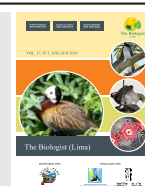




The Biologist (Lima)



ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL

PALINOMORPHS IDENTIFIED IN POLLEN LOADS TRANSPORTED FOR SIX HUMMINGBIRDS SPECIES OF NORTHEASTERN VENEZUELA AND ANATOMOFLORESTIC, BIOMETRIC AND PHENOLOGICAL FACTORS ASSOCIATED TO THEIR OCURRENCE

PALINOMORFOS IDENTIFICADOS EN CARGAS POLÍNICAS TRANSPORTADAS POR SEIS ESPECIES DE COLIBRÍES DEL NORESTE DE VENEZUELA Y FACTORES ANATOMOFLORESTIC, BIOMÉTRICOS Y FENOLÓGICOS ASOCIADOS A SU PRESENCIA

Evelin Quilisque-Quijada¹; Gedio Marín-Espinoza^{2*}; Carlos J. Velásquez³ & Yalicia Carvajal-Moreno²

¹Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas, mención Ecología,
Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

²Laboratorio de Ecología de Aves, Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, Avenida
Universidad, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela.

³Laboratorio de Ecología Vegetal, Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, Avenida
Universidad, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela.

* Corresponding author: E-mail: gediom@yahoo.com

Dirección postal: Urbanización Villa Olímpica, Bloque 03, Apto 01-03, Cumaná, Estado Sucre, Venezuela.

ABSTRACT

Palinomorphs identification in pollen loads transported for hummingbirds reveals, indirectly, their flower preferences and facilitate the interpretation of hummingbird-plant interactions in the communities where they live. Due to that we set out identify pollen forms (palinomorphs) in hummingbirds, by using routine light microscopical techniques and pollen keys *ad hoc*, and we comment about ecological factors influencing its occurrence. Twenty-four individuals of six hummingbirds species were examined from Paria peninsula, northeastern Venezuela: *Glaucis hirsutus* Gmelin 1788 (n=8), *Amazilia fimbriata* Gmelin 1788 (n=7) *Phaetornis longuemareus* Lesson 1832 (n=4), *Polytmus guainumbi* Pallas 1764 (n=3), *Chlorestes notata* Reichenbach 1854 (n=1) y *Amazilia brevirostris* Lesson 1829 (n=1). Ten palinomorphs were identified, Trizonoporate type, transported in four hummingbird species, was the most abundant palinomorph, following Monoporate, Pentaporate and Trizonocolpate types, transported in three hummingbird species. Palinomorphs identified follow the numerical pattern: *C. notata* (4), *P. guainumbi* (4), *P. longuemareus* (4), *G. hirsutus* (4), *A. fimbriata* (2) and *A. brevirostris* (1). Although the number of individuals analyzed per species was not enough for definitive conclusions, the amount and variety of palinomorphs depend of nectar availability, flowering seasons and flowers morphological arrangement which are visited by hummingbirds; breeding season and bill length and curvature. All these factors are determinant to understand the ecological role and floristic resources-hummingbirds relationships.

Keywords: hummingbirds – Paria Peninsula – pollen forms

RESUMEN

La identificación de los palinomorfos contenidos en las cargas polínicas transportadas por los colibríes revelan, indirectamente, sus preferencias florales y facilitan la interpretación de las interacciones colibrí-planta en las comunidades donde habitan. Por ello, nos propusimos identificar los palinomorfos presentes en especies de colibríes, utilizando técnicas rutinarias de microscopía de luz y claves *ad hoc*, y comentar acerca de algunos factores ecológicos que influyen en su presencia. Se examinaron 24 individuos de seis especies de colibríes capturados en un ecotono bosque basimontano-bosque palustre de la península de Paria, al NE de Venezuela: *Glaucis hirsutus* Gmelin 1788 (n=8), *Amazilia fimbriata* Gmelin 1788 (n=7), *Phaetornis longuemareus* Lesson 1832 (n=4), *Polytmus guainumbi* Pallas 1764 (n=3), *Chlorestes notata* Reichenbach 1854 (n=1) y *Amazilia brevirostris* Lesson 1829 (n=1). Se identificaron diez palinomorfos, siendo la forma Trizonoporada la más abundante, presente en cuatro especies de colibríes, seguida de la Monoporada, Pentaporada y Trizonocolpada, en tres especies. La cantidad de palinomorfos transportados fue: *C. notata* (4), *P. guainumbi* (4), *P. longuemareus* (4), *G. hirsutus* (4), *A. fimbriata* (2) y *A. brevirostris* (1). Aunque el número de individuos analizados por especie no fue suficiente para conclusiones en propiedad, se presume que la cantidad y variedad de palinomorfos identificados va a depender de los patrones de secreción del néctar, frecuencia estacional de floración y morfología de las flores que son visitadas por los colibríes; temporada de reproducción del ave, y longitud y curvatura del pico. Todos estos aspectos son determinantes para comprender el rol ecológico de los colibríes y su entorno florístico.

Palabras clave: colibríes – palinomorfos – península de Paria

INTRODUCCIÓN

El rol ecológico primordial de los colibríes es como polinizadores (Dalsgaard *et al.*, 2009). En efecto, las interacciones de los colibríes y las flores de las plantas de las cuales obtienen el néctar para alimentarse conforman una complicada trama ecológica (Stiles, 1976; Faegri & Vander Pijl, 1980; Amaya-Márquez *et al.*, 2001; Dalsgaard *et al.*, 2011; Hernández, 2014; Maglianesi *et al.*, 2014; Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014), influenciando la estabilidad de las comunidades y sus relaciones mutualísticas (Bascompte & Jordano, 2014; Schleuning *et al.*, 2015); de hecho, la diversidad del polen transportado por los colibríes refleja la forma de su pico (Stiles *et al.*, 1975; Betts *et al.*, 2015) y la variación en la época de floración de las especies de plantas de las cuales obtiene el néctar (Rosero-Lasprilla & Sazima, 2004).

Las cargas de polen resultan el mejor estimador de la frecuencia relativa de las visitas por parte de los colibríes (Kodric-Brown *et al.* 1984), debido a que permite, indirectamente, identificar un mayor número de especies vegetales visitadas (Rodríguez-Flores *et al.*, 2012).

En Venezuela son muy puntuales los estudios realizados acerca de los tipos de polen (Sanabria *et al.*, 2007) y de las relaciones colibríes-polen (Lau & Bosque, 2003; Malpica-Piñeros *et al.*, 2018), a pesar de la gran riqueza de especies trocílidas presentes en Venezuela (Hilty, 2003; Ascanio *et al.*, 2017), y particularmente en la península de Paria (Marturet *et al.*, 1999), el área de estudio.

Debido a su función como polinizadores y el importante papel ecológico jugado dentro de los ecosistemas neotropicales, nos propusimos identificar mediante claves las formas polínicas (palinomorfos) presentes en seis especies de colibríes del nororiente de Venezuela: Colibrí Pecho Canela (*Glaucis hirsutus* Gmelin 1788), Colibrí Verdecito (*Chlorestes notata* Reichenbach, 1854), Ermitaño Pequeño (*Phaetornis longuemareus* Lesson, 1832), Diamante Gargantiverde (*Amazilia fimbriata* Gmelin, 1788), Diamante Pechiblanco (*Amazilia brevirostris* Lesson, 1829) y Colibrí Gargantidorado (*Polytmus guainumbi* Pallas, 1764), y realizar una revisión de los aspectos anatomoflorales, biométricos y fenológicos asociados a las interacciones polen-colibríes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Las muestras se obtuvieron en las inmediaciones del Hato "Vuelta Larga" (10°30'07" N, 63°06'21" O), al NE del estado Sucre, Venezuela (Figura 1). El área es una franja ecotonal de flora exuberante ubicada entre un bosque basimontano y otro palustre (38 msnm), de la Península de Paria, ubicada entre las subregiones Cordillera de la Costa Oriental y Cenagosa Costera del Río San Juan (Huber, 1997). El clima predominante en estas subregiones es litoral, modificándose a un clima lluvioso templado en las montañas. El período de lluvia se presenta entre mayo y diciembre y el de sequía de enero a abril. La temperatura promedio anual es de 27°C (Sharpe, 2001).

Procedimientos de campo

Durante los meses de marzo, mayo, junio y julio de 2007, se capturaron 24 individuos de seis especies, *i.e.*, *G. hirsutus* (n=8), *A. fimbriata* (n=7), *P. longuemareus* (n=4), *Polytmus guainumbi* (n=3), *C. notata* (n=1) y *A. brevirostris* (n=1), mediante transectos con redes de niebla (9 y 12 m de largo x 2,2 m de altura; 19 mm de abertura de malla), a lo largo del día (08:00 a 5:00 h). Las aves se identificaron con ayuda de la guía sobre aves de Venezuela (Hilty, 2003).

Se tomaron 25 cargas con muestras de polen del pico y las plumas de la cabeza y gula, utilizando una jeringa con agua destilada (Kearns & Inouye, 1993; Borgella *et al.*, 2001), y preservadas en viales con una mezcla de etanol al 70% y agua destilada (1:1).

De laboratorio

Las muestras se lavaron con agua destilada tres veces para eliminar el etanol; se repitió el procedimiento colocándolas en vórtex, agitando y luego centrifugando. A continuación, el material en suspensión se decantó y se fijó en glicerina; finalmente, las cargas polínicas fueron montadas en láminas portaobjetos con tres réplicas por muestra para la identificación de los diferentes palinomorfos.

Para las fotografías y descripciones se utilizó un microscopio de luz Olympus a 40x de aumento, y

una cámara digital Sony, modelo Cyber-Shot acoplada a un trípode. Los palinomorfos se describieron según el número y la disposición de las aberturas de los granos de polen, lo cual incluye forma, tamaño, surcos, poros, colpos y exina (Erdtman, 1986; Kearns & Inouye, 1993). La longitud de los picos se obtuvo con datos propios y los registros de Snow (1973) y Hilty (2003).

Aspectos éticos

Los autores garantizamos que los procedimientos utilizados cumplen la normativa ética exigida en el país.

RESULTADOS

Se identificaron diez palinomorfos en los colibríes capturados (Figura 2, Tabla 1). El más constante fue el tipo trizonoporado, presente en cuatro especies de colibríes, seguido del monoporado, pentaporado y trizonocolpado, en tres especies (Tabla 1). *C. notata* (4), *P. guainumbi* (4), *P. longuemareus* (4), *G. hirsuta* (4) fueron las especies con el mayor número de palinomorfos transportados, seguido de *A. fimbriata* (2) y *A. brevirostris* (1). Los tipos heterocolpado, tetrazonocolporado, poliporado y tetrazonocolpado fueron exclusivos de *C. notata*, *G. hirsutus*, *A. brevirostris* y *P. guainumbi*, respectivamente. El palinomorfo trizonoporado fue común a las tres especies de pico curvado (Figura 3), y el pentaporado a dos (*P. guainumbi* y *P. longuemareus*). En las tres especies de pico recto (o semirecto), sólo el palinomorfo trizonocolpado fue común a dos especies (*C. notata* y *A. fimbriata*).

DISCUSIÓN

Aunque en general a los colibríes se les considera consumidores generalistas (Araújo & Sazima, 2003; Rodríguez-Flores *et al.*, 2012; Maruyama *et al.*, 2013), el número de individuos analizados por especie en este estudio no fue suficiente para interpretaciones en propiedad; sin embargo, las preferencias florales de los colibríes están condicionadas por una multiplicidad de factores (Gass & Montgomerie, 1981).

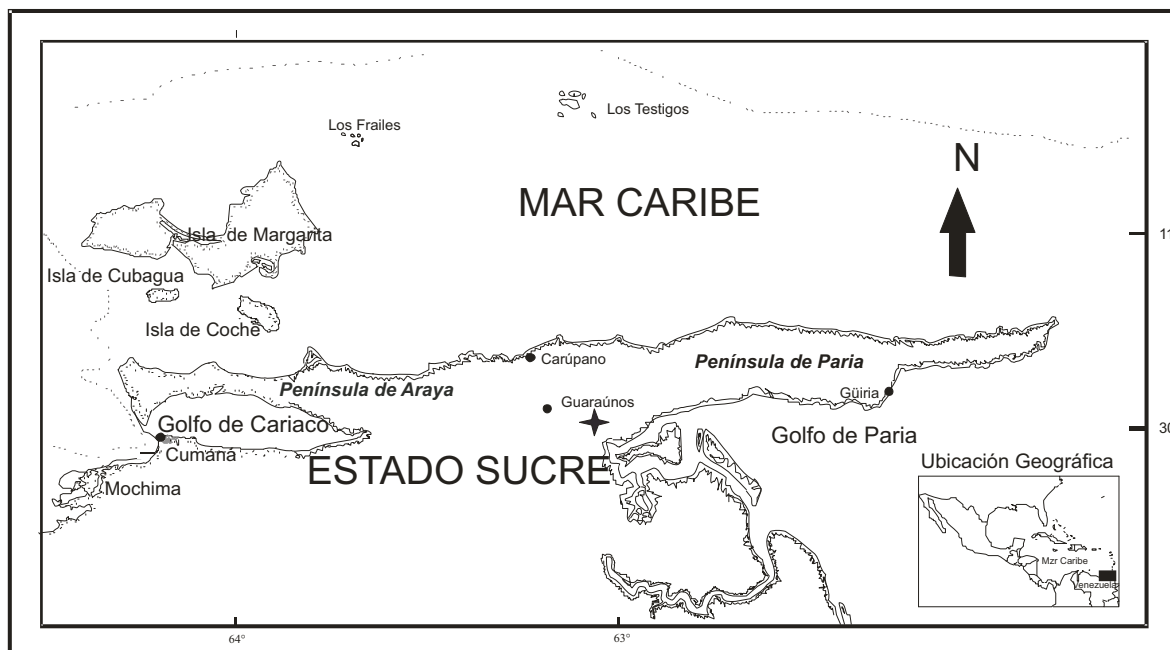


Figura 1. Área de estudio (↕).

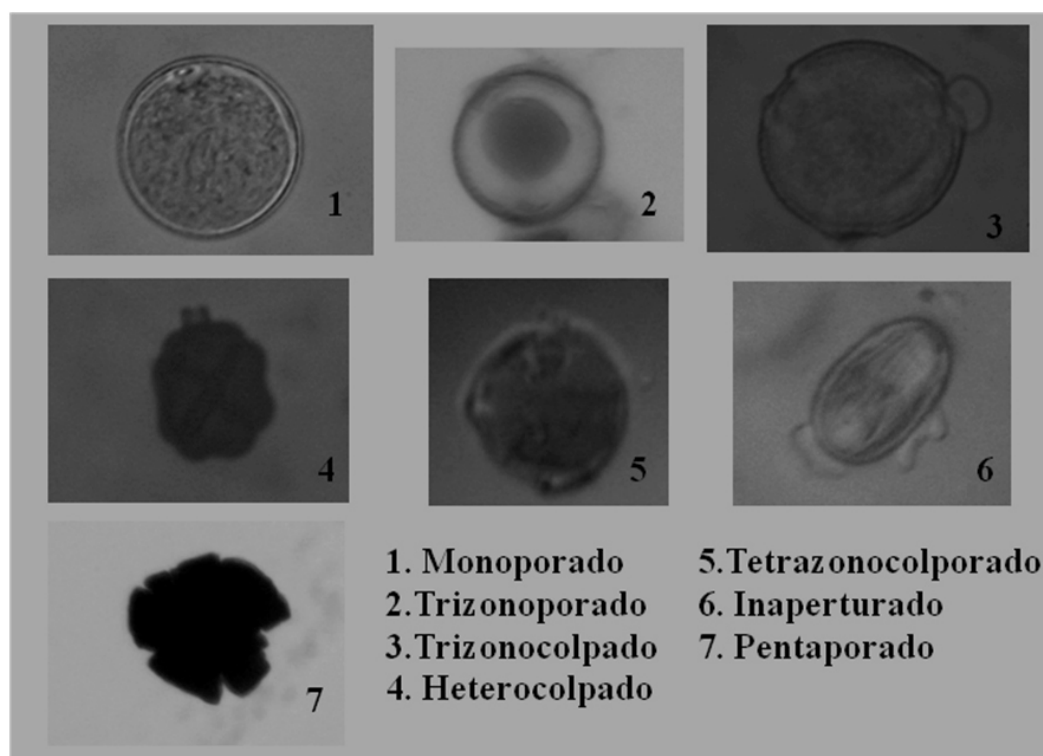


Figura 2. Siete de los diez palinomorfos identificados en las seis especies de colibríes analizados.



Figura 3. Picos curvos de *G. hirsutus* (A) y *P. longuemareus* (A). Fotografías: Luis G. González (A), Yalicia Carvajal (B).

Tabla 1. Palinomorfos identificados, longitud (mm) y forma de pico (recto: RE, curvado: CU), en *Chlorestes notata* (*C.n.*), *Phaethornis longuemareus* (*P.l.*), *Amazilia fimbriata* (*A.f.*), *Glaucis hirsutus* (*G.h.*), *Amazilia brevirostris* (*A.b.*) y *Polytmus guainumbi* (*P.g.*). n: número de individuos analizados

PALINOMORFOS	<i>C.n.</i> (n=1)	<i>P.l.</i> (n=4)	<i>A.f.</i> (n=7)	<i>G.h.</i> (n=8)	<i>A.b.</i> (n=1)	<i>P.g.</i> (n=3)
Monoporado	X	X	-	X	-	-
Heterocolpado	X	-	-	-	-	-
Trizonocolpado	X	-	X	-	-	X
Pentaporado	X	X	-	-	-	X
Tetrazonocolporado	-	X	-	-	-	-
Trizonoporado	-	X	X	X	-	X
Pentazonoporado	-	-	-	X	-	-
Inaperturado	-	-	-	X	-	-
Poliporado	-	-	-	-	X	-
Tetrazonocolpado	-	-	-	-	-	X
Long./forma de pico	15-21/RE	~25/CU	~18/RE	30-35/CU	~18/RE	~23/CU

En principio, se debe considerar que el tiempo invertido en actividad alimentaria de los colibríes, debido a su elevado metabolismo, es menos del 20% en comparación con la tasa de reposo, cercana al 80% (Wolf & Hainsworth, 1971; Ewald & Carpenter, 1978; Calviño-Cancela, 2006); por otro lado, es sumamente conocido el comportamiento altamente territorial de la mayoría de las especies impidiendo que otras accedan a las fuentes florales (Gass & Montgomerie, 1981).

La cantidad y variedad de palinomorfos transportados por los colibríes parece depender, por una parte, de la disponibilidad y patrones de secreción y concentración del néctar, número de nectarios, frecuencia de floración, arreglo espacial y morfológico de las flores e inflorescencias (Wolf *et al.*, 1972; Hainsworth & Wolf, 1976; Feinsinger & Colwell, 1978; Montgomerie & Redsell, 1980; Gass & Montgomerie, 1981; Heyneman, 1983; Waser, 1983; Kearns & Inouye, 1993; Temeles *et*

al., 2002), lo que condicionaría las tasas de visitas y de extracción del néctar, la cual está determinada, en parte y a su vez, por el peso del ave y la longitud y curvatura del pico (Buzzato *et al.*, 2000; Temeles *et al.*, 2002; Rodríguez-Flores & Stiles, 2005; Morales *et al.*, 2012).

Así, existen plantas cuyas flores solo cargan néctar el primer día de su apertura corolaria (Salinas *et al.*, 2007), por otro lado, hay algunos tipos de flores que producen poco néctar durante el día y mucho mayor cantidad durante la noche (Haber & Frankie, 1982). También, hay especies vegetales que suelen ser polinizadas por una o pocas especies de colibríes (Borgella *et al.*, 2001); otras, por muchas (*e.g.*, Mendoça & Dos Anjos, 2006; Salinas *et al.*, 2007). Ciertamente, hay especies de colibríes que pueden visitar y/o polinizar muchas especies de plantas; por ejemplo, en Colombia, *Lepidopyga goudoti* Bourcier 1943 visitó flores de ventidós especies de plantas (León-Camargo & Rangel, 2005); en Brasil, *Ramphodon naevius* Dumont, 1818 presentó palinomorfos de veinte especies de plantas (Coutinho *et al.*, 2016); en Costa Rica, *Phaethornis guy* Lesson, 1833, de trece especies de plantas (Borgella *et al.*, 2001); en Argentina, *Sephanoides sephaniode* Lesson, 1827 de doce (Fraga *et al.*, 1997); en Venezuela, *Sternoclyta cyanopectus* Gould, 1858, de diez (Malpica-Piñeros *et al.*, 2018). El colibrí *A. fimbriata*, en una restinga de Brasil, se constituyó en el único polinizador de hasta nueve especies de plantas (Fonseca *et al.*, 2015); no obstante, en este estudio *A. fimbriata* transportó sólo dos tipos de palinomorfos.

Ahora bien, la ausencia o escasez de polen adherido en algunas especies de colibríes pudiera obedecer, parcialmente, a que varias especies suelen ser robadoras de néctar, *e.g.*, de los géneros *Agelaiocercus*, *Anthracothorax*, *Chalybura*, *Chlorostilbon*, *Chrysolampis*, *Colibri*, *Eulampis*, *Eupherusa*, *Heliothryx*, *Thalurania* y *Trochilus* (Lara & Ornelas, 2001), obtenido a través de perforaciones en la base de la corola y no entran en contacto con el polen (Arizmendi *et al.*, 1996; Maloof & Inouye, 2000; Lasso & Naranjo, 2003); de hecho, en Costa Rica, se señala que *P. longuemareus* es un eventual robador (Borgella *et al.*, 2001); en Venezuela se ha detectado que *Amazilia tobaci* Gmelin 1788 es robador (G. Marín, obs. pers.). Existe también la posibilidad de

que en períodos de fructificación de algunas especies vegetales, los colibríes prefieran sorber la pulpa jugosa expuesta de los frutos y eventualmente desechen el néctar (Marín & Durán, 2016).

Adicionalmente, el número de individuos y especies de colibríes puede de cambiar diaria y/o estacionalmente, y muchos de estos movimientos suelen estar asociados con variaciones en el suministro de alimento, período climático y temporada de reproducción (Snow, 1973; Gass & Montgomerie, 1981; Galetto & Bernardello, 2003; MacDade & Weeks, 2004; Ávalos *et al.*, 2012), afectando, por tanto, la frecuencia de sus visitas a las fuentes florales. En efecto, el período de reproducción tiene implicaciones alimentarias importantes, pues impone cambios en el tipo de alimentación, debido a la necesidad de obtener el componente proteico indispensable para el desarrollo del embrión y la crianza de los pichones, y que el néctar no puede suministrar, por lo que el consumo de artrópodos suele incrementarse durante esta fenofase (Poulin *et al.*, 1992), en detrimento del consumo de néctar (Montgomerie & Redsell, 1980; Remsen *et al.*, 1986; Hardesty, 2009). Por ejemplo, en la isla de Trinidad, Snow & Snow (1973) señalan que *G. hirsutus* puede reproducirse durante ocho meses del año (enero-agosto), y durante la incubación de los huevos las hembras abandonan el nido un promedio de 17 veces al día, durante 2 a 19 min. En Venezuela, *A. fimbriata* se le ha registrado anidando en enero y de mayo a noviembre (Friedman & Smith, 1950; Hilty, 2003); *C. notata*, de febrero a junio, en Trinidad (Ffrench, 1991); *P. guainumbi*, de octubre a noviembre, en Venezuela (Thomas, 1979), y de junio a agosto, en Trinidad (Ffrench, 1991); *P. longuemareus*, de enero a marzo, en Trinidad (Snow & Snow, 1964).

En cuanto al tamaño de los picos, se ha demostrado que la longitud y curvatura del pico de los colibríes influencia en buena medida el tipo de flores que visita; de hecho, los colibríes pueden transportar polen de manera diferencial, como respuesta a la variación en las longitudes y formas de sus picos (Temeles *et al.*, 2002; Morales *et al.*, 2012; Rodríguez-Flores *et al.*, 2012; Malpica-Piñeros *et al.*, 2018). Así, tenemos que *G. hirsutus* y *P. longuemareus* poseen picos más largos y curvos que el resto de las especies aquí analizadas (Figura

3, Tabla 1): *G. hirsutus* > *P. longuemareus* > *P. guainumbi* > *C. notata* > *A. fimbriata* = *A. brevirostris* (Hilty, 2003; G. Marín, datos inéditos). En este aspecto, se señala que las especies de la subfamilia Phaethornitinae tienden a transportar gran cantidad de granos de polen, mostrando su importancia como vectores de transporte polínico en plantas ubicadas en el sotobosque y subdosel (Borgella *et al.*, 2001; Rosero & Sazima, 2004, Rodríguez-Flores *et al.*, 2012). No obstante, en nuestro caso, para *C. notata* y *P. guainumbi* se identificó el mismo número de palinomorfos que en *P. longuemareus* y *G. hirsutus*; sin embargo, estas dos especies solo coincidieron en el tipo monoporado con *C. notata* y en el trizonoporado, con *P. guainumbi*.

Todos estos aspectos, independientes o combinados, serían determinantes en la aparición de los diferentes tipos de palinomorfos (Thomson *et al.*, 200) los cuales revelan las preferencias florales de estas diminutas aves, y, en último término, para comprender su rol ecológico en el entorno florístico donde viven, lo que redundaría en el mejoramiento de los planes de conservación estas asombrosas aves.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amaya-Márquez, M.; Stiles, F.G. & Rangel, O. 2001. Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia*, 23:301–322.
- Araújo, A.C. & Sazima, M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the capões of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora*, 198:1–9.
- Arizmendi, M.C.; Dominguez, C.A. & Dirzo, R. 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology*, 10:119–127.
- Ascanio, D., Rodríguez, G. & Restall, R. 2017. *Birds of Venezuela*. Helm Field Guide, Bloomsbury Publishing. London, England.
- Ávalos, G.; Soto, A. & Alfaro, W. 2012. Effect of artificial feeders on pollen loads of the hummingbirds of Cerro de La Muerte, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 60: 65–73.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2014. *Mutualistic networks. Monographs in population biology*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Betts, M.G.; Hadley A.S. & Kress W.J. 2015. Pollinator recognition by a keystone tropical plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 3433–3438.
- Borgella Jr. R.; Snow, A.A. & Gavin, T.A. 2001. Species richness and pollen loads of hummingbirds using forest fragments in southern Costa Rica. *Biotropica*, 33: 90–109.
- Buzzato, S.; Sazima, M. & Sazima, I. 2000. Humingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica*, 32: 824–841.
- Calviño-Cancela, M. 2006. Time-activity budgets and behaviour of the *Amazilia amazilia* (Apodiformes: Trochilidae) in an urban environment. *Revista de Biología Tropical*, 54: 873–878.
- Coutinho, L.; Rech, A.R.; Bergamo, P. J.; Gonçalves-Esteves, V. & Sazima, M. 2016. Heterospecific pollen deposition among plants sharing hummingbird pollinators in the Brazilian Atlantic Forest. *Rodriguésia*, 67:335–345.
- Dalsgaard, B.; Martín Gonzáles, A.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: 757–766.
- Dalsgaard, B.; Magård, E.; Fjeldså, J.; Martín González, A.M.; Rahbek, C.; Olesen, J.M.; Ollerton, J.; Alarcón, R.; Cardoso Araujo, A.; Cotton, P.A.; Lara, C.; Machado, C.G.; Sazima, I.; Sazima, M.; Timmermann, A.; Watts, S.; Sandel, B.; Sutherland, W.J. & Svenning, J.C. 2011. Specialization in plant-hummingbird networks is associated with species richness, contemporary precipitation and Quaternary climate-change velocity. *PLoS One*, 6: e25891.
- Erdtman, G. 1986. *Pollen morphology and plant taxonomy: angiosperms (Vol. 1)*. Brill

- Archive. Leiden, The Netherlands.
- Ewald, P.W. & Carpenter, F.L. 1978. Territorial responses to energy manipulations in the Anna Hummingbird. *Oecologia*, 31: 277–292.
- Faegri, K. & Van der Pijl, I. 1980. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press. Oxford, USA.
- Feinsinger, P. & Colwell, R.K. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist*, Lawrence, 18: 779–795.
- Ffrench, R. 1991. *A guide to the birds of Trinidad and Tobago*. Ithaca, USA.
- Fonseca, L.; Vizentin-Bugoni, J; Rech, A. & Alves, M. 2015. Plant-hummingbird interactions and temporal nectar availability in a restinga from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87: 2163–2175.
- Fraga, R.M.; Ruffini, A.E. & Grigera, D. 1997. Interacciones entre el Picaflor Rubí *Sephanoides sephaniodes* y las plantas del bosque Subantártico en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Hornero*, 14: 224–234.
- Friedmann, H. & Smith, F.D. 1950. A contribution to the ornithology of northeastern Venezuela. *Proceeding of United States Natural Museum*, 97:463–524.
- Galetto, L. & Bernardello, G. 2003. Sugar nectar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): animal visitor's matter? *Plant Systematic and Evolution*, 238: 69–86.
- Gass, C.L. & Montgomerie, R.D. 1981. *Hummingbird foraging behaviour: decision-making and energy regulation*. In: *Foraging behaviour: ecological, ethological and psychological approaches*. Kamil, A.C. & Sargent, T.D. (eds.) Garland STPM Press. New York, USA. pp. 159–194.
- Haber, W.A., Frankie, G.W. 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican deciduous forest. *Ecology*, 63:1740–1750.
- Hainsworth, F.R. & Wolf, L.L. 1976. Nectar characteristics and food selection by hummingbirds. *Oecologia*, 25: 101–113.
- Hardesty, J. 2009. Using nitrogen-15 to examine protein sources in hummingbird diets. *Ornitología Colombiana*. 8:19–28.
- Hernández, MA. 2014. Joyas aladas: Historia natural de los colibríes. Editorial Académica Española. Madrid, España.
- Heyneman, A.J. 1983. Optimal sugar concentrations of floral nectars-dependence on sugar intake efficiency and foraging costs. *Oecologia*, 60:198–213.
- Hilty, S. 2003. *Birds of Venezuela*. 2nd Ed. Princeton University Press. Princeton and Oxford, USA.
- Huber, O. 1997. *Ambientes fisiográficos y vegetales de Venezuela*. En: *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. La Marca, E. (ed.). Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida. Mérida, Venezuela. pp. 280–298.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado. Boulder, USA.
- Kodric-Brown, A.; Brown J., Byers, G. & Gori, D. 1984. Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology*, 65:1358–1368.
- Lara, C. & Ornelas, J.F. 2001. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. *Oecologia*, 128: 263–273.
- Lasso, E. & Naranjo, M.E. 2003. Effect of pollinators and nectar robbers on nectar production and pollen deposition in *Hamelia patens* (Rubiaceae). *Biotropica*, 35:57–66.
- Lau, C. & Bosque, C. 2003. Pollen flow in the distylous *Palicourea fendleri* (Rubiaceae): an experimental test of the disassortative pollen flow hypothesis. *Oecologia*, 135: 593–600.
- León-Camargo, D. & Rangel, O. 2015. Interacción colibrí-flor en tres remanentes de bosque tropical seco (BST) del Municipio de Chimichagua (Cesar, Colombia). *Caldasia*, 37: 107–123.
- Maglianesi, M.A.; Blüthgen, N.; Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. 2014. Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the Neotropics. *Ecology*, 95: 3325–3334.
- Maloof, J.E. & Inouye, D.W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology*, 81:2651–2661.
- Malpica-Piñeros, C.; Lentino, M. & Varela, C. 2018. Disponibilidad de alimento para el Colibrí Pechiazul *Sternoclyta cyanopectus* (Trochilidae) en la zona de Portachuelo,

- Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. *Revista Venezolana de Ornitología*, 8: 12–18.
- Marín, G. & Durán, M. 2016. Ornitofrugivoría en *Stenocereus griseus* (Haw.) Buxb y *Cereus repandus* Mill. (Cactaceae) durante el período de lluvias en un hábitat xerófito litoral del nororiente de Venezuela. *The Biologist (Lima)*, 14: 397–411.
- Marturet, A.; Rivero, C. & Cordero, E. 1999. Kolibris auf Paria. Fundación Proyecto Paria/Fundación Thomas Merle. Carúpano, Venezuela.
- Maruyama, P.K.; Oliveira, G.M.; Ferreira, C.; Dalsgaard, B. & Oliveira, P.E. 2013. Pollination syndromes ignored: importance of non-ornithophilous flowers to Neotropical savanna hummingbirds. *Naturwissenschaften*, 100:1061–1068.
- McDade, L.A. & Weeks, J.A. 2004. Nectar in hummingbird pollinated Neotropical plants I: Patterns of production and variability in 12 species. *Biotropica*, 36:196–215.
- Mendoça, L. & Dos Anjos, L. 2006. Feeding behavior of hummingbirds and perching birds on *Erythrina speciosa* Andrews (Fabaceae) flowers in an urban area, Londrina, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*, 23:42–49.
- Montgomerie, R.D. & Redsell, C.A. 1980. A nesting hummingbird feeding solely on arthropods. *Condor*, 82: 463–464.
- Morales, I.; Lara, C. & Castillo-Guevara, C. 2012. Transporte diferencial de polen por colibríes en una planta diestílica: no es lo mismo picos cortos que largos. *Huitzil*, 13: 74–82.
- Poulin, B.; Lefebvre, G. & McNeil, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology*, 73: 2295–2309.
- Remsen Jr., J.V.; Stiles, F.G. & Scott, P.E. 1986. Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *Auk*, 103: 436–441.
- Rodríguez-Flores, C. & Stiles, F.G. 2005. Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia colombiana. *Ornitología Colombiana*, 3: 3–27.
- Rodríguez-Flores, C.; Stiles, F.G. & Arizmendi, M. 2012. Pollination network of a hermit hummingbird community (Trochilidae, Phaethornithinae) and their nectar resources in the Colombian Amazon. *Ornitología Neotropical*, 23:63–78.
- Rosero-Lasprilla, L. & Sazima, M. 2004. Interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales de la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. *Ornitología Neotropical*, 15:183–190.
- Salinas, L.; Arana, C. & Suni, M. 2007. El néctar de especies de *Puya* como recurso para picaflores Altoandinos de Ancash, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 14:129–134.
- Sanabria, M.E.; Maciel, N.; Cumana, L.J. & Delgado, R.E. 2007. Estudio del grano de polen en especies del género *Heliconia* L. bajo el microscopio óptico. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)*, 24: 22–33.
- Schleuning, M.; Maglianesi, M.A.; Bluthgen, N. & Böhning-Gaese, K. 2015. *Patterns and processes in plant-hummingbird networks in the Neotropics*. BOU Proceedings – Birds in the entangled bank: advances in food webs theory and practice <http://www.bou.org.uk/bouproc-net/foodwebs/schleuning-et-al>.
- Sharpe, C. 2001. *Situación ambiental del Parque Nacional Península de Paria*. Fundación Tierra Viva. Caracas, Venezuela.
- Snow, B. 1973. Social organization of the Hairy Hermit *Glaucis hirsuta*. *Ardea*, 61:94–105.
- Snow, D.W. & Snow, B. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica*, 49: 1–39.
- Snow, D.W. & Snow, B. 1973. The breeding of the Hairy Hermit *Glaucis hirsuta* in Trinidad. *Ardea*, 61: 106–122.
- Stiles, F.G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology*, 56: 285–301.
- Stiles, F.G. 1976. Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. *The Condor*, 78: 10–26.
- Temeles, E.J.; Linhart, Y.B.; Masonjones, M. & Masonjones, H. 2002. The role of flower width in hummingbird bill length relationships. *Biotropica*, 34: 68–80.
- Thomas, B.T. 1979. *The birds of the ranch in the Venezuelan llanos*. In: *Vertebrate ecology in the Northern Neotropics*. Eisemberg, J.F.

- (ed.). Smithsonian Inst. Press. Wasghington DC. pp. 213–232.
- Thomson, J.D.; Wilson, P.; Valenzuela, M. & Malzon, M. 2000. Pollen presentation and pollination syndromes, with special reference to *Penstemon*. *Plant Species Biology*, 15:11–29.
- Vizentin-Bugoni, J.; Maruyama, P.K. & Sazima, M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 281: 2013–2397.
- Waser, N.M. 1983. *The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence*. In: *Pollination Biology*. Real, L. (ed.). Academic Press. Orlando, USA. pp. 241–285.
- Wolf, L.L. & Hainsworth F.R. 1971. Time and energy budgets of territorial hummingbirds. *Ecology*, 52: 980–988.
- Wolf, L.L.; Hainsworth, F.R. & Stiles, F.G. 1972. Energetic of foraging rate and efficiency of nectdar extraction by hummingbirds. *Science*, 176:1351–1352.

Recived March 17, 2019.

Accepted April 8, 2019.