

## INTERACCIONES PLANTA-COLIBRÍ EN TRES COMUNIDADES VEGETALES DE LA PARTE SURORIENTAL DEL PARQUE NACIONAL NATURAL CHIRIBIQUETE, COLOMBIA

Liliana Rosero Lasprilla<sup>1,2</sup> & Marlies Sazima<sup>1</sup>

Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Cx Postal 6109, CEP 13083-970, Campinas, São Paulo, Brasil. *E-mails:* lilianaroslas@yahoo.com.mx & msazima@unicamp.br

**Abstract.** – Hummingbird-plant interactions in three plant communities of the southeastern part of Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. – Interactions between plants and hummingbirds in three plant communities which differ in structure and floristic composition were studied in the southeastern part of Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia. The three communities were: a “*terra firme*” forest, a low woodland (bosque bajo) corresponding to a forest established on the rocky formations of the Chiribiquete Tepui, and a “bosque de colúvio” or forest which is transitional between the two previous ones. There was a high flower resource diversity, with some 44 ornithophilous species. Both visual observation and the determination of pollen loads allowed to define subgroups of ornithophilous species associated to a definite species of hummingbird. Important subgroups of ornithophilous species, associated to the Great-billed Hermit (*Phaethornis malaris*), the Straight-billed Hermit (*P. bourcierii*), the Fork-tailed Woodnymph (*Thalurania furcata*) and the Chiribiquete Emerald (*Chlorostilbon olivaresi*), were differentiated in this study. Great-billed and Straight-billed hermits played an important role in the pollination of at least 30 ornithophilous species whose usual habitats are the low strata of the *terra firme* forest and the “bosque de colúvio”. Fork-tailed Woodnymphs pollinated mainly ornithophilous species located in the highest strata of the understories of the different woodlands, while Chiribiquete Emeralds foraged mainly in the low woodlands of the Tepuy rocky formations or in the “bosque de colúvio”. It was possible to establish differences regarding the quantity and the diversity of the plant species whose pollen is carried by these hummingbirds. The Phaethornithinae, specially the Great-billed and Straight-billed hermits, are the species that carried the highest quantity and diversity of pollen. There were differences in the length of the corollas and the nectar energetic value of the flowers exploited by the Phaethornithinae and the Trochilinae. Longer corollas and higher nectar energetic values were found in the flowers pollinated by the Phaethornithinae.

**Resumen.** – En la parte suroriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia, se estudiaron las interacciones planta-colibrí en tres comunidades vegetales diferentes en estructura y composición florística: bosque de tierra firme, bosque bajo de las formaciones rocosas del Tepuy del Chiribiquete, y bosque de colúvio, transicional entre las dos comunidades anteriores. Se encontró una alta diversidad de recursos florales, 44 especies ornitófilas. Las observaciones visuales junto con los registros de las cargas de polen posibilitaron definir y distinguir subconjuntos de especies ornitófilas asociadas a una determinada especie de colibrí. Se diferenciaron cuatro principales subconjuntos de especies de plantas ornitófilas asociadas al Ermitaño picogrande (*Phaethornis malaris*), al Ermitaño piquirrecto (*P. bourcierii*), al Zafiro golondrina (*Thalurania furcata*) y al Esmeralda del Chiribiquete (*Chlorostilbon olivaresi*). Se destaca el papel de los ermitaños picogrande y piquirrecto en la polinización de por lo menos 30 especies de plantas cuyos hábitat más

<sup>2</sup>*Dirección actual:* Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia.

frecuentes son el sotobosque de los diferentes bosques de tierra firme y de colúvio. El Zafiro golondrina polinizó principalmente especies ornitófilas localizadas en los estratos más altos del sotobosque de los diferentes bosques mientras el Esmeralda del Chiribiquete forrajó principalmente en los hábitat de las formaciones rocosas del Tepuy o en los bosques de colúvio. Fue posible establecer divergencias en cantidad y diversidad de especies vegetales cuyo polen es transportado por las especies de colibríes, siendo los ermitaños picogrande y piquirrecto, las especies que transportaron la mayor cantidad y la mayor diversidad de polen. Se encontraron diferencias en las flores utilizadas por los Phaethornithinae y los Trochilinae en cuanto a longitud efectiva de la corola y al valor energético del néctar, siendo mayores los valores de estas variables en las flores polinizadas por los Phaethornithinae. *Aceptado el 17 de Febrero de 2004.*

**Key words:** Hummingbird-plant communities, pollen loads, Phaethornithinae, Trochilinae, Chiribiquete Natural National Park, Colombia.

## INTRODUCCIÓN

Pocos estudios han abordado la interacción planta-colibrí al nivel de la comunidad en una escala espacial y temporal amplia (Stiles 1975, Feinsinger 1976, Stiles 1978, 1985; Feinsinger & Colwell 1978, Cotton 1998a, 1998b, 1998c). Aún son más escasos los estudios de la interacción planta-colibrí realizados simultáneamente en diferentes comunidades (Buzato *et al.* 2000, Gutierrez & Rojas 2001). Sin embargo este tipo de enfoque ofrece la oportunidad de mejor describir y elucidar diversos mecanismos, procesos ecológicos y relaciones co-evolutivas entre un dado conjunto de flores y colibríes.

Para la región amazónica colombiana, existen informaciones sobre la interacción planta-colibrí apenas para la comunidad del Parque Nacional Natural Amacayacú (Amaya 1991, Cotton 1998a, 1998b, 1998c; Amaya *et al.* 2001). La exploración científica del Parque Nacional Natural Chiribiquete es muy incipiente y relativamente reciente, razón por la cual hay información sobre la flora, la fenología y las aves sólo para algunos sectores de ese parque (Estrada & Fuertes 1993, Stiles *et al.* 1995, Stiles 1996, Cortés *et al.* 1998, Eusse & Montes 2000).

En este estudio, presentamos informaciones sobre el papel de los colibríes como vectores de polen. Se aportan datos sobre la

cantidad y la diversidad del polen transportado por cuatro especies de colibríes de las subfamilias Phaethornithinae y Trochilinae. Además se caracterizan los atributos morfológicos de las plantas explotadas por los colibríes y se las interrelacionan con las características morfológicas y comportamentales de cada subfamilia de colibríes.

## ÁREAS DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en el extremo suroccidental del Parque Nacional Natural Chiribiquete, en la estación Puerto Abeja situada sobre el lado oriental del río Mesay (00°04'N y 72°27'W), a una altura variando entre 200 y 300 m (Fig. 1). El clima de la región es caliente y húmedo con una precipitación media de 3494 mm y una temperatura media de 26°C. La zona de estudio presenta una época lluviosa de Abril a Octubre y una época de baja precipitación de Noviembre a Marzo (Eusse & Montes 2000).

Entre Julio de 1999 y Octubre de 2001, se estudiaron en el campo los atributos florales de las especies de plantas ornitófilas y las especies de colibríes involucradas en su polinización en tres diferentes tipos de comunidades vegetales caracterizadas a partir de trabajos previos (Estrada & Fuertes 1993, Cortés *et al.* 1998, Hernández no publ.): 1) bosque de tierra firme, 2) bosque de

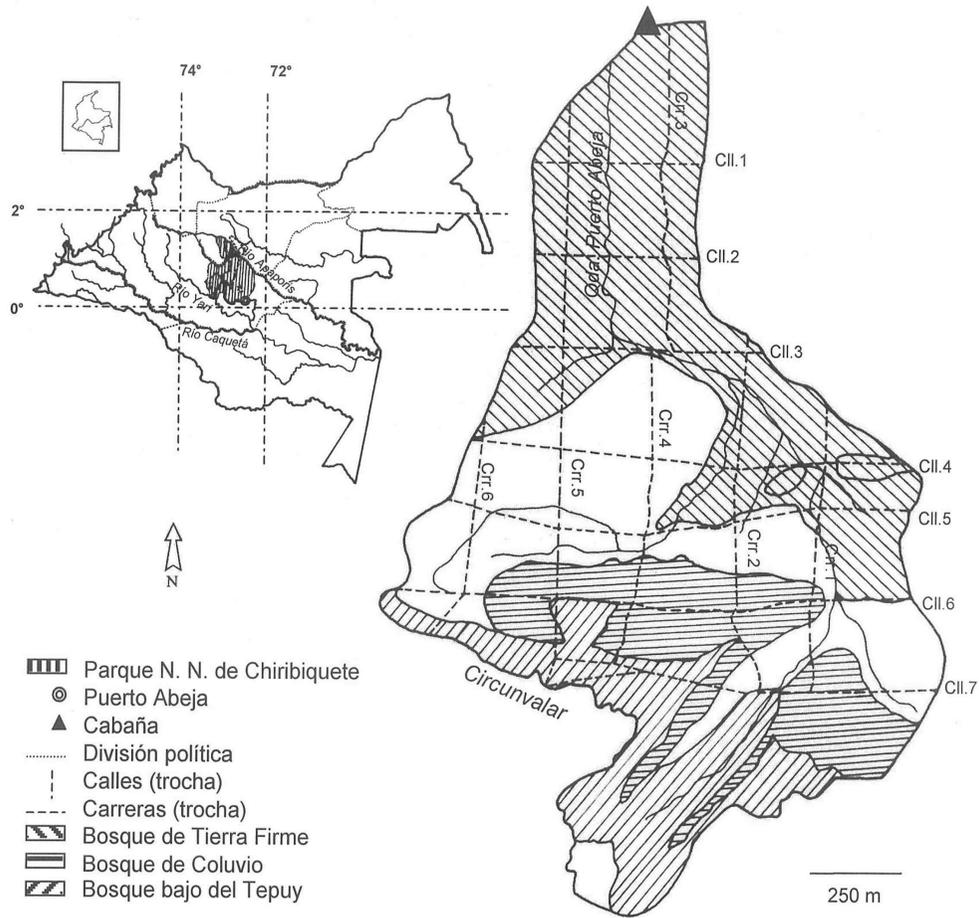


FIG. 1. Localización del área de estudio. El área ampliada corresponde a la Estación Puerto Abeja, al sur-oriental del Parque Nacional Natural Chiribiquete. Las zonas diferenciadas con líneas corresponden a los tres tipos de bosque considerados en el estudio. Note el sistema de trochas abierto dentro de la estación.

colúvio, y 3) bosque bajo de los afloramientos rocosos del Tepuy del Chiribiquete.

En cada una de las comunidades vegetales se realizaron capturas mensuales de colibrís utilizando redes de niebla. El esfuerzo total de muestreo fue de 6912 h/red. A cada colibrí capturado, se le removió el polen del pico y plumas, utilizando un pedazo de cinta adhesiva transparente, de acuerdo al método de Stiles (com. pers.). Entre Noviembre de 2000 y Marzo de 2002, se analizó las muestras de

las cargas de polen y se determinó las especies de plantas colectadas. Se contaron e identificaron todos los granos de polen, registrando la ubicación relativa de los granos en el pico y cabeza de los colibrís. La identificación de los granos de polen se realizó con ayuda de una colección de referencia de polen acetolidado (Erdtman 1986) a partir de flores colectadas en el campo. Algunas muestras de polen fueron montadas en gelatina glicerinada, de acuerdo a la técnica de Amaya (1991). Para

determinar la importancia de cada uno de los recursos florales utilizados por la comunidad de colibríes, se utilizó el índice de valor de importancia de los recursos (IVIR) propuesto por Amaya *et al.* (2001).

El muestreo de las plantas ornitófilas en las diferentes comunidades vegetales se realizó principalmente, en las trochas existentes en la Estación Puerto Abeja (Fig. 1). Se recorrieron las diferentes trochas de tal forma que los tres tipos de bosque eran muestreados mensualmente. Se marcaron varios individuos de cada especie ornitófila para realizar registros de biología floral como, volumen y concentración del néctar, duración y medidas de los órganos florales. Los registros de concentración de azúcar se realizaron con ayuda de un refractómetro de bolsillo marca Bertuzzi calibrado para leer en gramos de soluto por 100 g de solución y el volumen se midió utilizando microcapilares. Para ambos procedimientos, se embolsaron botones próximos a la antesis y los registros se realizaron cerca de cuatro horas después del inicio de la antesis. Se calculó el valor energético del néctar de acuerdo con la fórmula de Kearns & Inouye (1993). Para las medidas de la corola, se utilizaron flores frescas y se consideró la longitud efectiva de la corola.

## RESULTADOS

Durante el estudio, se capturaron 13 especies de colibríes, tres Phaethornithinae y diez Trochilinae. Las especies de colibríes más frecuentemente capturadas fueron el Ermitaño piquirrecto (*Phaethornis bourcieri*) y el Ermitaño picogrande (*P. malaris*) entre los Phaethornithinae, y el Zafiro golondrina (*Thalurania furcata*) y el Esmeralda del Chiribiquete (*Chlorostilbon olivaresi*) entre los Trochilinae.

Excluyendo del análisis los colibríes con bajo número de capturas (1 a 5), tanto los Phaethornithinae como los Trochilinae se encontraron en los tres tipos de bosque

excepto el Esmeralda del Chiribiquete que no se capturó ni observó en los bosques de tierra firme a lo largo del período de estudio. Esta especie solo ocurrió en los bosques de colúvio y en los bosques bajos de las formaciones rocosas del Tepuy del Chiribiquete.

Se encontraron 44 especies ornitófilas utilizadas como recurso de néctar por la comunidad de colibríes en Chiribiquete. La composición y diversidad de plantas ornitófilas varió con la complejidad estructural del hábitat, siendo mayor en los bosques de tierra firme (26 especies), intermedia en los bosques de colúvio (13 especies), y menor en los bosques bajos de los afloramientos rocosos (cinco especies). La composición florística indica que las Rubiaceae (diez especies) y las Bromeliaceae (ocho especies) constituyen las principales familias polinizadas por los colibríes en el área de estudio.

Se obtuvieron 290 cargas de polen. Los datos de polen indican que el Ermitaño piquirrecto y el Ermitaño picogrande fueron los principales vectores de polinización de las especies vegetales del sotobosque de las formaciones de bosque propiamente dichas.

De acuerdo al polen transportado por los colibríes, se definieron cuatro subconjuntos de especies de plantas asociados a una especie particular de colibrí. El principal subconjunto fue asociado al Ermitaño piquirrecto con 32 morfoespecies de polen, reflejando la dominancia de este colibrí en cuanto al uso de los recursos florales. Las especies o géneros más frecuentes en las cargas de polen de este colibrí fueron *Satyria panurensis*, *Aphelandra macrostachya*, *Markea coccinea*, *Aechmea* sp., *Heliconia* sp., *Isertia hypoleuca*, *Retiniphyllum rhabdocalyx*, *Psittacanthus lasianthus*, *Isertia rosea*, *Decagonocarpus cornutus* y una especie de Asclepiadaceae no determinada.

Otro subconjunto estuvo asociado al Ermitaño picogrande con 26 especies de plantas, de las cuales compartió 16 con el Ermitaño piquirrecto. Subconjuntos meno-

TABLA 1. Valores promedio de concentración, volumen y valor energético del néctar producido por las flores visitadas por colibríes Trochilinae o Phaethornithinae en el suroriente del Parque Nacional Natural Chiribiquete, Colombia.

	Número de especies de plantas	Concentración (%) (promedio $\pm$ DS)	Volumen ( $\mu$ l) (promedio $\pm$ DS)	Valor energético (calorías) (promedio $\pm$ DS)
Phaethornithinae	31	24,39 $\pm$ 5.37	18.31 $\pm$ 18.5	21.48 $\pm$ 25.02
Trochilinae	10	19.96 $\pm$ 7.81	26.50 $\pm$ 39.19	16.41 $\pm$ 16.18
Trochilinae (excluyendo <i>Symphonia globulifera</i> )	9	21.24 $\pm$ 7.07	14.60 $\pm$ 11.59	13.08 $\pm$ 13.04

res se asociaron a los Trochilinae, Zafiro golondrina y el Esmeralda del Chiribiquete, los cuales fueron vectores de polen de 22 y 20 especies de plantas, respectivamente.

Las especies vegetales cuyo polen el Esmeralda del Chiribiquete transportó con mayor frecuencia están localizadas en el bosque de colúvico o en los bosques bajos de las formaciones rocosas de Chiribiquete, siendo entre ellas, *Decagonocarpus cornutus*, seguido por *Aechmea* sp., las especies más frecuentes en las cargas.

El Zafiro golondrina transportó polen de especies vegetales que están en las diferentes formaciones vegetales consideradas en el estudio. Las especies más frecuentes en sus cargas de polen fueron *Psittacanthus lasianthus* y *Symphonia globulifera*.

Las especies de plantas cuyo polen las dos especies de *Phaethornis* transportaron con mayor frecuencia estaban localizadas a bajas alturas en el sotobosque, hasta los 10 m de altura; el número de flores (excluyendo los árboles) disponibles en un momento determinado fue bajo (c. 5 flores/planta). Las flores fueron tubulares, con corola de tamaño medio a largo, muchas (40%) por encima de los 31 mm de longitud. Los valores del néctar consumido por los *Phaethornis*, en cuanto a concentración y calorías, fueron mayores comparadas con las utilizadas por los Trochilinae (Tabla 1).

Las especies de plantas cuyo polen los Trochilinae transportaron con mayor frecuencia presentaban como características, al contrario de los Phaethornithinae, una mayor oferta de flores (c. 45 flores/planta). Las flores también son tubulares, pero de corola corta a media, de longitud efectiva menor de 31 mm, y menor valor energético que las utilizadas por los Phaethornithinae (Tabla 1).

Para las cargas de polen de los Phaethornithinae fue posible establecer una estratificación horizontal en los picos de los colibríes, registrándose un número mayor de granos de polen en la parte frente de la base del pico, luego en la región media del pico, y pocos granos en la región apical del pico. En los Trochilinae no se registró la estratificación de polen como la registrada para los Phaethornithinae, pues el número de especies de plantas y la cantidad de granos de polen/carga fueron muy bajos para generar una estratificación.

Se encontró una correlación positiva entre la longitud del culmen de los colibríes y el número de especies de plantas transportadas ( $r_s = 0,4936$ ,  $P < 0,05$ ). También hubo una correlación positiva entre la longitud del culmen y la cantidad de granos de polen transportados por los colibríes ( $r_s = 0,5411$ ,  $P < 0,05$ ). El Ermitaño picogrande y el Ermitaño piquirrecto, los colibríes de pico más largo, fueron las especies que presentaron la mayor diversidad y cantidad de polen. El Ermitaño

picogrande transportó en promedio 2052,5 granos de polen/carga y 4,6 especies/carga. El Ermitaño piquirrecto transportó en promedio 719,7 granos/carga y 3,4 especies/carga. Comparadas con estas dos especies de *Phaethornis*, las especies de Trochilinae, en general, transportaron polen de menor número de especies y en menor cantidad. Los valores, en promedio, oscilaron entre 13,2 granos/carga para la hembra del Zafiro golondrina hasta 233,5 granos/carga para el macho del Zafiro golondrina.

Los valores del IVIR indican que las especies del género *Heliconia* fueron las más utilizadas por los dos ermitaños. Las especies con mayor intensidad de uso por diversos colibríes fueron *Psittacanthus lasianthus* y las del género *Aechmea*; se encontraron en las cargas de polen de las ocho morfoespecies de colibríes más frecuentes en Chiribiquete.

## DISCUSIÓN

El alto número de individuos capturados del Ermitaño piquirrecto y del Ermitaño picogrande está relacionado con su mayor ocurrencia en los niveles inferiores del sotobosque. Las especies de *Phaethornis*, en general, son consideradas comunes en los estratos bajos de los bosques tropicales (Hilty & Brown 1986, Stiles 1995, Cotton 1998a). El Zafiro golondrina también fue frecuentemente capturado y observado en estas formaciones, siendo su ocurrencia en el hábitat de tierra firme considerada habitual en los bosques amazónicos (Cotton 1998a). A diferencia de los Phaethornithinae, este colibrí fue observado forrajeando principalmente en plantas cuyas flores estaban localizadas en los niveles altos del sotobosque, divergiendo por lo tanto en preferencia de estrato del bosque con las dos especies de *Phaethornis* más frecuentes en Chiribiquete. La ocurrencia del Esmeralda del Chiribiquete solo en los bosques bajos de las formaciones rocosas, o en

los bosques de colúvio adyacentes a los primeros, confirma la sugerencia de Stiles (1996) en cuanto a la restricción del Esmeralda del Chiribiquete a estas formaciones vegetales en Chiribiquete.

El hecho de que las dos especies de *Phaethornis* transportaban una mayor cantidad de polen en la parte frente de la base del pico que en la parte media y apical puede estar relacionado con una mayor dificultad de remover los granos de polen de esta región. La menor cantidad de polen en la parte media y apical del pico está relacionada con el hábito de limpieza de los colibríes (Grant & Grant 1968).

La menor riqueza de especies en las cargas de polen de los Trochilinae puede en general estar relacionada con el comportamiento de estos colibríes que tienden a ser más territoriales (especialmente los machos) y concentran su forrajeo en un grupo menor de especies de plantas (Stiles 1975, Feinsinger & Colwell 1978). La menor cantidad de granos de polen en las cargas de los Trochilinae puede estar relacionada con la morfología de las flores que utilizan con mayor frecuencia. Son flores de corola corta o de tamaño medio. Los Trochilinae estudiados son de pico medio (entre 17 y 20 mm) y el hecho de transportar cantidades bajas de polen, en general, puede deberse a la deposición del polen de la mayoría de las especies de plantas en el pico, pues según Feinsinger *et al.* (1987) y Murcia & Feinsinger (1980), el polen ubicado en esta zona es susceptible a pérdidas.

El transporte de una mayor diversidad y cantidad de granos de polen por las dos especies de *Phaethornis* tiene relación con su estrategia de forrajeo, en la cual utilizan varias especies de plantas como recurso a lo largo de una ruta definida (Stiles 1975, 1985). Las especies que estos colibríes utilizan como recurso se encuentran dispersas y, característicamente, presentan pocas flores, pero cantidades de néctar relativamente altas. Estos

atributos estimulan a los colibríes a buscar néctar en varias especies para suplir sus necesidades energéticas (Stiles 1985, Sazima *et al.* 1995).

En Chiribiquete, la comunidad de colibríes puede ser diferenciada en dos grandes grupos. El primer grupo, conformado por colibríes ermitaños con dos especies de pico largo, el Ermitaño picogrande y el Ermitaño piquirrecto, residentes en el área de estudio. Estas dos especies utilizaron plantas cuyas flores de corola larga, tubular y de alto valor energético, correspondieron con las morfologías de sus picos. El segundo grupo, conformado por colibríes Trochilinae de picos medianos, puede corresponder a la subcomunidad generalizada descrita por Stiles (1985) para una región de Costa Rica. Este grupo, al igual que la subcomunidad descrita por Stiles, utilizó principalmente flores de corola corta a media. Las dos especies de Trochilinae más frecuentes en las capturas, el Zafiro golondrina y el Esmeralda del Chiribiquete, presentan picos de morfología semejante pero presentan divergencias por el tipo de hábitat y el nivel del estrato del bosque que más utilizan. El Zafiro golondrina usa principalmente las especies de plantas localizadas en los estratos altos de sotobosque, mientras que el Esmeralda del Chiribiquete utiliza más las especies de plantas localizadas en los bosques bajos de las formaciones rocosas del Tepuy del Chiribiquete.

#### AGRADECIMIENTOS

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) y Fondo de Apoio ao Ensino e à Pesquisa (FAEP)/Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP)/CNPq por la beca y apoyo financiero, respectivamente. Al Ministerio del Medio Ambiente por el permiso de trabajar en el área de Chiribiquete. A Gary Stiles por las informaciones y orientación informal. A

Patricio von Hildebrand por el apoyo logístico en la Estación Puerto Abeja en Chiribiquete. A Sergio Rosero, Maritza Acevedo y Liliana Chisacá, por su ayuda en el trabajo de campo. A Carolina Arenas, Javier Cajiao y Germán Mejía por la colecta de una parte de las cargas de polen de los colibríes. A Orlando Rangel por facilitar el uso del laboratorio de palinología del Instituto de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia. Al Instituto de Ciencias Naturales por el acceso a las colecciones de plantas. A Julio Betancur, Janeth Castro, Rocío Cortés y Stella Suarez por la identificación de algunos ejemplares botánicos. A Catalina Giraldo, Vladimir Torres, Francis Chaves y Juan Carlos Berrío por compartir sus conocimientos palinológicos. La presentación de este trabajo en el VII Congreso de Ornitología Neotropical fue posible gracias al apoyo financiero de NOC y UNOCH, entidades organizadoras del Congreso y a la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

#### REFERENCIAS

- Amaya, M. 1991. Análisis palinológico de la flora del Parque Nacional Natural Amacayacú (Amazonas) visitada por colibríes (Aves: Trochilidae). Tesis de grado, Univ. Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Amaya, M., F. G. Stiles, & J. O. Rangel. 2001. Interacción planta-colibrí en Amacayacú (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia* 23: 301–322.
- Buzato, S., M. Sazima, & I. Sazima. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. *Biotropica* 32: 824–841.
- Cortés, R., P. Franco, & J. O. Rangel. 1998. La flora vascular de la Sierra de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia* 20:103–141.
- Cotton, P. 1998a. The hummingbird community of a lowland amazonian rainforest. *Ibis* 140: 512–521.
- Cotton, P. 1998b. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140: 639–646.
- Cotton, P. 1998c. Temporal partitioning of a floral

- resource by territorial hummingbirds. *Ibis* 140: 647–653.
- Erdtman, G. 1986. Pollen morphology and plant taxonomy. E.J. Brill, Leiden, Netherlands.
- Estrada, J., & J. Fuertes. 1993. Estudios botánicos en la Guayana colombiana. IV. Notas sobre la vegetación y la flora de la Sierra de Chiribiquete. *Rev. Acad. Colom. Cienc. Exactas Fis. Nat.* 18(17): 483–497.
- Eusse, A. M., & J.A. Montes. 2000. Fenología en las diferentes comunidades vegetales de una cuenca de la región de Chiribiquete en la Amazonía colombiana. Fundación Puerto Rastrojo, Bogotá, Colombia.
- Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.* 46: 257–291.
- Feinsinger, P., & R. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding birds. *Am. Zool.* 18: 779–785.
- Feinsinger, P., J. H. Beach, Y. B. Linhart, W. H. Busby, & K. G. Murray. 1987. Disturbance, pollinator predictability and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. *Ecology* 68: 1294–1305.
- Grant, K., & V. Grant. 1968. Hummingbirds and their flowers. Columbia Univ. Press, New York, New York.
- Gutiérrez, E. A., & S. V. Rojas. 2001. Dinámica de la interacción colibrí-flor en ecosistemas altoandinos del volcán Galeras, sur de Colombia. Tesis de grado, Univ. Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Hilty, S. L., & W. L. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Kearns, C.A., & D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University Press of Colorado, Niwot, Colorado.
- Murcia, C., & P. Feinsinger. 1980. Plant-hummingbird interactions: effects of island size and degree of specialization on pollination. *J. Ecol.* 68: 745–760.
- Sazima, I., S. Buzato, & M. Sazima. 1995. The saw-billed hermit *Ramphodon naevius* and its flowers in southeastern Brazil. *J. Ornithol.* 136: 195–206.
- Stiles, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285–301.
- Stiles, F. G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica* 10: 194–210.
- Stiles, F. G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithol. Monogr.* 36: 757–787.
- Stiles, F. G. 1996. A new species of emerald hummingbird (Trochilidae, *Chlorostilbon*) from the Sierra de Chiribiquete, southeastern Colombia, with a review of the *C. mellisugus* complex. *Wilson Bull.* 108: 1–27.
- Stiles, F. G., J. L. Tellería, & M. Díaz. 1995. Observaciones sobre la composición, ecología y zoogeografía de la avifauna de la Sierra de Chiribiquete, Caquetá, Colombia. *Caldasia* 17 (82–85): 481–500.