

UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA



**Ciclo anual de *Heliodoxa leadbeateri* (Aves:
Trochilidae) en el Parque Nacional Henri
Pittier, Edo. Aragua.**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad Central
de Venezuela, por la bachiller **Adela Indriago**
como requisito parcial para optar al título de
Licenciada en Biología

Tutores: M. Sc. Miguel Lentino

Prof. Jorge Pérez

Caracas, Venezuela

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO TITULADO

"CICLO ANUAL DE *Heliodoxa leadbeateri* (AVES: TROCHILIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL HENRI PITTIER, EDO. ARAGUA."

Presentado por la Br. **Adela Josefina Indriago Cordero**, ante la ilustre Universidad Central de Venezuela para optar al título de Licenciado en Biología.

Defendido públicamente el día 21 de octubre de 2016 y aprobado por los miembros del jurado designado por el Consejo de Escuela de Biología, quienes consideran que dicho trabajo cumplió con los requisitos exigidos por los reglamentos respectivos.



Prof. Jorge Pérez Emán
TUTOR



M. Sc. Miguel Lentino
TUTOR



Prof. Cristina Sainz
JURADO



Prof. Luis Gonzalo Morales
JURADO

DEDICATORIA

Este trabajo es dedicado a mi familia quienes me han apoyado en todo momento, desde que se dieron cuenta de mi preferencia y cariño a la naturaleza en mi niñez, en especial a mi abuela quien fue mi mejor compañera en los peores y mejores momentos.

AGRADECIMIENTOS

Le quiero agradecer a todos los integrantes de mi familia, por haberme apoyado en las diferentes etapas de mi vida, en los momentos difíciles y en los de gozo, de forma económica y sobre todo emocional, impulsándome a seguir adelante y cumplir todas mis metas. Papá (Jhony Indriago), Mamá (María Adela Cordero), hermanos (Eslany Indriago y Jhony Indriago), tíos (familia Indriago Ciudad Bolívar) y mis primas (Claudia Bossio y Valeria Bossio).

Les expreso mis agradecimientos a quienes me mostraron su valioso apoyo durante las salidas de campo, y con quienes compartí momentos inolvidables: Alejandro Nagy, Miguel Matta, Ilad Vivaz, Andreína López, Oriana Ochoa, Luis Porras, María Elena y María Isabel Mendible, Michell Ameruoso, Jennifer Zorrilla, German Quijano, Herimar Bellera, Oriana Cárdenas, Víctor De Oliveira, Jesús Araguren, Jhorman Piñero, Ivan Lau; a los guardaparques del Parque Nacional Henri Pittier, Ronald Lujan y César Linares, quienes me apoyaron con todos los inconvenientes en campo como árboles caídos, transportes de emergencias, cazadores, permisos, entre otros.

Agradezco en especial a Nelson Castro, Silvia Selvitella y Carlos Cáceres, quienes han sido mis mayores compañeros durante mi carrera, y me han apoyado en situaciones académicas y emocionales de forma incondicional.

Gracias por el apoyo a instituciones como la Colección William H. Phelps (COP), Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela (SCAV), Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS) y el Herbario Víctor Manuel Ovalles de la Facultad de Farmacia de la UCV (MYE), quienes prestaron su apoyo en las labores de museo.

Adicionalmente, quiero agradecer a los profesores que hicieron la diferencia, Cristina Sanoja, Gilberto Payares, Sandra Giner, Giovannina Orsini, Roschman González y Sheila Márquez, así como a los compañeros de trabajo y de aula: Pedro Pablo Gómez, Fernando Machado, Daniela Segovia, Julz, Marcela Leal y Lorena Colina.

Más que agradecida con los mejores tutores que pude haber tenido, el profesor Jorge Pérez y Miguel Lentino, quienes asumieron este reto conmigo.

ÍNDICE

DEDICATORIA.....	3
AGRADECIMIENTOS.....	4
RESUMEN	6
INTRODUCCIÓN.....	7
ANTECEDENTES.....	11
OBJETIVOS.....	17
OBJETIVO GENERAL.....	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
METODOLOGÍA.....	18
ÁREA DE ESTUDIO.....	18
METODOLOGÍA DE CAPTURA DE COLIBRÍES.....	19
PROTOCOLO PARA LA IDENTIFICACIÓN DEL RECURSO FLORÍSTICO.....	23
ANÁLISIS.....	25
RESULTADOS.....	29
DISCUSIÓN.....	54
CONCLUSIONES.....	67
BIBLIOGRAFÍA.....	68
ANEXOS.....	75

RESUMEN

Las aves de la familia Trochilidae (colibríes) se encuentran distribuidas exclusivamente en el continente americano, con mayor riqueza de especies en la región del Neotrópico. En el Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, se encuentra el Colibrí Frente Azul (*Heliodoxa leadbeateri*), una especie ampliamente distribuida en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. Sin embargo, a pesar de su distribución, poco se conoce sobre su biología y ecología, incluyendo aspectos de su ciclo anual, período de muda, época de reproducción, plumaje de juveniles, movimientos estacionales, entre otros. En este trabajo se describen aspectos del ciclo anual de esta especie, en el Parque Nacional Henri Pittier dieta y dimorfismo sexual. Se realizaron muestreos mensuales con redes de neblina por 13 meses, entre abril de 2015 y abril 2016, en el Paso Portachuelo en el Parque Nacional Henri Pittier. Se tomaron medidas estándares (longitud de pico, ala, cola y peso) para la descripción del dimorfismo sexual y se realizaron registros de muda y direccionalidad de captura. Igualmente, se colectaron muestras de polen (en los colibríes y en plantas con flor) y plantas con síndrome de ornitofilia. *Heliodoxa leadbeateri* presentó un ciclo anual básico, con un solo evento de muda y reproducción/cría al año. En este estudio se reportan 17 especies de plantas (de 11 familias) consumidas por este colibrí. *Heliodoxa leadbeateri* presenta dimorfismo sexual en medidas morfométricas, donde las hembras son más livianas, tienen picos más largos, así como cola y alas más cortas que los machos. No se encontraron diferencias temporales en la proporción de capturas de hembras y machos. En promedio, en el Paso Portachuelo hay mayor cantidad de capturas en dirección norte.

Palabras clave: Aves, Trochilidae, *Heliodoxa leadbeateri*, Paso Portachuelo, ciclo anual, Parque Nacional Henri Pittier.

INTRODUCCIÓN

En la vida de las aves, en general, ocurren numerosos eventos que determinan su sobrevivencia: reproducción, cría, muda, mantenimiento diario y, en algunos casos, migración (Gill, 2007). Los eventos adicionales al mantenimiento diario (alimentación y escape a la depredación) se relacionan fuertemente con el clima y los recursos disponibles, estando regulados potencialmente por las estaciones climáticas en zonas templadas y por los cambios de precipitación en zonas tropicales (Poulin y col. 1992; Gill, 2007; Marini y Duraes, 2001).

Las aves cambian su apariencia, fisiología y comportamiento como estrategia de supervivencia y reproducción en ciclos de un año cronológico (Gill, 2007). Estos cambios ocurren gradualmente, iniciando y finalizando cada etapa en relación con el cambio de las condiciones ambientales (Jacobs y Wingfield, 2000), lo cual define el ciclo anual del ave. El ciclo anual más básico o simple es el presentado por las aves residentes de una localidad (viven en el mismo lugar todos los años), que presentan tres actividades principales y secuenciales: reproducción/cría, muda y sobrevivencia hasta la próxima época de reproducción (Gill, 2007), repitiendo estos eventos durante toda su vida una vez alcanzada la madurez reproductiva.

Las actividades presentes en el ciclo anual requieren una alta inversión de energía (Colwell, 1974; Wingfield y col., 1992; Poulin y col., 1992; Gill, 2007). La correspondencia entre la reproducción/cría y la disponibilidad de recursos es importante para ajustar los requerimientos energéticos anuales de cada ave (Foster, 1975; Gill, 2007). Generalmente, la época de muda ocurre luego de la época de reproducción/cría (Stiles, 1979 a; Poulin y col., 1992; Gill, 2007); sin embargo, pueden solaparse ambos eventos, como es el caso de algunas aves tropicales de climas estables, que pueden criar a los pichones y mudar simultáneamente (Gill, 2007).

El ciclo anual de los colibríes, al igual que el de numerosas aves, aun presenta muchas incógnitas. Las actividades que realizan y los factores que

influyen en su desarrollo pueden variar según la distribución geográfica de cada especie y el hábitat utilizado (Gill, 2007). En colibríes, el ciclo anual puede estar estrechamente relacionado con la disponibilidad de recursos: florísticos o proteicos, como los insectos en épocas cuando el néctar escasea (Stiles, 1979 a, b; Remsen y col., 1986; Rico, 2008).

Los colibríes se distribuyen exclusivamente en el continente americano, principalmente en las regiones tropicales, con especies residentes hasta la Patagonia y, en algunos casos, la distribución se extiende hasta Alaska, incluyendo especies migratorias (Tyrrell y Tyrrell, 1984). Los colibríes se clasifican dentro de la familia Trochilidae, con un total de 349 especies agrupadas en tres subfamilias: Trochilinae, Phaethornithinae y Florisuginae (Gill y Donsker, 2016).

Los colibríes están caracterizados por su forma particular de alimentación, obteniendo la energía por medio de la metabolización de azúcares provenientes del néctar de las flores, así como lípidos y proteínas provenientes de insectos como parte complementaria de su dieta (Scheithauer, 1967; Tyrrell y Tyrrel, 1984). Debido a su dieta basada en néctar, se considera que los colibríes han evolucionado en conjunto con las plantas, teniendo una relación donde el colibrí consigue alimentos ricos en carbohidratos para el mantenimiento de su acelerado metabolismo y la planta completa una fase de su ciclo de vida (Faegri y van der Pijl, 1979; Tyrrell y Tyrrell, 1984; Lindorf y col., 1985). Entre las características morfológicas asociadas a la tarea de la extracción del néctar de las flores podemos encontrar picos rectos, delgados, extremadamente largos y redondeados en su sección transversal, que les permiten sondear profundamente la corola de las flores para obtener el néctar (Scheithauer, 1967; Podulka y col., 2004). Los característicos picos de los colibríes les proporcionan una gran ventaja frente a otras aves, con respecto a la obtención del néctar de flores con síndrome de ornitofilia (Gill, 2007). Este síndrome hace referencia a flores de corola larga y tubular, estambres expuestos, poco o nada de olor, colores llamativos que se encuentren en la gama del rojo y abundante néctar, una combinación de

caracteres asociados a la visita y uso por parte de los colibríes y otras aves nectarívoras (Faegri y van der Pijl, 1979; Lindorf y col., 1985; Altshuler, 2002).

Venezuela, como país mega diverso, tiene una alta diversidad de colibríes (106 spp.; Restall y col., 2006) incluyendo variedad de formas, tamaños y colores de plumaje. Solo en el Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua (107.800 hectáreas), se encuentran 34 especies registradas (Lentino y Goodwin, 1993), entre ellas el Colibrí Frente Azul (*Heliodoxa leadbeateri*). Este colibrí presenta entre 11-13 cm de longitud, plumas del cuerpo en general de color verde oscuro brillante, mancha post-ocular blanca y pecho espesamente cubierto de discos verdes brillantes. Los machos presentan frente azul, garganta verde, y cola en V de color azul oscuro, y las hembras se diferencian por tener las plumas de la frente verde brillante, garganta con discos verdes separados entre sí, lista malar blanca marcada y puntas blancas en las rectrices más externas (Fig. 1; Phelps y Meyer de Schauensee, 1979).

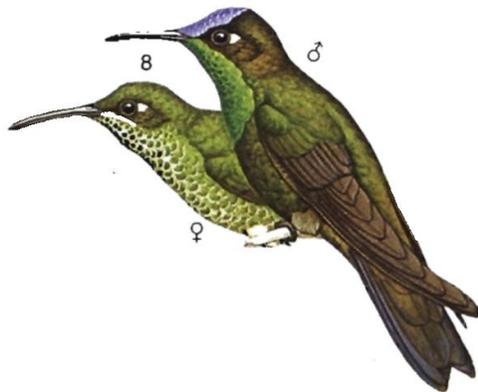


Figura 1.- *Heliodoxa leadbeateri* hembra y macho. Imagen modificada de Phelps y Meyer de Schauensee (1979). Se agregó la lista malar blanca en la hembra para mejor representación de su patrón de plumaje.

El Colibrí Frente Azul habita en selvas pluviales y nubladas, cafetales, arboledas bajas y abiertas, desmontes y orillas de bosques, en un intervalo altitudinal entre 500 y 2250 m s.n.m. (Phelps y Meyer de Schauensee, 1979). En Venezuela se puede encontrar a lo largo de la Cordillera de la Costa hasta la

Cordillera de los Andes (Fig. 2), extendiéndose hasta Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Schuchmann, 1999). En Venezuela se reconocen dos subespecies, *Heliodoxa leadbeateri leadbeateri* y *Heliodoxa l. parvula*.

El ciclo anual de *Heliodoxa leadbeateri*, así como el de otras especies, se desconoce, a pesar de su importancia para entender su biología y ecología; en tal sentido, en este estudio se describen los patrones de muda, reproducción y movimientos de la especie, además de aspectos importantes de su dieta.



Figura 2.- Distribución general de *Heliodoxa leadbeateri* en Venezuela. Los puntos rojos corresponden a los registros de la especie en la Colección Ornitológica Phelps.

ANTECEDENTES

El ciclo anual de los colibríes no ha sido estudiado extensamente en regiones tropicales. Algunas investigaciones se han realizado con ensambles enteros de colibríes en localidades particulares, mientras que otras se han concentrado en actividades particulares como la muda, reproducción o cría. En general, los colibríes realizan una serie de actividades durante su ciclo anual que generalmente ocurren en el mismo orden: una época de reproducción donde se construye el nido y ocurre la cópula, una época de cría y, posteriormente, la muda, para luego repetir el ciclo anualmente (Stiles, 1979, 1985, 1995; Payne, 1973; Malpica, 2014); sin embargo, en colibríes migratorios el orden de estas actividades durante su ciclo anual puede variar (Williamson, 1956; Baltosser, 1995).

El ciclo anual de los colibríes puede variar de acuerdo a la distribución de la especie. Por ejemplo, en Norte América, los machos del colibrí de Anna (*Calypte anna*) presentan actividades que se solapan dentro de su ciclo anual. La finalización de la época de muda de las plumas de vuelo se solapa con las primeras etapas de la reproducción poblacional, aunque no necesariamente esto corresponde a eventos a escala individual sino poblacional (Williamson, 1956). En Sur América, los colibríes pueden o no presentar una superposición temporal entre las épocas de muda y reproducción (Stiles, 1979 a). *Sternoclyta cyanopectus*, en el Parque Nacional Henri Pittier, no parece presentar superposición entre la época reproductiva y la época de muda (Malpica, 2014).

La muda en colibríes generalmente ocurre según un patrón general de forma gradual, mudando desde la pluma más interna hasta la más externa en primarias, y rectrices de la más externa a la más interna (Pyle, 1997; Stiles, 1995; Howell, 2010), mudando las últimas primarias en secuencia 8, 10 y 9 (Wagner, 1955, Williamson; 1956; Stiles, 1979 b, 1995; Pyle, 1997; Lentino y col., 2009; Howell, 2010). Las primarias 8, 10 y 9 se mudan más rápido que el resto de las primarias (Stiles, 1995). Según Stiles (1979 b), la época de mayor intensidad de muda ocurre cuando se están reponiendo las primarias 6, 7, 8, 10 y 9, que coincide con la muda de las rectrices. La muda en las especies migratorias (de

Norte América hasta Centro América), como *Archilochus colubris* y *A. alexandrii*, puede ocurrir entre septiembre de un año y marzo del siguiente, aproximadamente de 3 a 7 meses en especies de Norte América (Howell, 2010), siendo el período de muda de los juveniles más largo, entre noviembre de un año y mayo del siguiente (Baltosser, 1995). En Centro y Norte América pueden ocurrir patrones diferentes. En la mayoría de las especies tropicales la muda ocurre entre julio y septiembre, coincidiendo con uno de los máximos de floración y, como consecuencia, con el potencial aumento de los recursos alimenticios (Stiles, 1979 b; Howell, 2010).

El periodo de reproducción suele variar según la especie de colibrí y su distribución geográfica o gradiente altitudinal. Por ejemplo, en Costa Rica, *Heliodoxa jacula* inicia su reproducción a finales de julio y finaliza entre diciembre y enero, presentando un adelanto con el resto de los colibríes que inician su reproducción en octubre y la finalizan en marzo (Stiles, 1985). *Sternoclyta cyanopectus*, que transita por el Paso Portachuelo en el Parque Nacional Henri Pittier, presenta una época reproductiva entre mediados de febrero y finales de mayo, con períodos de muda entre julio y septiembre (Fierro-Calderón y Martín, 2007; Lentino y col., 2009; Sainz-Borgo y Lentino, 2012; Malpica, 2014). Por otra parte, el colibrí grande orejivioleta (*Colibri coruscans*), en el Parque Henri Pittier, tiene su período de cría entre octubre y enero (primeros meses de la estación seca; Schâfer y Phelps, 1954).

Los colibríes presentan una dieta rica en néctar, el cual puede provenir de una gran variedad de flores (Del Hoyo y col., 1999; Gill, 2007); en general, todas con síndrome de ornitofilia. La variación en la disponibilidad de flores (abundancia y escasez) puede ocasionar fluctuaciones en la densidad de las poblaciones de colibríes (Wolf y col., 1976). Por ejemplo, en Costa Rica, hay poblaciones locales que fluctúan según la disponibilidad de flores, pudiendo ser más fáciles de observar cuando hay escasez de flores, ya que al tener menor cantidad de recurso, deben desplazarse más en busca del alimento (Wolf y col., 1976), aumentando la probabilidad de las observaciones.

La ocurrencia de los eventos del ciclo anual de los colibríes puede estar relacionada con la disponibilidad del recurso florístico disponible. En colibríes altoandinos existe una relación positiva entre la época de muda y la oferta energética disponible. La época de muda ocurre cuando los recursos aumentan, de modo que pueden solventar el alto gasto energético que genera la muda. La época de cría ocurre cuando el recurso también se encuentra en abundancia, para el momento de alimentación de crías y juveniles (Gutiérrez y col., 2004).

Stiles (1976) describió las preferencias de los colibríes con respecto a la composición del néctar y color de la flor en el Colibrí de Anna (*Calypte anna*). Encontró jerarquías en las preferencias por los colibríes, con respecto a la composición del néctar, prefiriendo la sacarosa sobre la glucosa y ésta sobre la fructosa, siendo esta última la más rechazada por los colibríes. Las flores estudiadas presentaron altos niveles de concentración de sacarosa en el néctar, sugiriendo que la producción de abundante néctar con altas concentraciones de sacarosa puede ser un componente importante en la atracción de los polinizadores (específicamente colibríes) a las plantas. Las flores visitadas se encontraron en la gama del rojo y presentaban corolas tubulares de longitudes variadas. La mayoría de las plantas visitadas por colibríes presentan el síndrome de ornitofilia y pertenecen a las familias Ericaceae, Bromeliaceae, Loranthaceae (Gutiérrez y col., 2004), Bromeliaceae (específicamente el género *Puya*; Salinas y col., 2007), Zingiberaceae, Acanthaceae, Gesneriaceae y Heliconiaceae (González y Wethington, 2014; Malpica, 2014).

Las flores de plantas de la familia Heliconiaceae son utilizadas frecuentemente por los colibríes (Stiles, 1979 a; Seres y Ramírez, 1995), ya que en numerosos estudios se han reportado una o más especies de las cuales se han observado colibríes consumiendo su néctar activamente. En 2010, Da Silva y colaboradores reportaron que el colibrí *Phaethornis superciliosus* se alimentaba del néctar de *Heliconia acuminata* (Heliconiaceae), siendo al mismo tiempo el agente polinizador. González y Wethington (2014) reportaron que 14 especies de colibríes consumían néctar de dos especies de la familia Heliconiaceae, plantas de

la cual también consume néctar la especie *Sternoclyta cyanopectus* (Malpica, 2014). Stiles (1975) observó visitas de colibríes ermitaños y no ermitaños a varias especies de la familia Heliconiaceae, y registró algunos patrones de territorialidad, sobre todo en colibríes que no eran ermitaños. Ramírez y col. (2015) encontraron que *Heliconia bihai* y *H. latispatha* son plantas generalistas por ser visitadas por una gran variedad de colibríes (*Anthracothorax nigricollis*, *Amazilia tzacatl*, *Chlorostilbon mellisugus*, *Glaucis hirsuta* y *Lepidopyga goudoti*); mientras que consideran a *H. mariae* como especialista por ser visitada solo por una especie de colibrí (*Lepidopyga goudoti*). Los autores mencionan que este patrón puede ser influenciado por la oferta de néctar de las plantas, teniendo *H. bihai* la mayor producción de néctar y *H. mariae* la menor producción.

El néctar no es el único recurso que explotan los colibríes. Para mantener una dieta balanceada entre azúcares y proteína, los colibríes deben consumir otra clase de alimentos, como pequeños artrópodos (insectos y arañas). Remsen y colaboradores (1986) mencionan que hay colibríes que pueden consumir solo artrópodos en momentos en donde la disponibilidad de néctar es baja. Estos autores analizaron el contenido estomacal y tracto digestivo de varias especies de colibríes (entre ellas: *Florisuga mellivora*, *Colibri coruscans*, *Klais guimeti*, *Chrysuronia oenone*, *Amazilia tobaci*, *Heliodoxa leadbeateri* y *Coeligena coeligena*) indicando que la mayoría de ellos ingieren artrópodos en cualquier momento durante el día como parte complementaria de su dieta y de forma regular. Rico (2008) menciona la importancia de los patrones de búsqueda de artrópodos para los estudios ecológicos y morfológicos de colibríes. Este autor examinó las técnicas de caza, selección de presas, estructura morfológica y ciertos parámetros aerodinámicos en diferentes especies y encontró tendencias que suponen que el consumo de artrópodos puede variar entre especies e incluso entre sexos, en asociación con las medidas relativas de longitud de ala, pico y patas e índices aerodinámicos. Sus resultados indican la existencia de adaptaciones morfológicas con respecto a las características de la forma del ala,

tamaño del pico y peso, sugiriendo presiones selectivas impuestas por la caza de artrópodos en el diseño corporal.

Muchas aves realizan movimientos estacionales durante su ciclo anual. Los colibríes pueden tener poblaciones estacionarias (residentes), realizar movimientos locales o a grandes distancias (migratorios), en épocas de escasez de recursos. *Archilochus colubris* y *A. alexandrii* se reproducen en Norte América, pero realizan desplazamientos hasta regiones en Centro América donde mudan las plumas de vuelo (Baltosser, 1995). En Costa Rica, varias especies de colibríes realizan cambios estacionales de hábitat durante el año según las estaciones de escasez (época de sequía) sin realizar migraciones (Stiles, 1979). Otras pueden realizar movimientos altitudinales como *Lepidopyga goudoti* (considerada residente en Costa Rica), la cual se desplaza a altitudes menores según la disponibilidad del recurso florístico, aumentando su abundancia en las zonas donde se encuentra *Heliconia latispatha* en flor, y regresando a alturas mayores cuando esta especie disminuye su floración (Stiles, 1985). Algunas especies residentes también pueden reflejar variaciones en su abundancia anual, como *Sternoclyta cyanopectus*, la cual puede deberse a la disminución de la probabilidad de observarla cuando el recurso es abundante luego de la época de cría (Malpica, 2014).

A pesar de la amplia distribución de *Heliodoxa leadbeateri*, pocos estudios han sido realizados sobre su biología. Una de las primeras investigaciones la realizaron Schâfer y Phelps (1954), en el Parque Nacional Henri Pittier, describiendo a *Heliodoxa leadbeateri* como un colibrí residente, que vive principalmente en la faja subtropical del lado norte en estratos bajos de vegetación. Lentino y col. (2009), basado en un estudio a largo plazo realizado en el Paso Portachuelo del mismo parque, elaboraron claves para la identificación de sexos de *Heliodoxa leadbeateri* con base en el plumaje, así como la identificación del estadio juvenil por la presencia de una lista malar marrón sin distinciones entre hembras y machos. Igualmente, estos autores proveen medidas que ayudan a la identificación del sexo de ejemplares directamente en campo para evitar

confusiones con la hembra de *Sternoclyca cyanopectus*, específicamente, cuyos patrones de coloración de plumaje pueden ser similares a aquellos presentes en *H. leadbeateri*.

La falta de conocimientos básicos sobre la historia natural del colibrí *Heliodoxa leadbeateri* hace necesaria la realización de estudios biológicos y ecológicos. El estudio de aspectos relacionados a su ciclo anual es de suma importancia para entender la biología y ecología de esta especie, así como de la familia Trochilidae, en general. Para entender el ciclo anual es necesario conocer las actividades que lo conforman: época de muda (duración y desarrollo), época de reproducción y cría (meses en los que ocurre), movimientos estacionales o desplazamientos en el territorio en relación a su frecuencia de observación. Igualmente, datos de alimentación pueden ser importantes para entender las actividades del ciclo anual. Consecuentemente, se plantearon objetivos específicos que permitirán conocer los puntos mencionados anteriormente para *Heliodoxa leadbeateri* en el Parque Nacional Henri Pittier, así como la contribución de aspectos relacionados a su historia natural, como el uso de patrones morfológicos para describir el dimorfismo sexual en esta especie. La información generada contribuirá al conocimiento de la especie y de estos ecosistemas en general, esperando que este conocimiento contribuya en la formulación de proyectos de conservación de los ecosistemas montanos a futuro.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el ciclo anual del colibrí *Heliodoxa leadbeateri* en el Paso Portachuelo en el Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar el período de muda de *Heliodoxa leadbeateri* en el Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua.
2. Estimar el período de reproducción de *Heliodoxa leadbeateri* en el Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua.
3. Caracterizar la composición de la dieta de *Heliodoxa leadbeateri* en el Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua.
4. Describir el dimorfismo sexual a nivel morfométrico de *Heliodoxa leadbeateri*.
5. Describir el uso del Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, por *Heliodoxa leadbeateri*.

MÉTODOS

Área de estudio:

El estudio se llevó a cabo en el Paso Portachuelo, ubicado en el Parque Nacional Henri Pittier, en la zona central de la Serranía del Norte de la Cordillera de la Costa, en el estado Aragua (Fig. 3). Esta localidad se encuentra a 12 km de Maracay, a 1.136 m s.n.m y aproximadamente a 300 m de la Estación Biológica Rancho Grande ($10^{\circ} 20' 29,70''$ N; $67^{\circ} 41' 24,38''$ O). El clima es biestacional con una época de abundantes lluvias entre los meses de Abril y Noviembre y una época de sequía entre los meses de Diciembre y Marzo (Huber, 1986; Fig. 4). La vegetación presente en el área es característica de bosque húmedo y bosque húmedo de transición, siendo rica en especies de bromelias, orquídeas, palmas, lianas, trepadoras y epífitas. El árbol El Niño (*Gynerthera caribensis*) es la especie característica del estrato superior del bosque (Huber, 1986).



Figura 3. Mapa representativo del Parque Nacional Henri Pittier. EL Paso Portachuelo se encuentra ubicado cerca de la Estación Biológica Rancho Grande. El punto negro en el mapa del territorio venezolano ubicado en la esquina superior izquierda indica la región donde se encuentra este parque en la Cordillera de la Costa Central (Lentino y col., 2009).

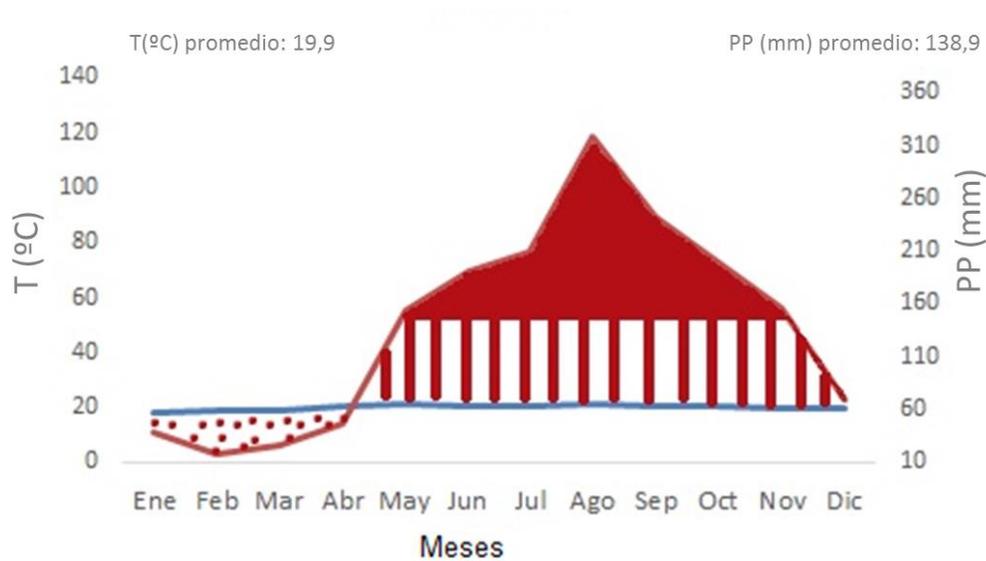


Figura 4. Climadiagrama de la Estación Biológica Rancho Grande. La región marcada con puntos rojos indica la época de sequía, la región delimitada con líneas verticales indica la época de lluvias y la región marcada completamente en rojo indica la época de intensas precipitaciones, resultados del promedio de 10 años de mediciones (Huber, 1986).

Metodología para captura de los colibríes:

Para la captura de *Heliodoxa leadbeateri* se colocaron nueve mallas de niebla de 12 m de largo, 2,5 m de alto y 1,5 pulgadas de diámetro de malla (38 mm) cada una. Las mallas, cada una numerada de manera individual (para estudios posteriores), se distribuyeron a lo largo de una transecta no lineal y ligeramente discontinua de aproximadamente 180 m de longitud, desde el campamento base ubicado en la zona más baja del Paso Portachuelo hasta inicios del camino que conduce al pico Periquito (Fig. 5). La transecta iniciaba desde un área despejada de vegetación arbórea justo en el Paso Portachuelo, zona donde se colocó el campamento de trabajo en el extremo más cercano a la carretera, y finalizaba dentro de un área de bosque nublado de vegetación densa.

Las mallas se abrieron desde las 6:00 am hasta las 5:00 pm (144 horas/red/día en promedio), con monitoreo cada 25 minutos. Se cerraron bajo condiciones de frío intenso o lluvia constante puesto que estos factores

ambientales pueden causar la pérdida de calor del ave atrapada en malla (Ralph y col., 1996). Se realizó un muestreo al mes, entre abril 2015 y abril 2016 (13 meses en total), con cada evento de muestreo conformado por tres días de trabajo. El primer día se empleó en el traslado, montaje de mallas y muestreo a partir del medio día; el segundo día solo de muestreo y el tercer día con muestreo matutino, desmontaje de mallas y traslado. A su vez, se realizó un muestreo adicional de un mes y 15 días, continuos, en el mes de septiembre y octubre del año 2015, al encontrar individuos mudando las plumas de vuelo (primarias, secundarias y rectrices), con la finalidad de obtener una mejor estimación del período de muda de la especie.

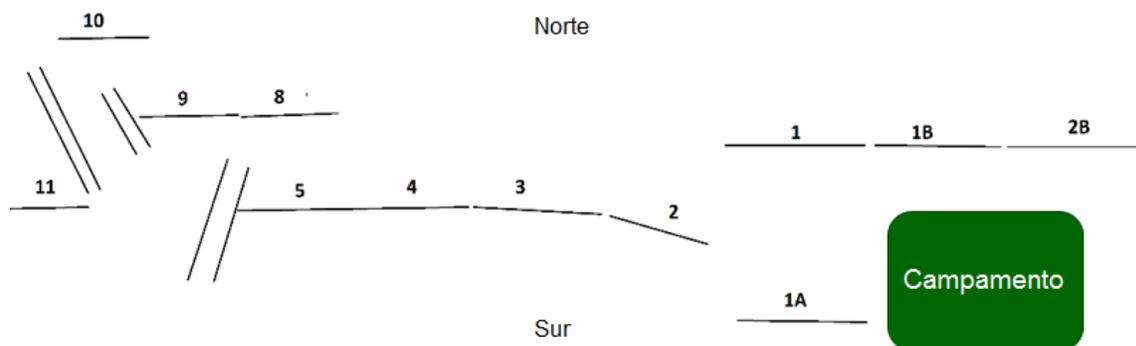


Figura 5. Esquema de la disposición de las mallas en la transecta. Las líneas continuas representan las mallas y sobre ellas la numeración correspondiente. Las líneas paralelas representan espacios irregulares en la transecta en donde fue imposible la colocación de mallas.

A cada uno de los individuos capturados, antes de la toma de medidas, se le colocó un código de marcaje en las rectrices que permitió la identificación de los individuos durante un año cronológico, es decir, hasta la siguiente época de muda de rectrices. La marca consistió en la codificación de un número único por individuo realizando un pequeño corte en las barbas de las rectrices, enumerándolas del 1 al 10 de izquierda a derecha con el ave en vista dorsal. Las unidades se marcaron por el lado derecho en la región distal de la pluma; las decenas se marcaron del lado izquierdo en la región distal y las centenas del lado izquierdo en la región proximal (Fig. 6)

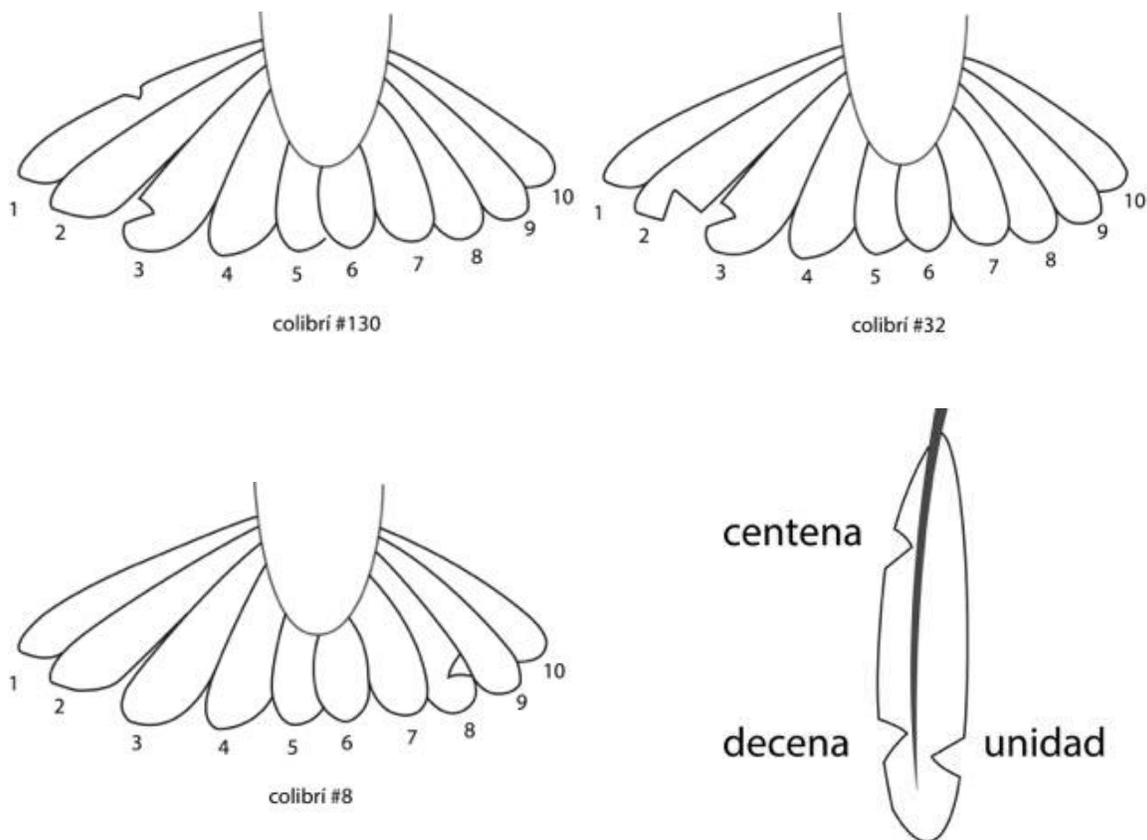


Figura 6. Esquema del código para marcaje de colibríes utilizando las rectrices. La numeración de las rectrices comienza de izquierda a derecha, del 1 al 10, con el ave en vista dorsal. Se presentan tres ejemplos de numeración (130, 32 y 8). En el caso del número 130 se marcan solamente la rectriz #1 del lado izquierdo superior y la rectriz #3 del lado izquierdo inferior.

Una vez enumerado los individuos, se procedió a la toma de las siguientes medidas corporales estándares:

- Longitud de pico (LG): desde la comisura de la narina hasta el extremo más distal de la maxila (Pyle, 1997), con la utilización de un Vernier Spi 2000 ($\pm 0,1$ mm).
- Longitud del arco del ala (LA): colocándola en reposo, midiendo desde el vértice flexor del ala hasta el extremo de la primaria más larga, dejando el arco natural del ala (Ralph y col., 1996). Esta medida se realizó con una regla

AVINET ($\pm 0,1$ mm) que presenta un tope perpendicular en el extremo del punto 0 milímetros.

- Longitud de las rectrices (LC): desde la base de las rectrices centrales hasta el extremo distal de la rectriz más externa que presenta la mayor longitud (Pyle, 1997). Esta medida se realizó con una regla AVINET ($\pm 0,1$ mm).
- Peso (P): se registró con un dinamómetro de 10 g ($\pm 0,1$ g) colocando al ave dentro de un cono de plástico (de peso conocido) y fijándolo al extremo de la balanza por medio de un gancho.

En una planilla estándar para colección de datos de aves anilladas en campo, se registró lo siguiente:

- Dirección de la captura: si al chocar contra la malla su desplazamiento era en dirección Norte (N) o Sur (S), lo cual permite evaluar la dirección del desplazamiento de los colibríes durante el día.
- Hora de captura en malla, en formato de 24 horas.
- Muda: número de primaria y rectriz en muda; presencia o ausencia de muda en las plumas de contorno en las regiones de la cabeza, dorso y abdomen. La muda se identificó según la aparición de plumas encañonadas, que se observan como una funda cilíndrica que envuelve la base de la pluma nueva.
- Sexo: según el patrón de plumaje.
- Edad: según la presencia o ausencia de lista malar entre color marrón claro y canela. HY: presencia de lista malar marrón indica los individuos nacidos en el año calendario. AHY: ausencia de lista malar canela, beige o blanca (más fácil de identificar en machos porque las hembras mantienen una lista malar blanca característica en su plumaje de adulto), lo cual indica que los individuos han pasado su primer año calendario (Lentino y col., 2009).

Protocolo para la identificación del recurso florístico:

Para la toma de datos relacionados al recurso florístico se tomó polen de la flora con síndrome de ornitofilia (Lindorf y col., 1985; Altshuler, 2002) presente en el lugar de estudio según el protocolo de Tillett y col. (2015). El polen se colectó directamente de las anteras maduras de las flores y de los colibríes, por medio de un gel preparado, según el protocolo de Erdtman (1960), compuesto de agua destilada, glicerina, gelatina incolora sin sabor y cristales de fenol (Anexo 1).

El procedimiento para la toma de muestra de granos de polen fue el siguiente (Fig. 7):

1. Se cortó con una navaja una lonja delgada de la gelatina.
2. Con ayuda de unas pinzas se deslizó la porción de gelatina cuidadosamente sobre la superficie con granos de polen (posteriormente se indican las consideraciones para flores y colibríes).
3. Se colocó la porción de gelatina con los granos de polen en el centro de un portaobjeto y sobre esta porción se colocó un cubreobjeto.
4. Para fijar el polen en la gelatina se calentó el portaobjeto en la región con la muestra hasta derretirla evitando que se quemara por exceso de calor. Una vez derretida se aplicó presión suave y rápida sobre el cubre objeto aplastando la muestra (teniendo cuidado de no romper el portaobjeto). Posteriormente, se volteó el portaobjeto promoviendo que los granos de polen se dispusieran sobre el cubreobjeto.
5. Una vez enfriado el sistema se limpiaron los restos de hollín con un papel absorbente ligeramente humedecido en alcohol, sellando los bordes del cubre objeto con esmalte para uñas transparente.
6. Una vez completado este proceso se observaron las láminas bajo un microscopio de luz.

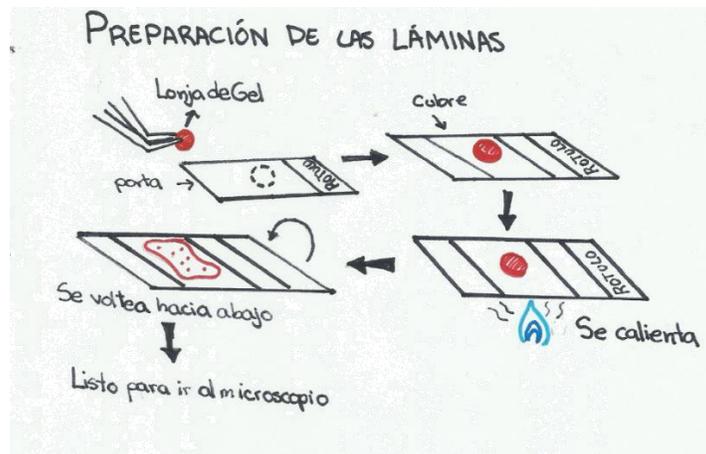


Figura 7. Esquema para la preparación de las láminas con muestras de polen.

El procedimiento específico utilizado para la obtención de polen de la flor o colibrí se detalla a continuación:

Flores:

- La porción de gelatina se desplazó cuidadosamente sobre las anteras de la flor en una sola dirección con ayuda de una pinza.
- La flor a la cual se le tomó muestras de polen se colectó y preservó con el resto de la fracción de la planta como muestra botánica, las cuales se preservaron en el Herbario Víctor Manuel Ovalles de la Facultad de Farmacia de la UCV (MYE).

Colibríes:

- La porción de gelatina se deslizó cuidadosamente sobre las diferentes regiones en donde se pueden encontrar los granos de polen retenidos en la cabeza del colibrí (punta de pico, base de pico, frente y mandíbula; Fig. 8; Malpica, 2014). La gelatina se colocó posteriormente en un portaobjeto, evitando el contacto de la gelatina sobre mucosas del colibrí (lengua y ojos) por su alto grado de toxicidad (Anexo 2).

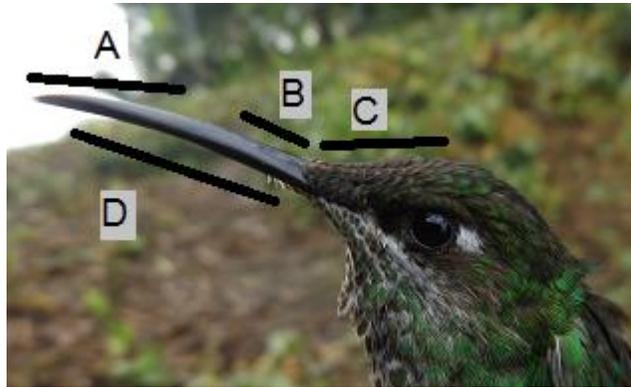


Figura 8.- Esquema de las regiones del pico del colibrí en las cuales se tomaron las muestras del polen. , A-Punta de pico, B-Base de pico, C-Frente, D-Mandíbula.

Las muestras de polen se observaron bajo microscopio de luz y se analizaron e identificaron en el Laboratorio del Herbario Víctor Manuel Ovalles de la Facultad de Farmacia de la UCV (MYE). Los granos encontrados se identificaron a nivel de familia. El polen encontrado en los colibríes se comparó con los granos de polen tomados de las flores del área de estudio con el fin de identificar varios de los palinomorfos y confirmar la visita del colibrí a flores de estas especies vegetales.

Análisis

Los datos obtenidos en este estudio se analizaron y compararon con datos previos de estudios realizados a largo plazo en el Paso Portachuelo (Proyecto Portachuelo). El Proyecto Portachuelo se ha venido realizando de manera ininterrumpida entre 1990 y 2014, con un esfuerzo de muestreo generalmente concentrado en la temporada de llegada de aves migratorias del hemisferio norte a Venezuela, es decir, entre septiembre y octubre. Ambos estudios utilizaron la misma numeración y disposición de mallas de niebla; sin embargo, la toma de medidas estándares y tiempo de muestreo varió. Se decidió tomar en cuenta los años del Proyecto Portachuelo con la mayor cantidad de datos y que produjeron datos asociados con los diferentes objetivos de este estudio (por lo que el número de años utilizados dependió de cada objetivo específico ya que no se tomaron datos todos los años, por ejemplo, de muda. Los datos del Proyecto Portachuelo

están depositados en la Colección Ornitológica William H. Phelps, Caracas, Venezuela).

Época de Muda

Para determinar el período de muda, se separaron las plumas del ave en dos grupos: vuelo (primarias y rectrices) y contorno (cabeza, abdomen y dorso). Los datos de presencia y ausencia de muda se representaron en un esquema en el que se registró mensualmente cada evento de muda de las primarias, rectrices y el contorno, tanto a nivel general como específico (número de primaria o rectriz). Las proporciones de muda se obtuvieron a través de los individuos encontrados en muda entre los individuos totales capturados por mes; por ejemplo: si en el mes de mayo se capturaron 10 ejemplares y cinco estaban en muda, la proporción fue del 50%. Si 3 de estos 5 tenían muda de primarias y 2 de rectrices, entonces tenemos 30% individuos con muda en primaria y 20% con muda en rectrices. Si los cinco individuos tenían muda de primarias y rectrices, entonces tenemos 50% con muda en primarias y 50% con muda en rectrices.

La época de mayor intensidad de muda observada en este estudio se comparó con los resultados derivados de datos obtenidos en años anteriores (entre 1990-1997, 2004, 2005 y 2011). Se tomó en cuenta la muda de las plumas de vuelo: rectrices y muda de las primarias 6, 7, 8, 9 y 10, ya que según Stiles (1979 b) la época de muda intensa ocurre mientras se están reponiendo dichas primarias, que coinciden con la muda de las rectrices. El análisis de las plumas de contorno, primarias y rectrices se realizó con los datos obtenidos en 1991 entre enero y noviembre, año escogido por tener la mayor cantidad de meses de muestreo durante el año. Estas comparaciones se realizaron para describir un patrón de muda general en la población que circula por el Paso Portachuelo.

Época de reproducción

Para inferir la época de reproducción se tomó en cuenta la época de aparición de juveniles, identificados por plumaje (según Stiles, 1985). Igualmente, se comparó los patrones en la especie de estudio con la dinámica observada con

el resto de las especies de colibríes capturados y liberados en la misma localidad durante el tiempo de muestreo. Se realizaron recorridos breves para la identificación de plantas, donde a su vez se observaron las ramas de las plantas en búsqueda de nidos; también se hicieron observaciones de las aves capturadas en busca de evidencias del parche reproductivo.

Dieta

Al inicio del estudio se tomaron muestras de polen según la región del colibrí: frente, mandíbula, base del pico y punta de pico (individuos con muestras por regiones en el 2015: 9 en abril, 9 en mayo, 13 en junio, 4 en julio, 9 en septiembre, 6 en diciembre y 4 en enero de 2016). Sin embargo, este muestreo específico por región se abandonó como consecuencia de la falta de material (gel para polen, cubre y portaobjetos). Aun así, con las muestras tomadas, se analizaron las proporciones de aparición de polen por región. Por otro lado, con la identificación morfológica de los granos bajo microscopio de luz se construyó una lista de plantas identificadas taxonómicamente a nivel de familia, en la mayoría de los casos. Adicionalmente, se incluyeron las especies de plantas en las que se logró observar a *Heliodoxa leadbeateri* consumiendo néctar de las flores presentes en la localidad de estudio. La identificación de las plantas se realizó según Hoyos (1978, 1985), Rawh (1970) y Cardozo (2012), en conjunto con muestras de plantas de la localidad identificadas en el Herbario de la Facultad de Farmacia (MYE) de la Universidad Central de Venezuela.

Medidas morfométricas

Se realizaron análisis exploratorios (gráficos de caja y bigote) con las medidas corporales de hembras y machos adultos para describir la variación en cada medida. Para determinar diferencias morfométricamente entre sexos de manera significativa se realizó una prueba t-student de dos colas, en el programa estadístico PAST con pruebas previas de normalidad y homogeneidad de varianza (supuestos para la prueba estadística). Como consecuencia de no poder realizar todas las medidas estándares a todos los individuos capturados (por presentar

muda en la primaria o rectora de mayor longitud, desgaste o pérdida, por ejemplo), los análisis por variable presentan tamaños de muestra diferentes. Con respecto a las medidas de pesos de hembras y machos mensualmente, se realizó un ANOVA de una vía para determinar si había diferencias significativas. Este análisis se realizó utilizando solo los meses con mayor cantidad de capturas, de modo que cumpliera todos los supuestos de la prueba (valores esperados mayores que 5).

Uso del paso Portachuelo

Se determinó la frecuencia de capturas (individuos capturados/horas mallas) mensuales del año de muestreo (2015-2016) y se comparó con los datos obtenidos en 1991 (en el Proyecto Portachuelo) por tener la mayor cantidad de meses con datos. De estas capturas se consideraron por separado las hembras y machos y se reportan las recapturas mensuales (individuos que fueron marcados con un código en las rectoras colocado durante este estudio). Para determinar si habían diferencias estadísticamente significativas en las capturas mensuales por sexo se analizaron los datos por medio de una prueba de independencia de χ^2 (X^2) (Hembras vs. Machos), Para evaluar movimientos locales, o desplazamientos de *Heliodoxa leadbeateri*, se compararon de forma global la cantidad de individuos capturados según la direccionalidad que presentaban al caer en la malla (Norte o Sur). Así como en el caso anterior, se realizó una prueba de independencia de χ^2 (X^2) para determinar si había diferencias mensuales en los patrones de captura Norte vs. Sur. No se consideró el mes de abril de 2015 ya que el muestreo de este mes formó parte de un muestreo piloto en los jardines de la Estación Biológica de Rancho Grande. Ambas pruebas χ^2 (X^2) se realizaron con 7 períodos temporales (mayo-junio, julio-agosto, septiembre, octubre, noviembre-diciembre de 2015 y enero-febrero, marzo y abril de 2016) para cumplir con los supuestos de las pruebas estadísticas, ya que en algunos meses las capturas por sexos o direccionalidad fueron muy reducidas y generaron valores esperados menores que 5. Adicionalmente, se graficó la actividad diaria (entre 6:00 a.m. y 17:00 p.m.) promedio de dicha especie en el Paso Portachuelo y se comparó con datos previos obtenidos en 1991.

RESULTADOS

Determinación de la época de muda:

La muda de las plumas de vuelo (primarias y rectrices) se registró entre mayo y diciembre; las plumas de contorno se renovaron continuamente (Fig. 9), teniendo un máximo de mayor intensidad entre junio y diciembre de 2015, meses en donde mudaron, de manera simultánea, las tres principales regiones del cuerpo: cabeza, dorso y abdomen (Fig. 10). Las primarias se mudaron entre mayo y diciembre de 2015 con la mayor proporción de individuos en muda entre junio y octubre de 2015. En el último mes de muestreo de 2016 (abril) se empezaron a observar individuos mudando las primarias. Las rectrices las renovaron entre mayo y diciembre de 2015, teniendo la mayor proporción de individuos en muda en los meses de septiembre, octubre y diciembre, meses en los cuales se encontraron individuos mudando casi todas las rectrices al mismo tiempo (5 individuos mudando 4 pares), presentando un gran solapamiento con el tiempo de muda de las plumas primarias (Fig. 9).

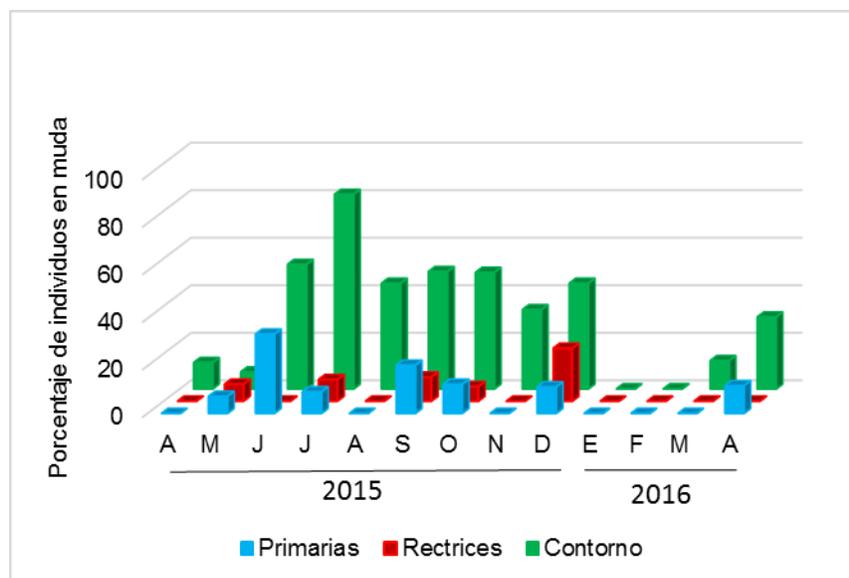


Figura 9.- Porcentaje mensual de individuos (individuos en muda/individuos totales de cada mes) de *Heliodoxa leadbeateri* en muda, capturados en el Paso Portachuelo en este estudio.

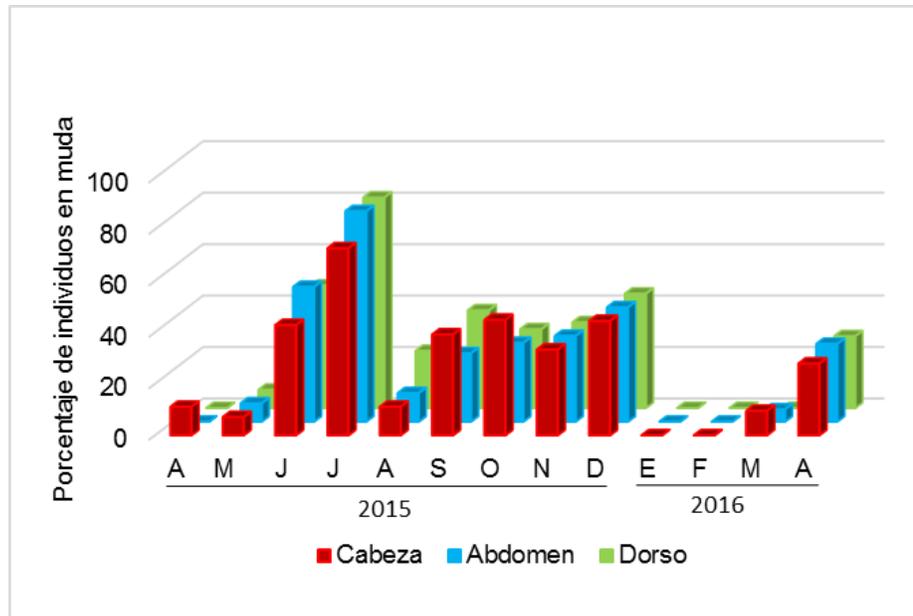


Figura 10.- Porcentaje mensual de individuos (individuos en muda/individuos capturados cada mes) de *Heliodoxa leadbeateri* en muda de las plumas de contorno; capturados en el Paso Portachuelo en este estudio.

El patrón de muda observado indica que la muda empieza por la primaria más interna (número 1) hasta la más externa, variando en las últimas tres primarias, las cuales mudan en secuencia 8, 10 y 9 (observado en campo según el estado de crecimiento de los cañones de cada pluma en muda, patrón visible en la Fig. 11). El patrón de muda de las primarias sugiere dos bloques: el primero en junio cuando mudaron en mayor proporción las primarias de la 1 a la 6; y el segundo en septiembre y octubre, cuando mudaron en mayor de la 7 a la 10, quedando aún algunos individuos mudando de la 4 a la 6 (Fig. 11) y otros finalizando la muda en diciembre. Se observó el inicio del ciclo de muda correspondiente al año 2016, por evidencia de muda de primarias en abril. Las rectrices se mudaron con mayor intensidad en septiembre y octubre de 2015, donde se encontraron individuos con más de tres pares de rectrices en muda al mismo tiempo (Fig. 12).

Los registros de muda reportados para los individuos capturados entre 1990-1997, 2004, 2005 y 2011 indican que la mayor intensidad de la frecuencia de

muda de las primarias de la 7 a la 10 ocurrió entre septiembre y octubre (Fig. 13). A su vez, en los mismos años, las plumas del contorno se reportaron en muda durante todos los meses.

Al analizar por separado el comportamiento de la muda de las primarias de los registros reportados en el año 1991 (año con la mayor cantidad de datos específicos de muda y meses de muestreo) el patrón fue similar al observado durante este estudio. El contorno se renovó continuamente durante todo el año (Fig. 14); sin embargo, durante el período de muda de plumas de vuelo, la proporción de individuos mudando las tres regiones principales del contorno fue mayor (Fig. 15). La muda de las primarias también presentó dos máximos evidentes (aunque el patrón de muda no es tan claro como en este estudio), el primero en junio con la muda de las primarias de la 2 a la 8, y el segundo en enero cuando encontraron individuos mudando de la 6 a la 10 (Fig. 16). La rectrices fueron renovadas entre junio y septiembre, con mayor proporción en junio (Fig. 17).

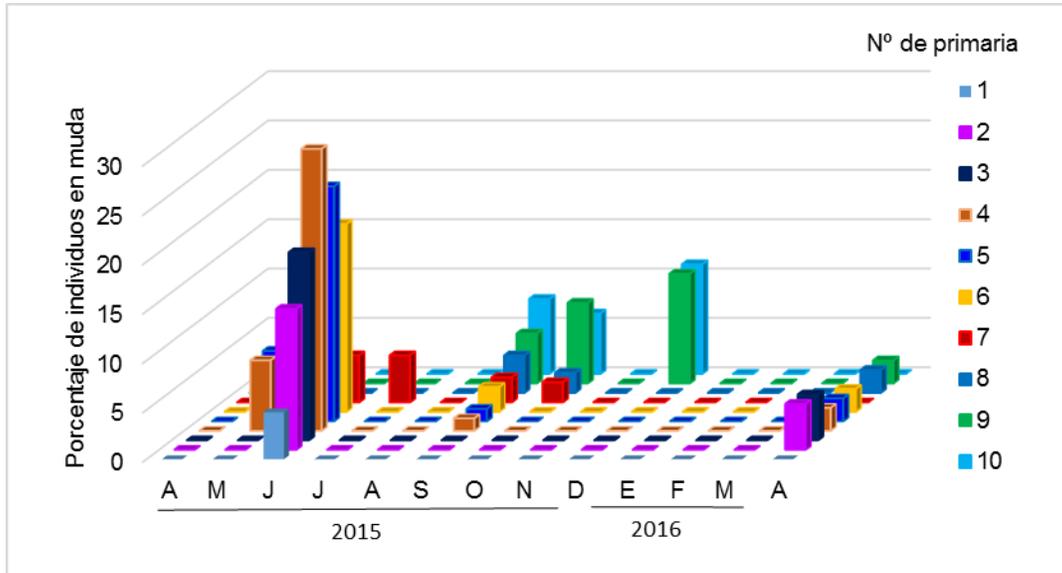


Figura 11.- Porcentaje de individuos adultos (individuos en muda/individuos totales capturados mensualmente) de *Heliodoxa leadbeateri* en muda de cada pluma primaria; capturados durante este estudio.

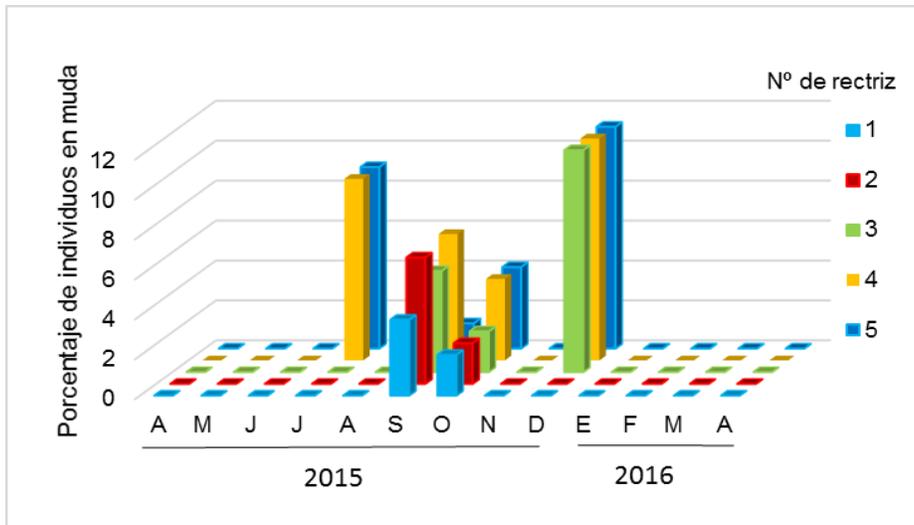


Figura 12.- Porcentaje de individuos adultos (individuos en muda/individuos totales capturados mensualmente) de *Heliodoxa leadbeateri* en muda de cada rectriz; capturados durante este estudio.

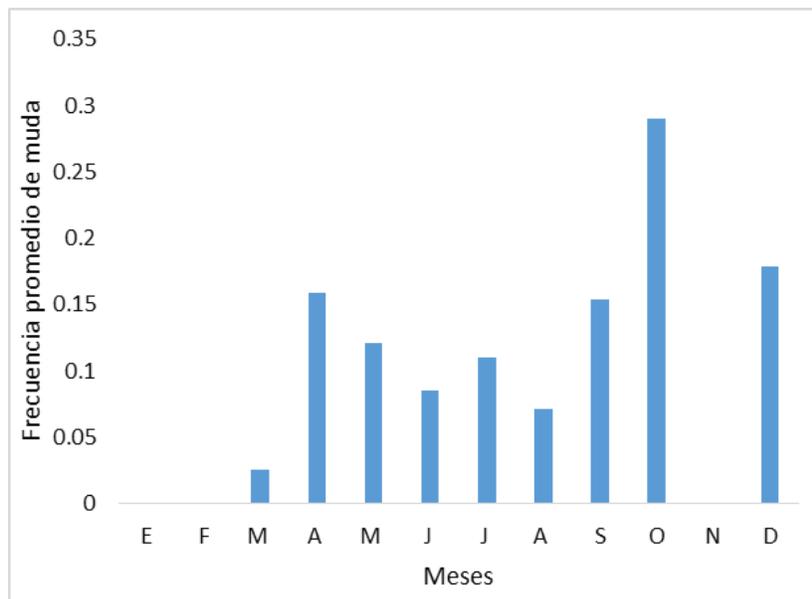


Figura 13.- Registro de muda promedio de las primarias 7, 8, 9 y 10 de individuos capturados entre 1990-1997, 2004, 2005 y 2011 en el Paso Portachuelo. Durante estos años solo se tienen reportes escasos del número de primaria en muda, siendo la mayoría registros de ausencia y presencia de muda de primarias y rectrices. La frecuencia corresponde al promedio de individuos en muda mensualmente entre los años donde se presentaban datos de muda de dichas plumas.

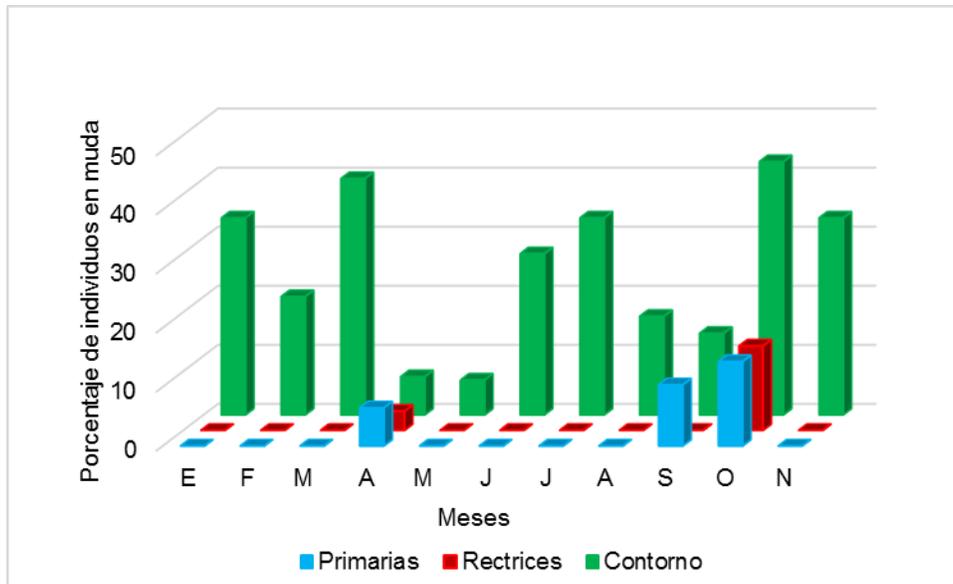


Figura 14.- Porcentaje de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* en muda (individuos en muda/individuos totales capturados mensualmente) de las plumas de contorno y de vuelo (primarias y rectrices) en relación a los individuos capturados en el Paso Portachuelo en el año 1991.

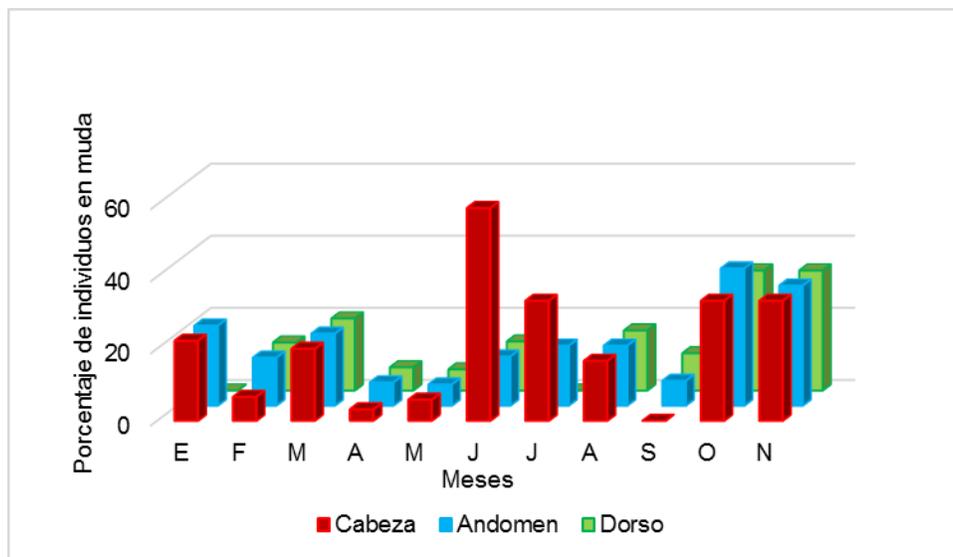


Figura 15.- Porcentaje de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* en muda (individuos en muda/individuos totales capturados mensualmente) de las plumas de contorno; capturados en el Paso Portachuelo en el año 1991.

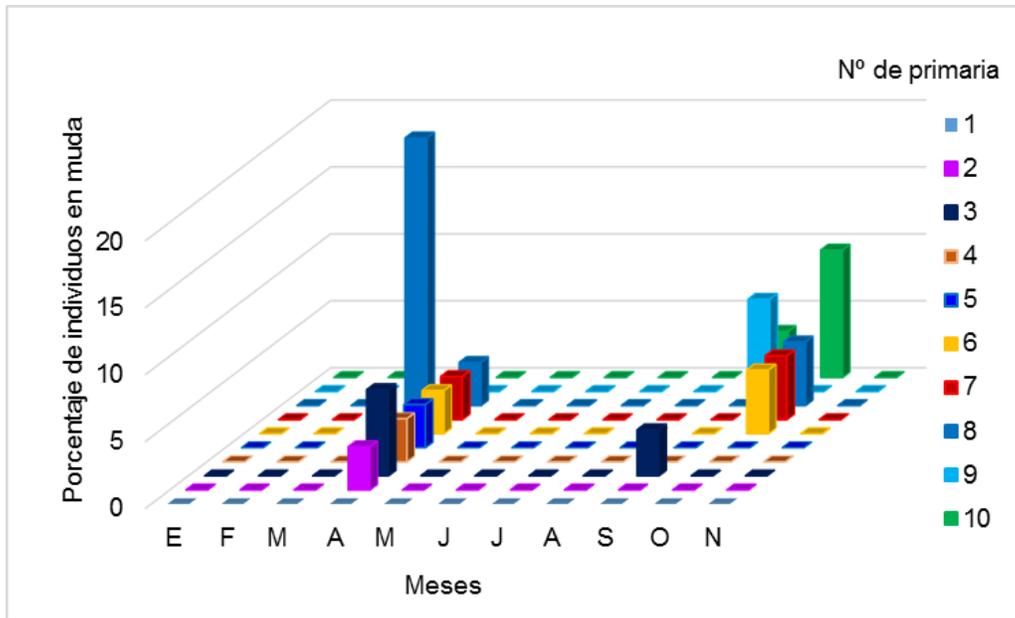


Figura 16.- Porcentaje de individuos adultos de *Heliodoxa leadbeateri* en muda (individuos en muda/individuos totales capturados mensualmente) de cada primaria; capturados en el Paso Portachuelo en el año 1991.

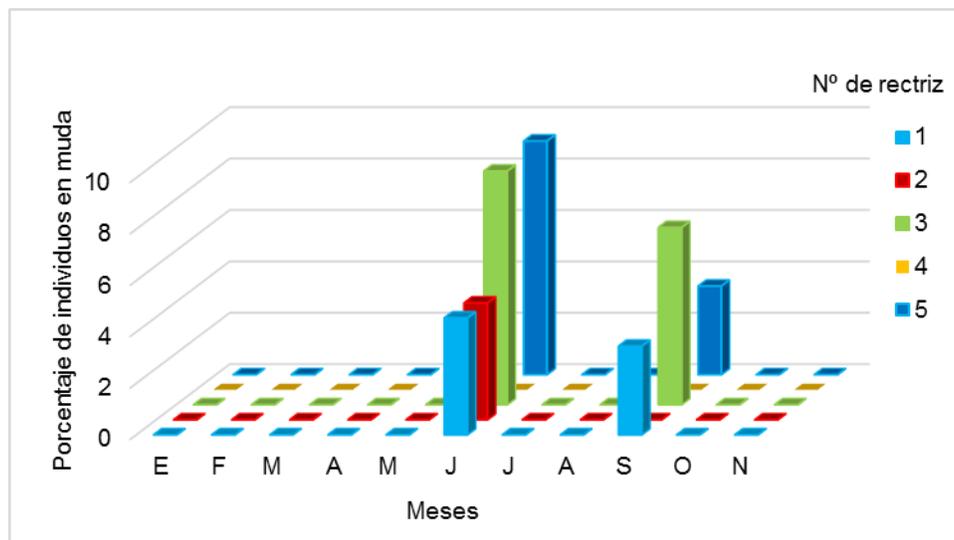


Figura 17.- Porcentaje de individuos adultos de *Heliodoxa leadbeateri* en muda (individuos en muda/individuos totales capturados mensualmente) de cada rectriz; capturados en el Paso Portachuelo en el año 1991.

Al realizar la toma de datos de la muda durante este estudio, se observaron patrones de plumaje específico en los individuos de *Heliodoxa leadbeateri* que no

habían sido reportados previamente. A continuación se describe el plumaje de juveniles y adultos en diferentes estadios indicados por categorías de números (Figs. 18 y 19):

- 0 (cero): individuos con plumaje de juvenil (cabeza ocre) que presentaron evidencias de engrosamiento de la comisura bucal de color amarillo característica de los pichones; base de la mandíbula clara (rosada) evidente. Narinas expuestas y abiertas (ampliamente o ligeramente); lista malar ancha y extendida entre beige y marrón (bigote). La determinación del sexo en esta categoría se realiza por evidencias en la garganta y cola. Machos: algunos discos verdes densos y cola sin manchas blancas en la región distal interna de las rectrices 4 y 5; y hembras: discos verdes bordeados de blanco notoriamente y cola con manchas blancas en la región distal interna de las rectrices 4 y 5 (esquema de la cola en la Fig. 20). Ambas características en cola y garganta son propias del dimorfismo sexual de los adultos y se mantienen con la edad.
- 1 (uno): individuos con plumaje juvenil con mayor cantidad de días de eclosión que la categoría 0; narinas no expuestas, sin evidencia de engrosamiento de la comisura bucal amarilla típica de los pichones, todo el pico negro; lista malar alargada y fuertemente marcada entre beige y marrón-naranja. Sexo evidenciado por la garganta y cola, más marcado que en la categoría anterior.
- 2 (dos): individuos con plumaje sexual marcado, presencia de lista malar alargada beige y menos ancha. Machos: se nota la aparición de algunas plumas de color azul en la frente, y patrón de la garganta amplio y fuertemente marcado. No logré definir a las hembras en esta categoría, como consecuencia de la falta de un parche de plumaje de un color representativo en donde se pueda notar este cambio.
- 3 (tres): plumaje de adulto incompleto. Machos: lista malar blanca y delgada (vestigio en algunos casos), patrón de la garganta y frente opaco, con bordes blancos delgados de esas plumas. Hembras: plumaje de adulto pero con

pocas manchas ocre en cachetes y alrededor de la lista malar; patrón de la frente opaca (Fig. 19).

- 4 (cuatro): plumaje de adulto completo en hembras y machos, sin marginaciones claras en las plumas de la frente y garganta, sin rastros de lista malar (blanca en machos, marrón en hembras).

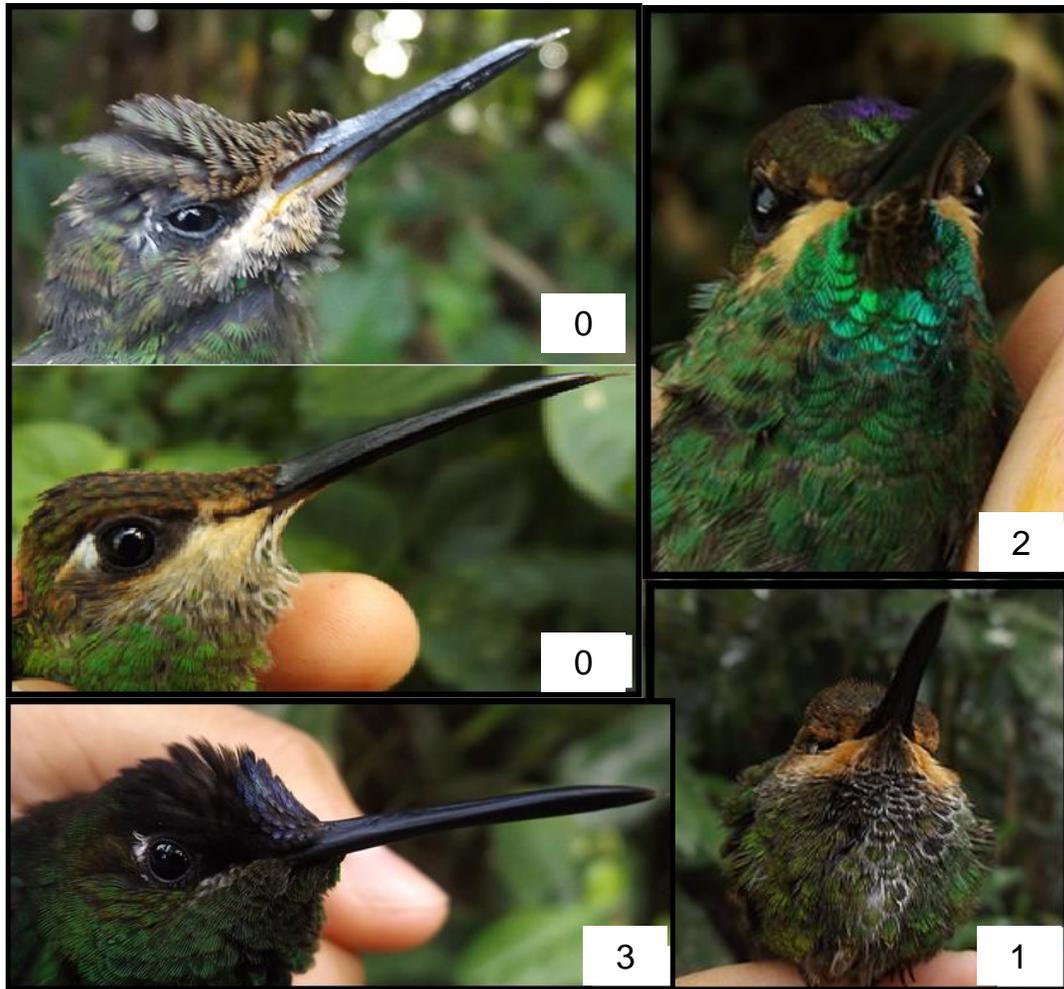


Figura 18.- Esquema de plumajes utilizado en *Heliodoxa leadbeateri* para discriminar edades en este estudio. Categoría 0: macho arriba y hembra abajo. Categoría 1: hembra. Categoría 2: macho. Categoría 3: macho.

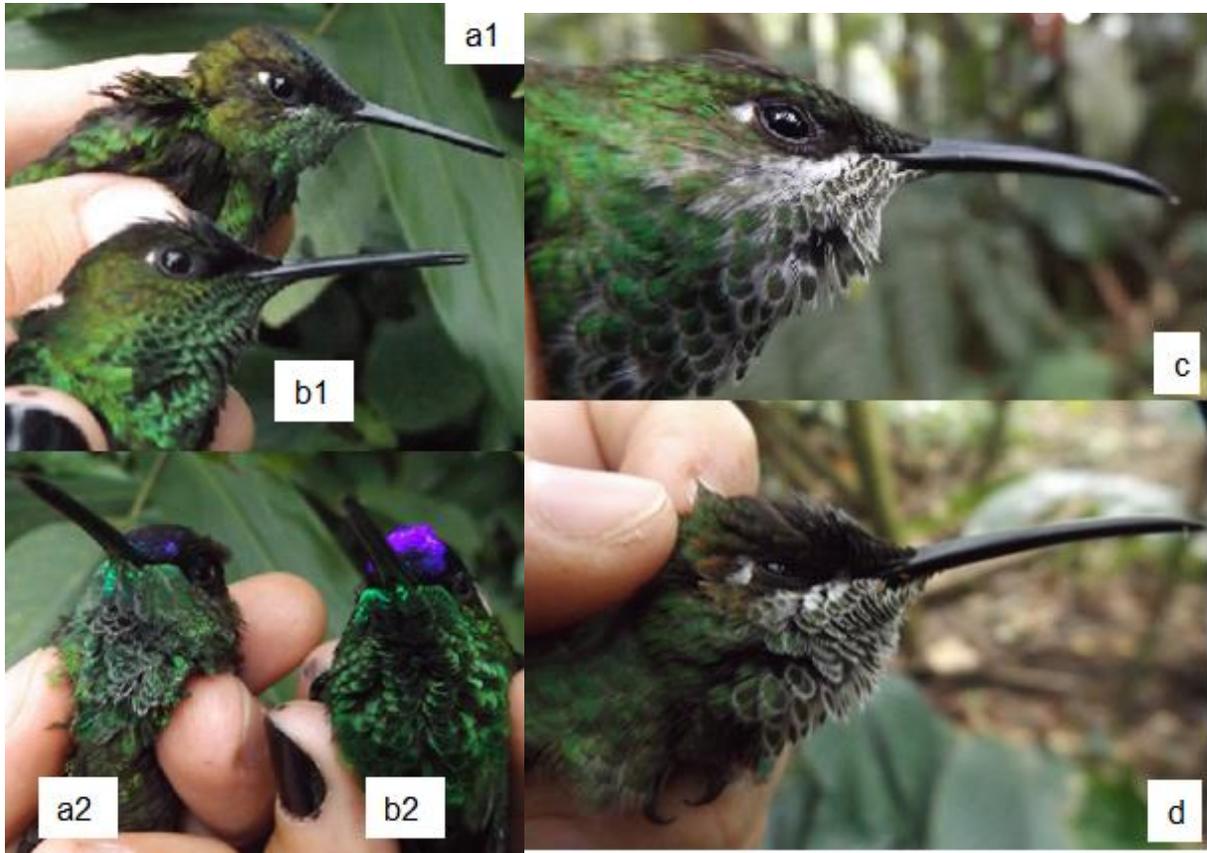


Figura 19.- Patrones de plumajes de adultos de *Heliodoxa leadbeateri*. Machos: a1 y a2 en categoría 3, con vestigio de lista malar blanca y discos verdes de la garganta bordeados de blanco; b1 y b2 macho con plumaje completo categoría 4. Hembras: c) plumaje adulto completo categoría 4, y d) plumaje de hembra categoría 3 con ligeras motas marrones cerca de la mancha post-ocular.

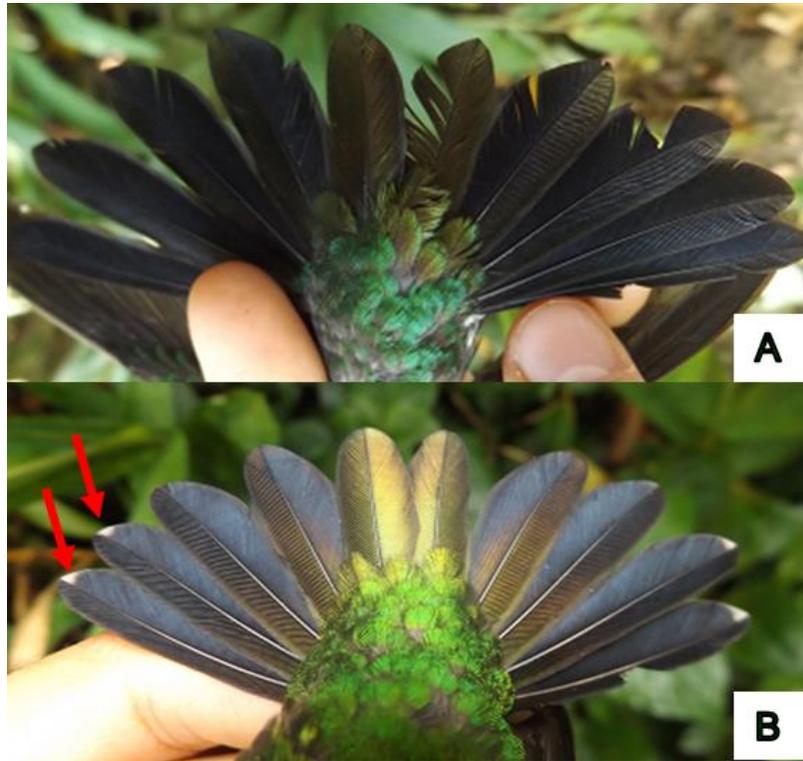


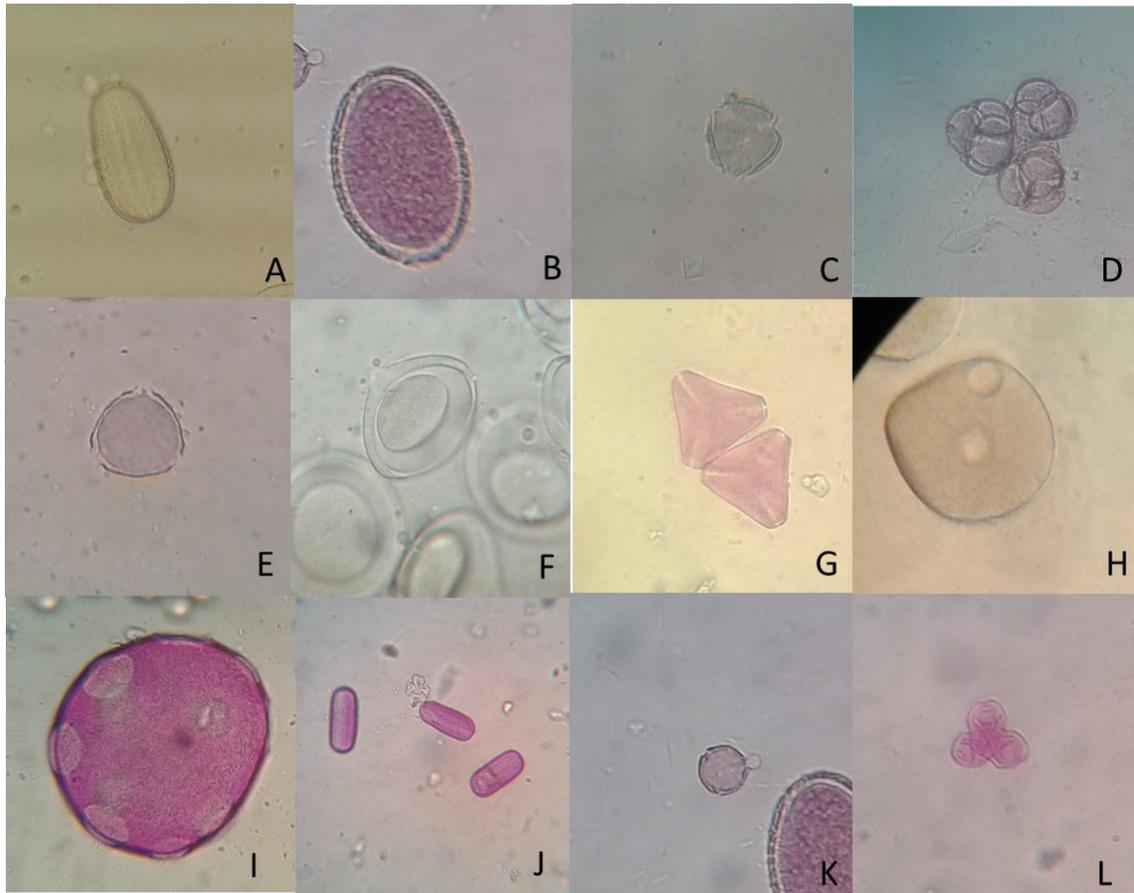
Figura 20.- Patrón de plumaje de la cola de machos (azul negruzco, par central verdoso) y hembras (azul marino claro, con par central bronce evidente y puntas blancas en la región distal interna de las rectrices 4 y 5). A: Machos, B: Hembras.

Dieta:

La información de los registros de granos de polen (palinomorfos) presentes en los colibríes permitió identificar un total de 11 familias de plantas utilizadas como recurso alimenticio por *Heliodoxa leadbeateri*, con 17 especies de plantas, pertenecientes a dichas familias, registradas por observaciones en el área de estudio (Tabla 1, Figs. 21 y 22). Dichas especies de plantas se distribuyen en diferentes estratos en el bosque, desde el sotobosque, con plantas de altura menor a 1 m, hasta el dosel con árboles que superan los 15 m (Fig. 23).

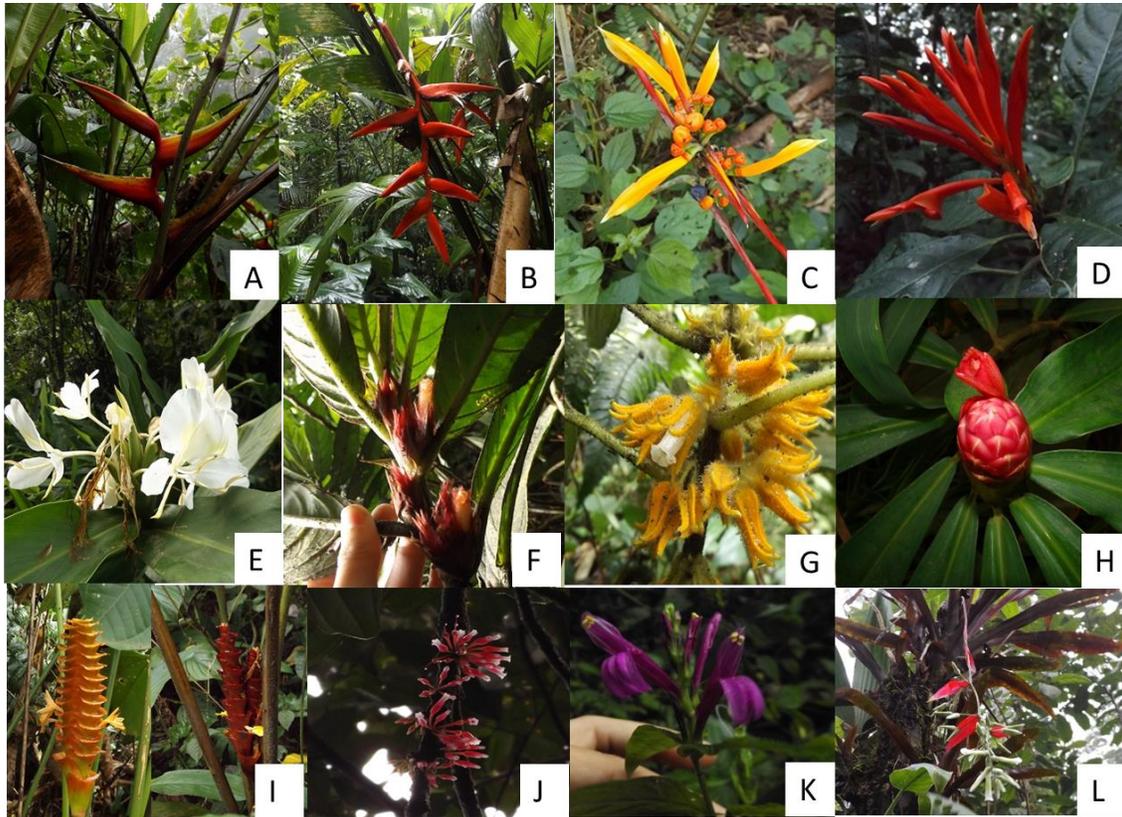
Tabla 1.- Familias de plantas con palinomorfos presentes en los colibríes y las especies de estas familias registradas en el área de estudio.

Familias de palinomorfos	Especies de plantas encontradas en el área
Heliconiaceae	<i>Heliconia acuminata</i> , <i>H. revoluta</i> y <i>H. bihai</i>
Gesneriaceae	<i>Besleria mucronata</i> y <i>Columnea</i> sp.
Acanthaceae	<i>Aphelandra tetragona</i> y <i>Barleria</i> sp. (tentativo)
Costaceae	<i>Costus spiralis</i>
Zingiberaceae	<i>Hedychium coronarium</i>
Myrtaceae	no identificada
Loranthaceae	<i>Ligaria cuneifolia</i>
Maranthaceae	<i>Calathea</i> sp. y <i>Calathea lutea</i>
Ericaceae	<i>Cavendishia bracteata</i>
Bromeliaceae	<i>Aechmea filicaulis</i>
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i> y <i>T. chrysantha</i>



A: Acanthaceae, B: Bromeliaceae, C: Bignoniaceae, D: Ericaceae, E: Gesneriaceae, F: Heliconiaceae, G: Myrtaceae, H: Zingiberaceae, I: Costaceae J: Palinomorfo 1, K: Palinomorfo 2, L: Palinomorfo 4.

Figura 21.- Palinomorfos provenientes de las muestras de las plantas ubicadas en la zona de estudio y de los colibríes capturados. El Palinomorfo 4 correspondió a un grano en un solo individuo mientras que el Palinomorfo 2 no se logró identificar con ninguna especie de planta en el área de estudio. El Palinomorfo 1 corresponde a una Acanthaceae que aún no se ha logrado identificar.



A: *Heliconia bihai*, B: *Heliconia revoluta*, C: *Heliconia acuminata*, D: *Aphelandra tetragona*, E: *Hedychium coronarium*, F: *Columnea* sp., G: *Besleria mucronata*, H: *Costus spiralis* I: *Calathea* sp., *Calathea lutea*, J: *Cavendishia bracteata*, K: morfotipo 1 sin identificar (Acanthaceae), L: *Aechmea filicaulis*.

Figura 22.- Plantas con flores con síndrome de ornitofilia visitadas por *Heliodoxa leadbeateri* durante este estudio en el Paso Portachuelo y sus alrededores (P. N. Henri Pittier). Se confirmó la visita a estas plantas por medio de observaciones oportunistas en campo. No se observaron visitas a *Costus spiralis* (H) y Acanthaceae (palinomorfo 1; K).

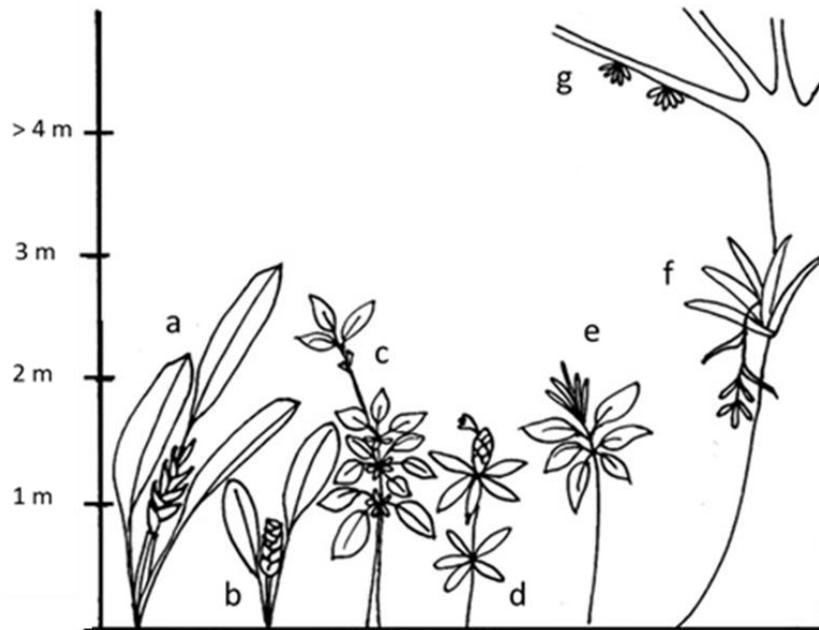


Figura 23.- Esquema de altura de las plantas incluidas en la Fig. 22. **a:** Heliconiaceae (*H. bihai*, *H. revoluta* y *H. acuminata*), **b:** Maranthaceae (*Calathea lutea* y *C. sp.*), **c:** Gesneriaceae (*Besleria mucronata* y *Columnea sp.*), **d:** Costaceae (*Costus spiralis*) y Zingiberaceae (*Hedychium coronarium*), **e:** Acanthaceae (*Aphelandra tetragona*), **f:** Bromeliaceae (*Aechmea filicaulis*) y **g:** Ericaceae (*Cavendishia bracteata*) y árboles como: Bignoniaceae (*Tabebuia rosea* y *T. chrysantha*).

Se reportaron una gran variedad de palinomorfos con diferentes formas y tamaños que permitieron su identificación (Fig. 21). La frecuencia de registro de estos palinoformos varió durante la realización de este estudio. Algunos se encontraron todos los meses muestreados, y otros en raras ocasiones (Fig. 24). Se registró la visita por *Heliodoxa leadbeateri* a plantas de la familia Heliconiaceae durante todo el período de muestreo, mientras que las familias Acanthaceae y Gesneriaceae fueron registradas la mayoría de los meses de año, al igual que el palinomorfo 2 (para el cual no se logró identificar la especie de planta del cual proviene). Igualmente, aunque no se realizó un muestreo diseñado para tal fin, se observaron que algunas especies de plantas en la localidad no se encontraron en flor durante todos los meses de muestreo. Sin embargo, la mayoría de las plantas reportadas como recurso alimenticio de *Heliodoxa leadbeateri* fueron observadas

en flor grandes períodos de tiempo durante el año de muestreo (Fig. 25), tanto en el Paso Portachuelo como en los alrededores de la Estación Biológica de Rancho Grande. *Heliconia bihai* y *Heliconia acuminata* presentaron flores todo el año, mientras que para *Heliconia revoluta* no observamos flores entre octubre y febrero en el área de estudio y sus adyacencias. *Calathea lutea*, *Calathea sp.* y *Besleria mucronata* se observaron en flor prácticamente durante el mismo período de tiempo, entre marzo y septiembre. Por otro lado, *Columnnea sp.* se observó en flor en el momento en el que las tres especies previamente mencionadas no se observaron en flor, entre septiembre y abril.

En total se obtuvo un total de 256 muestras de polen de 77 individuos capturados entre abril 2015 y abril 2016 (Tabla 2). La cantidad de palinomorfos registrados por individuo varió mensualmente (Fig. 26), observándose individuos con un solo palinomorfo (que en su mayoría, 21 de 29 individuos, fueron de la familia Heliconiaceae), e individuos hasta con 10 granos de polen diferentes. Mensualmente se obtuvo un promedio general de 2.1 palinomorfos diferentes por muestra, siendo la riqueza de palinomorfos variable durante el tiempo, con mayor frecuencia de palinomorfos en mayo con 6, entre septiembre y octubre, con 7 y 10 respectivamente, y en enero de 2016 con 8.

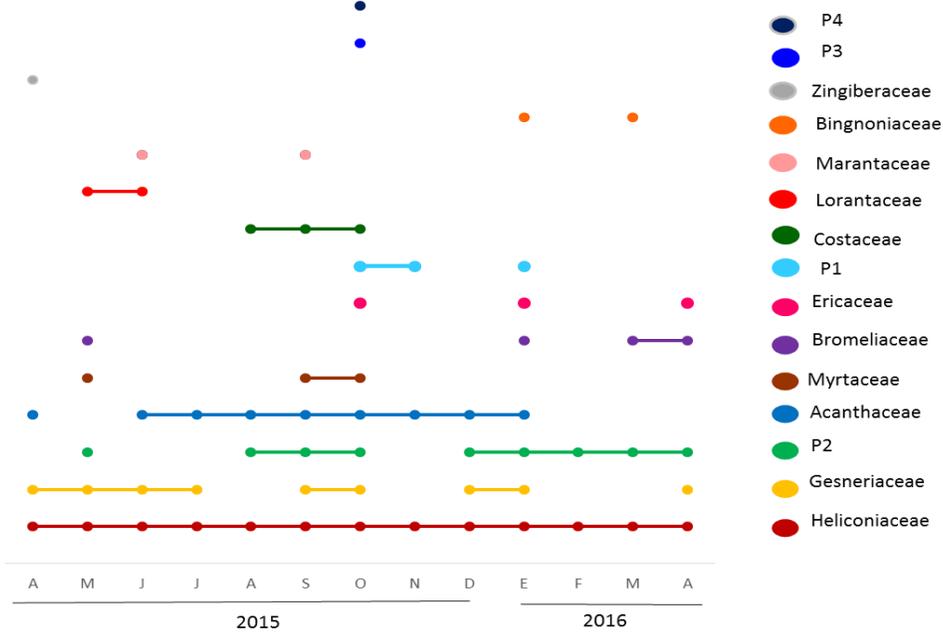


Figura 24.- Registro de palinomorfos en colibríes durante el periodo de estudio. Los palinomorfos P1, P2, P3 y P4 corresponden a granos de polen que no se lograron identificar. P3 y P4 solo se encontraron en un solo individuo y un solo grano.

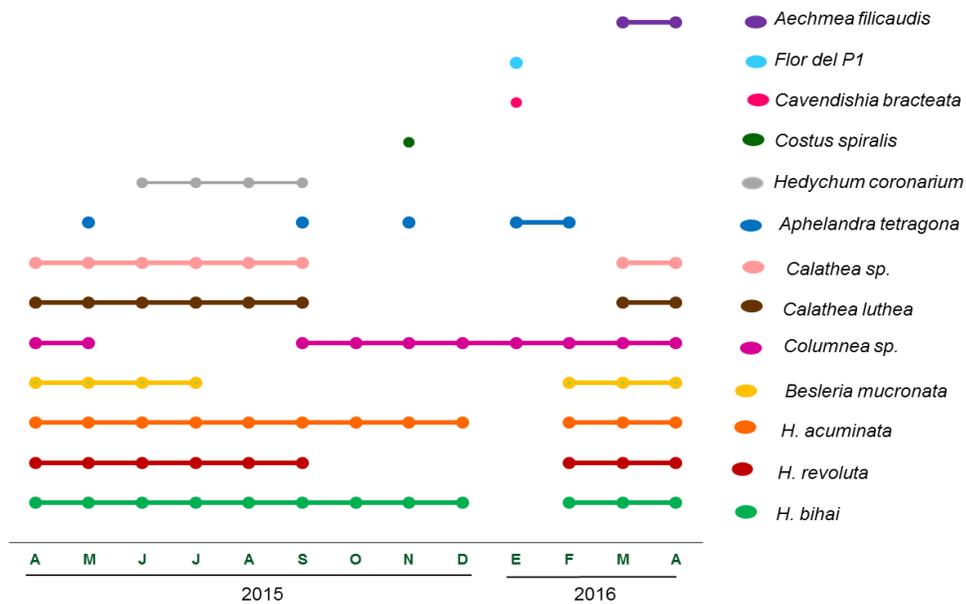


Figura 25.- Especies de plantas que se encontraron en flor en el Paso Portachuelo durante este estudio. Solo se consideraron las especies visitadas por *Heliodoxa leadbeateri* por medio de observaciones en campo y registros de granos de polen.

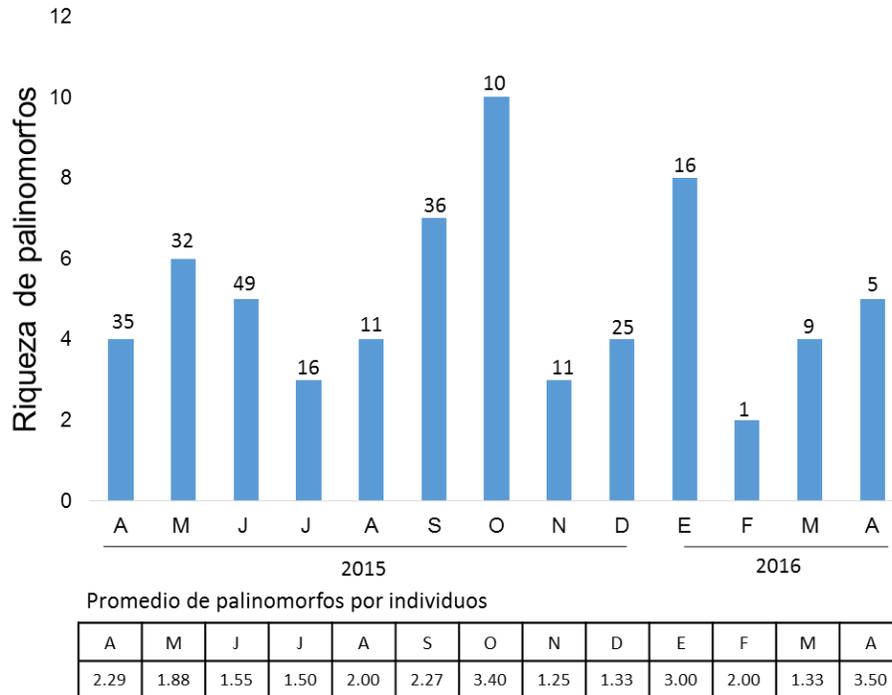


Figura 26.- Patrón de riqueza mensual de palinomorfos en las muestras de colibríes capturados en este estudio. El número sobre la barra indica la cantidad de muestras obtenidas. El promedio de palinomorfos está calculado según los granos de polen diferentes registrados por individuo (Anexo 3).

Del total de muestras de polen que se tomaron, parte de ellas fueron colectadas discriminando diferentes regiones de los colibríes (frente: 63, base de pico: 58, punta de pico: 64 y mandíbula: 42), con 59 que no presentaron palinomorfos. La mayor cantidad de muestras vacías por región se encontró en la mandíbula con un 35% y la menor cantidad se encontró en la base del pico (17%).

Tabla 2.- Número total de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* con muestras de polen (hembras y machos) en este estudio.

Año	Mes	Individuos	Hembras	Machos
2015	abril	9	6	3
2015	mayo	9	4	5
2015	junio	12	5	7
2015	julio	4	2	2
2015	agosto	3	3	-
2015	septiembre	13	11	2
2015	octubre	5	3	2
2015	noviembre	5	1	4
2015	diciembre	7	4	3
2016	enero	4	4	-
2016	febrero	1	1	-
2016	marzo	3	2	1
2016	abril	2	1	1

Patrones morfométricos de *Heliodoxa leadbeateri*:

Se realizaron medidas corporales estándares a 217 individuos adultos capturados en el Paso Portachuelo en el Parque Nacional Henri Pittier, 93 machos y 124 hembras. Se encontraron diferencias significativas entre hembras y machos, siendo la longitud de ala y cola menores en hembras (Prueba t-student de 2 colas: $t_{(206)} = 28.6$ y $t_{(206)} = 34.42$, respectivamente; $p < 0.05$) y el largo de pico menor en los machos (Prueba t-student 2 colas: $t_{(211)} = -12.89$; $p < 0.05$; Tabla 3). El patrón de dimorfismo sexual es similar al que se observa con datos tomados de ejemplares de colecciones ornitológicas (Anexo 5).

Tabla 3.- Medidas de longitud de pico, ala y cola (promedio \pm error estándar, más valores mínimos y máximos) para hembras y machos capturados en este estudio.

Sexo	Longitud pico (mm)	Longitud ala (mm)	Longitud cola (mm)
Machos	21.29 \pm 1.03 (18.6 – 23.4)	70.25 \pm 2.44 (62 – 76)	48.95 \pm 2.70 (40 – 56)
Hembra	23.24 \pm 1.24 (19.1 - 25.1)	63.08 \pm 1.85 (58 – 71)	39.01 \pm 2.11 (30 – 46)

Se pesaron un total de 311 individuos, 172 hembras y 139 machos adultos. Los pesos de hembras y machos fueron diferentes significativamente (Prueba t-student de dos colas: $t_{(298)} = -7.07$; $p < 0.05$). Las hembras en promedio pesaron menos que los machos (6.70 g \pm 0.61 vs. 7.18 g \pm 0.58; con intervalos de pesos entre 5.5 – 8 g y 6 - 8.1 g, respectivamente). No se presentó una variación de los pesos estadísticamente significativa entre los meses muestreados (ANOVA de una vía para los meses de mayor captura de aves; $F = 0.96$, $p > 0.05$, Fig. 28, Anexo 6). Se obtuvo el mismo patrón al comparar machos y hembras capturados en 1991, 1992, 1993 y 1997 en la misma localidad (Anexo 7 y 8).



Figura 27.- Pesos promedio para machos y hembras adultos en este estudio (no se consideran las recapturas). El cuadro en la parte inferior de la figura representa el tamaño de la muestra para cada mes según el sexo.

Descripción del uso del Paso Portachuelo:

Entre mayo de 2015 y abril de 2016 se capturaron 338 individuos con un esfuerzo de muestreo de 7.016 horas malla. La frecuencia de captura varió mensualmente, siendo mayor en mayo de 2015 y marzo de 2016, mientras que en octubre y noviembre de 2015 la frecuencia de captura fue la más baja del período de estudio (Fig. 29). La frecuencia de recapturas fue baja (menor del 6%) durante los meses de muestreo, teniendo a su vez la mayor cantidad de recapturas en los mismos meses donde las capturas fueron mayores (Fig. 29, Anexo 4). No hubo diferencias en la proporción de machos y hembras capturados mensualmente ($\chi^2_7=8.6$; $P>0,05$; Fig. 30).

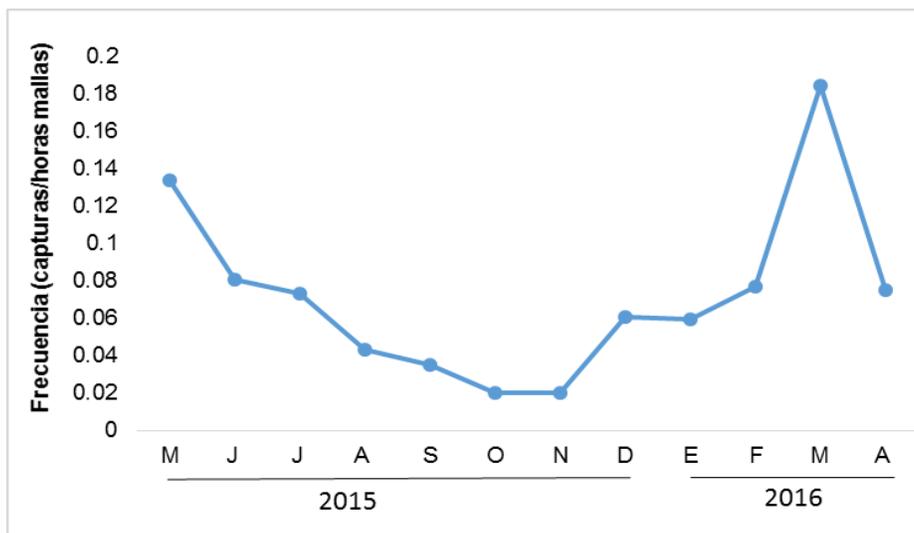


Figura 28.- Frecuencia mensual de captura (capturas/horas malla) de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* en este estudio.

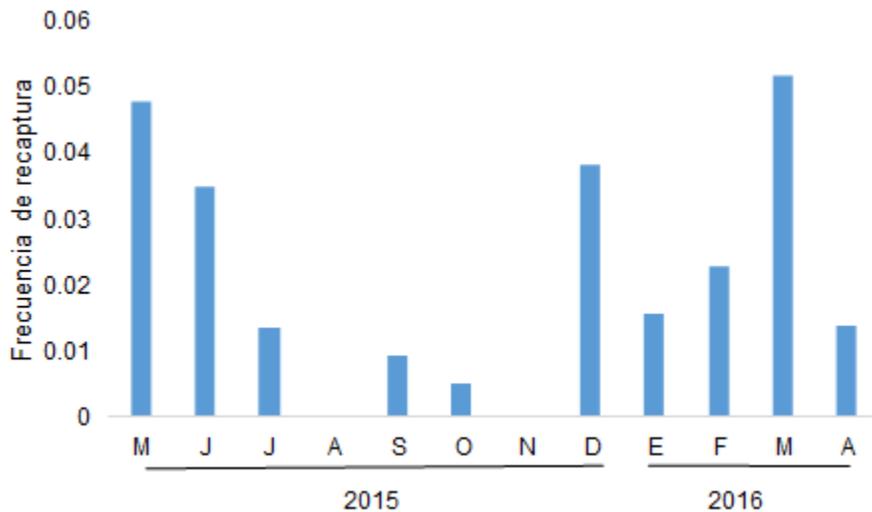


Figura 29.- Frecuencia de recapturas mensual (recapturas/horas mallas) de los individuos de *Heliodoxa leadbeateri* capturados en este estudio el Paso Portachuelo (Anexo 4).

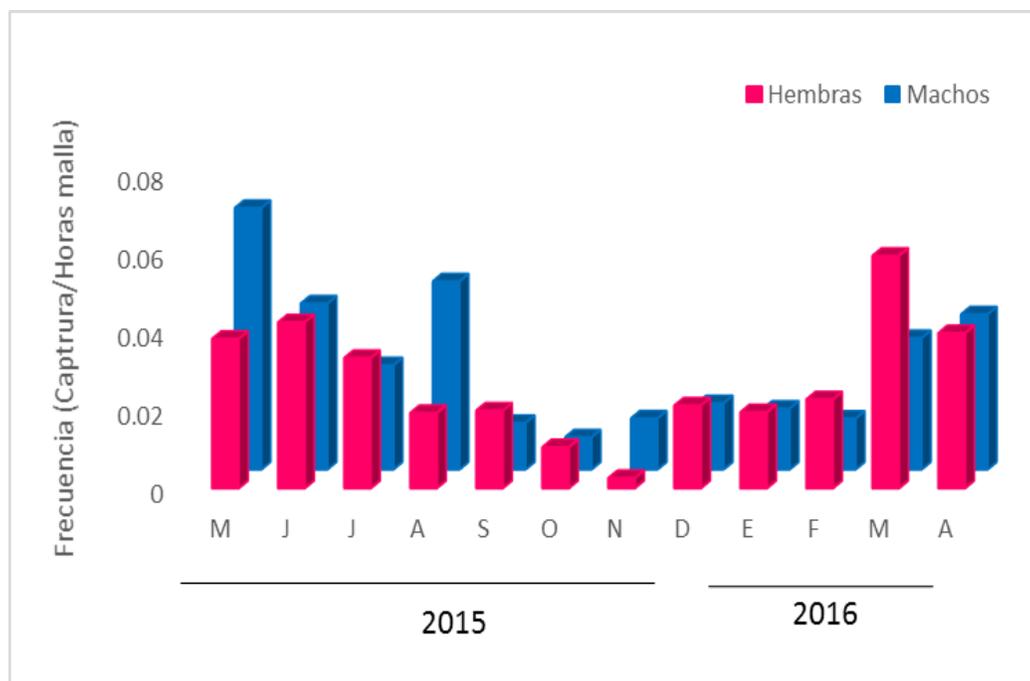


Figura 30.- Frecuencia mensual de capturas de hembras y machos de *Heliodoxa leadbeateri* en este estudio en el Paso Portachuelo. Hembras: barras rosadas; machos: barras azules.

Se capturaron individuos adultos categoría 4 todos los meses de muestreo; entre mayo y octubre se observaron capturas de juveniles categoría 0 (menor

edad), seguido de la categoría 1, que se capturaron en la mayoría de los meses, en mayor proporción entre enero y febrero de 2016. Se capturaron pocos individuos de categoría 2, solo en septiembre-octubre 2015 y febrero 2016. Con respecto a la categoría 3, se observaron en mayor cantidad entre octubre y diciembre (Fig. 31).

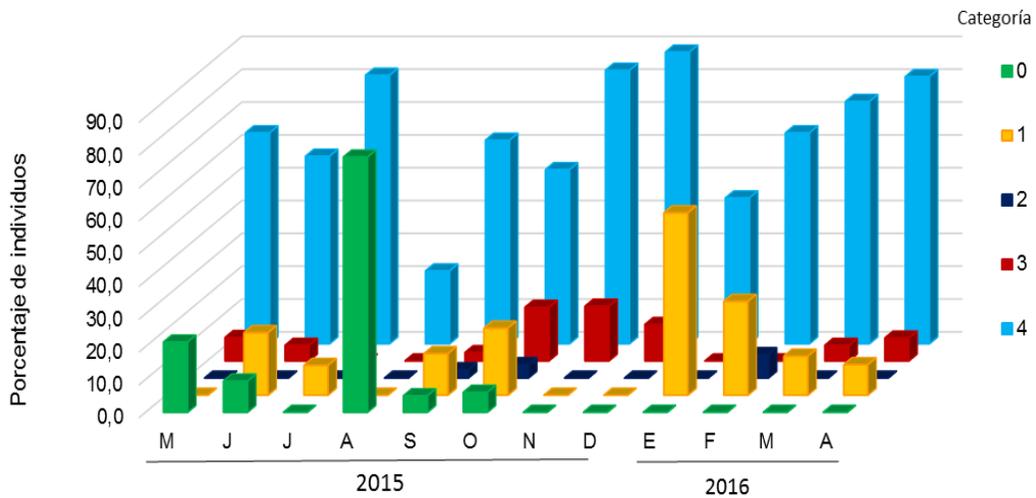


Figura 31.- Proporción de categoría del patrón de plumaje de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* capturados en este estudio.

- Direccionalidad de la captura:

La frecuencia de captura de individuos en dirección norte y sur fue diferente ($X^2_7=22.4$; $p<0,05$). En promedio se registró una mayor cantidad de capturas en dirección norte (0,40 capturas/horas malla) que en dirección sur (0,015 capturas/horas malla; Fig. 32).

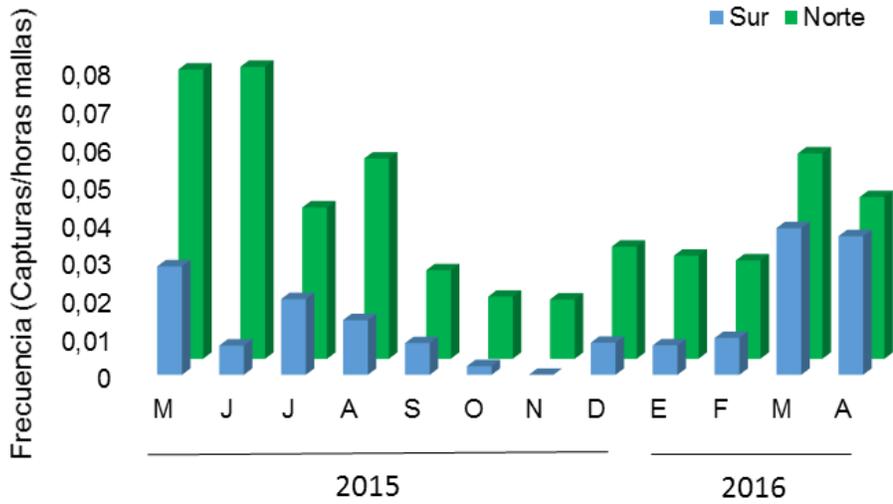


Figura 32.- Frecuencia mensual de captura de *Heliodoxa leadbeateri* en este estudio según su dirección de captura en malla, sin discriminación de sexos.

- Actividad diaria:

Al considerar la frecuencia de captura en relación a las horas del día muestreadas entre 2015 y 2016, se observa que hay dos máximos de actividad de tránsito en el Paso Portachuelo, el mayor entre las 6:00 y 10:00 de la mañana, y el segundo entre las 14:00 y 16:00 de la tarde (Fig. 33). Un patrón similar se observa para los años 1991 y 1992, patrón de actividad que se observa independiente de la direccionalidad de captura (Figs. 34-36). Sin embargo, los datos de 1992 no reflejan diferencias en capturas Norte vs. Sur, potencialmente como consecuencia de las pocas capturas (140 individuos en total) de la especie realizadas ese año.

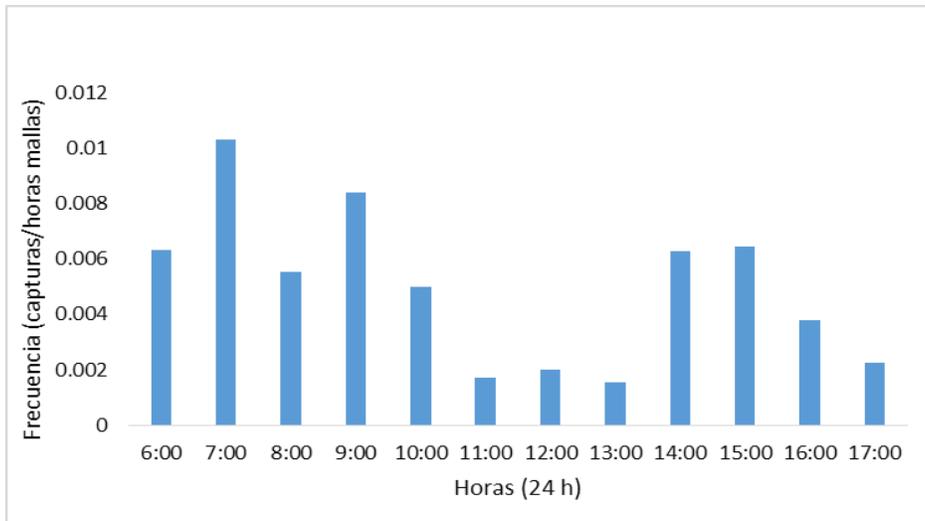


Figura 33.- Frecuencia de captura de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* en relación a las horas (formato 24 horas) de muestreo en este estudio.

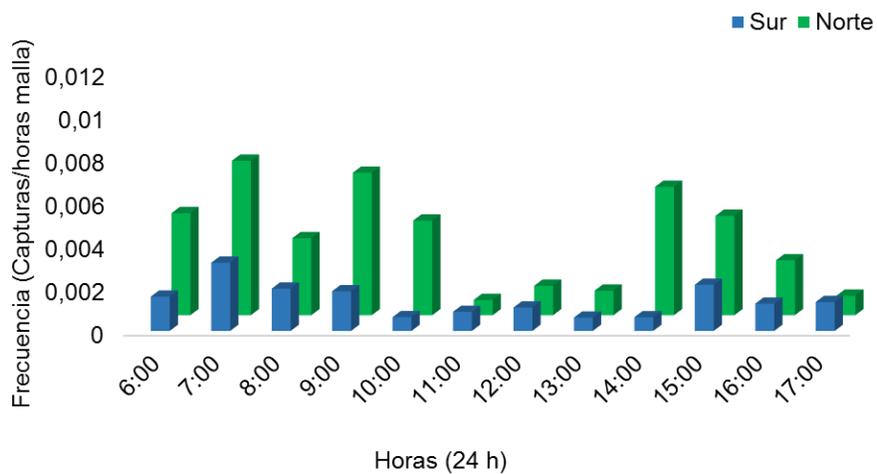


Figura 34.- Frecuencia de captura según la direccionalidad y las horas de muestreo, de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* capturados en el Paso Portachuelo en este estudio.

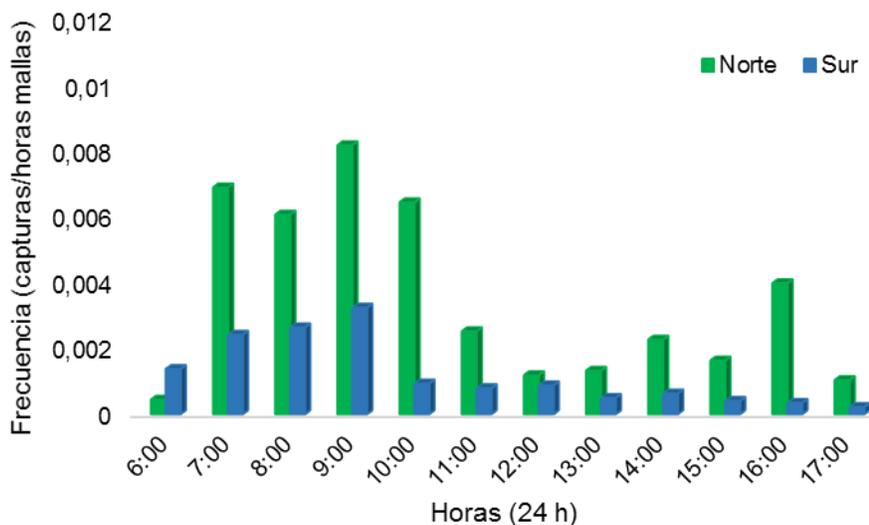


Figura 35.- Frecuencia de captura según la direccionalidad y las horas de muestreo, de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* capturados en el Paso Portachuelo en 1991.

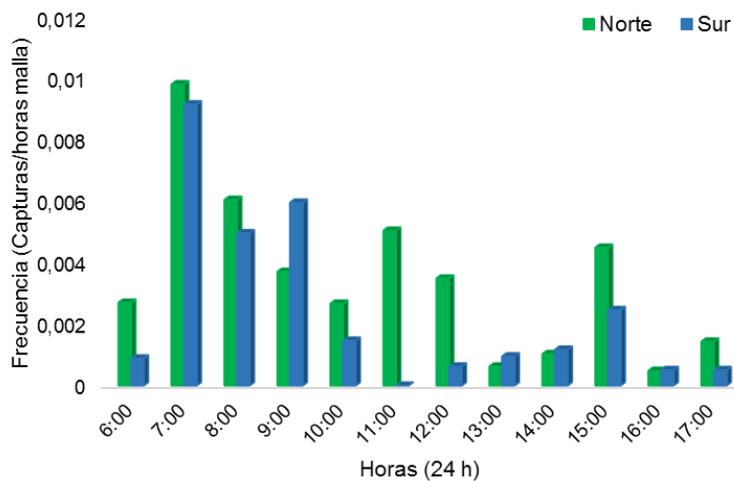


Figura 36- Frecuencia de captura según la direccionalidad y las horas de muestreo, de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* capturados en el Paso Portachuelo en 1992.

DISCUSIÓN

Heliodoxa leadbeateri presenta un ciclo anual básico, típico de aves residentes, ya que solo ocurren dos actividades principales: la muda de las plumas de vuelo, junto con plumas de contorno, y la reproducción (Gill, 2007). Se pudiera considerar a *Heliodoxa leadbeateri* como una especie residente ya que no se observaron patrones marcados en la utilización del Paso Portachuelo que pudieran indicar algún desplazamiento total de la población en la localidad de estudio. Adicionalmente, esta especie utiliza una gran cantidad de especies de plantas como recurso alimenticio (néctar) en la localidad de estudio, patrón que sugiere que la misma es una especie generalista en el patrón de uso de estos recursos.

Período de muda:

Durante este estudio se observó una época de muda bien definida entre los meses de mayo y diciembre de 2015, con mayor intensidad entre junio y octubre de 2015. Este patrón temporal general coincide con los reportes de Lentino y col. (2009) en el Paso Portachuelo, y Vereza y col. (2009) en la Cordillera de la Costa Central, quienes observaron eventos de muda de *Heliodoxa leadbeateri* entre mayo y noviembre. Se encontraron individuos con las plumas desgastadas en los primeros meses del año 2015 y con plumas nuevas entre noviembre-diciembre 2015 y enero-marzo 2016; las mudas encontradas en abril 2016 corresponden a un ciclo nuevo de muda correspondiente al año 2016.

Al separar la muda por tipo de plumas se observó que el contorno fue renovado constantemente durante los 13 meses de muestreo; sin embargo, los individuos mudaron con mayor intensidad dichas plumas entre junio y diciembre, durante el período de muda de las plumas de vuelo. Este patrón coincide con el reportado en colibríes donde la muda ocurre por regiones: el contorno es renovado constantemente y las plumas de vuelo son renovadas una vez al año (Payne, 1973; Stiles, 1979 a, b, 1995, 1997; Pyle, 1997; Lentino y col., 2009; Malpica, 2014). A pesar de que el contorno es renovado constantemente, se observó una

época donde éste es renovado con mayor intensidad (se observó una gran cantidad de cañones de las plumas nuevas), incluyendo las tres regiones principales (cabeza, dorso y abdomen). Esta muda de contorno se observó simultánea a la muda de las plumas de vuelo en varias oportunidades (4 en junio, 1 en julio, 7 en septiembre, 6 en octubre y 1 en diciembre).

La muda de las plumas de vuelo se separó en primarias y rectrices. Al analizarlas detalladamente se observaron dos máximos de muda de las primarias, el primero correspondiente al grupo de primarias de la 1 a la 6, y el segundo correspondiente a la muda de 7, 8, 10 y 9 (secuencia invertida de muda en el último par: 10 y 9. Wagner, 1955; Williamson, 1956; Stiles, 1979 b; 1995; Pyle, 1997; Lentino y col., 2009; Howell, 2010). En abril de 2016 se evidenció el mismo patrón de muda de primarias ocurrido entre mayo y junio de 2015, pero en menor proporción, indicando entonces que en el año 2015 también pudieron haber iniciado la muda en abril, solo que no capturamos individuos en ese estado. Con respecto a las rectrices, se observó que estas plumas se renovaron en el mismo intervalo de meses que las primarias, desde la más externa (mayor proporción de muda del par 5 y 4) hasta la más interna. Los individuos en muda de rectrices en el mes de diciembre pueden corresponder a individuos que iniciaron la muda más tarde en relación al patrón poblacional. Este fenómeno puede formar parte de la variación individual en los individuos que conforman la población que transita por el Paso Portachuelo. Stiles (1995) menciona que existen variaciones inter e intraespecíficas en relación a la muda en colibríes, incluso estas variaciones pueden ocurrir en el mismo individuo entre varios años; no solo puede variar el momento en el que inician o finalizan la muda, sino que puede variar la secuencia en la que mudan cada par de las plumas de vuelo (aspecto que no se evaluó en este estudio). Para el año 1991 el patrón general de muda de las plumas del contorno, primarias y rectrices fue similar, pero al tener menor cantidad de datos de muda en dicho año, no se puede hacer una descripción más detallada del patrón observado. Una descripción más detallada del patrón de muda requerirá de muestreos consecutivos, a lo largo de uno o varios años, con el fin de generar una

mayor cantidad de datos que llene los vacíos de información que todavía se tienen para el patrón de muda de esta especie y las otras especies de colibríes y aves que transitan por el Paso Portachuelo en el Parque Nacional Henri Pittier.

Aunque se hayan observado variaciones individuales en la determinación de los meses de muda de *Heliodoxa leadbeateri* en este estudio, la muda ocurrió de forma sincrónica en la población, encontrándose individuos mudando las mismas primarias y rectrices en un intervalo de meses específicos. Este patrón ha sido reportada por Stiles (1979 a) con respecto a especies de colibríes en Costa Rica, los cuales presentan un máximo de muda bien definido entre junio y agosto. Malpica (2014), igualmente, indica que *Sternoclyta cyanopectus*, en el Parque Nacional Henri Pittier, también tiene un máximo de muda definido entre junio y diciembre. En referencia a la duración de la época de muda, se puede decir que en aves en general, el período de muda poblacional puede durar alrededor de dos veces el tiempo esperado en que un individuo cualquiera, miembro de esa población, complete su muda (Diamond, 1974). En el caso de *Heliodoxa leadbeateri* el patrón individual de muda dura alrededor de 3 a 4 meses, lo que sugiere un período de 7 meses para la muda a nivel poblacional. Este patrón se basa en el inicio de la muda en junio, con las primeras primarias (de la 1 a las 6), y su finalización en septiembre, con las primarias 7, 8, 10 y 9.

Los diferentes patrones de plumaje observados en este estudio pudieran estar relacionados estrechamente con las edades de los individuos. El plumaje que presentaban los individuos de menor edad se colocó en una categoría 0 por la presencia de engrosamiento de la comisura bucal, que es típica de los pichones de las aves, en este caso de los colibríes (Gill, 2007), así como la presencia de narinas expandidas, lo que sugiere que estos individuos pudieron tener menos de 4 semanas de edad, asumiendo que el período desde la eclosión del huevo y salida del nido se asemeje a lo reportado para *Sternoclyta cyanopectus* (Fierro-Calderón y Martín, 2007). Sin embargo, también se tomaron en cuenta los individuos que tenían la comisura bucal reducida pero con la base de la mandíbula clara, pudiendo inferir que nacieron en los 2 meses anteriores. Estos individuos

capturados entre mayo y octubre pueden entrar en una categoría de edades establecida para protocolos de capturas de aves en el Paso Portachuelo (Lentino y col., 2009), estando en su año de nacimiento asignado como HY (juveniles nacidos en el año calendario). Otras categorías de edades tomadas en cuenta fueron AHY: después de su año de nacimiento calendario (no necesariamente han cumplido su año cronológico), SY: en su segundo año calendario (no necesariamente ha cumplido su segundo año cronológico), ASY: después de su segundo año calendario (después de su segundo año cronológico; Lentino y col., 2009).

Los individuos en la categoría 1 incluyen a juveniles más avanzados que la categoría anterior, ya que han perdido por completo el engrosamiento de la comisura bucal, cambiándola de color amarillo a color negro, la base del pico ya se ha oscurecido y las narinas ya no están expuestas. Estos individuos pudieran estar entre su primer (inmaduros HY, para individuos capturados entre abril y diciembre) o más cercano a su segundo (SY, para los registros entre enero y abril) año calendario, pudiendo asignarles la edad SY/HY; sin embargo, estos individuos aún no han llegado a completar su primer año cronológico ya que no se han reportado mudas de primarias y rectrices en esta categoría, indicando que puede que aún no hayan alcanzado su primer ciclo de muda.

La categoría de plumaje 2 corresponde al caso especial de 5 machos (2 en septiembre, 2 en octubre de 2015 y 1 en febrero de 2016) que se encontraron en una plumaje de transición entre inmaduros HY y un plumaje con características del plumaje correspondiente al de los adultos (categoría 4), ya que presentaban el patrón de la garganta bastante amplio y algunas plumas azules en la frente (características de los machos). No se lograron identificar hembras en esta categoría ya que no presentan un parche de plumas de colores contrastantes donde se pudiera evidenciar de manera clara este cambio. Con respecto a las edades, este pudiera ser un individuo SY/HY próximo a su primer ciclo de muda de plumas de vuelo.

La categoría 3 abarca a individuos con plumaje de adulto pero que conservan algunas características de las categorías anteriores, como manchas canela en las hembras y la lista malar blanca en los machos junto con marginaciones claras en las plumas de la frente y garganta. Estos individuos pudieran estar en su segundo año calendario (SY) ya que se encontraron individuos con mudas de primarias y rectrices, sugiriendo que al menos ya alcanzaron su primer ciclo de muda de las plumas de vuelo.

Con respecto a la categoría 4, individuos con plumaje de adulto completo, se supone que ya han pasado su primer ciclo de muda de plumas de vuelo. No se tiene clara la edad, más allá de decir que son individuos que han pasado su segundo año calendario (ASY). Estos individuos potencialmente pasaron de la categoría 3 a 4 con un recambio gradual en las plumas de contorno durante el mismo año o, tal vez, necesitan llegar a la siguiente temporada de muda para perfeccionar el plumaje. Esto último queda como incógnita y como objeto de estudio para investigaciones futuras, donde se recomienda colocar anillos de aluminio para colibríes, con un código único, y realizar muestreos mensuales por al menos 3 años, para llevar un registro de la evolución de los patrones de plumaje desde los individuos categoría 0 hasta los individuos con plumaje de adulto completo.

Periodo de reproducción:

Durante este estudio no se observaron registros directos de actividades reproductivas: como nido, cortejo o parche reproductivo (Diamond, 1974; Poulin y col., 1992; Verey y col., 2009). En los recorridos realizados para las observaciones oportunistas para la identificación de flores utilizadas por los colibríes, se observaron las ramas de las plantas en búsqueda de nidos, sin éxito alguno; tampoco se registraron evidencias de parche reproductivo en los individuos capturados, pudiendo ser esta especie uno de los casos que menciona Diamond (1974), en relación al patrón de especies de colibríes que no presentan evidencia del parche reproductivo. No se puede descartar el hecho de que simplemente no se lograron capturar individuos en dicha condición.

Los registros de aparición de juveniles y período de muda permiten realizar inferencias con respecto al intervalo temporal donde pudiera ocurrir la reproducción de *Heliodoxa leadbeateri* en la localidad de estudio. La reproducción suele ocurrir justo antes de la época de muda (Fogden, 1972; Payne, 1973; Diamond, 1974; Snow, 1976; Stiles, 1979 a; Poulin y col., 1992; Marini y Duraes, 2001; Gill, 2007; Vereá y col., 2009; Malpica, 2014) y previo al inicio de la aparición de juveniles (Fogden, 1972; Diamond, 1974). Por lo tanto, el patrón observado en este estudio sugiere una época reproductiva ubicada aproximadamente entre febrero y mayo. Teniendo en cuenta los reportes de Fierro-Calderón y Martín (2007), y basado en la similitud morfológica y de uso del hábitat de *Heliodoxa leadbeateri* con *Sternoclyta cyanopectus* se consideró que el período del pichón en el nido debe ser similar al reportado para esta última especie, aproximadamente 26 días en el nido una vez eclosionado el huevo. Previo a esta etapa, debe presentarse un período de incubación de al menos 20 días, por lo que un individuo capturado en categoría 0 de plumaje, con engrosamiento de la comisura bucal y narinas expandidas, pudiera sugerir un pichón cuyo huevo fue colocado aproximadamente mes y medio antes (46 días), infiriendo entonces que la hembra progenitora de dicho pichón, se reprodujo hace más de mes y medio. Por ejemplo: individuos capturados en septiembre en categoría 0 en este estudio (en relación a lo mencionado anteriormente), se sugiere que la hembra progenitora de dicho pichón se reprodujo aproximadamente en julio. Este patrón sugiere que la reproducción de la especie estudiada ocurrió entre febrero y julio, gracias a los reportes de los individuos de menor edad en mayo, y a la captura de los últimos juveniles en el mes de septiembre. En este sentido, la reproducción podría tener un ligero solapamiento a nivel poblacional con la época de muda que inicia con algunos individuos en mayo. Este tipo de solapamiento entre la época de muda y reproducción poblacional también lo menciona Diamond (1974) para aves en general, haciendo énfasis que se basan en un promedio poblacional, ya que a nivel individual no hay solapamiento, debido a que es más probable que no inicien la muda hasta que las crías dejen el nido.

El período de reproducción propuesto para *Heliodoxa leadbeateri* (febrero-julio) coincide a su vez con la época de reproducción general para las aves residentes que transitan por el Paso Portachuelo (Lentino y col., 2009; Vereá y col., 2009). Este patrón es similar al registrado en campo durante este estudio, ya que se observaron aves con parches reproductivos y huevos en el abdomen (capturadas en mallas) durante este período. Un ejemplo es la captura de una hembra de *Ocreatus underwoodii* (Trochilidae) que presentó un parche reproductivo evidente en abril de 2016, así como la presencia de un huevo en el abdomen. Fuera de este estudio también se reportó un nido activo de *Heliodoxa leadbeateri* en el Estado Aragua camino al Pico Codazzi (Anexo 9) donde se observó a una hembra con plumaje desgastado, cuidando un pichón con pocos días de haber nacido, junto a otro huevo, en el mes de junio de 2016. Esta evidencia sugiere que *Heliodoxa leadbeateri* sigue el mismo patrón reproductivo de la mayoría de las especies del ensamble de aves que se distribuyen en el Parque Nacional Henri Pittier. Sin embargo, lo contrario ocurre con una especie relacionada con la especie en estudio, ya que *Heliodoxa jacula* en Costa Rica presenta una época de reproducción desfasada (julio-diciembre) en relación al resto del ensamble de colibríes de la localidad (octubre-marzo; Stiles, 1985).

Al analizar los eventos de muda, reproducción y aparición de juveniles con respecto a las épocas de lluvia del Parque Nacional Henri Pittier, según la información de clima disponible (Fig. 4), se observa que la reproducción, incubación y cría de pichones parece ocurrir en la época de sequía (Fig. 37). La salida de los pichones y, por ende, la aparición de juveniles categoría 0, parece ocurrir al inicio de la época de lluvia, y posteriormente la muda se superpone con la época de mayor precipitación. Este patrón es similar al reportado para otras especies (*Leucippus fallax*, *Chlorestes notatus* y *Anthracothorax nigricollis*; Poulin, 1992). Eventos climáticos como un año de lluvias fuera de temporada o sequía prolongada pudieran modificar los meses en los que inicia cada evento del ciclo anual. Según Foster (1974) y Carey (2009) los eventos propios del ciclo anual de las aves (muda, reproducción, migración, entre otros) pueden superponerse

poblacionalmente si las condiciones o las señales necesarias (fotoperíodo y/o condiciones climáticas como lluvia, humedad y temperatura) son alteradas. Estos cambios pueden afectar los eventos del ciclo anual influyendo en su adelanto, retraso o aumento del tiempo regular de duración a nivel poblacional. No existen datos climáticos del área de estudio durante los meses muestreados con los que se pudiera comparar el efecto de la variación de las lluvias. Sin embargo, la potencial correlación con la precipitación sugiere que los patrones de lluvia sirven como mecanismo de equilibrio para la coordinación de los ciclos anuales de algunas especies de aves (entre ellas los colibríes) con el suministro óptimo de alimento, como ha sido indicado por algunos autores para especies en países tropicales (Immelmann, 1971).

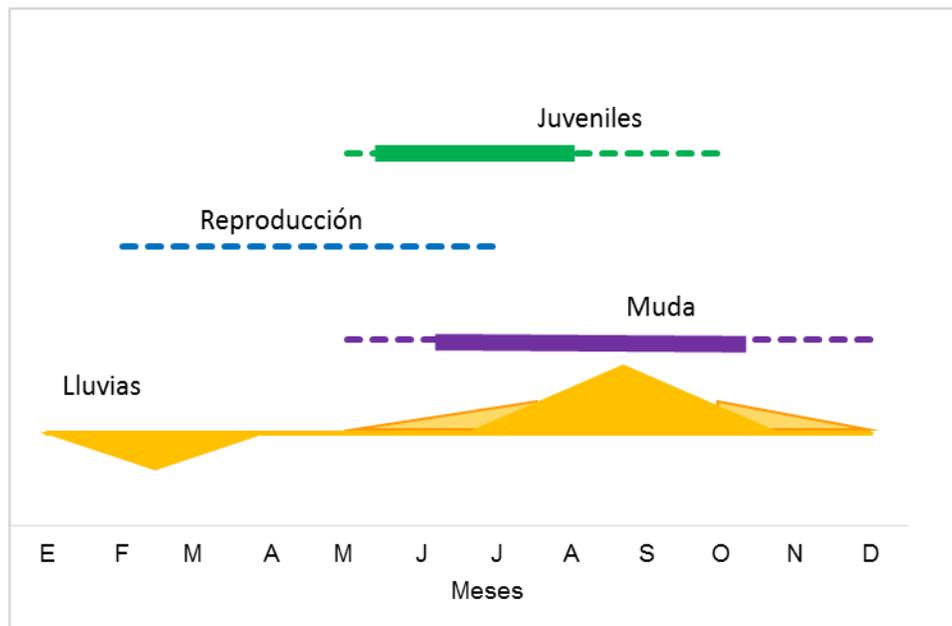


Figura 37.- Esquema propuesto para los eventos del ciclo anual de *Heliodoxa leadbeateri*, basado en los datos obtenidos y analizados en este estudio en el Parque Nacional Henri Pittier. Las barras continuas indican los meses de mayor intensidad de los eventos del ciclo anual. Los triángulos en la región de lluvias indican los máximos de lluvia (más inclinados hacia arriba, lluvias intensas) y sequía (al inverso). La época de juveniles indicada comprende las capturas de los individuos de la categoría 0.

Composición de la dieta:

Heliodoxa leadbeateri puede considerarse un colibrí generalista en relación a la gran diversidad de plantas que visita en búsqueda de alimento. Al menos 17 especies fueron reportadas como fuente de alimento en este estudio, en su mayoría con síndrome de ornitofilia, las cuales ofrecen flores en diferentes estratos del bosque: desde plantas de la familia Heliconiaceae, Gesneriaceae y Maranthaceae en el sotobosque, hasta árboles como *Tabebuia rosea* y *T. chrysantha*.

Se recopilaron reportes verbales de observadores de aves, de diferentes entidades como Guarda Parques de Inparques del Parque Nacional Henri Pittier, personal de Jardines Ecológicos Topotepuy, dueños de Amarantha Casa de colibríes, personal de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Estos reportes indican que individuos de *Heliodoxa leadbeateri* consumieron néctar de plantas de la familia Heliconiaceae (*Heliconia bihai*, *H. revoluta* y *H. acuminata*) y Bromeliaceae. También se tienen registros de observaciones de la especie en dos localidades específicas: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas en el estado Miranda (IVIC) y Campamento Palmichal en el estado Carabobo (G. Buitrón, com. pers.) que indican que *H. leadbeateri* consume néctar de las flores de las plantas de *Heliconia hirsuta*, *H. bihai* (Heliconiaceae), *Aphelandra tetragona* (Acanthaceae), *Brownea grandisiceps*, *Inga* sp. (Fabaceae), *Carica papaya* (Caricaceae), *Clusia alata*, *C. major* (Clusaceae), *Etilingera elatior* (Zingiberaceae), *Manettia coccinea*, *Palicourea angustifolia* (Rubiaceae), *Musa paradisiaca* (Musaceae), *Psittacanthus* sp. (Loranthaceae), *Ryania speciosa* (Salicaceae), *Symbolanthus calygonus* (Gentianaceae), *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae), *Cobaea scandens* (Cobaeoideae) y *Tillandsia fendleri* (Bromeliaceae). Estos registros indican el consumo de néctar de 8 familias y 15 especies de plantas, los cuales suman a los obtenidos en este estudio indicando un total de 32 especies de plantas identificadas, de las cuales 4 no presentan ninguna de las características del síndrome de ornitofilia. Estos registros sugieren que este colibrí es una especie que consume los recursos que están disponibles y en todos los estratos del

bosque. Adicionalmente, es importante indicar que la dieta de *Heliodoxa leadbeateri*, así como la de todos los colibríes, no está compuesta solo de néctar. Remsen y col. (1986) reportaron la presencia de artrópodos en el estómago y tracto digestivo, indicando que podía consumir artrópodos en cualquier momento durante el día y de forma rutinaria. Adicionalmente, en Colombia se ha reportado que esta especie consume específicamente insectos pertenecientes a Hymenoptera, Coleoptera, Diptera, Homoptera, así como arañas, siendo los dos primeros los más abundantes (Fierro-Calderón y Martin, 2007).

A pesar de que esta especie de colibrí consume néctar de una gran diversidad de plantas, nuestros datos sugieren que hay ciertas plantas que son visitadas con mayor frecuencia. En este estudio se observó que las plantas de la familia Heliconiaceae parecen ser un recurso frecuentemente utilizado durante todo el año, ya que se identificaron plantas en flor todos los meses de muestreo en el área de estudio, y se tuvieron la mayor cantidad de registros de granos de polen de dicha familia en la mayoría de los meses. Incluso, cuando la riqueza de polen en las muestras era menor, se encontraban granos de polen de Heliconiaceae. Por ejemplo, de los individuos a los que se les encontró un solo palinomorfo en sus muestras, 21 de 29 correspondían a la familia de las Heliconiaceae, indicando que esta planta es muy visitada por *Heliodoxa leadbeateri*, al menos en el Parque Nacional Henri Pittier. Esta familia de plantas se ha mencionado en varios estudios anteriores como un recurso frecuente y abundante para varias especies de colibríes en regiones tropicales (Stiles, 1979 a, b, 1975; Temeles, 2003; Malpica, 2014; Ramírez y col., 2010).

La identificación de palinomorfos presentes en este colibrí también aporta información sobre lo variada que puede ser su dieta. En el año se registraron palinomorfos de 15 familias de plantas, se observaron hasta 7 palinomorfos en el mismo individuo en un solo evento de captura. Para poder asociar mejor como influye el recurso alimenticio en el ciclo anual, se sugiere a futuro que se realicen muestreos fenológicos de vegetación en el área de estudio para estimar la disponibilidad de recursos a nivel de néctar durante todo el año.

Diferencias morfométricas:

Heliodoxa leadbeateri presenta un marcado dimorfismo sexual a nivel morfométrico en el Parque Nacional Henri Pittier. Las hembras tienen picos más largos, y alas y cola más corta en relación a los machos, además de presentar pesos promedios menores al de los machos. Este patrón de dimorfismo sexual es común en colibríes, siendo *Eulampis jugularis* uno de los casos más extremos ya que las hembras pueden presentar medidas de longitud hasta de un 30% mayor con respecto a los machos (Temeles y Kress, 2003). Malpica (2014) indica que *Sternoclyta cyanopectus* también presenta un dimorfismo sexual a nivel morfométrico, con hembras que presentan picos de mayor longitud en relación a los machos; también hace referencia a que la diferencia de pesos, machos de mayor peso que las hembras, podría proporcionar ventaja en los enfrentamientos de defensa territorial. Sin embargo, no está descrito aún como es la relación entre el peso de los colibríes y la rapidez o maniobrabilidad en colibríes (Alsthuler, 2001).

Las diferencias de tamaño pueden conferir ventaja, particularmente a los machos, en la competencia por pareja, donde generalmente los machos de mayor tamaño son los que tienen un éxito reproductivo mayor (Endler, 1986, Anderson, 1994; Jiménez, 2008). Otro factor potencialmente asociado con estas diferencias es la obtención del alimento, ya que picos más largos pueden acceder otros recursos (Stiles, 1979 a; Temeles, 2003; Temeles y col., 2010). Sin embargo, a pesar de las diferencias significativas en longitud del pico observadas en esta especie, las mismas son bajas (2 mm) y no se diferencian tampoco en grado de curvatura, como en el caso de otros colibríes en los que la curvatura del pico de las hembras es notablemente más pronunciada que en los machos (*Phaethornis guy*, *Phaethornis longirostris*, *Eutoxeres aquila* y *Glaucis hirsuta*; Temeles y col., 2010). Por lo tanto, la confirmación de estas hipótesis requiere de observaciones detalladas en campo.

Las hembras son más livianas que los machos y ambos sexos mostraron una gran variación individual sin mostrar un patrón temporal definido. Sin

embargo, existen estudios que indican que las hembras y machos pueden aumentar y disminuir su peso durante el año. Stiles (1979 a) encontró que la mayoría de las especies de colibríes parecen tener pesos mayores al inicio de la época de lluvia, correspondiendo a su vez con el máximo de muda; los pesos menores se observaron durante el período de escasez o sequía. Estas variaciones de peso también están fuertemente relacionadas con la disponibilidad de alimento en el área de estudio, siendo más pesados cuando el recurso es más abundante y menos pesados si el recurso escasea (Stiles, 1979 a). Debido a que las capturas de *Heliodoxa leadbeateri* en este estudio fueron bajas en varios meses durante el período de estudio, una evaluación rigurosa de estos patrones de variación temporal del peso requerirá de muestreos más intensivos a lo largo del año.

Uso del Paso Portachuelo:

La frecuencia (capturas/horas mallas) de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* que transitaban a través del Paso Portachuelo mostró un patrón de variación temporal, con la mayor frecuencia de captura en mayo de 2015 y marzo de 2016 y la menor entre los meses de septiembre y octubre. Este patrón del año 2015 es similar al encontrado en el año 1991, con altas frecuencias de capturas entre abril y marzo, y las menores en septiembre-octubre. La baja frecuencia de captura en septiembre y octubre sorprende dado el mayor esfuerzo de captura realizado esos meses (meses de trabajo continuo en el Proyecto Portachuelo). Sin embargo, este mayor esfuerzo incluye la colocación de mallas en lugares donde no transita *Heliodoxa leadbeateri* con frecuencia, aumento de días con lluvia dada la época del muestreo (ver climadiagrama de la zona, Fig. 4), así como el aumento de capturas de migratorios durante estos meses (Lentino y col., 2009). En relación a este último punto, los días en los que hay mayor cantidad de capturas de migratorios se produce mayor perturbación en las áreas aledañas a las mallas y las mallas en sí (mayor actividad de personas trabajando en las mismas), generando como consecuencia que los colibríes pueden percatarse con mayor facilidad de la presencia de mallas de niebla en el camino, esquivándolas voluntaria y rápidamente (observaciones personales). Como consecuencia, no se

puede sugerir que en septiembre y octubre los colibríes no están transitando el Paso Portachuelo, ya que la disminución en la frecuencia de captura puede estar influenciada por todos estos factores.

El número de capturas de individuos de *Heliodoxa leadbeateri* mostró diferencias en relación a su direccionalidad. Más individuos se capturaron del lado norte en relación al sur, independiente de la hora del día. Este patrón parece sugerir que los colibríes usan el paso para desplazarse de una ladera a la otra de la zona de estudio o que se desplazan del norte al sur con una ruta diferente a la utilizada del sur al norte. Sin embargo, no hay datos que sugieran que alguna de estas posibilidades sea correcta o incorrecta. Por otro lado, el número de capturas y recapturas en los meses con mayor frecuencia de registros indica que los individuos se mantienen utilizando la zona del Paso Portachuelo y no están simplemente de paso por el mismo. Desplazamientos mediados por escasez de recursos no pueden ser evaluados en este estudio pero las observaciones realizadas indican que hay recursos disponibles en dichos meses. En otras especies de colibríes se ha reportado un patrón de desplazamiento altitudinal como el observado en *Lepidopyga goudoti* (colibrí considerado residente en Costa Rica; Stiles, 1979 b). Esa especie se desplaza a altitudes menores según la disponibilidad del recurso florístico, aumentando su abundancia en las zonas donde se encuentra *Heliconia latispatha* en flor, y regresando a alturas mayores cuando esta especie disminuye su floración.

La posibilidad de desplazamientos a otras localidades de este colibrí durante su ciclo anual no puede ser descartada. *Sternoclyta cyanopectus* fue considerada una especie residente en el Parque Nacional Henri Pittier por Malpica (2014), autora que sugiere que las épocas de menor cantidad de capturas es consecuencia de menores desplazamientos cuando el recurso florístico es muy abundante. Sin embargo, reportes personales de la dueña de Amaranta Casa de Colibríes (San José de los Altos, estado Miranda, a 1.145 m. s. n. m.; <http://casadecolibries.blogspot.com/>) sugieren que en esa localidad, *Sternoclyta cyanopectus* sí realiza desplazamientos ya que desaparece totalmente durante un

intervalo de aproximadamente 3 meses, regresando al sitio luego de que culmina la muda. Estos reportes indican, a su vez, que este es un patrón constante durante varios años. Es evidente que se requiere de un seguimiento mensual de estas especies en su área de distribución y en otras localidades para observar los posibles patrones de movimientos durante el ciclo anual de las mismas.

Este estudio ha permitido describir diferentes eventos que ocurren durante el ciclo anual de *Heliodoxa leadbeateri* en el Parque Nacional Henri Pittier. Los patrones de muda y reproductivos, así como aspectos de su dieta y uso del Paso Portachuelo, representan una contribución importante al conocimiento de la biología y ecología de esta especie. Igualmente, se describen aspectos novedosos como el patrón de dimorfismo sexual a nivel morfométrico (ala, pico, cola y peso) y la gran diversidad de patrones de plumaje en la especie, desde que los individuos salen del nido hasta que alcanzan el plumaje adulto completo. Sin embargo, aún quedan aspectos por conocer que pueden contribuir a entender la dinámica del ciclo anual de la especie, como el conocimiento exacto de las edades correspondientes a cada variación de plumaje, la confirmación o no de desplazamientos a lo largo del año, los patrones de disponibilidad de recursos y su asociación con el clima y la dinámica temporal de capturas de la especie. El conocimiento de la historia natural de esta especie y otras aves tiene gran potencial de uso en programas de conservación tanto de esta especie como del ecosistema montano en donde ésta se distribuye.

CONCLUSIONES

- *Heliodoxa leadbeateri* presenta un ciclo anual básico, donde hay una temporada poblacional de reproducción y muda al año en el Parque Nacional Henri Pittier.
- La época de muda de las plumas de vuelo de *Heliodoxa leadbeateri* en el Parque Nacional Henri Pittier ocurre entre junio y diciembre, con mayor intensidad entre junio y octubre, mudando las plumas de contorno continuamente todo el año, con un solo ciclo de muda al año.
- Las hembras y machos de *Heliodoxa leadbeateri* presentan dimorfismo sexual marcado en sus medidas morfométricas. Las hembras presentan un pico más largo, cola y ala más cortas, y son más livianas que los machos.
- *Heliodoxa leadbeateri* se sugiere que puede ser una especie generalista por visitar una gran diversidad de plantas en busca de alimento a base de néctar.
- *Heliodoxa leadbeateri* transita por el Paso Portachuelo durante todo el año, y mayormente en dirección Norte-Sur. No hay diferencias entre machos y hembras en el tránsito a través del Paso Portachuelo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abrahamczyk, S. y Kessler, M. 2010. Ecological and distributional notes on hummingbirds from Bolivian lowland forest. *Bulletin of the British Ornithologist Club* **130**: 8-12.
- Altshuler, D. 2001. Hovering performance of hummingbirds in hyperoxic gas mixtures. *The Journal of Experimental Biology* **204**: 2021-2027.
- Altshuler, D. 2002. Flower color, hummingbird pollination, and habitat irradiance in neotropical forest. *Biotropica* **35**: 344-355.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press. Princeton, New Jersey U.S.A.
- Ayerbe-Quiñones, F. 2015. Colibríes de Colombia, Serie: Avifauna Colombiana. Wildlife Conservation Society. Bogotá, Colombia.
- Baltosser W. H. 1995. Annual molt of ruby-throated and black chinned hummingbirds. *The Condor* **97**: 484-491.
- Cardozo, A. L. 2012. Lista de familias, géneros y especies presentes en la cumbre y laderas del Pico Guacamaya, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. *Ernstia* **22**: 79-99.
- Carey, C. 2009. The impacts of climate change on the annual cycles of birds. *Philosophical Transactions of The Royal Society London* **364**: 3321-3330.
- Colwell, R. K. 1974. Periodicity, constancy and contingency of periodic phenomena. *Ecology* **55**:1148-1153.
- Del Hoyo, J., Elliott, A. y Sargatal, J. 1999. Handbook of Birds of the World. Barn-owls to Hummingbirds. Lynx Edicions. Vol. 5. Barcelona, España.
- Diamond, A. W. 1974. Annual cycles in Jamaican forest birds. *Journal of Zoology* **173**: 277-301.
- Endler, J. A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. U.S.A.
- Erdtman G. 1960. The acetolysis method: a revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* **54**: 561-564.

- Faegri K. y van der Pijl L. 1979. The principles of pollination ecology. Third revised edition, Pergamon Press, London, U.K.
- Fierro-Calderón, K., y Martín, T. E. 2007. Reproductive biology of the violet-chested hummingbird in Venezuela and comparisons with other tropical and temperate hummingbird. *The Condor* **109**: 680-685.
- Fodgen, M. P. L. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* **114**: 307-343.
- Foster, M., 1974. A model to explain molt-breeding overlap and clutch size in some tropical birds. *Evolution* **28**: 182-190.
- Foster, M., 1975. The overlap of molting and breeding in some tropical birds. *The Condor* **77**: 304-314.
- Gill, F. B. 2007. Ornithology. W. H. Freeman and Company. New York, E.U.A.
- Gill, F. y Donsker, D. 2016. IOC World Bird List (v. 6.1). doi: 10.14344/IOC.ML.6.1. <http://www.worldbirdnames.org/>. Consulta: febrero 2016.
- González, O. y Wethington, S. 2014. Observations of hummingbirds and their nectar resources at the cloud forest of Manu road, Peru. *The Biologist* **12**: 109-115.
- Gutiérrez, A. Z., Rojas-Nossa, S.V. y Stiles, G. 2004. Dinámica anual de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos. *Ornitología Neotropical* **15**: 205-213.
- Hilty, S. 2003. Birds of Venezuela, Second Edition, Princeton University Press. Princeton, E.U.A.
- Huber, O. 1986. Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. Pp: 131-170. *En*: Huber, O. (Ed.) La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas, Venezuela.
- Hoyos, J. 1985. Flora emblemática de Venezuela. Petróleos de Venezuela y sus empresas filiales. Venezuela.

- Hoyos, J. 1978. Flora tropical ornamental. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. Caracas, Venezuela.
- Immelmann, K. 1971. Ecological aspect of periodic reproduction. *Avian biology* **1**: 341-389.
- Howell, S. 2010. Molt of North American birds. Houghton Mifflin Harcourt. Boston, New York.
- Izco, J., Barrero, E., Bruges, M., Costa M., Devesa J. A., Fernández, F., Gallardo, T., Llimona, X., Prada, C., Talavera., Valdés, B. 2004. Botánica, 2da Edición. McGraw-Hill, Interamericana. Madrid, España.
- Jacob, J. y Wingfield, J. C. 2000. Endocrine control of life cycle stages: A constraint on response to the environment?. *The Condor* **102**: 35-51.
- Lentino, M. y Goodwin, M. L. 1993. Lista de aves del Parque Nacional Henri Pittier (Rancho Grande) Aragua, Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Lentino, M., Rodríguez, A., Malavé, M., Rojas M. y García M. A. 2009. Manual de Anillado para el Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela y Fundación William H. Phelps. Caracas, Venezuela.
- Lindorf, H., De Parisca, L., Rodríguez, P. 1985. Botánica. Ediciones de la Biblioteca. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- 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.
- Payne, R. B. 1973. Patterns and control of molt. Pp: 103-155. *En*: D. S Farnes y J. R. King (Ed). *Avian Biology*. Vol. 2. Academic Press, New York.
- Phelps, W. H., y Meyer de Schauensee R. 1979. Aves de Venezuela. Princeton, New Jersey, E.U.A.
- Podulka, S., Rohrbaugh, R. W. y Bonney, R. 2004. Handbook of Bird Biology. Cornell Lab of Ornithology. Ithaca. E.U.A.

- Poulin, B., Lefebvre, G. y Mc Neil, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* **73**: 2295-2309.
- Pyle, P. 1997. Identification Guide to North American Birds, Part 1. Slate Creek Press, Bolinas, CA.
- Ralph, C.J., Geupel, G.R., Pyle, P., Martín, T.E., De Sante, D. F., Milá, B. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report. PSW-GTR-159. California, E.U.A.
- Ramírez, M., Soriano, P., y Pelayo, R. 2015. Visitantes florales en tres especies de *Heliconia* (Heliconiaceae) en la zona sur del Lago de Maracaibo. Universidad de los Andes. Libro de resúmenes del XI Congreso Venezolano de Ecología. Venezuela.
- Ramírez, M. 2013. Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción acarrea el colapso del sistema? Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Bogotá, Colombia.
- Rawh, W. 1970. Bromeliads for home, garden and greenhouse. Blandford, University of Heidelberg, Germany.
- Remsen, T. V., Stiles, F. G., Scott, P. E. 1986. Frequency of arthropods in stomachs of tropical hummingbirds. *Auk* **103**: 346-441.
- Restall, R., Rodner, C. y Lentino, M. 2006. Birds of Northern South America: an identification guide. Christopher Helm, London. U.K.
- Rico, A. 2008. Morfología y forrajeo para buscar artrópodos por colibríes altoandinos. *Ornitología Colombiana* **7**: 43-58.
- Salinas, L., Arana, C. y Suni, M. 2007. El néctar de especies de *Puya* como recurso para picaflores altoandinos de Ancash, Perú. *Revista Peruana de Biología* **14**: 129-134.
- Sainz-Borgo, C. y Lentino, M., 2012. Muda de las aves del bosque nublado de Rancho Grande, al norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical* **23**: 181-192.

- Seres, A. y Ramírez, N. 1995. Biología floral y polinización de algunas monocotiledóneas de un bosque nublado venezolano. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **82**: 61-81.
- Schâfer E. 1954. Sobre la biología de *Colibri coruscans*. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales **15**: 153-162.
- Schâfer E. y Phelps W. 1954. Las aves del Parque Nacional Henri Pittier (Rancho Grande) y sus funciones ecológicas. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales **16**: 1-167.
- Scheithauer W. 1967. Hummingbirds. Thomas Y. Crowell Company. New York, E.U.A.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). Pp: 468-680. *En*: Del Hoyo, J., Elliot, A. y Sargatal, J. (Ed.). Handbook of Birds of the World. Vol. V. Lynx Edicions, Barcelona.
- Snow, B. 1976. The relationship between climate and annual cycles in the Cotingidae. *Ibis* **118**: 366-401.
- Snow, B. y Snow, D. 1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *Journal of Animal Ecology* **2**: 471 - 485.
- Stiles, F. G. 1973. Food supply and the annual cycle of the Anna hummingbird. *University of California. Publications Zoology* **97**:1-109.
- 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.
- Stiles F. G. 1979 a. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* **122**: 322-343.
- Stiles F. G. 1979 b. Ciclo anual en una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **27**: 75-101.
- Stiles F. G. 1995. Intraespecific and interespecific variation in molt patterns of some tropical hummingbirds. *The Auk* **112**: 118-132.

- Stiles F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* **36**: 757-787.
- Temeles, E. J. y Kress, W. J. 2003. Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science* **300**: 630-633.
- Temeles, E. J., Miller, J. y Rifkin, L. 2010. Evolution of sexual dimorphism in bill size and shape of hermit hummingbirds (Phaethornithinae): a role for ecological caution. *Philosophical Transactions of The Royal Society London* **365**: 1053-1063.
- Tillett, S.S., Haiek, G., Orsini, G. y Cabrera, V. 2015. Guía para colaboradores de MYF. No publicado. Disponible en: <http://saber.ucv.ve/jspui/handle/123456789/8350>. Venezuela.
- Tyrrell E. Q y Tyrrel R. A. 1984. Hummingbirds. Their life and behavior. Crown Publishers, New York, E.U.A.
- Toloza-Moreno, D. L., León-Camargo D. A. y Rosero-Lasprilla, L. 2014. El ciclo anual de una comunidad de colibríes (Trochilidae) en bosque altoandinos intactos y paramizados en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ornitología Colombiana* **14**: 28-47.
- Vereá, C., Solórzano, A., Díaz, M., Parra, L., Araujo, M., Antón, F., Navas, Ruiz, O. y Fernández, A. 2009. Registro de actividad reproductora y muda en algunas aves del norte de Venezuela. *Ornitología Neotropical* **20**: 181-201.
- Wagner, H. O. 1955. The molt of hummingbirds. *Auk* **72**: 286-291.
- Williamson F. S. L. 1956. The molt and testis cycles of the Anna hummingbird. *The Condor* **58**: 342-366.
- Wingfield, J. C., Hanh, T. P., Levin, R., y Honey, P. 1992. Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *Journal of Experimental Zoology* **261**: 214-231.
- Wolf, L., Stiles, F. G. y Hainsworth, F. R. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* **45**: 249-279.

ANEXOS

Anexo 1. Procedimiento para la preparación de la gelatina.

- Disolver 7 g de gelatina en 25 ml de agua destilada tibia.
- Agregar 1 g de fenol y 22 ml de glicerina al 82%.
- Verter la mezcla en inyectadoras con el ápice previamente cortado.
- Dejar reposar las inyectadoras en una gradilla con la boca hacia arriba.
- Una vez que el gel esté tibio se debe cubrir con papel envolvente transparente para evitar contaminantes.

Anexo 2. Toxicidad del fenol.

Extraído de *Servicio de Sanidad Ambiental* (2002). Riesgo químico-accidentes graves. Región de Murcia, España

Tóxico por inhalación, por ingestión y en contacto con la piel. Provoca quemaduras. Riesgo de efectos graves para la salud en caso de exposición prolongada por inhalación, contacto con la piel e ingestión. Posibilidad de efectos irreversibles.

Rango de toxicidad: A. La dosis tóxica mínima de fenol y de sus derivados no está establecida en la bibliografía. B. La ingestión en adultos de una pequeña cantidad como es 1,5 gramos de fenol puro provocó la muerte.

Anexo 3.- Riqueza de palinomorfos por individuos capturados que presentaron granos de polen en las muestras tomadas entre abril 2015-2016. Abreviaturas: Gesneriaceae (GES), Heliconiaceae (HEL), Acanthaceae (ACA), Zingiberaceae (ZIN), Bromeliaceae (BRO), Loranthaceae (LOR), Maranthaceae (MAR), Myrtaceae (MYR), Costaceae (COS), Ericaceae (ERI), Bignoniaceae (BIG), Palinomorfo 1 (P1), Palinomorfo 2 (P2), Palinomorfo 3 (P3) y Palinomorfo 4 (P4).

Nº de Colibrí	Mes	Año	Riqueza de palinomorfos	Palinomorfos
7	abril	2015	2	GES, HEL
6	abril	2015	2	GES, HEL
5	abril	2015	1	HEL
4	abril	2015	4	HEL, GES, ZIN, ACA
1	abril	2015	1	HEL
3	abril	2015	2	HEL, ZIN
9	abril	2015	4	HEL, GES, ZIN, ACA
10	mayo	2015	2	HEL, GES
11	mayo	2015	2	GES, ACA
12	mayo	2015	3	HEL, ACA, BRO
13	mayo	2015	1	HEL
14	mayo	2015	1	LOR
15	mayo	2015	1	HEL
16	mayo	2015	2	HEL, ACA
19	mayo	2015	3	HEL, GES, P2
23	junio	2015	1	HEL
12	junio	2015	1	HEL
24	junio	2015	1	HEL
26	junio	2015	2	HEL, GES
27	junio	2015	1	HEL
29	junio	2015	3	HEL, GES, LOR
17	junio	2015	4	HEL, GES, ACA, MAR
30	junio	2015	1	HEL
32	junio	2015	1	HEL
33	junio	2015	1	HEL
34	junio	2015	1	HEL
2	julio	2015	3	HEL, ACA, GES
45	julio	2015	1	HEL
42	julio	2015	1	HEL
43	julio	2015	1	HEL

Anexo 3.- Continuación

Nº de Colibrí	Mes	Año	Riqueza de palinomorfos	Palinomorfos
50	agosto	2015	1	HEL
54	agosto	2015	4	HEL, COS, ACA, P2
58	septiembre	2015	3	HEL ACA P2
66	septiembre	2015	4	COS, ACA, MYR, P2
69	septiembre	2015	2	HEL, ACA
72	septiembre	2015	2	ACA, P2
59	septiembre	2015	3	HEL, ACA, P2
92	septiembre	2015	2	ACA, HEL
93	septiembre	2015	1	ACA
89	septiembre	2015	2	HEL, COS
33	septiembre	2015	4	GES, ACA, MYR, MAR
96	septiembre	2015	1	HEL
98	octubre	2015	1	ACA
99	octubre	2015	5	COS, ACA ERI, P2, P3
100	octubre	2015	7	HEL, GES, COS, ACA, MYR, P2, P4
106	octubre	2015	2	ACA, P1
116	octubre	2015	2	HEL, ACA
143	noviembre	2015	1	ACA
55	noviembre	2015	2	ACA, HEL
144	noviembre	2015	1	P1
146	noviembre	2015	1	HEL
72	diciembre	2015	2	ACA, P2
170	diciembre	2015	1	GES
153	diciembre	2015	2	HEL, ACA
190	diciembre	2015	1	ACA
100	enero	2016	4	HEL, ACA, ERI, P2
191	enero	2016	3	ACA, ERI, P2
194	enero	2016	2	GES, ERI
195	enero	2016	3	ERI, BRO, BIG
198	febrero	2016	2	HEL, P2
212	marzo	2016	1	HEL
207	marzo	2016	1	HEL
208	marzo	2016	2	HEL, BRO
300	abril	2016	2	HEL, BRO
203	abril	2016	5	HEL, GES, ERI, BRO, P2

Anexo 4.- Individuos de *Heliodoxa leadbeateri* capturados más de una vez (recapturas) en el Parque Nacional Henri Pittier entre abril 2015 y abril 2016. El asterisco (*) indica el mes donde se capturó por primera vez, y los números dentro de las casillas indican cuantas veces fue capturado en cada mes.

Nº de Colibrí	2015									2016			
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A
1	1*												1
2	1*			1									
3	1*					1							
5	1*		1										
8	1*					1							
9	1*		1										
12		1*	1										
13		1*										1	
17		2*											
19		1*	1										1
23			2*			1							
28			1*				2						
33			1*			1							1
37			1*			1							
42				1*			1						
50						2*							
55						1*			1				
59						2*							
63						1*						1	
64						1*						1	
65						2*							
67						1*	1						
68						1*	1						
69						1*	1						
72						1*			1	1			
75						1*	1						
87						1*							1
91						1*			1				
100							1*			1			
114							1*		1				
115							1*				1		
121							2*						
124							2*						

Anexo 4.- Continuación.

Nº de Colibrí	2015									2016			
	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A
132							1*			1			
143									2*			2	
146									1*			1	
154									2*	1			
196											2*		
197											2*		
198											2*		
203												1*	1
204												4*	
205												2*	1
210												2*	
216												1*	1
217												2*	
218												1*	1
300												1*	1
Promedio de recapturas	1	1.25	1.12	1	0	1.16	1.25	0	1.28	1	1.75	1.53	1
Frecuencia (capturas/horas mallas)	-	0.05	0.03	0.01	0	0.01	0.00	0	0.04	0.02	0.02	0.05	0.01

Anexo 5.- Intervalo de medidas de longitud corporales para hembras y machos de *Heliodoxa leadbeateri* de individuos capturados en campo en el Paso Portachuelo en el Parque Nacional Henri Pittier y de ejemplares de museo de Colección Ornitológica William H. Phelps (Caracas), Museo de Historia Natural La Salle (Caracas) y Museo de Rancho Grande, Profaua (Maracay), colectados en la Cordillera de la Costa Central. En la tabla se incluyen el promedio \pm desviación estándar y (mínimos - máximos de medidas).

Procedencia	Sexo		Longitud de pico (mm)	Longitud de ala (mm)	Longitud de cola (mm)
Museo (115)	Machos (63)	Intervalos	(19.3 – 24)	(61 – 75)	(43 – 53)
		Promedio	21.77 \pm 1.22	70.30 \pm 2.66	47.92 \pm 2.51
		Moda	22.5	70	45
	Hembras (54)	Intervalos	(21 - 25.5)	(56 – 68)	(35 – 48)
		Promedio	23.67 \pm 1.22	62.96 \pm 2.33	38.54 \pm 3.08
		Moda	25	65	38
Campo (217)	Machos (93)	Intervalos	(18.6 – 23.4)	(62 – 76)	(40 – 56)
		Promedio	21.29 \pm 1.03	70.25 \pm 2.44	48.95 \pm 2.70
		Moda	21	70	50
	Hembras (124)	Intervalos	(19.1 - 25.1)	(58 – 71)	(30 – 46)
		Promedio	23.24 \pm 1.24	63.08 \pm 1.85	39.01 \pm 2.11
		Moda	23	62	40

Anexo 6.- Pesos promedios y tamaño muestral (N) de hembras y machos capturados entre abril 2015 y abril 2016 en el Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier.

Año	Mes	Hembras	Machos
2015	Abril	6.8 (6)	6.7 (3)
	Mayo	6.4 (4)	7.2 (7)
	Junio	7.0 (12)	7.6 (10)
	Julio	7.0 (5)	6.9 (10)
	Agosto	6.1 (2)	6.4 (7)
	Septiembre	6.5 (47)	7.2 (29)
	Octubre	6.7 (32)	7.2 (26)
	Noviembre	6.4 (1)	7.4 (5)
	Diciembre	6.0 (4)	7.5 (4)
2016	Enero	6.8 (5)	8.2 (3)
	Febrero	6.5 (9)	6.9 (5)
	Marzo	6.8 (29)	7.2 (13)
	Abril	6.9 (26)	7.1 (26)

Anexo 7.- Pesos promedios y tamaño muestral (N), de hembras y machos de *Heliodoxa leadbeateri* capturados entre 1991, 1992, 1993 y 1997, en el Paso Portachuelo, Parque Nacional Henri Pittier.

Meses	1991		1992		1993		1997	
	H	M	H	M	H	M	H	M
Enero	7.0 (2)	6.0 (1)	6.6 (10)	7.2 (10)	6.4 (5)	7.9 (2)	6.6 (6)	7.3 (1)
Febrero	6.7 (7)	7.8 (5)	6.9 (12)	7.3 (9)	7.0 (1)	7.0 (1)	N/A	7.0 (1)
Marzo	6.5 (1)	8.2 (1)	7.9 (1)	6.5 (1)	6.6 (16)	7.5 (8)	7.2 (1)	7.0 (2)
Abril	6.8 (13)	7.2 (9)	6.8 (10)	7.3 (11)	6.8 (12)	7.2 (7)	N/A	6.9 (1)
Mayo	6.8 (8)	7.4 (7)	6.7 (6)	7.7 (2)	6.7 (1)	7.5 (2)	7.1 (6)	6.8 (1)
Junio	6.9 (9)	7.6 (6)	6.5 (7)	6.9 (3)	6.7 (5)	7.3 (4)	7.3 (1)	7.4 (2)
Julio	6.8 (2)	7.3 (2)	6.4 (3)	7.2 (2)	6.7 (2)	7.4 (1)	6.7 (7)	6.8 (2)
Agosto	6.5 (2)	6.8 (2)	6.8 (3)	8.0 (2)	7.0 (2)	7.0 (5)	6.8 (2)	6.8 (2)
Septiembre	6.7 (11)	7.3 (6)	7.0 (7)	7.4 (8)	6.7 (2)	7.9 (2)	6.5 (10)	7.2 (3)
Octubre	7.0 (7)	7.5 (6)	7.1 (14)	7.4 (11)	6.7 (18)	7.3 (16)	6.9 (18)	7.1 (10)
Noviembre	7.1 (4)	7.5 (3)	6.6 (2)	7.5 (2)	N/A	N/A	N/A	N/A
Diciembre	N/A	N/A	N/A	N/A	7.3 (1)	6.7 (1)	6.7 (7)	7.1 (3)

Anexo 8.- Intervalos de pesos obtenidos para hembras y machos de *Heliodoxa leadbeateri* capturados en el Paso Portachuelo en el P. N. Henri Pittier en los años 1991, 1992, 1993, 1994, 1997 y 2015, así como los resultados de la prueba t-student para hembras y machos. ** Diferencias significativas a 0.05, NS: diferencias no significativas a 0.05; N/A: no aplica por falta de datos.

Año	Sexo	N	Promedio	Intervalo de peso (g)	t-student
1991	Macho	48	7.4 ± 0.65	(6.0 – 8.5)	**
	Hembra	65	6.8 ± 0.53	(5.5 – 8)	
1992	Macho	63	7.3 ± 0.54	(6.5 – 9)	**
	Hembra	75	6.8 ± 0.46	(5.4 – 7.9)	
1993	Macho	49	7.3 ± 0.44	(6.4 – 8.5)	**
	Hembra	65	6.7 ± 0.40	(5.6 – 7.7)	
1994	Macho	38	7.1 ± 0.54	(6.0 – 7.7)	N/A
	Hembra	45	6.6 ± 0.56	(5.8 – 7.9)	
1997	Macho	28	7.1 ± 0.49	(5.9 – 8.8)	NS
	Hembra	60	6.8 ± 0.52	(6 – 8.5)	
2015-2016	Macho	136	7.17 ± 0.58	(6 – 8.2)	**
	Hembra	166	6.7 ± 0.61	(5 – 8.3)	

Anexo 9.- Registro de hembra de *Heliodoxa leadbeateri* con nido activo en la carretera hacia el Pico Codazzi, en junio 2016. A: hembra adulta en el nido. B: pichón de pocos días de eclosión. C: nido con un huevo y un pichón de pocos días de eclosión.

