



Sección de Biología
Universidad de La Laguna

**Variación interindividual en redes de frugivoría y dispersión de semillas
por aves passeriformes**

**Interindividual variation in frugivory and seed dispersal networks by
passerine birds**

Trabajo de Fin de Grado

CARLA LUIS SÁNCHEZ

Tutorizado por Aarón González Castro

Grado en Biología. Junio 2022

Índice

Agradecimientos.....	3
Resumen	4
Abstract.....	4
Introducción.....	5
Objetivos.....	8
Material y Métodos.....	8
Área de estudio	9
Muestreo de las interacciones	9
Creación de las redes de interacción.....	10
Análisis de datos	11
Resultados.....	14
Discusión	19
Conclusiones.....	23
Conclusions	24
Bibliografía.....	24

Agradecimientos

Quisiera expresar mi agradecimiento a mi tutor, Aarón González Castro, por su constante implicación y extrema paciencia, además de su excelente labor como docente. A mi familia, especialmente a mis padres, mi hermana y mi tía, porque sin su esfuerzo y ayuda no habría podido llegar hasta aquí. Y, por supuesto, a Santiago y a mis compañeros biólogos, porque soportar la presión que implica una carrera se hace más llevadero en compañía. Gracias.

Resumen

Tradicionalmente, los estudios sobre redes de dispersión de semillas han considerado que los individuos de una misma especie comparten, además de las características definitorias del grupo, los recursos tróficos, manteniendo así una dieta uniforme dentro de la población. No obstante, en los últimos años, múltiples autores han sugerido que las interacciones entre plantas y animales tienen lugar fundamentalmente a nivel de individuos y que están estrechamente relacionadas con características ecomorfológicas. En este estudio se investigó, desde una perspectiva de redes ecológicas, el patrón de consumo de frutos por parte de aves individuales en un reducto de bosque termoesclerófilo. Los resultados demuestran la evidente existencia de diferencias interindividuales en el uso de los recursos, pudiéndose incluso clasificar a los diferentes individuos en distintos grupos independientemente de la especie a la que pertenezcan. De esta manera, además de probar que las especies generalistas, en cuanto a la dieta, son el resultado de sumar lo que consume un conjunto de individuos especialistas, se ha llegado a la conclusión de que el patrón de interacciones no es aleatorio, por lo que hay aspectos ecológicos y biológicos que deben estar influyendo en el uso de los recursos por parte de los individuos. Sin embargo, con los datos de los que se dispone, no se ha podido esclarecer cuál de esos factores podría ser el determinante.

Palabras clave: aves frugívoras; bosque termoesclerófilo; interacción planta-animal; nicho trófico; redes mutualistas.

Abstract

Traditionally, studies about seed dispersal networks have considered that individuals of the same species share, besides their defining characteristics as a group, trophic resources, thus maintaining a uniform diet within the population. However, in recent years, a huge number of authors have suggested that interactions between plants and animals occur mainly at the individual level and are closely related with ecomorphological traits. In this study, from an ecological networks' perspective, it has been investigated the pattern of fruit consumption by individual birds in a thermosclerophilous woodland. Results show the obvious existence of interindividual

differences in the use of the resources, even being able to group individual birds into different groups regardless which species they belong. Thus, in addition to prove that generalist species, in terms of diet, are the result of collecting what a group of specialist individuals eat, it has been concluded that the interaction pattern is not random, so there are ecological and biological traits that must be affecting the resource use by individuals. However, based on the available data, it was not possible to clarify which of these factors might be determinant.

Key words: frugivore birds; thermosclerophilous woodland; plant-animal interaction; trophic niche; mutualistic networks.

Introducción

Las interacciones mutualistas o mutualismos son, por definición, aquellas interacciones entre individuos de distintas especies en las cuales ambas partes se ven beneficiadas (Bascompte, 2019; Boucher et al., 1982). Estas interacciones se distribuyen ampliamente por el mundo (Bascompte y Jordano, 2014), pudiéndose encontrar tanto en los grandes bosques tropicales como en el diminuto tracto digestivo de una termita (Boucher et al., 1982). Por esta razón, no cabe duda del porqué algunos autores defienden que las relaciones mutualistas llevan jugando un papel muy importante en la diversificación de la vida desde su aparición en el planeta (Bascompte y Jordano, 2014; Bascompte, 2019; Ehrlich y Raven, 1964).

Uno de los pioneros en la descripción de las interacciones mutualistas fue Darwin, quien, en su obra “*On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects and on the Good Effect of Intercrossing*”, manifiesta su absoluta fascinación por cómo se amoldan entre sí las morfologías de algunas orquídeas y de aquellos insectos que las polinizan (Bascompte y Jordano, 2014; Bascompte, 2019; Darwin, 1862). A partir de ese momento hasta la actualidad, son muchos los autores que han centrado sus esfuerzos en la documentación y comprensión de las relaciones mutualistas entre especies desde una perspectiva tanto ecológica como evolutiva (Bascompte y Jordano, 2014; Bronstein et al., 2006; Chomicki et al., 2019; Herre et al., 1999).

Uno de los tipos de interacciones mutualistas más conocidos es el de la dispersión de semillas mediada por animales frugívoros (p. ej., Dennis et al., 2007; Fleming y Estrada, 2012; Jordano, 2014). Este tipo de relaciones da lugar a la dispersión de las semillas contenidas en el interior de frutos carnosos (*sensu lato*) cuando estos son consumidos por los animales (endozoocoria). Por su parte, la planta les proporciona el conjunto de nutrientes contenidos en la estructura carnosa alrededor de la semilla (pulpa, arilo o eleosoma). Entre los animales dispersores de semillas cabría destacar la importancia de vertebrados como aves, mamíferos y reptiles (Stiles, 2000) y, entre los insectos, a las hormigas (Bronstein et al., 2006; Handel y Beattie, 1990). Desde la década de los 80 del siglo pasado, el número de trabajos científicos encaminados a entender los procesos ecológicos y evolutivos asociados a la endozoocoria se ha incrementado considerablemente (Forget et al., 2011), destacando los trabajos sobre frugivoría y dispersión de semillas en ecosistemas tan diversos como los trópicos y los bosques mediterráneos (p. ej., Herrera, 1995; 2002; Howe y Smallwood, 1982).

Sin embargo, lejos de ser elementos aislados, estas interacciones entre plantas y animales en un ecosistema pueden solaparse en el espacio y el tiempo, dando lugar a un complejo entramado de interacciones, formando así lo que ha dado en llamarse redes de interacciones mutualistas o redes mutualistas (Bascompte y Jordano, 2014). Básicamente, en una red mutualista de frugivoría y dispersión de semillas tenemos dos grupos de especies: las plantas productoras de fruto carnoso, por un lado, y los animales frugívoros por el otro. Visualmente, cada una de estas especies (tanto vegetales como animales) podrían representarse como nodos, mientras que las interacciones entre especies serían representadas como enlaces o “*links*” (Fig. 1).

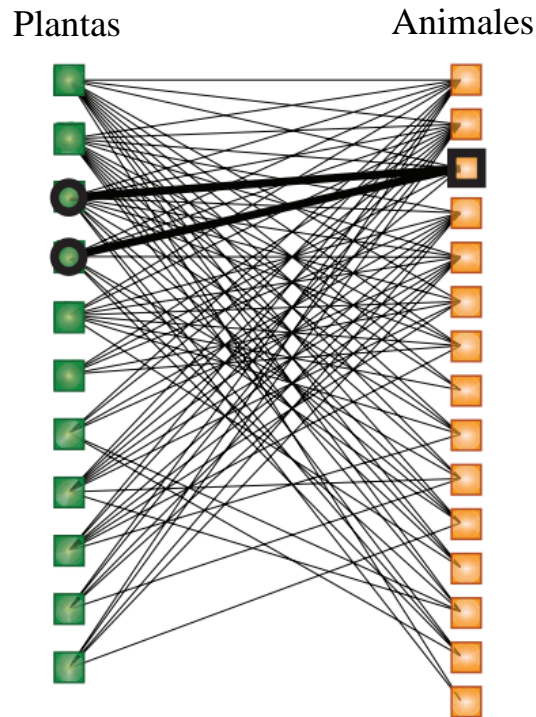


Fig. 1. Red de interacciones en la que los cuadrados son los nodos que representan a las diferentes especies vegetales (verde) y animales (naranja) y las líneas que unen diferentes especies son los *links* que denotan una interacción entre ambas. En negrita se destaca las interacciones del animal 3 con las plantas 3 y 4. Adaptado de Bascompte y Jordano (2014).

Este uso de la teoría de redes ha permitido describir de múltiples formas los patrones de interacciones mutualistas planta-animal, como la polinización o la dispersión de semillas. Por ejemplo, gracias a la teoría de redes, hemos sido capaces de identificar especies clave para la comunidad, cuáles son generalistas (interactúan con mayor diversidad de especies) o cuáles especialistas (interactúan con un rango reducido de especies) (Blüthgen et al., 2006). Incluso, la teoría de redes ha sido de utilidad para estimar la estabilidad de las comunidades frente a la extinción de las especies mutualistas y sus interacciones (Kaiser-Bunbury et al., 2010; Memmott et al., 2004; Vieira y Almeida-Neto, 2015).

A pesar de la gran popularidad con que ha contado la teoría de redes para entender las consecuencias ecológicas y evolutivas de las interacciones mutualistas a nivel de comunidad (Bascompte y Jordano, 2014), su uso no está exento de cierta crítica ya que, mientras que las interacciones planta-animal ocurren fundamentalmente a nivel de individuos, casi todos los trabajos sobre este tipo de interacciones, desde un enfoque de redes ecológicas, ignoran la variación interindividual en el uso de los recursos (Araújo et al., 2010; Tonos et al., 2021).

Tradicionalmente, se ha considerado que individuos de una misma especie tienden a tener una ecología similar (Svanbäck y Bolnick, 2005), llegando incluso a compartir recursos tróficos (Stephens y Krebs, 2019). No obstante, casi desde los inicios de la Ecología como disciplina científica, Lomnicki (1978) ya proponía la necesidad de tener en cuenta las variaciones interindividuales en el uso de los recursos. Por ello, se ha hecho cada vez más importante tener en cuenta las diferencias intraespecíficas a la hora de estudiar las redes de interacción ecológicas (Araújo et al., 2008; 2010; Benitez-Malvido et al., 2016; Bolnick et al., 2003; Cantor et al., 2013; Pires et al., 2011; Tonos et al., 2021).

Objetivos

En base a lo anteriormente expuesto, el objetivo general de este trabajo es evaluar la estructura de la red de interacciones planta-frugívoro basándonos en el uso de los recursos (frutos) por parte de cada ave individual, independientemente de la especie a la que pertenezca. Para ello, se abordarán los siguientes objetivos específicos:

1. Estudiar la variación interindividual del consumo de frutos por parte de cada ave como individuo independiente y ver si éste puede estar afectado por características ecomorfológicas como la anchura de las comisuras del pico.
2. Detectar si los individuos tienden a agruparse en “*clusters*”, también llamados módulos, en función de los recursos consumidos y caracterizar la composición específica de cada uno de esos “*clusters*”.
3. Analizar si el origen de estos módulos está influenciado por la anchura de las comisuras del pico, independientemente de que los individuos agrupados entre sí pertenezcan o no a la misma especie de paseriforme.

Material y Métodos

El presente Trabajo de Fin de Grado, aunque presenta resultados inéditos, ha sido llevado a cabo mediante el análisis estadístico de los datos obtenidos por mi tutor durante su período de Tesis Doctoral. No obstante, se estima oportuno, no solo presentar los

métodos estadísticos, si no realizar una descripción del procedimiento que ha permitido obtener los datos expuestos en este trabajo.

Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo desde junio de 2008 hasta mayo de 2009 en la localidad de Los Adernos, en el término municipal de Buenavista del Norte, localizado en el noroeste de la isla de Tenerife (UTM: 28R 317523 E/3138253 N, 220 m.s.n.m.). El área de estudio consiste en un reducto de bosque termoesclerófilo de unas 4 hectáreas caracterizado por un clima de tipo mediterráneo, con una precipitación media anual que varía entre 200 y 400 mm y con una temperatura media anual que oscila entre los 16 y 19°C (Marzol, 2000).

El ecosistema destaca por su riqueza en especies vegetales productoras de frutos carnosos, como son: *Asparagus scoparius* (Convallariaceae), *Bosea yervamora* (Amaranthaceae), *Bryonia verrucosa* (Cucurbitaceae), *Canarina canariensis* (Campanulaceae), *Heberdenia excelsa* (Myrsinaceae), *Jasminum odoratissimum* (Oleaceae), *Pistacia atlantica* (Anacardiaceae), *Rhamnus crenulata* (Rhamnaceae), *Rubia fruticosa* (Rubiaceae), *Ruta pinnata* (Rutaceae), *Scilla haemorrhoidalis* (Hyacinthaceae), *Tamus edulis* (Dioscoreaceae), *Withania aristata* (Solanaceae) y las introducidas *Opuntia maxima* y *O. tomentosa* (Cactaceae).

Entre la fauna vertebrada dispersora de semillas, destacamos el grupo de aves paseriformes formado por *Sylvia atricapilla* (Sylvidae), *S. melanocephala* (Sylvidae), *Turdus merula* (Turdidae) y *Erithacus rubecula* (Turdidae). Además, también están presentes *Cyanistes teneriffae* (Paridae), *Serinus canarius* (Fringillidae) y *Fringilla coelebs* (Fringillidae); sin olvidar la presencia de otro frugívoro, como es el lagarto tizón *Gallotia galloti* (Lacertidae).

Muestreo de las interacciones

Para detectar las interacciones de frugivoría y dispersión de semillas entre las aves paseriformes y las plantas productoras de fruto carnoso se capturaron aves mediante el uso de redes de niebla. Durante el período antes mencionado, con una frecuencia quincenal, se instalaron seis redes de niebla distribuidas por el área de estudio, las cuales estuvieron operativas desde el amanecer hasta el atardecer. El esfuerzo de muestreo fue constante a lo largo de todo el período de estudio.

Cada vez que un ave era capturada, se mantenía durante unos 30 minutos en bolsas de anillamiento, ya que este es el tiempo medio que un ave puede retener semillas después de haber consumido un fruto (Herrera, 1984). Tras ese periodo, el ave era identificada a nivel específico, anillada con anillas metálicas de código único y se le tomaban medidas biométricas, como la anchura de comisuras en la base del pico, antes de su liberación. Finalmente, se colectaba la muestra fecal (o regurgitada) contenida en la bolsa de anillamiento y se introducía en un tubo Eppendorf para su posterior análisis en el laboratorio.

Una vez en el laboratorio, con la finalidad de identificar y cuantificar los frutos consumidos, todas las muestras fueron analizadas con una lupa binocular (16×) para identificar las semillas, y con un microscopio óptico para identificar los restos de tejidos epicárpicos, siguiendo para esto último, la metodología propuesta por Herrera y Jordano (1981). Para poder identificar las semillas y tejidos a nivel específico se utilizaron colecciones de referencia existentes en el Grupo de Ecología y Evolución en Islas (IPNA-CSIC). En el caso de las tuneras (*Opuntia* spp.), la identificación solo se pudo realizar a nivel de género debido a la dificultad que supuso distinguir las semillas de cada una de las especies.

Creación de las redes de interacción

Para cada muestra se estimó, siguiendo a Herrera y Jordano (1981), el número mínimo de frutos que había consumido el individuo capturado. Con estos datos se procedió a rellenar una matriz de interacciones (con los animales en filas y las especies vegetales en columnas) en las que el número de cada celda representaba la cantidad de frutos de cada especie vegetal consumidos por cada animal. De esta matriz se hicieron dos versiones: una en la que cada fila representaba una especie de ave (agrupando a todos los individuos de una misma especie) y otra en la que cada fila correspondía a un ave individual, independientemente de la especie que se tratase. A partir de esas matrices se crearon, respectivamente, dos redes de interacción: en la primera, cada nodo animal representa a una especie de pájaro interactuando con los diferentes nodos (especies) vegetales; la segunda, se trata de una red de uso individual de los recursos, en la que cada nodo animal es un pájaro individual interactuando con las diferentes especies (nodos) vegetales.

Análisis de datos

Variación interindividual del consumo de frutos. Para medir la variación interindividual del consumo de frutos en las distintas aves se utilizó el índice E, el cual mide el solapamiento de la dieta entre pares de individuos (Araújo et al., 2008). El rango de este índice varía entre 0 y 1; valores iguales o cercanos a 0 indicarán una escasa variación interindividual (o, lo que es lo mismo, un alto solapamiento entre individuos en lo que respecta a los frutos consumidos) (Fig. 2a), mientras que valores iguales o cercanos a 1 indicarán una gran variación interindividual (Fig. 2b, 2c y 2d) (Araújo et al., 2008; 2010).

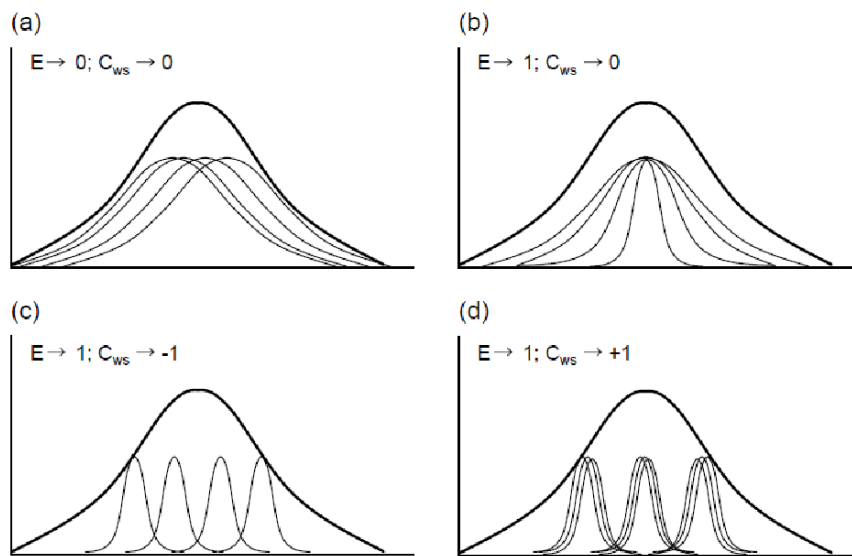


Fig. 2. Ilustración que muestra cuatro alternativas posibles para la variación interindividual (E) y el coeficiente de agrupamiento (C_{ws}) de las dietas individuales (curvas delgadas) con respecto a la dieta si se considera el conjunto de los individuos (curva en negra): (a) existe un gran solapamiento entre las dietas de los distintos individuos por lo que no se diferencian *clusters* o grupos de individuos; (b) las dietas de los individuos no se agrupan en *clusters*, pero el solapamiento entre individuos disminuye porque los recursos usados por los individuos más especialistas (curvas más estrechas) son un subconjunto de los recursos usados por los individuos más generalistas (curvas más anchas); (c) existe una sobredispersión de los individuos debido a que cada individuo consume recursos muy diferentes al resto; (d) existen grupos de individuos que usan los mismos recursos (sus dietas coinciden) formando *clusters* que, a su vez, se diferencian de otros grupos de individuos. Adaptado de Araújo et al., 2010 (p. 82).

Obviamente, un mayor número de recapturas de individuos puede llevar a una mayor amplitud de dieta (o de frutos consumidos) que en el caso de individuos con escasas o nulas recapturas. Por esta razón, se comprobó si existía correlación entre el índice PS_i de especialización individual de cada ejemplar y el número de veces que había sido capturado. El índice PS_i mide el solapamiento de la dieta de cada individuo con

respecto a la dieta del conjunto de individuos, dicho de otra manera, funciona como una medida de amplitud de nicho trófico; varía entre 0 (mayor especialización del individuo) y 1 (menor especialización del individuo) (Bolnick et al., 2002). Una relación positiva entre PS_i y el número de capturas indicaría que, a mayor número de veces recapturado, más generalista podría resultar un individuo. En nuestro caso, a pesar de que fueron pocos los individuos recapturados (13 recapturas de un total de 153 individuos, mayoritariamente de la especie *Erithacus rubecula*), se observó cierta correlación positiva y significativa entre el PS_i de cada individuo y el número de veces que fue capturado ($r_s = 0,18$; $P = 0,04$). Por ello, para evitar posibles sesgos introducidos por la cantidad de recapturas, el análisis se hizo con las muestras de una única captura por individuo. En el caso de los individuos recapturados (para los que hubo varias muestras), se seleccionaron al azar los datos correspondientes a una única captura y, por tanto, a una única muestra.

Ciertamente, la variación observada en la dieta puede surgir a partir de individuos seleccionando recursos aleatoriamente. Esto puede hacer que el patrón observado de interacciones no esté determinado por un factor ecológico o biológico, especialmente si la información en la dieta de cada individuo es limitada, como es el caso de este estudio. Por lo tanto, para ver si el nivel de variación de la dieta observada difería significativamente de lo que cabría esperar por puro azar, el valor empírico observado del índice E fue testado contra una distribución nula de valores de E. Para ello, se utilizó el procedimiento de *bootstrap*, en el que a cada individuo se le asignó el mismo número observado de frutos consumidos, con la diferencia de que, en los remuestreos (iteraciones del *bootstrap*), la identidad de la especie vegetal se obtuvo aleatoriamente a partir de la dieta de todos los individuos capturados mediante un muestreo multinomial (Araújo et al., 2008; 2010). Para crear el modelo nulo se utilizaron 1000 iteraciones. Calculando E para cada iteración, la hipótesis nula (es decir, la variación interindividual observada se debe al puro azar) podría ser rechazada si el valor observado de E fuese mayor que el 95% de los valores nulos obtenidos mediante las iteraciones.

Dado que las especies con mayor tamaño de comisuras tienden a consumir una mayor variedad de frutos (González-Castro et al., 2015), cabría esperar que estos individuos presenten una menor especialización en su dieta frugívora (valores del índice PS_i más cercano a 1). Por lo tanto, para ver si el mismo razonamiento sería aplicable a aves individuales, se realizó un test no paramétrico de correlación de Spearman entre el

ancho de las comisuras de cada individuo y el índice de amplitud de su dieta (PS_i). Se optó por este método no paramétrico debido a la distribución no normal de estas dos variables.

Agrupamiento. Se entiende como agrupamiento o *clustering* al fenómeno por el cual tienden a formarse grupos o *clusters* de individuos que presentan similitudes en su dieta. En este caso, serían grupos de individuos que tienden a consumir los mismos frutos. Este parámetro se mide con el índice C_{ws} , cuyos valores varían entre -1 y +1 (Araújo et al., 2008). C_{ws} será negativo y tenderá a -1 cuando la variación de la dieta es continua, es decir, los diferentes individuos se reparten los recursos entre sí a lo largo de todo un continuo, prácticamente sin solapar sus dietas (Fig. 2c). Por el contrario, será positivo y tenderá a +1 cuando, dentro del mismo grupo o especie, exista individuos con dietas similares entre sí, pero diferentes a la dieta de otros grupos de individuos (Fig. 2d). Por otro lado, C_{ws} será igual a 0 cuando las dietas de los diferentes individuos se solapen entre sí y, a su vez, con la del conjunto de todos ellos (Fig. 2a y 2b).

La significación de los valores de C_{ws} (tanto positivos como negativos) puede comprobarse de una forma similar a la descrita para el índice E. Calculando C_{ws} para cada remuestreo mediante *bootstrap* (realizándose también 1000 iteraciones), se puede considerar que existe evidencia significativa de agrupamiento si el valor observado de C_{ws} es mayor que 0 y mayor que el 97.5% de los valores nulos de C_{ws} . Sin embargo, se debe considerar como evidencia de sobredispersión de los datos si el valor observado de C_{ws} es menor que 0 y menor que el 97.5% de los valores nulos de C_{ws} .

El cálculo de los índices E, PS_i y C_{ws} , así como su significación comparada con el modelo nulo fue realizada con el paquete “RInSp” (Zaccarelli et al., 2013) para R (R Development Core Team, 2021).

Modularidad y caracterización de módulos. Muy relacionado con el agrupamiento o *clustering*, está el concepto de “modularidad”, muy utilizado en el contexto de las redes mutualistas. Este término hace referencia a la presencia de módulos dentro de la red de interacciones, de forma que, en nuestro caso, los individuos dentro de un módulo comparten las especies vegetales con las que interactúan, pero a su vez, difieren de las especies vegetales con las que interactúan los individuos ubicados dentro de otros módulos. Por lo tanto, la presencia de *clustering* o agrupamiento significativo,

podría ser un indicio de estar ante una red modular de interacciones. Dicho de otra manera, un *cluster* podría ser considerado también como un módulo.

Para saber si este era el caso, así como para conocer el número de módulos dentro de la red de interacciones e identificar a los individuos implicados dentro de cada uno de esos módulos, se usaron las funciones ‘computeModules’ y ‘printModuleInformation’, del paquete “bipartite” (Dorman et al., 2008) para R (R Development Core Team, 2021). Conociendo las medidas biométricas y la especie de ave a la que pertenece cada individuo (datos obtenidos durante la fase de campo), es posible averiguar si los individuos con medidas de comisuras similares tienden a consumir los mismos frutos y, por tanto, a agruparse dentro de un mismo módulo, independientemente de la especie a la que pertenezcan. Para dilucidar esta cuestión se realizó un análisis estadístico mediante un GLM (*Generalized Linear Model*) en el que se comprobó si el ancho de las comisuras (variable respuesta) variaba significativamente entre módulos y entre especies de aves (variables explicativas). Para saber el nivel de significación de las variables “módulo” y “especie”, así como de la interacción entre ambas se utilizó la función “Anova” del paquete “car” (Fox y Weisberg, 2019) para R (R Development Core Team, 2021).

Resultados

Un total de cuatro especies de paseriformes fueron capturadas (*Sylvia atricapilla*, *S. melanocephala*, *Turdus merula* y *Erithacus rubecula*) y en sus muestras fecales o regurgitadas se identificaron semillas y restos de frutos de doce especies vegetales: *Asparagus scoparius*, *Bosea yerbamora*, *Canarina canariensis*, *Heberdenia excelsa*, *Jasminum odoratissimum*, *Pistacia atlantica*, *Rhamnus crenulata*, *Rubia fruticosa*, *Withania aristata*, *Ficus carica*, *Phoenix canariensis* y *Opuntia* spp. A partir de estos datos, se generaron dos redes de interacciones: una en la que cada nodo animal se corresponde con una especie de paseriforme (Fig. 3a) y otra en la que cada nodo animal se corresponde con un individuo de ave (Fig. 3b). En dichas redes se observa que la anchura de los nodos es proporcional a la combinación entre el número de especies vegetales consumidas y la frecuencia con la que se producen las interacciones; la anchura de los *links* únicamente depende de la frecuencia de interacción. Por ejemplo, en el caso de la Fig. 3a, *S. atricapilla* es la especie de ave que consume una mayor variedad de frutos

(11 de 12 especies vegetales), no obstante, el nodo de *E. rubecula* (que consume 9 de 12 especies vegetales) es más ancho, ya que tiene una mayor frecuencia de consumo de aquellas especies vegetales incluidas en su dieta, principalmente *H. excelsa*.

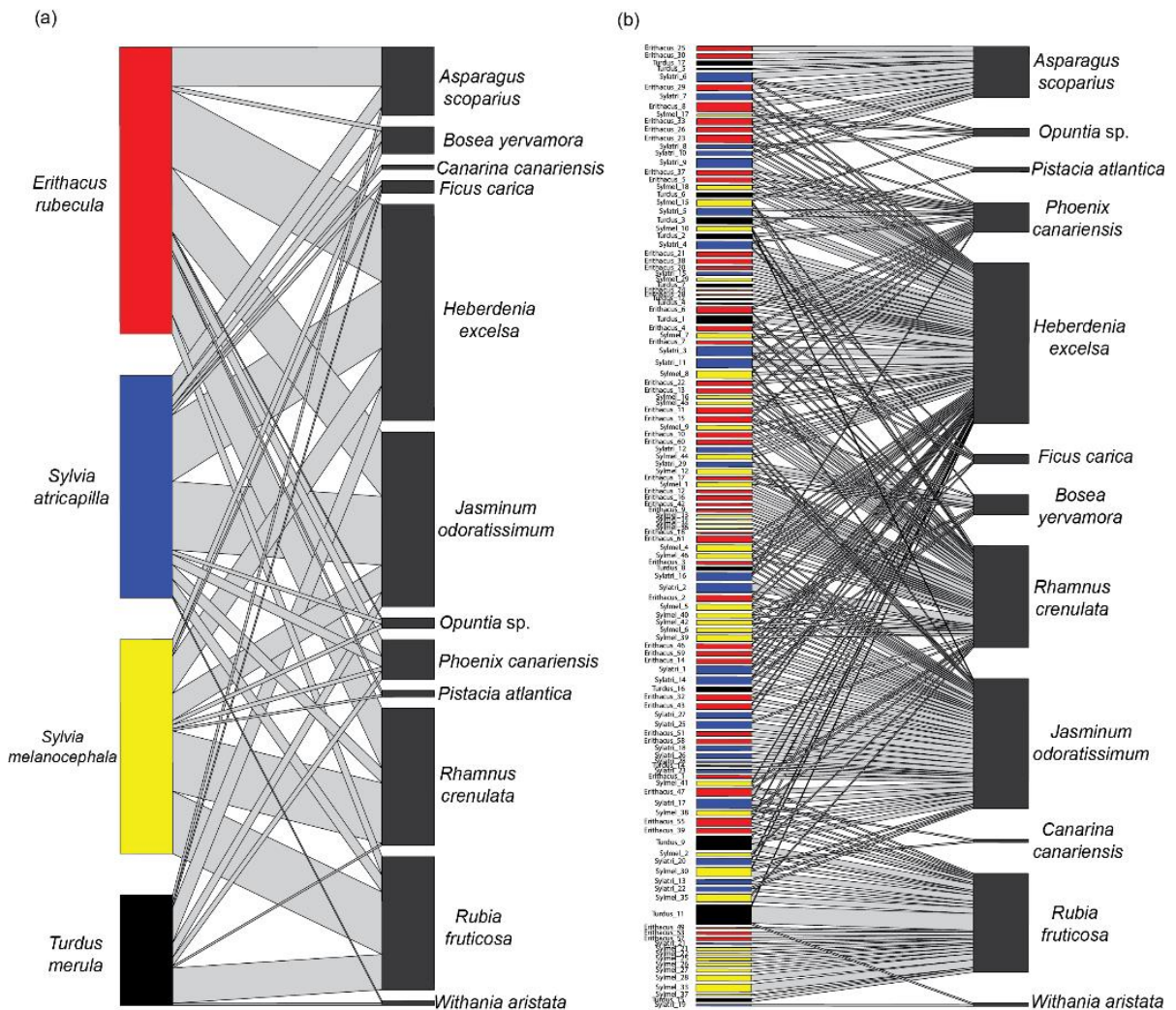


Fig. 3. a) Red de interacciones en la que los nodos de la izquierda representan las distintas especies de aves (*Erithacus rubecula* [rojo], *Sylvia atricapilla* [azul], *S. melanocephala* [amarillo], *Turdus merula* [negro]) y los nodos de la derecha (gris oscuro) representan las distintas especies vegetales con las que interactúan. b) Red de interacciones en la que los nodos de la izquierda representan cada ejemplar de ave capturado (*Erithacus rubecula* [rojo], *Sylvia atricapilla* [azul], *S. melanocephala* [amarillo], *Turdus merula* [negro]) y los nodos de la derecha (gris oscuro) representan las distintas especies vegetales con las que interactúan.

En lo que respecta al consumo de frutos por parte de cada individuo, se observó que existía una amplia variación interindividual ($E = 0,773 P < 0,01$; Fig. 4). Sin embargo, no se observó que los individuos con mayor anchura en sus comisuras tuviesen una mayor amplitud de dieta en lo que al consumo de frutos se refiere ($r_s = -0,01$; $P = 0,95$; Fig. 5).

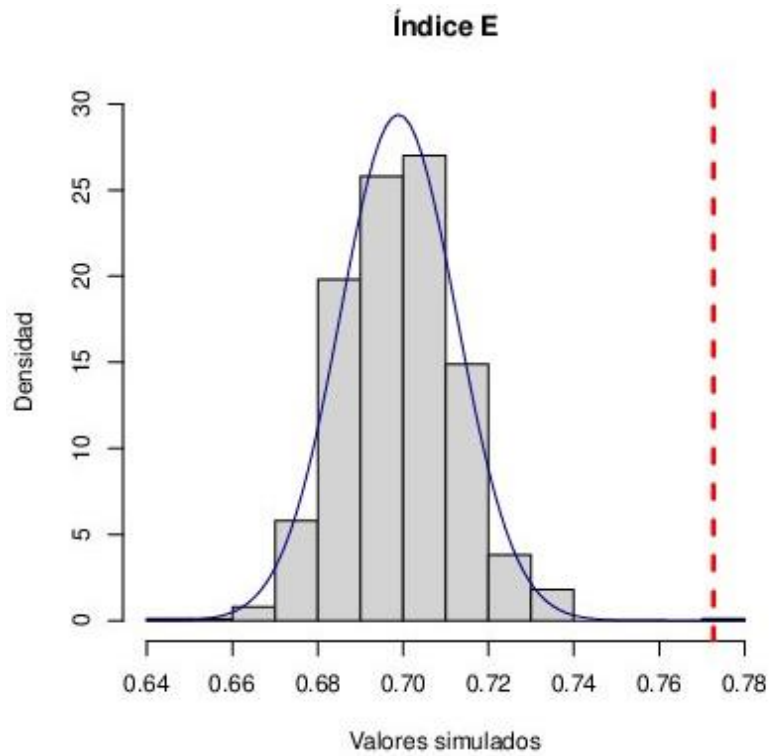


Fig. 4. Distribución de valores simulados de E mediante *bootstrap* y su función de densidad; el valor observado ($E = 0,773$) se representa con una línea roja discontinua.

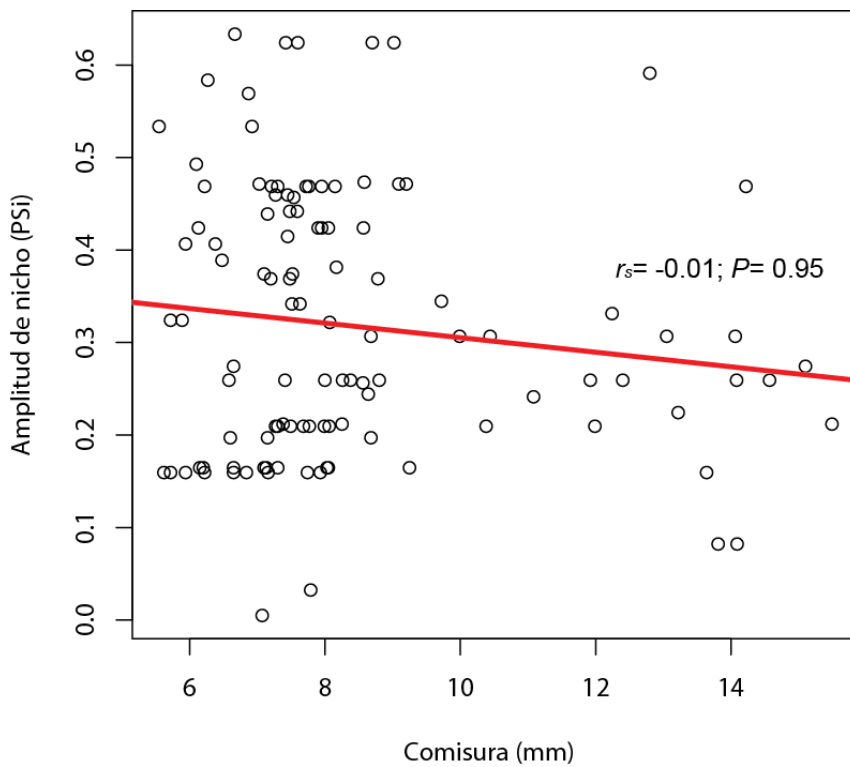


Fig. 5. Relación negativa entre la amplitud de nicho trófico de cada individuo (índice PSi) y la anchura de sus comisuras. Se muestra el coeficiente de correlación (rho de Spearman) y su nivel de significación (P).

Asimismo, los resultados indican que el conjunto de individuos presenta una tendencia positiva a agruparse en *clusters* en función de los frutos que consumen ($C_{ws} = 0,267$ $P < 0,01$; Fig. 6). En consonancia con este resultado, se observó que los distintos individuos de aves se agruparon, independientemente de la especie a la que pertenecían, en cinco módulos diferentes caracterizados por un consumo diferenciado de las distintas especies de vegetales (Fig. 7).

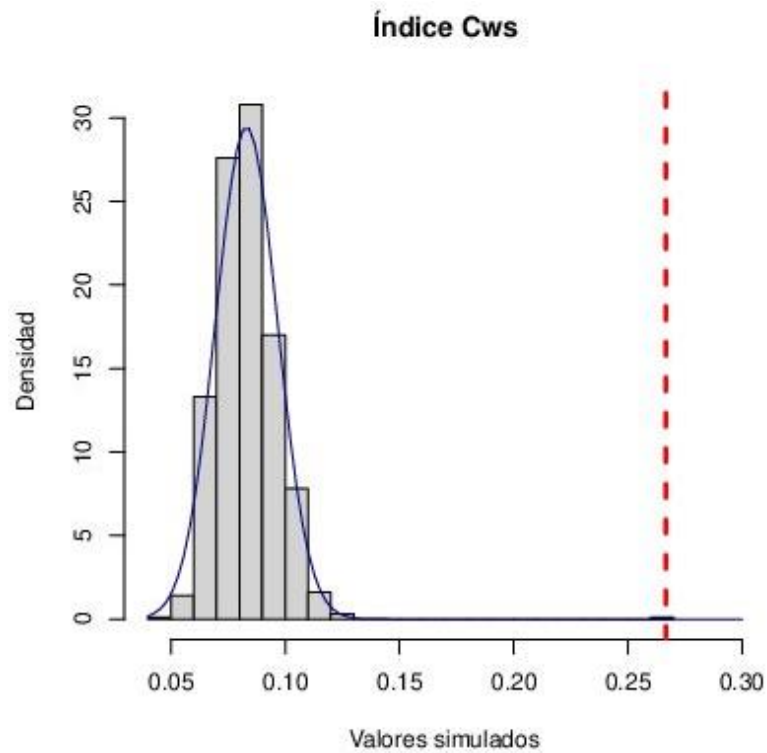


Fig. 6. Distribución de valores simulados de C_{ws} mediante *bootstrap* y su función de densidad ; el valor observado ($C_{ws} = 0,267$) se representa con una línea roja discontinua.

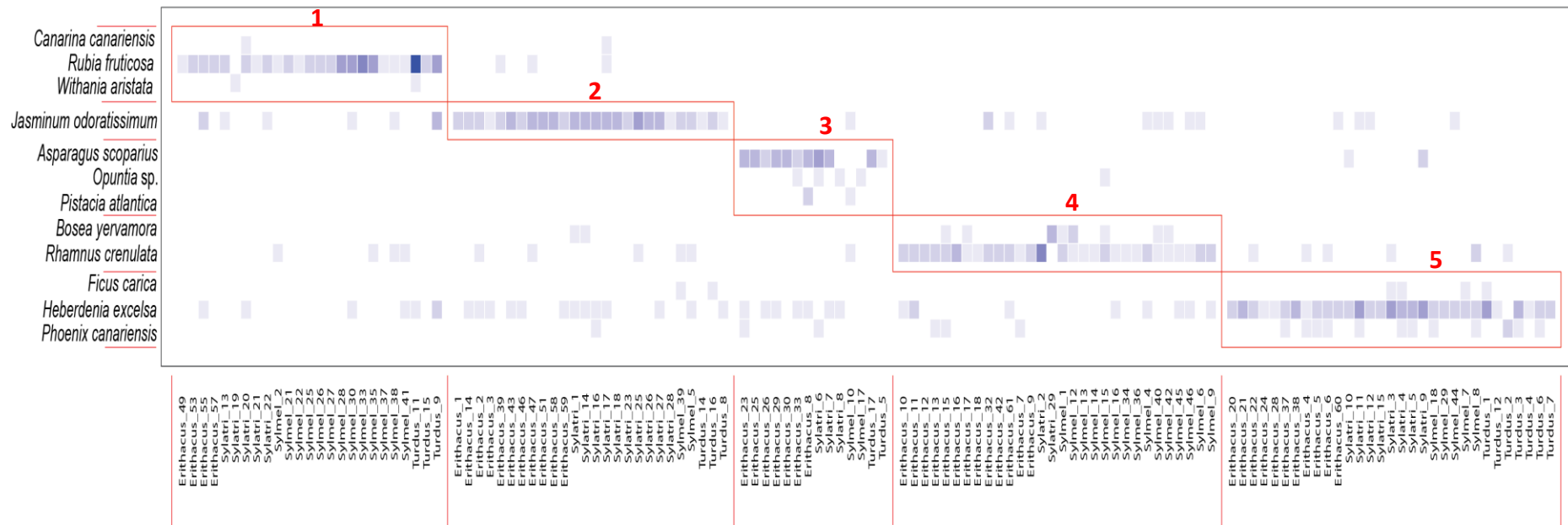


Fig. 7. Caracterización de los módulos formados por los individuos capturados (columnas) en función del consumo de frutos (filas). Se observa, de izquierda a derecha, un total de cinco módulos (recuadros rojos), en los que las aves capturadas destacan por el consumo de: *C. canariensis*, *R. fruticosa* y *W. aristata* (módulo 1); *J. odoratissimum* (módulo 2); *A. scoparius*, *Opuntia* spp. y *P. atlántica* (módulo 3); *B. yervamora* y *R. crenulata* (módulo 4); *F. carica*, *H. excelsa* y *P. canariensis* (módulo 5).

Los resultados del GLM, demuestran que la variación en el ancho de las comisuras del pico es explicada significativamente por la variable “especie” ($\chi^2 = 489,13$; $g.l. = 3$; $P < 0,001$; Fig. 8a) y la variable “módulo” ($\chi^2 = 28,11$; $g.l. = 4$; $P < 0,001$; Fig. 8b); no obstante, el efecto de la interacción de ambas variables explicativas no fue significativo ($\chi^2 = 16,92$; $g.l. = 10$; $P = 0,08$).

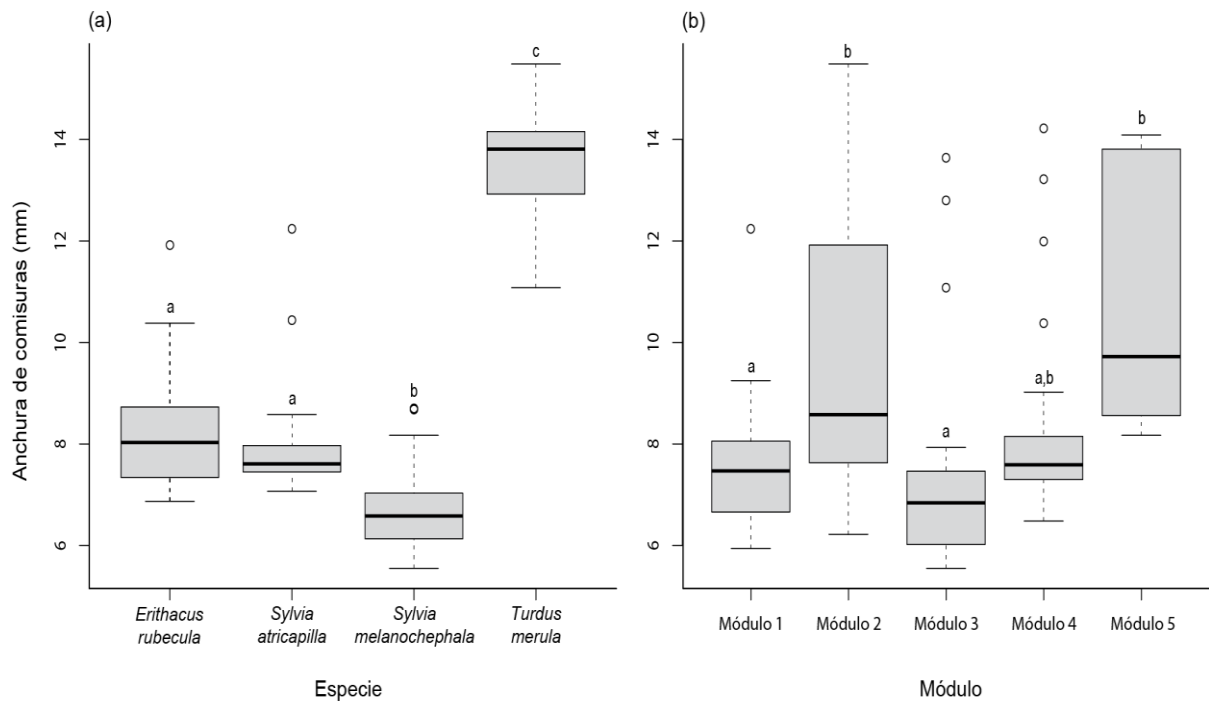


Fig. 8. Valor de anchura de las comisuras del pico en función de las diferentes especies de aves (a) y del módulo de interacciones en el que se ve implicada cada ave individual (b). Las letras minúsculas en lo alto de cada caja indican diferencias estadísticamente significativas entre pares de especies o módulos para un nivel de significación $\alpha = 0,05$.

Discusión

Los resultados obtenidos muestran que el consumo de frutos por parte de los diferentes individuos presenta un escaso solapamiento entre sí, indicando una amplia variación interindividual (Fig. 4). Asimismo, se observa una tendencia positiva del conjunto de aves a agruparse en *clusters* o módulos en base al consumo de unos frutos determinados (Fig. 6 y Fig. 7). No obstante, resulta curioso el hecho de que esos módulos no correspondan con cada una de las especies de aves que se muestran en la figura 3a, sino más bien a una mezcla de individuos cuyo patrón de consumo de frutos es similar independientemente de la especie a la que pertenezcan (Fig. 7). Estos resultados vienen a corroborar la necesidad de considerar las variaciones interindividuales, incluso en estudios de redes de interacción, ya que muchas

poblaciones naturales no son homogéneas en cuanto al uso de los recursos (Araújo et al., 2008, 2010).

La mayor parte de los conocimientos acerca de las redes tróficas no abordan eficazmente la variabilidad de la dieta dentro de las poblaciones (Pires et al., 2011), lo que proporcionan resultados que dificultan la comprensión de los sistemas ecológicos. Por lo tanto, en este caso, si únicamente tuviéramos en cuenta la figura 3a), podríamos concluir de manera errónea que cada una de las especies presenta un carácter generalista, es decir, que consumen un amplio rango de especies vegetales. Sin embargo, si se atiende a la red de interacciones que considera lo que consume cada individuo por separado (Fig. 3b), podemos observar la tendencia de los individuos de cada una de esas especies a disgregarse. De esta manera, se demuestra que, aquellas especies consideradas como generalistas, realmente podrían ser el resultado de sumar lo que consumen aquellos individuos más especialistas que se alimentan de un pequeño rango de especies vegetales (Araújo et al., 2010; Svanbäck y Bolnick, 2007; Werner y Sherry, 1987; West, 1986; 1988).

Las diferencias interindividuales en la dieta de cada especie pueden surgir de la combinación de variables extrínsecas, relacionadas con el contexto ecológico, y variables intrínsecas, dependientes del propio individuo (Tonos et al., 2021). Por lo tanto, la interacción simultánea entre ambos tipos de variables llevaría a la distinción de nichos individuales, dando como resultado una población heterogénea en lo que respecta al consumo de recursos por parte de cada individuo (Bolnick et al., 2003; Bolnick, et al., 2007; Glasser, 1982; Robinson y Wilson, 1998; Robinson, 2000; Schindler et al., 1997).

Como variables extrínsecas se entienden todos aquellos factores que están relacionados con el entorno donde habitan las aves consideradas en este estudio. Uno de esos factores extrínsecos podría ser la fluctuación en la disponibilidad de los distintos recursos a través del espacio y el tiempo (Benitez-Malvido et al., 2016; Durell, 2000; Pires et al., 2011). Por ejemplo, existen parches en el área de estudio que son muy heterogéneos, con gran riqueza de especies, mientras que hay otros muy homogéneos donde predominan una o dos especies (A. González Castro, comunicación personal). Por otra parte, en el bosque termoesclerófilo, hay algunas especies vegetales, como *R. fruticosa* y *H. excelsa* cuyas cosechas de fruto no se agotan (no son todos consumidos y muchos se acaban pudriendo en las plantas), pero también hay otras, como *R. crenulata*, cuyas cosechas sí se agotan (véase González-Castro et al., 2012 y su material suplementario). De esta manera, en un espacio o momento determinado, cada individuo, puede verse expuesto a una serie de recursos tróficos diferentes de los que estarán disponibles para

otros individuos, llevando así a una mayor variación interindividual de la dieta (Araújo et al., 2008; Pires et al., 2011; Svanbäck y Bolnick, 2005).

Otro aspecto extrínseco que puede influir, en este caso sobre los diferentes módulos, es la estacionalidad. Para que se produzca una interacción planta-animal, la fenología de fructificación debe coincidir con la presencia de los animales (González-Castro et al., 2012; Jordano, 2014). Por lo tanto, cabría esperar que dentro de cada módulo coincidieran las aves capturadas con las especies vegetales que están fructificando en un mismo momento. Sin embargo, hay plantas como *P. atlantica*, *R. crenulata* o *J. odoratissimum* que aparecen en módulos diferentes, a pesar de que sus fructificaciones ocurren simultáneamente (véase González-Castro et al., 2012 y su material suplementario). Por otro lado, si la estacionalidad jugase un papel determinante a la hora de configurar los módulos, especies vegetales como *P. canariensis* o *H. excelsa*, no deberían aparecer asociadas a ningún módulo en concreto ya que pueden tener frutos maduros disponibles durante todo el año (González-Castro et al., 2012; A. González Castro, comunicación personal). Esta falta de concordancia en los módulos, nos sugiere que podrían existir otros factores que influyen en la selección de los frutos por parte de las aves, como podría ser la composición química de los mismos (González-Castro et al., 2015; Jordano, 1995a). Sin embargo, frutos con una cantidad de lípidos muy similares, como *R. fruticosa*, *A. scoparius* o *R. crenulata*, aparecen en diferentes módulos, mientras que *C. canariensis*, *R. fruticosa* y *W. aristata*, cuyas cantidades de fibra y de azúcares difieren bastante entre sí (A. González Castro, comunicación personal), coinciden en un mismo módulo. Por ello, tal vez el *quid* de la cuestión se encuentre en otro tipo de factores.

Por otra parte, se entienden como factores intrínsecos aquellos rasgos, bien fenotípicos o sociales, que son propios de cada individuo. En el caso de las interacciones de frugivoría y dispersión de semillas, una de las características fenotípicas más importantes, especialmente en el caso de las aves, es la anchura de las comisuras (González-Castro et al., 2015; 2019; Jordano, 1995b; 2014; Wheelwright, 1985). Según estos autores, aquellas especies de aves con picos más anchos podrán interactuar con un mayor rango de frutos. Sin embargo, la ligera relación negativa observada entre la amplitud del consumo de frutos por parte de cada ave individual (medida mediante el índice PSi) y la anchura de sus comisuras (Fig. 5) no es acorde a esa hipótesis.

No obstante, en los módulos 2 y 5, que son los que presentan comisuras mayores (Fig. 8b), aparecen individuos de *T. merula* (la mayor de las especies incluidas en este estudio), lo que ayudaría a explicar el efecto de la variable “especie”. Pero, por otra parte, en el resto de

módulos, *T. merula* se mezcla con individuos de los paseriformes más pequeños (p. ej., *S. melanocephala*), observándose un efecto significativo debido a la variable “módulo”. Esto nos sugiere que, además de la especie, efectivamente debe haber algún aspecto intrínseco sujeto a variación interindividual, ya sea la anchura de las comisuras o bien otro carácter fenotípico no medido, que podría estar influyendo, de alguna manera, en la variación interindividual en cuanto a los frutos consumidos.

El consumo de frutos diferentes por parte de los distintos individuos también puede estar fuertemente influenciado por otros factores intrínsecos como el estatus social, la edad o el sexo. Diversos trabajos han demostrado que aquellos ejemplares más dominantes excluyen al resto de individuos de las áreas de alimentación preferentes, forzándoles a consumir otros recursos (Wunderle, 1991). Sin embargo, también es posible que algunos individuos no posean la destreza suficiente para conseguir un alimento determinado (Durell, 2000), por lo que tal vez tengan que compensarlo consumiendo recursos de diferentes tipos o tamaños. Generalmente, estas desigualdades están asociadas con la edad, pues existen evidencias de que los animales más jóvenes son menos eficientes que los adultos a la hora de buscar comida y que esa habilidad se va adquiriendo con el tiempo (Wunderle, 1991). En definitiva, con individuos jóvenes, resulta difícil establecer si la exclusión se debe a su bajo estatus social o más bien a su pobre destreza o falta de experiencia en la búsqueda de alimento (Partridge y Green, 1985; Wunderle, 1991). Lamentablemente, la asignación de edades a las aves de este estudio se realizó mediante el código Euring; y el nivel de resolución máxima pudo ser entre individuos nacidos el mismo año calendario de la captura (considerados juveniles) o, como muy pronto, el año calendario inmediatamente anterior (considerados ya adultos). En nuestro caso, el número de individuos juveniles capturados en las diferentes especies no fue lo suficientemente grande como para hacer esta comparativa. Lo mismo ocurrió entre sexos, pues no se obtuvo un número balanceado de machos y hembras que permitiese hacer una comparación fiable.

Asimismo, otro aspecto que podría influir en el escaso solapamiento del consumo de frutos entre individuos es el corto tiempo de retención que los pájaros tienen de las semillas en sus tractos digestivos (Herrera, 1984), lo que disminuye la probabilidad de detectar ciertas interacciones. Este hecho sumado a la dificultad que supone identificar los restos de epicarpos, podría reflejar una representación de la dieta de cada individuo muy lejana de la realidad. Si se dispusiese de un mayor número de recapturas de cada individuo en un menor lapso temporal, podría solventarse esa limitación metodológica; pudiendo reflejarse un mayor solapamiento en el consumo de frutos por parte de los diferentes individuos. Sin embargo, los datos de los que

se disponen no permiten incluir un mayor número de capturas para un número relevante de individuos. Tal vez concentrando el esfuerzo de muestreo en un periodo más corto de tiempo, que coincida con el pico de fructificación de la mayoría de especies vegetales, permitiría una mayor tasa de recaptura de individuos y una resolución mayor en el uso de los diferentes frutos por parte de cada animal.

Conclusiones

1. El uso de los frutos por parte de aves individuales se aleja significativamente de lo que sería un patrón aleatorio de interacciones, como así lo demuestra la significativa variación interindividual de la dieta (medida mediante el índice E) y la tendencia de los diferentes individuos a agruparse en *clusters* o módulos de acuerdo a las distintas especies vegetales con las que interactúan (medida por el índice Cws).
2. Se podría decir que el nivel de generalización de las diferentes especies de aves consumidoras de frutos carnosos es el resultado aditivo de lo que consumen los diferentes individuos.
3. Aunque los resultados apuntan a que existen factores intrínsecos de cada individuo que pueden determinar en qué módulo de la red planta-frugívoro se va a encontrar, no se ha podido dilucidar cuál es dicho factor, ya que, la anchura de las comisuras, por sí sola, no parece ser la única variable capaz de determinar en qué módulo de interacciones se encontrará cada individuo.
4. Posiblemente, el corto tiempo de retención de semillas en el interior del tubo digestivo constituya una limitación metodológica importante, ya que podría subestimar significativamente la cantidad de interacciones detectadas para cada ave individual.
5. La limitación derivada de los cortos tiempos de retención podría superarse mediante la concentración del esfuerzo de muestreo en un período de tiempo más corto, incrementando las posibilidades de aumentar el número de recapturas de cada individuo, obteniendo así una idea más fidedigna de su dieta.
6. Un aumento en el número de recapturas podría, además, ser útil para obtener una mejor representación de individuos de las diferentes especies de aves y realizar, así, un análisis independiente para cada especie.

Conclusions

1. Fruit use by individual birds departs significantly from that would be expected if fruit-bird interactions occur at random, as shown by the significant interindividual variation of the diet (as measured with the E index), and the trend of individuals to get grouped into clusters according to the plant species they interact with (measured by the Cws index).
2. Therefore, it could be said that generalization level of different fruit-eating bird species results from the additive effect of fruit consumption by each individual bird.
3. Although the results suggest that there are individual-related intrinsic factors that could determine in which module of the plant-frugivore network each individual will be found, it was not possible to elucidate which factor it is; as the gape width by itself does not seem to be the only factor to determine in which interaction module each individual will be found.
4. Possibly, the short retention time of seeds within the digestive tract would be an important methodological constraint, as it could underestimate the number of interactions detected for each individual bird.
5. The limitation due to short retention times could be overcome by concentrating the sampling effort over a shorter period of time, increasing the chances of the number of recaptures of each individual, thus obtaining a more reliable information of their diet.
6. Moreover, concentrating the sampling effort could also be useful to obtain a better representation of each bird species and to conduct an independent analysis for each one.

Bibliografía

- Araújo, M. S., Guimarães, P. R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Reis, S. F. d., & Bolnick, D. I. (2008). Network Analysis Reveals Contrasting Effects of Intraspecific Competition on Individual vs. Population Diets. *Ecology*, *89*, 1981-1993. doi: 10.1890/07-0630.1
- Araújo, M. S., Martins, E. G., Cruz, L. D., Fernandes, F. R., Linhares, A. X., Dos Reis, S. F., & Guimarães Jr, P. R. (2010). Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*, *119*, 81-88. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17624.x
- Bascompte, J. (2019). Mutualism and biodiversity. *Current Biology*, *29*, R467-R470. doi: 10.1016/j.cub.2019.03.062
- Bascompte, J., & Jordano, P. (2014). *Mutualistic networks*. Princeton Univ. Press. doi: 10.1515/9781400848720

- Benitez-Malvido, J., Martínez-Falcón, A. P., Dattilo, W., González-DiPierro, A. M., Lombera Estrada, R., & Traveset, A. (2016). The role of sex and age in the architecture of intrapopulation howler monkey-plant networks in continuous and fragmented rain forests. *PeerJ*, 4, e1809. doi: 10.7717/peerj.1809
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9. doi: 10.1186/1472-6785-6-9
- Bolnick, D. I., Svanback, R., Araujo, M. S., & Persson, L. (2007). Comparative Support for the Niche Variation Hypothesis That More Generalized Populations Also Are More Heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 10075-10079. doi: 10.1073/pnas.0703743104
- Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., & Svanbäck, R. (2002). Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology*, 83, 2936-2941. doi: 10.2307/3072028
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulse, C. D., & Forister, M. L. (2003). The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist*, 161, doi: 1-28. 10.2307/3078879
- Boucher, D. H., James, S., & Keeler, K. H. (1982). The Ecology of Mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 315-347. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.001531
- Bronstein, J. L., Alarcón, R., & Geber, M. (2006). The Evolution of Plant-Insect Mutualisms. *The New Phytologist*, 172, 412-428. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01864.x
- Cantor, M., Pires, M. M., Longo, G. O., Guimarães Jr, P. R., & Setz, E. Z. F. (2013). Individual variation in resource use by opossums leading to nested fruit consumption. *Oikos*, 122, 1085-1093. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.00070.x
- Chomicki, G., Weber, M., Antonelli, A., Bascompte, J., & Kiers, E. T. (2019). The Impact of Mutualisms on Species Richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 698-711. doi: 10.1016/j.tree.2019.03.003
- Darwin, C. (1862). *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing*. John Murray, 1862.
- Dennis, A. J., Schupp, E. W., Green, R. J., & Westcott, D. A. (Eds.). (2007). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. Wallingford (United Kingdom) CABI.
- Dorman, C. F., Gruber, B., & Freund, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8, 8-11. doi: 10.1159/000265935
- Durell, S. E. A. L. V. D. (2000). Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 75, 503-518. doi: 10.1111/j.1469-185X.2000.tb00053.x
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and Plants: A Study in Coevolution. *Evolution*, 18, 586-608. doi: 10.1111/j.1558-5646.1964.tb01674.x
- Fleming, T. H. & Estrada, A. (2012). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects* (2ª edición). Springer.
- Forget, P., Jordano, P., Lambert, J. E., Böhning-Gaese, K., Traveset, A., & Wright, S. J. (2011). Frugivores and seed dispersal (1985–2010); the ‘seeds’ dispersed, established and matured. *Acta Oecologica*, 37, 517-520. doi: 10.1016/j.actao.2011.09.008
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An {R} companion to applied regression* (3ª edición). Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

- Glasser, J. W. (1982). A Theory of Trophic Strategies: The Evolution of Facultative Specialists. *The American Naturalist*, 119, 250-262. doi: 10.1086/283906
- González-Castro, A., Pérez-Pérez, D., Romero, J., & Nogales, M. (2019). Unraveling the Seed Dispersal System of an Insular “Ghost” Dragon Tree (*Dracaena draco*) in the Wild. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 39. doi: 10.3389/fevo.2019.00039
- González-Castro, A., Yang, S., Nogales, M., & Carlo, T. A. (2012). What Determines the Temporal Changes of Species Degree and Strength in an Oceanic Island Plant-Disperser Network? *PLoS ONE*, 7, e41385. 10.1371/journal.pone.0041385
- González-Castro, A., Yang, S., Nogales, M., & Carlo, T. A. (2015). Relative importance of phenotypic trait matching and species’ abundances in determining plant-avian seed dispersal interactions in a small insular community. *AoB Plants*, 710.1093/aobpla/plv017
- Handel, S. N., & Beattie, A. J. (1990, Aug 01.). Seed Dispersal by Ants. *Scientific American*, 263, 76-83B. doi: 10.1038/scientificamerican0890-76
- Herre, E. A., Knowlton, N., Mueller, U. G., & Rehner, S. A. (1999). The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 49-53. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01529-8
- Herrera, C. M. (1984). Adaptation to Frugivory of Mediterranean Avian Seed Dispersers. *Ecology*, 65, 609-617. doi: 10.2307/1941423
- Herrera, C. M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 705-727. doi: 10.1146/annurev.es.26.110195.003421
- Herrera, C. M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. En Herrera C. M. & Pellmyr, O. (Eds.), *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach* (pp. 185-208). Blackwell Publishing.
- Herrera, C. M., & Jordano, P. (1981). *Prunus mahaleb* and Birds: The High-Efficiency Seed Dispersal System of a Temperate Fruiting Tree. *Ecological Monographs*, 51, 203-218. doi: 10.2307/2937263
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201-228. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.001221
- Jordano, P. (1987). Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis (London, England)*, 129, 175-189. doi: 10.1111/j.1474-919X.1987.tb03199.x
- Jordano, P. (1995a). Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist*, 145, 163-191. doi: 10.1086/285735
- Jordano, P. (1995b). Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology*, 76, 2627-2639. doi: 10.2307/2265833
- Jordano, P. (2014). Fruits and frugivory. En Gallagher, R. S. (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (3ª edición, pp. 18-61). CABI. doi: 10.1079/9781780641836.0018
- Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B., & Cafilisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, 13, 442-452. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01437.x
- Lomnicki, A. (1978). Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *The Journal of Animal Ecology*, 461-475.

- Marzol, V. (2000) El Clima. En Morales, G. & Pérez, R. (Eds.). *Gran Atlas Temático de Canarias* (pp. 87–106). Edirca,
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society. B, Biological Sciences*, 271, 2605-2611. doi: 10.1098/rspb.2004.2909
- Partridge, L., & Green, P. (1985). Intraspecific feeding specializations and population dynamics. En Sibley, R. M. & Smith, R. H. (Eds.), *Behavioural Ecology* (pp. 207-226). Blackwell Scientific Publications.
- Pires, M. M., Guimarães, P. R., Araújo, M. S., Giaretta, A. A., Costa, J. C. L., & dos Reis, S. F. (2011). The nested assembly of individual-resource networks. *The Journal of Animal Ecology*, 80, 896-903. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01818.x
- R Development Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. <https://www.R-project.org/>
- Robinson, B. W., & Wilson, D. S. (1998). Optimal Foraging, Specialization, and a Solution to Liem's Paradox. *The American Naturalist*, 151, 223-235. doi: 10.1086/286113
- Robinson, B. (2000). Trade-offs in habitat-specific foraging efficiency and the nascent adaptive divergence of sticklebacks in lakes. *Behaviour*, 137, 865-888. doi: 10.1163/156853900502501
- Schindler, D. E., Hodgson, J. R., & Kitchell, J. F. (1997). Density-Dependent Changes in Individual Foraging Specialization of Largemouth Bass. *Oecologia*, 110, 592-600. doi: 10.1007/s004420050200
- Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (2019). *Foraging Theory*. Princeton University Press.
- Stiles, E. W. (2000). Animals as seed dispersers. En *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (2ª edición, pp. 111-124). CABI. doi: 10.1079/9780851994321.0111
- Svanbäck, R., & Bolnick, D. I. (2005). Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*, 7, 993-1012. doi: 10.1098/rspb.2006.0198
- Svanbäck, R., & Bolnick, D. I. (2007). Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society. B, Biological Sciences*, 274, doi: 839-844. 10.1098/rspb.2006.0198
- Tonos, J., Razafindratsima, O. H., Fenosoa, Z. S. E., & Dunham, A. E. (2021). *Individual-based networks reveal the highly skewed interactions of a frugivore mutualist with individual plants in a diverse community*. Wiley. doi: 10.1111/oik.08539
- Vieira, M. C., & Almeida-Neto, M. (2015). A simple stochastic model for complex coextinctions in mutualistic networks: robustness decreases with connectance. *Ecology Letters*, 18, 144-152. doi: 10.1111/ele.12394
- Werner, T. K., & Sherry, T. W. (1987). Behavioral Feeding Specialization in *Pinaroloxias inornata*, the "Darwin's Finch" of Cocos Island, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, 84, 5506-5510. doi: 10.1073/pnas.84.15.5506
- West, L. (1986). Interindividual Variation in Prey Selection by the Snail *Nucella (= Thais) Emarginata*. *Ecology (Durham)*, 67, 798-809. doi: 10.2307/1937702
- West, L. (1988). Prey Selection by the Tropical Snail *Thais Melones*: A Study of Interindividual Variation. *Ecology (Durham)*, 69, 1839-1854. doi: 10.2307/1941161
- Wheelwright, N. T. (1985). Fruit-Size, Gape Width, and the Diets of Fruit-Eating Birds. *Ecology (Durham)*, 66, 808-818. doi: 10.2307/1940542

Wunderle, J. M. (1991). Age-specific foraging proficiency in birds. In D. M. Power (Ed.), *Current Ornithology* (pp. 273-324). Plenum Press.

Zaccarelli, N., Bolnick, D. I., Mancinelli, G., & Giuggioli, L. (2013). RInSp: an R package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1018-1023. doi: 10.1111/2041-210X.12079