraná*

## **ABSTRACT**

Frugivorous birds play a fundamental role in shaping the distribution and evolution of plant communities globally. Despite their importance, comparative studies on avian frugivory remain limited in several Neotropical regions, leaving a significant gap in our understanding of this vital ecological process. This thesis analyzes the structure and dynamics of plant–frugivorous bird interactions in two contiguous and contrasting Neotropical domains in Santa Fe Province, Argentina: the Amazonian Domain, characterized by the humid forests of the Paraná River floodplain, and the Chaco Domain, characterized by xerophytic forests. Fourteen field campaigns were conducted across six sites—consisting of three paired sites for each forest type—distributed along a latitudinal gradient from ~28°S to 31°S, with pairs separated by approximately 150 km. Methods employed included: i) mist nets (6,720 net-hours; 1,758

individuals captured) to retrieve seeds from fecal samples (375 samples containing seeds); and ii) linear transects adapted for frugivory studies (2,040 observation hours; 621 frugivory records), distributed evenly across sites and visits. A total of 41 frugivorous bird species, 46 ornithochorous plant species, and 203 interactions were recorded, which were used to construct bipartite networks, metanetworks, and phylogenies.

In Chapter 1, based on an analysis of bipartite interaction networks by domain, it is shown that, despite a high proportion of shared frugivorous bird species, the networks differ structurally: the Amazonian Domain exhibits greater nesting activity, while the Chaco Domain displays greater modularity and specialization, associated with differences in ornithochorous flora. Furthermore, Thraupidae, Turdidae, and Tyrannidae were the families that contributed most to frugivory. In Chapter 2, based on an analysis of metanetworks and beta diversity, it is evident that the Paraná River functions as an ecological corridor, increasing the connectivity of the Paraná metanetwork in the face of greater fragmentation and plant turnover in the Chaco. In Chapter 3, based on an analysis using GLMM, seasonality emerges as the most determining factor: bird richness and frugivory reach their peaks in spring and summer, overcoming spatial effects. In Chapter 4, based on phylogenetic analyses, an asymmetric pattern is revealed: birds from both domains share similar evolutionary lineages, while plants show a marked phylogenetic divergence, indicating that the identity of food resources varies more than that of their consumers.

Overall, this thesis demonstrates that the architecture of mutualistic interactions results from the confluence of evolutionary history, spatial connectivity, and seasonal dynamics. The results underscore the role of the Paraná River as a functional corridor for these interactions, the importance of incorporating temporality into network studies, and the role of certain bird families in forest regeneration. This study constitutes the first systematic comparative analysis of frugivory between the Chaco and Amazon Domains in Argentina, providing a foundation applicable to understanding the essential relationships for forest conservation.

**Keywords:** *Neotropical Biogeography – Interaction networks – Meta-networks – Frugivory – Frugivorous birds – Ornithochory – Seed dispersal – Mutualisms – Chaco Domain – Amazonian Domain – Paraná River*

## INTRODUCCIÓN

Las plantas han desarrollado una gran variedad de mecanismos que tienen a los animales como vectores de semillas; entre ellos, la ornitocoria —la dispersión de semillas por aves— es considerada como una de las adaptaciones más antiguas (Herrera, 1984, 1985, 2002; Howe & Smallwood, 1982; Snow, 1970, 1981). De hecho, hay evidencias de este mutualismo desde las primeras etapas de la radiación aviar en el período Cretácico (Hu et al., 2022), lo que podría explicar en parte la subsecuente expansión evolutiva de las plantas con frutos en la llamada “Revolución Terrestre del Cretácico”, donde las plantas experimentaron un gran estallido de diversificación morfológica y ecológica (Ramírez-Barahona et al., 2020). En otras palabras, esta interacción está ampliamente distribuida a través de la filogenia de las angiospermas, y la dieta frugívora ha evolucionado independientemente muchas veces en aves (Fleming & Kress, 2011). Así, la diversificación de los animales frugívoros ha sido influenciada por la evolución de las plantas productoras de frutos, y estos animales cumplen un rol clave en la reproducción de dichas plantas y en el funcionamiento de los ecosistemas (Fleming et al., 1987; Kissling et al., 2007, 2009, 2012; Şekercioğlu et al., 2004).

El término “frugívoro”, en un sentido amplio, puede utilizarse para señalar a aquellos animales que consumen frutos carnosos, que pueden o no proveer el servicio de dispersión de semillas a las plantas (Jordano, 2000). Si buscamos una definición de “ave frugívora”, podemos tomar la de Lopes et al. (2016), que indica que es “aquella que consume frutos carnosos, incluyendo bayas, drupas, pomáceas, frutos agregados, frutos múltiples y frutos accesorios”. Las semillas, cuando se ingieren, generalmente se regurgitan o se defecan enteras, por lo que los frugívoros comúnmente actúan como dispersores de semillas (Jordano, 2000). El mutualismo animal frugívoro–planta zoócora tiene dos caras: por un lado, el beneficio que obtiene el animal al acceder a una fuente de alimento en los frutos; por otro, la dispersión de semillas que obtiene la planta (Herrera, 2002). Las aves son uno de los grupos animales que más conspicuamente consumen frutos como parte de su dieta y son consideradas los principales dispersores de semillas debido a su diversidad, adaptabilidad, amplia distribución y capacidad de desplazamiento (Jordano, 2000; Kissling et al., 2009; Snow, 1981).

La dispersión de semillas por aves permite a las plantas colonizar nuevos sitios, recolonizar y restaurar ecosistemas perturbados, evitar predadores de semillas que suelen congregarse en torno a las plantas productoras, disminuir la competencia intraespecífica y promover el flujo genético. También puede facilitar la germinación al desgastar las envolturas que protegen las semillas —haciéndolas más permeables a los gases y al agua— o al remover la

pulpa que suele contener inhibidores de la germinación (Carlo & Morales, 2016; Clergeau, 1992; Díaz-Vélez et al., 2015, 2017; Herrera et al., 1994; Howe, 1989; Maruyama et al., 2019; Martínez et al., 2014; Purificação et al., 2014; Souza da Mota Gómez et al., 2008; Traveset, 1998; Willson & Whelan, 1993) La efectividad de la dispersión está determinada por la manera en que las aves manipulan, ingieren y procesan los frutos. En general, pueden tragar el fruto completo y posteriormente defecar o regurgitar las semillas lejos de la planta madre, lo que contribuye a una dispersión efectiva. También es posible que solo consuman la pulpa mientras el fruto aún está unido al pedúnculo, descartando las semillas debajo de la planta madre, lo que resulta en una dispersión a corta distancia que, al eliminar la pulpa, puede favorecer la germinación. Por otro lado, si las aves consumen la pulpa y descartan la semilla, se produce un fenómeno conocido como dispersión por cosecha imperfecta, en el cual algunas semillas logran sobrevivir y germinar (Jordano, 2000). No obstante, la dispersión de semillas es un fenómeno heterogéneo y los límites entre los mecanismos mencionados son a veces poco claros (Aguilar et al., 2009; Simmons et al., 2018; Traveset, 1994).

Las aves frugívoras pueden clasificarse como “frugívoras estrictas”, alimentándose principalmente de frutos, o “frugívoras parciales”, aquellas que consumen en su dieta una menor proporción de frutos en relación con otras fuentes de alimento (Snow, 1981). Las aves frugívoras estrictas son más numerosas en los trópicos que en zonas subtropicales y templadas, con un claro gradiente latitudinal en el que la proporción de frugívoras parciales es mayor en latitudes más altas; esto refleja que las frugívoras estrictas requieren una mayor diversidad de plantas con frutos, mientras que las parciales participan simultáneamente en diferentes redes ecológicas (Dalsgaard et al., 2017; Kissling et al., 2012). Si bien las aves frugívoras incluyen estrictas y parciales, el número de las últimas es tres veces mayor, lo que resalta su importancia en gradientes latitudinales y biogeográficos (Carlo & Morales, 2016; Dalsgaard et al., 2017; Kissling, 2009).

Las aves frugívoras, por tanto, influyen en la distribución y evolución de las comunidades vegetales a nivel mundial (Şekercioğlu, 2006). Esto se refleja en que están representadas en aproximadamente el 56% de las familias de aves del mundo (Pizo & Galetti, 2010). Kissling et al. (2009) estiman que a nivel global el 14% de las especies de aves pueden ser categorizadas como frugívoras, considerando como tales aquellas cuya dieta está compuesta mayoritariamente por frutos carnosos (>50%; Fleming et al., 1987). Con una riqueza global estimada de ~10000 especies (Callaghan et al., 2021), esto equivaldría aproximadamente a 1500 especies frugívoras, sin incluir numerosas especies que consumen frutos de manera ocasional o estacional, es decir, frugívoras parciales.

Dado que la diversidad y distribución de las aves frugívoras varían marcadamente entre regiones, resulta fundamental situar este mutualismo dentro de un marco biogeográfico más amplio. En este sentido, Morrone (2014) indicó que una regionalización biogeográfica es un sistema jerárquico que categoriza áreas geográficas en términos de sus biotas, involucrando niveles como reino, región, dominio, provincia y distrito. La definición formal de la región Neotropical se remonta a Sclater (1858), y posteriormente fue adoptada por Wallace (1876). Cabrera & Willink (1973) propusieron una regionalización biogeográfica para Sudamérica basada en la distribución de taxones de plantas y animales; en su esquema, la región Neotropical incluye dominios como el Caribe, Guayanés, Andino-Patagónico, Amazónico y Chaqueño — siendo los dos últimos relevantes para este estudio. A escala global, la riqueza de aves frugívoras es más alta en el Neotrópico y significativamente menor en otras regiones (Kissling et al., 2009). En el Neotrópico se estima que alrededor del 37% de la avifauna (~1500 especies) incluye frutos en su dieta en mayor o menor medida, y de ese porcentaje aproximadamente el 50% presenta una dieta predominantemente frugívora (Carlo et al., 2022). Este valor es considerablemente mayor que las estimaciones globales de aves frugívoras estrictas mencionado previamente (~14% de las especies), lo que resalta la importancia particular de este gremio en los ecosistemas neotropicales. Y, indica que las aves frugívoras contribuyen de manera notable a la arquitectura de los bosques neotropicales (Carlo et al., 2022).

Si bien el Neotrópico presenta una proporción particularmente alta de aves que consumen frutos en comparación con el promedio global, no está claramente dilucidado si los patrones geográficos de riqueza de aves frugívoras simplemente replican los de la avifauna en general o si muestran diferencias regionales distintivas relacionadas con especializaciones dietarias y con las interacciones con la flora ornitócora (Kissling et al., 2007, 2008). Se ha señalado que una estrategia de muchas plantas ornitócoras es que sus frutos sean accesibles al mayor número posible de dispersores (Herrera, 1985; Snow, 1971). Varios estudios sugieren que la riqueza de aves frugívoras depende de la disponibilidad de frutos, la cual está sujeta a fuertes patrones espacio-temporales (Fleming et al., 1987; Herrera, 1985; Ponce et al., 2012; Ramos-Robles et al., 2016). Además, las aves suelen consumir frutos de varias especies en lugar de especializarse en una sola (Izhaki & Safriel, 1989; Kissling et al., 2007), y una mayor abundancia y diversidad de especies frutales tiende a proveer una mayor cantidad y diversidad de recursos (Carnicer et al., 2009; Dalsgaard et al., 2017; Kissling et al., 2012).

Para comprender cómo estos patrones se traducen en la estructura de los mutualismos en diferentes regiones, es esencial recurrir a herramientas que permitan describir la arquitectura de las comunidades. En este contexto, las redes de interacción entre plantas y aves frugívoras, analizadas desde la teoría de redes, proporcionan una representación útil para estudiar este

mutualismo. Una red puede entenderse como la representación de un sistema compuesto por múltiples elementos conectados por enlaces (Bascompte & Jordano, 2014), y en el caso de mutualismos planta–ave se representan como grafos bipartitos que ilustran interacciones entre dos conjuntos (Bascompte & Jordano, 2006). A pesar de su complejidad, estas redes muestran estructuras recurrentes: heterogeneidad (desbalance en el número de interacciones por especie), anidamiento (los especialistas interactúan con subconjuntos de las especies con las que interactúan los generalistas), asimetría (desigualdad en la fuerza de los efectos recíprocos entre interactuantes) y modularidad (presencia de subconjuntos o módulos con interacciones intensas entre sus miembros y limitadas con otros módulos) (Bascompte et al., 2003; Bascompte & Jordano, 2007; Fortuna et al., 2010; Vázquez et al., 2007). Estos patrones son clave para comprender la organización ecológica y la coevolución en comunidades mutualistas, y no pueden reducirse a interacciones aleatorias entre pares de especies.

En este contexto, el Neotrópico alberga la mayor diversidad global de mutualismos entre plantas con frutos carnosos y aves frugívoras que consumen estos frutos y dispersan sus semillas (Carlo et al., 2022; Kissling et al., 2009). A partir de esta riqueza, diversos estudios han caracterizado propiedades estructurales comunes en las redes de interacción neotropicales, en general muestran altos niveles de especialización y modularidad junto con bajos niveles de anidamiento y conectancia (Alencar & Guilherme, 2020; Almeida & Mikich, 2018; Dugger et al., 2019; Guidetti, 2020; Santos & Ribeiro, 2023). Por ejemplo en estudios a gran escala, en los bosques húmedos de la Mata Atlántica brasileña (Bello et al., 2017; Emer et al., 2018) hallaron modularidad alta y baja conectancia en fragmentos de selva; en los bosques xerofíticos del Cerrado brasileño, Purificação et al. (2020) reportaron también estructura modular asociada a heterogeneidad del hábitat. Además, se ha observado que especies de plantas con alta centralidad (como medida de la importancia relativa de las especies en toda la red) suelen ser árboles con frutos ricos en azúcares y amplia distribución, mientras que las aves con alta centralidad tienden a ser de amplia distribución, tolerantes a la presencia humana y omnívoras (Baldíviezo et al., 2019). No obstante, gran parte del conocimiento disponible se concentra en especies reconocidas tradicionalmente como frugívoras y de fácil registro, lo que puede subestimar el papel de otros actores. Investigaciones recientes muestran que numerosas aves insospechadas —familias primariamente insectívoras como furnáridos y pícidos (Berón & Giraud, 2023; Cataudela & Palacio, 2021; Vizentin-Bugoni et al., 2024), rapaces con registros de frugivoría o dispersión secundaria (Da Silva, 2023; Guilherme, 2019; Nogales et al., 2007; Padilla et al., 2012; Villalba & Fariña, 2023), trochiliformes con registros de frugivoría (Elliot et al., 2020; Palacio, 2019) y granívoros (De la Peña, 2011; De la Peña & Pensiero, 2017)— pueden contribuir de forma relevante a la frugivoría y dispersión de semillas en sistemas neotropicales.

Entonces, dada la variación en estrategias alimentarias de las aves y su asociación con recursos específicos, son de esperar diferencias en gradientes latitudinales, ambientales y biogeográficos en la organización de sus gremios. Si la disponibilidad de frutos es mayor en áreas tropicales y subtropicales respecto de áreas templadas, cabe anticipar un gradiente latitudinal en la riqueza de frugívoros (Kissling et al., 2012). La covariación entre la riqueza de frutos y la de aves frugívoras sugiere que la diversificación de recursos alimentarios está influida por la historia regional y por la variación ambiental (Kissling et al., 2012; Nekola & White, 1999).

En este contexto, comprender cómo las diferencias biogeográficas y ambientales moldean las interacciones planta-ave frugívora requiere estudiar sistemas que integren contrastes marcados en clima, historia evolutiva y disponibilidad de recursos. En este sentido la provincia de Santa Fe presenta un amplio gradiente latitudinal (~800 km) y se ubica en una zona de contacto entre elementos biogeográficos de los dominios Amazónico y Chaqueño, que aportan sus elementos florísticos característicos y con historias evolutivas diferentes (Cabrera, 1976; Pensiero et al., 2005; Giraudo et al., 2006; Pensiero & Bortoluzzi, 2021). El Dominio Amazónico está representado en el río Paraná y sus bosques húmedos, postulado como un corredor biogeográfico de especies tropicales hasta latitudes templadas, incluyendo aves y plantas (Arzamendia & Giraudo, 2009; Menalled & Adámoli, 1995). El Dominio Chaqueño se distribuye en el oeste, se encuentra representado por bosques xerófilos con diferentes ofertas de plantas respecto a los bosques Paranaenses, representando una oportunidad para contrastar hipótesis sobre la influencia biogeográfica y latitudinal en las interacciones de ornitocoria, en una región con una rica avifauna representada en Santa Fe por el 43% de las especies de Argentina (Fandiño & Giraudo, 2010).

En Argentina existen variados aportes sobre la frugivoría por aves, aunque no se han estudiado aspectos comparativos sobre la influencia biogeográfica y latitudinal en la frugivoría por aves y plantas ornitócoras. Conocer este tipo de interacciones, que brindan importantes servicios a las plantas en la renovación de los bosques, en un escenario de expansión de la frontera agrícola que conlleva transformaciones de los ambientes naturales y de homogeneización del paisaje (Gavier-Pizarro et al., 2012), es necesario por la afectación de los distintos mecanismos de dispersión de semillas (Aguilar et al., 2009; McConkey & O’Farrill, 2016). En este marco, comparar la riqueza, composición y estructura de las redes de interacción entre dominios biogeográficos como el Amazónico y el Chaqueño, y, a lo largo de un gradiente latitudinal, permite evaluar cómo la historia evolutiva, la disponibilidad de recursos y los gradientes ambientales modelan las comunidades frugívoras y sus interacciones con la flora ornitócora.

## **Objetivo general**

- ♣ Determinar, caracterizar y describir cómo la influencia biogeográfica y latitudinal influye en los patrones de ensambles de aves frugívoras, así como en las interacciones plantas-aves frugívoras que se registran en un gradiente latitudinal y de bosques húmedos del Dominio Amazónico (asociados al Río Paraná) y bosques xerofíticos del Dominio Chaqueño, con el objeto de aportar conocimientos a la conservación y manejo de bosques neotropicales.

## **Objetivos específicos**

- ♣ Identificar cómo influye el gradiente latitudinal y de inundación en las variaciones de los ensambles de aves frugívoras presentes en los bosques del Dominio Amazónico y Chaqueño.
- ♣ Caracterizar las interacciones entre plantas y aves frugívoras y establecer servicios y roles brindados por las aves como dispersoras de la flora de las biorregiones Paranaense y Chaqueña.
- ♣ Reconocer, comparar e interpretar la diversidad florística e interacciones de las especies de plantas que ofrecen frutos y que pudieran formar parte de la dieta de aves frugívoras en los bosques de los Dominios Amazónico y Chaqueño.

## Hipótesis

- ♣ **Hipótesis 1:** la influencia tropical y la regulación climática que genera el Río Paraná determina que los bosques del Dominio Amazónico asociados a él presenten comunidades de aves frugívoras más diversas en relación con una mayor disponibilidad y diversidad de plantas ornitócoras, y una menor variación latitudinal respecto a los bosques chaqueños.
  
- ♣ **Predicción 1a:** la riqueza y diversidad de aves frugívoras y plantas ornitócoras serán mayores en los bosques de Dominio Amazónico frente a los del Dominio Chaqueño.
- ♣ **Predicción 1b:** la riqueza y diversidad de aves frugívoras y plantas ornitócoras tendrá variaciones latitudinales menores en los bosques del Dominio Amazónico respecto a los Chaqueños.
  
- ♣ **Hipótesis 2:** las comunidades de aves frugívoras presentarán diferencias en su composición en los Dominios biogeográficos Amazónico y Chaqueño, debido a sus diferentes historias evolutivas y composición filogenética que influyen en la composición de ensambles de especies frugívoras y de plantas ornitócoras.
- ♣ **Predicción 2:** se espera que los ensambles de aves frugívoras de los dominios Amazónico y Chaqueño difieran significativamente en su composición de especies, reflejando la presencia de linajes característicos de cada dominio.

## CAPÍTULO 1

### Comparación de las ‘redes de interacción’ plantas-aves frugívoras entre los dominios Chaqueño y Amazónico en Santa Fe, Argentina.<sup>1</sup>

#### Introducción

En el marco conceptual y biogeográfico desarrollado en la introducción general de esta tesis, resulta necesario establecer una línea de base que evalúe si las diferencias biogeográficas entre los dominios Chaqueño y Amazónico se traducen en estructuras de red disímiles a escala regional. En consecuencia, este primer capítulo aborda esta problemática mediante la caracterización y comparación de las propiedades estructurales de las interacciones en el área de estudio. En Argentina, los estudios sobre frugivoría y dispersión de semillas por aves en el Dominio Amazónico se han centrado principalmente en los bosques de las Yungas (Blendinger et al., 2012, 2016; Ordano et al., 2017; Palacio et al., 2017; Rojas et al., 2021, 2025). Para los bosques del Dominio Amazónico asociados al Río Paraná, existen algunos trabajos en el Delta (Montaldo et al., 2005; Zietsman et al., 2019) y un registro puntual en Misiones (Moresco, 2020). Por su parte, para el Dominio Chaqueño, los antecedentes provienen mayoritariamente del Chaco Serrano y Árido y el Espinal de la provincia de Córdoba (Merlo et al., 2019, 2024; Vergara-Tabares et al., 2021, Reati et al., 2022), así como algunos trabajos en el Chaco Seco (Caziani, 1996; Caziani & Protomastro, 1994), y el Espinal entrerriano (Cataudela, 2020; Guidetti, 2020), un trabajo en el Espinal santafesino (De la Peña & Pensiero, 2003) y variadas menciones no georreferenciadas en De la Peña (2011) y De la Peña & Pensiero (2017) en la misma provincia.

A pesar de los mencionados trabajos, generalmente a escalas locales, que documentan interacciones frugívoras en cada dominio, aún no se ha realizado un análisis comparativo sistemático que permita cuantificar las diferencias estructurales entre redes y comprender sus implicancias ecológicas. Por ello, este capítulo se propone como una introducción al estudio

---

<sup>1</sup>Los contenidos de este capítulo fueron publicados en el artículo: Berón, I. J., Giraudo, A. R., & Pensiero, J. F. (2025b). Comparing bird-plant interaction networks between xerophytic and humid forests of the southeastern Neotropics. *Ornithol. Res.* 33(28), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s43388-025-00236-1>

comparativo del Dominio Chaqueño y el Dominio Amazónico en Santa Fe, Argentina, un abordaje que será profundizado en los capítulos subsiguientes.

Ambos dominios neotropicales presentan características ambientales, florísticas y faunísticas contrastantes que pueden influir de manera diferenciada en la estructura y dinámica de las interacciones mutualistas. Representan, en efecto, dos extremos ecológicos dentro del Neotrópico: bosques húmedos por un lado y bosques xerofíticos por el otro. Esta heterogeneidad ambiental sugiere que las redes de interacción plantas–aves frugívoras podrían diferir sustancialmente entre ambos dominios. En concordancia con las hipótesis generales de esta tesis, aquí se plantea una hipótesis específica centrada en dichas diferencias estructurales.

**Hipótesis del Capítulo 1:** Debido a la influencia tropical, con una mayor oferta de plantas ornitócoras, y a la regulación climática generada por el río Paraná, se hipotetiza que, en el Dominio Amazónico, se da un ensamble de especies de aves frugívoras con una mayor riqueza y diversidad de interacciones con plantas ornitócoras que en el Dominio Chaqueño.

**Predicciones:** Se espera que el Dominio Amazónico cuente con una red de interacción con mayor conectividad, menor especialización y una estructura menos modular que la red del Dominio Chaqueño.

## Objetivos

El objetivo de este capítulo fue determinar los ensambles de aves frugívoras, las plantas ornitócoras, las redes de interacción resultantes y sus características, de dos regiones neotropicales contrastantes, contiguas y, hasta ahora, poco estudiadas: el Dominio Chaqueño y el Dominio Amazónico en Santa Fe, Argentina. Se abordan las siguientes preguntas: ¿Las diferencias biogeográficas entre bosques xerofíticos y húmedos estructuran ensambles y patrones de interacción contrastantes a escala regional?

## Materiales y Métodos

### Área de estudio<sup>2</sup>

La Provincia de Santa Fe, situada en el centro-este de Argentina, en la región del Litoral, posee representación del Dominio Chaqueño (provincias Pampeana, Espinal y Chaqueña) y del Dominio Amazónico (provincia Paranaense) (Pensiero et al., 2005). La provincia Paranaense incluye la planicie de inundación del Río Paraná, conformando un mosaico complejo de hábitats que incluyen bosques subtropicales húmedos, selvas en galerías, bosques de “Sauce criollo” (*Salix humboldtiana*) y de “Aliso de río” (*Tessaria integrifolia*), sabanas inundables y humedales (Fig. 1). La región cuenta con un clima templado-húmedo y una precipitación anual que disminuye gradualmente hasta los 1000 mm. La temperatura media anual es de 21 °C. La provincia Chaqueña incluye los Bajos Submeridionales y la Cuña Boscosa. Esta última se caracteriza por la presencia de bosques dominados por quebrachales de “Quebracho colorado” (*Schinopsis balansae*) y algarrobales de “Algarrobo negro y blanco” (*Neltuma nigra* y *N. alba*), así como “Espina corona” (*Gleditsia amorphoides*) y arbustales de “Coronillo” (*Scutia buxifolia*) y “Molle” (*Schinus sp.*), que alternan con sabanas gramíneas y esteros (Lewis, 1981; Marino & Pensiero, 2003; Pensiero & Bortoluzzi, 2021). La provincia del Espinal es una zona de transición entre las provincias Chaqueña y la Pampeana, posee bosques con estrato arbóreo poco denso con presencia de “Algarrobos”, “Ñandubay” (*N. affinis*), “Chañar” (*Geoffroea decorticans*), “Quebracho blanco” (*Aspidosperma quebracho-blanco*), “Tala” (*Celtis pallida*) y “Aromito” (*Vachellia caven*), además de sabanas gramíneas (Fig. 2). El clima es también templado-húmedo, con una temperatura media anual de 18 °C y precipitaciones anuales decrecientes de noreste a suroeste, que varían entre 1200 mm y 900 mm por año (Arana et al., 2021; Cabrera, 1976; D’Angelo et al., 1987; Hilgert et al., 2003; Lewis, 1991; Lewis & Pire, 1981).

En este contexto, se planteó la realización del estudio en un gradiente topográfico que va desde la planicie de inundación del Río Paraná en el Dominio Amazónico, hasta zonas altas, no inundables, correspondientes a las provincias Chaqueña y del Espinal del Dominio Chaqueño hacia el oeste (Fig. 3).

---

<sup>2</sup> Esta sección describe el área de estudio correspondiente a todos los capítulos de la presente tesis.

El estudio se llevó a cabo en seis sitios, seleccionados para abarcar la heterogeneidad de las regiones, distribuidos desde los 28 °S hasta los 31 °S, a lo largo de casi 400 km de norte a sur y distanciados aproximadamente 20 km de este a oeste. Los sitios estuvieron ubicados en las dos regiones contiguas y contrastantes descritas: tres sitios en los bosques húmedos del Dominio Amazónico a lo largo de la llanura aluvial del Río Paraná, y tres sitios en los bosques xerófilos del Dominio Chaqueño, en la provincia de Santa Fe, Argentina (Fig. 3). Las influencias biogeográficas de ambos dominios reflejan sus elementos florísticos característicos y sus diferentes historias evolutivas.

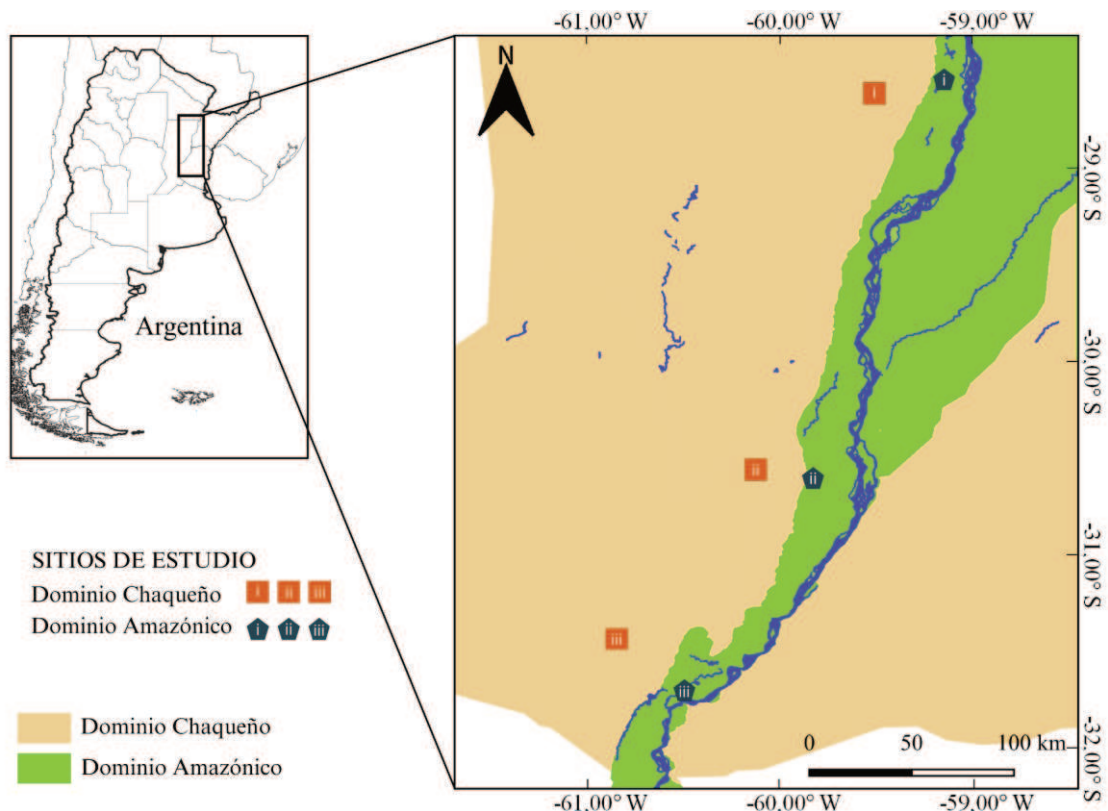
Este gradiente topográfico se propuso para tres latitudes dentro de la provincia de Santa Fe, una a la altura de la localidad de Villa Ocampo (-28° 29´ S), una segunda a la altura de la localidad de San Javier (-30° 36´ S) y una tercera a la altura de la ciudad de Santa Fe (-31° 36´ S) (Fig. 3). En principio, las transectas latitudinales trataron de cubrir el sentido del gradiente florístico que presenta la provincia de norte a sur (Pensiero et al. 2005; Pensiero 2023), representando áreas que presentarían mayor riqueza florística con frutos carnosos (Villa Ocampo), riqueza intermedia (San Javier) y menor riqueza florística (Santa Fe), el gradiente de inundación sigue el mismo principio, representando áreas de mayor riqueza florística con frutos carnosos en la Provincia Paranaense (Dominio Amazónico) frente a las Provincias Chaqueña y del Espinal (Dominio Chaqueño) (Pensiero et al., 2005; Pensiero 2023).



**Figura 1:** Fotografías capturadas en los sitios de estudio del Dominio Amazónico, en donde puede observarse la fisonomía selvática y la influencia de los cuerpos de agua característicos de la región.



**Figura 2:** Fotografías capturadas en los sitios de estudio del Dominio Chaqueño.



**Figura 3:** Mapa del área de estudio, que destaca los dos dominios biogeográficos en la Provincia de Santa Fe, Argentina: el Río Paraná (que corre de norte a sur) en azul, el Dominio Chaqueño en marrón y el Dominio Amazónico en verde. Los puntos de color representan las tres réplicas espaciales de cada dominio. El mapa fue confeccionado con el software libre QGIS (QGIS Development Team, 2025).

### Muestro de interacciones

El trabajo de campo se llevó a cabo entre septiembre de 2021 y marzo de 2024, totalizando 14 visitas a todos los sitios de estudio (84 campañas), con al menos 30 días de intervalo entre visitas en cada sitio. Dado que es posible obtener análisis razonablemente completos de redes de interacción al combinar más de un método de muestreo (Jordano, 2016), lo cual también minimiza los sesgos metodológicos (Vitorino et al., 2022), se combinaron dos técnicas para la recolección de datos:

Primero, se utilizaron redes de niebla (totalizando 6720 horas/red y 1758 individuos capturados en total, 1079 frugívoros) con el fin de obtener semillas presentes en muestras fecales (375 muestras con semillas). Se colocaron redes de niebla (entre 4 y 10 redes de 14 m de longitud, 3 m de altura, 4 paneles y apertura de malla de 36 mm), las cuales permanecieron abiertas durante el período de mayor actividad de las aves (6:30 a 11:30 horas y de 17:00 a 20:00 horas), los horarios de apertura y cierre de las redes fueron modificados dependiendo de

la estación del año y la temperatura del día, evitando días con lluvias, vientos fuertes o altas temperaturas (Ralph et al., 1996). Cada ave capturada permaneció en una bolsa de tela individualizada entre 15 y 30 minutos (Fig. 4). Posteriormente la identificación de semillas se realizó mediante comparación con una colección de referencia obtenida a partir de ejemplares vegetales recolectados en los mismos sitios de estudio (Quesada-Acuña et al., 2017) (Apéndice 25).



**Figura 4:** A la izquierda, ejemplar de *Turdus rufiventris* capturado mediante red de niebla. A la derecha, bolsas de tela con aves capturadas con redes (una por bolsa).

En segundo lugar, se utilizó el método de transecta lineal adaptado para estudios de frugivoría (Pizo & Galetti, 2010), llevando a cabo 2040 horas de observación mediante binoculares 8 x 45 (621 registros de frugivoría). Este método consiste en caminar lentamente por senderos y, ante cada registro de frugivoría, anotar un evento de alimentación (Pizo & Galetti, 2010).

Se consideró una interacción de frugivoría cuando un ave consumió partes o frutos enteros de una especie vegetal, independientemente del número de eventos de alimentación observados o del número de frutos consumidos. También, cuando se hallaban semillas de una especie vegetal en las muestras fecales. Para este método, cada especie vegetal identificada en una muestra fecal, independientemente de su abundancia, fue considerada como un evento de alimentación separado. En los casos en que se detectaron semillas en el plumaje de las aves, se consideraron registros de alimentación equivalentes y se trataron del mismo modo que las semillas halladas en las heces (Sánchez et al., 2012b).

Las aves fueron identificadas a nivel de especie utilizando una guía de campo (López-Lanús, 2020), y se siguió a Remsen et al. (2025) para la clasificación taxonómica. Para la

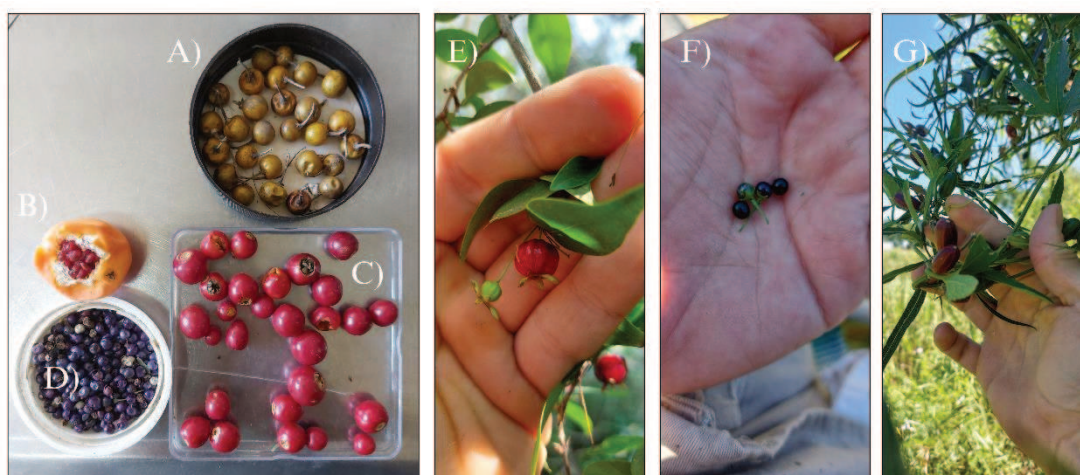
nomenclatura botánica, se tomó en consideración la base de datos online de Flora Argentina (<http://www.floraargentina.edu.ar>).

Para el trabajo de campo se contó con el permiso correspondiente expedido por el Ministerio de Medio Ambiente y Cambio Climático de la Provincia de Santa Fe, expediente n° 02101-0024834-3.

### Relevamiento de la flora ornitócora

Para obtener información sobre la oferta de flora ornitócora en cada ambiente a estudiar, en los mismos sitios de muestreo visitados para el registro de la avifauna se realizó una caracterización florística del bosque (especies y bioformas), se relevaron especialmente aquellas especies que presentaron diásporas carnosas (Fig 5). Para ello se tuvieron en cuenta aquellas especies que tuvieron frutos con síndrome endozoócoro, es decir, frutos con endo o mesocarpo carnosos, o semillas con arilos carnosos de colores vivos (rojo, morado, negro, fucsia, blanco, amarillo o naranja) y que sean contrastantes con el follaje (Ponce et al., 2012; Ramos-Robles et al., 2016).

Se recolectaron y herborizaron todas las plantas con esas características, fueron identificadas taxonómicamente y conservadas en el Herbario (SF) de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Litoral.



**Figura 5:** Algunos ejemplos de frutos colectados en las campañas utilizados para la colección de referencia de semillas. A) *Solanum elaeagnifolium* (Solanaceae) B) *Passiflora caerulea* (Passifloraceae) C) *Solanum sysimbriifolium* (Solanaceae) D) *Schinus longifolia* (Anacardiaceae) E) *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) F) *Solanum pilcomayense* (Solanaceae) G) *Cayaponia podantha* (Cucurbitaceae).

### *Completitud del inventario de interacciones por dominio y método de muestreo*

Los datos obtenidos de los diferentes sitios de muestreo en las regiones del Dominio Chaqueño y Amazónico fueron agrupados respectivamente. Para verificar la completitud del muestreo de las redes de interacción con ambos métodos de muestreo, se consideró cada interacción ave-planta como una entidad y su frecuencia de interacción como abundancia (Quintero et al., 2021). Luego, se generaron curvas de acumulación de interacciones para el método de redes de niebla y el método de transectas, usando las interacciones pareadas distintas como función del esfuerzo de muestreo (visitas de campo) por región (Jordano, 2016). Se utilizó el estimador no paramétrico Chao 1 para estimar la riqueza de interacciones a partir de los datos observados (Quintero et al. 2021). El análisis se realizó utilizando el paquete “vegan” (Oksanen et al., 2022), y en el entorno de R (R Development Core Team, 2024) (todos los análisis de esta tesis se realizaron íntegramente con este software).

### *Construcción de las matrices de interacción y las redes bipartitas*

La presente tesis integra estudios complementarios que, si bien comparten un enfoque común en el análisis de redes de interacción planta-ave, aplican metodologías distintas de construcción de matrices y redes, en función de sus objetivos específicos, el diseño del muestreo y el contexto biogeográfico de cada uno. En este capítulo, enfocado en comparar topologías de red entre dos dominios biogeográficos con métodos de muestreo distintos (redes de niebla y transectas), se utilizó una metodología de “*estandarización por total general*” (GTS o “*Grand total standarizarion*” por sus siglas en inglés) propuesto por Quintero et al. (2021). En el mismo, las interacciones registradas se reunieron en matrices ponderadas. Para lograr esto, los valores en la matriz de adyacencia fueron ponderados por el número total de interacciones registradas bajo cada método (redes de niebla y transectas), donde:  $a'_{ij} = \frac{a_{ij}}{\sum_{i=1}^A \sum_{j=1}^P a_{ij}}$ , donde  $a_{ij}$  es la frecuencia de la interacción entre la especie animal  $i$  y la especie vegetal  $j$ , dividido por la suma total de interacciones en la matriz de adyacencia considerando todas las  $A$  especies animales y  $P$  especies vegetales. Luego de ponderar ambas matrices por sus respectivas interacciones totales, se calculó una matriz combinada final usando el valor promedio. El valor final en la matriz para una interacción pareada  $a'_{ij}$  representa la probabilidad de que una

interacción seleccionada aleatoriamente dentro de esa comunidad corresponda a ese par específico de especies.

Se aplicó el método *GTS* tanto en los bosques del Dominio Chaqueño como en los del Amazónico, y luego se construyeron redes para cada uno. Este enfoque de fusión de datos da como resultado una estimación más robusta de los descriptores topológicos de la red, aumentando el número de interacciones pareadas distintas registradas y compensando sesgos inherentes a los distintos métodos (Quintero et al., 2021).

### *Propiedades estructurales*

Los datos agrupados de ambos métodos de muestreo, incluyendo el número de especies de aves y plantas, el *número de enlaces* (*NOL* o “*number of links*” por sus siglas en inglés), y la *frecuencia de interacciones* (*IF* o “*interaction frequency*” por sus siglas en inglés), se utilizaron para describir los ensambles y la estructura de la red. Para la estructura de la red de interacciones, se usaron las siguientes métricas: *conectancia* (*C*), *anidamiento* (*wNODF*), *especialización* ( $H_2'$ ), *solapamiento de nicho* (“*niche overlap*”), *fuerza de especie* (“*species strength*”), *modularidad* (*M*) y los *roles estructurales de las especies* (“*interaction's roles*”). Se construyeron redes bipartitas y se calcularon las métricas utilizando el paquete “*bipartite*” (Dormann et al., 2008).

La *conectancia* *C* representa la proporción de interacciones establecidas en relación con todas las posibles interacciones, y varía de 0 (sin interacciones) a 1 (todas las especies presentes en la red interactúan) (Jordano, 1987). El índice *wNODF*, una extensión cuantitativa del índice *NODF*, se utilizó para describir el *anidamiento* y estima si las especies especialistas (menos mutualismos) tienden a interactuar con subconjuntos de especies que interactúan con especies más generalistas. Este índice varía de 0 (red no anidada) a 1 (red perfectamente anidada) (Almeida-Neto & Ulrich, 2011). El *índice de especialización*  $H_2'$  mide cuán restringidas están las interacciones de las especies respecto a lo esperado aleatoriamente en función de la disponibilidad de parejas, y varía de 0 (menor especialización) a 1 (mayor especialización) (Blüthgen, 2010). El *solapamiento de nicho* representa la similitud promedio en los patrones de interacción entre especies del mismo nivel trófico, con valores cercanos a 0 que indican ausencia de uso común de nichos, y 1 que indica un solapamiento perfecto de nicho (Dormann et al., 2009). La *fuerza de especie* refleja la importancia de una especie dada para la comunidad del otro nivel de la red, y representa una extensión cuantitativa del grado de especie (Bascompte et al., 2006). El índice *M*, como medida de *modularidad*, varía de 0 (interacciones distribuidas

aleatoriamente) a 1 (cuando la red está dividida en subgrupos de especies totalmente separados) (Queiroz et al., 2021). Se utilizó un algoritmo de maximización de modularidad ponderada, DIRTLP Awb+ (Beckett, 2016), repitiendo el análisis 100 veces y seleccionando el valor más alto de  $M$ .

Dado que el número total de interacciones registradas (IF) difirió entre los dominios, y considerando que el número de enlaces (NOL) y las métricas cuantitativas  $H_2'$ ,  $wNODF$  y  $M$  son sensibles a variaciones en el tamaño de la muestra, se implementó un análisis de rarefacción (Dormann et al., 2009). Específicamente, la matriz cuantitativa de frecuencias absolutas del Dominio Amazónico (con mayor número de interacciones) fue submuestreada aleatoriamente sin reposición para igualar el esfuerzo del Dominio Chaqueño ( $N = 415$ ). Este procedimiento se repitió 1000 veces, recalculándose en cada iteración el NOL y los índices de  $H_2'$ ,  $wNODF$  y  $M$ . Se obtuvieron los valores promedio e intervalos de confianza del 95% para la red amazónica estandarizada, permitiendo evaluar si las diferencias observadas se mantenían independientemente del tamaño de la matriz y la riqueza de enlaces detectados.

#### *Roles de las interacciones*

Además de la modularidad, y en relación a esta métrica, para explorar los roles de las especies en la conexión de diferentes regiones de la red, se calculó el *coeficiente de participación* ( $c$ ) –“*participation coefficient*”– y el *grado dentro del módulo* ( $z$ ) –“*within-module degree*”–, propuestos por Olesen et al. (2007). Estas métricas revelan la posición de la especie en comparación con otras dentro de su propio módulo ( $z$ ) y cómo se conecta con especies de otros módulos ( $c$ ). Se usó el percentil 95 de los valores de  $z$  y  $c$  obtenidos a partir de matrices aleatorizadas (ver más abajo) para determinar los valores de corte que definieron los roles de las especies (Ramos-Robles et al., 2018). Para las aves (Dominio Chaqueño, Dominio Amazónico), los valores de corte para  $z$  fueron 1.52 y 1.69, y para las plantas 1.49 y 1.77. Los valores de corte para  $c$  (Dominio Chaqueño, Dominio Amazónico) fueron 0.61 y 0.53 para aves, y 0.55 y 0.63 para plantas. En base a estos valores, se identificaron especies *periféricas* –“*peripherals*”– (valores bajos de  $z$  y  $c$ ), especies *núcleo de módulo* –“*module hubs*”– (alto valor de  $z$  y bajo valor de  $c$ ), especies *conectoras* –“*connectors*”– (bajo valor de  $z$  y alto valor de  $c$ ), y especies *núcleo de red* –“*networks hubs*”– (valores altos de  $z$  y  $c$ ) (Olesen et al., 2007).

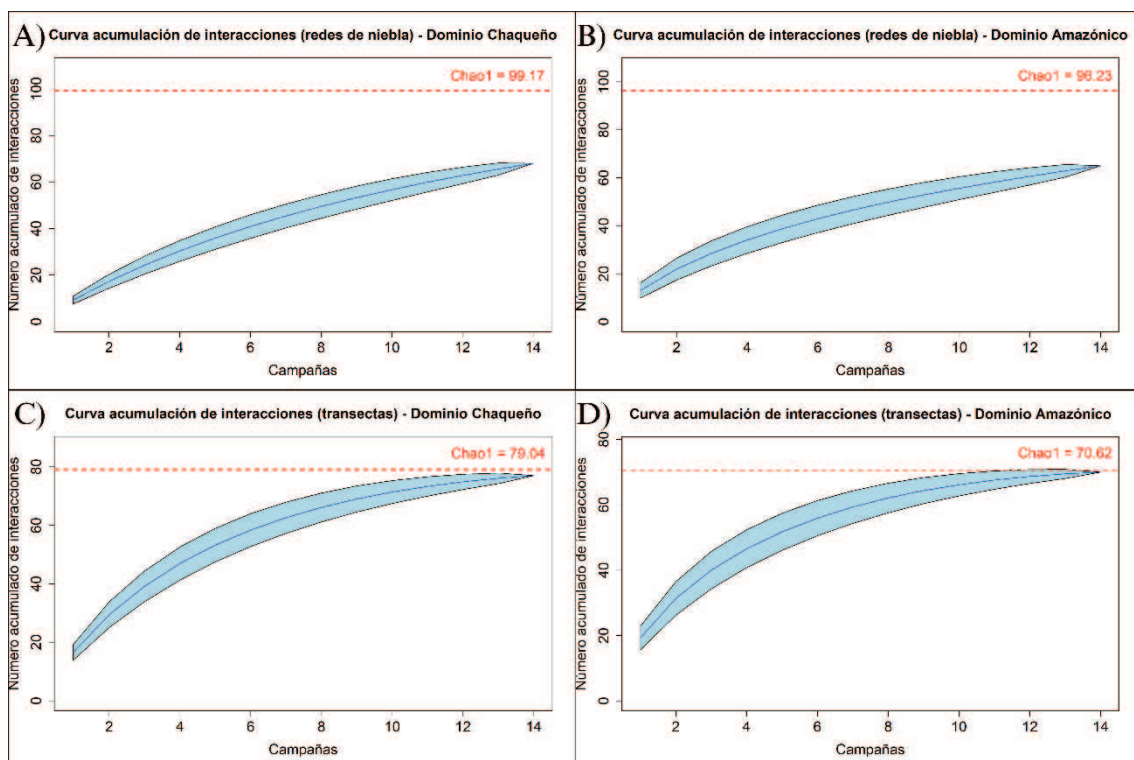
#### *Modelos nulos*

La significancia de los índices  $H_2'$ ,  $wNODF$  y  $M$  fue estimada comparando los valores observados con aquellos generados por modelos nulos. Para ello, se generaron 1000 matrices aleatorizadas a partir de la matriz ponderada original, utilizando el modelo nulo 'vaznull()' (Vázquez et al., 2007), que mantiene el mismo nivel de conectancia, tamaño de red y número de interacciones de la matriz original (Dormann et al., 2009). La significancia (valor de P) se estimó como el número de veces que el modelo nulo resultó en una red con un valor igual o superior al valor observado en la matriz original, dividido por el número total de aleatorizaciones. La métrica se consideró significativa cuando  $p \leq 0.05$ .

## Resultados

### Completitud del inventario de interacciones

El esfuerzo de muestreo detectó el 96,3% de las interacciones estimadas (Chao 1) en el Dominio Chaqueño mediante registros por transectas, y el 98,8% en el Dominio Amazónico. Mientras tanto, se detectó el 66% de las interacciones estimadas en el Dominio Chaqueño mediante redes de niebla, y el 65% en el Dominio Amazónico (Fig. 6).



**Figura 6:** Curvas de acumulación de la completitud del muestreo de interacciones de frugivoría entre aves y plantas, registradas con redes de niebla en los bosques del Dominio Chaqueño (A) y Amazónico (B), y con transectas lineales adaptadas para frugivoría en los bosques del Dominio Chaqueño (C) y Amazónico (D). La línea roja representa el número total de interacciones estimadas con Chao1.

### *Propiedades estructurales*

Se registró que, en el Dominio Chaqueño, la red estuvo compuesta por 32 especies de aves frugívoras y 27 especies de plantas ornitócoras, formando 118 pares distintos de especies, con un total de 415 interacciones (Fig. 8A, Tabla 1, Apéndices 1, 2 y 3). En tanto, en el Dominio Amazónico, la red incluyó 27 especies de aves frugívoras y 28 especies de plantas ornitócoras, formando 104 pares distintos de especies, con 592 interacciones (Fig. 8B, Tabla 1, Apéndices 1, 2 y 3). Las familias Thraupidae ( $n = 11$ ) y Tyrannidae ( $n = 8$ ) fueron las más representativas entre las aves frugívoras, y junto con Turdidae ( $n = 2$ ), también fueron las familias con los valores más altos de *NOL* e *IF*. Las mismas seis especies (*Saltator coerulescens*, *Thraupis sayaca*, *Turdus amaurochalinus*, *Turdus rufiventris*, *Elaenia parvirostris* y *Pitangus sulphuratus*) mostraron los valores más altos de *NOL*, *IF* y *species strength*, aunque en distinto orden según cada métrica (Fig. 8A, 8B, Apéndices 2, 4 y 6). Aproximadamente el 60% de los valores de *IF* en el Dominio Amazónico correspondieron a *S. coerulescens*, *T. amaurochalinus* y *T. rufiventris*, mientras que en el Dominio Chaqueño ese mismo porcentaje fue alcanzado en conjunto por las seis especies mencionadas anteriormente (Fig. 8A, 8B, Apéndices 2, 4 y 6). Entre todas las especies en las redes, sólo *E. parvirostris*, *E. spectabilis*, *P. sulphuratus*, *S. coerulescens*, *T. rufiventris* y *T. amaurochalinus* presentaron hasta tres especies de plantas diferentes en una misma muestra fecal.

**Tabla 1:** Métricas usadas para describir las redes de interacción en los Dominios Chaqueño y Amazónico. Las métricas  $H_2'$ ,  $wNODF$  y  $M$ , fueron testeadas contra el modelo nulo 'vaznull()'. Las métricas fueron consideradas significativas si  $p \leq 0.05$  y fueron marcadas con un asterisco (\*).

	DOMINIO CHAQUEÑO	DOMINIO AMAZÓNICO
<b>Riqueza de aves frugívoras</b>	32	27
<b>Riqueza de plantas ornitócoras</b>	27	28
<b>Número de links (<i>NOL</i>)</b>	118	104

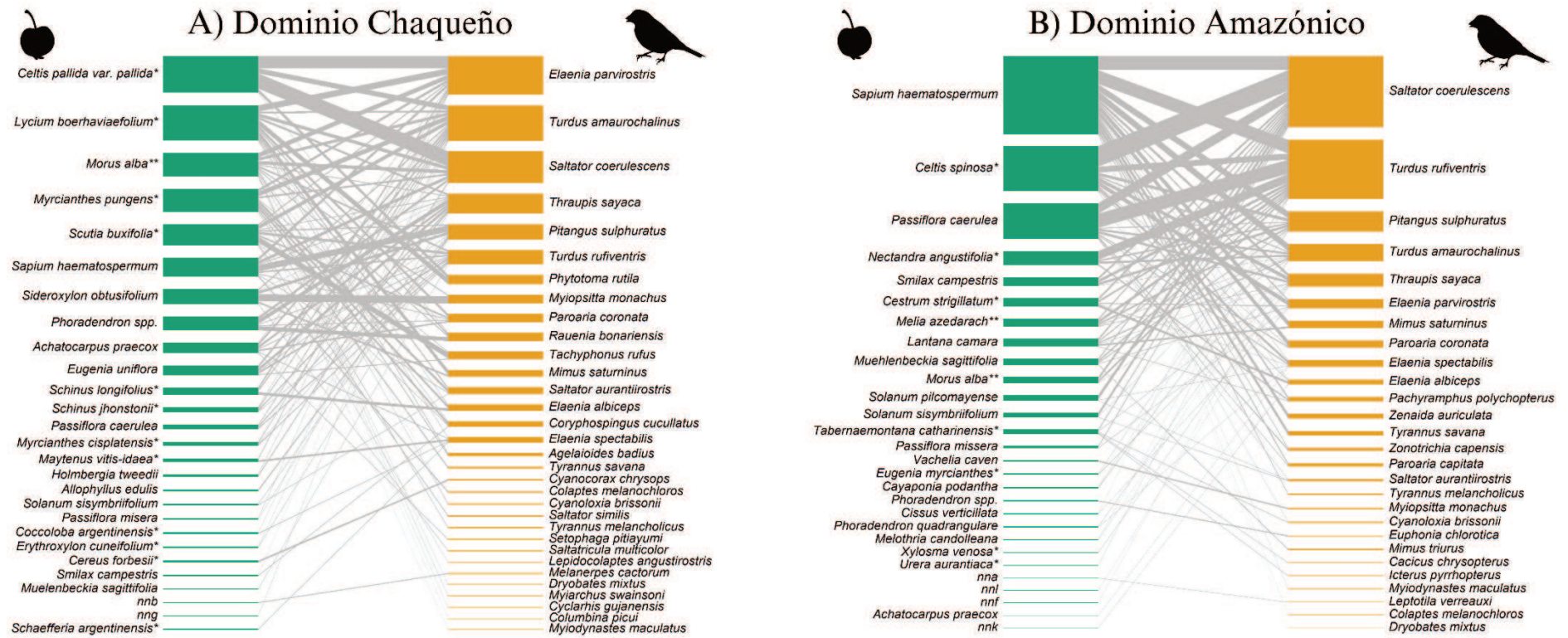
<b>Frecuencia de interacción (<i>IF</i>)</b>	415	592
<b>Conectancia (<i>C</i>)</b>	0.13	0.13
<b>Anidamiento (<i>wNODF</i>)</b>	25.03*	28.17*
<b>Modularidad (<i>M</i>)</b>	0.41*	0.29
<b>Especialización (<i>H<sub>2</sub>'</i>)</b>	0.43*	0.28*
<b>Superposición de nicho (<i>Aves</i>)</b>	0.15	0.32
<b>Superposición de nicho (<i>Plantas</i>)</b>	0.21	0.25

Las especies vegetales que presentaron los valores más altos de *NOL* e *IF* en el Dominio Chaqueño fueron: *Celtis pallida* var. *pallida* (Cannabaceae) (5, 52), *Lycium boerhaviaefolium* (Solanaceae) (13, 66), *Morus alba* (Moraceae) (14, 39), *Myrcianthes pungens* (Myrtaceae) (10, 44), *Sapium haemospermum* (Euphorbiaceae) (8, 30), *Scutia buxifolia* (Rhamnaceae) (10, 32), y *Sideroxylon obtusifolium* (Sapotaceae) (6, 30) (Fig. 8A, Apéndice 3). Los valores más altos de *species strength* se obtuvieron para *M. alba* (6.21), *M. pungens* (4.77), *L. boerhaviaefolium* (3.73), *S. buxifolia* (3.60) y *S. obtusifolium* (2.35) (Apéndice 5). En el Dominio Amazónico, los mayores valores de *NOL* e *IF* correspondieron a: *C. spinosa* (Cannabaceae) (11, 104), *Passiflora caerulea* (Passifloraceae) (10, 82), y *S. haemospermum* (19, 202), siendo esta última también la que presentó el valor más alto de *species strength* (11.04) (Fig. 8B, Apéndices 3 y 7). Ocho muestras fecales contuvieron semillas de seis especies cuya identificación no fue posible, y se identificaron con el prefijo “nn” (Fig. 8A, 8B, Apéndice 3). Se registraron interacciones únicas para nueve plantas y siete aves en el Dominio Amazónico, y para seis plantas y seis aves en el Dominio Chaqueño (Fig. 8A, 8B, Apéndices 1, 2 y 3). La especie exótica *Melia azedarach* (Meliaceae) estuvo presente solo en la red del Dominio Amazónico, mientras que *M. alba* (Moraceae) estuvo presente en ambas redes (Fig. 8A, 8B, Apéndices 1, 2 y 3).

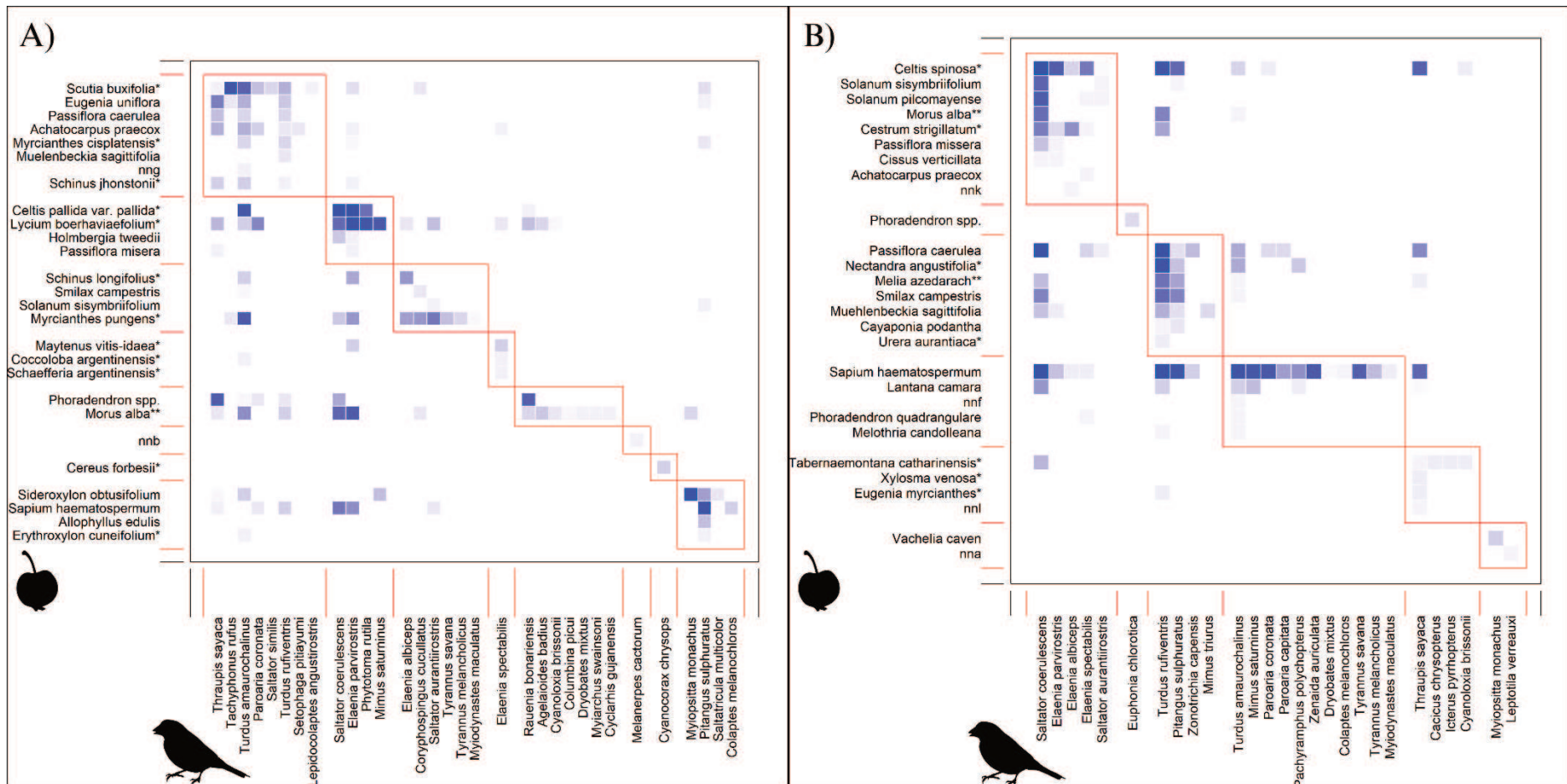
A nivel de red, tanto el Dominio Amazónico como el Chaqueño mostraron una conectancia baja ( $C = 0.13$  en ambos casos) (Tabla 1). La red del Chaco mostró valores relativamente altos de especialización ( $H_2' = 0.43$ ), anidamiento ( $wNODF = 25.03$ ) y modularidad ( $M = 0.41$ ), con ocho módulos (Fig. 9A), y estos valores difirieron significativamente de los obtenidos mediante redes aleatorizadas ( $p = 0$ ,  $p = 0$  y  $p = 0.005$ , respectivamente) (Tabla 1). Por otro lado, la red del Dominio Amazónico mostró un valor más bajo de especialización ( $H_2' = 0.28$ ) y modularidad ( $M = 0.29$ ), con seis módulos (Fig. 9B), y un valor más alto de anidamiento ( $wNODF = 28.17$ ). Los valores difirieron significativamente de los obtenidos al azar para especialización y anidamiento ( $p = 0$  y  $p = 0$ , respectivamente), pero

no para modularidad ( $p = 1$ ) (Tabla 1). Los valores de solapamiento de nicho para el nivel superior e inferior (aves y plantas, respectivamente) fueron más bajos en el Dominio Chaqueño (0.15 y 0.21) que en el Dominio Amazónico (0.32 y 0.25) (Tabla 1). Al submuestrear iterativamente la red del Dominio Amazónico para igualar el esfuerzo del Dominio Chaqueño ( $N = 415$  interacciones), las divergencias estructurales se mantuvieron robustas. El número de enlaces promedio obtenido mediante rarefacción para el Dominio Amazónico (NOL promedio = 94.3; IC 95%: 90 - 99) fue notablemente inferior al observado en el Dominio Chaqueño (NOL = 118), confirmando que el mayor esfuerzo de muestreo original en el Amazonas no derivó en una sobreestimación de la riqueza de enlaces. Bajo este escenario estandarizado, la red amazónica conservó valores significativamente menores de especialización ( $H_2'$  promedio = 0.242; IC 95%: 0.217 - 0.267) y modularidad ( $M$  promedio = 0.307; IC 95%: 0.284 - 0.330) frente a los observados en la red chaqueña ( $H_2' = 0.387$ ;  $M = 0.425$ ). De manera similar, el anidamiento cuantitativo permaneció significativamente mayor en la red amazónica rarefaccionada ( $wNODF$  promedio = 27.19; IC 95%: 24.22 - 31.83) respecto a la chaqueña ( $wNODF = 22.93$ ). Estos resultados ratifican que las diferencias en la arquitectura de las redes reflejan propiedades ecológicas intrínsecas de cada dominio y no sesgos derivados del tamaño de la muestra.

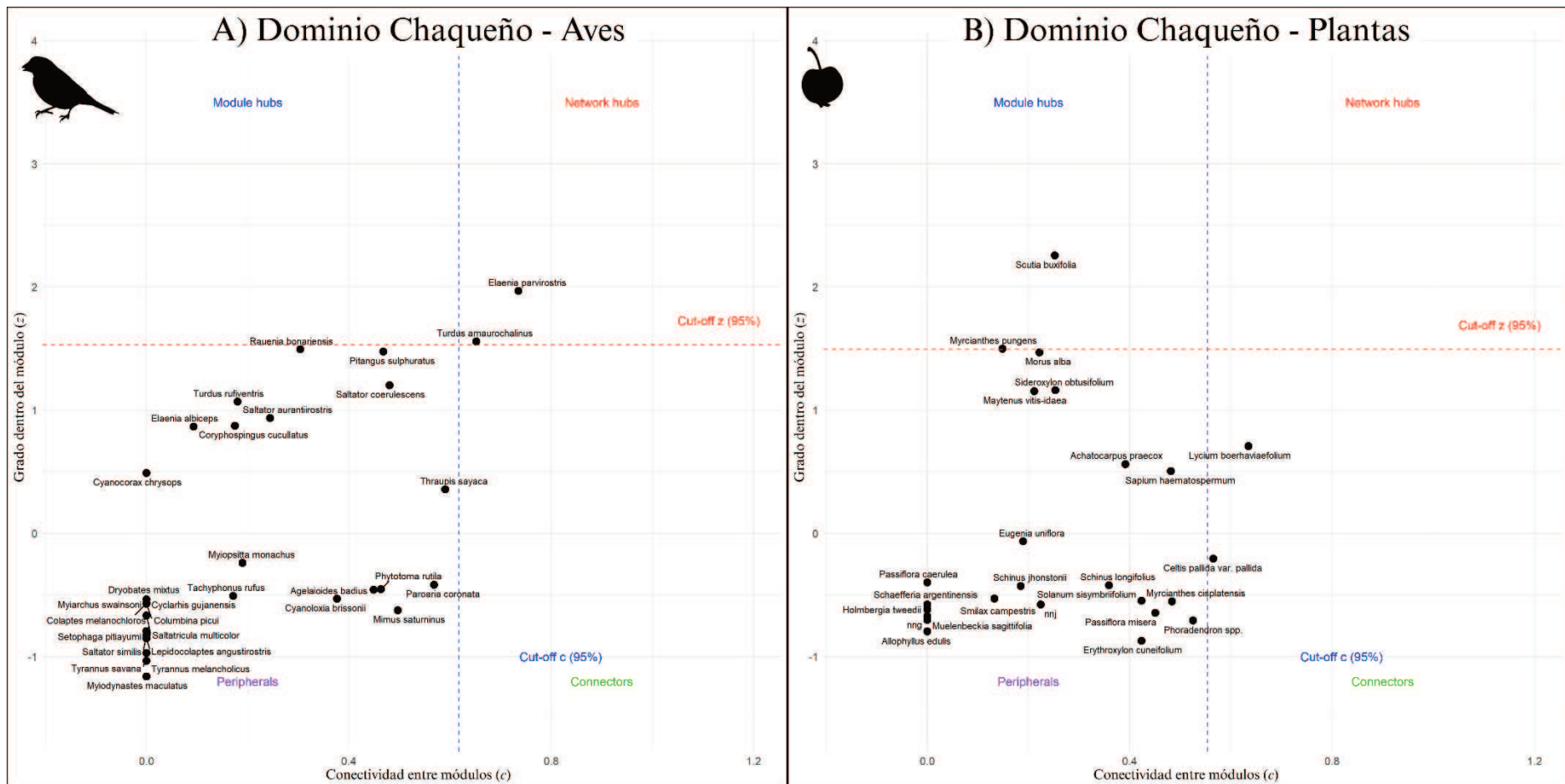
En cuanto a los roles de las especies, para el Dominio Chaqueño, *E. parvirostris* y *T. amaurochalinus* fueron identificadas como nodos centrales de la red (*network hubs*), y las demás especies de aves como periféricas (*peripherals*). En cuanto a las plantas, *Scutia buxifolia* y *Myrcianthes pungens* fueron identificadas como nodos centrales de módulo (*module hubs*), y *Lycium boerhaviaefolium* como especie conectora (*connector*) (Fig. 10). Para las aves del Dominio Amazónico, *T. amaurochalinus* y *S. coerulescens* fueron identificadas como nodos centrales de módulo, y *T. rufiventris* y *Paroaria coronata* como especies conectoras. En cuanto a las plantas, *Celtis spinosa* y *Sapium haematospermum* actuaron como nodos centrales de módulo, y *Passiflora caerulea* y *Morus alba*, como especies conectoras (Fig. 11).



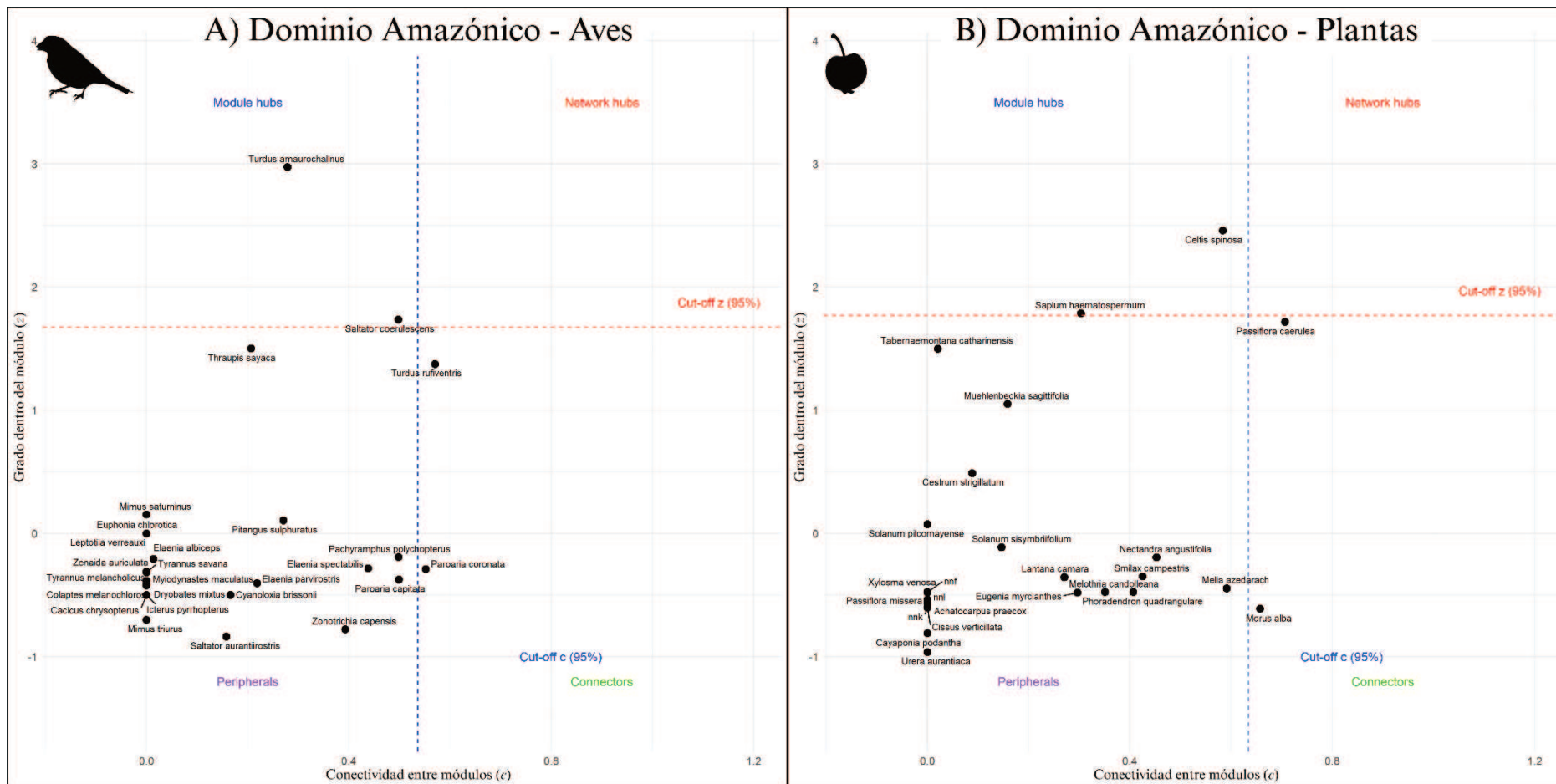
**Figura 8:** Redes de interacción entre aves (anaranjado) y plantas (verde) en el Dominio Chaqueño (A) y Amazónico (B). Las líneas grises representan interacciones entre aves y plantas, y el grosor de las líneas y las barras indican la frecuencia de interacción de las especies. Las especies siguen un orden decreciente en el grado de las interacciones. Con “\*” se señalan las especies de plantas características de cada dominio y con “\*\*” las especies de plantas exóticas. Las especies identificadas con el prefijo “nn” pertenecen a muestras fecales que contenían semillas cuya identificación no fue posible.



**Figura 9:** Módulos en la matriz de interacciones aves-plantas en el Dominio Chaqueño (A) y Amazónico (B). Las cajas representan los módulos identificados con el algoritmo DIRTLPAb+ (Beckett, 2016). La intensidad del sombreado azul indica la frecuencia de interacción, con tonos más oscuros representando mayor número de interacciones y tonos más suaves indicando menos interacciones.



**Figura 10:** Roles de red de las diferentes especies de (A) aves y (B) plantas en el Dominio Chaqueño. Se describe la conectividad entre módulos ( $c$ ) y el grado dentro del módulo ( $z$ ). Para determinar el rol de cada especie como núcleo del módulo (module hub), conector o periférica, se utilizó el 95% de los valores para obtener los puntos de corte. Para las aves, los valores de corte de  $z$  fueron 1.52 y para las plantas 1.49. Mientras que los valores de corte de  $c$  para las aves fueron 0.61 y para las plantas 0.55.

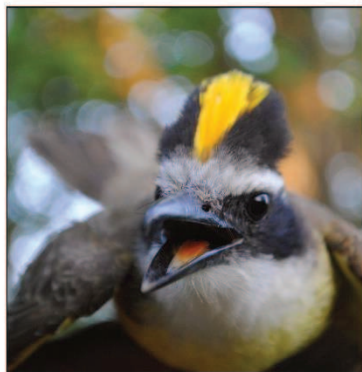


**Figura 11:** Roles de red de las diferentes especies de (A) aves y (B) plantas en el Dominio Amazónico. Se describe la conectividad entre módulos ( $c$ ) y el grado dentro del módulo ( $z$ ). Para determinar el rol de cada especie como núcleo del módulo (module hub), conector o periférica, se utilizó el 95% de los valores para obtener los puntos de corte. Para las aves, los valores de corte de  $z$  fueron 1.69 y para las plantas 1.77. Mientras que los valores de corte de  $c$  para las aves fueron 0.53 y para las plantas 0.63.

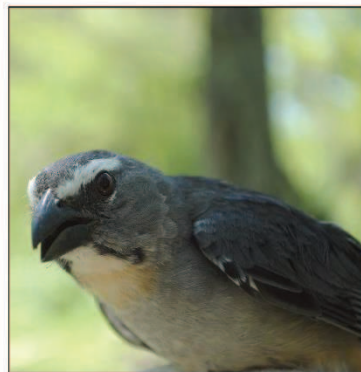
Se hipotetizaron diferencias entre distintos dominios biogeográficos, prediciendo una mayor riqueza de especies de aves frugívoras y plantas ornitócoras, así como patrones de interacción más fuertes en el húmedo Dominio Amazónico en comparación con el xerofítico Dominio Chaqueño. Contrario a lo predicho, hubo una alta proporción de especies de aves frugívoras compartidas, aunque la mayoría de las métricas de la red (modularidad, especialización, anidamiento y solapamiento de nicho) y los patrones de interacción mostraron diferencias entre las redes, al igual que la composición de algunas especies de plantas. Los conjuntos de aves frugívoras presentaron una alta proporción de especies compartidas, dado que la mayoría estaban presentes en ambas redes, incluyendo las más frugívoras (es decir, *S. coeruleascens*, *T. sayaca*, *T. amaurochalinus*, *T. rufiventris*, *E. parvirostris* y *P. sulphuratus*) (Fig. 12). En total, ambos dominios compartieron 18 especies, lo que corresponde al 67 % de las especies registradas en el Dominio Amazónico y al 56 % de las registradas en el Dominio Chaqueño, indicando que una proporción mayoritaria de las especies estuvo presente en ambas regiones. Además, es probable que la mayoría de las especies se encuentren tanto en el Dominio Chaqueño como en el Amazónico (De la Peña, 2011). Sin embargo, se encontraron patrones diferentes de interacciones entre las redes. El *NOL* total entre aves y plantas fue mayor en el Dominio Chaqueño, y el valor global de *IF* fue mayor en el Dominio Amazónico, e incluso entre los mismos pares distintos de especies en ambas redes, este valor difirió. Aunque el número de especies de plantas ornitócoras fue casi igual en ambas regiones, su composición varió.

La red de interacciones del Dominio Chaqueño incluyó varias especies de plantas típicas de las formaciones del Bosque Chaqueño, caracterizadas por sus adaptaciones xerofíticas y ausentes en el Dominio Amazónico, como *Celtis pallida* var. *pallida* (Cannabaceae), *Cereus forbesii* (Cactaceae), *Coccoloba argentinensis* (Polygonaceae) *Erythroxylum cuneifolium* (Erythroxylaceae), *M. pungens* (Myrtaceae), *Schinus jhonstonii*, *S. longifolia* (Anacardiaceae), *S. buxifolia* (Rhamnaceae), *Maytenus vitis-idaea*, *Schaefferia argentinensis* (Celastraceae) y *L. boerhavifolium* (Solanaceae) (Fig. 13). Por el contrario, la red del Dominio Amazónico también incluyó varias especies de plantas características del Bosque Paranaense, que no se encuentran en el Chaqueño debido a sus diferentes requerimientos ecológicos, como: *Cestrum strigilatum* (Solanaceae), *Eugenia myrcianthes* (Myrtaceae), *Urera aurantiaca* (Urticaceae), *Xylosma venosa* (Salicaceae), *Celtis spinosa* (Cannabaceae), *Nectandra angustifolia* (Lauraceae), *Tabernaemontana catharinensis* (Apocynaceae) (Fig. 14) (Pensiero, 2023).

La similitud de los conjuntos de aves frugívoras y los valores de fuerza de especie sugieren que, para el Dominio Chaqueño y el Amazónico, la diversidad de plantas ornitócoras podría no ser determinante para la riqueza de aves frugívoras, o en todo caso la afecta moderadamente (Kissling et al., 2007; Márquez et al., 2004). En cambio, las aves podrían actuar como agentes activos en la creación y mantenimiento de la diversidad vegetal, seleccionando frutos específicos, dispersando semillas a hábitats favorables, reduciendo la competencia entre especies, ejerciendo presión evolutiva sobre las plantas y facilitando la regeneración del bosque tras perturbaciones (Carlo et al., 2016; Márquez et al., 2004).



*Pitangus sulphuratus*



*Saltator coerulescens*



*Elaenia parvirostris*



*Thraupis sayaca*



*Turdus rufiventris* (J)



*Turdus amaurochalinus* (J)

**Figura 12:** Las seis especies de aves con mayor cantidad de registros de frugivoría en este estudio en ambos dominios biogeográficos. J = juvenil.

En general, el sistema parece estar principalmente influenciado por especies clave de aves (es decir, especies con alta fuerza de especie). Sin embargo, algunas plantas también mostraron alta fuerza de especie, lo que sugiere que estas plantas son cruciales para la comunidad de aves, siendo consumidas en grandes cantidades y por varias especies de aves. Esto indica que la complejidad del sistema surge de las interacciones de especies entre ambos grupos, con las aves desempeñando un rol más destacado.

Esto resalta hasta qué punto la comunidad vegetal depende de especies específicas de aves para la interacción (Bascompte et al., 2006). Una especie de planta exótica e invasora (*Morus alba*) estuvo presente en ambas redes y mostró un grado relativamente alto de interacciones y valor de fuerza de especie. El establecimiento de interacciones mutualistas con plantas frutales no nativas podría tener un efecto positivo al atraer animales frugívoros al área, aumentando la dispersión de semillas tanto de plantas nativas como no nativas. Sin embargo, esto también podría tener consecuencias negativas, ya que podría ayudar a las plantas no nativas a competir con las especies nativas, alterando aún más la dinámica de las comunidades vegetales (Vergara-Tabares et al., 2022). No obstante, esto debería ser evaluado específicamente para *M. alba* para entender mejor su rol en estas redes de interacción.



**Figura 13:** Frutos y plantas características del Dominio Chaqueño identificadas en la red de interacción de este estudio. A) *Celtis pallida* var. *pallida* (Cannabaceae) B) *Maytenus vitis-idaea* (Celastraceae) C) *Scutia buxifolia* (Rhamnaceae) D) *Schaefferia argentinensis* (Celastraceae) E) *Myrcianthes pungens* (Myrtaceae) F) *Erythroxylum cuneifolium* (Erythroxylaceae) G) *Lycium boerhaviaefolium* (Solanaceae) H) *Coccoloba argentinensis* (Polygonaceae) I) *Schinus longifolia* (Anacardiaceae) J) *Cereus forbesii* (Cactaceae) K) *Schinus jhonstonii* (Anacardiaceae) L) *Myrcianthes cisplatensis* (Myrtaceae).



**Figura 14:** Frutos y plantas características del Dominio Amazónico identificadas en la red de interacción de este estudio. A) *Cestrum strigilatum* (Solanaceae) B) *Eugenia myrcianthes* (Myrtaceae) C) *Urera aurantiaca* (Urticaceae) D) *Xylosma venosa* (Salicaceae) E) *Celtis spinosa* (Cannabaceae) F) *Nectandra angustifolia* (Lauraceae) H) *Tabernaemontana catharinensis* (Apocynaceae).

Ambas redes mostraron valores bajos y similares de conectancia y anidamiento, como se ha encontrado en varias redes tróficas en el Neotrópico (Alencar & Guilherme, 2020; Almeida & Mikich, 2018; Guidetti, 2020; Santos & Ribeiro, 2023). Esta similitud podría deberse a que las dimensiones de las redes fueron bastante similares, o como resultado de valores relativamente altos de especialización, que fueron mayores en el Dominio Chaqueño que en el Dominio Amazónico (Dormann et al., 2008). Siguiendo a Dugger et al. (2019), y como se esperaba, los valores más altos de especialización y modularidad encontrados en el Dominio Chaqueño podrían explicar el mayor grado de partición de nicho (o bajos niveles de solapamiento de nicho) entre especies o módulos en esta región. Mientras tanto, en el Dominio Amazónico, los valores más bajos obtenidos podrían explicar el mayor grado de solapamiento de nicho entre especies o módulos en esta región. Esto apoya la idea de que las aves frugívoras en estas regiones seleccionan diferentes recursos alimenticios. Sin embargo, el solapamiento de nicho es bastante similar para las plantas entre las dos regiones, mientras que el solapamiento de nicho para las aves es notablemente diferente. Esto podría sugerir que las plantas en ambas regiones encuentran dispersores de semillas con similar facilidad y posiblemente enfrentan niveles similares de competencia. Por otro lado, las aves en el Dominio Amazónico podrían beneficiarse de una disponibilidad más generalizada de recursos, que comparten entre especies, mientras que, en el Dominio Chaqueño, los recursos podrían ser más escasos, llevando a las aves a centrarse más en especies vegetales preferidas según la disponibilidad, abundancia o características nutricionales. Una exploración más profunda de la abundancia de recursos podría ayudar a aclarar esta relación.

En concordancia con el conocimiento general sobre redes de interacción aves-plantas (ver Bascompte & Jordano, 2007), el estudio refuerza la idea de que las redes exhiben similitudes estructurales (heterogeneidad en la distribución de interacciones, anidamiento y modularidad, y asimetría en la intensidad de las interacciones), aunque muestran variabilidad entre dominios biogeográficos (García et al., 2016). En este sentido, los valores de modularidad, aunque relativamente bajos, también difirieron. La red del Dominio Chaqueño mostró una estructura más modular que la red del Dominio Amazónico, con módulos más numerosos y pequeños. Por otro lado, se encontró una estructura heterogénea de módulos entre regiones, aunque similar en número a otras redes en el Neotrópico, siguiendo un patrón generalizado de pocas especies con roles importantes y una mayoría de especies periféricas (Almeida & Mikich, 2018; Ramos-Robles et al., 2018). En este sentido, los módulos identificados por el algoritmo utilizado estuvieron formados por pocas interacciones, lo que sugiere que la estructura modular estaría dominada por uno o dos grupos principales de interacción. Y, los módulos más pequeños probablemente reflejan asociaciones particulares entre especies raras o periféricas dentro de la red, más que subestructuras ecológicas bien definidas.

En cuanto a las especies de aves, para el Dominio Chaqueño, *E. parvirostris* y *T. amaurochalinus*, presentes en los dos módulos principales, presentaron un alto número de interacciones y de generalización, desempeñando un papel clave como nodos centrales de la red, actuando tanto como conectores como *hubs* de módulos. Estos últimos, junto con *S. coerulescens*, desempeñaron un papel crucial en mantener la cohesión de sus módulos y posiblemente influyendo en la dinámica general de la red, actuando como hubs de módulo en el Dominio Amazónico, mientras que *T. rufiventris* y *P. coronata* promovieron la conectividad de la red al enlazar varios módulos. Estas especies de aves están ampliamente distribuidas en ambas regiones y son generalistas de hábitat, encontrándose en todo tipo de vegetación (De la Peña, 2011; obs. pers.).

El arbusto chaqueño *L. boerhaviaefolium* representó una fuente clave de alimento en toda la red, y los árboles chaqueños *S. buxifolia* y *M. pungens* un punto clave de interacción dentro de sus subgrupos. En el Dominio Amazónico, la especie no nativa *M. alba* demostró tener un rol importante en la red conectando módulos, así como la planta trepadora *P. caerulea*, también presente en el Dominio Chaqueño. Dos plantas altamente consumidas, *S. haematospermum* y *C. spinosa*, tuvieron un papel clave dentro de sus módulos. Los datos sugieren que *S. haematospermum*, *C. spinosa* y *P. caerulea* tienen un papel importante en mantener las comunidades de aves frugívoras en el Dominio Amazónico, dado que comprendieron el 65% de las interacciones para esta región, mientras que en el Dominio Chaqueño las interacciones fueron más equilibradas, aunque los roles de las plantas como recursos alimenticios fueron más difusos.

Aunque la mayoría de las especies tuvieron roles periféricos, no debe subestimarse su posición en las redes. Es importante destacar que los módulos no formaron grupos taxonómicamente congruentes, y aunque tales patrones surgieron en una red, estuvieron ausentes en la otra (por ejemplo, el género de aves migratorias *Elaenia*). En cambio, especies de linajes taxonómicos diversos estuvieron intercaladas, lo que sugiere que el emparejamiento funcional de rasgos o las interacciones oportunistas juegan un papel más significativo en estas regiones (Olesen et al., 2007). Estos hallazgos pueden atribuirse a las características morfológicas y conductuales distintas de plantas y aves registradas, tales como el ancho de la diáspora, formas de vida, tamaño corporal, forma del pico y tipo de frugivoría (Carlo et al., 2022).

Dada la presencia de varias especies generalistas, es probable que esta heterogeneidad contribuya a la robustez de las redes (Bascompte, 2009; Carlo et al., 2016). Además, la red del Dominio Amazónico fue más asimétrica que la del Chaqueño, donde las especies abundantes dominaron en términos de *NOL* y la intensidad de esas interacciones para otras especies

(Vázquez et al., 2007). Los datos refuerzan el papel de las familias de aves Thraupidae, Turdidae y Tyrannidae como miembros importantes frugívoros de las redes mutualistas en el Neotrópico (Carlo et al., 2016). Estas familias presentaron la gran mayoría de las interacciones (valores de *NOL* e *IF*) y también los valores de fuerza de especie en ambos dominios. Aunque no se evaluó la efectividad de la dispersión de semillas, estas familias de aves podrían desempeñar un papel clave como los principales dispersores de semillas, tal como se ha encontrado en otras regiones neotropicales (Baldiviezo et al., 2019).

Las curvas de acumulación mostraron que el enfoque de muestreo fue adecuado. Sin embargo, una parte de los enlaces faltantes en las redes mutualistas permanece no observable, independientemente del esfuerzo de muestreo (Jordano, 2016; Olesen et al., 2011). Además, limitaciones estructurales, como el tamaño y forma de frutos y semillas, el tamaño del pico, la abertura de la mandíbula y la capacidad digestiva, podrían restringir las posibilidades de interacción a ciertos grupos de mutualistas (Jordano, 2000). No obstante, dado que diferentes métodos de muestreo saturan sus curvas de acumulación más rápido que otros, la aproximación a la completitud asintótica del muestreo fue variable (Quintero et al., 2021).

En este sentido, el uso de redes de niebla representó la ventaja de revelar el consumo de frutos de especies poco comunes, o aquellas que rara vez fueron observadas a lo largo de las transectas, como fue el caso de los frutos de *S. buxifolia*, consumidos por *Lepidocolaptes angustirostris*. Este constituye el primer registro de frugivoría para esta especie bien conocida por ser insectívora (Berón & Giraudo, 2023; Winkler et al., 2020). Dado que la mayoría de las aves capturadas fueron aquellas que volaban a baja altura, las observaciones de frugivoría por transectas ayudaron a complementar los datos obtenidos en el caso de interacciones específicas que no pudieron ser registradas durante el muestreo con redes de niebla, como la totalidad de los registros de frugivoría de *Tyrannus melancholicus*, *T. savana*, *M. saturninus*, *M. triurus* y *Myiopsitta monachus*.

Para finalizar, es importante reconocer que los registros analizados provienen de métodos de muestreo distintos (redes de niebla y transectas) y que no se disponen de abundancias comparables entre sitios y métodos. En consecuencia, factores como la abundancia relativa de especies, la detectabilidad diferenciada por método y la variación fenológica de las especies de plantas entre sitios y/o dominios constituyen explicaciones alternativas plausibles para las diferencias estructurales observadas en las redes de interacción.

### Una evaluación desde ‘meta-redes’ de interacción y diversidad beta.<sup>1</sup>

#### Introducción

Los sistemas ecológicos muestran una variabilidad inherente a través de escalas espaciales, moldeada por procesos dinámicos (Leibold et al., 2022; Schiesari et al., 2019). Esta variabilidad -en el ambiente, la estructura de las comunidades y las interacciones- es evolutivamente relevante, ya que configura las respuestas adaptativas de las especies, impulsa la diversificación e influye en la persistencia de las interacciones ecológicas en diferentes escalas espaciales, con causas y consecuencias distintas en cada escala (Levin, 1992). La estructura de las redes ecológicas surge de probabilidades de interacción influenciadas por las abundancias de las especies y su distribución espacial, lo que produce heterogeneidad y asimetría (Bascompte et al., 2006; Guimarães, 2020). En este marco, el funcionamiento de las comunidades se asemeja a patrones de interferencia, donde organismos y procesos interactúan continuamente (Allen & Hoekstra, 1990; Leibold et al., 2004).

Esta complejidad es evidente en el Neotrópico, que, como se mencionó, alberga la mayor diversidad de aves frugívoras (Kissling et al., 2009). Sin embargo, la riqueza varía entre regiones debido a influencias biogeográficas (Kissling et al., 2012). Los bosques xerófilos teóricamente albergan menos frugívoros que los bosques húmedos, posiblemente debido a diferencias en la diversidad y estructura de sus plantas ornitócoras (Howe & Smallwood, 1982; Kissling et al., 2007, 2008). Los límites biogeográficos influyen en las redes de frugivoría, configurando la composición de especies y las interacciones a escala regional (Martins et al., 2022). Lo que resalta la divergencia ecológica entre ambientes (Kuhlmann & Ribeiro, 2016; Martins et al., 2025).

Las especies y sus interacciones se extienden más allá de las redes locales, formando sistemas complejos a escalas más amplias (Tylianakis & Morris, 2017). Un enfoque de ‘meta-redes’ (*‘metanetworks’*) ayuda a comprender cómo las interacciones locales se escalan y se

---

<sup>1</sup> Los contenidos de este capítulo fueron publicados en el artículo: Berón, I. J., Emer, C., Pensiero, J. F., & Giraud, A. R. (2025a). Neotropical rivers as potential interaction corridors: An evaluation of frugivory metanetworks across two biogeographic domains in South America. *J. Biogeog.* Advance online publication. <https://doi.org/10.1111/jbi.70094>

distribuyen a lo largo de gradientes ambientales (Li et al., 2020; Librán-Embú et al., 2021). Las meta-redes son conjuntos de redes locales distribuidas espacialmente que están conectadas por especies o interacciones compartidas (Emer et al., 2018). Por lo tanto, este marco revela patrones de interacción a escala regional y contribuye a revelar las especies y las interacciones que conectan dinámicamente las redes locales (Martins et al., 2022; Zhu et al., 2025). En este contexto, en este capítulo se introduce el término “*corredor de interacciones*” para describir las características ecológicas o geográficas que permiten el flujo de interacción a través del espacio, entendido como la recurrencia o continuidad espacial de las interacciones bióticas, mejorando así la conectividad entre comunidades. En este capítulo, se aplica el concepto de corredor de interacción a los ecosistemas de llanuras aluviales fluviales, definidos como los hábitats ribereños asociados a los ríos que sustentan la biodiversidad y las funciones ecológicas (Naiman & Décamps, 1997).

En el Neotrópico, grandes cuencas fluviales como las del Amazonas, Orinoco y Paraná configuran dominios biogeográficos importantes (Graça et al., 2024). El Río Paraná -el segundo más largo de Sudamérica- recorre casi 5000 km desde los 15°S hasta los 37°S (Scarabotti et al., 2024), funcionando como un corredor de biodiversidad que facilita el movimiento de especies e interacciones desde zonas tropicales hacia templadas (Arzamendia & Giraudó, 2009; Berduc et al., 2015). Es probable que este efecto de corredor sea impulsado por los ecosistemas de bosques ribereños que bordean las riberas de los ríos, que proporcionan hábitats relativamente continuos y homogéneos ricos en recursos frutales (Şekerciođlu, 2009), lo que permite que las aves frugívoras se desplacen a lo largo del río mientras realizan interacciones ecológicas esenciales para el mantenimiento de los bosques, como la dispersión de semillas a grandes escalas espaciales. En regiones subtropicales-templadas, el Río Paraná alberga al Dominio Amazónico, en contraste con el adyacente Dominio Chaqueño, cada uno con biodiversidad e historias evolutivas distintas (Giraudó et al., 2006; Pensiero & Bortoluzzi, 2021; Rindel et al., 2024). Como se demostró en el Capítulo 1, estos ambientes muestran redes de interacción contrastantes entre ambos debido a diferencias intrínsecas entre los biomas (Berón et al., 2025b). Sin embargo, ¿la conectividad del Río Paraná influye en las redes locales del Dominio Amazónico, en contraposición con el distante Dominio Chaqueño? Es decir, ¿el Río Paraná funciona como un “corredor de interacciones”?

## Hipótesis del Capítulo 2:

- Las redes locales pertenecientes a los dominios Chaqueño y Amazónico forman módulos distintos en la metared agregada porque la diversidad beta entre dominios es mayor que la diversidad beta dentro de cada dominio;
- En el Dominio Chaqueño, la ausencia de un corredor proporcionado por el río y las áreas ribereñas asociadas puede conducir a una alta tasa de recambio de especies e interacciones entre redes locales;
- En el Dominio Amazónico, la alta similitud en la composición de especies e interacciones, facilitada por la conectividad del corredor de interacciones del Paraná, resulta en una meta-red más conectada, con mayor anidamiento y menor modularidad.

**Predicciones:** la meta-red agregada (es decir, las redes locales combinadas chaqueñas y amazónicas) tendrá una estructura híbrida: un núcleo de sitios altamente interconectados, pertenecientes al Dominio Amazónico, impulsado por el corredor del Río Paraná con alta conectividad y anidación, y áreas periféricas (el Dominio Chaqueño) formando módulos dispersos con alto recambio de especies e interacciones. En resumen, se espera que la metared del Dominio Amazónico forme módulos más amplios e interconectados con mayor similitud de interacciones, especies de aves y plantas, mientras que la metared del Dominio Chaqueño exhibirá módulos aislados con menor conectividad y mayor disimilitud. Además, se espera que las aves migratorias desempeñen roles de conector, vinculando diferentes partes de la metared, mientras que las aves residentes deberían estar integradas de manera más consistente dentro de los módulos. De manera similar, se espera que las plantas leñosas y persistentes muestren roles intra-módulo más fuertes, mientras que las plantas con fenología corta o episódica tienen más probabilidades de actuar como conectoras o mostrar posiciones estructurales variables.

## Objetivos

En este capítulo se evaluó si el río Paraná actúa como un corredor de interacciones que conecta redes locales de frugivoría a escala regional mediante una estructura de meta-red. Específicamente, se analizó si las meta-redes correspondientes a los dominios Chaqueño y Amazónico están conectadas entre sí a través de interacciones compartidas en una meta-red agregada, y si las redes locales del Dominio Amazónico, asociadas al corredor biológico del Río Paraná, presentan una mayor conectividad entre sí -mediante dichas interacciones compartidas-

en comparación con las redes locales del Dominio Chaqueño, situadas a mayor distancia del río y fuera de su influencia de conectividad.

## **Materiales y métodos**

### **Análisis de datos**

#### *Complejidad del inventario de interacciones por sitio*

Para evaluar la integridad del muestreo (aquí por sitio), se trató cada interacción de frugivoría como una entidad y su frecuencia como un indicador de abundancia (Quintero et al., 2021). Se construyeron curvas de acumulación de interacciones combinando ambos métodos de muestreo, graficando las distintas interacciones en función de las visitas de campo por sitio (Jordano, 2016). Se estimó la riqueza de interacciones utilizando el estimador Chao 1, el análisis se realizó con el paquete "vegan" (Oksanen et al., 2022).

#### *Construcción de las meta-redes*

En este segundo capítulo, orientado a evaluar patrones de conectividad y estructura a escala regional (meta-redes), se aplicó un enfoque de agregación directa de interacciones por sitio siguiendo el protocolo de Emer et al. (2018), priorizando la representación espacial y la evaluación de propiedades emergentes a nivel de paisaje. Esta metodología es adecuada cuando el interés se centra en la distribución de interacciones entre sitios y su organización regional.

Así, se construyeron tres meta-redes de interacciones de frugivoría basadas en:

- (a) *la meta-red agregada*, combinando los sitios del Dominio Chaqueño y Amazónico;
- (b) *la meta-red chaqueña*, considerando únicamente los sitios dentro del Dominio Chaqueño;
- (c) *la meta-red amazónica*, considerando únicamente los sitios dentro del Dominio Amazónico.

Se construyó la meta-red agregada agrupando los datos de las seis redes locales en una matriz de adyacencia ponderada  $A_{mn}$ , en la cual  $m$  representa cada uno de los sitios estudiados (filas), y  $n$  corresponde a cada interacción de frugivoría única (columnas). El elemento  $mn$  se completa

según la frecuencia de la interacción  $n$  en el sitio  $m$  (*sensu* Emer et al. 2018). Se siguió el mismo protocolo para construir las meta-redes chaqueña y amazónica, agrupando los datos de los tres sitios pertenecientes a cada región.

### *Estructura de las meta-redes*

Se caracterizó cada meta-red mediante las siguientes métricas complementarias, utilizando el paquete “bipartite” (Dormann et al., 2008):

### *Descriptores generales*

- (i) número de especies de aves: para evaluar la riqueza de aves en las redes;
- (ii) número de especies de plantas: para evaluar la riqueza de plantas que contribuye a las interacciones de frugivoría;
- (iii) riqueza total de especies: indica la riqueza total de especies que contribuyen a la matriz de interacción;
- (iv) número de interacciones únicas entre pares de especies interactuantes: refleja la riqueza general de interacciones;
- (v) frecuencia de interacciones: refleja el número de eventos de interacción entre una especie de ave y una especie de planta.

### *Propiedades estructurales*

Si bien las métricas de las redes son las mismas que las utilizadas en el Capítulo 1, en este capítulo se orientaron al nivel de interacciones entre sitios y no entre especies, así su interpretación es diferente a la dada anteriormente de la siguiente manera:

- (vi) conectancia ( $C$ ): la proporción de interacciones de frugivoría registradas en cada sitio con respecto al total de interacciones posibles que podrían ocurrir en cada sitio (*sensu* Emer et al., 2018);

(vii) modularidad ( $M$ ) y número de módulos: para evaluar si las interacciones en cada sitio se agrupan en conjuntos distintos (módulos) a lo largo de los dominios biogeográficos. La modularidad fue evaluada usando el algoritmo DIRTLPAwb+ (Beckett, 2016), repitiéndolo 100 veces y seleccionando la partición con el mayor valor de  $M$ ;

(viii) anidamiento ponderado ( $wNODF$ ): para comprobar si las interacciones están organizadas espacialmente, donde los sitios con menor diversidad de frugivoría sean subconjuntos de aquellos con mayor diversidad, basado en el índice  $NODF$  (Almeida-Neto et al., 2008).

### *Roles de las interacciones*

(ix) posición en la red: para investigar qué interacciones conectan diferentes regiones de las meta-redes, se calculó el coeficiente de participación ( $c$ ) y el grado dentro del módulo ( $z$ ) (Olesen et al., 2007). Estas métricas indican la posición de las interacciones en relación con otras dentro de su módulo y cómo se conectan con interacciones en otros módulos. Utilizamos el percentil 95 de los valores de  $z$  y  $c$ , a partir de matrices aleatorizadas, para determinar los valores de corte que definen los roles de las interacciones (Ramos-Robles et al., 2018). En consecuencia, se identificaron interacciones periféricas (valores bajos de  $z$  y  $c$ ), interacciones núcleo del módulo ( $z$  alto y  $c$  bajo), interacciones conectoras ( $z$  bajo y  $c$  alto), e interacciones núcleo de red (valores altos de  $z$  y  $c$ ) (Olesen et al., 2007) (ver valores de corte en Fig. 17 en sección Resultados).

(x) centralidad: para entender qué interacciones son más importantes para mantener la cohesión de las meta-redes, se utilizó una proyección unipartita de la matriz  $A_{mn}$ . En esta proyección, las interacciones son los nodos, y se establece un vínculo entre dos nodos si las interacciones correspondientes están presentes en los mismos sitios; así, calculamos:

-grado ( $k$ ): número de sitios en los que una interacción dada está presente; y

-centralidad de intermediación ( $BC$  o “*betweenness centrality*”): proporción de los caminos más cortos que pasan por un nodo dado en la red. En este contexto, la intermediación se interpreta como la vía más eficiente para pasar de un sitio a otro mediante la co-ocurrencia de una interacción determinada. Los nodos con  $BC > 0$  son, teóricamente, cruciales para mantener la cohesión de la red, ya que conectan distintas secciones de la red que, de otro modo, estarían débilmente conectadas (Jordán, 2009).

### *Rasgos de las interacciones*

Para explorar si los rasgos ecológicos clave subyacen a la variación en los roles de interacción, se analizó si  $c$  y  $z$  difieren según el estatus migratorio de las aves y la forma de vida de las plantas. Las aves se clasificaron como residentes (todo el año) o migratorias (Apéndice 2) (López-Lanús, 2020). La forma de vida de las plantas incluyó árboles, arbustos, arbustos/árboles, arbustos hemiparásitos, cactus, hierbas anuales y plantas trepadoras (Apéndice 3) (Pensiero, 2023). Para evaluar si el rol estructural de las interacciones (valores de  $c$  y  $z$ ) difería según estos rasgos, se aplicaron pruebas de Kruskal-Wallis utilizando el estatus migratorio de las aves y la forma de vida de las plantas como variables de agrupación en todas las meta-redes.

### *Modelos nulos*

Se utilizaron modelos nulos para evaluar si las métricas de red observadas se desvían significativamente de las expectativas aleatorias. La aleatorización de las matrices de interacción genera una distribución de valores métricos bajo la hipótesis nula de que los patrones observados surgen por azar, mientras se controlan ciertas propiedades de la red. Específicamente, aplicamos dos algoritmos: utilizamos el algoritmo '*r2dtable*' (Dormann et al., 2009; Patefield et al., 1981) para probar  $C$ , y la función '*vaznull()*' (Vázquez et al., 2007) para  $M$  y  $wNODF$ . El algoritmo '*r2dtable*' aleatoriza la matriz conservando las sumas de filas y columnas, manteniendo así el número de interacciones por sitio y el número total de ocurrencias de cada interacción por pares entre sitios, pero aleatorizando su asignación. Esto comprueba si el  $C$  observado difiere de las expectativas nulas dada la distribución de las frecuencias de interacción entre sitios y pares de interacciones. La función '*vaznull()*' aleatoriza las interacciones mientras preserva la conectancia general pero no los totales de filas o columnas, rompiendo efectivamente los patrones de interacción específicos de cada especie. Se generaron 1000 matrices aleatorias por algoritmo y se compararon métricas observadas con distribuciones nulas utilizando puntajes  $z$ , calculados como la diferencia entre los valores observados y los valores nulos medios divididos por su desviación estándar.

### *Beta-diversidad de interacciones y especies*

Se examinaron las disimilitudes en las interacciones y en la composición de especies (aves y plantas) utilizando versiones binarias de las matrices  $A_{mn}$  de cada meta-red. Para ello, cuantificamos:

- (1) la diversidad beta total, usando el índice de disimilitud de Sørensen ( $\beta_{sor}$ ),
- (2) el componente de disimilitud por recambio, mediante el índice de disimilitud de Simpson ( $\beta_{sim}$ ), y
- (3) el anidamiento beta, medida como la fracción resultante del índice de disimilitud de Sørensen atribuible al anidamiento ( $\beta_{sne}$ ) (Baselga, 2010).

En cada matriz,  $m$  representa cada uno de los sitios estudiados (filas), y  $n$  corresponde a cada interacción de frugivoría, especie de ave o especie de planta única (columnas). El elemento  $mn$  representa la presencia/ausencia de una determinada interacción, especie de ave o planta (Emer et al., 2018).

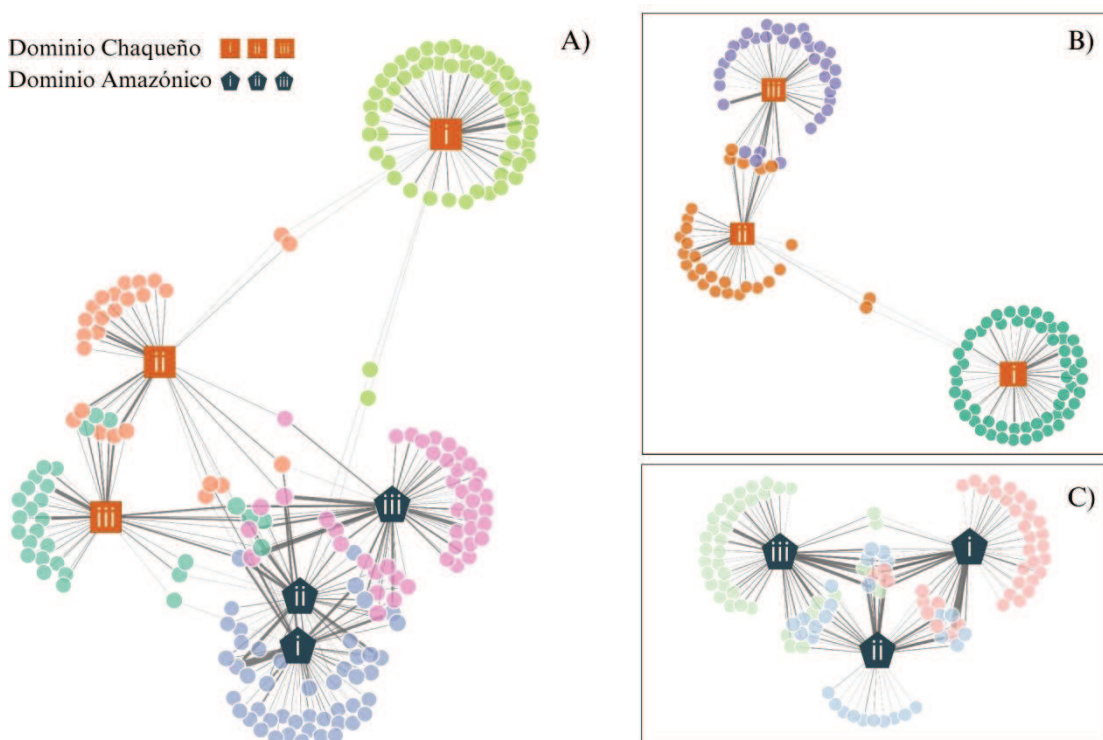
La diversidad beta se estimó a nivel de pares de sitios y de múltiples sitios utilizando el paquete “betapart” (Baselga et al., 2013). Para determinar si la distancia geográfica jugaba un papel principal en la configuración de la diversidad beta, se realizó análisis de correlación de Pearson. Estos análisis compararon las distancias geográficas entre sitios (medidas en kilómetros mediante la distancia de Haversine) con las disimilitudes de Sørensen y Simpson tanto para especies como para interacciones. Las distancias se calcularon con la función ``rdist.earth.vec()`` del paquete “fields” (Nychka et al., 2015) (Apéndice 11).

Para visualizar la superposición de interacciones, aves y especies de plantas entre sitios, se construyeron gráficos de intersección (“UpSet-plots”) utilizando el paquete “UpSetR” (Conway et al., 2017). Estos son particularmente adecuados para analizar datos con más de tres conjuntos y muestran qué combinaciones de sitios comparten elementos y en qué medida. Todos los análisis presentes en este capítulo se realizaron en el entorno de R (R Development Core Team 2024).

## Estructura de las meta-redes

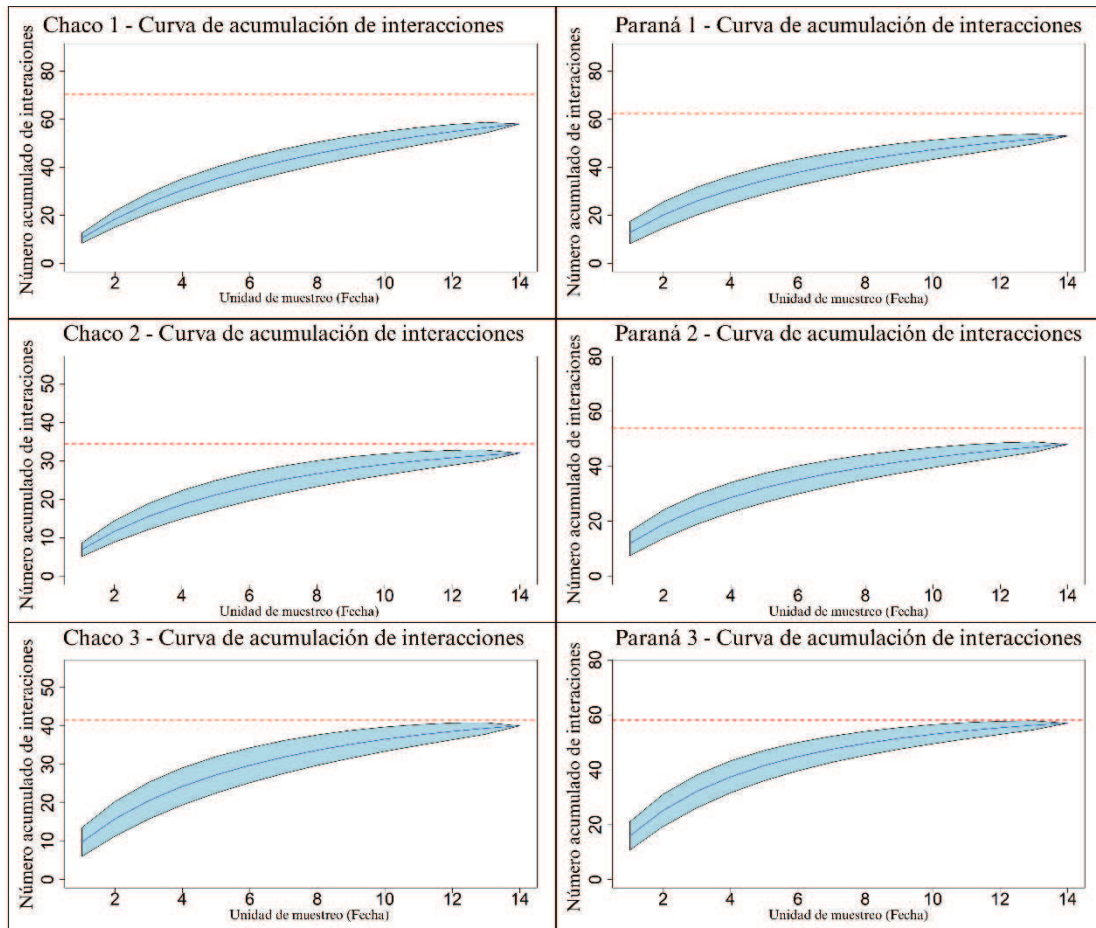
*Descriptores generales*

La meta-red agregada consistió en 41 especies de aves interactuando con 46 especies de plantas (tamaño de red = 87), totalizando 203 interacciones pareadas únicas y una frecuencia de interacción de 1007 (Fig. 15A, Tabla 2, Apéndice 1). La meta-red chaqueña consistió en 32 especies de aves interactuando con 27 especies de plantas (tamaño de red = 59), totalizando 118 interacciones pareadas únicas y una frecuencia de interacción de 415 (Fig. 15B, Tabla 2, Apéndice 1). Finalmente, la meta-red amazónica fue la más pequeña, con 27 especies de aves interactuando con 28 especies de plantas (tamaño de red = 55), totalizando 104 interacciones pareadas únicas y una frecuencia de interacción de 592 (Fig. 15C, Tabla 2, Apéndice 1). Las curvas de acumulación de interacciones por sitio mostraron que la cobertura de muestreo fue adecuada (Fig. 16).



**Figura 15:** Meta-redes de frugivoría de los dominios biogeográficos Chaqueño-Amazónico. A) Meta-red agregada. B) Meta-red chaqueña. C) Meta-red amazónica. El gráfico sigue un diseño por fuerzas que organiza los nodos con mayores similitudes (enlaces compartidos) más cerca entre sí. Los nodos pequeños representan las interacciones pares entre aves y plantas frugívoras, así como los sitios de

estudio en cada dominio (nodos numerados); el grosor de los enlaces indica la frecuencia de las interacciones de frugivoría en cada sitio de estudio. Los colores se basan en los módulos obtenidos mediante el algoritmo de modularidad ponderada DIRTLPAwb+ (Beckett, 2016). Las figuras fueron construidas con el paquete “d3Network” (Gandrud, 2015).



**Figura 16:** Curvas de acumulación de la completitud del muestreo de interacciones de frugivoría entre aves y plantas, registradas con redes de niebla y transectas lineales adaptadas para frugivoría (datos agrupados) en cada sitio del Dominio Chaqueño y Amazónico. La línea roja representa el número total de interacciones estimadas con Chao1.

**Tabla 2:** Descriptores estructurales de las meta-redes de interacciones de frugivoría de los dominios biogeográficos Chaqueño-Amazónico. Se consideran significativos los valores de  $z$ -score  $< 2.0 >$ .

	<b>Meta-red Agregada</b> obs (media $\pm$ SD)	<b>Meta-red</b> <b>Chaqueña</b> obs (media $\pm$ SD)	<b>Meta-red</b> <b>Amazónica</b> obs (media $\pm$ SD)
<b>Número de especies de aves</b>	41 (17.66 $\pm$ 2.42 )	32 (19 $\pm$ 2.64)	27 (16.33 $\pm$ 1.52)
<b>Número de especies de plantas</b>	46 (13.83 $\pm$ 4.62)	27 (12 $\pm$ 3.6)	28 (15.66 $\pm$ 5.5)
<b>Número de interacciones únicas</b>	203 (46.83 $\pm$ 9.9)	118 (43 $\pm$ 13.45)	104 (50.66 $\pm$ 4.5)
<b>Frecuencia de interacción</b>	1007 (167.83 $\pm$ 43.53)	415 (138.33 $\pm$ 28.91)	592 (197.33 $\pm$ 35.92)
		obs ( $z$ -score)	
<b>C (conectancia)</b>	0.23 (-36.27)	0.36 (-20.17)	0.48 (-15.02)
<b>M (modularidad)</b>	0.57 (6.23)	0.58 (1.99)	0.35 (3.71)
<b>Número de módulos</b>	5	3	3
<b>wNODF (anidamiento ponderado)</b>	7.84 (-6.28)	3.73 (-2.98)	27.27 (-1.21)

### *Propiedades estructurales*

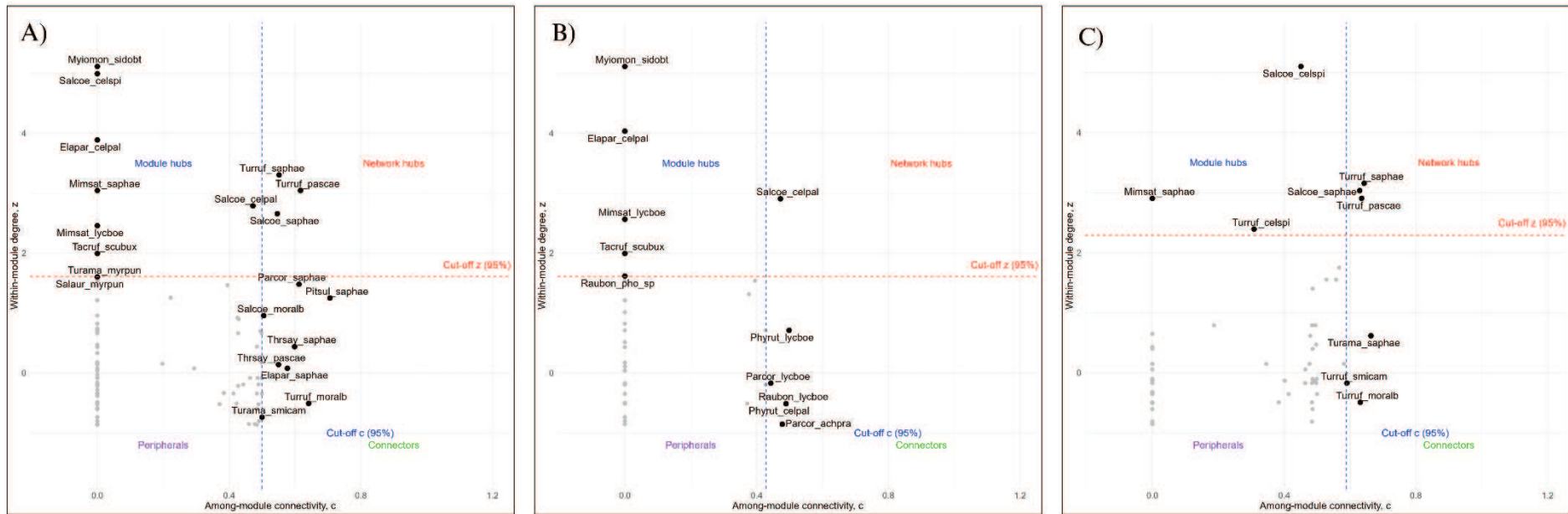
Las tres meta-redes indicaron patrones similares de propiedades estructurales, pero la magnitud de las diferencias respecto a las expectativas nulas varió entre ellas (Tabla 2). Todas las meta-redes estuvieron menos conectadas de lo esperado por azar, y la conectancia observada fue relativamente alta para el Dominio Amazónico (Tabla 2). En contraste, todas las meta-redes fueron significativamente modulares, con valores observados más altos en la meta-red Agregada

y en la del Chaco (Fig. 15, Tabla 2). La meta-red Agregada mostró una modularidad alta ( $M = 0.57$ ) y más módulos, los sitios del Dominio Chaqueño formaron tres módulos aislados, mientras que los dos sitios del norte del Paraná formaron un módulo y el sitio del sur formó otro (Fig. 15, Tabla 2). Aunque las meta-redes Chaqueña y Amazónica contenían tres módulos, la modularidad fue mayor en la Chaqueña ( $M = 0.58$ ) en comparación con la Amazónica ( $M = 0.35$ ) (Fig. 15, Tabla 2). Además, los módulos en el Dominio Chaqueño fueron más diferenciados, mientras que en el Dominio Amazónico los módulos estuvieron más interconectados (Fig. 15, Tabla 2). Las meta-redes Agregada y Chaqueña mostraron valores muy bajos de anidamiento, incluso menores a los esperados por azar; el anidamiento en el Dominio Amazónico fue más alto, aunque no significativo (Tabla 2).

### *Roles de las interacciones*

La mayoría de las interacciones en la meta-red Agregada fueron identificadas como periféricas (90.14%), seguidas por varios nodos centrales de módulo o “*module hubs*” (4.43%), conectores (3.94%) y, por último, una pequeña cantidad de nodos centrales de red o “*network hubs*” (1.47%) (Fig. 17A). Los dominios Chaqueño y Amazónico mostraron el mismo patrón, donde la mayoría de las interacciones fueron periféricas (90.67% y 91.34% respectivamente), seguidas por conectores (4.23% y 2.88%), “*module hubs*” (4.23% y 2.88%) y “*network hubs*” (0.84% y 2.88%) (Fig. 17B, C).

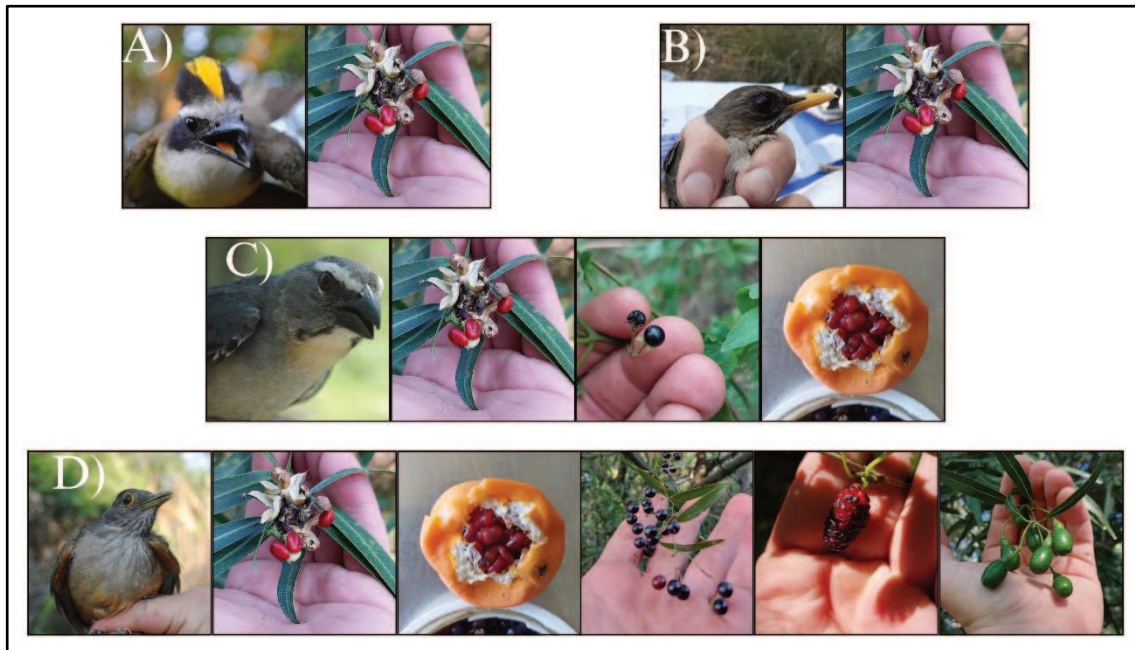
Solo una de las 203 interacciones únicas por pares de especies (*Pitangus sulphuratus* + *Sapium haemospermum*) ocurrió en hasta cinco sitios ( $k = 5$ ), siendo la interacción con mayor distribución dentro de la meta-red agregada (Fig. 18). En tanto, 56 interacciones ocurrieron en al menos dos sitios ( $k \geq 2$ ), sumando un total de 57 (28%) interacciones que conectaron funcionalmente el sistema cuando se consideraron los seis sitios en conjunto (Apéndice 8). No obstante, 146 interacciones (71.92%) fueron únicas de un solo sitio ( $k = 1$ ), por lo que no desempeñaron ningún papel en la conexión del sistema a nivel regional. A nivel de dominios, no hubo ninguna interacción que conectara toda la meta-red chaqueña, y solo 11 de las 118 interacciones (9.32%) ocurrieron en hasta dos sitios ( $k = 2$ ); las restantes (107 interacciones) ocurrieron en un solo sitio (90.67%) (Apéndice 9). En cambio, 10 interacciones (9.61%) conectaron la meta-red amazónica ( $k = 3$ ) (Fig. 19), 28 (26.92%) ocurrieron en dos sitios ( $k = 2$ ), y las 66 interacciones restantes se registraron en un único sitio (63.46%) (Apéndice 10).



**Figura 17:** Roles de red de las diferentes interacciones en la meta-red A) Agregada B) Chaqueña C) Amazónica. Se describe la conectividad entre módulos ( $c$ ) y el grado dentro del módulo ( $z$ ). Para determinar el rol de cada interacción como centro del módulo (*module hub*), conector, centro de la red (*network hub*) o periférica, se utilizaron el 95% de los valores para establecer los puntos de corte. Para la meta-red Agregada el valor de corte para  $z$  fue de 1,60, mientras que el valor de corte para  $c$  fue de 0,49. Para la meta-red Chaqueña el valor de corte para  $z$  fue de 1,60, mientras que el valor de corte para  $c$  fue de 0,42. Para la meta-red Amazónica el valor de corte para  $z$  fue de 2,29, mientras que el valor de corte para  $c$  fue de 0,58. Las interacciones periféricas no están etiquetadas.



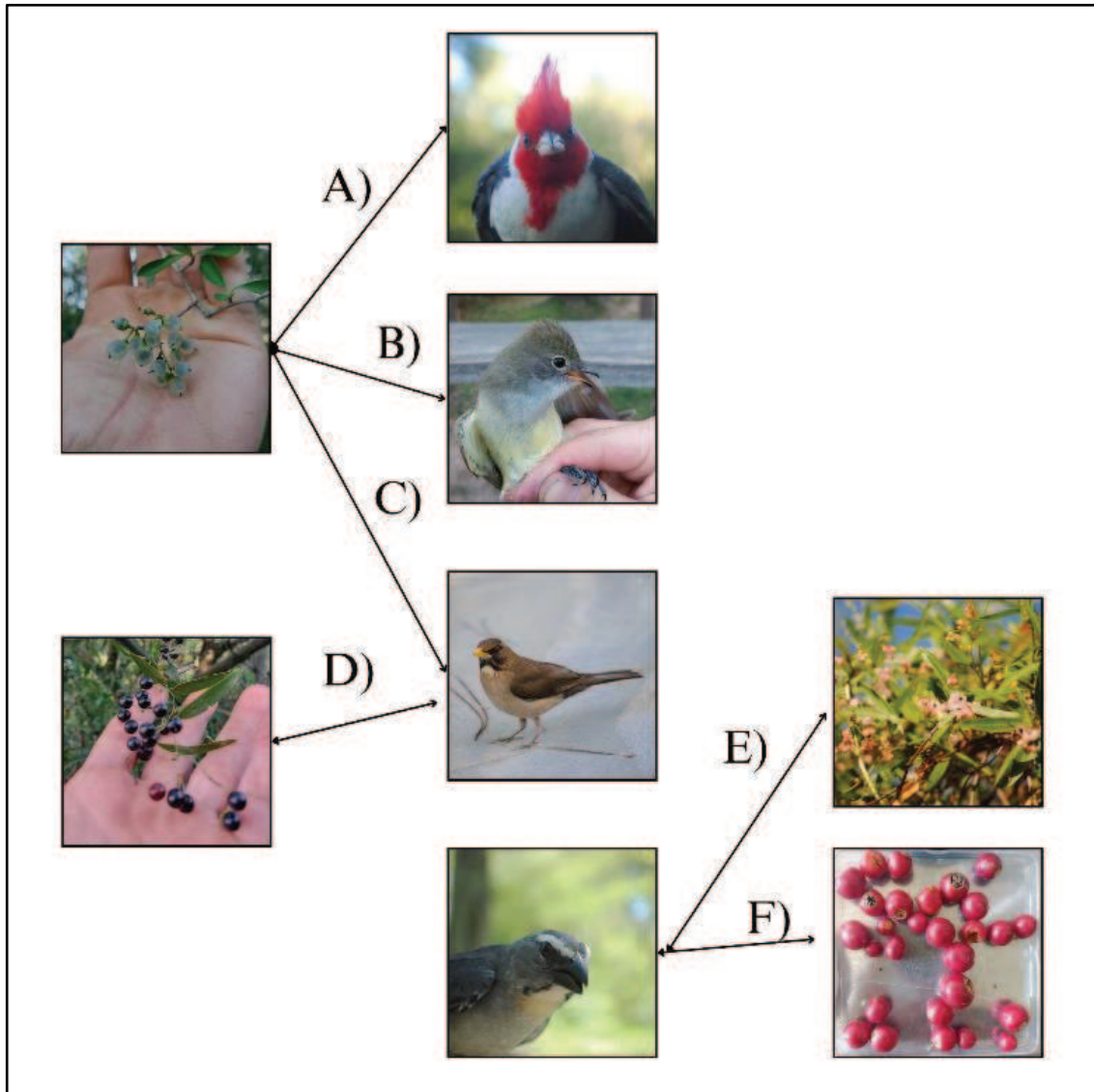
**Figura 18:** La interacción con el grado más alto ( $k = 5$ ) en la meta-red Agregada: *Pitangus sulphuratus* + *Sapium haematospermum*.



**Figura 19:** Las 10 interacciones que conectaron la meta-red amazónica. A) *Pitangus sulphuratus* + *Sapium haematospermum*. B) *Turdus amaurochalinus* + *S. haematospermum*. C) *Saltator coerulescens* + *S. haematospermum*/*Solanum pilcomayense*/*Passiflora caerulea*. D) *T. rufiventris* + *S. haematospermum*/*P. caerulea*/*Smilax campestris*/*Morus alba*/*Nectandra angustifolia*.

Las interacciones con roles más importantes en la conexión de los sistemas fueron *Turdus amaurochalinus* + *Smilax campestris* (BC = 0.145) y *Elaenia spectabilis* + *Achatocarpus praecox* (BC = 0.126) para la meta-red Agregada (Fig. 20, Apéndice 8), *Paroaria coronata* + *A. praecox* y *T. amaurochalinus* + *A. praecox* (ambas BC = 0.247) para la meta-red Chaqueña (Apéndice 9), y *Saltator coerulescens* + *Muehlenbeckia sagittifolia* y *S. coerulescens*

+ *Solanum sisymbriifolium* (ambas BC = 0.022) para la meta-red Amazónica (Fig. 20, Apéndice 10).



**Figura 20** Las interacciones con los roles más importantes en la conexión del sistema (meta-red agregada). A) *Paroaria coronata* + *Achatocarpus praecox* B) *Elaenia spectabilis* + *A. praecox* C) *Turdus amaurochalinus* + *A. praecox* D) *T. amaurochalinus* + *Smilax campestris* E) *Saltator coerulescens* + *Muehlenbeckia sagittifolia* F) *S. coerulescens* + *Solanum sisymbriifolium*.

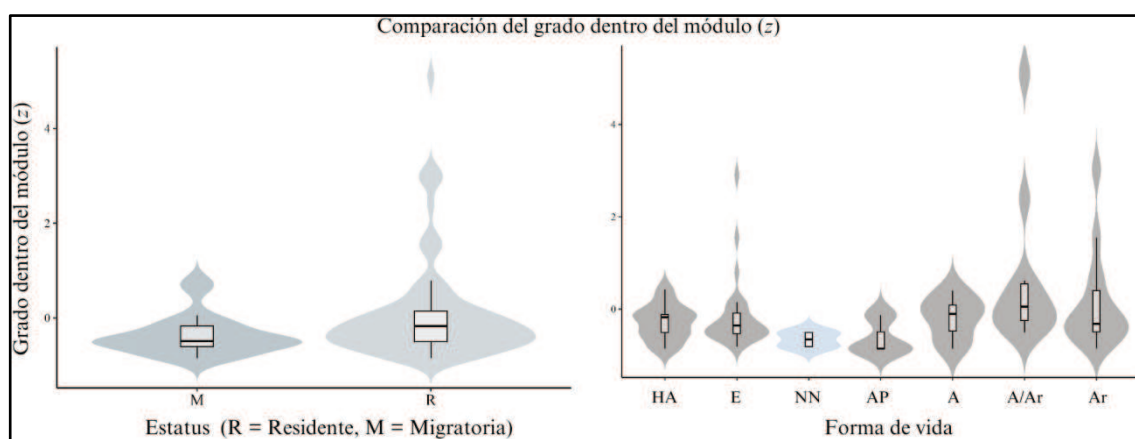
### *Rasgos de las interacciones*

La prueba de Kruskal-Wallis no reveló diferencias significativas en los valores de  $c$  ni  $z$  para las meta-redes agregadas ni para la chaqueña. (Tabla 3). Sin embargo, se encontraron diferencias

significativas en los valores de  $z$  (pero no en  $c$ ) entre los grupos según el estatus de las especies de aves ( $p = 0.035$ ) y las formas de vida de las plantas ( $p = 0.032$ ) en la meta-red Amazónica (Fig. 21, Tabla 3). Las aves migratorias tendieron a presentar valores de  $z$  más bajos en comparación con las residentes, mientras que las formas de vida vegetal de arbustos y arbustos/árboles mostraron valores de  $z$  más altos que las demás (Fig. 21, Tabla 3).

**Tabla 3.** Resultados del test Kruskal-Wallis para la evaluación del rol estructural de las interacciones (valores de coeficiente de participación  $c$  y grado dentro del módulo  $z$ ) vs el estatus de las aves y la forma de vida de las plantas como variables de agrupamiento en las meta-redes. Los valores de significancia  $p$ -values están marcados con un asterisco (\*).

	Estatus		Forma de vida	
	$c$ ( $\chi^2$ , $df$ , $p$ )	$z$ ( $\chi^2$ , $df$ , $p$ )	$c$ ( $\chi^2$ , $df$ , $p$ )	$z$ ( $\chi^2$ , $df$ , $p$ )
<b>Agregada</b>	0.103, 1, 0.747	2.120, 1, 0.145	11.684, 7, 0.111	12.146, 7, 0.095
<b>Chaqueña</b>	0.098, 1, 0.754	0.378, 1, 0.538	8.666, 7, 0.277	11.421, 7, 0.121
<b>Amazónica</b>	0.007, 1, 0.928	4.402, 1, 0.035*	11.919, 6, 0.063	13.731, 6, 0.032*



**Figura 21:** Comparación de los valores del grado dentro del módulo ( $z$ ) de las interacciones según el estatus de las especies de aves (R = Residente, M = Migratoria) y las formas de vida de las plantas (HA = Hierba anual, E = Enredadera, AP = Arbusto hemiparásito, A = Arbusto, A/Ar = Arbusto/Árbol, Ar = Árbol, NN = Especie no identificada) en el Dominio Amazónico. La prueba de Kruskal-Wallis indicó una diferencia significativa en los valores de  $z$  entre los grupos según el estatus de las aves ( $p = 0.035$ ) y las formas de vida de las plantas ( $p = 0.032$ ).

*Diversidad beta de interacciones y especies*

Para la meta-red agregada, se encontró una alta diversidad beta y recambio (turnover) para las interacciones y las plantas, un nivel medio para las aves, y un anidamiento bajo para las interacciones, seguida por las aves y las plantas (Tabla 4). La meta-red amazónica mostró una menor diversidad beta y recambio para interacciones y plantas en comparación con el Dominio Chaqueño, mientras que ambas regiones presentaron valores medios similares para las aves (Tabla 4). El beta anidamiento fue similar y baja, excepto por valores más altos en plantas en el Dominio Amazónico (Tabla 4). En general, las disimilitudes por pares entre sitios estuvieron moderadamente correlacionadas con la distancia geográfica ( $r$  de Pearson  $\approx 0.5$ ), aunque sólo se encontró significancia estadística para el anidamiento en plantas ( $p = 0.027$ ) (Apéndice 12).

**Tabla 4:** Resultados generales de diversidad beta entre las meta-redes Agregada, Chaqueña y Amazónica. Los índices fueron calculados para interacciones, aves y plantas. Los valores varían de 0 (completamente similares) a 1 (completamente disímiles).  $\beta_{sor}$  = índice de disimilitud de Sørensen,  $\beta_{sim}$  = índice de disimilitud de Simpson,  $\beta_{sne}$  = índice de anidamiento beta.

	Meta-red			Meta-red			Meta-red		
	Agregada			Chaqueña			Amazónica		
	$\beta_{sor}$	$\beta_{sim}$	$\beta_{sne}$	$\beta_{sor}$	$\beta_{sim}$	$\beta_{sne}$	$\beta_{sor}$	$\beta_{sim}$	$\beta_{sne}$
<b>Interacciones</b>	0.884	0.866	0.018	0.914	0.893	0.021	0.661	0.639	0.022
<b>Aves</b>	0.638	0.588	0.050	0.479	0.418	0.060	0.476	0.435	0.040
<b>Plantas</b>	0.783	0.718	0.064	0.750	0.689	0.060	0.500	0.333	0.166

En el análisis de diversidad beta multi-sitio, las interacciones indicaron una mayor disimilitud entre sitios que las aves o las plantas, con mayor disimilitud en el Dominio Chaqueño que en el Amazónico para todos los grupos (Fig. 22). Las interacciones, aves y plantas siguieron un patrón gradual de cambio con la latitud, mostrando menor disimilitud entre sitios cercanos y mayor disimilitud entre sitios más distantes (Fig. 22).



**Figura 22:** Mapas de calor del análisis de diversidad beta para: A) interacciones, B) aves, y C) plantas entre todos los sitios de estudio. La intensidad del sombreado indica mayores disimilitudes entre sitios. Los valores varían de 0 (completamente similares) a 1 (completamente disímiles).  $\beta_{sor}$  = índice de disimilitud de Sørensen,  $\beta_{sim}$  = índice de disimilitud de Simpson,  $\beta_{sne}$  = índice de anidamiento beta.

Los gráficos UpSet mostraron que la mayoría de las especies de plantas, aves e interacciones fueron únicas de cada dominio, con poco solapamiento entre el Dominio Chaqueño y Amazónico. Sin embargo, dentro de cada dominio, el número de especies e interacciones compartidas fue mayor en el Dominio Amazónico que en el Chaqueño. En este último, predominó un patrón de unicidad local, con muchas especies e interacciones exclusivas de cada sitio (Fig. 23).



Los resultados destacan el rol aditivo del corredor fluvial formado por el Río Paraná en el Dominio Amazónico, que funciona no solo como conector biológico, sino también como facilitador de interacciones ecológicas. El Río Paraná podría actuar como un ‘corredor de interacciones’, manteniendo la conectividad funcional a lo largo de las latitudes y dentro del Dominio Amazónico. En contraste, el Dominio Chaqueño, marcado por condiciones ambientales más exigentes y una menor conectividad biogeográfica a lo largo del tiempo, podría sostener redes de interacción estructuralmente más fragmentadas.

En consonancia con las predicciones, la meta-red de frugivoría del Dominio Amazónico estuvo más interconectada y fue composicionalmente más homogénea, mostrando una mayor conectancia y anidamiento que la del Dominio Chaqueño. El Dominio Amazónico presentó mayores niveles de interacciones compartidas y una mayor superposición en la identidad de especies de aves y plantas, lo que probablemente refleja el papel del Río Paraná como corredor biológico (Giraud y Arzamendia, 2004; Menalled y Adamoli, 1995). La continuidad riparia y la abundancia de recursos frutales podrían permitir que las aves frugívoras se desplacen a lo largo del río, manteniendo las interacciones de dispersión de semillas entre sitios distantes. En contraste, el Dominio Chaqueño presentó una mayor modularidad y un mayor recambio de especies e interacciones, en consonancia con la mayor heterogeneidad ecológica de la región y los mosaicos de vegetación fragmentados (Morrone, 2014; Rindel et al., 2024; Luebert, 2021). Esta diferenciación espacial refleja límites biogeográficos podrían delimitar los conjuntos regionales de especies de aves y plantas, y restringir la difusión de las interacciones a través del paisaje.

La relativamente alta modularidad encontrada para la meta-red agregada indica que las redes locales mantienen conjuntos distintos de interacciones entre especies de aves y plantas. Sin embargo, se observaron diferencias marcadas en los valores de modularidad entre los dominios Chaqueño (más alta) y Amazónico (más baja). En este sentido, el Dominio Chaqueño presentó un mayor número de interacciones únicas en comparación con el Dominio Amazónico, y solo se encontraron unas pocas interacciones compartidas entre ambos. Además, se observaron más especies de aves compartidas que especies de plantas en la meta-red agregada, lo cual podría deberse a la presencia de varias especies vegetales características de cada región: especies xerófitas en el Dominio Chaqueño y especies asociadas a bosques húmedos en el Dominio Amazónico (Berón et al., 2025b; Pensiero, 2023).

Además, los roles de las interacciones fueron consistentes con su centralidad en la red. Identificar interacciones clave, como *Turdus amaurochalinus* + *Smilax campestris* y *Elaenia spectabilis* + *Achatocarpus praecox* en la meta-red Agregada, aporta información valiosa sobre cuáles enlaces son esenciales para mantener la estructura y la resiliencia del sistema. Las interacciones con alta centralidad de intermediación (*BC*) actúan como puentes críticos en la meta-red, conectando módulos que, de otro modo, permanecerían aislados (Jordán, 2009). Al vincular diferentes subgrupos, estas interacciones pueden facilitar el flujo de recursos o información entre comunidades, lo cual es fundamental para la cohesión funcional de las meta-redes, particularmente en el Dominio Amazónico. Las especies ampliamente distribuidas que cumplen roles centrales en las meta-redes podrían promover la persistencia de especies e interacciones al conectar múltiples redes locales a escala regional (Li et al., 2020). El concepto introducido de "corredores de interacciones" destaca el papel de las interacciones ampliamente distribuidas, con posiciones centrales en la meta-red, que pueden conectar múltiples redes locales a escala regional, promoviendo la persistencia de especies e interacciones. Estos enlaces móviles podrían ser esenciales para aumentar la conectividad entre redes locales, con efectos potencialmente diferenciados entre dominios, considerando la conectividad fluvial. Por ejemplo, las diferencias en la centralidad de intermediación entre las meta-redes Chaqueña y Amazónica sugieren patrones de conectividad distintos: mientras que la meta-red del Chaco depende de menos enlaces, pero más fuertes como conectores, la Amazónica exhibe una estructura de interacciones más distribuida de manera uniforme (Berón et al., 2025a).

Con respecto a las interacciones dentro de los módulos (interacciones de tipo *module hub*), la mayoría involucró especies de plantas características de la región del Chaco, pero distribuidas entre sus diferentes sitios, lo cual concuerda con el patrón general de módulos desconectados en dicho dominio. Dentro de estos grupos, la mayoría de las interacciones fueron realizadas por aves residentes y por plantas trepadoras (*Passiflora caerulea* y *Smilax campestris*), arbustos (*Celtis pallida*, *C. spinosa*, *Lycium boerhaviaefolium* y *Scutia buxifolia*) y árboles (*Sapium haematospermum* y *Sideroxylon obtusifolium*), mientras que las aves migratorias y las formas de vida más transitorias ocuparon roles periféricos (Apéndice 13). La alta proporción (> 90 %) de interacciones periféricas en todas las meta-redes podría estar subyaciendo a sus estructuras modulares, indicando una baja conectividad entre módulos. Además, para el Dominio Amazónico, las pruebas de Kruskal-Wallis confirmaron que el grado dentro del módulo (*z*) varía significativamente según el estatus de las aves y la forma de vida de las plantas. Esto podría indicar que las especies residentes actúan como miembros centrales del módulo (anclados por la conectividad proporcionada por el Río Paraná), mientras que las plantas leñosas (arbustos y árboles) ofrecen recursos frutales persistentes que refuerzan la cohesión del módulo. En contraste, las plantas herbáceas y trepadoras, junto con las aves

migratorias, contribuyen al recambio, pero no a la estabilidad del módulo, destacando cómo la persistencia temporal tanto en la residencia de los frugívoros como en la longevidad de las plantas impulsa el ensamble y la resiliencia de los módulos en el Dominio Amazónico. Una posible explicación para que este patrón no se observa en el Dominio Chaqueño es la mayor estacionalidad y heterogeneidad ambiental de estos bosques. En donde la producción de frutos, más episódica, podría promover cambios frecuentes en las interacciones entre aves y plantas. Bajo estas condiciones, las interacciones tenderían a ser menos frecuentes entre el mismo conjunto de especies, reduciendo la probabilidad de que ciertos rasgos (como el estatus de las aves o la forma de vida de las plantas) se traduzcan en roles estructurales consistentes dentro de los módulos. En contraste, la mayor continuidad de recursos en los bosques húmedos asociados al corredor del Río Paraná podría favorecer interacciones más persistentes entre especies residentes y plantas leñosas, promoviendo así la cohesión interna de los módulos.

En conjunto, los hallazgos revelan que la meta-red Agregada exhibe una alta diversidad beta, impulsada principalmente por el recambio en las interacciones y en las plantas, mientras que las aves muestran un recambio intermedio y todos los componentes presentan niveles relativamente bajos de anidamiento. Este patrón es consistente con marcos generales sobre la disimilitud en redes de interacción (Poisot et al., 2012). Al comparar los dominios, el Chaco alberga una mayor heterogeneidad espacial tanto en las interacciones como en las comunidades de plantas que el Dominio Amazónico, donde los valores de disimilitud y recambio para estos atributos son menores; en cambio, las comunidades de aves mantienen valores moderados y similares en ambas regiones. En el Chaco, cada sitio sostiene interacciones de frugivoría distintas, probablemente reflejando sutiles variaciones en la estructura del hábitat que modelan las especies que interactúan. En contraste, los sitios en la región Amazónica comparten más especies e interacciones, lo que sugiere un paisaje más continuo o una disponibilidad de recursos más uniforme. Sin embargo, las aves se mantienen relativamente consistentes entre los sitios, lo que probablemente refleja su mayor movilidad y capacidad para desplazarse entre redes locales (Emer et al., 2018).

El anidamiento de interacciones y de aves se mantiene uniformemente bajo entre dominios, aunque el anidamiento de plantas es notablemente mayor en el Dominio Amazónico. En el sistema de estudio, el recambio de especies e interacciones parece ser el factor dominante en las disimilitudes latitudinales, lo que sugiere que, a medida que nos desplazamos de norte a sur, las especies son reemplazadas en lugar de desaparecer. Además, las interacciones resultaron ser más disímiles entre sitios que las especies de aves o plantas, lo que indica que los ensambles de interacciones no son simplemente un reflejo directo de la composición de especies (Vázquez et al., 2022). Otros mecanismos que podrían contribuir a los patrones observados incluyen diferencias en el comportamiento de forrajeo y en los patrones de movimiento de las aves

frugívoras, lo que puede dar lugar a interacciones dependientes del contexto, incluso cuando las mismas especies están presentes en varios sitios (Díaz-Vélez et al., 2015). La heterogeneidad ambiental, como las diferencias en la estructura del hábitat y la fenología de fructificación, también podría modular las interacciones (Purificação et al., 2020). Asimismo, el papel del acoplamiento de rasgos o la complementariedad morfológica (por ejemplo, el tamaño del fruto frente a la apertura del pico) puede variar geográficamente, influyendo en qué interacciones son posibles (McFadden et al., 2022). La correlación moderada entre las disimilitudes por pares y la distancia geográfica indica que aproximadamente la mitad de las diferencias entre sitios se debe a otros factores además del espacio. Estos otros factores pueden estar relacionados con diferencias biológicas, ecológicas y/o geográficas entre sitios.

Los hallazgos coinciden con estudios previos que señalan al Río Paraná como un corredor biológico y como un eje de variación latitudinal (Arzamendia & Giraud, 2009; Berduc et al., 2015; Lorenzón et al., 2019; Menalled & Adámoli, 1995). En última instancia, las diferencias recientemente encontradas en los patrones de interacción en estas regiones (Berón et al. 2025b, y descritas en el Capítulo 1), también se reflejan en un enfoque de meta-red. A pesar de las similitudes en el número de interacciones, así como en las especies de aves y plantas presentes en ambos dominios, la estructura de las meta-redes (conectancia, modularidad y anidamiento ponderado) difirió considerablemente. La diversidad beta observada aquí podría estar vinculada a la amplia escala espacial considerada. No obstante, esto resalta la compleja interacción entre escala espacial, composición de especies y conectividad en la configuración de las redes de interacción, reforzando la idea de que los procesos históricos y ecológicos generan patrones estructurales distintos (Bascompte & Jordano, 2014; Levin, 1992). En este punto es importante señalar algo señalado en la sección de área de estudio; dentro del Dominio Chaqueño, en particular, el sitio norte corresponde a la Ecorregión Chaco Húmedo, mientras que los sitios del centro y sur están alineados con la Ecorregión Espinal. Estas diferencias ecorregionales implican historias, estructuras de vegetación y regímenes de disponibilidad de recursos distintos que pueden favorecer procesos ecológicos y filogenéticos no homogéneos dentro del mismo dominio. En consecuencia, el enfoque por meta-red a escala de dominio resume patrones regionales útiles, pero puede enmascarar variación local. Por lo tanto, para la interpretación de algunos patrones, se reconoce esta heterogeneidad intradominio y la posibilidad de procesos históricos y ecológicos distintos entre subregiones.

Las interacciones compartidas podrían indicar la capacidad de los sitios para mantener una similitud funcional e integración, promoviendo la cohesión dentro de un marco de meta-comunidad, en última instancia gracias a los servicios de dispersión de semillas proporcionados por las aves (Díaz-Vélez et al., 2015; Emer et al., 2018). En este sentido, la conectividad fluvial podría desempeñar un papel clave en el Dominio Amazónico, al vincular latitudes y redes

locales. A su vez, los humedales de llanura de inundación también funcionan como refugios para las aves en contextos de sequía, fenómenos probables en estas regiones y con efectos negativos sobre la biodiversidad (Mazzón & Raffaelli, 2023; Selwood et al., 2015). En contraste, en el Dominio Chaqueño, varios factores podrían explicar la falta de conectividad y las disimilitudes. Esto incluye la heterogeneidad intrínseca en la identidad de las especies vegetales (Pensiero et al., 2005; Pensiero, 2023) y la fragmentación del hábitat debido a la deforestación (Boletta et al., 2006; Gavier-Pizarro et al., 2012; Zak et al., 2004). Esta última tiene efectos predominantemente negativos sobre las redes de interacción y la diversidad funcional de plantas con frutos carnosos y aves frugívoras (Emer et al., 2019, 2020; Fricke et al., 2022, 2025; McConkey & O’Farrill, 2016; Nowak et al., 2019). Esto podría llevar a una compartimentalización de la meta-red, resultando en una distribución espacial de las interacciones dividida en subgrupos distintos a lo largo de las redes locales (Zhu et al., 2025). Además, la destrucción y fragmentación del hábitat pueden alterar meta-comunidades co-evolutivas, incrementando el recambio e interrumpiendo módulos (Gawecka et al., 2022). Estos factores podrían contribuir a los patrones observados, apoyando la idea de que los procesos históricos y ecológicos modelan de manera diferente la conectividad, la dispersión de especies y las dinámicas funcionales de las meta-comunidades entre regiones (Thompson & González, 2017).

### **Efectos del dominio biogeográfico, latitud y estacionalidad anual sobre la riqueza de aves frugívoras y sus interacciones.**

#### **Introducción**

Las interacciones entre aves frugívoras y plantas ornitócoras representan un componente clave en la dinámica de los ecosistemas neotropicales (Bascompte & Jordano, 2007). Como se ha discutido en los capítulos previos, estas interacciones están mediadas por una diversidad de factores morfológicos, ecológicos y evolutivos, que determinan qué especies interactúan, con qué frecuencia y bajo qué condiciones. En el Capítulo 1, las redes bipartitas entre los Dominios Chaqueño y Amazónico mostraron que, pese a tener una composición similar de aves, hubo diferencias importantes en los patrones de interacción y ciertas métricas (como la modularidad y la especialización de la red). Además, la aproximación desde el enfoque de meta-redes presentada en el Capítulo 2 permitió evaluar cómo la variación regional contribuye a la modularidad y *turnover* de interacciones, sugiriendo también que el Río Paraná facilita la conectividad funcional en el Dominio Amazónico. A medida que se acumula evidencia empírica en diferentes regiones del Neotrópico, resulta cada vez más claro que la estructura de estas interacciones no es aleatoria, sino que obedece a patrones ecológicos recurrentes (Bascompte & Jordano, 2007; Jordano, 2000). En este contexto, el análisis de redes permite trascender la descripción estructural para examinar cómo la arquitectura de estas interacciones es modulada por gradientes espaciales y temporales (Trøjelsgaard et al., 2015).

Ahora bien, las asociaciones de la riqueza de especies de aves con variables ambientales y biogeográficas pueden mostrar diferencias entre gremios tróficos (Kissling et al., 2012). Así, los patrones geográficos de diversidad de aves frugívoras, podrían ser el resultado de varios procesos, incluidas las innovaciones evolutivas en las preferencias dietéticas y las limitaciones ambientales en la distribución y diversificación de los recursos alimentarios (Kissling et al., 2012). Entre estos factores, la latitud suele estar asociada a gradientes ambientales amplios, como variaciones en temperatura, precipitación y estacionalidad, que se han vinculado con patrones generales de riqueza de especies. En este sentido, los gradientes latitudinales pueden reflejar diferencias en estos factores ambientales, aunque con matices particulares cuando se consideran gremios tróficos específicos como las aves frugívoras (Dalsgaard et al., 2017; Schleuning et al., 2012).

En este sentido, la frugivoría y las redes de interacción pueden verse marcadas por la estacionalidad (Trøjelsgaard & Olesen, 2016), es decir, la disponibilidad de frutos fluctúa a lo largo del año a escala de comunidad y sitio, y esos pulsos fenológicos pueden desencadenar picos de frugivoría cuando la oferta de recursos es máxima (Mendoza et al., 2017). La fenología de floración y fructificación en bosques neotropicales está estrechamente ligada a variables climáticas como la precipitación y la irradiancia solar, de modo que muchos sistemas presentan ventanas reproductivas bien definidas (p. ej. la estación húmeda y cálida o la primavera-verano) que concentran la producción de frutos y, por ende, la actividad de los dispersores (Bender et al., 2017; Zimmerman et al., 2007). Desde la perspectiva funcional, las plantas ornitócoras y las aves frugívoras pueden responder dinámicamente a esos pulsos: las comunidades de aves frugívoras (que como hemos mencionado suelen ser más generalistas de dieta a medida que aumenta la latitud) podrían modificar su actividad, dieta y uso de hábitat siguiendo la disponibilidad de recursos ornitócoros, lo que puede alterar tanto la frecuencia de eventos de consumo como la detectabilidad de especies en muestreos puntuales (Jordano, 2000).

Berduc et al. (2015) documentaron una disminución de la riqueza de aves a lo largo de un gradiente latitudinal dentro de un sector del Dominio Amazónico; sin embargo, queda por establecer si ese patrón espacial se traduce también en la dinámica de la frugivoría (es decir, en la riqueza específica de aves frugívoras y en la frecuencia de interacciones planta-ave) al comparar diferentes dominios biogeográficos. En este capítulo se aplica el mismo marco conceptual utilizado en los Capítulos 1 y 2 para analizar si las diferencias entre dominios y a lo largo del gradiente latitudinal se asocian con variaciones en riqueza de frugívoros y en la intensidad de la frugivoría, y si esos patrones están mediados por la estacionalidad fenológica de la oferta de frutos. Concretamente, se evaluó si la riqueza de aves frugívoras y la frecuencia de interacciones difieren entre el Dominio Amazónico y el Chaqueño, si existe un patrón latitudinal dentro de cada dominio, y cómo la estacionalidad fenológica influye en esas relaciones.

**Hipótesis del Capítulo 3:** la riqueza de aves frugívoras y la frecuencia de interacciones entre aves y plantas ornitócoras varían a lo largo de gradientes espaciales y temporales, determinados por el dominio biogeográfico, la latitud y la estacionalidad en la disponibilidad de frutos.

**Predicciones:** Se espera que los eventos de frugivoría y la riqueza de aves frugívoras sean mayores en el Dominio Amazónico que en el Dominio Chaqueño. Asimismo, se espera un patrón latitudinal en el cual ambas variables aumenten a medida que disminuye la latitud dentro de cada dominio.

Además, se espera que los picos estacionales de disponibilidad de frutos coincidan con aumentos en la tasa de frugivoría y en la detectabilidad de especies frugívoras.

## Objetivos

Analizar si el dominio biogeográfico, la latitud y la estacionalidad influyen en la riqueza de aves frugívoras y en la frecuencia de sus interacciones con plantas ornitócoras.

## Materiales y métodos

### Análisis de datos

Para evaluar los factores que influyen sobre (1) la *frecuencia de eventos de frugivoría* y (2) la *riqueza de aves frugívoras*, se ajustaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con distribución binomial negativa (*nbinom2*), apropiada para datos de conteo. Como efectos fijos se incluyeron el dominio biogeográfico (Chaqueño o Amazónico), la latitud categorizada (Norte, Centro, Sur) y la estación del año (Primavera/Verano vs. Otoño/Invierno), mientras que la fecha de muestreo se incluyó como efecto aleatorio, ya que representa una fuente de variación no estructural con múltiples observaciones (cada sitio de estudio) por fecha ( $n = 14$  fechas). Como por cada campaña y sitio se contabilizó un solo dato de frugivoría y/o riqueza (agrupando datos de transectas y redes de niebla), el sitio no se comportó ni se utilizó como factor de agrupamiento, sino como réplica. Este modelo asume que los efectos son aditivos, y que, por ejemplo, el efecto de la estación es el mismo en ambos dominios y latitudes. Se incluyó la estación como factor fijo por el hecho de que la fenología de las plantas está influenciada por la estación del año y a que se realizaron muestreos de campo tanto en Primavera-Verano como en Otoño-Invierno. El valor de la *frecuencia de eventos de frugivoría* correspondió (al igual que en los capítulos anteriores) a la suma de eventos de frugivoría registrados con ambos métodos de muestreo para cada fecha y réplica. Mientras que la *riqueza observada de aves frugívoras* correspondió a aquellas especies con registros efectivos (propios) de frugivoría por fecha y réplica.

Los modelos se ajustaron con la función *glmmTMB* del paquete “glmmTMB” (Brooks et al. 2017), utilizando el vínculo logarítmico. La calidad del ajuste fue evaluada mediante simulación de residuos con el paquete “DHARMA” (Hartig, 2022), verificando sobredispersión

y presencia de outliers. Se compararon modelos alternativos con interacciones de factores, mediante criterios de información se seleccionó el modelo más parsimonioso.

*Modelo para frecuencia de eventos de frugivoría*

**glmmTMB (Frugivoría ~ Dominio + Latitud + Estacion + (1 | Fecha))**

*Modelo para riqueza de aves frugívoras*

**glmmTMB (Riqueza ~ Dominio + Latitud + Estacion + (1 | Fecha))**

## Resultados

El modelo aditivo fue el más parsimonioso y explicó el patrón principal, tanto para frugivoría como para riqueza (Tabla 5). El modelo con interacciones mostró algunas diferencias significativas entre combinaciones puntuales, pero en conjunto no aportó mayor ajuste y resultó más inestable (Tabla 5).

**Tabla 5:** Comparación de modelos candidatos explicando la variación en la frugivoría y la riqueza. Se muestran los valores de log-verosimilitud (logLik), número de parámetros estimados (df), criterio de información de Akaike corregido (AICc), diferencia en AICc respecto al mejor modelo ( $\Delta AICc$ ) y el peso de Akaike (wAICc). El mejor modelo es aquel con menor AICc ( $\Delta AICc = 0$ ).” (D = Dominio, L = Latitud, E = Estación)

Modelo	k	logLik	AICc	$\Delta AICc$	w <sub>i</sub>
<b>Frugivoría</b>					
<b>Aditivo (D + L + E)</b>	7	-280.701	576.9	0	0.986
<b>Interacciones (D×L×E)</b>	14	-275.622	585.3	8.45	0.014
<b>Riqueza</b>					
<b>Aditivo (D + L + E)</b>	7	-185.177	385.8	0	0.996
<b>Interacciones (D×L×E)</b>	14	-181.365	396.8	10.99	0.004

*Frugivoría*

Se observó una tendencia a mayor frecuencia de frugivoría en el Dominio Amazónico respecto al Chaqueño, aunque esta diferencia no fue estadísticamente significativa ( $Est = 0.335 \pm 0.214$ ,  $z = 1.57$ ,  $p = 0.11$ ) (Fig. 24, Tabla 6). De manera similar, la latitud Norte mostró un aumento no significativo en la frecuencia de frugivoría comparado con la latitud Centro ( $Est = 0.431 \pm 0.268$ ,  $z = 1.61$ ,  $p = 0.11$ ), al igual que la latitud Sur ( $Est = 0.311 \pm 0.262$ ,  $z = 1.19$ ,  $p = 0.24$ ) (Fig. 24, Tabla 6). Por otro lado, la estación Primavera-Verano presentó un efecto significativo, con una mayor frecuencia de eventos de frugivoría en comparación con Otoño-Invierno ( $Est = 0.892 \pm 0.388$ ,  $z = 2.30$ ,  $p = 0.021$ ) (Fig. 24, Tabla 6).

Los *estimated marginal means (emmeans)*, predicciones marginales promediadas sobre los otros factores, confirman este patrón: en la escala de conteos esperados, las medias marginales fueron aproximadamente Centro = 6.2, Norte = 9.5 y Sur = 8.4 eventos; para estaciones OI  $\approx 5.0$  vs PV  $\approx 12.3$  eventos; y para dominios Chaqueño  $\approx 6.7$  vs Amazónico  $\approx 9.3$  eventos (Tabla 7). Las comparaciones por pares con ajuste (Tukey) indicaron una diferencia significativa entre estaciones (OI vs PV:  $p = 0.021$ ), mientras que las comparaciones Norte vs Centro, Sur vs Centro y Chaqueño vs Amazónico no fueron significativas ( $p > 0.05$ ), aunque muestran tendencias en la misma dirección que los coeficientes del modelo (Amazónico y Norte tienden a valores mayores) (Tabla 7). En conjunto: la estación (Primavera-Verano) tiene un efecto significativo y de magnitud ecológicamente relevante sobre la frugivoría, mientras que las diferencias espaciales por dominio y latitud aparecen como tendencias, pero no alcanzan significancia con los datos disponibles.

**Tabla 6:** Resultados del modelo GLMM para frugivoría (family = nbinom2).

Variable	Nivel	Estimación	Error estándar	z valor	p valor
Intercepto	-	1.204	0.362	3.329	0.001
Dominio	Amazónico	0.335	0.214	1.566	0.117
Latitud	Norte (N)	0.431	0.268	1.609	0.107
	Sur (S)	0.311	0.262	1.187	0.235
Estación	Primavera-Verano (PV)	0.892	0.388	2.302	0.021*

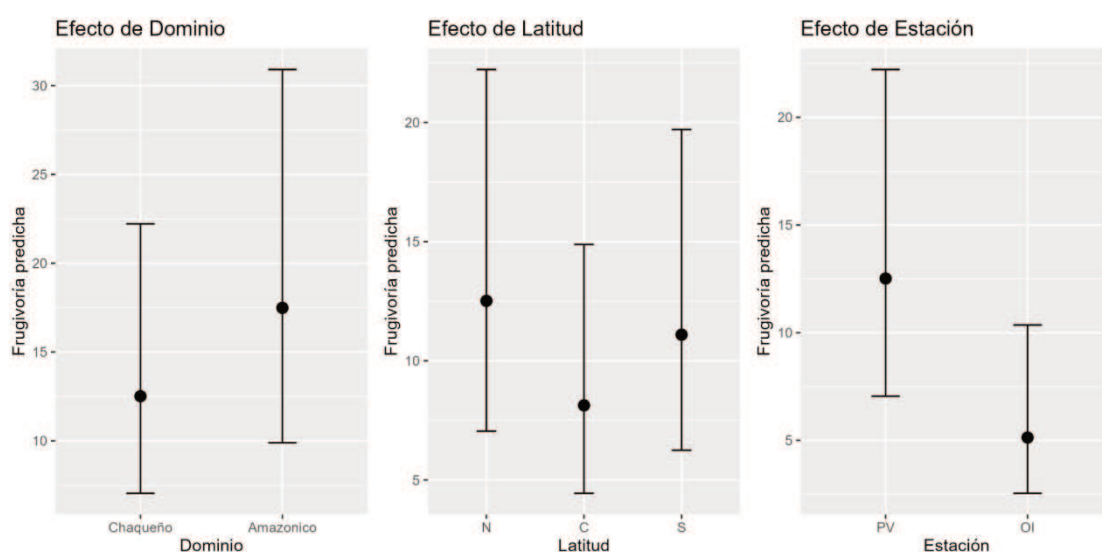
Nota: valores con asterisco indican significancia estadística:  $p < 0.05$  (\*). El intercepto representa la categoría de referencia (Dominio Chaqueño, Latitud Centro, Estación Otoño-Invierno).

**Tabla 7:** Comparaciones pareadas de medias marginales estimadas (*emmeans*) para frugivoría. Comparaciones basadas en la escala logarítmica del modelo.

Factor	Comparación	Estimación diferencia	SE	z valor	p valor
Latitud	C vs N	-0.431	0.268	-1.609	0.242
	C vs S	-0.311	0.262	-1.187	0.461
	N vs S	0.120	0.258	0.466	0.887
Estación	OI vs PV	-0.892	0.387	-2.302	0.021 *
Dominio	Chaqueño vs Amazónico	-0.335	0.214	-1.566	0.117

Nota: valores con asterisco indican significancia estadística:  $p < 0.05$  (\*).

El test de sobredispersión mostró un valor de dispersión de 0.82 con un *valor p* = 0.856, indicando ausencia de sobredispersión significativa. Además, el test de detección de valores atípicos indicó la presencia de un único *outlier*, con una frecuencia observada (1.19%) cercana a la esperada (0.61%) y un *valor p* = 0.72, sugiriendo que no hay evidencia estadísticamente significativa de valores atípicos problemáticos. El gráfico de residuos simulados corroboró un buen ajuste general del modelo (Apéndice 14).



**Figura 24:** Medias marginales estimadas (GLMM) para la frugivoría predicha en función de las variables explicativas: Dominio (Chaco vs. Paraná), Latitud (N: Norte, C: Centro, S: Sur) y Estación (PV: Primavera-Verano; OI: Otoño-Invierno). Los puntos negros representan los valores medios predichos por el modelo, mientras que las barras de error indican los intervalos de confianza del 95%.

### Riqueza

Para la riqueza observada (especies con registro directo de frugivoría por réplica), no se detectaron diferencias significativas por dominio ni por latitud: Dominio (Paraná) =  $0.078 \pm 0.143$ ,  $z = 0.54$ ,  $p = 0.588$ ; Latitud N =  $0.256 \pm 0.179$ ,  $z = 1.43$ ,  $p = 0.154$ ; Latitud S =  $0.233 \pm 0.178$ ,  $z = 1.31$ ,  $p = 0.191$  (Fig. 25, Tabla 8). En cambio, la Estación mostró un efecto claro y significativo: la Primavera-Verano presentó mayor riqueza observada que Otoño-Invierno (Est =  $0.786 \pm 0.288$ ,  $z = 2.74$ ,  $p = 0.006$ ). Las medias marginales confirman este patrón: riqueza

observada esperada  $\approx 1.9$  especies en OI frente a  $\approx 4.1$  especies en PV (contraste OI vs PV,  $p = 0.006$ ) (Tabla 9). El modelo tuvo  $AIC = 384.4$ ,  $\theta \approx 7.8$ , y la varianza por Fecha fue moderada ( $Var(Fecha) = 0.171$ ); los diagnósticos de ajuste no mostraron sobredispersión ni *outliers* problemáticos (Apéndice 15).

**Tabla 8:** Resultados del modelo GLMM para riqueza observada (family = nbinom2).

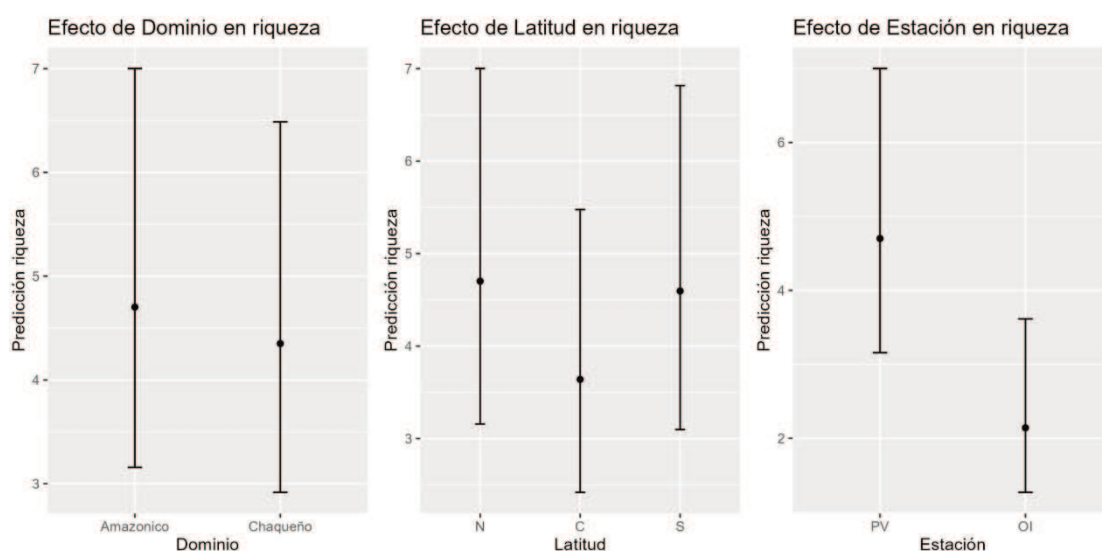
Variable	Nivel	Estimación	Error estándar	z valor	p valor
Intercepto	-	0.505	0.271	1.866	0.006
Dominio	Amazónico	-0.077	0.143	-0.542	0.588
Latitud	Norte (N)	0.255	0.179	1.426	0.153
	Sur (S)	0.233	0.178	1.309	0.190
Estación	Primavera-Verano (PV)	0.786	0.287	2.735	0.006*

Nota: valores con asterisco indican significancia estadística:  $p < 0.05$  (\*).

**Tabla 9:** Comparaciones pareadas de medias marginales estimadas (*emmeans*) para riqueza observada. Comparaciones basadas en la escala logarítmica del modelo.

Factor	Comparación	Estimación diferencia	SE	z valor	p valor
Latitud	C vs N	-0.256	0.179	-1.426	0.327
	C vs S	-0.233	0.178	-1.309	0.390
	N vs S	0.022	0.173	0.133	0.990
Estación	OI vs PV	-0.786	0.288	-2.735	0.006*
Dominio	Chaqueño vs Amazónico	0.077	0.143	0.542	0.588

Nota: valores con asterisco indican significancia estadística:  $p < 0.05$  (\*).



**Figura 25:** Medias marginales estimadas por el GLMM para la riqueza de especies en función de las variables explicativas: Dominio (Amazónico/Chaqueño), Latitud (N: Norte, C: Centro, S: Sur) y Estación (PV: Primavera-Verano; OI: Otoño-Invierno). Los puntos representan el valor medio ajustado por el modelo y las barras indican el intervalo de confianza del 95%.

Los resultados indicaron que la estación es el determinante más claro de la variación en la frecuencia de eventos de frugivoría: en Primavera-Verano la frugivoría observada fue aproximadamente 2.4 veces mayor que en Otoño-Invierno, lo que es consistente con un aumento estacional en la oferta de frutos en la región (obs. pers.) y, posiblemente, la actividad alimentaria de las aves, que aprovechan el recurso alimenticio. En este sentido, por ejemplo, la presencia en la temporada Primavera-Verano de especies frugívoras migratorias (ampliamente distribuidas dentro de la familia Tyrannidae) puede tener una influencia en los valores obtenidos (Levey, 1988; Ramos-Robles et al., 2016). Además, la estrecha relación espacial y temporal encontrada entre la presencia de frutos y la actividad de frugivoría sugiere que los frugívoros tienden a seguir la disponibilidad de recursos, lo que explica la alta variabilidad entre campañas (Saracco et al., 2004). Por otro lado, aunque las estimaciones señalan tendencias a mayor frugivoría en el Dominio Amazónico y en las latitudes Norte y Sur respecto al Centro, estas diferencias espaciales no alcanzaron significancia estadística en las comparaciones por pares con los datos disponibles. Esto podría sugerir, nuevamente, que la actividad puntual de frugivoría está fuertemente modulada por la fenología (oferta de recursos), mientras que los patrones espaciales observados (tendencias en Dominio Amazónico y en ciertas latitudes) podrían reflejar diferencias en composición de la comunidad, disponibilidad de hábitat, abundancia de frugívoros y plantas ornitócoras, tamaño del parche, o sesgos de muestreo (Blendinger et al., 2008; Cazetta & Fahrig, 2022; Fleming et al., 1987). Sin embargo, los diagnósticos respaldaron la idoneidad del modelo en términos de ajuste y sobredispersión.

En cuanto a la riqueza, los resultados mostraron que también estaría dominada por la fenología estacional. Es decir, la composición de la comunidad podría reflejar factores biogeográficos y de hábitat relativamente estables entre sitios (Kissling et al., 2007), mientras que la actividad de frugivoría registrada en un muestreo puntual depende fuertemente de la disponibilidad de frutos y la conducta estacional de las aves (explicando el fuerte aumento en Primavera-Verano). Además, la estacionalidad puede modular la estructura temporal de las redes ave frugívora-planta ornitócora y complicar comparaciones espaciales si no se controla (p. ej. porque la especialización y la arquitectura de redes varían con la fenología y con gradientes climáticos). Por eso es esencial considerar la estación como factor explicativo o modelar interacciones con factores espaciales (Dalsgaard et al., 2017; Schleuning et al., 2012). La importancia observada de la estacionalidad en la frugivoría en este capítulo resalta que, además de la variación espacial abordada en los capítulos previos, la dimensión temporal es un eje

fundamental para comprender la dinámica de estos sistemas, sugiriendo que los patrones de interacción no son estáticos, sino que se reconfiguran a lo largo del ciclo anual.

### **Composición filogenética de los ensambles de aves frugívoras en dominios Chaqueño y Amazónico.**

#### **Introducción**

La historia evolutiva de las especies, reflejada en su filogenia, es un eje fundamental que determina la arquitectura de las redes de interacción ecológica (Peralta, 2016). A nivel comunitario, la cercanía o lejanía filogenética entre especies determina cómo se asocian, cómo se organizan en módulos y en última instancia cuán resiliente y cohesionada resulta una red (Peralta, 2016). Incorporar simultáneamente la información filogenética y la estructura de la red permite revelar procesos de ensamble y vulnerabilidades de conservación que pasarían inadvertidos si solo se analiza la riqueza taxonómica o los flujos de energía (Rezende et al., 2007).

En particular, las interacciones de frugivoría y dispersión de reflejan la estructuración de estos vínculos evolutivos: la posición filogenética de cada ave no solo incide en sus preferencias de dieta sino también en su capacidad para mantener estructuras de red complejas y únicas (Kruger & Davies, 2025). En el Neotrópico, la heterogeneidad de hábitats sugiere que los ensambles de aves frugívoras de los bosques xerofíticos del Dominio Chaqueño y los bosques húmedos del Dominio Amazónico podrían provenir de linajes evolutivos distintos. Los bosques xerofíticos neotropicales han demostrado contener una alta riqueza y numerosos endemismos adaptados a ambientes secos (Arce-Viveros, 2021; Morales et al., 2025; Prieto-Torres et al., 2018), en contraste, la cuenca amazónica alberga una diversidad de aves superior y linajes ampliamente distribuidos (Jetz et al., 2012). Esta asimetría sugiere que, en ambientes estacionales como el Dominio Chaqueño, las fuertes fluctuaciones de recursos podrían actuar como un filtrado ambiental. Este filtro solo permitiría persistir a especies con ciertos rasgos funcionales (como tolerancia a sequía, fenologías sincronizadas). Si dichos rasgos están conservados filogenéticamente, el proceso favorecerá a grupos emparentados, resultando en un agrupamiento filogenético regional (Wiens et al., 2010). Por el contrario, en el Dominio Amazónico, por su mayor homogeneidad y relativa estabilidad y conectividad a gran escala (algo abordado en parte en el Capítulo 2), podrían coexistir tanto linajes antiguos como radiaciones más recientes, y, ofrecer una mayor variedad de nichos, lo que facilitaría la coexistencia de clados filogenéticamente profundos y una mezcla de estrategias (desde

especialistas locales hasta generalistas provenientes de distintos clados) (Antonelli et al., 2018). En síntesis, mientras el Dominio Chaqueño podría mostrar comunidades más cercanas filogenéticamente por filtrado de rasgos conservados, en el Dominio Amazónico se espera una mayor amplitud filogenética y diversidad de estrategias.

En los capítulos previos se han caracterizado las diferencias en la arquitectura de redes de aves frugívoras y la identidad de las especies clave en los dominios Chaqueño y Amazónico. Sin embargo, queda abierta una última pregunta en esta tesis: ¿existe un sesgo filogenético subyacente que diferencie estas comunidades, o comparten una historia evolutiva más homogénea de lo esperado? Este capítulo aborda esta pregunta mediante el análisis de métricas de diversidad (y beta diversidad) filogenética, y de la distintividad evolutiva de cada especie. Con ello, se busca evaluar la influencia filogenética en la estructuración de las comunidades de frugívoros comparando los Dominios Amazónicos y Chaqueño.

**Hipótesis del capítulo 4:** Tanto las comunidades de aves frugívoras como las de plantas ornitócoras presentarán diferencias en su estructura filogenética entre los Dominios Amazónico y Chaqueño, debido a las distintas historias evolutivas que han moldeado a ambos grupos en cada región.

**Predicciones:** se espera que los ensambles de aves frugívoras y plantas ornitócoras de cada dominio muestren un perfil filogenético diferenciado: el Dominio Amazónico presentará un entramado más disperso y diverso a nivel evolutivo, mientras que el Dominio Chaqueño exhibirá una mayor concentración de linajes cercanos.

## Objetivos

Caracterizar y comparar la estructura filogenética de las comunidades de aves frugívoras y plantas ornitócoras en los dominios biogeográficos Chaqueño y Amazónico, para evaluar la influencia filogenética sobre los procesos de frugivoría en diferentes dominios biogeográficos.

## Materiales y métodos

## Análisis de datos

### *Curvas de acumulación de aves frugívoras y plantas ornitócoras*

Para evaluar la completitud del muestreo de aves frugívoras y plantas ornitócoras en cada dominio biogeográfico, se construyeron curvas de acumulación de especies utilizando datos de presencia/ausencia obtenidos a partir de registros de frugivoría mediante redes de niebla y transectas agrupados por fecha de muestreo ( $n = 14$  por dominio). Se utilizó el método de rarefacción con 999 permutaciones mediante la función ‘*specaccum*’ del paquete “vegan” (Oksanen et al., 2022). Además, se estimó la riqueza esperada de especies mediante el estimador Chao 1, representado como una asíntota en las curvas.

### *Árboles filogenéticos de aves y plantas*

Se obtuvieron listas de especies de aves frugívoras y plantas ornitócoras para cada dominio biogeográfico a partir de las matrices de interacción<sup>1</sup> para obtener 1) los “Comunidades de aves frugívoras”; que correspondieron a especies con registros propios de frugivoría, y 2) “Comunidades de plantas ornitócoras”, aquellas plantas con registros de frugivoría.

Para la filogenia de las aves, siguiendo a Emer et al. (2019), se descargaron un conjunto de 100 árboles pseudo-posteriores del repositorio BirdTree.org (*Hackett backbone*) y se infirió un árbol de consenso utilizando la función ‘*consensus()*’ del paquete “ape” (Paradis et al., 2004), utilizando el criterio de mayoría de bifurcaciones compartidas, a fin de representar la topología más estable para cada comunidad. En caso de que el árbol de consenso no tuviera longitudes de rama, se le asignó mediante el método de *Grafen* usando la función ‘*compute.brlen()*’ del paquete “ape”. Se obtuvo un árbol para ambos dominios combinados (para análisis *beta*), y para cada dominio por separado (para análisis intradominio).

Para las plantas ornitócoras, se construyó un árbol filogenético con la lista completa de especies de plantas utilizando la función ‘*phylo.maker()*’ del paquete “V.PhyloMaker2” (Jin & Qian, 2022), basado en la megafilogenia actualizada de las plantas. Se generaron 100 árboles utilizando ‘*escenario 1*’ (S1), que incorpora las especies faltantes como politomías basales dentro de sus grupos taxonómicos superiores. A partir de estos 100 árboles, se construyó un árbol consenso mediante la función ‘*consensus()*’, tomando como criterio de mayoría el 50%. Para resolver las politomías presentes en el árbol resultante, se aplicó la función ‘*multi2di()*’

---

<sup>1</sup> Las mismas que se utilizaron en el Capítulo 1

(paquete “ape”), que convierte arbitrariamente los nodos multifurcantes en bifurcaciones (Tuya et al., 2024). Las plantas no identificadas o aquellas identificadas a nivel de género (e.g. *Phoradendron* spp.) no se incluyeron en este análisis. Se obtuvo un árbol para ambos dominios combinados (para análisis beta), y para cada dominio por separado (para análisis intradominio). Dado que la comunidad de plantas es relativamente pequeña, algunas especies aparecen filogenéticamente más cercanas de lo que sería esperado a nivel taxonómico superior; esto se debe a la incorporación de especies faltantes como politomías basales y a la resolución arbitraria de estas politomías. Al emplear modelos nulos (ver más adelante) que permutan las etiquetas de las especies en el mismo árbol filogenético regional, los efectos potenciales de la incertidumbre topológica (politomías) afecta tanto a los datos observados como a las permutaciones, reduciendo su impacto sobre los tamaños del efecto estandarizados

#### *Comparación de las comunidades de aves y plantas ornitócoras*

En primer lugar, con los árboles filogenéticos obtenidos para aves y plantas, para evaluar la diferenciación filogenética entre las comunidades de los dominios biogeográficos Chaqueño y Amazónico, se calcularon dos índices de beta diversidad filogenética: *PhyloSor* (Leprieur et al., 2012). Para ello, se construyeron matrices binarias de presencia/ausencia en la que cada fila representa un dominio y las columnas representan las especies de aves frugívoras o plantas ornitócoras.

Posteriormente, se calculó el índice ‘*PhyloSor*’, que es análogo al índice de Sorensen, y que representa la fracción de diversidad filogenética compartida entre dos comunidades, utilizando la función ``phylosor()`` del paquete “picante” (Kembel et al., 2010). Antes del análisis, se aseguró que los nombres de las especies coincidieran entre la matriz de datos y los tips de los árboles filogenéticos. Los árboles fueron enraizados en su punto medio usando ``midpoint.root()`` del paquete “phytools” (Revell, 2012).

*PhyloSor* devuelve un índice de similitud, donde valores cercanos a 1 indican que las comunidades comparten la mayor parte de su diversidad filogenética (ramas del árbol), mientras que valores cercanos a 0 reflejan una escasa superposición filogenética.

En segundo lugar, para caracterizar los ensamblajes de aves y las comunidades de plantas ornitócoras por cada dominio por separado, con los árboles obtenidos para cada dominio y se calcularon métricas de diversidad filogenética con el paquete “picante” (Kembel et al., 2010): (1) la riqueza de especies (R); (2) número de familias (F); (3) la diversidad filogenética total (PD o “*Phylogenetic Diversity*”), que cuantifica la suma de las longitudes de rama del árbol abarcadas por las especies presentes (función ‘*pd()*’); (4) la distancia filogenética promedio entre pares de especies (MPD o “*Mean Pairwise Distance*”), que indica cuán alejadas están en promedio las especies dentro del árbol (función ‘*mpd()*’); (5) la distancia filogenética mínima al taxón más cercano (MNTD o “*Mean Nearest Taxon Distance*”), que refleja el grado de agrupamiento filogenético local (función ‘*mntd()*’); (6) la distintividad evolutiva (ED o “*Evolutionary Distinctiveness*”) de cada especie, una métrica que cuantifica cuán evolutivamente única es una especie dentro de un árbol filogenético específico (función ‘*evol.distinct()*’).

La diversidad filogenética total (PD) representa la suma de las longitudes de las ramas del árbol filogenético que conectan a todas las especies de una comunidad, por lo que valores altos indican la presencia de especies provenientes de linajes más distantes entre sí (Faith, 1992; Rurangwa et al., 2021). La distancia promedio entre pares (MPD) es sensible a la divergencia entre linajes, mientras que la distancia al taxón más cercano (MNTD) refleja relaciones filogenéticas más recientes entre especies (Chapman et al., 2018; Webb et al., 2002). Estas métricas se utilizan para evaluar si una comunidad está estructurada por agrupamiento filogenético (*clustering*) o dispersión filogenética (sobredispersión). La distintividad evolutiva (ED) mide cuánta historia evolutiva representa una especie en función de su posición en un árbol determinado, asignando mayor peso a las ramas largas que no se comparten con muchas otras especies (Emer et al., 2019; Kruger & Davies, 2025).

Para evaluar si la estructura filogenética de cada dominio difiere de lo esperado por azar (filtrado vs. sobredispersión), se calcularon los Tamaños del Efecto Estandarizado (SES) para PD, MPD y MNTD. Se utilizó el modelo nulo *taxa.labels* (999 permutaciones), el cual baraja las etiquetas de las especies en el árbol filogenético regional (combinado) manteniendo la riqueza de especies observada en cada dominio. Esto permite testear si las especies presentes en el Chaco o Amazonas representan un subconjunto agrupado o disperso respecto al pool de especies disponible en la región de estudio total. Los valores de SES negativos significativos ( $p < 0.05$ ) indican agrupamiento filogenético, mientras que los positivos indican sobredispersión.

Todas las métricas se realizaron en el entorno de R (R Development Core Team 2024).

## Resultados

El ensamble completo (ambos dominios) consistió en 41<sup>2</sup> especies (Tabla 10) mientras que la comunidad total de plantas ornitócoras fue de 39<sup>3</sup> especies (Tabla 10). La comparación filogenética entre los dominios biogeográficos Chaqueño y Amazónico reveló un grado moderado de diferenciación entre los ensambles de aves frugívoras, pero más pronunciado para las plantas ornitócoras. El índice *PhyloSor* indicó una fracción de diversidad filogenética compartida de 0.703 para aves y 0.484 para plantas (Tabla 10).

**Tabla 10:** Comparación de índices de diversidad filogenética beta (aves y plantas) entre los dominios biogeográficos Chaqueño y Amazónico. Se presentan los valores de riqueza y del índice *PhyloSor*, donde valores más altos indican mayor disimilitud filogenética entre dominios.

Índice	Comunidad de aves frugívoras	Comunidad de plantas ornitócoras
Riqueza	41	39
Phylosor	0.703	0.484

Los resultados obtenidos para las métricas de diversidad filogenética mostraron ciertas diferencias entre dominios. Para las aves, la diversidad filogenética total (PD) también fue más alta en el Chaqueño (866.38) que en el Amazónico (735.97). Sin embargo, la distancia filogenética promedio entre pares de especies (MPD) fue levemente mayor en el Amazónico (111.39) que en el Chaqueño (108.23). La distancia mínima al taxón más cercano (MNTD) también fue mayor en el Chaqueño (36.68 vs. 27.93). Contrariamente, para las plantas, todas las métricas fueron mayores para el Dominio Amazónico (Tabla 11).

La distintividad evolutiva promedio (ED) en los ensambles de aves fue muy similar entre dominios (M = 27.01 vs. 27.25), aunque con una mayor dispersión de valores en el Chaqueño (SD = 19.03) que en el Amazónico (SD = 17.73). Para las comunidades de plantas, la distintividad evolutiva promedio (ED) fue más alta en el Dominio Amazónico (M = 94.74, SD = ± 29.56) que en el Chaqueño (M = 81.29, SD = ± 21.010) (Tabla 11, Apéndices 21 y 22).

<sup>2</sup> Homólogo al ensamble de la meta-red Agregada del Capítulo 2.

<sup>3</sup> Este número difiere del de la meta-red Agregada del Capítulo 2 ya que no pudieron incluirse las especies no identificadas ni aquellas identificadas al nivel de género.

En el Dominio Chaqueño, las especies con mayores valores de fueron *Columbina picui* (81.6), *Myiopsitta monachus* (76.6), *Lepidocolaptes angustirostris* (59.8), *Colaptes melanochloros* (45.9), *Cyanocorax chrysops* (43.3) y *Cyclarhis gujanensis* (43.3). Los valores más bajos de ED se registraron en *Saltator coerulescens* (7.5), *Saltator similis* (7.5), *Tyrannus savana* (7.8), *Tyrannus melancholicus* (7.8) y *Saltator aurantirostris* (11.9) (Fig. 26, Apéndice 21). En el Dominio Amazónico, las especies con mayor ED fueron *Myiopsitta monachus* (77.2), *Pachyramphus polychopterus* (55.3), *Leptotila verreauxi* (54.4), *Zenaida auriculata* (54.4), *Dryobates mixtus* (46.8) y *Colaptes melanochloros* (46.8). Las ED más bajas se observaron en *Paroaria coronata* (7.6), *Paroaria capitata* (7.6), *Tyrannus savana* (12.4), *Tyrannus melancholicus* (12.4), *Saltator coerulescens* (12) y *Saltator aurantirostris* (12) (Fig. 26, Apéndice 22). En cuanto a las plantas, en el Dominio Chaqueño los valores más altos de ED fueron para *Smilax campestris* (135.75), *Sideroxylon obtusifolium* (118.57), *Sapium haematospermum* (109.3), *Erythroxylum cuneifolium* (102.1) y *Scutia buxifolia* (102.73); y los más bajos para *Passiflora caerulea* (60.77), *Schinus jhonstonii* (53.98), *S. longifolia* (53.98), *Myrcianthes pungens* (46.03) y *M. cisplatensis* (46.03) (Figura 27, Apéndice 23). Y, en el Dominio Amazónico, los valores altos de ED para plantas correspondieron a *Nectandra angustifolia* (135.91), *Smilax campestris* (135.83), *Phoradendron quadrangulare* (125.58), *Cissus verticillata* (125.58) y *Melia azedarach* (119.52); y bajos para *Melothria candolleana* (66.8), *P. caerulea* (61.19), *P. misea* (61.19), *Solanum sisymbriifolium* (39.67) y *S. pilcomayense* (39.67) (Figura 27, Apéndice 24).

**Tabla 11:** métricas de caracterización filogenética obtenidas a partir de los “Comunidades de aves frugívoras” las “Comunidades de plantas ornitócoras” para los Dominios Chaqueño y Amazónico. R = Riqueza de especies frugívoras. F = Número de familias. PD = Diversidad filogenética total. MPD = Distancia promedio entre pares. MNTD = Distancia al taxón más cercano. ED = distintividad evolutiva. M = media. SD = desviación estándar.

Métrica	Dominio Chaqueño	Dominio Amazónico
<b>Aves frugívoras</b>		
<b>R</b>	32	27
<b>F</b>	14	12
<b>PD</b>	866.38	735.97
<b>MPD</b>	108.23	111.39
<b>MNTD</b>	36.68	27.93
<b>ED</b>	M = 27.01 SD = ± 19.03	M = 27.25 SD = ± 17.73
<b>Plantas ornitócoras</b>		
<b>R</b>	24	23
<b>F</b>	19	19
<b>PD</b>	1951.091	2179.181
<b>MPD</b>	234.82	239.285
<b>MNTD</b>	106.377	156.59
<b>ED</b>	M = 81.29 SD = ± 23.010	M = 94.74 SD = ± 29.56

El análisis de diversidad filogenética de aves mostró ciertas diferencias entre los dominios biogeográficos. En el Dominio Chaqueño (32 especies), la riqueza filogenética estandarizada (SES.PD) no presentó desviación significativa respecto al modelo nulo (SES = -1.14,  $p = 0.139$ ), al igual que la métrica de estructura interna NRI (SES.MPD = -0.65,  $p = 0.259$ ) y NTI (SES.MNTD = -1.22,  $p = 0.103$ ), indicando ausencia de patrones significativos de clustering o sobre-dispersión (Tabla 12). En el Dominio Amazónico (27 especies), la SES.PD mostró un clustering filogenético significativo (SES = -1.90,  $p = 0.045$ ), mientras que NRI (SES.MPD = 0.96,  $p = 0.846$ ) y NTI (SES.MNTD = -1.23,  $p = 0.089$ ) no alcanzaron

significancia, sugiriendo que la agrupación filogenética se observa principalmente a nivel global de ramas, sin un patrón consistente en las distancias entre especies cercanas (Tabla 13).

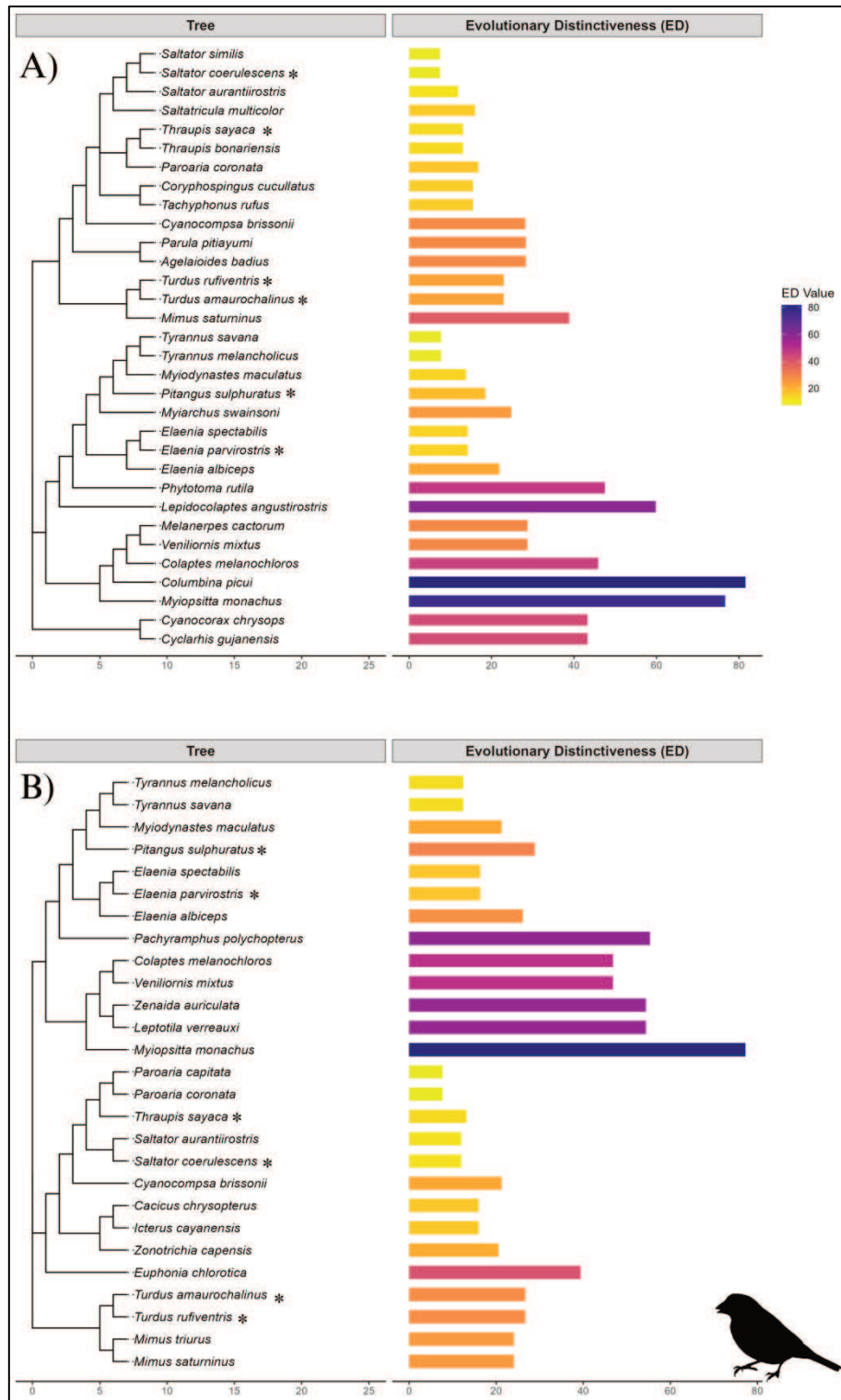
Para las plantas, en Chaco, la diversidad filogenética (SES.PD) indicó un clustering significativo (SES = -1.92,  $p = 0.036$ ), mientras que en el Dominio Amazónico no se observó desviación significativa respecto al modelo nulo (SES = 0.90,  $p = 0.805$ ) (Tabla 12). Respecto a la estructura interna de la comunidad, la métrica NRI (SES.MPD) mostró que el Dominio Chaqueño no difirió significativamente del modelo nulo (SES = 0.68,  $p = 0.720$ ), mientras que Dominio Amazónico presentó una tendencia a clustering filogenético (SES = -1.85,  $p = 0.0595$ ). En cuanto al NTI (SES.MNTD), Chaco mostró una tendencia a clustering en las especies más cercanas filogenéticamente (SES.MNTD = -1.55,  $p = 0.068$ ), mientras que en Dominio Amazónico no se detectaron patrones significativos (SES.MNTD = 0.46,  $p = 0.687$ ) (Tabla 13).

**Tabla 12:** Valores de estructura filogenética para comunidades de aves frugívoras en los dominios Chaqueño y Amazónico. *SES.PD* = desviación estandarizada de la diversidad filogenética (PD); *SES.MPD* = desviación estandarizada de la distancia filogenética media entre pares de especies (índice NRI); *SES.MNTD* = desviación estandarizada de la distancia filogenética media al taxón más cercano (índice NTI). Valores negativos indican agrupamiento filogenético (coexistencia de especies más emparentadas de lo esperado por azar), mientras que valores positivos indican sobredispersión. Se indican los valores de  $p$  asociados a cada índice;  $p < 0.05$  (\*),  $p < 0.10$  (\*\*).

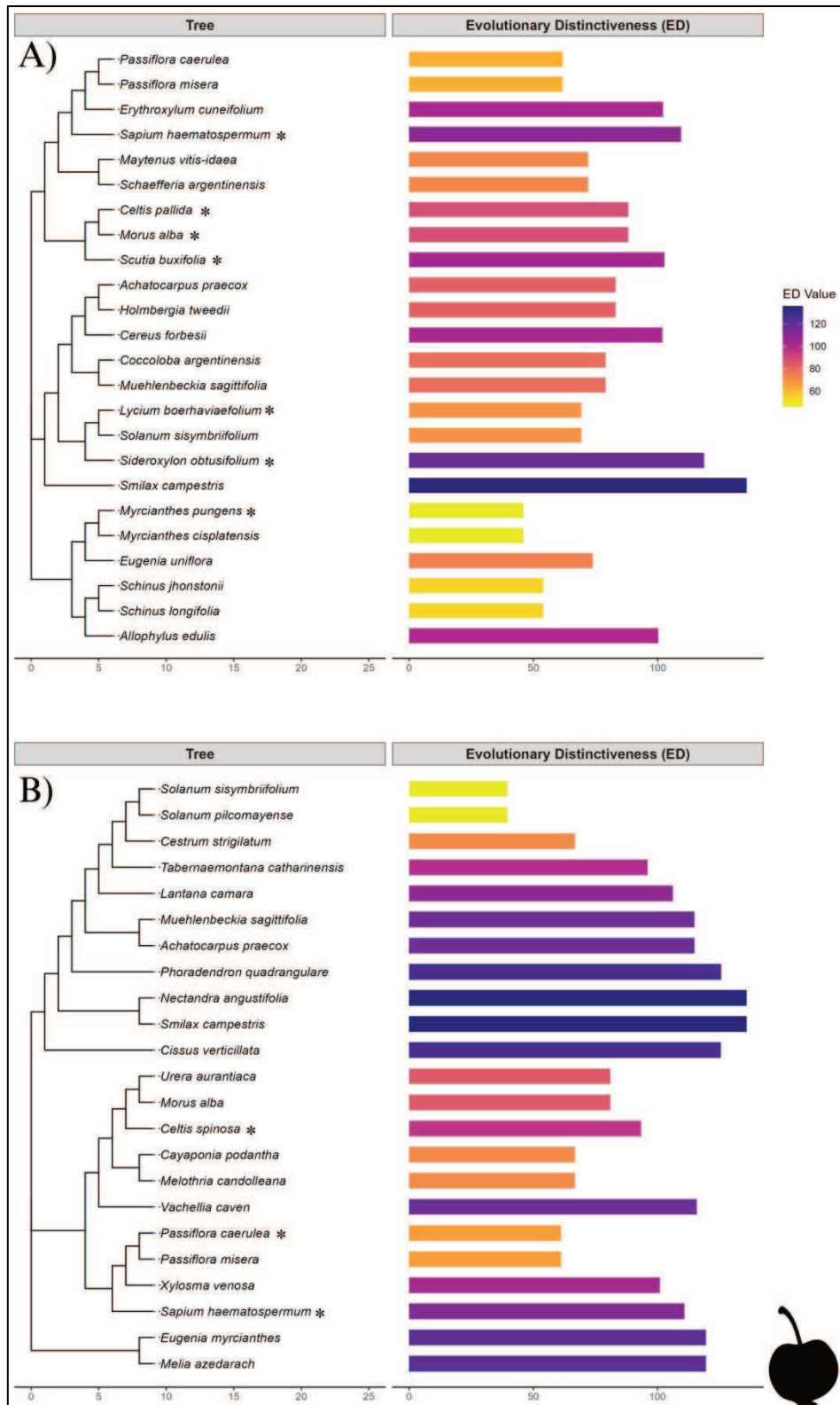
Dominio	n° especies	SES.PD (pd.obs.z)	p-valor PD	SES.MPD (mpd.obs.z /NRI)	p-valor NRI	SES.MNTD (mntd.obs.z /NTI)	p-valor NTI
Chaqueño	32	-1.139	0.139	-0.651	0.259	-1.224	0.103
Amazónico	27	-1.903	0.045*	0.957	0.846	-1.228	0.089**

**Tabla 13:** Valores de estructura filogenética para comunidades de plantas ornitócoras en los dominios Chaqueño y Amazónico. *SES.PD* = desviación estandarizada de la diversidad filogenética (PD); *SES.MPD* = desviación estandarizada de la distancia filogenética media entre pares de especies (índice NRI); *SES.MNTD* = desviación estandarizada de la distancia filogenética media al taxón más cercano (índice NTI). Valores negativos indican agrupamiento filogenético (coexistencia de especies más emparentadas de lo esperado por azar), mientras que valores positivos indican sobredispersión. Se indican los valores de  $p$  asociados a cada índice;  $p < 0.05$  (\*),  $p < 0.10$  (\*\*).

Dominio	n° especies	SES.PD (pd.obs.z)	p-valor PD	SES.MPD (mpd.obs.z /NRI)	p-valor NRI	SES.MNTD (mntd.obs.z /NTI)	p-valor NTI
Chaqueño	24	-1.92	0.036*	0.68	0.720	-1.55	0.068**
Amazónico	23	0.90	0.805	-1.85	0.0595**	0.46	0.687

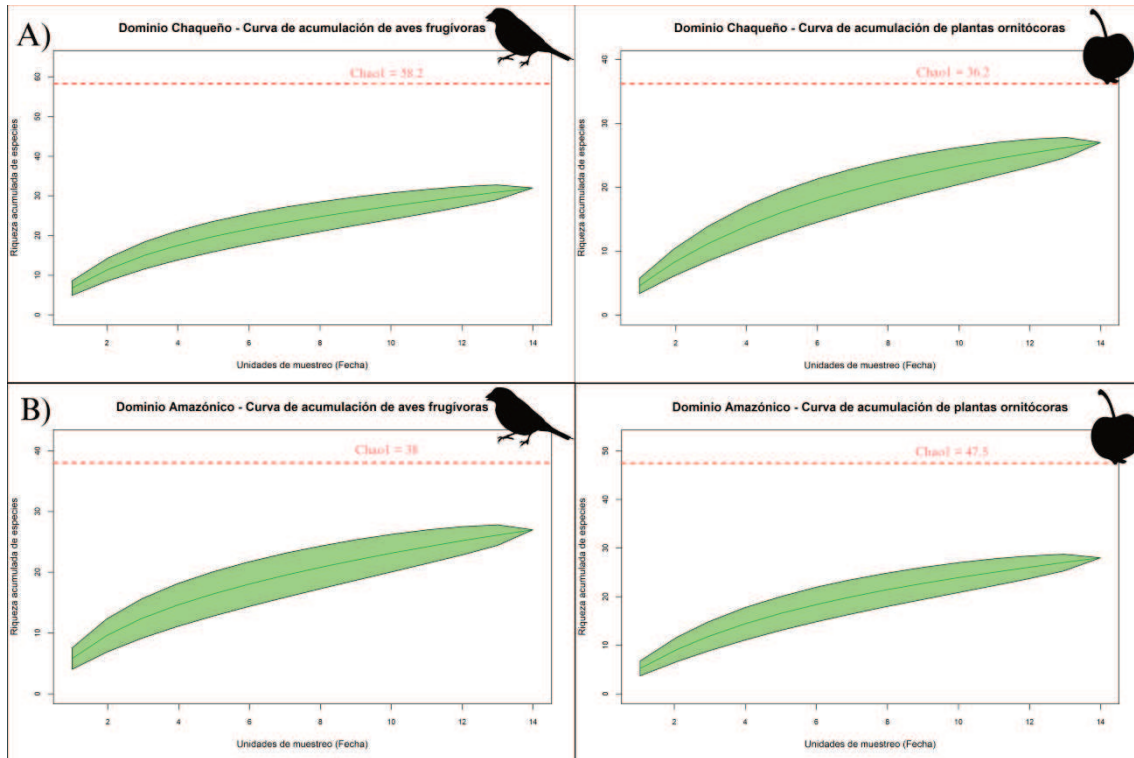


**Figura 26:** Árboles filogenéticos de consenso de las comunidades de aves frugívoras registradas en (A) Dominio Chaqueño y (B) Amazónico. Se muestran las relaciones filogenéticas de 32 especies en el Dominio Chaqueño (izquierda) y 27 especies en el Dominio Amazónico (derecha), correspondientes a los ensambles de aves frugívoras observadas mediante redes de niebla y transectas. Las especies con los valores más altos de IF y NOL identificadas en el Capítulo 1 están marcadas con un asterisco (\*).



**Figura 27:** Árboles filogenéticos de consenso de las comunidades de plantas ornitócoras registradas en (A) Dominio Chaqueño y (B) Amazónico. Se muestran las relaciones filogenéticas de 24 especies en el Dominio Chaqueño y 23 especies en el Dominio Amazónico, correspondientes a las plantas ornitócoras observadas mediante redes de niebla y transectas. Las especies con los valores más altos de IF y NOL identificadas en el Capítulo 1 están marcadas con un asterisco (\*).

Las curvas de acumulación construidas para las comunidades de aves frugívoras y plantas ornitócoras mostraron una cobertura relativamente adecuada, aunque variable, en ambos dominios biogeográficos. Para las aves frugívoras, se obtuvo una cobertura del 55% en el Dominio Chaqueño y 71% en el Dominio Amazónico del total esperado (Figura 28). Mientras que para las plantas ornitócoras la cobertura fue de 74% en el Dominio Chaqueño y 59% en el Dominio Amazónico (Figura 28).



**Figura 28:** Curvas de acumulación de especies de aves frugívoras y plantas ornitócoras registradas con redes de niebla y en 14 fechas de muestreo en A) Dominio Chaqueño y B) Dominio Amazónico. El eje x indica las unidades de muestreo (fechas), y el eje y muestra la riqueza acumulada de especies. La curva representa la media de acumulación, el área verde corresponde al intervalo de confianza del 95%, y la línea roja discontinua marca la estimación de riqueza esperada según el índice Chao 1.

Se esperaba que las comunidades de aves frugívoras y plantas ornitócoras presentaran diferencias filogenéticas entre los dominios biogeográficos Amazónico y Chaqueño, reflejo de historias evolutivas divergentes y composiciones distintas de linajes. Por un lado, se encontró similitud filogenética entre dominios en los ensambles de aves, gran parte de su linaje evolutivo en las redes de frugivoría está compartido entre regiones, o representado por especies estrechamente emparentadas. Contrariamente, las plantas ornitócoras mostraron mayores diferencias entre dominios para la mayoría de las métricas utilizadas, incluyendo beta diversidad filogenética y diversidad filogenética intradominio.

En el caso de las aves, las comunidades mostraron una alta similitud filogenética entre ambos dominios biogeográficos. Gran parte del linaje evolutivo que sostiene a estas redes de frugivoría es compartido entre el Dominio Chaqueño y el Amazónico; es decir, se observó un patrón donde distintas especies estrechamente emparentadas (pertenecientes a los mismos clados) se reemplazan geográficamente para cumplir roles ecológicos equivalentes frente a condiciones ambientales contrastantes (un fenómeno que se discute en mayor detalle en los Capítulos 1 y 2). Así, en la región de estudio, la composición florística y los síndromes de dispersión comunes a ambos dominios actúan como un filtro que favorece la persistencia de linajes con rasgos funcionales conservados (Dehling et al., 2014; Kissling et al., 2007; Pigot et al., 2020). Es decir, podría existir un acoplamiento donde los rasgos morfológicos de las aves (tamaño del pico, morfología y fisiología intestinal) interactúan con los de las plantas (tamaño de frutos y semillas, y propiedades físico-químicas de la pulpa) para determinar la identidad de las interacciones dominantes, un patrón consistente con lo observado en el resto de los ecosistemas neotropicales (Carlo et al., 2022).

No obstante, existe una interpretación alternativa: la similitud observada podría ser consecuencia de una homogeneización biótica antropogénica. Si los dominios Chaqueño y Amazónico han visto afectadas sus especies especialistas y de alto valor evolutivo (que suelen ser las primeras en disminuir ante disturbios), favoreciendo a las especies generalistas resilientes compartidas (como a las pertenecientes a las familias Thraupidae y Tyrannidae), enmascarando la divergencia evolutiva original entre ambos dominios. En un escenario mundial en donde el paisaje se perfila como metacomunidades de fragmentos evolutivamente empobrecidos, estructurados filogenéticamente por la defaunación de clados específicos, esto puede traducirse en redes de interacción y ensambles de frugívoros con una filogenia erosionada (Aizen et al., 2016), o, como en este caso para las aves frugívoras, filogenias similares. Hallazgos recientes reportan que la pérdida de aves de gran tamaño, evolutivamente distintas, conlleva la

desaparición de interacciones cruciales para la dispersión de semillas grandes y distintivas, y, aunque algunas aves generalistas menos distintivas pueden "rescatar" parcialmente la dispersión de semillas de plantas únicas, esta compensación funcional es limitada (Galetti et al., 2013). Es decir, la defaunación y la pérdida de hábitat están erosionando selectivamente la historia evolutiva de las interacciones, con profundas implicaciones para la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas en el Antropoceno (Emer et al., 2019), generando incluso cambios microevolutivos en las plantas (Carvalho et al., 2016). En estudios sobre comunidades de aves tropicales, se ha documentado que la pérdida de hábitat, y la defaunación resultante, puede reducir significativamente la diversidad filogenética (Cosset & Edwards, 2017; Rurangwa et al., 2021). Todo lo cual tiene relevancia en la región bajo estudio, sobretudo en el Dominio Chaqueño, que como se ha mencionado previamente, sufre desde hace décadas una fuerte degradación y deforestación de sus hábitats naturales debido a la expansión de la frontera agropecuaria y la extracción de madera y tanino, entre otras modificaciones antrópicas, conllevando un proceso de defaunación que incluye a las aves (Fandiño & Giraudo 2012; Gavier-Pizarro et al., 2012; Giraudo, 2009). Por otro lado, en otras latitudes del Dominio Amazónico, se ha hallado que los disturbios antrópicos no solo reducen el número de especies interactuantes, sino que también cambian la identidad de las especies que interactúan (Chesini-Rossi et al., 2025). Estas condiciones entonces, podrían tener efectos en las filogenias de las aves frugívoras y plantas ornitócoras de ambos dominios.

Igualmente, la importancia de cada ave en relación a la frugivoría es relativa. Es decir, se ha encontrado que los actores principales de la frugivoría en el Neotrópico son aves comunes de tamaño pequeño a mediano con dietas generalistas, y estas aves son responsables de la mayor parte de la remoción de frutos y los eventos de dispersión de semillas en toda la región (Carlo et al., 2022). Se ha demostrado (incluyendo esta tesis), que las familias Thraupidae, Tyrannidae y Turdidae son, con mucho, las familias de aves más importantes en términos de visitas totales a géneros comunes de plantas neotropicales, representando la gran mayoría de las visitas registradas, y su importancia es todavía mayor cuando faltan aves frugívoras de mayor porte (Pizo et al., 2021). Y, en este sentido, la gran mayoría de las especies de plantas ornitócoras en este estudio poseen frutos y semillas pequeños (< 1cm x 1cm) (Apéndice 17, 18, 25), adaptados para frugívoros generalistas de tamaño pequeño o medio, algo reportado desde los primeros estudios de frugivoría (Snow, 1981).

El análisis de distintividad evolutiva aportó una perspectiva adicional, permitiendo identificar especies individuales que concentran más historia evolutiva en relación con el resto del ensamble. Tanto en el Dominio Chaqueño como en el Amazónico, hubo especies con distintividad evolutiva más alta, como psitacídeos (*Myiopsitta monachus*), colúmbidos (*Columba picui*, *Leptotila verreauxi* y *Zenaida auriculata*) y Pícidos (*Colaptes melanochloros*,

*Melanerpes cactorum* y *Dryobates mixtus*), compartidas entre dominios. También emergen diferencias, con especies como *Cyanocorax chrysops*, *Cyclarhis gujanensis* y *Lepidocolaptes angustirostris* destacándose en el Chaco, mientras que en el Dominio Amazónico sobresalen *Euphonia chlorotica* y *Pachyramphus polychopterus*. En contraste, especies muy frugívoras como *Thraupis sayaca*, *Saltator coerulescens*, *Tyrannus melancholicus* y *T. savana* presentaron bajos valores de distintividad evolutiva en ambos dominios, reflejando una menor singularidad filogenética. Así, aunque los dominios comparten parte del linaje evolutivo, difieren en qué especies concentran la mayor historia evolutiva. Para las plantas, los valores más altos de beta diversidad filogenética (*Phylosor*) amplían los hallazgos reportados en el Capítulo 2 para la meta-red agregada de plantas y un mayor recambio de especies vegetales entre dominios. Esto refuerza la idea que se viene desarrollando en esta tesis de que la identidad de las plantas ornitócoras más importantes para ambos dominios difieren más que las aves frugívoras que se alimentan de ellas. Si bien esta tesis se centra en la interacción de frugivoría *sensu lato* (consumo de frutos) y no en el destino final de la semilla, este patrón sugiere una desconexión entre la conservación de la historia evolutiva y la funcionalidad del servicio de dispersión: las especies que sostienen las ramas más profundas de la filogenia de la red podrían no ser las mismas que garantizan la regeneración de las plantas.

Si bien las curvas de acumulación de aves frugívoras y plantas ornitócoras mostraron una cobertura adecuada de muestreo, las tendencias son aún ascendentes y ello podría reflejarse en las filogenias. Los valores de riqueza esperados proyectados desafían ciertas expectativas ecológicas previas. Si bien el Dominio Amazónico es reconocido por su alta diversidad biológica, en este análisis el Dominio Chaqueño mostró un mayor potencial de riqueza de aves frugívoras. Esto podría interpretarse como una señal de que la diversidad funcional y filogenética en el Chaco no necesariamente es menor, sino que puede estar compuesta por especies con historias evolutivas más divergentes o con hábitos frugívoros más generalizados y oportunistas, en contraste con una posible especialización amazónica.

---

## Fin de los capítulos

## CONCLUSIONES

En esta tesis se propuso dilucidar las interacciones de *plantas ornitócoras-aves frugívoras* en un gradiente latitudinal y biogeográfico en bosques de los Dominios Chaqueño y Amazónico en un sector de la región Neotropical, situado en Santa Fe, Argentina.

(1) Aunque ambos dominios compartieron una proporción alta de especies de aves frugívoras, algunas métricas de red (modularidad, especialización, anidación y superposición de nichos) y los patrones de interacción mostraron diferencias entre las redes, así como la composición de las comunidades de plantas ornitócoras. Es decir, la arquitectura de las interacciones difirió entre dominios, sugiriendo que el contexto biogeográfico podría modelar la estructura de la red más allá de la simple composición de especies. Asimismo, se encontró una estructura heterogénea de módulos entre dominios, aunque similares en número a otras redes en el Neotrópico, y siguiendo un patrón generalizado de pocas especies con roles importantes y una mayoría de especies periféricas. Las familias de aves Thraupidae, Turdidae y Tyrannidae mostraron el mayor grado de interacción. Un hallazgo que es consistente con el patrón latitudinal aceptado a nivel continental, donde los frugívoros parciales y generalistas ganan protagonismo en latitudes templadas (extra-tropicales). Estas familias podrían tener una mayor influencia en la capacidad de regeneración de los bosques y el mantenimiento de las redes de interacción debido a su papel en las redes a través de su papel como dispersores de semillas.

(2) Los bosques del Dominio Amazónico mostraron mayor conexión que los del Dominio Chaqueño, intermediada por interacciones así como por especies interactuantes. El Dominio Amazónico presentó una arquitectura más integrada y el Dominio Chaqueño una arquitectura más particionada y modular. Los hallazgos resaltan el papel potencial de los grandes ríos y sus hábitats ribereños asociados como corredores funcionales de dispersión de especies y flujos de interacción, lo que influye en la estructuración espacial de las metacomunidades frugívoras a gran escala. Esto podría tener importantes implicaciones para la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de los procesos ecosistémicos en paisajes neotropicales rivereños.

(3) La estacionalidad tiene un efecto significativo en la riqueza de aves frugívoras así como en la frecuencia de eventos de frugivoría, superando en significancia a las diferencias biogeográficas o latitudinales en ambos dominios, en donde el Dominio Amazónico y la latitud norte mostró tendencias a mayores eventos de frugivoría y riqueza de aves frugívoras. Esto refleja que, en la región de estudio, la frugivoría está focalizada en las estaciones de primavera/verano, siendo los meses en donde la mayoría de la flora ornitócora fructifica, y es coincidente con varias especies de aves migratorias (Tyrannidae) que frecuentan la zona y/o la

atravesan para llegar a latitudes mayores. Esto indica que, en el sistema estudiado, los pulsos temporales de recursos (fenología de la flora) determinan cuándo y con qué intensidad opera la red de frugivoría. Por lo tanto, una evaluación de diferencias espaciales se enriquecería considerando la dimensión temporal.

(4) A pesar del recambio taxonómico de especies entre los dominios biogeográficos Chaqueño y Amazónico, el análisis filogenético reveló similitudes en el linaje evolutivo de las comunidades de aves frugívoras, sugiriendo que distintas especies estrechamente emparentadas (pertenecientes a los mismos clados) se reemplazan geográficamente para cumplir roles ecológicos equivalentes frente a condiciones ambientales contrastantes. Por el contrario, las comunidades de plantas ornitócoras exhibieron una divergencia filogenética mayor, lo que sugiere que posiblemente la identidad de las plantas ornitócoras difiere más entre dominios que la de las aves frugívoras que interactúan con ellas. Este patrón subraya que, si bien filtros ambientales o la degradación de hábitat podrían estar homogenizando la historia evolutiva de las aves (favoreciendo linajes generalistas), el ecosistema en su conjunto aún se sostiene sobre linajes vegetales únicos y diferenciados regionalmente, con implicaciones para la conservación de la distintividad evolutiva en cada dominio.

Este primer estudio comparativo sobre la frugivoría por aves en los Dominios Amazónico y Chaqueño en Argentina representa un punto de partida para la comprensión de los patrones de interacción mutualista entre aves y plantas en estas áreas y latitudes neotropicales. Los estudios de frugivoría por aves enfocados en estas regiones son de gran importancia debido a que, históricamente, y especialmente en las últimas décadas, han sufrido profundas modificaciones por actividades agrícolas y ganaderas (Gavier-Pizarro et al., 2012). Estos factores, junto con el cambio climático como consecuencia de las perturbaciones antrópicas, y también la defaunación resultante, causan impactos marcadamente negativos sobre las redes de interacción, las filogenias y la diversidad funcional de plantas con frutos carnosos y aves frugívoras (Emer et al., 2019; Fricke et al., 2022, 2025; McConkey & O’Farrill, 2016; Nowak et al., 2019; Sebastián-González et al., 2015; Şekercioğlu et al., 2004; Staggemeier & Galetti, 2007; Valiente-Banuet et al., 2015). Se ha probado que la frugivoría y los mutualismos de dispersión de semillas son procesos clave que influyen en la capacidad de regeneración forestal (Carlo et al., 2016). En este sentido, el papel de aves omnívoras y generalistas (y abundantes), como las pertenecientes a las familias Thraupidae, Turdidae y Tyrannidae, es esencial, dado que las especies de estas familias suelen alimentarse en hábitats tanto abiertos como boscosos, por lo que pueden desempeñar un papel clave en la regeneración de comunidades mutualistas planta-animal (Carlo & Morales, 2016; Guidetti, 2020).

En este contexto de perturbación antrópica, los cambios en los paisajes naturales del Antropoceno (la deforestación, la fragmentación y las nuevas configuraciones de hábitat) actúan como filtros selectivos que pueden favorecer linajes generalistas o inducir convergencias morfológicas y funcionales en distintos dominios biogeográficos (Carlo et al., 2022; Galetti et al., 2013). La defaunación no solo provoca la pérdida de especies individuales, sino que erosiona de manera no aleatoria las interacciones ecológicas que representan vastos capítulos de historia evolutiva y funciones ecosistémicas irremplazables (Emer et al., 2019). Aunque el efecto de rescate filogenético (la capacidad de aves generalistas para mitigar parcialmente la pérdida de interacciones de plantas evolutivamente únicas) puede amortiguar algunas pérdidas, no reemplaza la complejidad y eficacia de las interacciones originales, llevando a un empobrecimiento evolutivo y funcional de los ecosistemas (Fricke et al. 2022; McConkey & O’Farrill, 2016; Nowak et al., 2019). En este sentido, la detección de sesgos filogenéticos en las comunidades no sólo aporta conocimiento sobre procesos de ensamblaje, sino que tiene implicaciones directas para priorizar especies y clados en acciones de conservación.

En este contexto, el estudio de las redes de interacción entre aves y plantas en estas regiones puede incorporarse como una herramienta iluminadora aplicada al monitoreo de la conservación de la biodiversidad. Entender qué especies de aves son dispersoras clave de semillas, qué plantas son las más consumidas y ciertas métricas resultantes de las redes de interacción, puede ayudar a prevenir la pérdida de interacciones e informar la toma de decisiones en programas de conservación de bosques nativos (Tylianakis et al., 2010). En este sentido, los hallazgos presentados aquí, enfatizan la necesidad de implementar esfuerzos de conservación que tengan en cuenta las dinámicas ecológicas particulares de esta región, donde el recambio de especies y la conectividad limitada podrían hacer que las redes de frugivoría sean especialmente vulnerables a los cambios ambientales en curso.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, R., Ashworth, L., Cagnolo, L., Jausoro, M., Quesada, M., & Galetto, L. (2009). Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas en ambientes fragmentados. En R. Medel, M. A. Aizen, & R. Zamora (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta–animal* (pp. 199–231). Editorial Universitaria.
- Aizen, M. A., Gleiser, G., Sabatino, M., Gilarranz, L. J., Bascompte, J., & Verdú, M. (2016). The phylogenetic structure of plant-pollinator networks increases with habitat size and isolation. *Ecology Letters*, *19*(1), 29–36. <https://doi.org/10.1111/ele.12539>
- Alencar, L., & Guilherme, E. (2020). Bird-plant interactions on the edge of a forest fragment in southwestern Brazilian Amazonia. *Acta Scientiarum-Biological Sciences*, *42*, 1–11. <https://doi.org/10.4025/actascibiols.v42i1.51485>
- Allen, T. F. H., & Hoekstra, T. W. (1990). The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology. *Journal of Vegetation Science*, *1*(1), 5–12. <https://doi.org/10.2307/3236048>
- Almeida, A., & Mikich, S. B. (2018). Combining plant–frugivore networks for describing the structure of neotropical communities. *Oikos*, *127*(2), 184–197. <https://doi.org/10.1111/oik.04774>
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, *117*(8), 1227–1239. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x>
- Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, *26*(2), 173–178. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>
- Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F. A., Scharn, R., Bacon, C. D., Silvestro, D., & Condamine, F. L. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *115*(23), 6034–6039. <https://doi.org/10.1073/pnas.1713819115>
- Arana, M. D., Natale, E., Ferretti, N., Romano, G., Oggero, A., Martínez, G., Posadas, P., & Morrone, J. J. (2021). *Esquema biogeográfico de la República Argentina* (1ª ed.). Fundación Miguel Lillo.
- Arce-Viveros, A. A. (2021). *Regionalización del gran chaco americano en base a la distribución geográfica de especies de aves* (Tesis de Licenciatura, Universidad Federal de Integración Latinoamericana). Repositorio Universidad Federal de Integración Latinoamericana. <https://dspace.unila.edu.br/server/api/core/bitstreams/8fb39079-50f6-4d9c-858d-98d0ef0d4b60/content>

- Arzamendia, V., & Giraud, A. R. (2009). Influence of large South American rivers of the Plata Basin on distributional patterns of tropical snakes: A panbiogeographical analysis. *Journal of Biogeography*, 36(9), 1739–1749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02116.x>
- Baldiviezo, C. D. V., Passos, M. F. O., & de Azevedo, C. S. (2019). Knowledge gaps regarding frugivorous ecological networks between birds and plants in Brazil. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 59, 0–4. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2019.59.54>
- Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(8), 429–436. <https://doi.org/10.1890/080026>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2006). The structure of plant–animal mutualistic networks. En M. Pascual & J. Dunne (Eds.), *Ecological networks* (pp. 143–159). Oxford University Press.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(16), 9383–9387. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431–433. <https://doi.org/10.1126/science.1123412>
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2014). *Mutualistic networks*. Princeton University Press.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga, A., Orme, D., Villéger, S., De Bortoli, J., Leprieur, F., Logez, M., Martinez-Santalla, S., Martin-Devasa, R., Gomez-Rodriguez, C., Crujeiras, R. M., & Henriques-Silva, R. (2023). *betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components* (R package version 1.6). <https://cran.r-project.org/package=betapart>
- Beckett, S. J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science*, 3, 140536. <https://doi.org/10.1098/rsos.140536>
- Bello, C., Galetti, M., Montan, D., Pizo, M. A., Mariguela, T. C., Culot, L., Bufalo, F., Labecca, F., Pedrosa, F., Constantini, R., Emer, C., Silva, W. R., Da Silva, F. R., Ovaskainen, O., & Jordano, P. (2017). Atlantic frugivory: a plant–frugivore interaction data set for the Atlantic Forest. *Ecology*, 98(6), 1729. <https://doi.org/10.1002/ecy.1818>
- Bender, I. M. A., Kissling, W. D., Böhning-Gaese, K., Hensen, I., Kühn, I., Wiegand, T., Dehling, D. M., & Schleuning, M. (2017). Functionally specialised birds respond flexibly to seasonal changes in fruit availability. *Journal of Animal Ecology*, 86(4), 800–811. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12683>

- Berduc, A., Lorenzón, R. E., & Beltzer, A. H. (2015). Patrones de diversidad de aves a lo largo de un gradiente latitudinal de bosques ribereños del río Paraná medio, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 419–430. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.003>
- Berón, I. J., & Giraudo, A. R. (2023). Primer registro de frugivoría por el Chinchero Chico (*Lepidocolaptes angustirostris*). *Nuestras Aves*, 68, 209–210. <https://doi.org/10.56178/na.vi68.77>
- Berón, I. J., Emer, C., Pensiero, J. F., & Giraudo, A. R. (2025a). Neotropical rivers as potential interaction corridors: An evaluation of frugivory metanetworks across two biogeographic domains in South America. *Journal of Biogeography*. Advance online publication. <https://doi.org/10.1111/jbi.70094>
- Berón, I. J., Giraudo, A. R., & Pensiero, J. F. (2025b). Comparing bird-plant interaction networks between xerophytic and humid forests of the southeastern Neotropics. *Ornithology Research*, 33(28), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s43388-025-00236-1>
- Blendinger, P. G., Loiselle, B. A., & Blake, J. G. (2008). Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon. *Oecologia*, 158(2), 273–283. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1146-3>
- Blendinger, P. G., Blake, J. G., & Loiselle, B. A. (2011). Composition and clumping of seeds deposited by frugivorous birds varies between forest microsites. *Oikos*, 120(3), 463–471. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18963.x>
- Blendinger, P. G., & Villegas, M. (2011). Crop size is more important than neighborhood fruit availability for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by bird seed dispersers. *Plant Ecology*, 212(5), 889–899. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9873-z>
- Blendinger, P. G., Ruggera, R. A., Núñez-Montellano, M. G., Macchi, L., Zelaya, P. V., Álvarez, M. E., Martín, E., Acosta, O. O., Sánchez, R., & Haedo, J. (2012). Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: Spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forests. *Journal of Animal Ecology*, 81(6), 1298–1310. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.02011.x>
- Blendinger, P. G., Martín, E., Osinaga Acosta, O., Ruggera, R. A., & Aráoz, E. (2016). Fruit selection by Andean forest birds: influence of fruit functional traits and their temporal variation. *Biotropica*, 48(5), 677–686. <https://doi.org/10.1111/btp.12329>
- Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, 11(3), 185–195. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.01.001>
- Blüthgen, N., & Staab, M. (2024). A critical evaluation of network approaches for studying species interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 55, 65–88. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102722-021904>

- Boletta, P. E., Ravelo, A. C., Planchuelo, A. M., & Grilli, M. (2006). Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 228(1–3), 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.045>
- Bravo, S. P., Cueto, V. R., & Amico, G. C. (2015). Do animal–plant interactions influence the spatial distribution of *Aristotelia chilensis* shrubs in temperate forests of southern South America? *Plant Ecology*, 216(3), 383–394. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0443-7>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal*, 9(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>
- Cabrera, A. L., & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina* (Monografía 13, Serie de Biología). Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
- Cabrera, A. L. (1976). *Regiones fitogeográficas argentinas* (2.<sup>a</sup> ed., Tomo II, Fascículo I). Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Acme S.A.C.I.
- Callaghan, C. T., Nakagawa, S., & Cornwell, W. K. (2021). Global abundance estimates for 9,700 bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(21), 1–10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023170118>
- Carlo, T. A., Camargo, P. H. S. A., & Pizo, M. A. (2022). Functional ecology of Neotropical frugivorous birds. *Ornithology Research*, 30(3), 139–154. <https://doi.org/10.1007/s43388-022-00093-2>
- Carlo, T. A., & Morales, J. M. (2016). Generalist birds promote tropical forest regeneration and increase plant diversity via rare-biased seed dispersal. *Ecology*, 97(7), 1819–1831. <https://doi.org/10.1515/aiht-2015-66-25>
- Carlo, T. A., Messeder, J. V. S., Espíndola, W. D., Benjamin, S., Boyer, B. W., Hernández-Mejía, J., Torres, E. A., Fontanella, A., Pizo, M. A., Amico, G., Salinas, L., Arana, C., Morán-López, T., & Morales, J. M. (2024). Negative density dependence characterizes mutualistic interactions between birds and fruiting plants across latitudes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 379, 20230128. <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0128>
- Carnicer, J., Jordano, P., & Melian, C. J. (2009). The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology*, 90(7), 1958–1970. <https://doi.org/10.1890/07-1939.1>
- Carvalho, C. S., Galetti, M., Colevatti, R. G., & Jordano, P. (2016). Defaunation leads to microevolutionary changes in a tropical palm. *Scientific Reports*, 6, 31957. <https://doi.org/10.1038/srep31957>
- Cataudela, J. F. (2020). *Remoción de frutos de plantas nativas y exóticas por aves frugívoras: implicancias para la dispersión de semillas en bosques del Espinal* (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional del Litoral. <https://bicyt.conicet.gov.ar/fichas/produccion/en/9687552>

- Cataudela, J. F., & Palacio, F. X. (2021). Habitat and phylogeny, but not morphology, are linked to fruit consumption in the most ecologically diverse bird family, the Furnariidae. *Emu - Austral Ornithology*, 0(0), 1–8. <https://doi.org/10.1080/01584197.2021.1979893>
- Cazetta, E., & Fahrig, L. (2022). The effects of human-altered habitat spatial pattern on frugivory and seed dispersal: a global meta-analysis. *Oikos*, 2022(2), 1–13. <https://doi.org/10.1111/oik.08288>
- Caziani, S. M., & Protomastro, J. J. (1994). Diet of the Chaco Chachalaca. *Biological Research*, 106(4), 640–648.
- Caziani, S. M. (1996). *Interacción plantas - aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiarido* (Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires). Repositorio Universidad de Buenos Aires. [http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2851\\_Caziani.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2851_Caziani.pdf)
- Chalukian, S. C., de Bustos, M. S., & Lizárraga, R. L. (2013). Diet of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in El Rey National Park, Salta, Argentina. *Integrative Zoology*, 8(1), 48–56. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2012.12009.x>
- Chapman, M., Lo, M. G., & Purvis, A. (2018). Revisiting phylogenetic diversity metrics and mapping them along global gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 27(6), 601–613. <https://doi.org/10.1111/geb.12728>
- Chesini-Rossi, L., Emer, C., Lees, A. C., Berenguer, E., Barlow, J., Ferreira, J., França, F. M., Ramos, Y. G., Tavares, P., & Pizo, M. A. (2019). Anthropogenic disturbances simplify frugivory interactions in Amazonia. *Oikos*, 128(5), 659–667. <https://doi.org/10.1002/oik.10831>
- Christianini, A. V., & Oliveira, P. S. (2009). The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. *Oecologia*, 160(4), 735–745. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1349-2>
- Conway, J., R., Lex, A., & Gehlenborg, N. (2017). UpSetR: An R package for the visualization of intersecting sets and their properties. *Bioinformatics*, 33(18), 2938–2940. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx364>
- Correa, S. B., Costa-Pereira, R., Fleming, T., Goulding, M., & Anderson, J. T. (2015). Neotropical fish-fruit interactions: Eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biological Reviews*, 90(4), 1263–1278. <https://doi.org/10.1111/brv.12153>
- Cosset, C. C. P., & Edwards, D. P. (2017). The effects of restoring tropical forests on aboveground carbon and biodiversity: A global meta-analysis. *Biological Conservation*, 211, 510–520. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.01.020>
- Dalsgaard, B., Schleuning, M., Maruyama, P. K., Dehling, D. M., Sonne, J., Vizentin-Bugoni, J., Zanata, T. B., Fjeldså, J., Böhning-Gaese, K., & Rahbek, C. (2017). Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant–frugivore interaction systems. *Ecography*, 40(12), 1395–1401. <https://doi.org/10.1111/ecog.02604>

- Da Silva, L. B. (2023). Can the ferruginous pygmy-owl (Aves, Strigidae) disperse seeds? *Ornithology Research*, 31, 307–310. <https://doi.org/10.1007/s43388-023-00149-x>
- Da Silva, H. R., De Britto-Pereira, M. C., & Caramaschi, U. (1989). Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata*, a Neotropical treefrog. *Copeia*, 1989(3), 781–783. <https://doi.org/10.2307/1445517>
- D'Angelo, C., Prado, D. E., Stofella, S. L., & Lewis, J. P. (1987). The subchaquenian vegetation of the province of Santa Fe (Argentina). *Phytocoenologia*, 15(3), 329–352. <https://doi.org/10.1127/phyto/15/1987/329>
- De Castro, E. R., & Galetti, M. (2004). Frugivory and seed dispersal by the tegu lizard *Tupinambis merianae* reptilia: Teiidae. *Papeis Avulsos de Zoologia*, 44(6), 91–97. <https://doi.org/10.1590/S0031-10492004000600001>
- Dellafiore, C. M. (2016). Dispersión legítima de semillas por aves en el bosque y matorral serrano de la provincia de Córdoba. *European Scientific Journal*, 12(18), 56–62. <https://doi.org/10.19044/esj.2016.v12n18p56>
- De la Peña, M. R., & Pensiero, J. F. (2003). Contribución de la flora en los hábitos alimentarios de las aves en un bosque del centro de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 14(4), 499–513. [https://digitalcommons.usf.edu/ornitologia\\_neotropical/vol14/iss4/6](https://digitalcommons.usf.edu/ornitologia_neotropical/vol14/iss4/6)
- De la Peña, M. R. (2011a). *Atlas ornitogeográfico de la Provincia de Santa Fe* (1ª ed.). Ediciones Biológica.
- De la Peña, M. R. (2011b). Observaciones de campo en la alimentación de las aves. *Revista de Conservación Biológica*, 13, 1–88. <https://doi.org/10.14409/fave.v15i1.3108>
- De la Peña, M. R., & Pensiero, J. F. (2017). *Las plantas como recurso alimenticio de las aves* (1ª ed.). Ediciones UNL. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/110320>
- Dehling, D. M., Fritz, S. A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography*, 37(11), 1047–1055. <https://doi.org/10.1111/ecog.00623>
- Díaz-Vélez, M. C., Silva, W. R., Pizo, M. A., & Galetto, L. (2015). Movement patterns of frugivorous birds promote functional connectivity among Chaco Serrano woodland fragments in Argentina. *Biotropica*, 47(4), 475–483. <https://doi.org/10.1111/btp.12233>
- Díaz-Vélez, M. C., Ferreras, A. E., Silva, W. R., & Galetto, L. (2016). Does avian gut passage favour seed germination of woody species of the Chaco Serrano woodland in Argentina? *Botany*, 95(5), 493–501. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0243>
- Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite Package: analysing ecological networks. *R News*, 8(2), 8–11.

- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Dugger, P. J., Blendinger, P. G., Böhning-Gaese, K., Chama, L., Correia, M., Dehling, D. M., Emer, C., Farwig, N., Fricke, E. C., Galetti, M., García, D., Grass, I., Heleno, R., Jacomassa, F. A. F., Moraes, S., Moran, C., Muñoz, M. C., Neuschulz, E. L., Nowak, L., ... & Schleuning, M. (2018). Seed-dispersal networks are more specialized in the Neotropics than in the Afrotropics. *Global Ecology and Biogeography*, 28(2), 248–261. <https://doi.org/10.1111/geb.12833>
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(20), 12917–12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Elliott, H., Smith, C., & Clotfelter, E. (2020). Hummingbird frugivory in a Costa Rican cloud forest. *Ornitologia Neotropical*, 31, 71–75.
- Emer, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Guimarães, P. R., Moraes, S., Piratelli, A., & Jordano, P. (2018). Seed-dispersal interactions in fragmented landscapes – a metanetwork approach. *Ecology Letters*, 21(4), 484–493. <https://doi.org/10.1111/ele.12909>
- Emer, C., Galetti, M., Pizo, M. A., Jordano, P. M., & Verdú, M. (2019). Defaunation precipitates the extinction of evolutionarily distinct interactions in the Anthropocene. *Science Advances*, 5(6), 1–9. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav6699>
- 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>
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- Fandiño, B., & Giraudo, A. R. (2010). Revisión del inventario de aves de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Fabibic*, 14, 116–137. <https://doi.org/10.14409/fabibic.v14i1.857>
- Fandiño, B., & Giraudo, A. R. (2012). Un análisis biogeográfico de la composición y distribución de la avifauna de Santa Fe, Argentina. *Ornitologia Neotropical*, 23, 467–488. <http://hdl.handle.net/11336/100781>
- Fleming, T. H., Breitwisch, R., & Whitesides, G. H. (1987). Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 18, 91–109. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.000515>
- Fleming, T. H., & John Kress, W. (2011). A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica*, 37(6), 521–530. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.01.016>
- Flora Argentina. (2025). *Flora Argentina y del Cono Sur*. <http://www.floraargentina.edu.ar>

Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Muilliot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R., & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 811–817. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x>

Fricke, E. C., Ordonez, A., Rogers, H. S., & Svenning, J. C. (2022). The effects of defaunation on plants' capacity to track climate change. *Science*, 375, 210–214. <https://doi.org/10.1126/science.abk3510>

Fricke, E. C., Bello, C., Chaplin Kramer, R., Dent, D. H., Feeley, K. J., Galetti, M., González-Varo, J. P., Heleno, R., & Leighton Reid, J. (2025). Drivers and impacts of global seed disperser decline. *Nature Reviews Biodiversity*, 1, 386–400. <https://doi.org/10.1038/s44358-025-00053-w>

Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M. C., Fadini, R., von Matter, S., Leite, A. B., Labecca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C. S., Collevatti, R. G., Pires, M. M., Guimarães, P. R., Brancalion, P. H., Ribeiro, M. C., & Jordano, P. (2013). Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, 340(6136), 1086–1090. <https://doi.org/10.1126/science.1233774>

Gandrud, C. (2015). *d3Network: Tools for creating D3 JavaScript network, tree, dendrogram, and Sankey graphs from R* (R package, version 0.5.2.1). <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.d3Network>

Gavier-Pizarro, G. I., Calamari, N. C., Thompson, J. J., Canavelli, S. B., Solari, L. M., Decarre, J., Gojman, A. P., Suarez, R. P., Bernardos, J. N., & Zaccagnini, M. E. (2012). Expansion and intensification of row crop agriculture in the Pampas and Espinal of Argentina can reduce ecosystem service provision by changing avian density. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 154, 44–55. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.08.013>

García, D. (2016). Birds in ecological networks: Insights from bird-plant mutualistic interactions. *Ardeola*, 63(1), 5–34. <https://doi.org/10.13157/arla.63.1.2016.rp7>

Gawecka, K. A., Pedraza, F., & Bascompte, J. (2022). Effects of habitat destruction on coevolving metacommunities. *Ecology Letters*, 25(12), 2597–2610. <https://doi.org/10.1111/ele.14118>

Girauo, A. R., & Arzamendia, V. (2004). ¿Son los humedales fluviales de la Cuenca del Plata, corredores de biodiversidad? Los amniotas como ejemplo. En J. J. Neiff (Ed.), *Humedales de Iberoamérica* (pp. 157–170). CYTED.

Girauo, A. R., Pensiero, J., & Arzamendia, V. (2006). Jaaukanigás: Una visión biogeográfica de la región. En A. R. Girauo (Ed.), *Sitio Ramsar Jaaukanigás: Biodiversidad, aspectos socioculturales y conservación (Río Paraná, Santa Fe, Argentina)* (pp. 30–33). Asociación de Ciencias Naturales del Litoral.

Girauo, A. R. 2009. Defaunación como consecuencia de las actividades humanas en la llanura del Chaco argentino. Pp. 314–345 en Morello, J. H., & A. F. Rodríguez (eds). *El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro*. UNESCO, MAB, GEPAMA, & FADU. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina.

- Gleditsch, J. M., Hruska, A. M., & Foster, J. T. (2017). Connecting resource tracking by frugivores to temporal Variation in seed dispersal networks. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00098>
- Gomes, A., Anciães, M., Cestari, C., Hashimoto, S., & Pizo, M. A. (2022). The degree of frugivory of birds as estimated from gastric and fecal samples. *Ornitología Neotropical*, 33(1), 66–73. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v33i1.963>
- Graça, M. A. S., Callisto, M., Teixeira de Mello, F., & Rodríguez-Olarte, D. (2024). *Rivers of South America* (1<sup>a</sup> ed.). Elsevier.
- Guidetti, B. Y. (2020). *Servicios ecosistémicos brindados por aves frugívoras dispersoras de semillas en bosques con ganadería extensiva del Espinal de la provincia de Entre Ríos* (Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Nordeste). Repositorio Universidad Nacional del Nordeste. <https://repositorio.unne.edu.ar/handle/123456789/27734>
- Guilherme, E. (2019). Bactris gasipaes fruits consumption by *Caracara plancus* in the Municipality of Brasília, southwestern Amazon, Brazil. *Revista Peruana de Biología*, 26(2), 251–254. <https://doi.org/10.15381/rpb.v26i2.15372>
- Guimarães, P. R. (2020). The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 433–460. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012220-120819>
- Hartig, F. (2022). *DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models* (R package version 0.4.6). <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Herrera, C. M. (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54(1), 2–23.
- Herrera, C. M. (1985). Habitat–consumer interactions in frugivorous birds. En M. L. Cody & J. A. Smallwood (Eds.), *Habitat selection in birds* (pp. 341–365). Academic Press.
- Herrera, C. M., Jordano, P., López-Soria, L., & Amat, J. A. (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: Bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64(3), 315–344. <https://doi.org/10.2307/2937165>
- Herrera, C. M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. En C. M. Herrera & O. Pellmyr (Eds.), *Plant–animal interactions: An evolutionary approach* (pp. 185–208). Blackwell Science.
- Holt, B. G., Lessard, J. P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Araújo, M. B., Dimitrov, D., Fabre, P. H., Graham, C. H., Graves, G. R., Jønsson, K. A., Nogués-Bravo, D., Wang, Z., Whittaker, R. J., Fjeldså, J., & Rahbek, C. (2013). An update of Wallace’s zoogeographic regions of the world. *Science*, 339(6115), 74–78. <https://doi.org/10.1126/science.1228282>
- Howe, F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201–228. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.001221>

- Hu, H., Wang, Y., McDonald, P. G., Wroe, S., O'connor, J. K., Bjarnason, A., Bevitt, J. J., Yin, X., Zheng, X., Zhou, Z., & Benson, R. B. J. (2022). Earliest evidence for fruit consumption and potential seed dispersal by birds. *ELife*, *11*, 1–19. <https://doi.org/10.7554/eLife.74751>
- Izhaki, I. & Safriel, U. N. (1989). Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit gigestibility. *Oikos*, *54*(1), 23. <https://doi.org/10.2307/3565893>
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, *491*(7424), 444–448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Redding, D. W., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2014). Global distribution and conservation of evolutionary distinctness in birds. *Current Biology*, *24*(9), 919–930. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.011>
- Jin, Y., & Qian, H. (2022). V.PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Plant Diversity*, *44*(4), 335–339. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2022.05.005>
- Jordán, F. (2009). Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1524), 1733–1741. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0335>
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, *129*(5), 657–677. <https://doi.org/10.1086/284665>
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (pp. 105–156). CABI Publishing.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, *6*(1), 69–81. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x>
- Jordano, P. (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, *30*(12), 1883–1893. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12763>
- Karubian, J., Browne, L., Bosque, C., Carlo, T. A., Galetti, M., Loiselle, B., Blake, J., Cabrera, D., Duraes, R., Labecca, F. M., Holbrook, K. M., Holland, R., Jetz, W., Kümmerle, F., Olivo, J., Ottewill, K., Papadakis, G., Rivas, G., Steiger, S., ... Wikelski, M. (2012). Seed dispersal by neotropical birds: Emerging patterns and underlying processes. *Ornitologia Neotropical*, *23*, 9–14.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P., & Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, *26*(11), 1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kissling, W. D., Rahbek, C., & Böhning-Gaese, K. (2007). Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*, 799–808. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0311>

- Kissling, W. D., Field, R., & Böhning-Gaese, K. (2008). Spatial patterns of woody plant and bird diversity: Functional relationships or environmental effects? *Global Ecology and Biogeography*, *17*, 327–339. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00379.x>
- Kissling, W. D., Böhning-Gaese, K., & Jetz, W. (2009). The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography*, *18*(2), 150–162. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00431.x>
- Kissling, W. D., Şekercioğlu, C. H., & Jetz, W. (2012). Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biogeographic regions. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(3), 328–340. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00679.x>
- Kraft, N. J. B., Cornwell, W. K., Webb, C. O., & Ackerly, D. D. (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, *170*(2), 271–283. <https://doi.org/10.1086/519400>
- Kruger, A. M., & Davies, T. J. (2025). Evolutionarily distinct species and their partners have fewer links in ecological networks. *Global Ecology and Biogeography*, *34*(6), 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.70066>
- Kuhlmann, M., & Ribeiro, J. F. (2016). Fruits and frugivores of the Brazilian cerrado: Ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica*, *30*(3), 495–507. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0192>
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, *7*(7), 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Leibold, M. A., Govaert, L., Loeuille, N., De Meester, L., & Urban, M. C. (2022). Evolution and community assembly across spatial scales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *53*, 299–326. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102220-024934>
- Leprieur, F., Albouy, C., de Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R., & Mouillot, D. (2012). Quantifying phylogenetic beta diversity: Distinguishing between “true” turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS ONE*, *7*(8), e42760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042760>
- Levey, J. D. (1988). Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs*, *58*(4), 251–269. <https://doi.org/10.2307/1942539>
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, *73*(6), 1943–1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>
- Li, H. D., Tang, L., Jia, C., Holyoak, M., Fründ, J., Huang, X., & Xiao, Z. (2020). The functional roles of species in metacommunities, as revealed by metanetwork analyses of bird–plant frugivory networks. *Ecology Letters*, *23*(8), 1252–1262. <https://doi.org/10.1111/ele.13529>

Librán-Embid, F., Grass, I., Emer, C., Ganuza, C., & Tschardtke, T. (2021). A plant–pollinator metanetwork along a habitat fragmentation gradient. *Ecology Letters*, 24(12), 2700–2712. <https://doi.org/10.1111/ele.13892>

Lopes, R. F. (2000). *Frugivoria e dispersão de sementes através da avifauna, em quatro espécies vegetais na região de Botucatu* (Tesis de Maestría, Universidad de San Pablo). Repositorio Universidad de San Pablo. <https://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/11/11142/tde-20181127-161619/publico/LopesRobsonFabio.pdf>

Lopes, L. E., Fernandes, A. M., Medeiros, M. C. I., & Marini, M. Â. (2016). A classification scheme for avian diet types. *Journal of Field Ornithology*, 87(3), 309–322. <https://doi.org/10.1111/jof.12158>

López-Lanús, B. (2020). *Guía Audiornis de las aves de Argentina: Fotos y sonidos; identificación por características contrapuestas y marcas sobre imágenes* (1ª ed.). Audiornis Ediciones.

Lorenzón, R. E., Beltzer, A. H., Olguin, P. F., & Ronchi-Virgolini, A. L. (2016). Habitat heterogeneity drives bird species richness, nestedness and habitat selection by individual species in fluvial wetlands of the Paraná River, Argentina. *Austral Ecology*, 41(7), 829–841. <https://doi.org/10.1111/aec.12375>

Lorenzón, R. E., Beltzer, A. H., Olguin, P. F., León, E. J., Sovrano, L. V., Antoniazzi, C. E., & Ronchi-Virgolini, A. L. (2019). Temporal variation of bird assemblages in dynamic fluvial wetlands: Seasonality and influence of water level and habitat. *Revista de Biología Tropical*, 67(6), 1131–1145. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i6.36734>

Luebert, F. (2021). The two South American dry diagonals. *Frontiers of Biogeography*, 13(4), 0–14. <https://doi.org/10.21425/F5FBG51267>

Márquez, A. L., Real, R., & Vargas, J. M. (2004). Dependence of broad-scale geographical variation in fleshy-fruited plant species richness on disperser bird species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2004.00100.x>

Martins, L. P., Stouffer, D. B., Blendinger, P. G., Böhning-Gaese, K., Buitrón-Jurado, G., Correia, M., Costa, J. M., Dehling, D. M., Donatti, C. I., Emer, C., Galetti, M., Heleno, R., Jordano, P., Menezes, Í., Morante-Filho, J. C., Muñoz, M. C., Neuschulz, E. L., Pizo, M. A., Quitián, M., ... Tylianakis, J. M. (2022). Global and regional ecological boundaries explain abrupt spatial discontinuities in avian frugivory interactions. *Nature Communications*, 13(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-34355-w>

Martins, L. P., Stouffer, D. B., Emer, C., Ribeiro, F., Tylianakis, J. M., & Pizo, M. A. (2025). Determinants of species' centrality in spatially-connected plant-frugivore networks. *Ecography*, e07725, 1–13. <https://doi.org/10.1111/ecog.07725>

Maruyama, P. K., Melo, C., Pascoal, C., Vicente, E., Cardoso, J. C. F., Brito, V. L. G., & Oliveira, P. E. (2019). What is on the menu for frugivorous birds in the Cerrado? Fruiting phenology and nutritional traits highlight the importance of habitat complementarity. *Acta Botanica Brasílica*, 33(3), 572–583. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0221>

- Mazzón, R., & Rafaelli, S. (2023). Impactos generados por la sequía 2019-2023 en la Región del Litoral argentino. *Cuadernos Del CURIHAM*, 8168(1), 1–20. <https://doi.org/10.35305/curiham.vi.219>
- McConkey, K. R., & O’Farrill, G. (2016). Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers. *Biological Conservation*, 201, 38–49. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.024>
- McFadden, I. R., Fritz, S. A., Zimmermann, N. E., Pellissier, L., Kissling, W. D., Tobias, J. A. et al. (2022). Global plant-frugivore trait matching is shaped by climate and biogeographic history. *Ecology Letters*, 25(3), 686–696. <https://doi.org/10.1111/ele.13890>
- Menalled, F. D., & Adámoli, J. M. (1995). A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of the Paraná River Delta, Argentina. *Vegetation*, 120, 81–90.
- Mendoza, I., Peres, C. A., & Morellato, L. P. C. (2017). Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: A quantitative Neotropical review. *Global and Planetary Change*, 148, 227–241. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.12.001>
- Merlo, F., Aguilar, R., Calviño, A. A., & Torres, R. (2024). Black-legged seriema (*Chunga burmeisteri*): A new unsuspected tree disperser in the Dry Chaco. *Journal of Arid Environments*, 221, 105134. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2024.105134>
- Merlo, F., Rojas, T. N., Juncosa-Polzella, A. S., Fernández, L., & Vergara-Tabares, D. L. (2019). Consumo de frutos por el Carpintero Negro (*Dryocopus schulzi*) en el Bosque Serrano de Córdoba. *Nuestras Aves*, 64, 6–8. <https://doi.org/10.56178/na.vi64.174>
- Moermond, T. C., & Denslow, J. S. (1983). Fruit choice in Neotropical birds: Effects of fruit type and accessibility on selectivity. *The Journal of Animal Ecology*, 52(2), 407–420. <https://doi.org/10.2307/4562>
- Moermond, T. C., & Denslow, J. S. (1985). Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Neotropical Ornithology*, 36, 865–897. <https://doi.org/10.2307/40168322>
- Montaldo, N. H. (2005). Aves frugívoras de un relicto de selva subtropical ribereña en Argentina: manipulación de frutos y destino de las semillas. *Hornero*, 20(2), 163–172.
- Morales, M., Sartori, A. L. B., Prado, D. E., & Fortunato, R. H. (2025). Identifying areas and centers of endemism in the Gran Chaco with Fabaceae as a diversity indicator. *Scientific Reports*, 15(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-025-90091-3>
- Morello, J. H., & Rodríguez, A. F. (2009). *El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro* (1ª ed.). Orientación Grafica Editora.
- Morello, J. H., Matteucci, S. D., Rodríguez, A. F., & Silva, M. (2012). *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos* (1ª ed.). Orientación Grafica Editora.

- Moresco, D. G. (2020). Aportes a la dieta y forrajeo de Tucán Grande (*Ramphastos toco*) en el Parque Nacional Iguazú, Misiones, Argentina. *Nuestras Aves*, 65, 7–12. <https://doi.org/10.56178/na.vi65.131>
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>
- Morrone, J. J., Escalante, T., Rodriguez-Tapia, G., Carmona, A., Arana, M., & Mercado-Gomez, J. D. (2022). Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 94(1), 1–5. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220211167>
- Naiman, R. J., & Décamps, H. (1997). The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 621–658. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.621>
- Nekola, J. C., & White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26(4), 867–878. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x>
- Nogales, M., Padilla, D. P., Nieves, C., Illera, J. C., & Traveset, A. (2007). Secondary seed dispersal systems, frugivorous lizards and predatory birds in insular volcanic badlands. *Journal of Ecology*, 95(6), 1394–1403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01305.x>
- Nores, M., Cerana, M. M., & Serra, D. A. (2005). Dispersal of forest birds and trees along the Uruguay River in southern South America. *Diversity and Distributions*, 11(3), 205–217. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00141.x>
- Nowak, L., Kissling, W. D., Bender, I. M. A., Dehling, D. M., Töpfer, T., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2019). Projecting consequences of global warming for the functional diversity of fleshy-fruited plants and frugivorous birds along a tropical elevational gradient. *Diversity and Distributions*, 25(9), 1362–1374. <https://doi.org/10.1111/ddi.12946>
- Nychka, D., Furrer, R., Paige, J., & Sain, S. (2024). *fields: Tools for spatial data*. (R package, version 16.2). <https://doi.org/10.5065%2FD6W957CT>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., ... Ter Braak, C. J. F. (2022). *vegan: Community ecology package* (R package version 2.6-4). <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C., & Jordano, P. (2011). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1706), 725–732. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1371>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 104(50), 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>

- Ordano, M., Blendinger, P. G., Lomáscolo, S. B., Chacoff, N. P., Sánchez, M. S., Núñez Montellano, M. G., Jiménez, J., Ruggera, R. A., & Valoy, M. (2017). The role of trait combination in the conspicuousness of fruit display among bird-dispersed plants. *Functional Ecology*, 31(9), 1718–1727. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12899>
- Padilla, D. P., González-Castro, A., & Nogales, M. (2012). Significance and extent of secondary seed dispersal by predatory birds on oceanic islands: The case of the Canary archipelago. *Journal of Ecology*, 100(2), 416–427. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01924.x>
- Palacio, F. X., Valoy, M., Bernacki, F., Sánchez, M. S., Núñez-Montellano, M. G., Varela, O., & Ordano, M. (2015). Bird fruit consumption results from the interaction between fruit-handling behaviour and fruit crop size. *Ethology Ecology and Evolution*, 29(1), 24–37. <https://doi.org/10.1080/03949370.2015.1080195>
- Palacio, F. X. (2019). Hummingbirds (Trochilidae) as frugivores: A review and the first records from Argentina. *Ornitología Neotropical*, 30, 99–102.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20, 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Patefield, W. M. (1981). Algorithm AS 159: An efficient method of generating r x c tables with given row and column totals. *Applied Statistics*, 30, 91–97. <https://doi.org/10.2307/2346669>
- Pensiero, J. F. (2023). *Plantas leñosas de la provincia de Santa Fe* (1ª ed.). Ediciones UNL.
- Pensiero, J. F., & Bortoluzzi, A. L. (2021). Distribución y límites de las ecorregiones del centro norte de la Provincia de Santa Fe sobre la base de la presencia de tipos de bosques. *FAVE - Ciencias Agrarias*, 20, 83–98.
- Pensiero, J. F., Gutiérrez, H. F., Luchetti, A. M., Exner, E., Kern, V., Brnich, E., Oakley, L., Prado, D. & Lewis, J. P. (2005). *Flora vascular de la Provincia de Santa Fe* (1ª ed.). Ediciones UNL.
- Peralta, G. (2016). Merging evolutionary history into species interaction networks. *Functional Ecology*, 30(12), 1917–1925. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12669>
- Pigot, A. L., Sheard, C., Miller, E. T., Bregman, T. P., Freeman, B. G., Roll, U., Seddon, N., Trisos, C. H., Weeks, B. C., & Tobias, J. A. (2020). Macroevolutionary convergence connects morphological form to ecological function in birds. *Nature Ecology and Evolution*, 4(2), 230–239. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1070-4>
- Pizo, M. A., & Galetti, M. (2010). Métodos e perspectivas do estudo da frugivoria e dispersão de sementes por aves. En I. Accordi, F. C. Straube, & S. Von Matter (Eds.), *Ornitología e conservação: Ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento* (pp. 492–504). Technical Books Editora.
- Pizo, M. A., Morales, J. M., Ovaskainen, O., & Carlo, T. A. (2021). Frugivory specialization in birds and fruit chemistry structure mutualistic networks across the neotropics. *American Naturalist*, 197(2), 236–249. <https://doi.org/10.1086/712381>

- Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N., & Gravel, D. (2012). The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters*, *15*(12), 1353–1361. <https://doi.org/10.1111/ele.12002>
- Prieto-Torres, D. A., Rojas Soto, O., Santiago Alarcón, D., Bonaccorso, E., Nori, J., & Navarro-Sigüenza, A. D. (2018). Las aves de los bosques secos neotropicales y su conservación. *Oikos*, *1*(21), 20–23. <https://publicaciones.ecologia.unam.mx/oikos4/images/portadas-pdfs/N21.pdf>
- Purificação, K. N., Pascotto, M. C., Pedroni, F., Mews, H. A., & Lima-Junior, D. P. (2020). Disentangling the architecture of the frugivorous bird-plant interaction networks in a savanna-forest mosaic in the Neotropical savanna. *Acta Oecologica*, *107*, 103601. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103601>
- Purificação, K. N., Pascotto, M. C., Pedroni, F., Pereira, J. M. N., & Lima, N. A. (2014). Interactions between frugivorous birds and plants in savanna and forest formations of the Cerrado. *Biota Neotropica*, *14*(4), e20140068. <https://doi.org/10.1590/1676-06032014006814>
- QGIS Development Team. (2025). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. <https://qgis.osgeo.org>
- Queiroz, J. A., Diniz, U. M., Vázquez, D., Quirino, Z. M., Santos, F. A. R., Mello, M. A. R. & Machado, I. C. (2021). Bats and hawkmoths form mixed modules with flowering plants in a nocturnal interaction network. *Biotropica*, *53*(2), 596–607. <https://doi.org/10.1111/btp.12902>
- Quesada-Acuña, S. G., Porras-Martínez, C., Ramírez-Alán, O., & Gastezzi-Arias, P. (2017). Dispersión de semillas por aves residentes en bosque ribereño urbano del río Torres, San José, Costa Rica. *UNED Research Journal*, *10*, 48–56. <https://doi.org/10.22458/urj.v10i1.2040>
- Quintero, E., Isla, J., & Jordano, P. (2021). Methodological overview and data-merging approaches in the study of plant–frugivore interactions. *Oikos*, *128*(5), 659–667. <https://doi.org/10.1111/oik.05876>
- Quitián, M., Santillán, V., Espinosa, C. I., Homeier, J., Böhning-Gaese, K., Schleuning, M., & Neuschulz, E. L. (2019). Direct and indirect effects of plant and frugivore diversity on structural and functional components of fruit removal by birds. *Oecologia*, *189*(2), 435–445. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4324-y>
- R Core Team. (2024). *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., De Sante, D. F., & Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- Ramírez-Barahona, S., Sauquet, H., & Magallón, S. (2020). The delayed and geographically heterogeneous diversification of flowering plant families. *Nature Ecology and Evolution*, *4*(9), 1232–1238. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1241-3>

Ramos-Robles, M., Andresen, E., & Díaz-Castelazo, C. (2016). Temporal changes in the structure of a plant-frugivore network are influenced by bird migration and fruit availability. *PeerJ*, 4, e2048. <https://doi.org/10.7717/peerj.2048>

Ramos-Robles, M., Andresen, E., & Díaz-Castelazo, C. (2018). Modularity and robustness of a plant-frugivore interaction network in a disturbed tropical forest. *Ecoscience*, 25(3), 209–222. <https://doi.org/10.1080/11956860.2018.1446284>

Reati, C. A., Toledo, J. M., & Peluc, S. I. (2022). Bird species that disperse native seeds of the Chaco Serrano forest in a nature reserve of central Argentina. *Ornitologia Neotropical*, 33(2), 182–191.

Remsen, J. V., Jr., Areta, J. I., Bonaccorso, E., Claramunt, S., Lane, D. F., Naka, L. N., Robbins, M. B., Stiles, F. G., & Zimmer, K. J. (2025). *A classification of the bird species of South America*. American Ornithological Society. <https://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCCountryLists.htm>

Rengifo, C. G., Naranjo, M. E., & Soriano, P. J. (2007). Fruit consumption by birds and bats on two species of columnar cacti in a semi-arid andean enclave of Venezuela. *Caribbean Journal of Science*, 43(2), 254–259. <https://doi.org/10.18475/cjos.v43i2.a10>

Revell, L. J. (2012). phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things): phytools: R package. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>

Rezende, E. L., Lavabre, J. E., Guimarães, P. R., Jordano, P., & Bascompte, J. (2007). Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, 448(7156), 925–928. <https://doi.org/10.1038/nature05956>

Ribeiro, E. S., Souza, R. S., Moreira, E. L., Pasa, M. C., & Souza, R. A. T. M. (2013). Contribuição das plantas frutíferas do cerrado na dieta das aves e a importância das aves no processo de dispersão de sementes. *Biodiversidade*, 12(1), 74–89.

Rindel, D. D., Moscardi, B. F., Cobos, V. A., & Gordón, F. (2024). Central Argentina vegetation characteristics linked to extinct megafauna and some implications on human populations. *Holocene*, 34(6), 744–758. <https://doi.org/10.1177/09596836241231437>

Rojas, T. N., Gallo, M. C. F., Vergara-Tabares, D. L., Nazaro, M. G., Zampini, I. C., Isla, M. I., & Blendinger, P. G. (2019). Being popular or freak: how alien plants integrate into native plant-frugivore networks. *Biological Invasions*, 21(8), 2589–2598. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-01997-9>

Rojas, T. N., Bruzzone, O. A., Zampini, I. C., Isla, M. I., & Blendinger, P. G. (2021). A combination of rules governs fruit trait preference by frugivorous bat and bird species: nutrients, defence and size. *Animal Behaviour*, 176, 111–123. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.04.001>

Rojas, T. N., Bender, I. M. A., Blendinger, P. G., Ruggera, R. A., Morán-, T., Onstein, R. E., & Rojas, T. N. (2025). Fruits important for network cohesiveness may not be the same as those

key for bird diets. *Journal of Animal Ecology*, 0, 1–11. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.70092>

Rurangwa, E., Beaudrot, L., & Dainese, M. (2021). Tropical forest fragmentation and the phylogenetic diversity of birds: A global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 58(5), 925–936. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13836>

Sánchez, M. S., Carrizo, L. V., Giannini, N. P., & Barquez, R. M. (2012). Seasonal patterns in the diet of frugivorous bats in the subtropical rainforests of Argentina. *Mammalia*, 76(3), 269–275. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0059>

Sánchez, M. S., Giannini, N. P., & Barquez, R. M. (2012). Bat frugivory in two subtropical rain forests of Northern Argentina: Testing hypotheses of fruit selection in the Neotropics. *Mammalian Biology*, 77(1), 22–31. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.002>

Santos, T. D., & Ribeiro, A. S. (2023). Mutualistic interaction network structure between bird and plant species in a semi-arid Neotropical environment. *Acta Oecologica*, 118, 103897. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2023.103897>

Saracco, J. F., Collazo, J. A., & Groom, M. J. (2004). How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest. *Oecologia*, 139(2), 235–245. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1493-7>

Scarabotti, P. A., Lelib, I. T., Lucifora, L. O., Latrubesse, E. M., Bonecker, C. C., & Marchese, M. R. (2024). Paraná. En M. A. S. Graça, M. Callisto, F. Teixeira de Mello, & D. Rodríguez-Olarte (Eds.), *Rivers of South America* (pp. 581–657). Elsevier.

Schiesari, L., Matias, M. G., Prado, P. I., Leibold, M. A., Albert, C. H., Howeth, J. G., Leroux, S. J., Pardini, R., Siqueira, T., Brancalion, P. H. S., Cabeza, M., Coutinho, R. M., Diniz-Filho, J. A. F., Fournier, B., Lahr, D. J. G., Lewinsohn, T. M., Martins, A., Morsello, C., Peres-Neto, P. R., ... Vázquez, D. P. (2019). Towards an applied metaecology. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(4), 172–181. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.11.001>

Schleuning, M., Fründ, J., Klein, A. M., Abrahamczyk, S., Alarcón, R., Albrecht, M., Andersson, G. K. S., Bazarian, S., Böhning-Gaese, K., Bommarco, R., Dalsgaard, B., Dehling, D. M., Gotlieb, A., Hagen, M., Hickler, T., Holzschuh, A., Kaiser-Bunbury, C. N., Kreft, H., Morris, R. J., ... Blüthgen, N. (2012). Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. *Current Biology*, 22(20), 1925–1931. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.08.015>

Sclater, P. L. (1858). On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Proceedings of the Linnean Society of London, Zoology*, 2, 130–145.

Sebastián-González, E., Dalsgaard, B., Sandel, B., & Guimarães, P. R. (2015). Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: Human impact matters. *Global Ecology and Biogeography*, 24(3), 293–303. <https://doi.org/10.1111/geb.12270>

- Şekercioğlu, Ç. H., Daily, G. C., & Ehrlich, P. R. (2004). Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, *101*(52), 18042–18047. <https://doi.org/10.1073/pnas.0408049101>
- Şekercioğlu, Ç. H. (2006). Ecological significance of bird populations. En J. Del Hoyo, A. Elliott, & D. A. Christie (Eds.), *Handbook of the birds of the world* (Vol. 11, *Old World flycatchers to Old World warblers*, pp. 15–34). Lynx Edicions.
- Şekercioğlu, Ç. H. (2009). Tropical ecology: Riparian corridors connect fragmented forest bird populations. *Current Biology*, *19*(5), 210–213. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.01.006>
- Selwood, K. E., Thomson, J. R., Clarke, R. H., Mcgeoch, M. A., & McNally, R. (2015). Resistance and resilience of terrestrial birds in drying climates: Do floodplains provide drought refugia? *Global Ecology and Biogeography*, *24*(7), 838–848. <https://doi.org/10.1111/geb.12305>
- Smith, A. D., & McWilliams, S. R. (2014). Fruit removal rate depends on neighborhood fruit density, frugivore abundance, and spatial context. *Oecologia*, *174*(3), 931–942. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2834-1>
- Snow, D. W. (1970). Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, *113*, 194–202.
- Snow, D. W. (1981). Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, *13*, 1–14. <https://doi.org/10.2307/2387865>
- Staggemeier, V. G., & Galetti, M. (2007). Impacto humano afeta negativamente a dispersão de sementes de frutos ornitócoricos: Uma perspectiva global. *Revista Brasileira de Ornitologia*, *15*(2), 281–287.
- Stevens, R. D. (2006). Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1599), 2283–2289. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3596>
- Swenson, N. G. (2011). Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE*, *6*(6), e21264. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021264>
- Thompson, P. L., & Gonzalez, A. (2017). Dispersal governs the reorganization of ecological networks under environmental change. *Nature Ecology and Evolution*, *1*(162), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0162>
- Trøjelsgaard, K., Jordano, P., Carstensen, D. W., & Olesen, J. M. (2015). Geographical variation in mutualistic networks: Similarity, turnover and partner fidelity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*, 20142925. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2925>
- Trøjelsgaard, K. & Olesen, J. M. (2016). Ecological networks in motion: micro- and macroscopic variability across scales. *Functional Ecology*, *30*(12), 1926–1935. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12710>

- Tuya, F., Martínez-Pérez, J., Fueyo, Á., & Bosch, N. E. (2024). Strong phylogenetic signal and models of trait evolution evidence phylogenetic niche conservatism for seagrasses. *Journal of Ecology*, *112*(3), 446–460. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14232>
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, *143*(10), 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- Tylianakis, J. M., & Morris, R. J. (2017). Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *48*, 25–48. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022821>
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J. R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdú, M., & Zamora, R. (2015). Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, *29*(3), 299–307. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356>
- Vázquez, D. P., Melián, C. J., Williams, N. M., Blüthgen, N., Krasnov, B. R., & Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, *116*, 1120–1127. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15828.x>
- Vázquez, D. P., Peralta, G., Cagnolo, L., & Santos, M. (2022). Ecological interaction networks. What we know, what we don't, and why it matters. *Ecologia Austral*, *32*(2), 670–697. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.2.1.1846>
- Vergara-Tabares, D. L., Blendinger, P. G., Tello, A., Peluc, S. I., & Tecco, P. A. (2021). Fleshy-fruited invasive shrubs indirectly increase native tree seed dispersal. *Oikos*, *2*, 1–9. <https://doi.org/10.1111/oik.08311>
- Villalba, O., & Fariña, N. (2023). El Carancho (*Caracara plancus*) alimentándose de frutos de palmera Mbocayá (*Acrocomia aculeata*) en Corrientes, Argentina. *Nuestras Aves*, *68*, 177–178. <https://doi.org/10.56178/na.vi68.626>
- Vitorino, B. D., Frota, A. V. B., Maruyama, P. K., Nunes, J. R. da S., & Vizentin-Bugoni, J. (2022). Influence of sampling methods on the description of a Neotropical seed dispersal network. *Acta Oecologica*, *114*, 103805. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103805>
- Vizentin-Bugoni, J., Rosani, A. F., Machado-Teixeira, F., Dias, J. P. S., Fick, A., & Dias, R. A. (2024). Frugivory by woodpeckers (Aves, Picidae): new records and insights into their roles as seed dispersers. *Ornithology Research*, *32*, 393–398. <https://doi.org/10.1007/s43388-024-00203-2>
- Wallace, A. R. (1876). *The geographical distribution of animals* (Vols. 1–2). Harper and Brothers.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *33*, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>

Winkler, D. W., Billerman, S. M., & Lovette, I. J. (2020). Ovenbirds and woodcreepers (Furnariidae) (Version 1.0). En S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, & T. S. Schulenberg (Eds.), *Birds of the world*. Cornell Lab of Ornithology.

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. v., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13(10), 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>

Zak, M. R., Cabido, M., & Hodgson, J. G. (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation*, 120(4), 589–598. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.034>

Zhu, C., Dalsgaard, B., Li, W., Kaiser-Bunbury, C. N., Simmons, B. I., Ren, P., Zhao, Y., Zeng, D., Gonçalves, F., Zhang, X., Chang, L., Ding, P., & Si, X. (2025). Interconnecting fragmented forests: Small and mobile birds are cornerstones in the plant–frugivore meta- network. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 122(7), 1–10. <https://doi.org/10.1073/pnas>

Zietsman, M. Y., Montaldo, N. H., & Devoto, M. (2019). Plant–frugivore interactions in an urban nature reserve and its nearby gardens. *Journal of Urban Ecology*, 5(1), 1–9. <https://doi.org/10.1093/jue/juz021>

## APÉNDICES

<b>Apéndice 1</b>	Detalle de las interacciones de frugivoría	120
<b>Apéndice 2</b>	Detalle de las especies de aves registradas	135
<b>Apéndice 3</b>	Detalle de las especies de plantas registradas	138
<b>Apéndice 4</b>	Fortaleza de las especies de aves en el Dominio Chaqueño	141
<b>Apéndice 5</b>	Fortaleza de las especies de plantas en el Dominio Chaqueño	142
<b>Apéndice 6</b>	Fortaleza de las especies de aves en el Dominio Amazónico	143
<b>Apéndice 7</b>	Fortaleza de las especies de plantas en Dominio Amazónico	144
<b>Apéndice 8</b>	Interacciones con un rol significativo la meta-red Agregada	145
<b>Apéndice 9</b>	Interacciones con un rol significativo la meta-red Chaqueña	148
<b>Apéndice 10</b>	Interacciones con un rol significativo la meta-red Amazónica	149
<b>Apéndice 11</b>	Distancias geográficas por pares entre los sitios de estudio	151
<b>Apéndice 12</b>	Pruebas de correlación de Pearson	152
<b>Apéndice 13</b>	Número y porcentaje de interacciones	153
<b>Apéndice 14</b>	Diagnóstico de residuos de modelos (DHARMA) para frugivoría	154
<b>Apéndice 15</b>	Diagnóstico de residuos de modelos (DHARMA) para riqueza	155
<b>Apéndice 16</b>	Capturas con redes de niebla	156
<b>Apéndice 17</b>	Totalidad de la flora con potencialidad ornitócora en el Dominio Chaqueño	157
<b>Apéndice 18</b>	Totalidad de la flora con potencialidad ornitócora en el Dominio Amazónico	159
<b>Apéndice 19</b>	Capturas totales con redes de niebla con $\geq 10$ capturas	161
<b>Apéndice 20</b>	Número de capturas totales con redes de niebla por familia y dominio	161
<b>Apéndice 21</b>	Valores de Distintividad Evolutiva en aves del Dominio Chaqueño	162
<b>Apéndice 22</b>	Valores de Distintividad Evolutiva en aves del Dominio Amazónico	163
<b>Apéndice 23</b>	Valores de Distintividad Evolutiva en plantas del Dominio Chaqueño	164
<b>Apéndice 24</b>	Valores de Distintividad Evolutiva en plantas del Dominio Amazónico	165
<b>Apéndice 25</b>	Semillas plantas ornitócoras colectadas	166

**Apéndice 1.** Se detallan las identidades de las interacciones de frugivoría, el Dominio y las coordenadas de los sitios de estudio donde fueron observadas, junto con la frecuencia de interacción. Los datos se obtuvieron mediante redes de niebla y transectas lineales adaptadas para estudios de frugivoría. Las coordenadas se presentan en formato geográfico (latitud/longitud, datum WGS84). Las especies identificadas con el prefijo "nn" pertenecen a muestras fecales que contenían semillas cuya identificación no fue posible.

<b>Interacción Especie de ave + Especie de planta</b>	<b>Abrebiación</b>	<b>Dominio</b>	<b>Sitio de estudio</b>	<b>Latitud</b>	<b>Longitud</b>	<b>Frecuencia de interacción (IF)</b>
<i>Myiopsitta monachus + Sideroxylon obtusifolium</i>	Myiomon_sidobt	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	16
<i>Tachyphonus rufus + Scutia buxifolia</i>	Tacruf_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	8
<i>Turdus amaurochalinus + Myrcianthes pungens</i>	Turama_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	7
<i>Saltator aurantiirostris + Myrcianthes pungens</i>	Salaur_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	7
<i>Turdus amaurochalinus + Scutia buxifolia</i>	Turama_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	6
<i>Thraupis sayaca + Eugenia uniflora</i>	Thrsay_euguni	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	6
<i>Elaenia parvirostris + Myrcianthes pungens</i>	Elapar_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	6
<i>Coryphospingus cucullatus + Myrcianthes pungens</i>	Corcuc_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	6
<i>Pitangus sulphuratus + Sideroxylon obtusifolium</i>	Pitsul_sidobt	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	5
<i>Elaenia albiceps + Myrcianthes pungens</i>	Elaalb_myrpu	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	5
<i>Mimus saturninus + Sideroxylon obtusifolium</i>	Mimsat_sidobt	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	4
<i>Paroaria coronata + Scutia buxifolia</i>	Parcor_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	4
<i>Tyrannus savana + Myrcianthes pungens</i>	Tyrsav_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	4
<i>Pitangus sulphuratus + Allophylus edulis</i>	Pitsul_alledu	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	4
<i>Turdus amaurochalinus + Eugenia uniflora</i>	Turama_euguni	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	3
<i>Turdus rufiventris + Scutia buxifolia</i>	Turruf_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	3

<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Eugenia uniflora</i>	Turruf_euguni	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	3
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Myrcianthes pungens</i>	Salcoe_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	3
<i>Saltator similis</i> + <i>Scutia buxifolia</i>	Salsim_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	3
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Myrcianthes cisplatensis</i>	Turama_myrcis	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	3
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Myrcianthes cisplatensis</i>	Turruf_myrcis	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	3
<i>Tyrannus melancholicus</i> + <i>Myrcianthes pungens</i>	Tyrmel_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	3
<i>Cyanocorax chrysops</i> + <i>Cereus forbesii</i>	Cyachr_cerfor	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Schinus jhonstonii</i>	Turama_schjho	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Scutia buxifolia</i>	Elapar_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Maytenus vitis-idaea</i>	Elapar_mayvit	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Maytenus vitis-idaea</i>	Elaspe_mayvit	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Turama_sidobt	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Scutia buxifolia</i>	Pitsul_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Schinus jhonstonii</i>	Thrsay_schjho	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Setophaga pitiayumi</i> + <i>Achatocarpus praecox</i>	Setpit_achpra	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Coryphospingus cucullatus</i> + <i>Scutia buxifolia</i>	Corcuc_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Coryphospingus cucullatus</i> + <i>Smilax campestris</i>	Corcuc_smicam	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Saltatricula multicolor</i> + <i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Salmul_sidobt	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Tachyphonus rufus</i> + <i>Eugenia uniflora</i>	Tacruf_euguni	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Achatocarpus praecox</i>	Turruf_achpra	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2

<i>Pitangus sulphuratus + Myrcianthes cisplatensis</i>	Pitsul_myrcis	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Tachyphonus rufus + Myrcianthes pungens</i>	Tacruf_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	2
<i>Lepidocolaptes angustirostris + Scutia buxifolia</i>	Lepang_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Paroaria coronata + Achatocarpus praecox</i>	Parcor_achpra	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Thraupis sayaca + Scutia buxifolia</i>	Thrsay_scubux	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Thraupis sayaca + Passiflora misera</i>	Thrsay_pasmis	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus + nng</i>	Turama_nng	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus + Coccoloba argentinensis</i>	Turama_cocarg	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus + Achatocarpus praecox</i>	Turama_achpra	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Turdus rufiventris + Schinus jhonstonii</i>	Turruf_schjho	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Elaenia parvirostris + Achatocarpus praecox</i>	Elapar_achpra	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Elaenia spectabilis + Schaefferia argentinensis</i>	Elaspe_scharg	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Elaenia spectabilis + Coccoloba argentinensis</i>	Elaspe_cocarg	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Elaenia spectabilis + Achatocarpus praecox</i>	Elaspe_achpra	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Pitangus sulphuratus + Eugenia uniflora</i>	Pitsul_euguni	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Pitangus sulphuratus + Erythroxylum cuneifolium</i>	Pitsul_erycun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus + Erythroxylum cuneifolium</i>	Turama_erycun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Elaenia parvirostris + Schinus jhonstonii</i>	Elapar_schjho	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Thraupis sayaca + Sideroxylon obtusifolium</i>	Thrsay_sidobt	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus + Smilax campestris</i>	Turama_smicam	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1

<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Myrcianthes cisplatensis</i>	Elapar_myrcis	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Myiodynastes maculatus</i> + <i>Myrcianthes pungens</i>	Myimac_myrpun	Chaqueño	Chaco 1	-28.57 (28°34'55.6"S)	-59.57 (59°34'46.8"W)	1
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Celtis pallida</i>	Salcoe_celpal	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	12
<i>Mimus saturninus</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Mimsat_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	11
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Phoradendron spp</i>	Thrsay_pho_sp	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	8
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Elapar_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	8
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Salcoe_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	5
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Thrsay_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	5
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Thrsay_pascae	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	4
<i>Phytotoma rutila</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Phyru_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	4
<i>Saltator aurantirostris</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Salaur_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	4
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Phoradendron spp</i>	Salcoe_pho_sp	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	4
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Turruf_pascae	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	3
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Achatocarpus praecox</i>	Thrsay_achpra	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	3
<i>Agelaioides badius</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Agebad_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	3
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Turama_pascae	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	3
<i>Paroaria coronata</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Parcor_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	3
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Achatocarpus praecox</i>	Turama_achpra	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Turruf_muesag	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Pitsul_saphae	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2

<i>Phytotoma rutila</i> + <i>Celtis pallida</i>	Phyrut_celpal	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Phoradendron spp</i>	Turruf_pho_sp	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Elaenia albiceps</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Elaalb_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Elaspe_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Celtis pallida</i>	Turama_celpal	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Turama_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Rauenia bonariensis</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Raubon_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	2
<i>Paroaria coronata</i> + <i>Achatocarpus praecox</i>	Parcor_achpra	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	1
<i>Melanerpes cactorum</i> + <i>nmb</i>	Melcac_nnb	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	1
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Passiflora misera</i>	Elapar_pasmis	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	1
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Schinus longifolia</i>	Elapar_schlon	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	1
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Solanum sysimbriifolium</i>	Pitsul_solsis	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	1
<i>Cyanoloxia brissonii</i> + <i>Lycium boerhaviaefolium</i>	Cyabri_lycboe	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Phoradendron spp</i>	Turama_pho_sp	Chaqueño	Chaco 2	-30.49 (30°29'30.1"S)	-60.06 (60°03'49.1"W)	1
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Celtis pallida</i>	Elapar_celpal	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	17
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Celtis pallida</i>	Salcoe_celpal	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	10
<i>Rauenia bonariensis</i> + <i>Phoradendron spp</i>	Raubon_pho_sp	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	9
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Morus alba</i>	Elapar_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	7
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Salcoe_saphae	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	7
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Morus alba</i>	Salcoe_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	7

<i>Turdus amaurochalinus + Celtis pallida</i>	Turama_celpal	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	6
<i>Phytotoma rutila + Lycium boerhaviaefolium</i>	Phyrut_lycboe	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	6
<i>Elaenia albiceps + Schinus longifolia</i>	Elaalb_schlön	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	6
<i>Elaenia parvirostris + Sapium haematospermum</i>	Elapar_saphae	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	4
<i>Elaenia parvirostris + Lycium boerhaviaefolium</i>	Elapar_lycboe	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	4
<i>Turdus amaurochalinus + Morus alba</i>	Turama_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	4
<i>Rauenia bonariensis + Morus alba</i>	Raubon_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	3
<i>Myiopsitta monachus + Morus alba</i>	Myimon_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	3
<i>Elaenia parvirostris + Schinus longifolia</i>	Elapar_schlön	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	3
<i>Saltator coerulescens + Holmbergia tweedii</i>	Salcoe_holtwe	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	3
<i>Agelaioides badius + Morus alba</i>	Agebad_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	3
<i>Turdus rufiventris + Sapium haematospermum</i>	Turruf_saphae	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Turdus rufiventris + Morus alba</i>	Turruf_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Paroaria coronata + Sapium haematospermum</i>	Parcor_saphae	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Turdus amaurochalinus + Schinus longifolia</i>	Turama_schlön	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Phytotoma rutila + Celtis pallida</i>	Phyrut_celpal	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Paroaria coronata + Lycium boerhaviaefolium</i>	Parcor_lycboe	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Rauenia bonariensis + Lycium boerhaviaefolium</i>	Raubon_lycboe	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Colaptes melanochloros + Sapium haematospermum</i>	Colmel_saphae	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Coryphospingus cucullatus + Morus alba</i>	Corcuc_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2

<i>Cyanoloxia brissonii</i> + <i>Morus alba</i>	Cyabri_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Paroaria coronata</i> + <i>Phoradendron spp</i>	Parcor_pho_sp	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Morus alba</i>	Thrsay_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Saltator aurantiirostris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Salaur_saphae	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	2
<i>Saltator aurantiirostris</i> + <i>Solanum sysimbriifolium</i>	Salaur_solsis	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	1
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Holmbergia tweedii</i>	Elapar_holtwe	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	1
<i>Cyclarhis gujanensis</i> + <i>Morus alba</i>	Cycguj_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	1
<i>Dryobates mixtus</i> + <i>Morus alba</i>	Drymix_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	1
<i>Myiarchus swainsoni</i> + <i>Morus alba</i>	Myiswa_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	1
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Thrsay_saphae	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	1
<i>Rauenia bonariensis</i> + <i>Celtis pallida</i>	Raubon_celpal	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	1
<i>Columbina picui</i> + <i>Morus alba</i>	Colpic_moralb	Chaqueño	Chaco 3	-31.38 (31°22'59.1"S)	-60.91 (60°54'51.1"W)	1
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Celtis spinosa</i>	Salcoe_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	31
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	Turruf_necang	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	12
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Salcoe_pascae	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	12
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Salcoe_saphae	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	10
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Turruf_pascae	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	10
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Turruf_saphae	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	7
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Turama_saphae	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	7
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Celtis spinosa</i>	Elapar_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	7

<i>Saltator coerulescens + Cestrum strigilatum</i>	Salcoe_cesstr	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	6
<i>Thraupis sayaca + Celtis spinosa</i>	Thrsay_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	5
<i>Turdus amaurochalinus + Passiflora caerulea</i>	Turama_pascae	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	4
<i>Elaenia spectabilis + Celtis spinosa</i>	Elaspe_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	4
<i>Saltator coerulescens + Tabernaemontana catharinensis</i>	Salcoe_tabcat	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	4
<i>Elaenia parvirostris + Cestrum strigilatum</i>	Elapar_cesstr	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Saltator coerulescens + Solanum sysimbriifolium</i>	Salcoe_solsis	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Turdus rufiventris + Smilax campestris</i>	Turruf_smicam	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Turdus amaurochalinus + Nectandra angustifolia</i>	Turama_necang	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Turdus rufiventris + Celtis spinosa</i>	Turruf_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Elaenia albiceps + Cestrum strigilatum</i>	Elaalb_cesstr	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Turdus rufiventris + Cestrum strigilatum</i>	Turruf_cesstr	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Saltator coerulescens + Passiflora misera</i>	Salcoe_pasmis	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Pitangus sulphuratus + Celtis spinosa</i>	Pitsul_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Pitangus sulphuratus + Nectandra angustifolia</i>	Pitsul_necang	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Euphonia chlorotica + Phoradendron spp</i>	Eupchl_pho_sp	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Elaenia albiceps + Celtis spinosa</i>	Elaalb_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	3
<i>Pitangus sulphuratus + Sapium haemospermum</i>	Pitsul_saphae	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Saltator coerulescens + Smilax campestris</i>	Salcoe_smicam	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Cacicus chrysopterus + Tabernaemontana catharinensis</i>	Cacchr_tabcat	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2

<i>Icterus pyrrhopterus + Tabernaemontana catharinensis</i>	Ictpyr_tabcat	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Cyanoloxia brissonii + Tabernaemontana catharinensis</i>	Cyabri_tabcat	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Cyanoloxia brissonii + Celtis spinosa</i>	Cyabri_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Thraupis sayaca + Xylosma venosa</i>	Thrsay_xylven	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Thraupis sayaca + Eugenia myrcianthes</i>	Thrsay_eugmyr	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Turdus rufiventris + Eugenia myrcianthes</i>	Turruf_eugmyr	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Turdus rufiventris + Urera aurantiaca</i>	Turruf_ureaur	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	2
<i>Elaenia spectabilis + Achatocarpus praecox</i>	Elaspe_achpra	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Turdus rufiventris + Morus alba</i>	Turruf_moralb	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Saltator coerulescens + Solanum pilcomayense</i>	Salcoe_solpil	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Elaenia parvirostris + Passiflora misera</i>	Elapar_pasmis	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Saltator coerulescens + Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Salcoe_muesag	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Pitangus sulphuratus + Solanum sysimbriifolium</i>	Pitsul_solsis	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Leptotila verreauxi + nna</i>	Lepver_nna	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Saltator aurantiirostris + Solanum sysimbriifolium</i>	Salaur_solsis	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Thraupis sayaca + Tabernaemontana catharinensis</i>	Thrsay_tabcat	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Turdus rufiventris + Melothria candolleana</i>	Turruf_melcan	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Elaenia spectabilis + Cestrum strigilatum</i>	Elaspe_cesstr	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Thraupis sayaca + nnl</i>	Thrsay_nnl	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Elaenia parvirostris + Cissus verticillata</i>	Elapar_cisver	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1

<i>Saltator coerulescens + Cissus verticillata</i>	Salcoe_cisver	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Turdus rufiventris + Cayaponia podantha</i>	Turruf_caypod	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Saltator aurantiirostris + Celtis spinosa</i>	Salaur_celspi	Amazónico	Paraná 1	-28.5 (28°30'02.7"S)	-59.24 (59°14'53.8"W)	1
<i>Saltator coerulescens + Celtis spinosa</i>	Salcoe_celspi	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	14
<i>Saltator coerulescens + Sapium haematospermum</i>	Salcoe_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	13
<i>Turdus rufiventris + Sapium haematospermum</i>	Turruf_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	11
<i>Turdus rufiventris + Celtis spinosa</i>	Turruf_celspi	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	11
<i>Pitangus sulphuratus + Sapium haematospermum</i>	Pitsul_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	9
<i>Zenaida auriculata + Sapium haematospermum</i>	Zenaur_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	6
<i>Tyrannus savana + Sapium haematospermum</i>	Tyrsav_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	6
<i>Thraupis sayaca + Passiflora caerulea</i>	Thrsay_pascae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	6
<i>Paroaria coronata + Sapium haematospermum</i>	Parcor_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	5
<i>Turdus rufiventris + Passiflora caerulea</i>	Turruf_pascae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	5
<i>Turdus amaurochalinus + Sapium haematospermum</i>	Turama_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	5
<i>Thraupis sayaca + Celtis spinosa</i>	Thrsay_celspi	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	5
<i>Turdus rufiventris + Nectandra angustifolia</i>	Turruf_necang	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	4
<i>Saltator coerulescens + Solanum pilcomayense</i>	Salcoe_solpil	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	4
<i>Elaenia parvirostris + Celtis spinosa</i>	Elapar_celspi	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	4
<i>Pitangus sulphuratus + Celtis spinosa</i>	Pitsul_celspi	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	4
<i>Turdus rufiventris + Smilax campestris</i>	Turruf_smicam	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	3

<i>Paroaria capitata</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Parcap_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	3
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Smilax campestris</i>	Salcoe_smicam	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	3
<i>Elaenia albiceps</i> + <i>Cestrum strigilatum</i>	Elaalb_cesstr	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	3
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Thrsay_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	3
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Celtis spinosa</i>	Turama_celspi	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	3
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Salcoe_pascae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Pacpol_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Morus alba</i>	Turruf_moralb	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Elapar_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Elaspe_pascae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Tyrannus melancholicus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Tyrmel_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Zonotrichia capensis</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Zoncap_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Celtis spinosa</i>	Elaspe_celspi	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Cestrum strigilatum</i>	Turruf_cesstr	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Elaenia albiceps</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Elaalb_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Paroaria coronata</i> + <i>Celtis spinosa</i>	Parcor_celspi	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	2
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Smilax campestris</i>	Turama_smicam	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Morus alba</i>	Salcoe_moralb	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	Pacpol_necang	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Elaspe_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1

<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	Turama_necang	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>nmf</i>	Turama_nnf	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Solanum pilcomayense</i>	Elaspe_solpil	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Elaenia albiceps</i> + <i>nmk</i>	Elaalb_nnk	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Morus alba</i>	Turama_moralb	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Passiflora misera</i>	Salcoe_pasmis	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	Pitsul_necang	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Melothria candolleana</i>	Turama_melcan	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Colaptes melanochloros</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Colmel_saphae	Amazónico	Paraná 2	-30.55 (30°33'37.4"S)	-59.89 (59°53'57.6"W)	1
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Turruf_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	17
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Turruf_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	16
<i>Mimus saturninus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Mimsat_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	16
<i>Paroaria coronata</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Parcor_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	10
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Pitsul_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	8
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Salcoe_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	8
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Salcoe_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	8
<i>Zenaida auriculata</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Zenaur_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	7
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Melia azedarach</i>	Turruf_melaze	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	7
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Turama_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	7
<i>Tyrannus savana</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Tyrsav_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	6

<i>Saltator coerulescens + Lantana camara</i>	Salcoe_lancam	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	6
<i>Thraupis sayaca + Sapium haematospermum</i>	Thrsay_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	6
<i>Zonotrichia capensis + Passiflora caerulea</i>	Zoncap_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	5
<i>Saltator coerulescens + Morus alba</i>	Salcoe_moralb	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	5
<i>Pitangus sulphuratus + Smilax campestris</i>	Pitsul_smicam	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	5
<i>Pitangus sulphuratus + Melia azedarach</i>	Pitsul_melaze	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	5
<i>Turdus rufiventris + Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Turruf_muesag	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	5
<i>Mimus saturninus + Lantana camara</i>	Mimsat_lancam	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	5
<i>Saltator coerulescens + Melia azedarach</i>	Salcoe_melaze	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	5
<i>Saltator coerulescens + Solanum sysimbriifolium</i>	Salcoe_solsis	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	4
<i>Turdus amaurochalinus + Lantana camara</i>	Turama_lancam	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	4
<i>Turdus rufiventris + Lantana camara</i>	Turruf_lancam	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	4
<i>Pachyramphus polychopterus + Sapium haematospermum</i>	Pacpol_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	4
<i>Saltator coerulescens + Solanum pilcomayense</i>	Salcoe_solpil	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	4
<i>Myiopsitta monachus + Vachelia caven</i>	Myimon_vaccha	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	4
<i>Turdus rufiventris + Nectandra angustifolia</i>	Turruf_necang	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	3
<i>Saltator coerulescens + Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Salcoe_muesag	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	3
<i>Mimus triurus + Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Mimtri_muesag	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	3
<i>Paroaria coronata + Passiflora caerulea</i>	Parcor_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	3
<i>Paroaria capitata + Passiflora caerulea</i>	Parcap_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	3

<i>Tyrannus melancholicus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Tyrmel_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	3
<i>Paroaria capitata</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Parcap_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	3
<i>Pachyramphus polychopterus</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	Pacpol_necang	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Morus alba</i>	Turruf_moralb	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Elapar_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Pitsul_muesag	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Pitsul_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Cayaponia podantha</i>	Pitsul_caypod	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Melia azedarach</i>	Thrsay_melaze	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Pachyramphus polychopterus</i> + <i>Lantana camara</i>	Pacpol_lancam	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Elapar_muesag	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Saltator aurantirostris</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Salaur_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Myiodynastes maculatus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Myimac_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Zonotrichia capensis</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	Zoncap_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	2
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Smilax campestris</i>	Turruf_smicam	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Phoradendron quadrangulare</i>	Turama_phoqua	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Melia azedarach</i>	Turama_melaze	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	Elaspe_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Phoradendron quadrangulare</i>	Elaspe_phoqua	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1
<i>Saltator aurantirostris</i> + <i>Solanum pílcomayense</i>	Salaur_solpil	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1

<i>Thraupis sayaca + Passiflora caerulea</i>	Thrsay_pascae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1
<i>Thraupis sayaca + Lantana camara</i>	Thrsay_lancam	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1
<i>Dryobates mixtus + Sapium haematospermum</i>	Drymix_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1
<i>Elaenia spectabilis + Sapium haematospermum</i>	Elaspe_saphae	Amazónico	Paraná 3	-31.65 (31°39'35.0"S)	-60.59 (60°35'34.6"W)	1

**Apéndice 2.** Especies de aves registradas en la red de interacciones frugívoro-planta. Los valores de número de enlaces (NOL) y frecuencia de interacción (IF) corresponden a la suma de ambos métodos de muestreo. R = residentes. M = migratorias.

FAMILIA	ESPECIES	ESTATUS	DOMINIO AMAZÓNICO		DOMINIO CHAQUEÑO	
			NOL	IF	NOL	IF
CARDINALIDAE	<i>Cyanoloxia brissonii</i>	R	2	4	1	3
COLUMBIDAE	<i>Columbina picui</i>	R			1	1
	<i>Leptotila verreauxi</i>	R	1	1		
	<i>Zenaida auriculata</i>	R	1	13		
CORVIDAE	<i>Cyanocorax chrysops</i>	R			1	2
COTINGIDAE	<i>Phytotoma rutila</i>	R			2	14
FRINGILLIDAE	<i>Euphonia chlorotica</i>	R	1	3		
FURNARIIDAE	<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	R			1	1
ICTERIDAE	<i>Agelaioides badius</i>	R			2	6
	<i>Cacicus chrysopterus</i>	R	1	2		
	<i>Icterus pyrrhopterus</i>	R	1	2		
MIMIDAE	<i>Mimus saturninus</i>	R	2	21	2	15
	<i>Mimus triurus</i>	M	1	3		
PARULIDAE	<i>Setophaga pitayumi</i>	R			1	2
PASSERELLIDAE	<i>Zonotrichia capensis</i>	R	2	9		
PICIDAE	<i>Melanerpes</i>	R			1	1

	<i>cactorum</i>	R	1	1	1	1
	<i>Dryobates mixtus</i>	R	1	1	1	2
	<i>Colaptes melanochloros</i>					
PSITTACIDAE	<i>Myiopsitta monachus</i>	R	1	4	2	19
THRAUPIDAE	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	R			4	12
	<i>Paroaria capitata</i>	R	2	9		
	<i>Paroaria coronata</i>	R	3	20	5	15
	<i>Raueia bonariensis</i>	R			4	17
	<i>Saltator aurantiirrostris</i>	R	4	5	4	14
	<i>Saltator coerulescens</i>	R	14	155	7	51
	<i>Saltator similis</i>	R			1	3
	<i>Saltatricula multicolor</i>	R			1	2
	<i>Tachyphonus rufus</i>	R			3	12
	<i>Thraupis sayaca</i>	R	9	35	11	34
TITYRIDAE	<i>Pachyramphus polychopterus</i>	R	3	11		
TURDIDAE	<i>Turdus amaurochalinus</i>	R	11	40	17	50
	<i>Turdus rufiventris</i>	R	14	138	10	23
TYRANNIDAE	<i>Elaenia albiceps</i>	M	4	12	3	13
	<i>Elaenia parvirostris</i>	M	6	22	13	59

	<i>Elaenia spectabilis</i>	M	7	15	5	7
	<i>Myiarchus</i>	M			1	2
	<i>swainsoni</i>	M	1	2	1	1
	<i>Myiodynastes</i>					
	<i>maculatus</i>					
	<i>Pitangus</i>	R	9	47	8	26
	<i>sulphuratus</i>	M	1	5	1	3
	<i>Tyrannus</i>	M	1	12	1	4
	<i>melancholicus</i>					
	<i>Tyrannus savana</i>					
VIREONIDAE	<i>Cyclarhis</i>	R			1	1
	<i>gujanensis</i>					
Total			104	592	118	415

---

**Apéndice 3.** Especies de plantas registradas en la red de interacciones frugívoro-planta en los sitios de estudio. Los valores de número de enlaces (NOL) y frecuencia de interacción (IF) corresponden a la suma de ambos métodos de muestreo. En negrita se indican las especies exclusivas de cada Dominio. \*Especies no nativas. SD = Semillas dispersadas.

FAMILIA/ESPECIES	FORMA DE VIDA	TIPO DE COLOR	DOMINIO AMAZÓNICO		DOMINIO CHAQUEÑO		SD	
			NOL	IF	NOL	IF	NOL	IF
<b>ACHATOCARPACEAE</b>								
<i>Achatocarpus praecox</i>	Árbol	Baya/Blanco	1	1	4	7	14	52
<b>ANACARDIACEAE</b>								
<i>Schinus longifolius</i>	Arbusto/Árbol	Drupa/Violeta				3	12	27
<i>Schinus jhonstonii</i>	Arbusto/Árbol	Drupa/Violeta				4	6	31
<b>APOCYNACEAE</b>								
<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	Árbol	Folículo/Rojo	5	11	19			
<b>CACTACEAE</b>								
<i>Cereus forbesii</i>	Cactus	Baya/Naranja				1	2	7
<b>CANNABACEAE</b>								
<i>Celtis pallida var. pallida</i>	Arbusto/Árbol	Drupa/Naranja				5	52	59
<i>Celtis spinosa</i>	Arbusto/Árbol	Drupa/Naranja	11	104	103			
<b>CELASTRACEAE</b>								
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	Arbusto/Árbol	Cápsula/Rojo				2	4	18
<i>Schaefferia argentinensis</i>	Arbusto	Drupa/Rojo				1	1	3
<b>CHENOPODIACEAE</b>								
<i>Holmbergia tweedii</i>	Enredadera	Baya/Violeta				2	4	4
<b>CUCURBITACEAE</b>								
<i>Cayaponia podantha</i>	Enredadera	Baya/Rojo	2	3	18			
<i>Melothria candolleana</i>	Enredadera	Baya/Verde	2	2	6			
<b>EUPHORBIACEAE</b>								
<i>Sapium haemospermum</i>	Árbol	Arilo/Rojo	19	202	231	8	30	35

## ERYTHROXYLACEAE

<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	Arbusto/Árbol	Drupa/Rojo			2	2	3
---------------------------------	---------------	------------	--	--	---	---	---

## FABACEAE

<i>Vachellia caven</i>	Árbol	Legumbre/Verde	1	4			
------------------------	-------	----------------	---	---	--	--	--

## LAURACEAE

<i>Nectandra angustifolia</i>	Árbol	Baya/Negro	4	30	23		
-------------------------------	-------	------------	---	----	----	--	--

## MELIACEAE

<i>Melia azedarach*</i>	Árbol	Drupa/Amarillo	5	20	7		
-------------------------	-------	----------------	---	----	---	--	--

## MORACEAE

<i>Morus alba*</i>	Árbol	Drupa/Negro	3	12	67	14	39	53
--------------------	-------	-------------	---	----	----	----	----	----

## MYRTACEAE

<i>Eugenia myrcianthes</i>	Arbusto/Árbol	Drupa/Naranja	2	4			
<i>Eugenia uniflora</i>	Arbusto/Árbol	Baya/Rojo			5	15	9
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	Árbol	Baya/Rojo			4	9	
<i>Myrcianthes pungens</i>	Árbol	Baya/Negro			10	44	31

## PASSIFLORACEAE

<i>Passiflora caerulea</i>	Enredadera	Baya/Naranja	10	82	395	3	10	
<i>Passiflora misera</i>	Enredadera	Baya/Negro	2	5	7	2	2	7

## POLYGONACEAE

<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	Enredadera	Aquenio/Rosado	5	16	47	1	2	
<i>Coccoloba argentinensis</i>	Arbusto	Aquenio/Violeta				2	2	18

## RHAMNACEAE

<i>Scutia buxifolia</i>	Árbol	Drupa/Negro			10	32	99
-------------------------	-------	-------------	--	--	----	----	----

## SALICACEAE

<i>Xylosma venosa</i>	Árbol	Baya/Rojo	1	2			
-----------------------	-------	-----------	---	---	--	--	--

## SAPINDACEAE

<i>Allophyllus edulis</i>	Arbusto/Árbol	Drupa/Rojo			1	4	
---------------------------	---------------	------------	--	--	---	---	--

## SAPOTACEAE

<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	Árbol	Baya/Negro			6	30	8
---------------------------------	-------	------------	--	--	---	----	---

## SMILACACEAE

<i>Smilax campestris</i>	Enredadera	Baya/Negro	4	18	89	2	3
--------------------------	------------	------------	---	----	----	---	---

## SOLANACEAE

<i>Cestrum strigilatum</i>	Arbusto	Baya/Violeta	5	21	55			
<i>Lycium boerhavifolium</i>	Arbusto	Drupa/Naranja				13	66	27
<i>Solanum pilcomayense</i>	Hierba anual	Baya/Negro	3	11	624			
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	Hierba anual	Baya/Rojo	3	9	382	2	2	8

## URTICACEAE

<i>Urera aurantiaca</i>	Arbusto	Aquenio/Rojo	1	2			
-------------------------	---------	--------------	---	---	--	--	--

## VERBENACEAE

<i>Lantana camara</i>	Arbusto	Drupa/Negro	6	22	2		
-----------------------	---------	-------------	---	----	---	--	--

## VISCACEAE

<i>Phoradendron spp.</i>	Arbusto parásito	Baya/Blanco	1	3		6	26	22
<i>Phoradendron quadrangulare</i>	Arbusto parásito	Baya/Naranja	2	2	29			

## VITACEAE

<i>Cissus verticillata</i>	Enredadera	Baya/Negro	2	2	4		
----------------------------	------------	------------	---	---	---	--	--

## NO IDENTIFICADAS

<i>Morphospecies_nna</i>	desconocido	desconocido	1	1	1			
<i>Morphospecies_nnb</i>	desconocido	desconocido				1	1	1
<i>Morphospecies_nnf</i>	desconocido	desconocido	1	1	7			
<i>Morphospecies_nng</i>	desconocido	desconocido	1	1	2			
<i>Morphospecies_nnk</i>	desconocido	desconocido				1	1	6
<i>Morphospecies_nnl</i>	desconocido	desconocido	1	1	10			

---

**Apéndice 4.** Fortaleza de las especies (*'species strenght'*) de aves en el Dominio Chaqueño (de mayor a menor). Las especies con los valores más altos están en negrita. La métrica fue calculada utilizando el paquete “bipartite”.

Fortaleza de especies de aves ( <i>'Species Strength'</i> ) en el Dominio Chaqueño	
<b><i>Turdus amaurochalinus</i></b>	<b>4.94</b>
<b><i>Elaenia parvirostris</i></b>	<b>3.11</b>
<b><i>Pitangus sulphuratus</i></b>	<b>2.89</b>
<b><i>Turdus rufiventris</i></b>	<b>2.43</b>
<b><i>Thraupis sayaca</i></b>	<b>2.37</b>
<b><i>Elaenia spectabilis</i></b>	<b>2.10</b>
<b><i>Saltator coerulescens</i></b>	<b>1.78</b>
<i>Cyanocorax chrysops</i>	1.00
<i>Melanerpes cactorum</i>	1.00
<i>Saltator aurantirostris</i>	0.74
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	0.86
<i>Myiopsitta monachus</i>	0.54
<i>Elaenia albiceps</i>	0.52
<i>Paroaria coronata</i>	0.45
<i>Rauenia bonariensis</i>	0.43
<i>Tachyphonus rufus</i>	0.42
<i>Phytotoma rutila</i>	0.26
<i>Mimus saturninus</i>	0.26
<i>Agelaioides badius</i>	0.11
<i>Setophaga pitaiayumi</i>	0.08
<i>Saltator similis</i>	0.06
<i>Saltatricula multicolor</i>	0.06
<i>Cyanoloxia brissonii</i>	0.05
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	0.04
<i>Dryobates mixtus</i>	0.03
<i>Myiarchus swainsoni</i>	0.03
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	0.03
<i>Columbina picui</i>	0.01

**Apéndice 5.** Fortaleza de las especies (*'species strenght'*) de plantas en el Dominio Chaqueño (de mayor a menor). Las especies con los valores más altos están en negrita. La métrica fue calculada utilizando el paquete "bipartite". Las especies identificadas con el prefijo "nn" pertenecen a muestras fecales que contenían semillas cuya identificación no fue posible.

Fortaleza de especies de plantas ( <i>'Species Strength'</i> ) en el Dominio Chaqueño	
<i>Morus alba</i>	<b>6.21</b>
<i>Myrcianthes pungens</i>	<b>4.77</b>
<i>Lycium boerhaviaefolium</i>	<b>3.73</b>
<i>Scutia buxifolia</i>	<b>3.60</b>
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	<b>2.35</b>
<i>Sapium haematospermum</i>	1.98
<i>Achatocarpus praecox</i>	1.65
<i>Celtis pallida</i> var. <i>pallida</i>	1.41
<i>Cereus forbesii</i>	1.00
<i>nnb</i>	1.00
<i>Phoradendron</i> sp.	0.99
<i>Schinus longifolius</i>	0.54
<i>Eugenia uniflora</i>	0.52
<i>Maytenus vitis-idaea</i>	0.37
<i>Passiflora caerulea</i>	0.22
<i>Schinus jhonstonii</i>	0.21
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	0.20
<i>Coccoloba argentinensis</i>	0.18
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	0.18
<i>Smilax campestris</i>	0.17
<i>Schaefferia argentinensis</i>	0.16
<i>Allophylus edulis</i>	0.11
<i>Holmbergia tweedii</i>	0.07
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	0.06
<i>Passiflora misera</i>	0.06
<i>nng</i>	0.02
<i>Erythroxylon cuneifolium</i>	0.08

**Apéndice 6.** Fortaleza de las especies (*'species strenght'*) de aves en el Dominio Amazónico (de mayor a menor). Las especies con los valores más altos están en negrita. La métrica fue calculada utilizando el paquete “bipartite”.

Fortaleza de especies de aves ( <i>'Species Strength'</i> ) en el Dominio Amazónico	
<i><b>Saltator coerulescens</b></i>	<b>6.07</b>
<i><b>Turdus rufiventris</b></i>	<b>5.55</b>
<i><b>Turdus amaurochalinus</b></i>	<b>2.70</b>
<i><b>Thraupis sayaca</b></i>	<b>2.94</b>
<i><b>Pitangus sulphuratus</b></i>	<b>1.76</b>
<i><b>Elaenia spectabilis</b></i>	<b>1.75</b>
<i><b>Elaenia albiceps</b></i>	<b>1.31</b>
<i><b>Elaenia parvirostris</b></i>	<b>1.08</b>
<i>Myiopsitta monachus</i>	1.00
<i>Euphonia chlorotica</i>	1.00
<i>Leptotila verreauxi</i>	1.00
<i>Mimus saturninus</i>	0.29
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	0.22
<i>Saltator aurantirostris</i>	0.22
<i>Cyanoloxia brissonii</i>	0.17
<i>Mimus triurus</i>	0.16
<i>Cacicus chrysopterus</i>	0.15
<i>Icterus pyrrhopterus</i>	0.15
<i>Paroaria coronata</i>	0.11
<i>Zonotrichia capensis</i>	0.06
<i>Paroaria capitata</i>	0.05
<i>Tyrannus savana</i>	0.05
<i>Zenaida auriculata</i>	0.05
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0.02
<i>Dryobates mixtus</i>	0.01
<i>Colaptes melanochloros</i>	0.01
<i>Myiodynastes maculatus</i>	0.01

**Apéndice 7.** Fortaleza de las especies (*'species strenght'*) de plantas en Dominio Amazónico (de mayor a menor). Las especies con los valores más altos están en negrita. La métrica fue calculada utilizando el paquete "bipartite". Las especies identificadas con el prefijo "nn" pertenecen a muestras fecales que contenían semillas cuya identificación no fue posible.

Fortaleza de especies de plantas ( <i>'Species Strength'</i> ) en el Dominio Amazónico	
<b><i>Sapium haematospermum</i></b>	<b>11.04</b>
<b><i>Celtis spinosa</i></b>	<b>2.85</b>
<b><i>Tabernaemontana catharinensis</i></b>	<b>2.56</b>
<b><i>Passiflora caerulea</i></b>	<b>2.30</b>
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	1.18
<i>Vachelia caven</i>	1.00
<i>Phoradendron sp.</i>	1.00
<i>na</i>	1.00
<i>Nectandra angustifolia</i>	0.68
<i>Solanum sisymbriifolium</i>	0.32
<i>Solanum pilcomayense</i>	0.38
<i>Melia azedarach</i>	0.26
<i>Cestrum strigilatum</i>	0.76
<i>Lantana camara</i>	0.55
<i>Smilax campestris</i>	0.24
<i>Morus alba</i>	0.11
<i>Phoradendron quadrangulare</i>	0.10
<i>nk</i>	0.10
<i>Passiflora misera</i>	0.08
<i>Achatocarpus praecox</i>	0.07
<i>Xylosma venosa</i>	0.05
<i>Eugenia myrcianthes</i>	0.06
<i>Cissus verticilata</i>	0.06
<i>Cayaponia podantha</i>	0.05
<i>nl</i>	0.03
<i>Melothria candolleana</i>	0.03
<i>nf</i>	0.02
<i>Urera aurantiaca</i>	0.01

**Apéndice 8.** Interacciones con un rol significativo en la conexión de la meta-red Agregada (betweenness centrality  $BC > 0$ ). Degree ( $k$ ), número de sitios donde la interacción fue registrada. Las interacciones con  $k = 1$  no fueron incluidas en la tabla.

<b>Interacción</b>	<b>Degree (<math>k</math>)</b>	<b>Betweenness Centrality (BC)</b>
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	5	0,038
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	4	0,025
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	4	0,022
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Morus alba</i>	4	0,022
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	4	0,022
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Achatocarpus praecox</i>	2	0,058
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	3	0,019
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	3	0,013
<i>Paroaria coronata</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	3	0,013
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Morus alba</i>	3	0,013
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	3	0,013
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	3	0,007
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Solanum pilcomayense</i>	3	0,007
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	3	0,007
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	3	0,007
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Smilax campestris</i>	3	0,007
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	2	0,021
<i>Colaptes melanochloros</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0,012
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Morus alba</i>	2	0,012
<i>Saltator aurantirostris</i> + <i>Solanum sisymbriifolium</i>	2	0,012
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Passiflora misera</i>	2	0,010
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Solanum sisymbriifolium</i>	2	0,010
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	2	0,010

<i>Saltator coerulescens + Muehlenbeckia sagittifolia</i>	2	0,007
<i>Saltator coerulescens + Solanum sisymbriifolium</i>	2	0,007
<i>Elaenia parvirostris + Lycium boerhaviaefolium</i>	2	0,006
<i>Elaenia parvirostris + Schinus longifolia</i>	2	0,006
<i>Paroaria coronata + Lycium boerhaviaefolium</i>	2	0,006
<i>Phytotoma rutila + Celtis pallida</i>	2	0,006
<i>Phytotoma rutila + Lycium boerhaviaefolium</i>	2	0,006
<i>Rauenia bonariensis + Lycium boerhaviaefolium</i>	2	0,006
<i>Saltator coerulescens + Celtis pallida</i>	2	0,006
<i>Turdus amaurochalinus + Celtis pallida</i>	2	0,006
<i>Elaenia spectabilis + Passiflora caerulea</i>	2	0,003
<i>Elaenia spectabilis + Sapium haematospermum</i>	2	0,003
<i>Pachyramphus polychopterus + Nectandra angustifolia</i>	2	0,003
<i>Pachyramphus polychopterus + Sapium haematospermum</i>	2	0,003
<i>Paroaria capitata + Sapium haematospermum</i>	2	0,003
<i>Tyrannus melancholicus + Sapium haematospermum</i>	2	0,003
<i>Tyrannus savana + Sapium haematospermum</i>	2	0,003
<i>Zenaida auriculata + Sapium haematospermum</i>	2	0,003
<i>Zonotrichia capensis + Sapium haematospermum</i>	2	0,003
<i>Elaenia albiceps + Cestrum strigillatum</i>	2	0,001
<i>Elaenia parvirostris + Celtis spinosa</i>	2	0,001
<i>Elaenia spectabilis + Celtis spinosa</i>	2	0,001
<i>Pitangus sulphuratus + Celtis spinosa</i>	2	0,001
<i>Pitangus sulphuratus + Nectandra angustifolia</i>	2	0,001
<i>Saltator coerulescens + Celtis spinosa</i>	2	0,001
<i>Saltator coerulescens + Passiflora misera</i>	2	0,001

<i>Saltator coerulescens + Smilax campestris</i>	2	0,001
<i>Thraupis sayaca + Celtis spinosa</i>	2	0,001
<i>Turdus amaurochalinus + Nectandra angustifolia</i>	2	0,001
<i>Turdus rufiventris + Celtis spinosa</i>	2	0,001
<i>Turdus rufiventris + Cestrum strigillatum</i>	2	0,001

---

**Apéndice 9.** Interacciones con un rol significativo en la conexión de la meta-red Chaqueña (betweenness centrality  $BC > 0$ ). Degree ( $k$ ), número de sitios donde la interacción fue registrada. Las interacciones con  $k = 1$  no fueron incluidas en la tabla.

<b>Interacción</b>	<b>Degree (<math>k</math>)</b>	<b>Betweenness Centrality (BC)</b>
<i>Paroaria coronata + Achatocarpus praecox</i>	2	0,247
<i>Turdus amaurochalinus + Achatocarpus praecox</i>	2	0,247
<i>Elaenia parvirostris + Lycium boerhaviaefolium</i>	2	0,038
<i>Elaenia parvirostris + Schinus longifolius</i>	2	0,038
<i>Paroaria coronata + Lycium boerhaviaefolium</i>	2	0,038
<i>Phytotoma rutila + Celtis pallida</i>	2	0,038
<i>Phytotoma rutila + Lycium boerhaviaefolium</i>	2	0,038
<i>Pitangus sulphuratus + Sapium haemospermum</i>	2	0,038
<i>Rauenia bonariensis + Lycium boerhaviaefolium</i>	2	0,038
<i>Saltator coerulescens + Celtis pallida</i>	2	0,038
<i>Turdus amaurochalinus + Celtis pallida</i>	2	0,038

**Apéndice 10.** Interacciones con un rol significativo en la conexión de la meta-red Amazónica (betweenness centrality  $BC > 0$ ). Degree ( $k$ ), número de sitios donde la interacción fue registrada. Las interacciones con  $k = 1$  no fueron incluidas en la tabla.

<b>Interacción</b>	<b>Degree (<math>k</math>)</b>	<b>Betweenness Centrality (BC)</b>
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	3	0.017
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	3	0.017
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	3	0.017
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Solanum pilcomayense</i>	3	0.017
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	3	0.017
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Morus alba</i>	3	0.017
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	3	0.017
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	3	0.017
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	3	0.017
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Smilax campestris</i>	3	0.017
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	2	0.022
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Solanum sisymbriifolium</i>	2	0.022
<i>Elaenia albiceps</i> + <i>Cestrum strigillatum</i>	2	0.007
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Celtis pallida</i>	2	0.007
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Celtis pallida</i>	2	0.007
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Celtis spinosa</i>	2	0.007
<i>Pitangus sulphuratus</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	2	0.007
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Celtis spinosa</i>	2	0.007
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Passiflora misera</i>	2	0.007
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Smilax campestris</i>	2	0.007

<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Celtis spinosa</i>	2	0.007
<i>Turdus amaurochalinus</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	2	0.007
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Celtis spinosa</i>	2	0.007
<i>Turdus rufiventris</i> + <i>Cestrum strigillatum</i>	2	0.007
<i>Elaenia parvirostris</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	2	0.006
<i>Elaenia spectabilis</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Pachyramphus polychopterus</i> + <i>Nectandra angustifolia</i>	2	0.006
<i>Pachyramphus polychopterus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Paroaria capitata</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Paroaria coronata</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Saltator coerulescens</i> + <i>Morus alba</i>	2	0.006
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Passiflora caerulea</i>	2	0.006
<i>Thraupis sayaca</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Tyrannus melancholicus</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Tyrannus savana</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Zenaida auriculata</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006
<i>Zonotrichia capensis</i> + <i>Sapium haematospermum</i>	2	0.006

---

**Apéndice 11.** Distancias geográficas por pares entre los sitios de estudio (distancia Haversine [km]). Las distancias se calcularon con la función '*rdist.earth.vec()*' utilizando el paquete "fields" (Nychka et al., 2015). Se detallan los dominios de cada sitio.

<b>Dominio</b>		<b>Chaqueño</b>	<b>Amazónico</b>	<b>Chaqueño</b>	<b>Amazónico</b>	<b>Chaqueño</b>	<b>Amazónico</b>
	<b>Sitio</b>	<b>Chaco 1</b>	<b>Paraná 1</b>	<b>Chaco 2</b>	<b>Paraná 2</b>	<b>Chaco 3</b>	<b>Paraná 3</b>
<b>Chaqueño</b>	<b>Chaco 1</b>	0					
<b>Amazónico</b>	<b>Paraná 1</b>	33.201	0				
<b>Chaqueño</b>	<b>Chaco 2</b>	218.947	235.349	0			
<b>Amazónico</b>	<b>Paraná 2</b>	222.588	236.738	17.618	0		
<b>Chaqueño</b>	<b>Chaco 3</b>	338.448	358.796	128.077	134.229	0	
<b>Amazónico</b>	<b>Paraná 3</b>	356.663	373.998	138.671	139.454	42.728	0

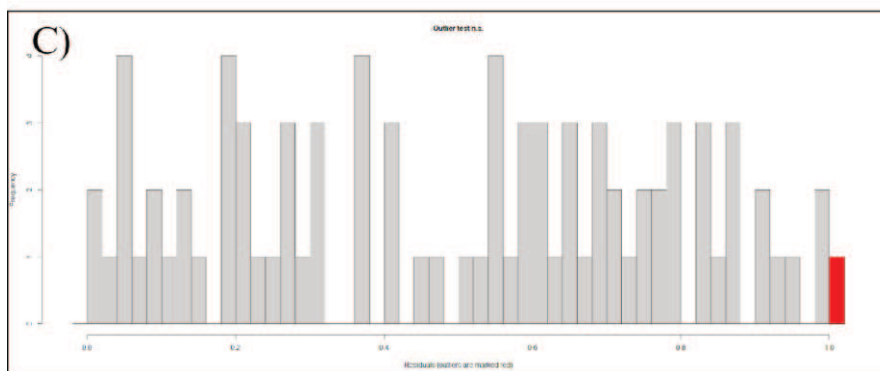
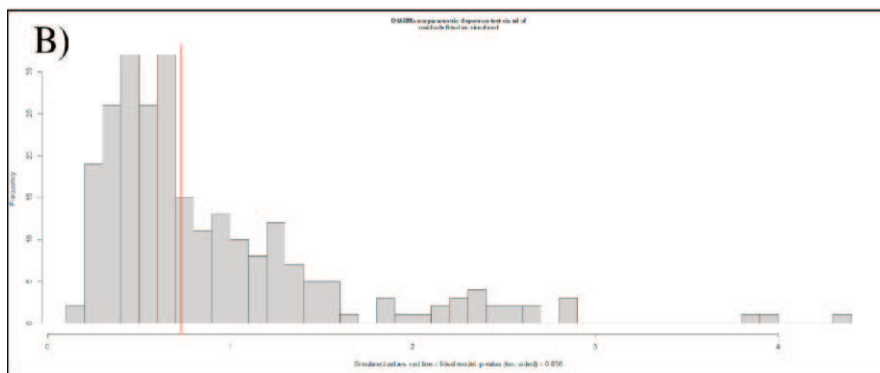
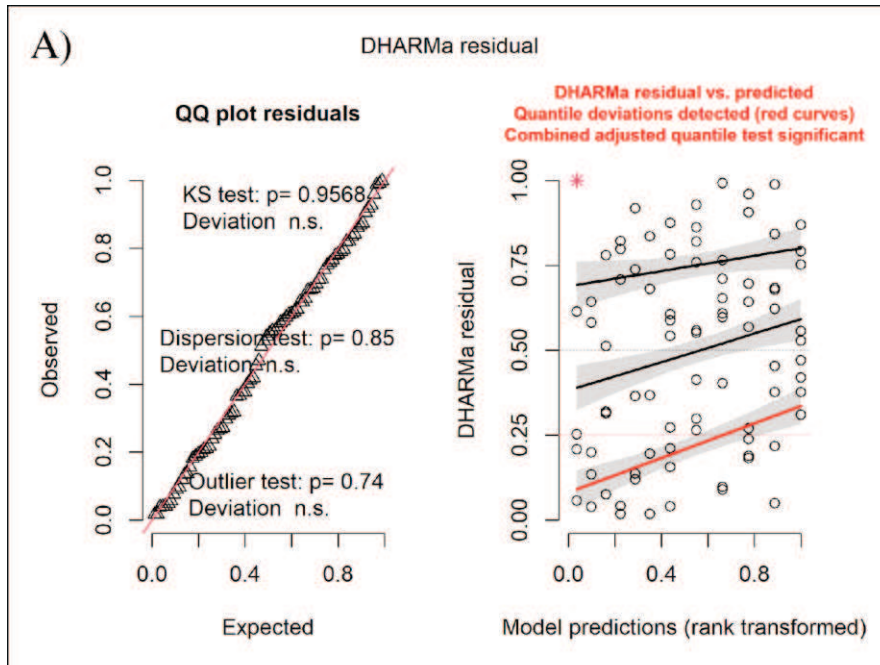
**Apéndice 12.** Pruebas de correlación de Pearson realizadas entre las distancias Haversine (km) por pares entre los sitios de estudio y las distancias de disimilitud totales en los componentes de diversidad beta de las interacciones, especies de aves y especies de plantas.  $\beta_{sor}$  = índice de disimilitud de Sørensen,  $\beta_{sim}$  = índice de disimilitud de Simpson,  $\beta_{sne}$  = índice de anidación beta. Valores p derivados de las pruebas de permutación de Mantel (999 permutaciones) que evalúan la asociación entre las disimilitudes geográficas y ecológicas.

	<b>Interacciones</b>	<b>Aves</b>	<b>Plantas</b>
<b><math>\beta_{sor}</math></b>	$r = 0.559$ $t = 3.940$ $p = 0.351$	$r = 0.547$ $t = 3.817$ $p = 0.352$	$r = 0.553$ $t = 3.872$ $p = 0.202$
<b><math>\beta_{sim}</math></b>	$r = 0.565$ $t = 3.993$ $p = 0.309$	$r = 0.524$ $t = 3.589$ $p = 0.348$	$r = 0.394$ $t = 2.501$ $p = 0.529$
<b><math>\beta_{sne}</math></b>	$r = -0.004$ $t = -0.027$ $p = 0.977$	$r = 0.326$ $t = 2.012$ $p = 0.415$	$r = 0.529$ $t = 3.635$ $p = 0.027$

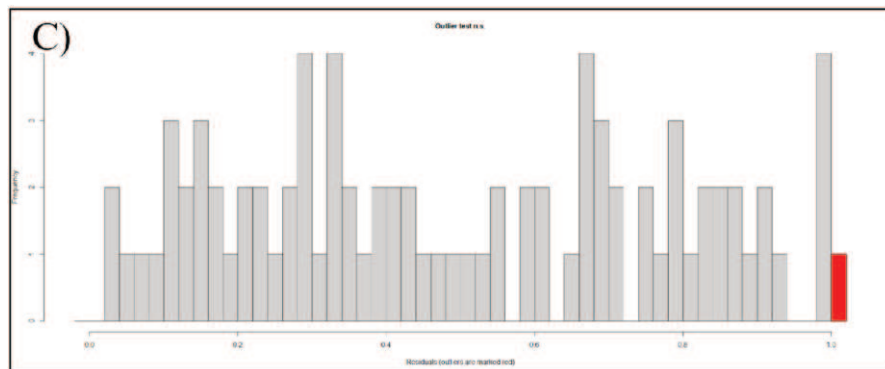
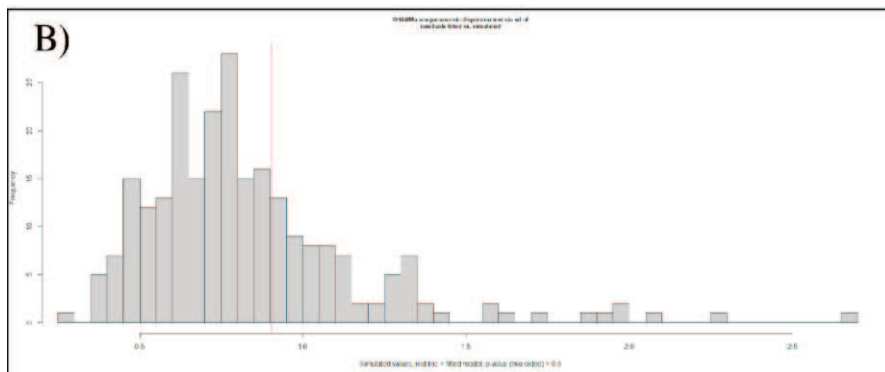
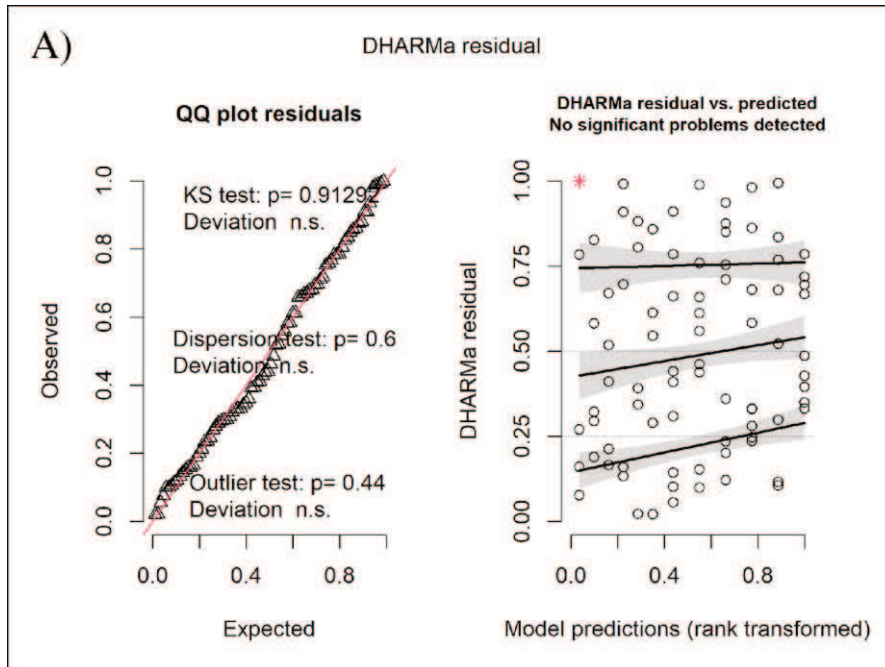
**Apéndice 13.** Número y porcentaje de interacciones, considerando las formas de vida de las plantas y la categoría de rol de la interacción a la que pertenecen en cada meta-red. AH = Hierba anual, C = Cactus, CP = Planta trepadora, NN = Especie no identificada, PB = Arbusto parásito, S = Arbusto, S/T = Arbusto/Árbol, T = Árbol.

<b>Meta-red Agregada</b>								
	<b>AH n (%)</b>	<b>C n (%)</b>	<b>CP n (%)</b>	<b>NN n (%)</b>	<b>PB n (%)</b>	<b>S n (%)</b>	<b>S/T n (%)</b>	<b>T n (%)</b>
<i>Connectors</i>			2 (0.98)					6 (2.95)
<i>Network hubs</i>			1 (0.49)					2 (0.98)
<i>Module hubs</i>						1 (0.49)	3 (1.47)	4 (1.97)
<i>Peripherals</i>	11 (5.41)	1 (0.49)	29 (14.28)	6 (2.95)	9 (4.43)	24 (11.82)	30 (14.77)	74 (36.45)
<b>Meta-red Chaqueña</b>								
<i>Connectors</i>						3 (2.54)	1 (0.84)	1 (0.84)
<i>Network hubs</i>							1 (0.84)	
<i>Module hubs</i>					1 (0.84)	1 (0.84)	2 (1.69)	1 (0.84)
<i>Peripherals</i>	2 (1.69)	1 (0.84)	10 (8.47)	2 (1.69)	5 (4.23)	15 (12.71)	18 (15.25)	54 (45.76)
<b>Meta-red Amazónica</b>								
<i>Connectors</i>			1 (0.96)					2 (1.92)
<i>Network hubs</i>			1 (0.96)					2 (1.92)
<i>Module hubs</i>							2 (1.92)	1 (0.96)
<i>Peripherals</i>	11 (10.57)		26 (25)	4 (3.84)	3 (2.88)	6 (5.76)	9 (8.65)	36 (34.61)

**Apéndice 14:** evaluación del Diagnóstico de Residuos de Modelos con Ajuste de Simulación (DHARMa) para frugivoría A) QQ plot de residuos (cuantiles observados vs. esperados) y Residuos DHARMa vs. Predicciones (residuos transformados frente a valores predichos). B) Histograma de valores de  $p$  simulados para el test de ajuste del modelo. C) Histograma de los Residuos DHARMa con indicación de posibles valores atípicos.



**Apéndice 15:** evaluación del Diagnóstico de Residuos de Modelos con Ajuste de Simulación (DHARMa) para riqueza A) QQ plot de residuos (cuantiles observados vs. esperados) y Residuos DHARMa vs. Predicciones (residuos transformados frente a valores predichos). B) Histograma de valores de p simulados para el test de ajuste del modelo. C) Histograma de los Residuos DHARMa con indicación de posibles valores atípicos.



**Apéndice 16:** Familias de aves, riqueza de especies y abundancias obtenidos con redes de niebla para ambos dominios

	<b>Dominio Chaqueño</b>		<b>Dominio Amazónico</b>	
	<b>Riqueza</b>	<b>Abundancia</b>	<b>Riqueza</b>	<b>Abundancia</b>
<b>Accipitridae</b>	1	1	0	0
<b>Caprimulgidae</b>	0	0	1	1
<b>Columbidae</b>	3	50	3	73
<b>Corvidae</b>	1	4	0	0
<b>Cotingidae</b>	1	11	0	0
<b>Cuculidae</b>	1	1	2	7
<b>Furnariidae</b>	12	152	7	142
<b>Fringillidae</b>	0	0	1	1
<b>Icteridae</b>	5	36	8	63
<b>Parulidae</b>	1	11	3	16
<b>Passerellidae</b>	2	15	2	54
<b>Picidae</b>	5	45	2	19
<b>Poliophtilidae</b>	1	8	1	1
<b>Strigidae</b>	2	4	1	1
<b>Thamnophilidae</b>	2	21	3	43
<b>Thraupidae</b>	12	129	13	202
<b>Tityridae</b>	1	3	1	19
<b>Tinamidae</b>	0	0	1	4
<b>Trochilidae</b>	2	3	1	1
<b>Troglodytidae</b>	1	19	1	13
<b>Turdidae</b>	2	115	2	265
<b>Tyrannidae</b>	12	95	13	87
<b>Vireonidae</b>	1	6	2	19

**Apéndice 17:** totalidad de la flora con potencialidad ornitócora identificada en el Dominio Chaqueño, abarcando los 3 sitios bajo estudio, incluyendo aquellas especies presentes en las redes de interacción obtenidas. Medidas de largo y ancho en mm.

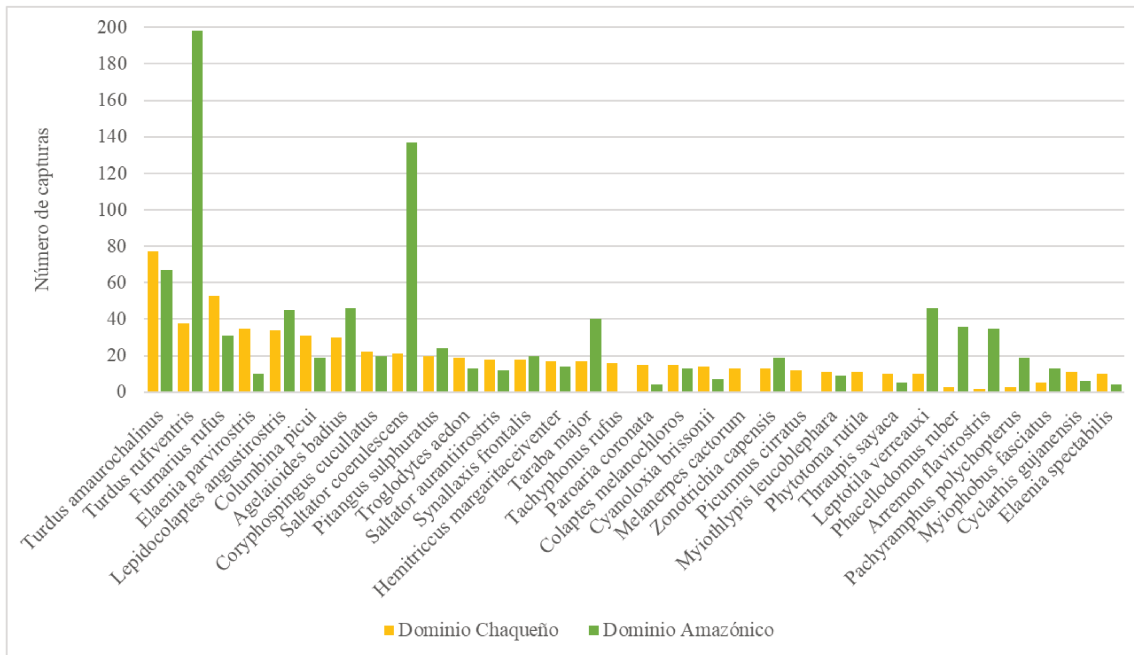
	<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Largo</b>	<b>Ancho</b>	<b>Fruto</b>
1	Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i>	5-6	4-5	Baya
2	Anacardiaceae	<i>Schinus johnstonii</i>	7-8	7-8	Drupa
3		<i>Schinus longifolia</i>	4-5	4-5	Drupa
4		<i>Schinus molle</i>	5-6	5-6	Drupa
5	Cactaceae	<i>Cereus forbesii</i>	50-100	—	Baya
6		<i>Echinopsis</i> spp.	—	—	Baya
7		<i>Harrisia</i> spp.	—	—	Baya
8		<i>Opuntia</i> spp.	—	—	Baya
9		<i>Rhipsalis lumbricoides</i>	5-10	5-10	Baya
10	Cannabaceae	<i>Celtis pallida</i>	4-6	4-6	Drupa
11	Celastraceae	<i>Maytenus vitis-idaea</i>	10	—	Arilo
12		<i>Schaefferia argentinensis</i>	5-6	4-5	Drupa
13	Chenopodiaceae	<i>Holmbergia tweedii</i>	2-4	—	Baya
14	Cucurbitaceae	<i>Cayaponia podantha</i>	25-30	—	Pepónide
15	Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	5-10	2-4	Drupa
16	Euphorbiaceae	<i>Sapium haematospermum</i>	5-7	4-5	Arilo
17	Fabaceae	<i>Geoffroea decorticans</i>	20-30	—	Drupa
18	Moraceae	<i>Morus alba</i> *	20-25	—	Drupa
19	Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i>	10-20	10-20	Baya
20		<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	6-8	6-8	Baya
21		<i>Myrcianthes pungens</i>	1-12	1-12	Baya
22	Passifloraceae	<i>Passiflora caerulea</i>	40-60	—	Baya
23		<i>Passiflora misera</i>	12-16	12-16	Baya
24	Petiveriaceae	<i>Rivina humilis</i> var <i>humilis</i>	4-6	4-6	Baya
25	Phytolaccaceae	<i>Phytolacca dioica</i>	8-15	8-15	Baya
26	Polygonaceae	<i>Coccoloba argentinensis</i>	5-7	3.5-5	Aquenio
27		<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	2.5-4.5	2-3	Aquenio
28	Primulaceae	<i>Myrsine laetevirens</i>	3-4	3-4	Drupa
29	Rhamnaceae	<i>Scutia buxifolia</i>	3-5	3-5	Drupa
30	Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	5-8	5-8	Drupa
31	Sapotaceae	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	10-13	6-7	Baya
32	Santalaceae	<i>Jodina rhombifolia</i>	6-10	6-10	Cápsula drupácea
33		<i>Phoradendron</i> spp.	—	—	—
34	Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i>	3-6	3-6	Baya

35	Solanaceae	<i>Capsicum chacoense</i>	8-14	5-7	Baya
36		<i>Lycium boerhaviaefolium</i>	5-8	5-8	Baya
37		<i>Salpichroa organifolia</i>	15-20	10	Baya
38		<i>Solanum elaeagnifolium</i>	10	10	Baya
39		<i>Solanum pseudocapsicum</i>	10-15	10-15	Baya
40		<i>Solanum sisymbriifolium</i>	16	16	Baya
41	Vitaceae	<i>Cissus verticillata</i>	4-6	4-6	Baya

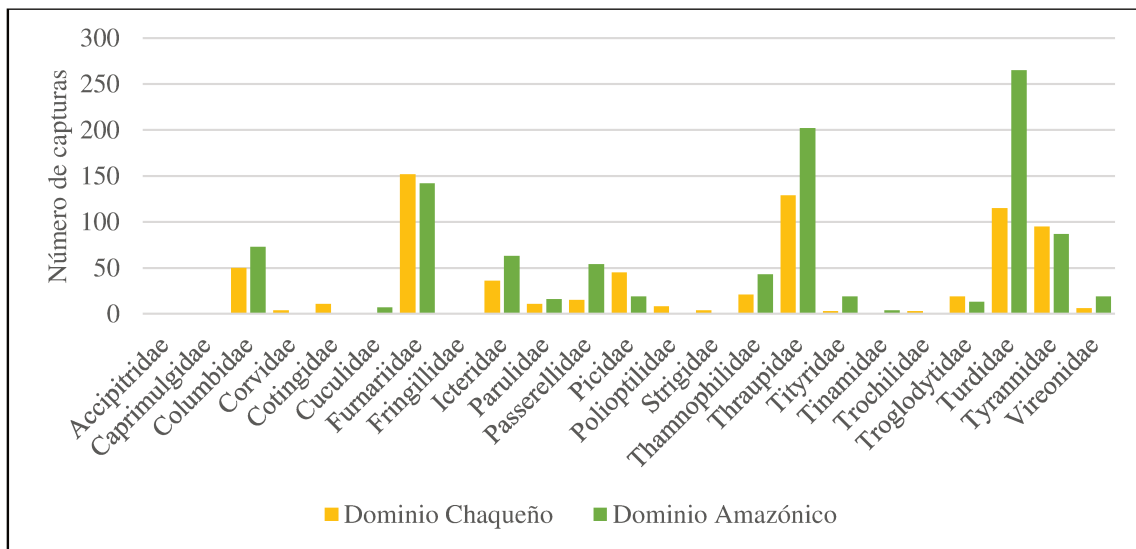
**Apéndice 18:** totalidad de la flora con potencialidad ornitócora identificada en el Dominio Amazónico, abarcando los 3 sitios bajo estudio, incluyendo aquellas especies presentes en las redes de interacción obtenidas. Medidas de largo y ancho en mm.

N	Familia	Especie	Largo Fruto	Ancho Fruto	Peso
1	Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i>	5-6	4-5	Baya
2	Annonaceae	<i>Annona</i> spp.	—	—	Sincarpo
3	Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	20-40	—	Arílo
4	Cactaceae	<i>Rhipsalis baccifera</i>	4-6	—	Baya
5	Cannabaceae	<i>Celtis spinosa</i>	4-6	4-6	Drupa
6	Capparaceae	<i>Anisocapparis speciosa</i>	30-50	30-50	Baya
7	Cucurbitaceae	<i>Cayaponia podantha</i>	25-30	—	Pepónide
8		<i>Melothria candolleana</i>	40-70	25-30	Baya
9	Euphorbiaceae	<i>Sapium haematospermum</i>	7,853	6,313	0,122
10	Fabaceae	<i>Vachellia caven</i>	40-70	15-30	Legumbre
11	Lauraceae	<i>Nectandra angustifolia</i>	10-20	7-10	Baya
12	Meliaceae	<i>Melia azedarach*</i>	10-15	10-15	Drupa
13	Menispermaceae	<i>Cissampelos pareira</i>	5-6	4-5	Drupa
14	Moraceae	<i>Morus alba*</i>	20-25	—	Drupa
15	Myrtaceae	<i>Eugenia myrcianthes</i>	30-60	30-60	Baya
16	Passifloraceae	<i>Passiflora caerulea</i>	40-60	—	Baya
17		<i>Passiflora misera</i>	12-16	12-16	Baya
18	Phyllantaceae	<i>Cicca chacoensis</i>	7.7-8.3	—	Cápsula
19	Polygonaceae	<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	2.5-4.5	2-3	Aquenio
20	Salicaceae	<i>Banara arguta</i>	5-8	—	Baya
21		<i>Xylosma venosa</i>	5	5	Baya
22	Santalaceae	<i>Phoradendron</i> spp.	—	—	Baya
23		<i>Phoradendron quadrangulare</i>	4	4	Baya
24	Sapindaceae	<i>Paullinia elegans</i>	13-20	10-15	Cápsula
25		<i>Sapindus saponaria</i>	15-20	15-20	Drupa
26	Smilacaceae	<i>Smilax campestris</i>	3-6	3-6	Baya
27	Solanaceae	<i>Cestrum strigillatum</i>	15-18	10	Baya
28		<i>Salpichroa organifolia</i>	15-20	10	Baya
29		<i>Solanum atropurpureum</i>	145	—	Baya
30		<i>Solanum elaeagnifolium</i>	10	10	Baya
31		<i>Solanum glaucophyllum</i>	10-20	10-20	Baya
32		<i>Solanum granulolum-leprosum</i>	10-20	10-20	Baya
33		<i>Solanum pilcomayense</i>	5-7	5-7	Baya
34		<i>Solanum pseudocapsicum</i>	10-15	10-15	Baya
35		<i>Solanum sisymbriifolium</i>	16	16	Baya
36	Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i>	—	—	Aquenio
37		<i>Urera aurantiaca</i>	1	1	Aquenio
38	Vitaceae	<i>Cissus palmata</i>	10-13	10-13	Baya

39		<i>Cissus verticillata</i>	4-6	4-6	Baya
40	Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	3-5	3-5	Drupa



**Apéndice 19:** Número de capturas totales con redes de niebla de las especies con  $\geq 10$  capturas en uno u otro dominio (Chaqueño y Amazónico).



**Apéndice 20:** número de capturas totales (individuos) con redes de niebla diferenciadas por familia y dominio (Chaqueño y Amazónico).

**Apéndice 21:** valores de Distintividad Evolutiva/Evolutionary Distinctiveness (ED) en aves frugívoras del Dominio Chaqueño, ordenados de mayor a menor.

<b>n</b>	<b>Especies</b>	<b>ED</b>
1	<i>Columbina picui</i>	81,697
2	<i>Myiopsitta monachus</i>	76,604
3	<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	59,899
4	<i>Phytotoma rutila</i>	47,549
5	<i>Colaptes melanochloros</i>	45,998
6	<i>Cyanocorax chrysops</i>	43,395
7	<i>Cyclarhis gujanensis</i>	43,395
8	<i>Mimus saturninus</i>	38,861
9	<i>Dryobates mixtus</i>	28,712
10	<i>Melanerpes cactorum</i>	28,712
11	<i>Agelaioides badius</i>	28,313
12	<i>Setophaga pitiayumi</i>	28,313
13	<i>Cyanoloxia brissonii</i>	28,227
14	<i>Myiarchus swainsoni</i>	24,837
15	<i>Turdus amaurochalinus</i>	23,071
16	<i>Turdus rufiventris</i>	23,071
17	<i>Elaenia albiceps</i>	21,956
18	<i>Pitangus sulphuratus</i>	18,561
19	<i>Paroaria coronata</i>	16,809
20	<i>Saltatricula multicolor</i>	16,025
21	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	15,512
22	<i>Tachyphonus rufus</i>	15,512
23	<i>Elaenia parvirostris</i>	14,275
24	<i>Elaenia spectabilis</i>	14,275
25	<i>Myiodynastes maculatus</i>	13,828
26	<i>Thraupis bonariensis</i>	13,143
27	<i>Thraupis sayaca</i>	13,143
28	<i>Saltator aurantiirostris</i>	11,972
29	<i>Tyrannus melancholicus</i>	7,806
30	<i>Tyrannus savana</i>	7,806
31	<i>Saltator coerulescens</i>	7,542
32	<i>Saltator similis</i>	7,542

**Apéndice 22:** valores de Distintividad Evolutiva/Evolutionary Distinctiveness (ED) en aves frugívoras del Dominio Amazónico, ordenados de mayor a menor.

<b>n</b>	<b>Especies</b>	<b>ED</b>
1	<i>Myiopsitta monachus</i>	77,279
2	<i>Pachyramphus polychopterus</i>	55,328
3	<i>Zenaida auriculata</i>	54,402
4	<i>Leptotila verreauxi</i>	54,402
5	<i>Colaptes melanochloros</i>	46,812
6	<i>Dryobates mixtus</i>	46,812
7	<i>Euphonia chlorotica</i>	39,398
8	<i>Pitangus sulphuratus</i>	28,859
9	<i>Turdus amaurochalinus</i>	26,717
10	<i>Turdus rufiventris</i>	26,717
11	<i>Elaenia albiceps</i>	26,090
12	<i>Mimus saturninus</i>	24,047
13	<i>Mimus triurus</i>	24,047
14	<i>Cyanoloxia brissonii</i>	21,239
15	<i>Myiodynastes maculatus</i>	21,220
16	<i>Zonotrichia capensis</i>	20,542
17	<i>Elaenia parvirostris</i>	16,358
18	<i>Elaenia spectabilis</i>	16,358
19	<i>Cacicus chrysopterus</i>	15,962
20	<i>Icterus pyrrhopterus</i>	15,962
21	<i>Thraupis sayaca</i>	13,136
22	<i>Tyrannus melancholicus</i>	12,427
23	<i>Tyrannus savana</i>	12,427
24	<i>Saltator coerulescens</i>	12,020
25	<i>Saltator aurantiirostris</i>	12,020
26	<i>Paroaria coronata</i>	7,685
27	<i>Paroaria capitata</i>	7,685

**Apéndice 23:** valores de Distintividad Evolutiva/Evolutionary Distinctiveness (ED) en plantas ornitócoras del Dominio Chaqueño, ordenados de mayor a menor.

<b>n</b>	<b>Especies</b>	<b>ED</b>
1	<i>Smilax campestris</i>	135,758
2	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	118,575
3	<i>Sapium haematospermum</i>	109,302
4	<i>Scutia buxifolia</i>	102,733
5	<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	102,107
6	<i>Cereus forbesii</i>	101,890
7	<i>Allophylus edulis</i>	100,248
8	<i>Morus alba</i>	88,101
9	<i>Celtis pallida</i>	88,101
10	<i>Holmbergia tweedii</i>	83,023
11	<i>Achatocarpus praecox</i>	83,023
12	<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	79,01
13	<i>Coccoloba argentinensis</i>	79,012
14	<i>Eugenia uniflora</i>	73,880
15	<i>Schaefferia argentinensis</i>	71,978
16	<i>Maytenus vitis-idaea</i>	71,978
17	<i>Solanum sisymbriifolium</i>	69,380
18	<i>Lycium boerhaviaefolium</i>	69,380
19	<i>Passiflora misera</i>	61,776
20	<i>Passiflora caerulea</i>	61,776
21	<i>Schinus longifolia</i>	53,985
22	<i>Schinus jhonstonii</i>	53,98
23	<i>Myrcianthes pungens</i>	46,038
24	<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	46,038

**Apéndice 24:** valores de Distintividad Evolutiva/Evolutionary Distinctiveness (ED) en plantas ornitócoras del Dominio Amazónico, ordenados de mayor a menor.

<b>n</b>	<b>Especies</b>	<b>ED</b>
1	<i>Nectandra angustifolia</i>	135,912
2	<i>Smilax campestris</i>	135,835
3	<i>Phoradendron quadrangulare</i>	125,584
4	<i>Cissus verticillata</i>	125,535
5	<i>Melia azedarach</i>	119,525
6	<i>Eugenia myrcianthes</i>	119,525
7	<i>Vachellia caven</i>	115,811
8	<i>Achatocarpus praecox</i>	114,890
9	<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i>	114,890
10	<i>Sapium haematospermum</i>	110,764
11	<i>Lantana camara</i>	106,240
12	<i>Xylosma venosa</i>	100,945
13	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	96,076
14	<i>Celtis spinosa</i>	93,474
15	<i>Morus alba</i>	80,993
16	<i>Urera aurantiaca</i>	80,993
17	<i>Cestrum strigillatum</i>	66,829
18	<i>Cayaponia podantha</i>	66,809
19	<i>Melothria candolleana</i>	66,809
20	<i>Passiflora misera</i>	61,196
21	<i>Passiflora caerulea</i>	61,196
22	<i>Solanum sisymbriifolium</i>	39,671
23	<i>Solanum pilcomayense</i>	39,671

**Apéndice 25:** semillas de plantas ornitócoras colectadas en los sitios de estudio (cuadrícula = 1x1cm).  
**Achatocarpaceae** (1) *Achatocarpus praecox*; **Anacardiaceae** (2) *Schinus johnstonii* (3) *Schinus longifolia* (4) *Schinus molle*; **Apocynaceae** (5) *Tabernaemontana catharinensis*; **Cactaceae** (6) *Cereus forbesii* (7) *Echinopsis* spp. (8) *Harrisia* spp.; **Cannabaceae** (9) *Celtis pallida* (10) *Celtis spinosa*; **Celastraceae** (11) *Maytenus vitis-idaea* (12) *Schaefferia argentinensis*; **Chenopodiaceae** (13) *Holmbergia tweedii*; **Cucurbitaceae** (14) *Cayaponia podantha* (15) *Melothria candolleana*; **Erythroxylaceae** (16) *Erythroxylum cuneifolium*; **Euphorbiaceae** (17) *Sapium haematospermum*; **Lauraceae** (18) *Nectandra angustifolia*; **Meliaceae** (19) *Melia azedarach*; **Menispermaceae** (20) *Cissampelos pareira*; **Moraceae** (21) *Morus alba*; **Myrtaceae** (22) *Eugenia myrcianthes* (23) *Eugenia uniflora* (24) *Myrcianthes cisplatensis* (continúa)



**Apéndice 25 (continuación):** (25) *Myrcianthes pungens*; **Passifloraceae** (26) *Passiflora caerulea* (27) *Passiflora misera*; **Petiveriaceae** (28) *Rivina humilis* var *humilis*; **Polygonaceae** (29) *Coccoloba argentinensis* (30) *Muehlenbeckia sagittifolia*; **Rhamnaceae** (31) *Scutia buxifolia*; **Salicaceae** (32) *Xylosma venosa*; **Santalaceae** (33) *Phoradendron* spp. (34) *Phoradendron quadrangulare*; **Sapindaceae** (35) *Allophyllus edulis* (36) *Paullinia elegans* (37) *Sapindus saponaria*; **Sapotaceae** (38) *Sideroxylon obtusifolium*; **Smilacaceae** (39) *Smilax campestris*; **Solanaceae** (40) *Capsicum chapecoense* (41) *Cestrum strigillatum* (42) *Lycium boerhaviaefolium* (43) *Solanum atropurpureum* (44) *Solanum elaeagnifolium* (45) *Solanum pilcomayense* (46) *Solanum pseudocapsicum* (47) *Solanum sisymbriifolium* (continúa)



**Apéndice 25 (continuación):** **Urticaceae** (48) *Urera aurantiaca*; **Vitaceae** (49) *Cissus verticillata*.

