

Disponibilidad de alimento para el Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* (Trochilidae) en la zona de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela

Cristina Malpica-Piñeros¹, Miguel Lentino² y Carlos Varela[†]

¹Departamento de Biología, Facultad Experimental de Ciencias y Tecnología, Universidad de Carabobo, Venezuela.
crismalpica@gmail.com

²Fundación WH Phelps, Boulevard Sabana Grande, Edificio Gran Sabana, Piso 3, Caracas, Venezuela

Resumen.— Con el propósito de describir la dieta y disponibilidad de alimento del Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* en el área de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, norte de Venezuela, se analizaron muestras de polen recolectadas en diferentes áreas de su pico. Asimismo, muestras de polen de diferentes especies de plantas también fueron colectadas para hacer comparaciones. Se encontraron 12 palinomorfos distintos en los picos del Colibrí Pechiazul, propios de las familias Heliconiaceae, Acanthaceae, Costaceae, Bromeliaceae, Myrtaceae, Gesneriaceae y Zingiberaceae. No hubo diferencias significativas entre hembras y machos con respecto a la diversidad de la dieta, así como tampoco con respecto a las cargas de polen en el pico de la especie. El Colibrí Pechiazul resultó ser una especie generalista que se alimenta en el estrato bajo de la vegetación y su dieta consta de no menos de 10 especies de plantas de siete familias en el área de Portachuelo.

Palabras claves. Dieta, palinomorfos, polen, Trochilidae

Abstract.— **Food availability for the Violet-chested Hummingbird *Sternoclyta cyanopectus* (Trochilidae) in the Portachuelo area, Henri Pittier National Park, Venezuela.**— In order to describe the diet and food availability for the Violet-chested Hummingbird *Sternoclyta cyanopectus* in the Portachuelo area, Henri Pittier National Park, Aragua state, northern Venezuela, pollen samples were taken from different areas of its beak to be analyzed. Also, pollen samples of floral species in the area were also collected to do comparisons. A total of 12 palynomorphs from Heliconiaceae, Acanthaceae, Costaceae, Bromeliaceae, Myrtaceae, Gesneriaceae y Zingiberaceae families were recorded on the Violet-chested Hummingbird beaks. With respect to diet diversity and pollen loads on beak, there was no significant differences between males and females of the Violet-chested Hummingbird. The Violet-chested Hummingbird is a generalist species that feeds on the low strata of vegetation with a diet that consists of no less than 10 plant species belonging to seven families.

Keywords. Diet, palynomorphs, pollen, Trochilidae

INTRODUCCIÓN

Los colibríes (Trochilidae) son aves que se alimentan principalmente del néctar de las flores, lo cual promueve su agrupación a aquellas áreas de floración de sus plantas (Wolf *et al* 1976). Al tener una dieta especializada, se considera que han coevolucionado con las plantas que visitan, presentándose un proceso simbiótico (mutualismo) mediante el cual los colibríes se benefician con la obtención de alimentos ricos en carbohidratos y las plantas mediante el transporte de su polen (Faegri y van der Pijl 1979, Tyrrell y Tyrrell 1984, Lindorf *et al* 1985). La mayoría de los colibríes utilizan o pueden potencialmente utilizar una gran variedad de flores (Feisinger 1983, Wolf *et al* 1976), por lo que el grado de especialización de una especie en un momento dado depende de la competencia por los recursos (Wolf *et al* 1976). Debido a estas variaciones, la polinización efectiva es realizada por una o pocas especies en la mayoría de los casos (Frankie *et al* 1983, Ramírez 1989) y la posición de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador son determinantes para el transporte y efectividad de la polinización (Stiles 1975, Ramírez 1989), dado que una especie de

colibrí puede transportar cargas de polen de diferentes especies de plantas en el pico y en la base de la cabeza, pudiendo variar la cantidad de polen pero de igual forma actúa como polinizador (Ramírez 1989). Por otro lado, se conoce que los mecanismos de aislamiento floral pueden ser etológicos o mecánicos, siendo mecánicos para algunas especies de Heliconia, donde posiblemente la deposición de polen de diferentes especies de plantas es ubicada en distintas áreas del cuerpo de una determinada especie de colibrí (Stiles 1975).

El Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* es un ave casi endémica de Venezuela, extralimital para Colombia (Restall *et al* 2006). La misma presenta tanto dicromatismo como dimorfismo sexual: los machos son de un color verde hierba brillante con el pecho típicamente violeta, mientras que las hembras son blanco grisáceo por debajo, con el centro del abdomen rufo tornasol (óxido) (Phelps y Meyer de Schauensee 1979). Asimismo, los machos presentan el pico más corto que las hembras ($\pm 28,39$ mm machos; $\pm 30,48$ mm hembras) (Malpica-Piñeros 2014), una condición que se relaciona con conductas territoriales y agresivas de alimentación, típica de la especie (Briceño

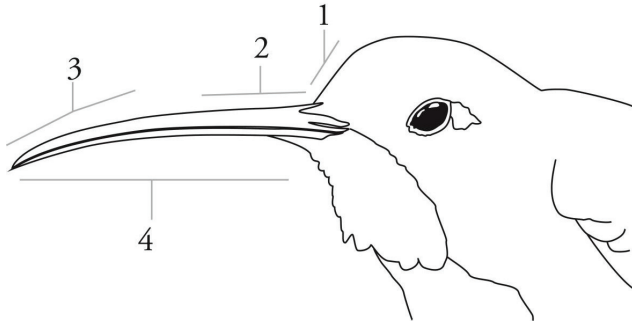


FIGURA 1. Zonas de la anatomía del Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* donde se colectaron las muestras de polen del presente estudio: 1, frente; 2, base del pico; 3, punta del pico; 4, mandíbula.

1992). Esto la diferencia de otras especies que son sexualmente monocromáticas y con codominancia sexual en la búsqueda de recursos, las cuales muestran una reducción en el dimorfismo dado por la longitud de pico (Wolf 1969, Bleiweiss 1999).

Dada su importancia como especie casi endémica de Venezuela, además de tratarse de la especie de Trochilidae más frecuente en los estudios con redes realizados en el área de Portachuelo (Verea 2001, Sainz *et al* 2012, Lentino *et al* 2016), unido a la escasa información en torno a su preferencia floral específica y su posible papel en la polinización en el área de Portachuelo, nos planteamos tres objetivos: a) conocer la disponibilidad de alimento para el Colibrí Pechiazul en el área de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier; b) identificar las principales plantas polinizadas por el Colibrí Pechiazul mediante la identificación de los granos de polen; y c) evaluar las diferencias en las cargas de polen en las distintas zonas de la cabeza (frente, pico) de la especie pues, la posición de las cargas de polen sobre el cuerpo del polinizador son determinantes para el transporte y efectividad del proceso (Stiles 1975; Ramirez 1989) y al poseer el Colibrí Pechiazul diferencias morfométricas en la longitud del pico, además de comportamiento territorial, nuestra hipótesis sugiere encontrar diferencias entre la diversidad de especies polinizadas entre hembras y machos, debido a que los machos protegen territorio y las hembras podrían alcanzar una mayor cantidad de recursos por la longitud del pico.

MÉTODOS

Área de estudio. El Paso de Portachuelo (10°20'51"N-67°41'17"O) se encuentra ubicado en el Parque Nacional Henri Pittier a 1.136 m de altura, en la zona central de la serranía del norte de la Cordillera de la Costa en el estado Aragua, a una distancia de trescientos metros de la Estación Biológica de Rancho Grande (Lentino *et al* 2016). Según Huber (1986a) el área está compuesta por un bosque nublado formado por tres estratos: uno emergente, cuyas copas pueden alcanzar hasta los

35–40 m de altura y donde resaltan *Ecclinusa abbreviata* (Sapotaceae), *Sloanea brevispina* (Elaeocarpaceae), *Guapira olfersiana* (Nyctaginaceae) y *Chimarris microcarpa* (Rubiaceae); un estrato medio, de unos 8–15 m, donde destaca el gran número de palmas, entre ellas *Dictyocaryum fuscum*, *Socratea* sp. y *Euterpe* sp. (Arecaceae). Esta misma abundancia de palmas también es perceptible en el estrato inferior o sotobosque, donde resaltan palmas como *Wettinia praemorsus*, *Bactris setulosa*, *Hyospathe elegans*, *Geonoma* spp. y *Chamaedorea pinnatifrons* (Arecaceae). Junto a las palmas, elementos herbáceos tales como *Asplundia goebelii*, *Cyclanthus bipartitus*, *Schoenobiblos daphnoides* (Guttiferae), *Gloespermum andinum* (Violaceae), *Psychotria agostinii* (Rubiaceae), *Besleria disgrega* (Gesneriaceae), *Justicia stipitata* (Acanthaceae), *Piper riitosense* (Piperaceae) y *Heliconia* spp. (Heliconiaceae) son abundantes. Este bosque nublado presenta un clima biestacional, con una estación seca de diciembre a marzo y una lluviosa de abril a noviembre (Huber 1986b) y la precipitación que varía entre los 2.000 y 4.000 mm anuales, con una temperatura media entre 18°–24°C (Ewel *et al* 1976).

Censos florales. Para evaluar la disponibilidad de alimento para el Colibrí Pechiazul se realizaron censos mensuales de las flores disponibles (flores abiertas) de cuatro especies a saber: *Heliconia bihai*, *H. revoluta*, *H. acuminata* y *Aphelandra tetragona*. La selección de las plantas se basó en su condición de plantas con síndrome de ornitofilia (Lindorf *et al* 1985, Altshuler 2002), además de referencias previas que indican su polinización por parte del Colibrí Pechiazul en el Parque Nacional Henri Pittier y el área de Portachuelo, así como por su abundancia en el lugar (Seres y Ramírez 1995). De esta manera, durante el período febrero–noviembre 2013, sobre una transecta de 120 m a lo largo de la fila de la montaña, se identificaron 100 individuos de las plantas previamente señaladas: 60 de *Heliconia*



FIGURA 2. Colecta de los granos de polen en el Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* basados en la técnica de Erdtman (1960) a través del uso de los círculos de gel. Foto: C. Malpica-Piñeros.

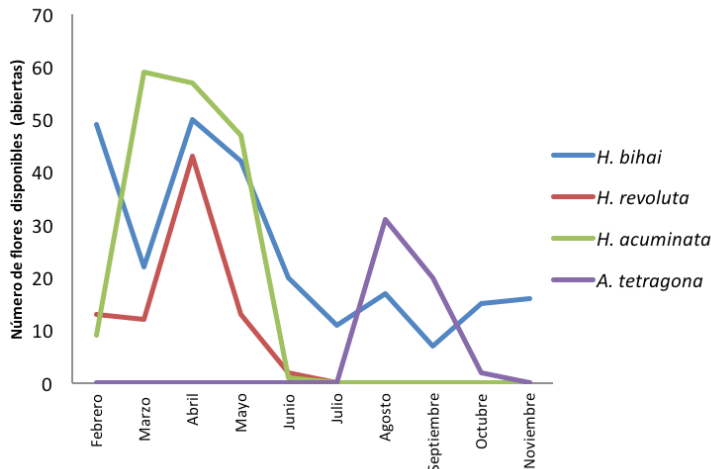


FIGURA 3. Disponibilidad de alimento para el Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* en base al número de flores disponibles (abiertas) de *Heliconia revoluta*, *H. acuminata*, *H. bihai* y *Aphelandra tetragona* observadas en en Paso de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier durante el 2013.

bihai, 15 de *H. revoluta*, 14 de *H. acuminata* y 11 de *A. tetragona*. Estos individuos se censaron todos los meses para conocer el número total de flores disponibles para el Colibrí Pechiazul. Únicamente fueron contabilizadas las flores que habían abierto el mismo día del muestreo (redes, ver abajo), debido a que en *Heliconia* el néctar solo está disponible un solo día (Stiles 1975).

Muestras de polen. Para determinar las plantas visitadas por el Colibrí Pechiazul se capturaron 29 individuos (nueve machos y 20 hembras) durante el periodo julio–noviembre 2013 con cinco redes de neblina (12 m de ancho x 2,5 m de altura; abertura de 30 mm), sobre un total de 120 h-redes/mes. Para el cálculo operativo

TABLA 1. Frecuencia de palinomorfos en las cuatro zonas evaluadas del Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* durante el estudio realizado en el área de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela.

Familia	Frente	Pico		
		(base)	(punta)	(mandíbula)
Heliconiaceae	23	26	18	15
Acanthaceae	3	1	1	1
Costaceae	7	10	7	3
Myrtaceae	2	1	0	1
Zingiberaceae	11	10	4	5
Bromeliaceae	0	0	0	2
Gesneriaceae	3	3	3	3
Palinomorfo 1	2	0	0	0
Palinomorfo 2	2	0	0	0
Palinomorfo 3	1	2	3	2

de las redes se estableció que una hora de red abierta estándar de 12 m es equivalente a una (1) hora-red (Ralph *et al* 1996). Una vez capturado, cada individuo del Colibrí Pechiazul fue restregado sobre su frente, base y punta del pico, así como su mandíbula (Fig 1), con un pequeño disco de gel para colectar los granos de polen (Fig 2). Dicho gel estaba compuesto por glicerina, gelatina, agua destilada y cristales de fenol siguiendo la metodología propuesta por Erdtman (1960). Asimismo, el procedimiento se aplicó a las anteras maduras de varias especies de flores con reconocido síndrome de ornitofilia en el área (Lindorf *et al* 1985, Altshuler 2002). Justo después de su recolección, cada muestra fue fijada individualmente en un portaobjetos, aplicando calor al disco de gel para derretirlo. Posteriormente, los portaobjetos con las muestras de polen fueron llevadas a un laboratorio para identificar los palinomorfos con ayuda de un microscopio con 40X de aumento y establecer coincidencias. Para cada muestra se contabilizó la frecuencia de aparición de palinomorfos, considerándose como frecuencia únicamente la presencia-ausencia de los mismos en cada una de ellas. La frecuencia de palinomorfos fue necesaria para determinar el porcentaje de diversidad de palinomorfos en las diferentes partes de la anatomía de las hembras y machos del Colibrí Pechiazul.

Estadísticos. Para comparar las frecuencias de palinomorfos en las diferentes áreas del pico (119 muestras) y las diferencias entre los nueve machos (37 muestras) y las 20 hembras (82 muestras) se utilizaron las pruebas de normalidad de Shapiro Wilk y la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis.

RESULTADOS

Censos florales. Para las especies de *Heliconia*, el máximo de floración se presentó en el mes de abril, resultando *H. acuminata* la especie que mostró un mayor aporte de flores abiertas (57 flores), seguida de *H. bihai* (50 flores) y *H. revoluta* (43 flores). La disponibilidad floral mostró un descenso hasta junio-julio y posteriormente se incrementó hasta su segundo máximo de floración en agosto, aunque menor al observado en abril. En agosto, el mayor aporte de flores abiertas correspondió a *A. tetragona* y *H. bihai*. La única especie que presentó una disponibilidad de flores abiertas a lo largo de todo el periodo de muestreo fue *H. bihai* (Fig 3).

Muestras de polen. En la evaluación de muestras de polen se analizaron un total de 119 láminas de gel con granos de polen, las cuales provenían de las siguientes áreas: 31 de la frente, 29 de la base del pico, 30 de la punta del pico y 29 de la mandíbula. El mayor número de muestras provino de individuos hembra, pues fueron capturadas con mayor frecuencia que los machos machos. Se registró un total de doce palinomorfos presentes en el pico del

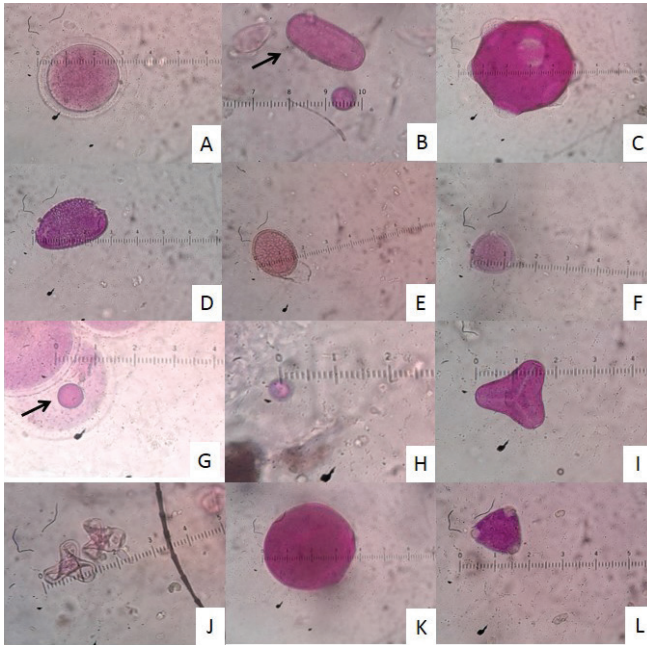


FIGURA 4. Palinomorfos encontrados en la frente y pico del Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* durante el estudio realizado en el área de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: A) Heliconiaceae B) Acanthaceae C) Costaceae, D) Bromeliaceae 1, E) Bromeliaceae 2, F) Gesneriaceae, G) Zingiberaceae 1, H) Zingiberaceae 2, I) Myrtaceae, J) Palinomorfo 1, K) Palinomorfo 2, L) Palinomorfo 3.

Colibrí Pechiazul (Fig 4), los cuales, tras su comparación con las muestras de polen de las flores del lugar, se determinó que eran propios de las familias Heliconiaceae, Acanthaceae (= *Aphelandra tetragona*), Costaceae (= *Costus spiralis*), dos especies de Bromeliaceae, Gesneriaceae, Myrtaceae y dos palinomorfos de Zingiberaceae. Siete de los palinomorfos solo pudieron ser identificados a nivel de familia (Heliconiaceae, Bromeliaceae, Zingiberaceae, Myrtaceae y Gesneriaceae) y hubo tres palinomorfos que no pudieron ser identificados. Heliconiaceae fue la familia más frecuente en las muestras evaluadas, seguida por Zingiberaceae y Costaceae. La familia con menor cantidad de granos de polen en las muestras fue Bromeliaceae (Tabla 1).

TABLA 2. Promedio de palinomorfos entre hembras y machos en las cuatro zonas evaluadas del Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* durante el estudio realizado en el área de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela.

	Machos	Hembras
Frente	1,222222	1,761905
Base de pico	1,888889	2,111111
Punta de pico	0,777778	1,238095
Mandíbula	0,888889	1,75

De las zonas de la anatomía del Colibrí Pechiazul evaluadas, la frente y la mandíbula fue donde se consiguieron más palinomorfos, seguido de la base del pico y la mandíbula (Tabla 1), pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la frecuencia de palinomorfos entre las diferentes áreas (Kruskal Wallis; p 0,075), ni normalidad en la distribución de la data (Shapiro Wilk p 0,0013). De igual manera, tampoco hubo diferencias estadísticamente significativas entre la distribución de las cargas de polen en el pico en relación al sexo (Kruskal Wallis; p 0,1939) (Tabla 2). Aunque las hembras del Colibrí Pechiazul presentaron una mayor diversidad de palinomorfos (10) con respecto a los machos (7), no hubo diferencias estadísticamente significativas entre ambos sexos (Kruskal Wallis; p 0,075), ni distribución normal en las muestras (Shapiro Wilk; p 0,0013). El palinomorfo de las Heliconiaceae fue el más abundante en ambos sexos, seguido por aquellos de Zingiberaceae y Costaceae (Tabla 3), mientras que los menos frecuentes fueron de Bromeliaceae y el Palinomorfo 2.

DISCUSIÓN

El patrón de floración de las cuatro especies de plantas ornitófilas evaluadas presentó una fuerte estacionalidad, con máximos de floración bimodal y una temporada de severa escasez de flores (Fig 3). Resultados parecidos fueron reportados en un bosque húmedo tropical en Costa Rica, donde los máximos de floración son bimodales y van seguidos de un período de escasez de flores ornitófilas (Stiles 1980). El período de escasez de flores es también una época donde se presenta una baja en la abundancia de artrópodos pequeños, que representan la principal fuente proteica de los colibríes (Stiles 1980). Por otro lado, se conoce que aunque el número de especies en floración constituye una primera forma de evaluar la cantidad de alimento que se encuentra disponible a través del año, en rigor no representa más que una estimación aproximada del fenómeno, ya que cada especie de planta, de acuerdo con sus propias características (número de flores, temporalidad de la floración y cantidad de néctar por flor), proporciona diferentes cantidades de alimento a los colibríes (Toledo 1975).

Según los registros de plantas monocotiledóneas usadas por el Colibrí Pechiazul en Henri Pittier, evidencias anteriores indican que poliniza una especie de Zingiberaceae: *Renalmia nicolaioides*; una Costaceae *Costus spiralis*; y una Bromeliaceae: *Pitcairnia altenseinii* (Seres y Ramírez 1995). Basados en ello, los palinomorfos de Zingiberaceae y Bromeliaceae encontrados probablemente pertenecen a las especies señaladas: *R. nicolaioides* y *P. altenseinii*. No obstante, dicha información no se ha podido corroborar aun. El otro palinomorfo de Bromeliaceae encontrado en las muestras podría ser *Aechmea filicaulis*, una especie endémica para Venezuela, previamente reporta-

TABLA 3. Frecuencia de palinomorfos en base a los sexos del Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* durante el estudio realizado en el área de Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela.

Familia	Machos	Hembras
Heliconiaceae	22	61
Acanthaceae	1	5
Costaceae	5	22
Myrtaceae	0	4
Zingiberaceae	11	19
Bromeliaceae	0	2
Gesneriaceae	3	9
Palinomorfo 1	2	9
Palinomorfo 2	0	2
Palinomorfo 3	2	6

da como una planta frecuentemente visitada por el Colibrí Frentiazul *Heliodoxa leadbeateri* en el área de estudio (Indriago 2016). En este estudio se reportan varias de las especies visitadas por el Colibrí Frentiazul (Indriago 2016), existiendo coincidencias con las flores visitadas por el Colibrí Pechiazul, por lo que las Gesneriaceae observadas en el presente estudio podrían pertenecer a *Besleria* sp. o *Columnea* sp.

Aunque no hubo diferencias estadísticamente significativas en la cantidad de polen recolectado en las distintas zonas evaluadas del Colibrí Pechiazul, en general se observaron pequeñas diferencias que pudieran estar relacionadas con una mayor dificultad colectar los granos de polen en algunas zonas como la frente y la base del pico (Rosero y Sazima 2004). Además, la menor cantidad de polen en la parte media y apical del pico se ha relacionado con los hábitos de limpieza de los colibríes (Grant y Grant 1968, Rosero y Sazima 2004). Pero también, una menor cantidad de polen en la mandíbula y la punta del pico en el Colibrí Pechiazul puede estar relacionada con la morfología de las flores que utiliza con mayor frecuencia, pues esas zonas son más susceptible a la pérdida de polen (Feinsinger *et al* 1987, Rosero y Sazima 2004). Las flores de *H. revoluta*, *C. spiralis* y *A. tetragona* son flores de corola larga, por lo que podría ser una de las razones por las cuales se encuentran en mayor proporción en la frente y base del pico. En la punta del pico también se presentó una gran porcentaje de *Heliconia*, posiblemente *H. bihai*, debido a que presenta la corola más corta en comparación con las otras Heliconiaceae de la zona.

Las diferencias en la diversidad de polen transportado por las hembras respecto a los machos pudo deberse a la mayor cantidad de hembras capturadas durante el muestreo. Por otro lado, se conoce que el dimorfismo sexual en los picos le proporciona acceso a diferentes recursos (Temeles 2009) y la presencia un pico más largo en las hembras puede brindarles una

mayor habilidad en la explotación de recursos con corolas más largas, recursos que son inalcanzables para los machos (Bleiweiss 1999). Asimismo, picos cortos en los machos son asociados a la defensa de territorio y a monopolizar recursos florales (Stiles 1973, Temeles 2009), debido a que parece reducir el tiempo de manipulación de las flores de corola corta que normalmente defiende (Bleiweiss 1999). La variación en el tamaño de pico le proporcionaría la capacidad de pasar menos tiempo alimentándose, invirtiendo una mayor cantidad de tiempo en la defensa de su territorio, por lo que presentan una menor riqueza en cargas de polen y concentran su forrajeo en un grupo menor de especies de plantas (Stiles 1975, Feinsinger y Colwell 1978, Rosero y Sazima 2004). No obstante, semejante asunción no se pudo comprobar debido a que no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los sexos.

Por otro lado, los colores brillantes e iridiscentes en machos se pueden asociar a una dominancia sobre las hembras, quienes se ven forzadas a buscar fuentes de alimento espacialmente más dispersas (Wolf 1969, Temeles 1996, Bleiweiss 1999). El comportamiento territorial en el Colibrí Pechiazul (Briceno, 1992) contribuiría a la diferencia entre las cargas de polen entre machos y hembras, las hembras presentan una mayor diversidad de palinomorfos por lo que su dieta sería más variada que la de los machos y al ser estos territoriales, se dedicarían a la defensa de parches de Heliconias como los que se presentan en *H. bihai* y *H. imbricata* con gran frecuencia en Portachuelo. Por lo que las diferencias encontradas la diversidad de polen presente en cada sexo se podría deber su comportamiento y a diferencias morfológicas con respecto a las hembras, pero esto no se ha podido comprobar debido a falta de data, para esto se necesitaría un esfuerzo de muestreo mayor, tendiendo grupos muestrales con la misma cantidad de hembra y machos, además de realizar las colectas de polen durante todo un año en busca de variaciones en la composición de la dieta.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al Departamento de Biología de la Universidad de Carabobo, Colección Ornitológica Phelps (COP) y Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, sin cuyo apoyo no se habría podido realizar el presente proyecto. También agradecemos a INPARQUES y a la Estación Biológica Rancho Grande por su apoyo logístico.

LISTA DE REFERENCIAS

- Altshuler D. 2002. Flower color, hummingbird pollination, and habitat irradiance in neotropical forest. *Biotropica* 35: 344–355
- Bleiweiss R. 1999. Joint effects of feeding and breeding behavior on trophic dimorphism in hummingbirds. *Proceedings: Biological Sciences* 266: 2491–2497

- Briceño AJ. 1992. Análisis comparativo de la comunidad de colibríes de dos localidades del Parque Nacional Guatopo. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas
- Briceño AJ. 1997. Análisis comparativo de la comunidad de colibríes de dos localidades del Parque Nacional Guatopo (Edos. Miranda y Guárico). Pp. 69–72 *en* Ciencia y Conservación en el Sistema de Parques Nacionales de Venezuela. Impresos Altamira, Caracas, Venezuela
- Dupont YL, DM Hansen y JM Olesen. 2003. Structure of plant-flower visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography* 26: 301–310
- Erdtman G. 1960. The acetolysis method: a revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54: 561–564
- Ewel J, A Madriz y J Tosi. 1976. Zonas de Vida de Venezuela: Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas, Venezuela
- Faegri K y L van der Pijl. 1979. The Principles of Pollination Ecology (3rd ed): Pergamon Press, London, UK
- Feinsinger P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecological Monographs* 46: 257–291
- Feinsinger P. 1980. Asynchronous migration patterns and the coexistence of tropical hummingbirds. Pp. 411–576 *en* A Keast y ES Morton (eds). *Migrants Birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution and Conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA
- Feinsinger P. 1983. Variable nectar secretion in a *Heliconia* species pollinated by hermit hummingbirds. *Biotropica* 15: 48–52
- Feinsinger P y R Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Animal Zoology* 18: 779–785
- Feinsinger P, JH Beach, YB Linhart, WH Busby y G Murray. 1987. Disturbance, pollinator predictability and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. *Ecology* 68: 1294–1305
- Frankie G, W Haber, P Opler y K Bawa. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. Pp. 411–447 *en* CE Jones y RJ Little (eds). *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, USA
- Gill F. 2007. Ornithology. WH Freeman and Company, New York, USA
- Grant K y V Grant. 1968. Hummingbirds and Their Flowers. Columbia University Press, New York, USA
- Hainsworth F y L Wolf. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia* 25: 101–113
- Hilty SL. 2003. Birds of Venezuela. Princeton University Press, Princeton, USA
- Huber O. 1986a. Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. Pp. 131–170 *en* O Huber (ed). La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional “Henri Pittier”: el Ambiente Físico, Ecología Vegetal y Anatomía Vegetal. Editorial Arte, Caracas, Venezuela
- Huber O. 1986b. El Clima. Pp. 17– 29 *en* O Huber (ed). La Selva Nublada de Rancho Grande Parque Nacional “Henri Pittier”: el Ambiente Físico, Ecología Vegetal y Anatomía Vegetal. Editorial Arte, Caracas, Venezuela
- Indriago A. 2016. Ciclo anual de *Heliodoxa leadbeateri* (Aves: Trochilidae) en el Parque Nacional Henri Pittier, Edo. Aragua. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas
- Lentino M, A Rodríguez-Ferraro, A Nagy, M Rojas, V Malavé, MA García y A López. 2016. Manual de Anillado e Identificación de las Aves del Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela (2^{da} ed): Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas, Venezuela
- Lindorf H, L De Parisca y P Rodríguez. 1985. Botánica. Ediciones de la Biblioteca, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela
- Malpica-Piñeros C. 2014. Evaluación de aspectos ecológicos y biológicos del ciclo anual de *Sternoclyta cyanopectus* en el Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. Trabajo Especial de Grado, Departamento de Biología, Universidad de Carabobo, Venezuela
- Meier W. 2011. Los bosques nublados de la Cordillera de la Costa en Venezuela. *BioLlania* 10: 106–121
- Phelps WH (Jr) y R Meyer de Schauensee. 1979. Una Guía de las Aves de Venezuela. Gráficas Armitano, Caracas, Venezuela
- Ramírez N. 1989. Biología de polinización en una comunidad arbustiva tropical de la alta Guyana venezolana. *Biotropica* 21: 319–330
- Restall R, C Rodner y M Lentino. 2006. Birds of Northern South America. Volume 1: Species Account. Christopher Helm, London, UK
- Rosero L y M Sazima. 2004. Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. *Ornitología Neotropical* 15: 183–19
- Sanabria M, M Maciel, L Cumana y R Delgado. 2007. Estudio del grano de polen en especies del género *Heliconia* L. bajo el microscopio óptico. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Universidad del Zulia* 24: 22–33
- Schäfer E y WH Phelps (Jr). 1954. Las aves del Parque Nacional Henri Pittier (Rancho Grande) y sus funciones ecológicas. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 16: 3–167
- Seres A y N Ramírez. 1995. Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de un bosque nublado venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 61–81
- Snow B y D Snow. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad valley land-birds. *Zoologica* 49: 1–39
- Snow B y D Snow. 1972. Feeding niches of humming-

- birds in a Trinidad valley. *Journal of Animal Ecology* 41: 471–485
- Stiles FG. 1973. Food supply and the annual cycles of the Anna's Hummingbird. *University of California Publications in Zoology* 97: 1–109
- Stiles FG. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285–301
- Stiles FG. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194–210
- Stiles FG. 1980. The annual cycle in a tropical forest hummingbird community. *Ibis* 122: 322–343
- Temeles E, C Koulouris, S Sander y W Kress. 2009. Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology* 90: 1147–1161
- Toledo V. 1975. La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. *Biotropica* 7: 63–70
- Tyrrell EQ y RA Tyrrel. 1984 *Hummingbirds: Their Life and Behavior*. Crown Publishers, New York, USA
- Verea C. 2001. Variación en la composición de las comunidades de aves de cinco sotobosques de la vertiente norte del Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay
- Verea C, MA Araujo, L Parra y A Solórzano. 2009. Estructura de la comunidad de aves de un monocultivo frutícola (naranja) y su valor de conservación para la avifauna: estudio comparativo con un cultivo agroforestal (cacao). *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 172: 51–68
- Verea C y A Solórzano. 2005. Avifauna asociada al sotobosque de una plantación de cacao del norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical* 16: 1–14
- Wolf LL. 1969. Female territoriality in a tropical hummingbird. *The Auk* 86: 490–504
- Wolf LL, FG Stiles y FR Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45: 249–279

Recibido: 31/10/2017 **Aceptado:** 06/10/2018