

Ciclos anuales de colibríes (Aves: Trochilidae) en un bosque nublado, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela

Cristina Malpica-Piñeros¹, Cristina Sainz-Borgo^{2*}, Mariana Ayala³ & Miguel Lentino⁴

1. University Greifswald, Institute for Botany and Landscape Ecology, 17487 Greifswald; crismalpica@gmail.com
2. Laboratorio de Ornitología, Departamento de Biología de Organismos. Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela; cristinasainzb@usb.ve
3. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela; nitaayala@gmail.com
4. Fundación W. H. Phelps, Piso 3, Caracas, Venezuela; lentinomiguel@gmail.com

* Correspondencia

Recibido 25-III-2019. Corregido 28-I-2020. Aceptado 28-II-2020.

ABSTRACT. Annual cycles of hummingbirds (Aves: Trochilidae) at a humid forest, Henri Pittier National Park, Venezuela. Portachuelo Pass is an open area used by a great diversity of bird species, either as residents or for seasonal or migratory movements, reporting 32 species of hummingbirds in the Trochilidae family. Due to this, our goal was evaluating the hummingbird assemblage dynamics in Portachuelo Pass, analyzing the abundance of the captures over four years of sampling and comparing these data with samples taken between 1990 and 2013. Monthly field trips were made from April 1990 to November 1994, and from June 2010 to November 2013, between 5 and 8 mist-nets were used to catch the birds. 14 685 individuals were captured, belonging to 25 species. The relative abundance per species was estimated in each of the sampling months, separating the community into four groups: A) Hummingbirds with high abundances, B) Hummingbirds with low abundances, C) Hummingbirds rare and D) Phaethornithinae. The species with the highest abundance populations were: *Heliodoxa leadbeateri* and *Sternoclyta cyanopectus*, followed by *Agelaiocercus kingi*, *Chalybura buffoni*, *Chrysuronia oenone* and *Coeligena coeligena*. For the rest of the species the densities in the mist-net captures were from low to medium. Based on the results obtained, the community of hummingbirds in the area of Portachuelo can be divided into: six highly abundant species that are observed throughout all or most of the year, seven species that use the passage during most of the year but with low densities, four species that use the area in a seasonal manner and seven rare species in the catches due to the type of sampling, or that do not present displacement movements and prefer other habitats. Statistically significant differences were found between the abundance of hummingbirds of sampling years, being the year with the highest abundance 1991, followed by 2013.

Key words: Trochilidae, community, abundance, Portachuelo.

Malpica-Piñeros, C., Sainz-Borgo, C., Ayala, M., & Lentino, M. (2020). Ciclos anuales de colibríes (Aves: Trochilidae) en un bosque nublado, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 68(1), 260-275.

Los estudios de los ciclos anuales en aves neotropicales adquieren cada vez una mayor importancia, debido a la amenaza bajo la que se encuentran los ecosistemas prístinos en esta región y a la alta diversidad que albergan, en especial los bosques nublados. Por otro lado,

las aves presentan patrones estacionales definidos en su reproducción, muda y otras actividades (Skutch, 1950; Snow & Snow, 1964; Ward, 1969; Fogden, 1972; Stiles, 1975, 1980, 1985, 1995). El conflicto de estas demandas se encuentra relacionado con la disponibilidad de

recursos, definiendo el ciclo anual de una especie (Gill, 2005). Por esto el uso de nectarívoros para investigar dicho ciclo resulta ventajoso, ya que a pesar de que una parte de su dieta está constituida por artrópodos, los recursos críticos en términos de sus ciclos de vida son las flores (Stiles, 1975), actuando además como polinizadores muy eficientes (Stiles, 1980). En este sentido se han realizado numerosos estudios de las comunidades de colibríes en diversos países del neotrópico, como Colombia, Costa Rica, Bolivia, Brasil, Perú (Stiles, 1978; Snow 1980; Sazima, Buzato, & Sazima, 1996; Dalsgaard et al., 2009; Las-Casas, Azevedo Júnior, & Dias Filho, 2012; González & Loiselle, 2016, entre muchos otros); sin embargo, este es el primer estudio de este tipo para Venezuela.

El Paso de Portachuelo es un abra utilizado por una gran diversidad de especies de aves, bien sea como residentes o durante movimientos estacionales o migratorios. Se han reportado más de 300 especies de aves para esta localidad, y solo para la familia Trochilidae se han reportado 32 especies (Lentino, M., 2020, datos sin publicar). El objetivo de este trabajo consistió en estudiar las variaciones en la abundancia y composición dinámica anual del ensamble de colibríes que utiliza el Paso de Portachuelo a lo largo del tiempo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El área donde se realizaron los muestreos es el Paso de Portachuelo, en el Parque Nacional Henri Pittier, ubicado a unos 12 Km de Maracay, una de las ciudades con mayor desarrollo urbanístico de Venezuela. Este Paso se encuentra a 1136 m de altura, a unos trescientos metros de la Estación Biológica de Rancho Grande (10° 21' 30" N, 67° 38' 13.37" W). El clima de la zona es biestacional, con una estación seca de diciembre a marzo y una lluviosa de abril a noviembre (Huber, 1986). La carretera Maracay-Ocumare, cruza la Cordillera de la Costa en el Paso Portachuelo, el cual es un Paso para las aves migratorias que vienen de Norteamérica (Lentino, Rodríguez, Malave, Rojas, & García, 2016).

Periodos de muestreo: El ensamble de colibríes se caracterizó en términos de riqueza, abundancia y composición. Para ello, se realizaron muestreos de su avifauna durante dos periodos de tiempo: marzo 1990 - diciembre 1994, y junio 2010 - noviembre 2013. Se realizaron salidas de campo mensuales de tres días de duración, para cuantificar la variación mensual de las abundancias por especie y de toda la familia.

Muestreo: En cada muestreo se colocaron entre cinco y ocho redes de neblina de 12 metros de largo y 1.8 metros de altura, las cuales operaban desde las 06:00 am hasta las 05:30 pm. Para cada ejemplar capturado se reportó: fecha, hora de captura, localidad y ubicación de la red, tomando en cuenta el lado de la red donde el individuo fue localizado (norte o sur), seguidamente se determinó su sexo y edad.

Análisis de datos: Se calculó el número de horas red. Como convención, una hora de una red abierta de tamaño estándar (12 x 2.5 m) constituye 1 hora-red (Ralph, Geupel, Pyle, Martin, DeSante, & Milá, 1996). También se calculó la abundancia relativa por especie por año de muestreo y por mes.

Cálculo del índice SOI: El SOI o “índice de oscilación sur” mide la Oscilación del Sur al correlacionar valores de presión atmosférica obtenidos en el Pacífico occidental con los del Pacífico central. Valores negativos del SOI indican años Niño y valores positivos se asocian con años Niña (Australian Government Bureau of Meteorology, 2017), de acuerdo a la siguiente formula:

$$SOI = 10[P_{dif} - P_{difav}]/SD(P_{dif})$$

P_{dif} = (promedio en Tahiti MSLP de un mes) - (promedio en Darwin MSLP de un mes),
MSLP = Es una estandarización fuera de una función normal de la Diferencia Marina de Nivel de Presión Media entre Tahití y Darwin.
 P_{difav} P_{difav} = promedio del “ P_{dif} ” para el mes

SD Pdif = desviación estándar de largo término de “Pdif” para el mes

Tomado de Australian Government Bureau of Meteorology (2017).

Para el análisis estadístico de los datos se utilizó una Permanova (Permutacional Manova) (Clarke & Gorley, 2006), la cual corresponde a una prueba multivariada no paramétrica que compara grupos de variables, cuya hipótesis nula es que los centroides y la dispersión de los datos es equivalente para todos los grupos, el rechazo de dicha hipótesis asume que el centroide es diferente entre grupos (Anderson, 2001). Para estos análisis, se realizaron dos pruebas donde se agruparon los datos de maneras diferentes, en uno de los análisis cada año de muestreo constituyó una muestra, y en el otro se analizaron por bloques de 5 años. Adicionalmente se comparó la abundancia relativa de los colibríes con el índice SOI utilizando un ANDEVA, y se correlacionaron ambas variables con un Coeficiente de correlación de Spearman.

RESULTADOS

A lo largo de los años de muestreo se capturaron 14 685 individuos, pertenecientes a 25 especies (Tabla 1). En base a la abundancia relativa por especie en cada uno de los meses de muestreo se separó el ensamble en cuatro grupos: A- Colibríes con abundancias altas: *Aglaiocercus kingi*, *Chalybura buffoni*, *Chrysura oenone*, *Coeligena coeligena*, *Heliodoxa leadbeateri* y *Sternoclyta cyanopectus*, estas especies fueron las más abundantes y se consiguen durante todo o la mayor parte del año (Fig. 1A y Fig. 1B, Tabla 2 y Tabla 3). B- Colibríes con abundancias bajas: *Adelomyia melanogenys*, *Amazilia tobaci*, *Campylopterus falcatus*, *Chlorostilbon mellisugus*, *Colibri delphinae*, *Florisuga mellivora*, *Klais guimeti*, *Ocreatus underwoodii*, *Schistes geoffroyi* (Fig. 2, Tabla 4). C- Colibríes raros: *Anthracothorax nigricollis*, *Chaetocercus jourdanii*, *Chrysolampis mosquitus*, *Colibri coruscans*, *Colibri cyanotus* (Fig. 3). D- Phaethornithinae: *Glaucis hirsuta*, *Phaethornis augusti*,

TABLA 1
Especies de colibríes capturadas en el Paso de Portachuelo durante los periodos de muestreo de 1991-1994 y de 2010-2013

TABLE 1
Hummingbird species captured in the Portachuelo Pass during the samplings from 1991-1994 and 2010-2013

Especie	N	
	1991-1994	2010-2013
<i>Sternoclyta cyanopectus</i>	1 048	437
<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	605	202
<i>Chrysura oenone</i>	846	112
<i>Aglaiocercus kingi</i>	251	61
<i>Amazilia tobaci</i>	201	61
<i>Chalybura buffoni</i>	132	37
<i>Coeligena coeligena</i>	135	34
<i>Schistes geoffroyi</i>	39	21
<i>Klais guimeti</i>	14	12
<i>Ocreatus underwoodii</i>	40	9
<i>Campylopterus falcatus</i>	77	7
<i>Chlorostes notatus</i>	327	7
<i>Glaucis hirsuta</i>	114	6
<i>Adelomyia melanogenys</i>	57	4
<i>Phaethornis striigularis</i>	0	5
<i>Colibri delphinae</i>	18	2
<i>Phaethornis augusti</i>	0	2
<i>Anthracothorax nigricollis</i>	10	1
<i>Chaetocercus jourdanii</i>	2	1
<i>Chrysolampis mosquitus</i>	8	1
<i>Colibri coruscans</i>	3	1
<i>Colibri thalassinus</i>	7	1
<i>Florisuga mellivora</i>	73	1
<i>Lophornis stictolophus</i>	9	1
<i>Phaethornis anthophilus</i>	0	1

Phaethornis anthophilus y *Phaethornis striigularis* (Fig. 4, Tabla 5).

En cuanto al análisis de los años de muestreo, el que presentó una mayor abundancia fue el 1991, seguido del 2013. Dentro de cada año se observaron variaciones en cuanto a la abundancia registrada durante los meses, en general los de mayor abundancia fueron octubre y noviembre. Los análisis de Permanova indican que existe diferencias significativas entre las comunidades de colibríes a lo largo de los años de muestreo, con un $p=0.0001$, así como

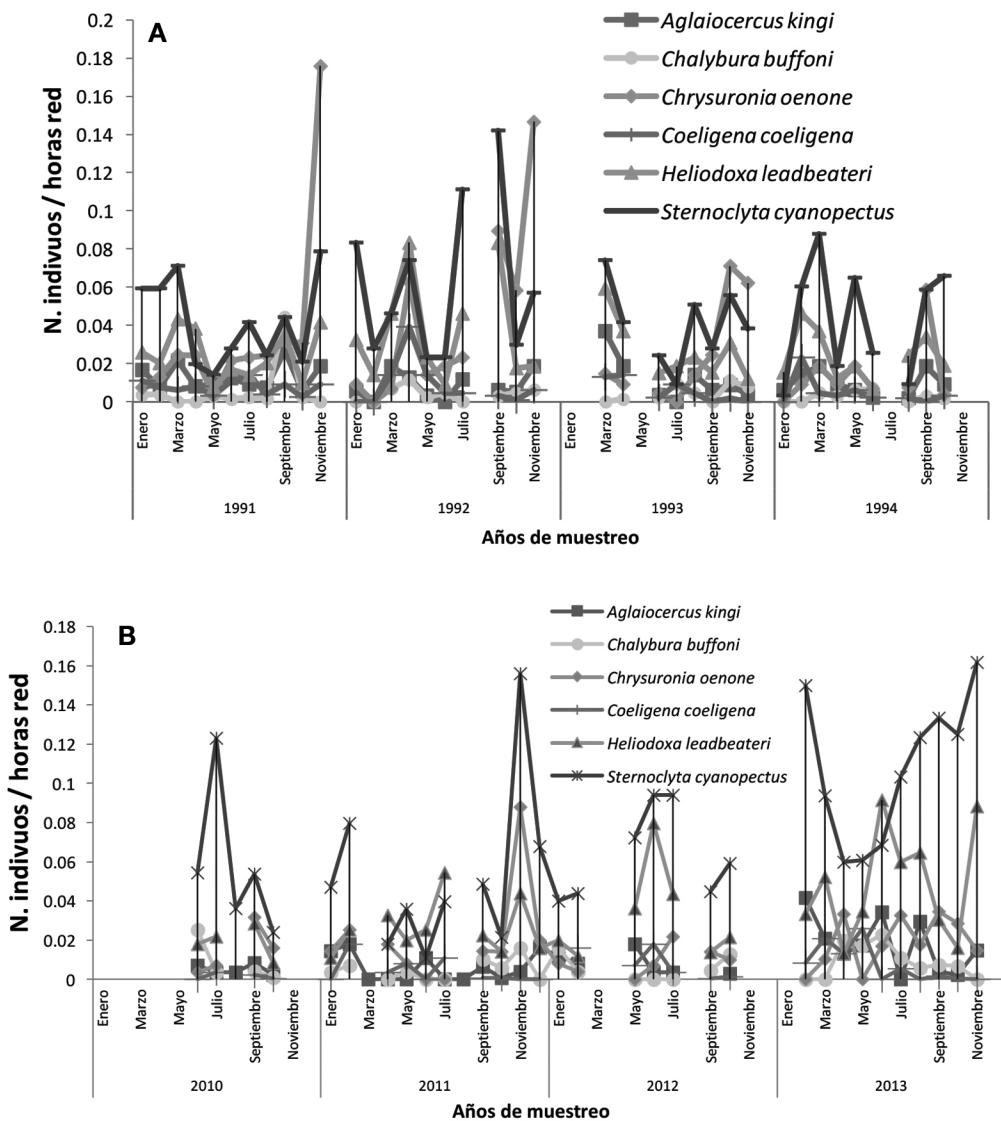


Fig. 1. Abundancias de las especies más frecuentes del ensamble de colibríes del Paso de Portachuelo durante los periodos de muestreo A) 1991-1994 y B) 2010-2013.

Fig. 1. Abundance of the most frequent species of hummingbirds in the assemblage of Portachuelo Pass during the samplings from A) 1991-1994 and B) 2010-2013.

también se encontraron diferencias significativas al analizar los años por bloques ($p=0.0001$).

Para las especies mayoritarias, la más abundante fue *S. cyanopectus* en ambos periodos de muestreo (Fig. 1A y Fig. 1B). En esta especie se observaron altas abundancias en julio excepto para el 2012. Para *H. leadbeateri* se observaron máximos en julio y noviembre

durante el 2010 y 2011; para junio 2012 y junio y noviembre 2013, siendo este último el año donde se presentó una mayor abundancia. *C. oenone* presentó dos máximos en octubre de 1991 y 1992, sobrepasando incluso a la especie mayoritaria el resto de los meses, *S. cyanopectus*; mientras que para los muestreos entre 2002 y 2013, se observó un máximo

TABLA 2
Número de individuos / horas red de las especies más frecuentes del ensamble de colibríes del Paso de Portachuelo durante los periodos de muestreo de 1991-1994

TABLE 2
Number of individuals / hours net of most frequent species of the hummingbird assemblage in Portachuelo Pass Pass during the samplings from 1991-1994

Año	Meses	<i>Agelaiocercus kingi</i>	<i>Chalybura buffoni</i>	<i>Chrysurnia oenone</i>	<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	<i>Sternoclyta cyanopectus</i>
1991	Enero	0.017	0.004	0.007	0.011	0.026	0.059
	Febrero	0.007	0.004	0.013	0.007	0.020	0.059
	Marzo	0.022	0.000	0.025	0.006	0.043	0.071
	Abril	0.008	0.000	0.024	0.008	0.038	0.020
	Mayo	0.009	0.003	0.003	0.003	0.008	0.014
	Junio	0.012	0.002	0.022	0.011	0.017	0.028
	Julio	0.009	0.002	0.023	0.014	0.014	0.042
	Agosto	0.007	0.002	0.024	0.004	0.020	0.024
	Septiembre	0.027	0.044	0.032	0.009	0.035	0.044
	Octubre	0.005	0.002	0.031	0.002	0.010	0.021
	Noviembre	0.019	0.000	0.176	0.009	0.042	0.079
1992	Enero	0.006	0.000	0.009	0.000	0.032	0.083
	Febrero	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.028
	Marzo	0.019	0.007	0.007	0.014	0.046	0.046
	Abril	0.013	0.012	0.063	0.039	0.083	0.074
	Mayo	0.003	0.002	0.014	0.014	0.023	0.023
	Junio	0.000	0.005	0.019	0.005	0.009	0.023
	Julio	0.012	0.000	0.023	0.005	0.046	0.111
	Septiembre	0.006	0.003	0.090	0.003	0.083	0.142
	Octubre	0.005	0.005	0.058	0.001	0.018	0.030
	Noviembre	0.019	0.006	0.147	0.006	0.019	0.057
1993	Marzo	0.037	0.000	0.015	0.013	0.059	0.074
	Abril	0.019	0.002	0.009	0.014	0.037	0.042
	Junio	0.003	0.002	0.005	0.002	0.015	0.024
	Julio	0.000	0.009	0.000	0.009	0.019	0.009
	Agosto	0.014	0.005	0.014	0.005	0.023	0.051
	Septiembre	0.006	0.000	0.025	0.000	0.015	0.028
	Octubre	0.009	0.011	0.071	0.002	0.031	0.056
	Noviembre	0.004	0.008	0.062	0.000	0.012	0.038
1994	Enero	0.006	0.000	0.000	0.000	0.015	0.003
	Febrero	0.014	0.000	0.009	0.023	0.046	0.060
	Marzo	0.019	0.005	0.019	0.005	0.037	0.088
	Abril	0.009	0.003	0.009	0.003	0.012	0.019
	Mayo	0.006	0.006	0.019	0.006	0.019	0.065
	Junio	0.002	0.007	0.007	0.002	0.007	0.025
	Agosto	0.002	0.000	0.007	0.002	0.024	0.009
	Septiembre	0.019	0.003	0.059	0.000	0.034	0.059
	Octubre	0.009	0.002	0.004	0.003	0.019	0.066

TABLA 3

Número de individuos / horas red de las especies más frecuentes del ensamble de colibríes del Paso de Portachuelo durante los periodos de muestreo de 2010-2013

TABLE 3

Number of individuals / hours net of most frequent species of the hummingbird assemblage in Portachuelo Pass Pass during the samplings from 2010-2013

Año	Mes	<i>Agelaiocercus kingi</i>	<i>Chalybura buffoni</i>	<i>Chrysuronia oenone</i>	<i>Coeligena coeligena</i>	<i>Heliodoxa leadbeateri</i>	<i>Sternoclyta cyanopectus</i>
2010	Junio	0.007	0.025	0.004	0.000	0.018	0.054
	Julio	0.004	0.004	0.007	0.004	0.022	0.123
	Agosto	0.004	0	0	0	0	0.036
	Septiembre	0.008	0.004	0.032	0.003	0.029	0.054
	Octubre	0.002	0.001	0.016	0.001	0.008	0.024
2011	Enero	0.014	0.004	0.014	0.000	0.011	0.047
	Febrero	0.018	0.007	0.025	0.018	0.025	0.080
	Abril	0	0	0.018	0.004	0.033	0.018
	Mayo	0.000	0.004	0.008	0.008	0.020	0.036
	Junio	0.011	0	0.000	0.000	0.025	0.011
	Julio	0.000	0	0.000	0.011	0.054	0.040
	Septiembre	0.006	0.010	0.015	0.001	0.022	0.049
	Octubre	0.001	0.006	0.014	0.001	0.014	0.022
	Noviembre	0.004	0.016	0.088	0.000	0.044	0.156
	Diciembre	0.016	0	0.020	0.000	0.016	0.068
2012	Enero	0.012	0.016	0.008		0.020	0.040
	Febrero	0.008	0.004	0.004	0.016	0.012	0.044
	Mayo	0.018	0.000	0.000	0.007	0.036	0.072
	Junio	0.004	0.000	0.007	0.018	0.080	0.094
	Julio	0.004	0.000	0.022	0.004	0.043	0.094
	Septiembre	0	0.005	0.014	0.000	0.014	0.045
	Octubre	0.003	0.013	0.010	0.001	0.022	0.059
2013	Febrero	0.042	0.000	0.000	0.008	0.033	0.150
	Marzo	0.021	0.000	0.010	0.021	0.052	0.094
	Abril	0.013	0.020	0.033	0.013	0.013	0.060
	Mayo	0.017	0.017	0.000	0.026	0.035	0.061
	Junio	0.034	0.023	0.017	0.000	0.091	0.069
	Julio	0.000	0.011	0.033	0.005	0.060	0.103
	Agosto	0.029	0.006	0.018	0.000	0.065	0.124
	Septiembre	0.004	0.007	0.035	0.002	0.030	0.133
	Octubre	0.002	0.007	0.029	0.000	0.016	0.125
	Noviembre	0.015	0.000	0.015	0.000	0.088	0.162

en septiembre 2011. Para *C. coeligena*, su año de mayor abundancia fue el 2013, presentando máximos en febrero 2011, mientras que para el 2012 vemos dos máximos, en junio y en noviembre. Es de resaltar que las abundancias de todas las especies mayoritarias fueron mucho mayores durante el periodo 1991-1994 que entre el 2010-2013 (Tabla 1).

En cuanto a los colibríes de menor abundancia, *S. geoffroyi* fue uno de los más comunes a lo largo de los cuatro años de muestreo. *O. underwoodi* tuvo sus mayores abundancias en marzo 2013, mientras que *K. guimeti* en noviembre 2011 y en marzo 2013. *F. mellivora* tuvo su máximo en junio 2013. *A. tobaci* tuvo su máximo en mayo y julio 2011 y julio 2012,

TABLA 4
 Número de individuos / horas red de las especies poco abundantes del ensamble de colibríes del Paso de Portachuelo durante los periodos de muestreo de 2010-2013

TABLE 4
 Number of individuals / hours net of low abundance species on the assemblage of hummingbirds in Portachuelo Pass during the samplings from 2010-2013

Año	Mes	<i>Adelomiya melanogenys</i>	<i>Amazilia tobaci</i>	<i>Klais guimeti</i>	<i>Ocreatus underwoodii</i>	<i>Schistes geoffroyi</i>	<i>Campylopterus falcatus</i>	<i>Chlorostilbon notatus</i>	<i>Colibri delphinae</i>	<i>Florisuga mellivora</i>
2010	Junio	0	0.011	0	0.011	0.011	0.004	0	0	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0
	Agosto	0	0.0036	0	0	0	0	0	0	0
	Septiembre	0.0008	0.0017	0.003	0.003	0.001	0.007	0.003	0	0
	Octubre	0	0	0.002	0.001	0.002	0.003	0.001	0	0.001
2011	Enero	0	0	0	0.004	0.007	0.000	0	0	0.004
	Febrero	0	0	0.004	0	0.004	0.004	0.004	0	0
	Abril	0	0	0	0	0.011	0	0.000	0.004	0
	Mayo	0	0.008	0	0	0.004	0	0.000	0	0
	Junio	0	0.0036	0	0	0	0.004	0.000	0	0
	Julio	0	0.0109	0	0	0	0	0.000	0	0
	Septiembre	0.0004	0	0.0004	0	0.0017	0.0013	0.003	0.0004	0.001
	Octubre	0	0	0.0007	0	0.0015	0.0015	0.005	0	0.001
	Noviembre	0	0	0.004	0	0	0.004	0	0	0
	Diciembre	0	0.008	0.012	0.004	0.004	0.004	0.008	0.004	0
	Enero	0	0	0	0.004	0.004	0	0	0	0
	Febrero	0	0	0.008	0	0.004	0.008	0	0	0
2012	Mayo	0	0	0	0	0.014	0	0	0	0
	Julio	0	0.0072	0	0	0	0	0	0	0
	Septiembre	0.001	0.0013	0.003	0.003	0.001	0.001	0.001	0.0003	0.0007
	Octubre	0	0.0029	0	0	0.0029	0.0029	0.0014	0	0
	Febrero	0.008	0	0.008	0	0	0	0	0	0
	Marzo	0	0	0.010	0.021	0	0	0	0	0
2013	Abril	0	0	0	0	0.013	0	0	0	0
	Mayo	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Junio	0.011	0	0	0	0	0	0	0	0
	Julio	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Agosto	0.006	0	0	0.005	0	0	0.006	0	0
	Septiembre	0.0008	0.0008	0.0008	0	0.0008	0.0025	0.0033	0.0008	0.0008
	Octubre	0.0000	0.0004	0.0004	0.0004	0.0000	0.0018	0.0040	0	0.0004

C. falcatus en septiembre 2012 y *C. notatus* en octubre 2011. En el caso de *C. delphinae*, fue uno de los que presentó menores abundancias en este grupo, siendo sus máximos en octubre 2011 y agosto 2013.

En cuanto a la subfamilia Phaethornithinae, no se observó una especie predominante a lo largo de los cuatro años; en lugar de eso, cada especie presentó máximos por año. *G. hirsutus* fue el que presentó abundancias más

uniformes a lo largo del tiempo, con un máximo en mayo de 2012; *P. striigularis* también estuvo en todos los años de muestreo, aunque en el 2012 solo se capturó en septiembre, y sus máximos estuvieron en mayo y agosto 2013. *P. augusti* y *P. anthophilus* se capturo solo para el 2011.

Al observar las abundancias relativas por año por especies (Fig. 5), si comparamos los datos de los años 1990-1994 con los años más

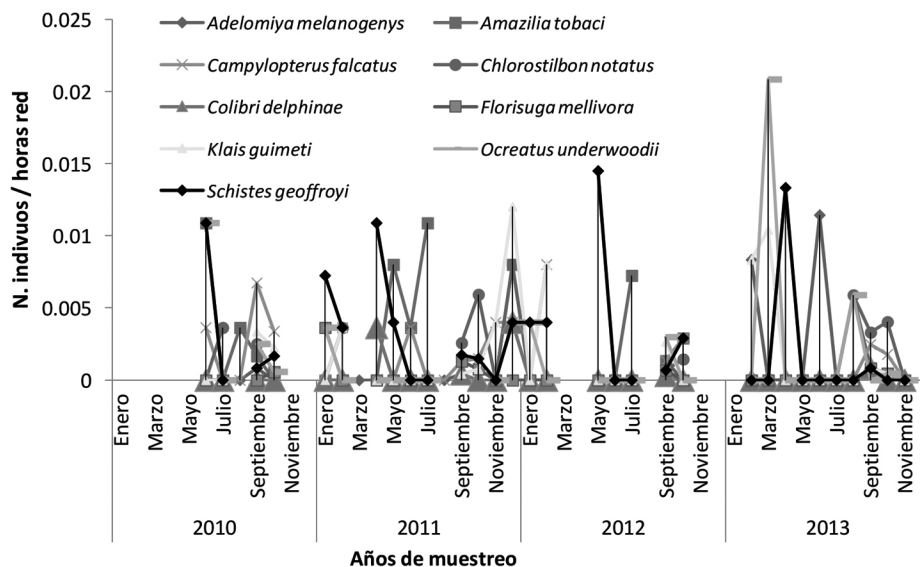


Fig. 2. Especies que presentan abundancias bajas en el ensamble de colibríes en el Paso de Portachuelo durante el periodo de muestreo 2010-2013.

Fig. 2. Species that present low abundances in the hummingbird assemblage of Portachuelo Pass during the samplings from 2010-2013.

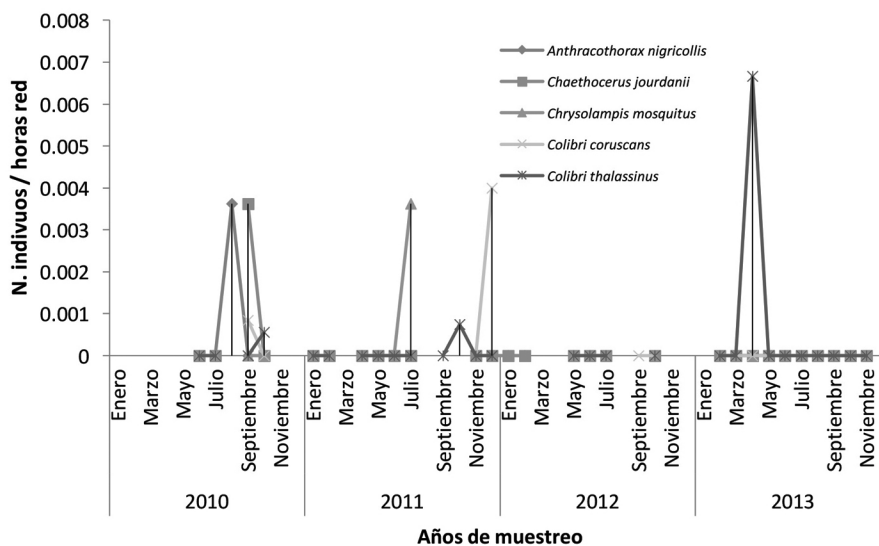


Fig. 3. Abundancias de especies raras en el ensamble del Paso de Portachuelo durante el periodo de muestreo 2010-2013.

Fig. 3. Abundance of rare species in the hummingbird assemblage of Portachuelo Pass during the samplings from 2010-2013.

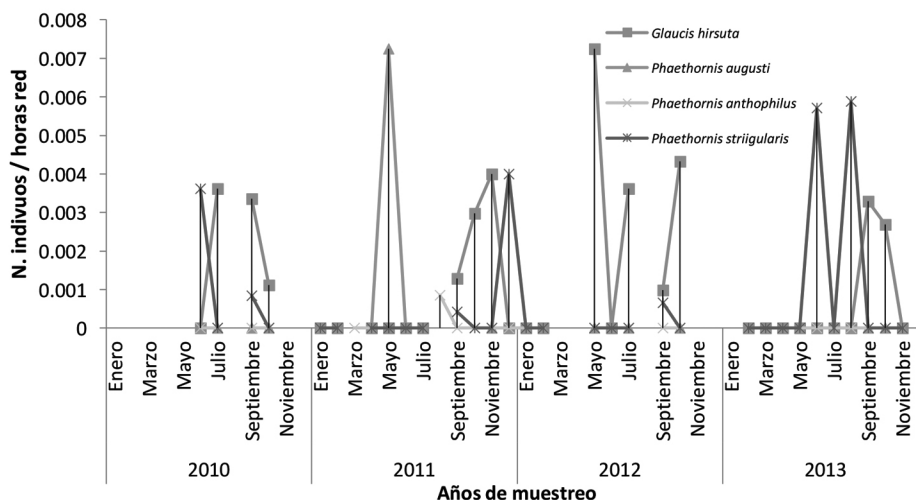


Fig. 4. Abundancias de las especies pertenecientes a la subfamilia Phaethornithinae del Paso de Portachuelo durante el periodo de muestreo 2010-2013.

Fig. 4. Abundance of species that belong to subfamily Phaethornithinae of the Portachuelo Pass during the samplings from 2010-2013.

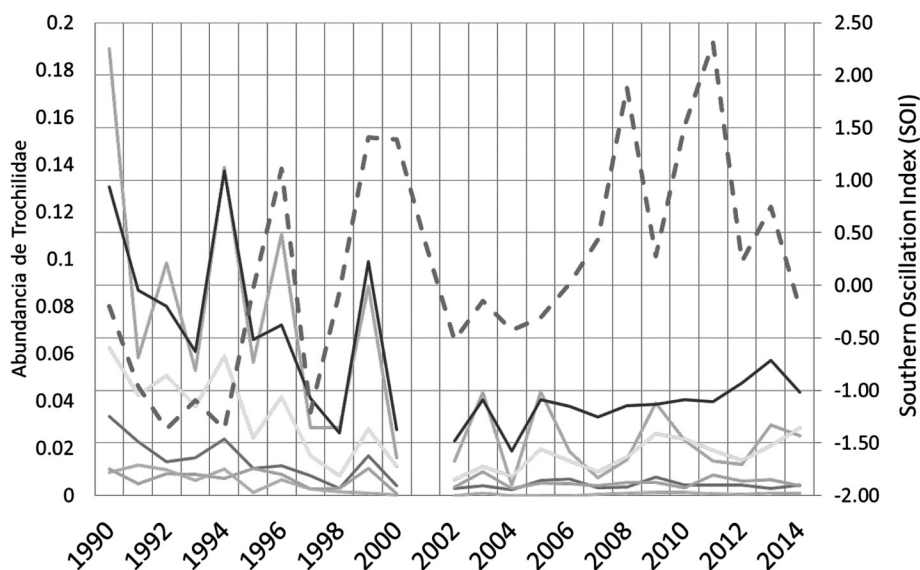


Fig. 5. Abundancia relativa de los individuos pertenecientes a las especies *Aglaiocercus kingi*, *Chalybura buffoni*, *Chrysuronia oenone*, *Coeligena coeligena*, *Heliodoxa leadbeateri* y *Sternoclyta cyanopectus* en el Paso de Portachuelo, e Índice SOI durante el periodo 1990-2013.

Fig. 5. Relative abundance of individuals that belong to species *Aglaiocercus kingi*, *Chalybura buffoni*, *Chrysuronia oenone*, *Coeligena coeligena*, *Heliodoxa leadbeateri* and *Sternoclyta cyanopectus* in the Portachuelo Pass, and SOI Index during the period 1990-2013.

TABLA 5
Número de individuos / horas red de las especies de Phaenothinae del ensamble de colibríes
del Paso de Portachuelo durante los periodos de muestreo de 2010-2013

TABLE 5
Number of individuals / hours net of Phaenothinae species on the assemblage of hummingbirds
in Portachuelo Pass during the samplings from and 2010-2013

Año	Meses	<i>Glaucis hirsuta</i>	<i>Phaethornis augusti</i>	<i>Phaethornis anthophilus</i>	<i>Phaethornis striigularis</i>
2010	Junio	0.000	0	0	0.004
	Julio	0.004	0	0	0
	Septiembre	0.003	0	0	0.001
	Octubre	0.001	0	0	0
2011	Enero	0	0	0	0
	Febrero	0	0		0
	Abril	0	0	0	0
	Mayo	0	0.007	0	0
	Junio	0	0.000	0	0
	Julio	0	0.000	0.001	0
	Septiembre	0.001		0	0.0004
	Octubre	0.003		0	0
	Noviembre	0.004	0	0	0
	Diciembre	0	0	0	0.004
2012	Enero	0	0	0	0
	Febrero	0	0	0	0
	Mayo	0.0072	0	0	0
	Junio	0	0	0	0
	Julio	0.004	0	0	0
	Septiembre	0.001		0	0.0007
	Octubre	0.004	0	0	0
2013	Febrero	0	0	0	0
	Marzo	0	0	0	0
	Abril	0	0	0	0
	Mayo	0	0	0	0
	Junio	0	0	0	0.006
	Julio	0	0	0	0
	Agosto	0	0	0	0.006
	Septiembre	0.003	0	0	0
	Octubre	0.003	0	0	0

recientes, vemos una disminución en la abundancia relativa para las especies de colibríes analizadas. En cuanto a la abundancia de las especies y el índice SOI, se observó que en los años del niño hay una mayor abundancia de colibríes (Fig. 5), sin embargo, no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas, Test ANDEVA, $P=0.1029$, $F=3,005$). Finalmente se observó una correlación negativa

entre la abundancia total de los colibríes y el índice SOI, pero esta no fue significativa (Correlación lineal, $r=-0.33017$) (Fig. 6).

DISCUSIÓN

La riqueza de la familia Trochilidae encontrada en Portachuelo es mayor que la de otros habitats del PN Henri Pittier, como por ejemplo

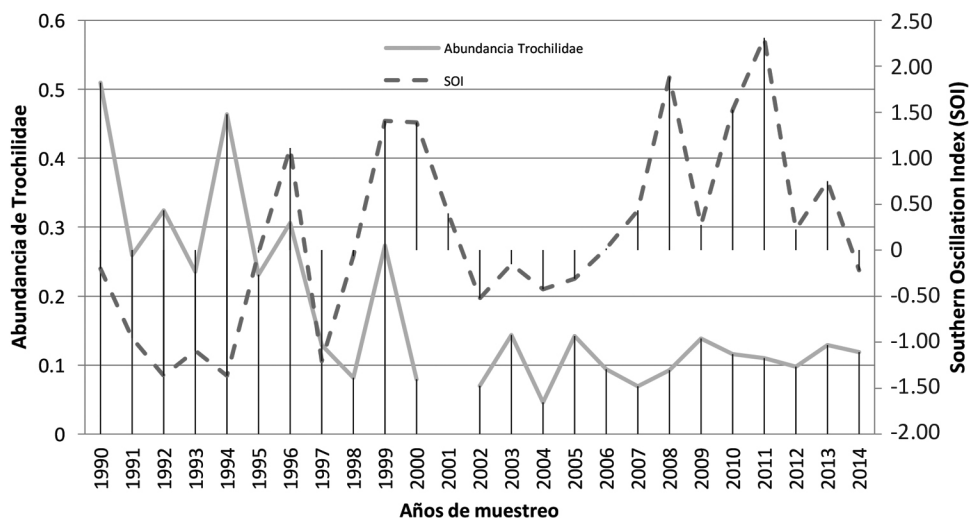


Fig. 6. Relación de SOI con la abundancia de colibríes en el Paso de Portachuelo durante el periodo 1990-2013.
Fig. 6. Relation of SOI with the abundance of hummingbirds in the Portachuelo Pass during the period 1990-2013.

el bosque nublado del Pico Guacamaya, donde se reportaron 13 especies (Verea, Navas, & Solórzano, 2011), o los bosques deciduos de la vertiente sur del Parque, donde se registraron nueve (Verea, Fernández-Badillo, & Solórzano, 2000).

Los resultados obtenidos demuestran que el Paso de Portachuelo constituye una zona que alberga un complejo ensamblaje de colibríes, siendo este cambiante a lo largo del tiempo. Se observó que, de los cuatro grupos de colibríes encontrados, en el de los más abundantes, las especies predominantes fueron *S. cyanopectus* y *H. leadbeateri*. Ambas especies probablemente sean las más abundantes también en toda la comunidad de aves de la zona de estudio. Se ha demostrado que el tamaño en los colibríes favorece la defensa del territorio (Temles, Pan, & Brennan, 2000), lo cual es consistente con que ambas especies son de un tamaño relativamente grande, así como picos largos (Lentino et al., 2016; Malpica, 2014; Indriago, 2016), en comparación con especies raras o menos abundantes, lo cual propicia su abundancia en el Paso de Portachuelo. Adicionalmente, estudios de dieta en la misma localidad para ambas las describen como especies generalistas, debido a la diversidad de plantas que visita en búsqueda

de néctar (Malpica, 2014, Indriago, 2016). En general, se obtuvo una mayor abundancia por especie y total durante el periodo de muestreo 1991-1994, con respecto al 2010-2013, este fenómeno ha sido registrado para la zona en otras especies de aves (Lentino et al., 2016; Sainz-Borgo & Lentino, 2012); lo cual es un indicativo de las presiones de origen antrópico que afectan este ecosistema, como aumento en los terrenos urbanizados, deforestación y cambio global (Rodríguez, Rojas-Suárez, & Giraldo Hernández, 2010), que disminuyen biodiversidad del PN Henri Pittier.

Al analizar los resultados por especie vemos que cada una presenta un patrón de abundancia diferente a lo largo del tiempo. Esto podría indicar movimientos estacionales de cada una, además que se debe tomar en cuenta que Portachuelo es un paso migratorio, por lo que probablemente parte de esos individuos capturados se encontraban solo de paso, lo cual hace más variable el patrón de abundancia. Seis de las especies son sumamente abundantes y se registraron durante todo o la mayor parte del año en la zona de estudio (*A. kingi*, *C. buffoni*, *C. oenone*, *C. coeligena*, *H. leadbeateri* y *S. cyanopectus*). En cuanto al segundo grupo, es decir las de abundancias bajas pero que están

presentes a lo largo de los años, vemos especies muy comunes en otros hábitats, como es *A. tobaci*, sumamente común en zonas perturbadas y urbanas (Restall, Rodner, & Lentino, 2006). El resto de las especies de este grupo (*C. falcatus*, *Ch. notatus*, *F. mellivora*, *K. guimeti*, *O. underwoodii* y *S. geoffroyi*), están presentes, aunque también en bajas abundancias en muchos hábitats boscosos del país (Restall et al., 2006). Para *F. mellivora* se ha señalado que presenta dimorfismo en uso de hábitat con machos más hacia el dosel (Stiles, 1978), del resto de las especies es muy poco lo que se conoce de su biología. Por otra parte, los patrones de abundancia en colibríes probablemente se encuentren muy relacionados con la disponibilidad del néctar, el cual se distribuye de forma estacionaria (Stiles, 1985), lo cual favorece procesos de inmigración, ya que los individuos presentan una demanda continua de néctar que deben suplir (Feinsinger 1980; Stiles, 1980). Para poder determinar parte de la fuente de estas variaciones en las abundancias sería necesario estudiar la fenología de floración de las plantas visitadas por estas especies al mismo tiempo que se determina la abundancia de los colibríes (Pilgrim, Cordery & Baron, 1982).

Cuatro de las especies que presentan abundancias bajas (*A. melanogenys*, *C. delphinae*, *G. hirsuta* y *P. striigularis*), probablemente utilicen la zona de manera estacional, sin embargo, no se tienen registros de desplazamientos a lo largo del territorio; aunque en el caso de *C. delphinae*, Stiles (1985) sí reporta movimientos estacionales para la Estación Biológica La Selva en Costa Rica, y también eran poco abundantes. En este sentido, se ha planteado que los movimientos estacionales podrían ser parte de las estrategias de las especies de colibríes por satisfacer las demandas energéticas, debido a la variación de la disponibilidad del néctar en los diversos hábitats (Stiles, 1980). Por otra parte, las bajas capturas de las especies raras (*A. nigricollis*, *C. jourdanii*, *C. mosquitus*, *C. coruscans*, *C. thalassinus* y *L. stictolophus*) podrían deberse a que no presentan movimientos de desplazamiento y prefieren otros hábitats, encontrándose en Portachuelo de paso u

ocasionalmente. En el caso particular de *C. thalassinus* y *A. nigricollis*, especies características de dosel, la baja abundancia podría deberse al tipo de muestreo, ya que las redes de neblina tienden a capturar mayormente aves que se desplazan en el sotobosque (Hilty, 2002).

Luego de observar estas variaciones, cabe preguntarse cuáles serían los factores que determinan dichas diferencias en la composición entre especies y en el tiempo. Existe un consenso acerca de que las condiciones climáticas influyen en el desarrollo de las plantas, y que los ecosistemas con alta productividad presentan una mayor cantidad de recursos que serán repartidos entre las especies (Evans, Greenwood, & Gaston, 2005). La riqueza se encuentra relacionada aparentemente con la diversidad de tipos de alimento o la disponibilidad de dichos recursos; siendo Trochilidae una de las familias más dependientes de dicha disponibilidad (Abrahamczyk & Kessler, 2010); tal es el caso de las comunidades de colibríes en bosques secos, donde la mayor abundancia en las capturas era en la época de mayor floración (Blake & Loiselle, 1991). Otro de los fenómenos que podría determinar la composición de la comunidad es la competencia entre las diversas especies. Es posible que las especies más abundantes sean dominantes con respecto al resto, en este sentido se ha reportado que un mayor peso, picos más largos y una mayor carga del disco alar determinan la dominancia (Wolf, Stiles, & Hainsworth, 1976; Kodrick Brown & Brown, 1978; Morse 1978; Carpenter et al., 1993; Rico-Guevara y Araya-Salas, 2014; Fernandes, 2018). Comparativamente tanto *H. leadbeateri* como *S. cyanopectus* son especies de picos más largos y con mayor peso que muchas de las especies que se encuentran en menos abundancia. Se ha reportado que ambas especies son agresivas y territoriales (Hilty 2002, Restall et al., 2006), y en el caso de *H. leadbeateri* constituye una de las especies dominantes en comederos artificiales de colibríes en una zona periurbana (Fernandes, 2018).

Con respecto a los resultados de las abundancias por especies, se observó una

disminución entre los muestreos de los años noventa y el periodo 2010-2013; al igual que lo observado para las abundancias totales, lo cual puede encontrarse relacionado, como se mencionó anteriormente, con un aumento en las temperaturas debido al cambio climático, entre otros factores (Lentino et al., 2016). Es de destacar la ausencia de correlación entre el índice SOI y las abundancias generales y por especie. En este sentido, aun no se tiene una correlación clara entre las precipitaciones y los años niña, pudiendo oscilar entre periodos secos y lluviosos, de lo que si se tienen evidencias es que en años niña las temperaturas tienden a disminuir (Maturana, Bello, & Manley, 1997), y esto podría generar cambios en la disponibilidad de los parches florales con las consecuentes modificaciones del ensamble de colibríes; sin embargo, este fenómeno no se observó durante los muestreos.

Los ermitaños se diferencian morfológica y ecológicamente del resto de los colibríes, caracterizados por presentar un pico más largo, encontrarse más restringidos a forrajear en zonas sombreadas y que rara vez defienden el territorio; a diferencia del resto de los colibríes, que presentan picos más cortos, ocupan una mayor variedad de hábitats y defienden el territorio agresivamente (Stiles, 1975), por dicha razón se consideraron en este estudio como un grupo aparte del resto. Adicionalmente se ha registrado que los ermitaños a diferencia del resto de los colibríes no suelen abandonar el bosque por disminución de los recursos florales (Stiles, 1978). En el Paso de Portachuelo ningún ermitaño formaba parte de las especies más abundantes, siendo más bien raras; esto podría deberse a que no forman parte de la comunidad de especies residentes de Portachuelo, sino que más bien se encuentran de paso o en “tránsito”. Stiles (1975) plantea que los ermitaños prefieren hábitats abiertos, este sería el caso de *P. anthophilus*, que no es una especie de bosque nublado (Restall et al., 2006), y sin embargo se cuantifico siete veces durante los muestreos, además todas en octubre, lo cual es un indicativo de que probablemente use Portachuelo como paso, y que hay un patrón de estacionalidad.

Es de destacar que para Pico Guacamaya la especie de colibrí más abundante fue *A. kingi*, seguido de *C. coeligena* y de *S. cyanopectus* (Verea et al., 2011), mientras que para los bosques caducifolios fue *C. mellisugus* (Verea et al., 2000). Estas diferencias indican que el hábitat con sus diferencias en la oferta de recursos florales, se encuentra determinando la composición del ensamble de los Trochilidae en el área de estudio. Al compararla con otros bosques nublados la riqueza de Portachuelo sigue siendo elevada, como por ejemplo en Colombia, con 16 especies en bosques altoandinos (Tolosa-Moreno et al., 2014).

Al comparar los resultados obtenidos con otros estudios de comunidades de colibríes en el neotrópico (Skutch, 1950; Stiles, 1978; 1985, en Costa Rica; Snow & Snow, 1964, en Trinidad; Gutiérrez et al., 2004, Rodríguez-Flores & Stiles, 2005 y Tolosa-Moreno et al., 2014, en Colombia, entre otros), encontramos que estos se encuentran determinados por la disponibilidad de los recursos florales del bosque; indicando que a mayor precipitación probablemente habrán ciclos anuales, ya que la comunidad de plantas de cada sitio evoluciona como una unidad diferente, donde la presencia de una determinada especie cambia toda la dinámica. En este sentido, para determinar cuáles son las causas que determinan la estructura y dinámica de un ensamble de colibríes, se debería realizar un seguimiento de la abundancia de flores en la zona de estudio y de cuales son consumidas por cada especie de colibrí, sin embargo, es poco el conocimiento que se tiene sobre esto. Por ejemplo, para *S. cyanopectus*, se ha reportado que su dieta comprende siete especies de plantas monocotiledóneas (Seres & Ramírez, 1995); mientras que Malpica (2014) obtuvo nueve especies, siendo las más representativas: *Heliconia bihai*, *Heliconia revoluta* y *Heliconia acuminata*, ambos reportes fueron en el PN Henri Pittier. En el caso de *H. leadbeateri*, se han registrado también para este parque el consumo de 17 especies de plantas, pertenecientes a 11 familias, la proporción varió a lo largo del año, siendo la familia Heliconiaceae consumida durante todo el período

de muestreo, las familias Acanthaceae y Gesneriaceae se consumieron durante la mayor parte de los meses, mientras que Lorantaceae solo durante dos meses (Indriago, 2016). En cuanto al resto de las especies de colibríes encontradas en Portachuelo, es muy poco lo que se conoce de su dieta y de su biología en general. Es de destacar, que quizás las interacciones de *S. cyanopectus* y *H. leadbeateri* con el resto de los colibríes tenga importancia a la hora de la composición del ensamble en la zona de estudio, lo cual es consistente con lo planteado por Gutiérrez et al. (2004), en un estudio sobre la dinámica anual de Trochilidae en Colombia, en el que las características poblacionales de la especie dominante definieron algunos rasgos poblacionales de las especies coexistentes, por efecto de la competencia por el acceso a los recursos florales.

Los resultados de este estudio indican que el ensamble de colibríes del Paso de Portachuelo presenta una mayor riqueza que los de zonas aledañas del PN Henri Pittier y de otros bosques neotropicales, constituyendo un espacio de suma importancia para la conservación de estas especies. Por otra parte, se observó que la dinámica de este ensamble a lo largo del tiempo es sumamente compleja, dominada principalmente por las especies mayoritarias *S. cyanopectus* y *H. leadbeateri*. Sin embargo, es poca la información que se tiene sobre la disponibilidad a lo largo del tiempo de los recursos florales, los cuales pueden ser el factor determinante en dicha dinámica, por lo cual es necesario una mayor cantidad de estudios en dicha zona sobre las dinámicas de floración y su uso por parte de los colibríes, para comprender cuál es el origen de la variabilidad en las abundancias de las especies a lo largo del tiempo.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección

de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

A Jhonathan Miranda, Mary Lou Goodwing, Beatriz Herrera-Malaver, María Alexandra García, Marcial Quiroga-Carmona, Carola Portas y Pablo Lau, por su ayuda durante el trabajo de campo. A la Colección Ornitológica Phelps y a la Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela por el apoyo logístico. A John Lattke, Juan García and Carlos Lauchó por la colaboración en la Estación Biológica Rancho Grande.

RESUMEN

El Paso de Portachuelo es un abra utilizado por una gran diversidad de especies de aves, bien sea como residentes o para movimientos estacionales o migratorios, en el cual se han reportado 32 especies de colibríes en la familia Trochilidae. Debido a esto nos planteamos como objetivo evaluar la dinámica del ensamble de colibríes que usa dicho Paso. Se realizaron salidas de campo mensuales desde abril 1990 hasta noviembre 1994, y desde junio 2010 hasta noviembre 2013. Se capturaron 14 685 individuos, pertenecientes a 38 especies. Las especies con poblaciones que presentaron mayores abundancias fueron: *Heliodoxa leadbeateri* y *Sternoclyta cyanopectus*. Con base en los resultados obtenidos, la comunidad de colibríes del área de Portachuelo se puede dividir en: seis especies altamente abundantes y que se observan durante todo o la mayor parte del año, siete especies que utilizan el paso durante la mayor parte del año pero con densidades bajas, cuatro especies que utilizan la zona de manera estacional y siete especies raras en las capturas debido al tipo de muestreo, o a que no presentan movimientos de desplazamiento y prefieren otros hábitats.

Palabras clave: Trochilidae, comunidades, abundancia, Portachuelo.

REFERENCIAS

- Abrahamczyk, S., & Kessler, M. (2010). Hummingbird diversity, food niche characters, and assemblage composition along a latitudinal precipitation gradient in the Bolivian lowlands. *Journal of Ornithology*, 151(3), 615-625.



- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46.
- Australian Government Burou of Meteorology. (2017). Climate database. Recuperado de <http://www.bom.gov.au/inside/contacts.shtml?ref=hdr>
- Blake, J. G., & Loiselle, B. A. (1991). Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *The Auk*, 108, 114-130.
- Carpenter, F. L., Hixon, M. A., Russell, R. W., Paton, D. C., & Temeles, E. J. (1993). Interference asymmetries among age-sex classes of rufous hummingbirds during migratory stopovers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33, 297-304.
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2006). PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Dalsgaard, B., González, A. M. M., Olesen, J. M., Ollerton, J., Timmermann, A., Andersen, L. H., & Tossas, A. G. (2009). Plant-hummingbird interactions in the West Indies: floral specialisation gradients associated with environment and hummingbird size. *Oecologia*, 159(4), 757-766.
- Evans, K. L., Greenwood, J. J. D., & Gaston, K. J. (2005). Relative contribution of abundant and rare species to species-energy relationships. *Biological Letters*, 1, 87-90.
- Feinsinger, P. (1980). Asynchronous migration patterns and the coexistence of tropical hummingbirds. En A. Keast & E. S. Morton (Eds.), *Migrant Birds in the Neotropics* (pp. 411-419). Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press.
- Fernandes, A. M. (2018). *Relaciones de dominancia interespecífica en colibríes (Aves, Trochilidae) asociados a comederos artificiales* (Tesis de Licenciatura). Universidad Central de Venezuela, Venezuela.
- Fogden, M. P. L. (1972). The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds est Sarawak. *Ibis*, 114, 307-343.
- Gill, F. B. (2005). *Ornithology*. U.S.A.: Macmillan.
- Gonzalez, O., & Loiselle, B. A. (2016). Species interactions in an Andean bird-flowering plant network: phenology is more important than abundance or morphology. *PeerJ*, 4, e2789.
- Gutiérrez, A., Rojas-Nossa, S. V., & Stiles, F. G. (2004). Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical*, 15, 205-213.
- Hilty, S. L. (2002). *Birds of Venezuela* Princeton, USA: University Press.
- Huber, O. (1986). Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. In O. Huber (Ed.), *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier* (pp. 131-170). Caracas, Venezuela: Fondo Editorial Acta Científica Venezolana.
- Indriago, A. (2016). *Ciclo anual de Heliodoxa leadbeateri (Aves: Trochilidae) en el Parque Nacional Henri Pittier, Edo. Aragua* (Tesis de Licenciatura). Universidad Central de Venezuela, Venezuela.
- Kodric-Brown, A. & Brown, H. (1978). Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology*, 59, 285-296.
- Las-Casas, F. M. G., Azevedo Júnior, S. M., & Dias Filho, M. M. (2012). The community of hummingbirds (Aves: Trochilidae) and the assemblage of flowers in a Caatinga vegetation. *Brazilian Journal of Biology*, 72, 51-58.
- Lentino, M., Rodríguez, A., Malave, V. C., Rojas, M., & García, M. A. (2016). *Manual de anillado para el paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela*. Caracas, Venezuela: Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela y Fundación William H. Phelps.
- Malpica, C. 2014. *Evaluación de aspectos ecológicos y biológicos del ciclo anual de Sternoclyta cyanopectus en el Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela* (Tesis de Licenciatura). Universidad de Carabobo, Venezuela.
- Maturana, J., Bello, M., & Manley, M. (1997). Antecedentes históricos y descripción del fenómeno El Niño, Oscilación del Sur. *El Niño-La Niña*, 2000, 13-27.
- Morse, D. H. (1978). Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis*, 120(3), 298-312.
- Ortiz Pulido, R. (2008). Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *Ornitología Neotropical*, 19, 473-483.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., DeSante, D. F., & Milá, B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report PSW-GTR-159*. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- Restall, R., Rodner, C., & Lentino, M. (2006). *Birds of northern South America*. Londres, UK: Christopher Helm.
- Rico-Guevara, A., & Araya-Salas, M. (2014). Bills as daggers? A test for sexually dimorphic weapons in a lekking hummingbird. *Behavioral Ecology*, 26, 21-29.

- Rodríguez, J. P., Rojas-Suárez, F., & Giraldo Hernández, D. (Eds.). (2010). *Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela*. Caracas, Venezuela: Provita, Shell, Lenovo.
- Rodríguez-Flores, C. I., & Stiles, F. G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana*, 3, 7-27.
- Sainz-Borgo, C., & Lentino, M. (2012). Muda de las aves del bosque nublado de Rancho Grande, al norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 23, 175-186.
- Sazima, I., Buzato, S., & Sazima, M. (1996). An assemblage of hummingbird-pollinated flowers in a montane forest in southeastern. *Acta Botanica Brasílica*, 109, 81-176.
- Seres, A. & Ramírez, N. (1995). Biología Floral y Polinización de Algunas Monocotiledoneas en un Bosque Nublado Venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 82, 61-81.
- Skutch, A. F. (1950). The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis*, 92, 185-222.
- Snow, D. W. (1980). Relationships between hummingbirds and flowers in Andes of Colombia. *Bulletin of the Museum of Natural History (Zoology)*, 38, 105-139.
- Snow, D. W., & Snow, B. K. (1964). Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica*, 49, 1-39.
- Stiles, F. G. (1975). Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56(2), 285-301.
- Stiles, F. G. (1978). Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. *Biotropica*, 10, 194-210. <http://dx.doi.org/10.2307/2387905>
- Stiles, F. G. (1980). The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122(3), 322-343.
- Stiles, F. G. (1985). Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs*, 36, 757-787.
- Stiles, F. G. (1995). Behavioral, ecological and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *Condor*, 97, 853-878.
- Temles, E., Pan, I., & Brennan, L. (2000). Evidence for Ecological Causation of Sexual Dimorphism in a Hummingbird. *Science*, 289, 441- 443.
- Tolosa-Moreno, D. L., León-Camargo, D. A., & Rosero-Lasprilla, L. (2014). El ciclo anual de una comunidad de colibríes (Trochilidae) en bosques altoandinos intactos y paramizados en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana*, 14, 28-47.
- Verea, C., Fernández-Badillo, A., & Solórzano, A. (2000). Variación en la composición de las comunidades de aves de sotobosque de dos bosques en el norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical*, 11, 65-79.
- Verea, C., Navas, O., & Solórzano, A. (2011). La avifauna de un aguacatero del norte de Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*, 45, 35-54.
- Ward, P. (1969). Seasonal and diurnal changes in the fat content of an equatorial bird. *Physiological Zoology*, 42(1), 85-95.
- Wolf, L. L., Stiles, F. G., & Hainsworth, F. R. (1976). Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *The Journal of Animal Ecology*, 45, 349-379.