

El ciclo anual en una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica

por

F. Gary Stiles*

(Recibido para su publicación el 2 de noviembre de 1978)

Abstract: A community of 22 species of hummingbirds and over 45 species of ornithophilous plants was studied over a seven-year period in the humid Caribbean lowlands of Costa Rica. There are two approximately equal peaks of blooming of hummingbird flowers in the year, during the dry season (March) and early in the rainy season (July-August), with a severe scarcity of flowers between November and January, at the end of the rainy season. The epiphytes of the forest canopy flower mainly in the dry season, understory plants mostly in the wet season, and at light gaps, edges, and in old second growth flowers are present year-round. Habitat shifts of hummingbirds are closely associated with flowering of preferred food plants, as is the differential habitat use by the sexes of some species. Migration of some species into and out of La Selva also reflects the cycle of flower abundance.

In general, the breeding seasons of the hummingbirds coincide with the first peak, and molting seasons with the second peak of flowering. Deviations from this pattern are few, and generally reflect the dependence of a given hummingbird upon a given flower species, or physiological mechanisms permitting molt-breeding overlap. The maximum body weight and fat reserves also occur during the second flowering peak, and both decline rapidly during the following season of flower scarcity. The low point in body weight occurs during this lean season, while the annual low of fat reserves comes in the following breeding season; another body component, probably muscle protein, must therefore be used as well as fat by the birds to survive the season of flower scarcity, when most of the annual mortality probably occurs.

Year-to-year variations in rainfall are considerable, but the hummingbirds are normally buffered from these by a series of compensatory phenological reactions among the plants that tend to maintain a regular, staggered sequence of flowering peaks. Nevertheless, a severe moisture stress, such as the drought of early 1973, may disrupt these patterns and have drastic effects on hummingbird populations.

Estudios de los ciclos anuales de las aves tropicales han demostrado en varias ocasiones que, hasta en las zonas de climas más húmedos y menos estacionales, existen patrones estacionales bien definidos en cuanto a la reproducción, la muda y otras actividades de las aves (Skutch, 1950; Snow & Snow, 1964; Ward, 1969; Fogden, 1972). Una dificultad en todas estas investigaciones es precisar los recursos

* Escuela de Biología Universidad de Costa Rica.

necesarios para la reproducción, muda, etc. de las aves, y medir las fluctuaciones estacionales de estos recursos.

Para este tipo de estudio las aves nectarívoras tienen muchas ventajas, porque a pesar de que comen muchos artrópodos pequeños, los recursos críticos en términos de sus ciclos anuales son las flores (Stiles, 1973). Las flores, por ser llamativas e inmóviles, son relativamente fáciles de contar, y se puede especificar con bastante precisión su contenido energético (Hainsworth y Wolf, 1972) y otros aspectos de su fenología (Stiles, 1975, 1978). Debido a que estas flores también dependen de las aves para su polinización, podemos decir que existen relaciones muy estrechas entre los ciclos anuales de las aves y las flores: las dos partes de esta comunidad deben estar coadaptadas tanto en sus patrones temporales como en sus morfologías (Snow & Snow, 1972; Stiles, 1975).

Estudios previos de los ciclos anuales de comunidades tropicales de aves nectarívoras y sus flores han sido enfocados casi exclusivamente hacia un componente de la comunidad (por ejemplo Skutch, 1950; Snow & Snow, 1964, 1972, con las aves; Toledo, 1975 con las flores), o presentan datos cuantitativos por períodos relativamente cortos, de tal modo que es difícil determinar si a largo plazo los patrones observados son verdaderamente representativos (por ejemplo Toledo, 1975; Wolf *et al.*, 1976). Ninguno de estos trabajos ha intentado estudiar en detalle el ciclo anual de las aves, para obtener medidas cuantitativas de parámetros como la muda, el peso corporal, las reservas de grasa, la condición de las gónadas, y las posibles migraciones o movimientos de la población. El presente trabajo pretende elucidar estos patrones en una comunidad muy diversa de colibríes y flores en un bosque tropical de Costa Rica. La duración del estudio (observaciones intensivas de febrero de 1971 a marzo de 1973; observaciones regulares hasta marzo 1975; observaciones ocasionales entre julio de 1969 y mayo de 1978) también es suficiente para permitir algunas mediciones de la variación en ciertos parámetros de un año a otro, y para determinar hasta qué punto los patrones observados son representativos del ciclo anual de la comunidad a largo plazo.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudios: Este estudio se llevó a cabo en Finca "La Selva", situada a unos 100 m de altura en las Llanuras de Sarapiquí, Provincia de Heredia, Costa Rica (10°26'N, 84°01'W). El promedio de precipitación pluvial es de 4360 mm al año y el de la temperatura es de 28.6 C, los cuales colocan el área de estudio en la zona de vida del Bosque Tropical muy Húmedo de Holdridge (1967). La temperatura muestra muy poca variación a través del año, pero las lluvias tienen un patrón estacional bien definido (Fig. 1). Hay una época seca o verano entre enero-febrero y abril o mayo, y la larga época lluviosa muestra dos picos, en julio y en noviembre-diciembre. Entre estos picos generalmente hay un período seco más corto y muy variable en cuanto a su ocurrencia y su duración (veranillo). Sin embargo, en casi todos los años hay meses "excepcionales" (que difieren por más de una desviación estándar de los promedios) en cuanto a lluvia. El único período verdaderamente anormal durante este estudio fue una sequía muy marcada entre febrero y abril de 1973 (Fig. 1). En casi dos meses hubo solo un día con lluvia, y muchas plantas se vieron muy afectadas (Stiles, 1978).

La mayor parte del área de "La Selva" está cubierta por bosque virgen, cuya fisonomía y composición florística han sido descritas por Petriceks (1956) y Holdridge *et al.* (1971). Una porción de la parte norte de la finca tiene áreas

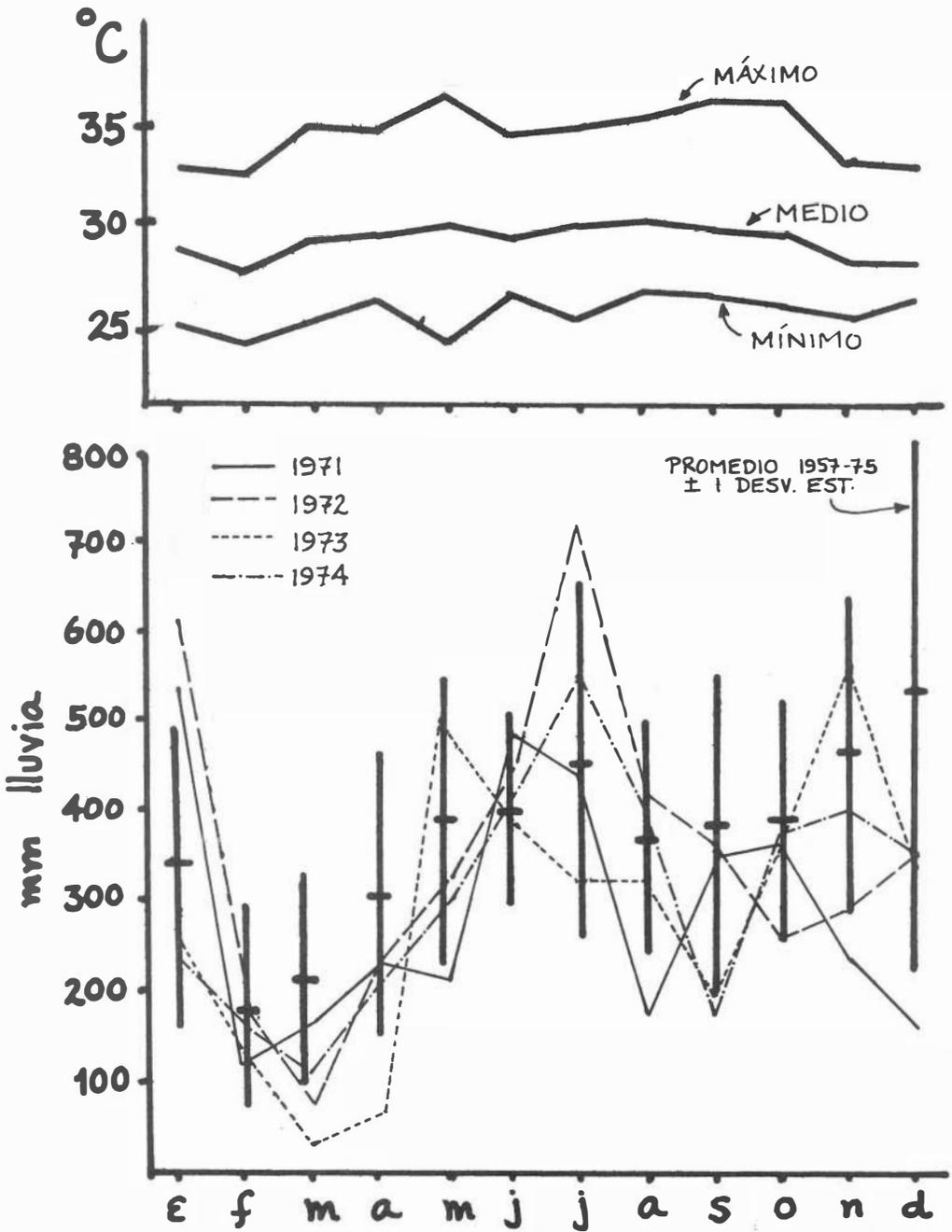


Fig. 1.

Promedios Mensuales de temperatura, 1971-1972, y de precipitación pluvial, 1957-1975, y totales mensuales de lluvia, 1971-1974, para Finca "La Selva", Costa Rica.

cultivadas (cacao y pejibaye), y otras partes tienen áreas de crecimiento secundario de varias edades. Se trabajó en todos estos hábitats, poniendo énfasis en el bosque virgen y sus aperturas de luz (donde crecen muchas de las especies polinizadas por colibríes (Stiles, 1975, 1978). La avifauna de "La Selva" fue estudiada por Slud (1960). Tanto para plantas como para aves, "La Selva" es un sitio sumamente rico en especies: hay más de 300 especies de árboles anotadas (G. Hartshorn, comunicación personal) y casi 400 especies de aves (Slud, 1960; Stiles, datos no publicados). Se ha encontrado unas 22 especies de colibríes en "La Selva" (Apéndice 1) y más de 45 especies de plantas ornitofílicas (Apéndice 2), por lo que es la comunidad más rica en estas especies estudiada hasta la fecha. Entre los colibríes se encuentran varios representantes de las dos subfamilias, los Phaethorninae o ermitaños, y los Trochilinae o "colibríes típicos" o "no ermitaños". Los primeros son más comunes en el sotobosque; tienen picos largos y curvados, y no defienden territorios de alimentación sino que recorren grandes distancias entre parches pequeños de flores (Snow & Snow, 1972; Stiles, 1975; Stiles y Wolf, 1979). Los no ermitaños, representados por un grupo mayor de especies, tienen picos más cortos y rectos, ocurren en varios hábitats, y (por lo menos los machos) con bastante frecuencia defienden territorios de alimentación (Linhart, 1973; Stiles, 1975; Feinsinger, 1976).

Se tomaron registros mensuales cuantitativos de la floración de 42 especies de plantas ornitofílicas entre febrero de 1971 y marzo de 1975. Además se tomó nota de las épocas de floración o no floración de unas 15 especies que, por ser escasas o incómodas de observar (algunas epífitas del dosel del bosque), no fueron estudiadas cuantitativamente. Los detalles del método, así como un análisis exhaustivo de los patrones de floración, se presentan en otro artículo (Stiles, 1978). En el presente estudio se toma como medida de la floración, el número de especies en "buena floración" (por lo menos 60% de los individuos de la población mostrando 60% o más de su máxima floración).

A lo largo del estudio se apuntó cualquier indicación de comportamiento reproductivo de cualquier colibrí (presencia de nido, hembra llevando material para el nido o alimentando pichones fuera del nido, canto o despliegues en los machos). También a intervalos regulares (1-2 meses) entre 1971 y 1975 se pusieron redes de nilón en áreas de alimentación (por ejemplo cerca de clones de *Heliconia*) o en áreas de cortejo (especialmente asambleas de machos de *Phaethornis superciliosus*). Cada colibrí capturado fue medido (largo del pico y del ala, en milímetros), pesado (en gramos) y revisado para indicaciones de muda; antes de ponerlo en libertad se marcó a cada uno con etiqueta de plástico y pintura (Stiles y Wolf, 1973).

Durante 1971 y 1972, se llevaron a cabo censos mensuales de colibríes en todos los hábitats de "La Selva". Se clasificó la abundancia de cada especie (en ciertos casos donde existía dimorfismo sexual muy marcado, se tomaron los datos de los sexos por aparte) según la siguiente escala: Abundante = más de 10 individuos por km en la ruta del censo; Común = 5 a 9 individuos por km; Poco común = 1 a 5 individuos por km; Escaso = menos de 1 individuo por kilómetro. También se incluye una categoría Ocasional = no visto en los censos, presente como individuos aislados; generalmente hace referencia a especies no presentes normalmente, de las cuales puede llegar algún individuo extraviado a largos intervalos. En el bosque, se tomaron por aparte los datos del dosel, del sotobosque, y de las aperturas de luz (como a lo largo de las quebradas, árboles caídos, etc.; ver Stiles, 1975). El crecimiento secundario fue clasificado como "viejo" o "joven" según la presencia o la ausencia de un estrato superior de árboles pequeños, y por

consiguiente de un “sotobosque” más o menos sombreado. De esta manera, los datos de los censos son útiles para documentar cambios de hábitats, y también para señalar las especies que probablemente migran entre “La Selva” y otras áreas.

Entre marzo de 1971 y abril de 1972, unos 220 colibríes fueron colectados con escopeta o con redes en Hacienda “La Trinidad”, aproximadamente 1 km al Norte de Finca “La Selva”, en hábitats muy similares a los de ésta. Para cada espécimen, se tomó nota de la condición de los gónadas (diámetro del testis izquierdo o del folículo más grande del ovario) y la cantidad de grasa (en una escala semicuantitativa entre 0 = sin grasa y 5 = grasa subcutánea abundante por todo el cuerpo, además de grasa en el celoma rodeando especialmente el tracto digestivo), aparte de las medidas antes mencionadas.

Para la mayoría de las especies de colibríes estudiadas, las muestras de nidos, tamaño de gónadas, la grasa, el peso, etc. durante cualquier año fueron relativamente pequeñas. Como se notó poca variación en estos parámetros de un año a otro durante el período de trabajo más intensivo, se combinaron los datos de los diferentes años para obtener una medida general del patrón de cada parámetro. Sin embargo, una especie fue estudiada en más detalle: el Ermitaño Colilargo, *Phaethornis superciliosus*. Para esta especie, hay datos suficientes de sobrevivencia de individuos marcados (en su mayoría machos), presencia de machos en asambleas de cortejo, y peso corporal, para permitir una comparación cuantitativa entre los años 1971 a 1974. Otros resultados de este estudio, que tienen que ver con el cortejo y la alimentación de esta especie, se encuentran en Stiles y Wolf (1979).

RESULTADOS

Patrones estacionales en un año representativo

Floración: El patrón de floración entre las plantas ornitofílicas muestra una fuerte estacionalidad, que se repite sin mucha variación de un año a otro (Fig. 2). Hay dos picos de floración de aproximadamente la misma magnitud—uno en el verano (marzo-abril) y el otro en la primera mitad de la época lluviosa (junio-agosto). Después del segundo pico hay una muy fuerte disminución en el número de flores disponibles para las aves, llegando a una época de verdadera escasez a fines del invierno (noviembre-diciembre o enero).

Dentro de este marco global, las flores de los diferentes hábitats de “La Selva” muestran diferencias bien marcadas en su fenología (Fig. 3). La mayoría de las plantas ornitofílicas del dosel del bosque (casi todas epífitas, especialmente de las familias Bromeliaceae y Gesneriaceae) florecen durante el verano, con un pico fuerte en marzo; el pico de floración en el sotobosque ocurre en julio-agosto, con relativamente pocas especies en buena floración durante el verano. En los bordes del bosque, las aperturas de luz grandes (a lo largo de las quebradas y ríos, pantanos, caídas de varios árboles, etc.), y la vegetación de crecimiento secundario, hay flores durante todo el año, pero con picos de floración en marzo y junio-agosto. La escasez de flores entre noviembre y diciembre o enero ocurre en todos los hábitats, pero en especial en el sotobosque. Además de las flores ornitofílicas, aparecen en la Figura 3 un grupo de especies “complementarias” que son polinizadas por insectos o murciélagos, y muestran poca o ninguna especialización para recibir visitas de colibríes, que las utilizan solamente cuando hay escasez de flores propiamente ornitofílicas (por ejemplo en noviembre-enero).

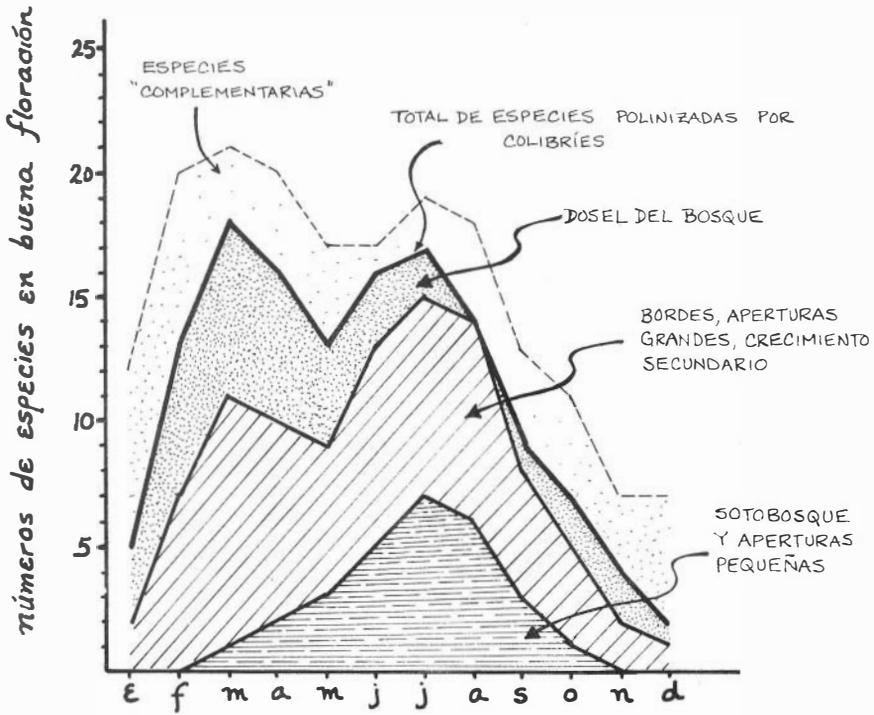
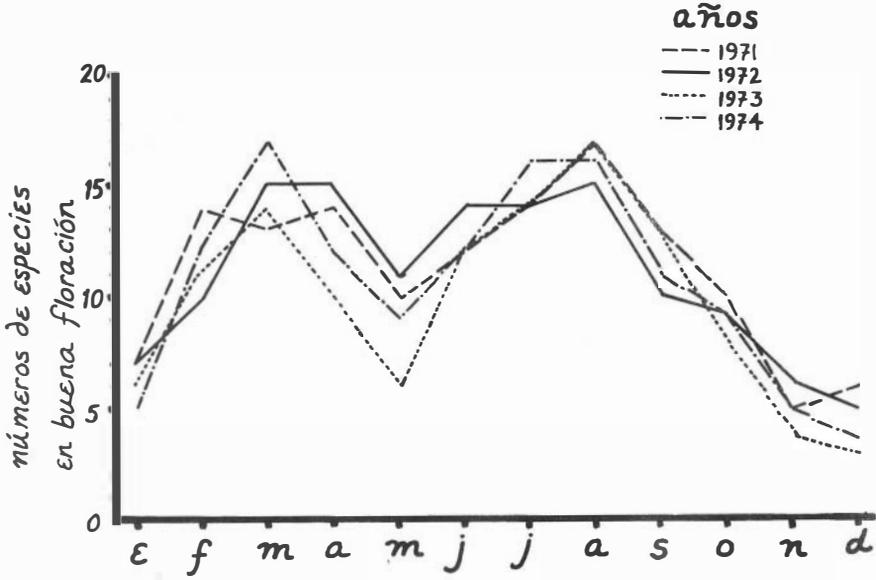


Fig. 2. Números de Especies de plantas ornitofílicas en buena floración por mes, 1971-1974.

Fig. 3. Epocas de buena floración de plantas en diferentes hábitats, cuyas flores son visitadas por colibríes.

Abundancia, uso de diferentes hábitats, y movimientos estacionales: Los resultados de los censos de colibríes en diferentes hábitats se presentan en el Cuadro 1. Por lo general, estos censos son muy adecuados para documentar cambios en la abundancia dentro de un hábitat, pero no para comprar números absolutos en diferentes hábitats o en toda “La Selva”, debido a que los diferentes hábitats ocupan áreas de diferentes tamaños, y a que las rutas de los censos no son del mismo largo. Sin embargo, si una especie desaparece o escasea en todos los hábitats más o menos simultáneamente, se puede sospechar una emigración de toda o parte de la población de “La Selva”. Un aumento de la población en todos los hábitats a la vez indicaría una inmigración.

Por lo general, los ermitaños mantienen poblaciones más constantes, y cambian menos de hábitat, que los no ermitaños (Cuadro 1). Entre los ermitaños comunes, sólo *Eutoxeres* muestra cambios bien marcados en su abundancia a través del año, siendo más abundante en verano, más escaso entre junio y noviembre. En la mayoría de los casos, los cambios de hábitat de los ermitaños se deben a la floración de determinadas especies. Por ejemplo, *Phaethornis superciliosus* es muy común en el sotobosque sólo cuando florecen dos especies de *Heliconia*; en otras épocas la especie vuela casi siempre por las quebradas y otras aperturas, sin entrar mucho en el sotobosque (Stiles, 1975). La abundancia de esta especie en la vegetación vieja de crecimiento secundario se debe a la gran abundancia de otras dos especies de *Heliconia* en este hábitat. Todos los ermitaños son de hábitats sombreados o aperturas de luz dentro del bosque excepto *Glaucis*, que muestra una preferencia muy marcada hacia la vegetación del crecimiento secundario joven; ningún ermitaño se presenta con regularidad en el dosel del bosque (Cuadro 1).

Los patrones de uso de los hábitats son mucho más diversos entre los no ermitaños que entre los ermitaños. Especies como *Thalurania* y *Florisuga* muestran bastante dimorfismo en su uso de los hábitats durante los primeros seis meses del año, con los machos principalmente en el dosel del bosque, y las hembras más que nada en el sotobosque o por las aperturas de luz. El mismo patrón probablemente ocurre en *Klais*, pero es difícil distinguir los sexos en esta especie excepto a cortas distancias. Varias especies de no ermitaños se encuentran en el bosque y en sus hábitats asociados durante el verano y el comienzo de las lluvias, pero aparentemente después salen de estos hábitats y se concentran en altas densidades en la vegetación de crecimiento secundario vieja. Esto ocurre como consecuencia de la disminución en la floración dentro del bosque, especialmente en el dosel, y el gran aumento en la floración de *Heliconia imbricata* y *latispatha* en el último hábitat. Estas dos especies son visitadas asiduamente por los no ermitaños (Stiles, 1975). Antes de la llegada del hombre, su hábitat debe haber sido a lo largo de los ríos grandes, donde las inundaciones de vez en cuando mantienen áreas de crecimiento secundario natural.

Varias especies de no ermitaños aparentemente se presentan en “La Selva” durante sólo una parte del año. El ejemplo más notable es *Florisuga*, que desaparece casi por completo entre setiembre y diciembre, pero es bastante común el resto del año. Algunas especies llegan a principios del invierno, y se quedan unos pocos meses para desaparecer otra vez después del segundo pico de floración. El ejemplo más notable es *Microchera*, que aparentemente llega a “La Selva” para aprovechar el pico de la floración de *Warsewiczia coccinea*; durante sus meses de mayor abundancia, casi siempre está asociado a las flores de este árbol (o a las de *Hamelia patens*, pero en menor grado). El mismo patrón se nota en *Popelairia*, sin embargo, esta especie nunca alcanza la abundancia de *Microchera*. Otras especies que llegan a

Threnetes ruckeri

DB	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
SB	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P	P
AL	P-C	P-C	P	P	P	C	C	C	C	P	P	P
AB	E-P	P	P	P	E	E	E	E	E	E	E	E

Glaucis aenea

DB	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
SB	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	O	O
AL	E	E	E	P	P	P	P	P	P	E	E	E
AB	C	C	C	C	P	P	P	P	P-C	P-C	P-C	C

Eutoxeres aquila

DB	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
SB	E	E	E	X	X	X	X	X	X	X	X	E
AL	P-C	P-C	P-C	P	E	E	E	P-E	P-E	E	E	P-C
AB	O	O	O	X	X	X	X	X	X	X	X	O

Chalybura urochrysis

DB	P	P	P	E	E	E	E	E-P	P	P	P	P
SB	E	E	E	E	E	E	E	P	P	P	E	E
AL	P-C	P-C	P-C	P	C	C-A	C-A	C-A	C	P	E	P
AB	X	X	X	X	X	X	X	E	E	E	O	O

CUADRO 1 (Cont.)

Habitats²

Meses del año

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Florisuga mellivora</i> ³												
DB	P/E	C/E	C/E	C/E	C/E	P/E	E	E	X	X	X	P/E
SB	E/P	E/C	E/C	E/C	E/C	E/P-C	E	X	X	X	X	E
AL	P	P-C	P-C	P	P	P-C	C	P	E	X	X	O
AB	O-E	O-E	O	O	O	O	O	O	O	X	X	O
<i>Amazilia tzacatl</i>												
DB	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
SB	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
AL	P	P	P	P	P	C	C	C	P-C	P	P	P
AB	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C
<i>Amazilia amabilis</i>												
DB	E	E-P	E-P	E	E	X	X	X	X	X	O	E
SB	E	E	E	E	E	X	X	X	X	X	X	X
AL	P	P	P-C	P-C	P-C	C	C-A	C-A	C-A	C	P	P
AB	P	P	P	P	P	P-C	P-C	P-C	P-C	P	P	P

*Thalurania furcata*³

DB	P/E	C/E	C/E	C/E	C/E	P/E	E/X	X	X	E/X	P/E	P/E
SB	E/P	E/C	E/C	E/C	P/C	P/C	E/P	X/E	X	X	X	X/P
AL	P	C	C	C	C	C	C-A	C-A	C-A	C	P	P
AB	E	E	E	E	E	E	E-P	E-P	E	E	E	E

Klais guimeti

DB	P	P-C	P-C	P-C	P-C	P-C	C	C	P	E	E	E-P
SB	O	E	E	E	E	E	O	X	X	X	X	O
AL	P	P	P	P	P	P-C	P-C	P-C	P-C	P	P	P
AB	E	X	X	O	E	E	E	E	X	O	E	E

Microchera albocoronata

DB	X	X	X	O	E	P	C	C	P	E	X	X
SB	X	X	X	X	E	E	E	E	E	E	X	X
AL	X	X	X	X	E	E	P	P	P	E	X	O
AB	X	X	X	X	X	O	O	O	X	X	X	X

NOTAS

1. Las clases de abundancia son: abundancia (A), común (C), poco común (P), escaso (E), ocasional (O), y ausente (X). Para definiciones de estos términos vea el texto.
2. DB = dosel del bosque; SB = sotobosque (incluyendo aperturas de luz muy pequeñas, como caídas de árboles); AL = aperturas de luz (quebradas, pantanos, etc.), bordes del bosque, y crecimiento secundario viejo; AB = afuera del bosque: crecimiento secundario joven y aperturas muy grandes y permanentes.
3. Para estas especies las abundancias de los dos sexos por aparte. Arriba y a la izquierda del diagonal = machos; por debajo y a la derecha = hembras. Estos datos son menos precisos para *Florisuga*, debido a que algunas hembras presentan plumaje de macho.

“La Selva” solamente en estos meses son *Hylocharis*, *Colibri delphinae*, y *Phaethornis guy*, todas muy escasas. Ninguna especie llega a “La Selva” únicamente en los meses de octubre a enero cuando hay pocas flores; más bien éste es el período cuando varias especies, incluso las más abundantes como *Thalurania*, son menos comunes. Yo sospecho que parte de estas poblaciones emigra parcial o totalmente durante este período. Sin embargo, es difícil documentar estas supuestas migraciones porque para otros lugares de la región no existen datos de comparación. Pero en algunos casos es evidente que las migraciones son, por lo menos en parte, altitudinales: especies como *Microchera*, *Popelairia* y *Phaethornis guy* se encuentran en la zona subtropical en otras épocas del año, mientras que yo he visto *Florisuga* en lugares cerca de la costa en setiembre y octubre.

Reproducción: Los mejores indicadores de reproducción en las aves son los nidos activos o los individuos (especialmente hembras) con las gónadas muy crecidas. Este segundo criterio es menos confiable para los machos, que con frecuencia alcanzan el estado de reproducción antes que las hembras, o lo mantienen por mucho más tiempo (Lofts y Murton, 1968). Esto es especialmente cierto en los colibríes, en los cuales el macho no proporciona ninguna ayuda directa a la hembra en la construcción del nido, incubación de los huevos, o alimentación de la prole. Es por esto que los indicadores del estado reproductivo en los machos, como la presencia del canto, no necesariamente indican que la población está en época de reproducción.

Debido a que los números de nidos encontrados y las hembras colectadas para cada especie fueron relativamente pequeños se combinaron varios tipos de datos para obtener evaluaciones globales sobre las épocas de reproducción de 8 especies muy comunes: *Phaethornis superciliosus* y *longuemareus*, *Threnetes*, *Glaucis*, *Chalybura*, *Thalurania*, *Florisuga*, y *Amazilia tzacatl*. Se consideró una especie “en reproducción intensa” durante un determinado mes si se encontraron varios nidos activos, o si la mayoría de las hembras adultas colectadas tenía ovarios crecidos. Una especie se consideró “en reproducción poco intensa” si, en el mes en cuestión, se encontraron pocos nidos activos, o la mayoría de las hembras no tenían ovarios crecidos, pero muchos machos sí tenían testes grandes y (algunas especies) estaban cantando.

Al combinar los datos de estas 8 especies se notó una gran coincidencia entre ellas en sus épocas de cría (Fig. 4 A). Todas las especies están en plena reproducción durante febrero y marzo, y la mayoría de ellas entre enero y mayo. Hay muy poca reproducción entre junio y diciembre, con ninguna especie en reproducción intensa entre agosto y noviembre. En general, el pico de reproducción coincide bastante bien con el primer pico de floración de las plantas omitoflicas en el verano (Figs. 2 y 3). Las especies que comienzan la reproducción intensa en diciembre, *Chalybura* y *Phaethornis superciliosus*, están asociados con *Heliconia pogonantha*, una planta que alcanza su plena floración antes que la mayoría de las especies que florecen en el verano (Stiles, 1975, 1978). El período de poca reproducción coincide con la época en que la floración de la comunidad está disminuyendo después de su segundo pico y alcanzando niveles mínimos. Solamente una o dos especies tal vez se reproducen durante todo el año, pero entre agosto y noviembre la reproducción de éstas (*Phaethornis longuemareus* y *Amazilia tzacatl*) es bajísima, así que ambos tienen un pico de reproducción que coincide con el de las otras especies. Los pocos datos que tengo para las otras especies indican que los picos de reproducción en *Eutoxeres*, *Klais* y *Amazilia amabilis* también ocurren en el verano, y más o menos coinciden con los de las especies más

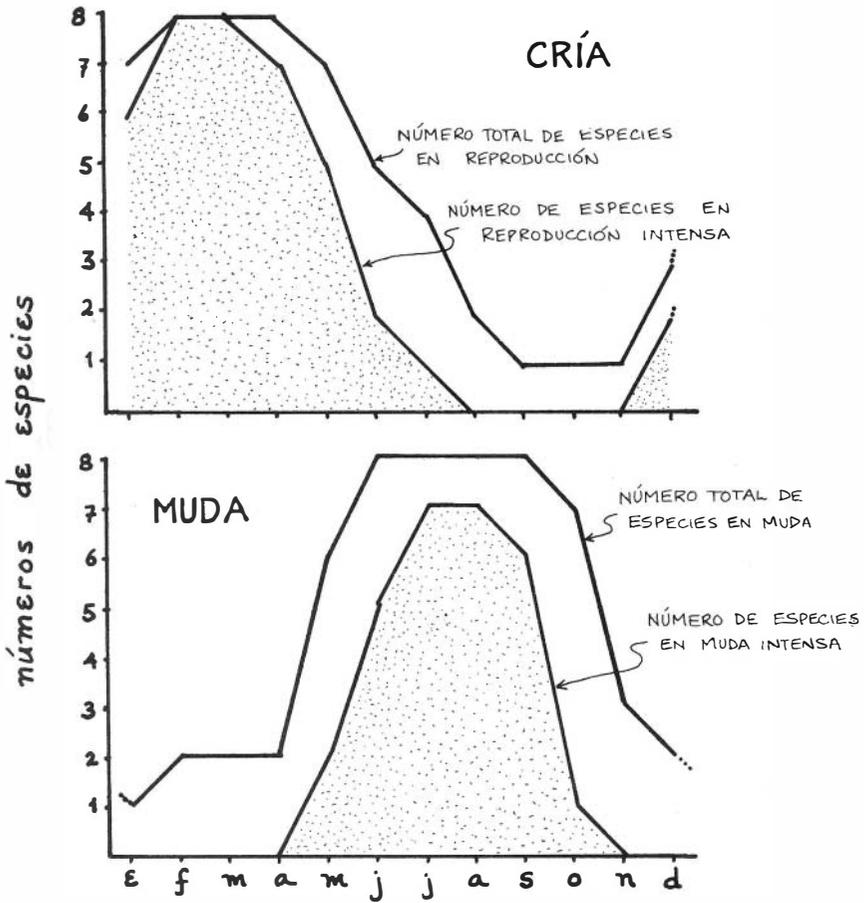


Fig. 4.

Epocas de cría y de muda de 8 especies de colibríes de Finca "La Selva". Vea el texto para las especies en cuestión, y para definiciones de reproducción y muda intensa y poca intensa.

estudiadas. La única especie que tal vez no concuerda con la comunidad en general es *Heliothryx*, ya que los únicos nidos de esta especie fueron encontrados en julio y noviembre. De todos modos, *Heliothryx* es una especie bastante aberrante en varios sentidos: es mucho más insectívora que otros colibríes, y no visita las flores "legítimamente" sino que siempre hace agujeros en las corolas con su agudísimo pico y así extrae el néctar.

Muda: Como indicador del progreso de la muda, se usó la muda de las remeras primarias, que es fácil de cuantificar y está estrechamente relacionada con la renovación total del plumaje (Stiles y Wolf, 1974). El período más intenso de muda total es aquel que comprende al crecimiento de las primarias 6, 7, 8, y 10 (en colibríes la última primaria en caer es la 9). Entonces, se puede definir el período de "muda intensa" de la población como aquel período en que la mayoría de los individuos está cambiando estas primarias. "Muda poca intensa" se definiría como el período en que una minoría o ninguna de las aves de la población está en muda intensa, pero por lo menos algunos individuos están renovando el plumaje. Como en el caso de la reproducción, se combinan los datos de las 8 especies más abundantes, excepto que en éste se toma en cuenta *Amazilia amabilis* (para la cual hay datos adecuados) en vez de *Florisuga* (la que emigra de "La Selva" durante la mayor parte de la época de la muda); según los datos disponibles, parecen bien sincronizados los ciclos de estas dos especies.

Como en el caso de la reproducción, los colibríes estudiados muestran un alto grado de sincronización en sus épocas de muda, con un pico bien definido en julio y agosto (Fig. 4B). Hay un poco menos de sincronización en cuanto a la muda, de tal modo que en ningún mes estén todas las especies en muda intensa, pero las desviaciones del patrón general de las diferentes especies son muy pequeñas; toda la muda intensa se encuentra dentro de un período de 6 meses, de mayo a octubre. El pico de la muda coincide muy bien con el segundo pico de floración de las plantas ornitofílicas de "La Selva", y la muda intensa en todas las especies ha terminado antes de la época de escasez de flores en noviembre-diciembre (Figs. 2 y 3).

En la mayoría de las especies, la época de muda sigue a la época de cría con poco o ningún traslape, por lo menos a nivel de individuo; éste es el patrón más frecuente en las aves en general (Payne, 1973). Las dos especies de *Phaethornis* tienen otro patrón muy diferente. En estas especies se pueden encontrar individuos renovando el plumaje en cualquier mes (aunque ambos tienen un pico de muda que coincide con las de las demás especies), y hay traslape total entre la muda y la reproducción en muchos individuos. Cada individuo tiene su propia época de muda, determinada por la fecha en que salió del huevo (Stiles y Wolf, 1974).

Peso corporal: En la Figura 5, se presentan las variaciones en el peso corporal a través del año para 7 especies de colibríes. Aunque hay bastante variación en los detalles de los patrones de cada especie, hay tendencias generales bien marcadas. Casi todas las especies alcanzan su máximo peso corporal entre julio y setiembre, la mayoría en agosto. (Sólo *Phaethornis longuemareus*, una especie que visita muchas flores polinizadas por insectos se sale un poco del patrón general y muestra su peso máximo en mayo). Todas las especies disminuyen rápidamente su peso después del pico, y alcanzan el mínimo entre noviembre y enero.

Es bastante evidente que el pico en el peso corporal coincide con el segundo pico de la floración, mientras que todos los pesos mínimos ocurren en el período de escasez de flores. Las pocas variaciones alrededor de este patrón general pueden explicarse por medio de relaciones estrechas entre un colibrí y una flor específica.

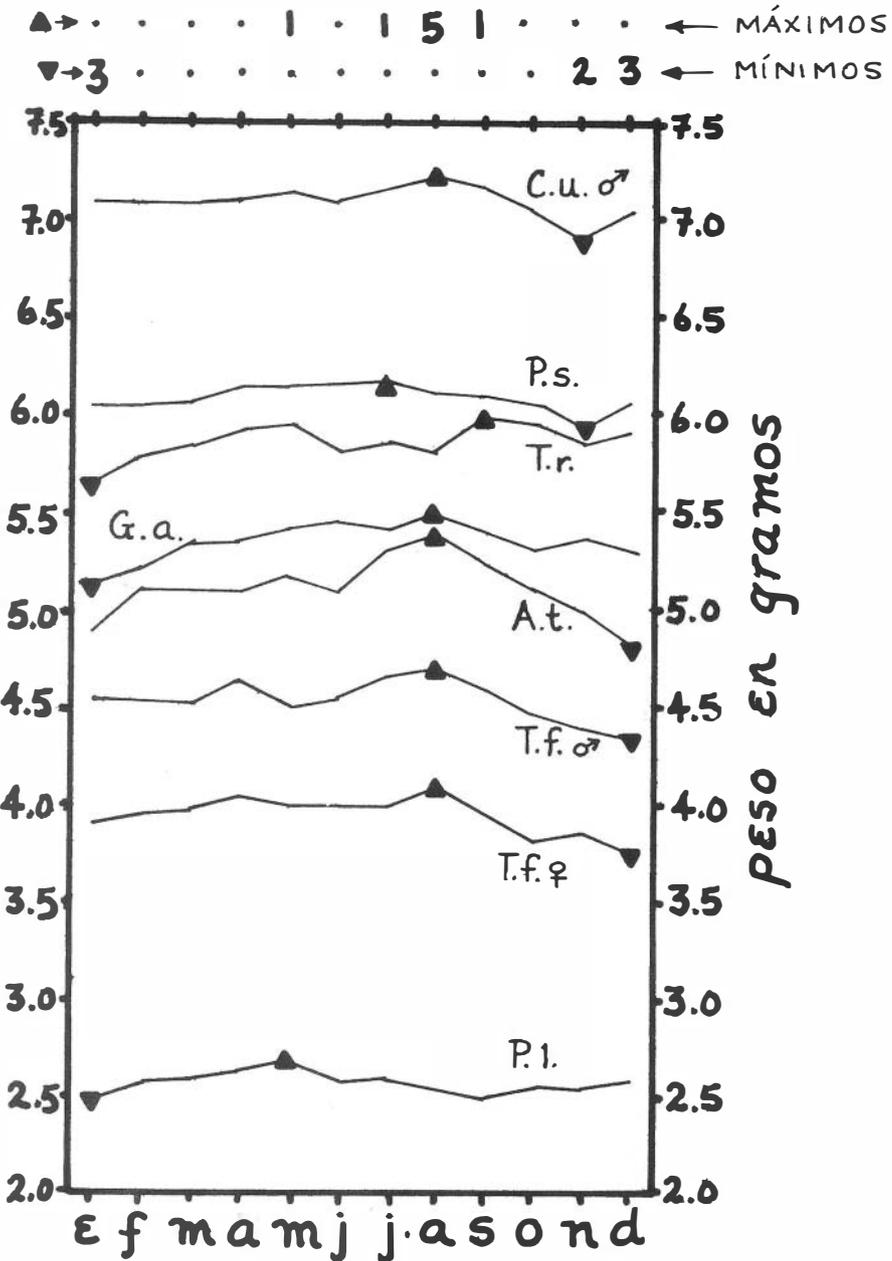


Fig. 5. Promedios del peso corporal por mes, de siete especies de colibríes de Finca "La Selva". Los triángulos con las puntas hacia arriba significan el peso máximo alcanzado durante el año; los triángulos invertidos, el peso mínimo. Para nombres completos de los colibríes, vea Apéndice 1.

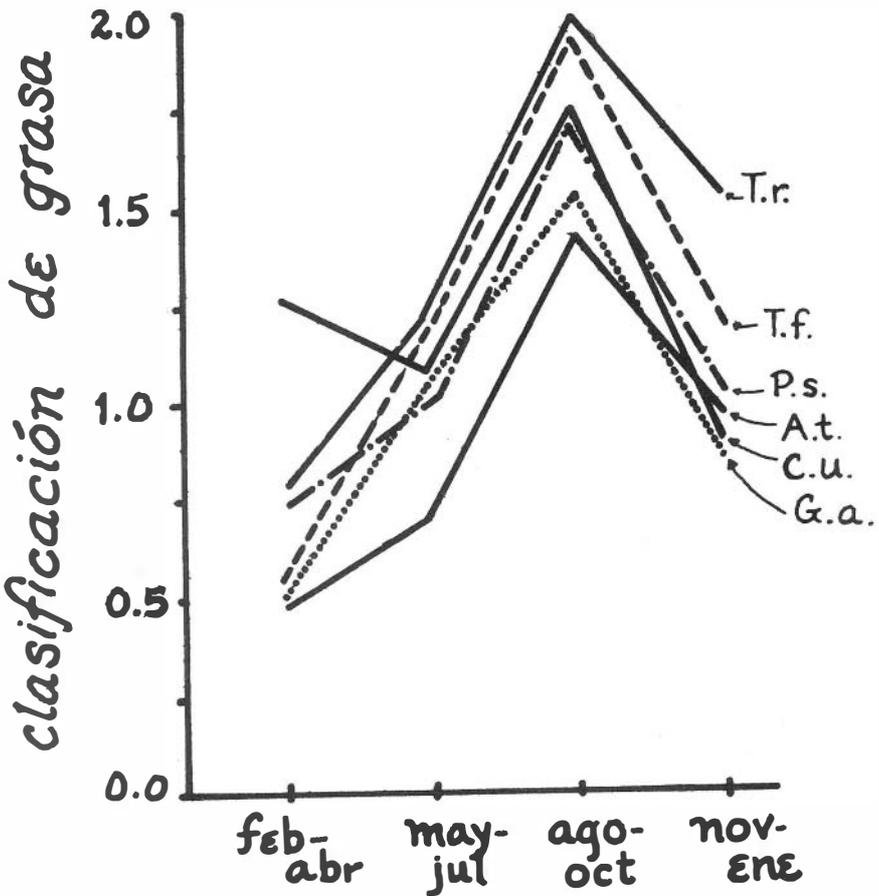


Fig. 6. Cambios en depósitos subcutáneos de grasa en siete especies de colibríes a través del año. Vea el texto para la clasificación de grasa.

Por ejemplo, *Chalybura* y *Phaethornis superciliosus* alcanzan su peso mínimo en noviembre, antes que las demás especies; en diciembre sus pesos corporales suben porque comienza a florecer *Heliconia pogonantha*, una especie muy favorecida por ambas especies (Stiles, 1975).

Reservas de grasa: La grasa subcutánea representa una reserva energética que el ave puede aprovechar para soportar los gastos energéticos de la migración, la cría, o para sobrellevar períodos de escasez de alimento. No es sorprendente, entonces, que todas las especies estudiadas alcancen sus máximas reservas de lípidos entre agosto y octubre, antes de la gran escasez de flores que ocurre en noviembre y enero (Fig. 6). Es interesante que el máximo promedio de grasa en estos colibríes es de alrededor de 1,5 y nunca examiné un colibrí en "La Selva" con una categoría de grasa mayor a 3. En cambio, las categorías de 4 a 5 son comunes entre las aves que migran largas distancias (observaciones personales). El otro punto de interés con respecto a la grasa es que el mínimo de grasa no se alcanza sino hasta el siguiente verano, bastante después del período de escasez de flores (con la excepción aún no

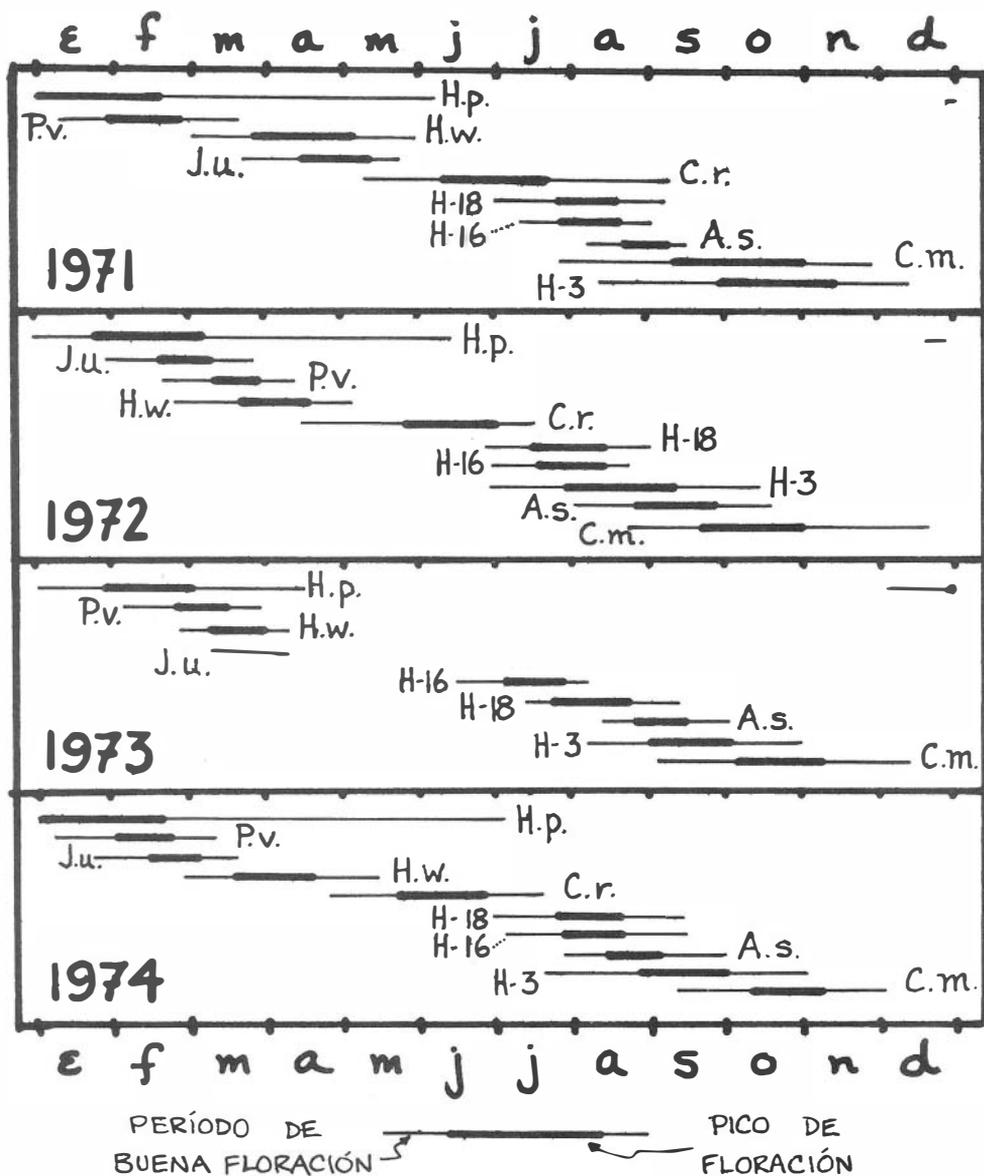


Fig. 7. Patrones de floración de diez especies de plantas polinizadas por colibríes ermitaños (género *Phaethornis* y afines), 1971-1974. Para nombres completos de las plantas vea Apéndice 2.

explicada de *Chalybura*). Así el mínimo anual de grasa no coincide con el mínimo anual en el peso corporal. Esto implica que la grasa no es la única reserva energética que utilizan estos colibríes para poder sobrevivir el período de escasez de flores.

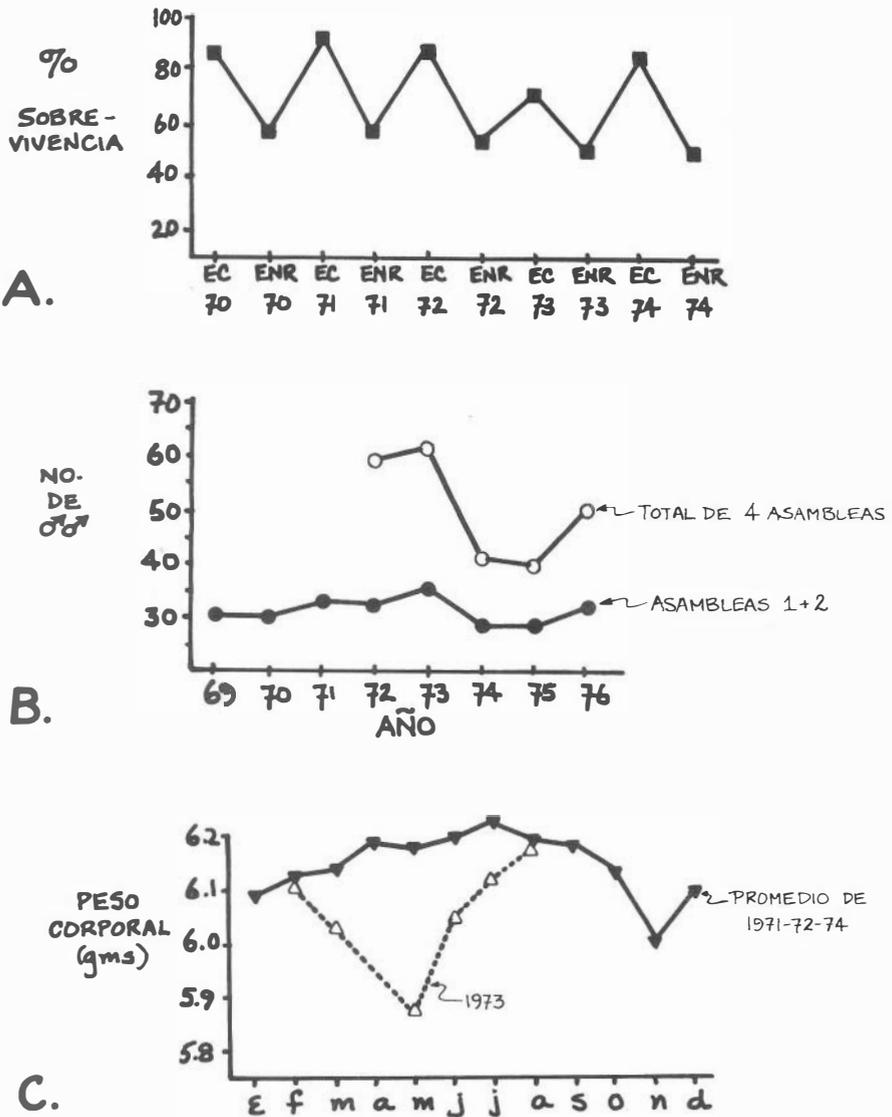


Fig. 8.

Parámetros poblacionales del Ermitaño Colilargo, *Phaethornis superciliosus*, en Finca "La Selva" a través de varios años.

- Porcentajes de sobrevivencia de machos marcados durante la época de cría (EC) y durante la época no reproductiva (ENR), 1970-1974.
- Censos de machos presentes en varias asambleas de cortejo; en enero de diferentes años, 1969-1976.
- Cambios en promedios mensuales del peso corporal de machos adultos, 1973 vs. otros años.

Patrones que varían de un año a otro

Sólo para *Phaethornis superciliosus* existen suficientes datos como para permitir comparaciones cuantitativas entre los patrones de los diferentes años y se han publicado algunos resultados de estudios intensivos sobre esta especie y las flores que utiliza (Stiles, 1975, 1977, 1978; Stiles y Wolf, 1974, 1979).

Floración: En tres de los cuatro años de datos fenológicos de las plantas cuyas flores son visitadas por *P. superciliosus* se mantuvo una secuencia regular de picos de floración (Figs. 2 y 7). En ningún momento hubo más de cinco especies en buena floración, o tres especies alcanzando sus picos de floración simultáneamente. Un caso de dos especies (*Heliconia irrasa* y *H. umbrophila*) que alcanzan su óptima floración en la misma época se debe a la convergencia, ya que ambos son especies del sotobosque y su floración en conjunto aumenta la probabilidad de que los colibríes (*P. superciliosus*) salgan de sus rutas regulares a lo largo de las quebradas para invadir el sotobosque propiamente dicho (Stiles, 1975).

De las especies visitadas por *P. superciliosus*, solamente en noviembre y diciembre no se encuentra ninguna en su pico de floración, lo que afecta fuertemente la población de este colibrí.

Aún más interesante es la manera en que esta secuencia regular de picos de floración se mantiene: en ninguno de los dos años, la secuencia fue exactamente igual. Hay varios casos de dos o tres especies intercambiando lugares en la secuencia (Fig. 7), lo que sugiere una serie de respuestas compensatorias entre las plantas que sirven para mantener la secuencia general a pesar de las variaciones anuales en las lluvias (Fig. 1; vea también Stiles, 1977). El resultado de esto es que el comportamiento fenológico de la comunidad de flores visitadas por los colibríes es más constante de un año a otro que el comportamiento fenológico de cualquier especie en particular; de esta manera, los recursos de que dependen los colibríes muestran una trayectoria bastante regular y predecible. Así la comunidad de los colibríes está aislada en cierto grado de las variaciones anuales en factores ambientales como la lluvia. Sin embargo, de vez en cuando estos factores pueden desviarse tan fuertemente del patrón normal que el sistema de respuestas complementarias fenológicas de las plantas se rompe como parece haber ocurrido con la sequía de febrero a abril de 1973 (Figs. 1, 2, 7). La floración de muchas especies se vio seriamente afectada y hasta anulada, en los dos o tres meses después de la sequía, como ocurrió con *Costus nuber* (Fig. 7); que a su vez tuvo un efecto drástico sobre algunos parámetros poblacionales de *P. superciliosus*.

Parámetros poblacionales de *P. superciliosus*: Hay datos sobre dos aspectos de la población de *P. superciliosus* a través de varios años: la sobrevivencia de machos marcados en asambleas de cortejo, y el peso corporal de estos machos (para más datos sobre las asambleas mismas vea Stiles y Wolf, 1979).

En un año "normal" en cuanto a la floración, como 1971, 1972, o 1974 (Figs. 2, 7), la sobrevivencia de machos de *P. superciliosus* es muy alta, alrededor de 90% o más, a través de la época de cría, aproximadamente entre diciembre y julio o agosto. Entre setiembre y principios de diciembre, la época no reproductiva, la sobrevivencia es mucho menor, alrededor de 60% (Fig. 8A); se calculó que la gran mayoría de la mortalidad anual ocurre en el mes de noviembre (Stiles y Wolf, 1979), correspondiendo con la máxima escasez de flores. La única excepción fue en 1973, cuando la sobrevivencia durante la época de cría bajó a 70% debido al efecto que tuvo la sequía en la floración de plantas importantes para este colibrí. El resultado de este aumento en la mortalidad (y el efecto que éste probablemente

tuvo sobre la cría) fue que la población de *P. superciliosus* a principios de 1974 fue mucho más baja que el año anterior. Después de tres años, la población aún no había recuperado las cifras de 1973 y años anteriores (Fig. 8B).

Una de las causas inmediatas de la mortalidad durante la época de cría del año 1973, fue sin duda el deterioro de la condición física de las aves, como muestran muy claramente los datos de peso corporal (Fig. 8C). En mayo de 1973, el promedio de peso corporal de los machos de *P. superciliosus* fue inferior al promedio en noviembre de los años "normales", probablemente como reflejo de los gastos energéticos de la reproducción combinado con la escasez inusitada de flores. Desde marzo a junio de 1973, los pesos de los machos muestran una inferioridad altamente significativa (prueba de t) con respecto a los datos de otros años. También dos machos que colecté en mayo de este año en "La Trinidad" no tenían ninguna reserva de grasa. Estos datos muestran que hasta en los "benignos" trópicos lluviosos, puede haber "catástrofes" naturales que afectan con gran severidad a los sistemas biológicos.

DISCUSION

Factores selectivos que afectan el ciclo anual de la comunidad colibrí-flor en Finca "La Selva": El ciclo anual de la comunidad colibrí-flor de "La Selva" muestra las siguientes características sobresalientes: hay dos picos de floración en las plantas omifloricas, seguidas por un período de muy severa escasez de flores. Por lo general, las épocas de cría de los colibríes corresponden con el primer pico de floración, en el verano; las épocas de muda, con el segundo pico (en la primera mitad de la estación lluviosa). Todas las especies estudiadas alcanzan sus máximos anuales de peso corporal y grasa subcutánea durante el segundo pico de floración coincidiendo más o menos con la muda. Varias especies de colibríes llegan a "La Selva" durante esta misma época, aparentemente después de llevar a cabo su reproducción en la zona subtropical. Durante la escasez de flores, de noviembre a enero, varias especies de colibríes emigran parcial o totalmente de "La Selva" y todas las especies alcanzan sus pesos corporales mínimos, aunque las reservas de grasa parecen no agotadas sino hasta la siguiente época de cría.

Es probable que el alimento, en forma de néctar, es más abundante durante el segundo pico de floración que en cualquier otra época del año, puesto que todas las especies pueden simultáneamente, renovar el plumaje, acumular reservas de grasa, y aumentar su peso. Es en esta época que varias especies de plantas muy ricas en néctar, como *Heliconia imbricata* y *latispatha*, alcanzan buena floración, y muchas veces los colibríes se concentran en gran número en lugares donde se encuentran estas plantas en gran abundancia. Entonces, cabe la pregunta: ¿por qué no hay más reproducción en esta época, dada la abundancia de alimento? Yo creo que la razón tiene que ver con la época de escasez que sigue. Dado que la época más crítica para la reproducción en las aves, en términos de necesidades energéticas, es cuando la prole está por salir del nido (Lack, 1968), y que en los colibríes una anidación puede durar de 1 ½ a 2 meses para llegar a este punto, el último mes en que sería práctico empezar una anidación sería junio. Los pichones que salen del nido más allá de agosto, tendrían que alcanzar la independencia y aprender a forrajear cuando el alimento estaría disminuyendo cada vez con más rapidez. Estos pichones probablemente tendrían pocas oportunidades de sobrevivir. Además, el adulto que gasta energía en una reproducción tan tardía, posiblemente no pueda acumular reservas energéticas o renovar su plumaje tan efectivamente como uno que terminó

la cría más temprano, y así tendría menos oportunidad de sobrevivir durante la época de escasez.

Es muy importante el hecho que los valores mínimos de grasa y de peso corporal no coinciden. La explicación más lógica es que otro componente del cuerpo, probablemente la proteína de los músculos, además de la grasa, se consuma para poder soportar la época de escasez de flores (Ward, 1969; Fogden, 1972). Este implica que el período de escasez de flores es también un período de escasez de artrópodos pequeños (insectos y arañas), que son las fuentes principales de proteína para los colibríes (Skutch, 1975). Desafortunadamente, no existen datos sobre la abundancia de insectos y arañas pequeñas durante esta época. La razón de la no coincidencia de los mínimos de la grasa y el peso corporal es probable que sea que durante el verano se repone la proteína muscular, mientras que las reservas de grasa siguen disminuyendo para soportar los gastos de la reproducción. Es probable que la cantidad de insectos aumenta durante el verano, debido al aumento en floración y brotaduras de follaje en el bosque en general (Frankie *et al.*, 1974).

Tal vez el aspecto más sobresaliente del ciclo anual de la comunidad colibrí-flor en Finca "La Selva" es el alto grado de estacionalidad, especialmente en los recursos y en la sobrevivencia de las aves. Este representa una situación muy distinta de la que generalmente se supone para aves del bosque tropical lluvioso.

Comparación del ciclo anual de la comunidad colibrí-flor de "La Selva" con las de comunidades similares de la zona tropical: Hay dos estudios de ciclos anuales de colibríes de áreas tropicales algo comparables con Finca "La Selva": el de Skutch (1950), en el Valle de El General, Costa Rica, y el de Snow y Snow (1964, 1972) en Trinidad. Cada área muestra sus propias características y peculiaridades. En cuanto a las lluvias, El General es bastante parecido a "La Selva" pero con una época seca más prolongada. Trinidad tiene menos lluvia en total pero el patrón es parecido al de "La Selva", excepto que los meses de agosto a octubre son bastante secos, formando un "veranillo" muy pronunciado. Para El General, Skutch indica que la época de cría de los colibríes se extiende principalmente de diciembre a julio, pero que hay poca reproducción en el mes de marzo, cuando ocurre una escasez de flores. Skutch no proporciona datos sobre la muda, ni ofrece datos explícitos sobre la floración, pero sí afirma que la reproducción en los colibríes está muy vinculada a la floración. En Trinidad, los Snow indican que la época de cría de los colibríes se extiende de enero a junio, y la época de muda de julio a diciembre y que la época de cría está relacionada con el período de máxima floración, pero no presentan datos detallados sobre ésta. Sin embargo, los datos presentados en un estudio posterior (Snow, 1974) sugieren que no hay ninguna época de escasez de flores en Trinidad, y que la sobrevivencia anual de los colibríes es mucho más alta allá que en "La Selva".

Los datos de estos tres sitios demuestran las dificultades de generalizar sobre los ciclos anuales, o de tomar un sitio como representativo de una región más grande (e. g. tomar El General como representativo de "Centroamérica"). Una de las razones de esto es que la comunidad de un sitio, y especialmente las plantas que tienen los mismos polinizadores, muestran una serie de coadaptaciones fenológicas que dan por resultado esa secuencia regular de picos de floración año tras año. Este tipo de secuencia es ventajosa para cada especie de planta, porque reduce la competencia por los servicios de los polinizadores. Además tal secuencia puede proveer alimento con más continuidad a los polinizadores y así mantenerlos en la comunidad (Baker, 1963); esto a su vez garantiza una polinización más consistente. Pero para mantener una secuencia de este tipo se necesitan respuestas fenológicas a

variaciones ambientales de un año a otro, como las demostradas en la Figura 7 (Stiles, 1977). Tales adaptaciones tienen que evolucionar en el contexto de las plantas que existen en un determinado sitio: la comunidad de plantas en este sitio evoluciona como una unidad. La presencia o ausencia de una determinada especie puede afectar la fenología de las otras especies presentes; hasta la misma especie puede mostrar un patrón de floración bastante diferente de una comunidad a otra (Frankie *et al.*, 1974).

En la situación actual de la ecología tropical, una de las necesidades más grandes es la de estudios cuantitativos y prolongados sobre las relaciones de los patrones estacionales de los organismos y sus recursos críticos. Yo creo que el sistema colibrí-flor representa un sistema ideal para realizar estos estudios, y espero que los datos presentados aquí puedan servir de base para estudios en otras regiones. Probablemente las lagunas más grandes del presente trabajo son la falta de datos sobre la abundancia de insectos y arañas de que se alimentan los colibríes, y el tamaño inadecuado de las muestras de aves colectadas en diferentes años, lo que no permitió comparaciones para muchos parámetros.

AGRADECIMIENTOS

El trabajo en "La Selva" fue facilitado por la ayuda logística de la Organización para Estudios Tropicales (OTS), especialmente el Ing. Jorge Campabaldal y la Srta. Lilliana Echeverría. Quiero expresar mi profundo agradecimiento a L. L. Wolf, G. S. Hartshorn, D. Janos, y P. A. Opler por su ayuda en el campo; a S. Smith, L. A. Fournier O., G. H. Orians, y C. Valerio G. por las valiosas discusiones; N. Arguedas N. por su ayuda en la redacción del español; y A. R. Pérez por el trabajo de mecanografía. Este estudio fue financiado por una beca de posdoctorado del American Museum of Natural History y fondos de viáticos de la Universidad de Costa Rica.

RESUMEN

Una comunidad de más de 45 especies de plantas ornitófilas y más de 20 especies de colibríes, se estudió a través de un período de siete años en Finca "La Selva", Costa Rica, en la zona de vida del Bosque Tropical Muy Húmedo. En cada año hay picos de floración de las plantas ornitófilas durante la época seca (marzo) y en la primera parte de la época lluviosa (julio-agosto), y una gran escasez de flores al final de las lluvias (noviembre a enero). La distribución y abundancia de flores en los diferentes hábitats también cambia a través del año: la máxima floración en el dosel del bosque ocurre en la época seca, la del sotobosque en la época lluviosa. En aperturas de luz, bordes, y crecimiento secundario viejo hay flores durante todo el año, pero con los mismos períodos de abundancia y escasez que en la comunidad en general. Varias especies de colibríes cambian su uso de los diferentes hábitats a lo largo del año, de acuerdo con los cambios de la floración. Especialmente durante la época de cría, los dos sexos de algunas especies difieren en su uso de los hábitats.

En general, la reproducción de los colibríes residentes en "La Selva" coincide con el primer pico de floración y la muda anual con el segundo. Las desviaciones de

este patrón general pueden explicarse por la dependencia de algunas especies de colibríes sobre ciertas flores específicas, o por mecanismos fisiológicos que permiten un traslape entre la reproducción y la muda. Los colibríes acumulan reservas de grasa y aumentan en peso corporal a la vez que están renovando el plumaje, lo que probablemente representa una adaptación para soportar la época de escasez de flores que sigue. Otras adaptaciones para sobrevivir este período crítico incluyen la visitación de flores entomófilas y quiroptófilas y la migración. Sin embargo la gran mayoría de la mortalidad anual que sufren los colibríes puede caer dentro de este corto lapso, entre noviembre y enero. El mínimo anual en peso corporal se alcanza en este período, aunque las reservas de grasa siguen disminuyendo hasta la época seca. Esto probablemente se debe al aprovechamiento de la proteína muscular como reserva alimenticia durante la época crítica, y su reposición rápida mientras las reservas de grasa se usan para soportar los gastos de la cría.

Las variaciones en la cantidad y en el patrón de las lluvias de un año a otro son muy marcadas en "La Selva", pero generalmente se ven amortiguadas a nivel de la comunidad por respuestas fenológicas compensatorias de las plantas que tienen polinizadores comunes. Así el patrón de la floración a través del año es más constante a nivel de la comunidad que a nivel de las especies individuales, lo que representa un juego de recursos más predecible para los colibríes. Sin embargo, condiciones muy excepcionales, como una sequía muy severa en 1973, pueden romper este equilibrio. Su efecto en las poblaciones de los colibríes puede ser drástico y éstas pueden necesitar varios años para recuperarse.

REFERENCIAS

- Baker, H. G.**
1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*, 139: 877-883.
- Feinsinger, P.**
1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.*, 46: 256-291.
- Fogden, M. P.**
1972. The seasonality and population dynamics of tropical forest birds in Sarawak. *Ibis*, 114: 307-343.
- Frankie, G. W., H. G. Baker, & P. A. Opler.**
1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.*, 62: 881-919.
- Hainsworth, F. R. & L. L. Wolf**
1972. Crop volume, nectar concentration, and hummingbird energetics. *Comp. Biochem. Physiol.*, 42: 359-366.
- Holdridge, L. R.**
1967. *Life Zone Ecology*, 2a edición. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. T. Hathaway, T. Liang, & J. A. Tosi**
1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon Press, Oxford.
- Lack, D.**
1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.

- Linhart, Y. B.**
1973. Ecological and behavioral determinants of pollen dispersal in hummingbird-pollinated *Heliconia*. *Amer. Nat.* 107: 511-523.
- Lofts, B., & R. K. Murton**
1968. Photoperiodic and physiological adaptations regulating avian breeding cycles, and their ecological significance. *J. Zool. (Lond.)*, 155: 327-394.
- Payne, R. B.**
1973. Patterns and Control of molt, p. 103-155. *In* D. S. Farner y J. R. King (eds.). *Avian Biology*, v. 2, Academic Press. New York.
- Petriceks, J.**
1956. Plan de ordenación del bosque de Finca "La Selva", Tesis de maestría, I.I.C.A.-Turrialba, Costa Rica.
- Skutch, A. F.**
1950. The nesting seasons of Central American birds in relation to climate and food supply. *Ibis*, 92: 185-222.
- Skutch, A. F.**
1975. *The Life of the Hummingbird*. Crown Publishers, New York.
- Slud, P.**
1960. The birds of Finca "La Selva", a tropical wet forest locality. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 121: 49-148.
- Snow, B. K.**
1974. Lek behaviour and breeding of Guy's Hermit hummingbird. *Ibis*, 116: 278-297.
- Snow, D. W., & B. K. Snow**
1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica*. 49: 1-39.
- Snow, B. K., & D. W. Snow**
1972. Feeding niches of hummingbirds in a Trinidad valley. *J. Anim. Ecol.*, 41: 471-485.
- Stiles, F. G.**
1973. Food supply and the annual cycle of the Anna Hummingbird. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 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.**
1977. Coadapted competitors: the flowering seasons of hummingbird-pollinated plants in a tropical forest. *Science*, 198: 1177-1178.
- 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., & L. L. Wolf**
1973. Techniques for color-marking hummingbirds. *Condor*, 75: 244-245.
- Stiles, F. G., & L. L. Wolf**
1974. A possible circannual molt rhythm in a tropical hummingbird. *Amer. Nat.*, 108: 341-354.
- Stiles, F. G., & L. L. Wolf**
1979. The ecology and evolution of lek mating behavior in the Long-tailed Hermit hummingbird. *Monogr. Amer. Ornithol. Union*, 27: en prensa.
- Toledo, V. M.**
1975. La estacionalidad de flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México. *Biotropica* 7: 63-70.
- Ward, P.**
1969. The annual cycle of the yellow-vented Bulbul *Pycnonotus goiaver* in a humid equatorial environment. *J. Zool.*
- Wolf, L. L., F. G. Stiles, & F. R. Hainsworth**
1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *J. Anim. Ecol.*, 32: 349-379.

APENDICE 1

Los colibríes (familia Trochilidae) de Finca "La Selva", Costa Rica.

Especie	Categoría ¹	Abundancia ²
Ermitaños (Subfamilia Phaethorninae)		
<i>Eutoxeres aquila</i>	RP, RC	Poco común dic.-mayo, escaso el resto del año.
<i>Phaethornis superciliosus</i>	RP	Común a abundante todo el año.
<i>P. guy</i>	VP	muy escaso; aparece solamente jun-set.
<i>P. longuemareus</i>	RP	común a abundante todo el año.
<i>Threnetes ruckeri</i>	RP	poco común a común todo el año.
<i>Glaucis aenea</i>	RP	común todo el año.
No ermitaños (Subfamilia Trochilinae)		
<i>Amazilia amabilis</i>	RP	poco común a común todo el año.
<i>A. cyanura</i>	D	un sólo registro, por Slud (1960)
<i>A. tzacatl</i>	RP	común a abundante todo el año.
<i>Archilochus colubris</i>	D	migratorio de Norteamérica; un registro oct.
<i>Chalybura urochrysis</i>	RP	común todo el año
<i>Colibri delphinae</i>	VP	escaso; jul. y agos.
<i>Florisuga mellivora</i>	RC	común dic.-jul., ausente set.-nov.
<i>Helioaster longirostris</i>	RP?	muy escaso pero registrado durante todo el año.
<i>Heliothryx barroti</i>	RP	poco común todo el año.
<i>Hylocharis eliciae</i>	VP?	escaso, principalmente mayo-jul.
<i>Klais guimeti</i>	RP	común a poco común todo el año.
<i>Lophornis helenae</i>	V	ocasional pero no regular en varios meses.
<i>Microchera albocoronata</i>	VP	poco común a común jun.-oct.
<i>Popelairia conversii</i>	VP	escaso a poco común jul.-set.
<i>Phaeochroa cuvierii</i>	D	pocos registros, ene. a mayo.
<i>Thalurania furcata</i>	RP, RC?	común a abundante ene.-oct. poco común nov.-dic.

1. Categorías: RP = residente permanente; RC = residente durante la época de cría; VP = visitante posreproductivo; V = visitante (llega irregularmente de vez en cuando, no se queda mucho tiempo); D = divagante (sólo 1 a 5 registros).
2. Vea el texto para definiciones de las categorías de abundancia con respecto a los censos mensuales.

APENDICE 2

Principales plantas ornitófilas de Finca "La Selva", Costa Rica

Especie y familia ¹	Hábito ²	Visitadores ³ principales	Pico(s) de floración en un año "típico"
<i>Heliconia pognantha</i> (Musaceae)	H	E	ene-mar
<i>H. wagneriana</i> "	H	E	mar-abr
<i>H. mariae</i> "	H	NE	abr-jul
<i>H. mathiasii</i> (H-3) "	H	E	ago-oct
<i>H. latispatha</i> "	H	NE	jul
<i>H. imbricata</i> "	H	NE	jul-ago
<i>H. irrasa</i> (H-18) "	H	E	jul-ago
<i>H. umbrophila</i> (H-16) "	H	E	jul-ago
<i>H. sarapiquensis</i> (H-17) "	H	NE	ago-set
<i>Calathea lutea</i> (Marantaceae)	H	E	mar-abr
<i>Canna edulis</i> (Cannaceae)	H	E	irregular
<i>Costus ruber</i> (Zingiberaceae)	H	E	jun-jul
<i>C. malortieanus</i> "	H	E	set-oct
<i>Renalmia cernua</i> "	H	E, NE	may-jul
<i>R. aromatica</i> "	H	E	jul-ago
<i>R. exaltata</i> "	H	NE	may-jun
<i>Aechmea mexicana</i> (Bromeliaceae)	E	NE	dic-feb
<i>A. maria-reginae</i> "	E	NE	feb-mar
<i>A. magdalenae</i> "	H	E	jul-oct
<i>A. nudicaulis</i> "	E	NE	ene-mar
<i>A. pubescens</i> "	E	NE	mar-jun
<i>Tillandsia excelsa</i> "	E	NE	ene-feb?
<i>Guzmania minor</i> "	E	NE	feb-jun
<i>G. monostachia</i> "	E	NE	jun-jul
<i>G. scherziana</i> "	E	NE	may-set
<i>Erythrina cochleata</i> (Fabaceae)	A	NE	ago
<i>Malvaviscus arborea</i> (Malvaceae)	Ab	E	irregular; variable
<i>Passiflora vitifolia</i> (Passifloraceae)	B	E	feb-mar
<i>Stachytarpheta jamaicensis</i> (Verbenaceae)	Ab	NE	continua
<i>Cephaelis elata</i> (Rubiaceae)	Ab-Ar	NE	may-jun
<i>C. tomentosa</i> "	Ab	NE	continua; irregular
<i>Hamelia patens</i> "	Ar	NE	continua; irregular
<i>Pentagonia donnell-smithii</i> "	Ar	E	abr-jun
<i>Warszewiczia coccinea</i> "	A	NE	jun-jul
<i>Aphelandra aurantiaca</i> (Acanthaceae)	Ab	E	ago-set
<i>A. storkii</i> (<i>sinclairiana</i>) "	Ab	E	mar-may
<i>Odontonema callistachium</i> "	Ab	NE	mar-abr
<i>Razisea spicata</i> "	Ab	NE	oct

APENDICE 2 (Cont.)

Especie y familia ¹	Hábito ²	Visitadores ³ principales	Pico(s) de floración en un año "típico"
<i>Jacobinia umbrosa</i> "	Ab	E	ene-mar
<i>Alloplectus coriaceus</i> (Gesneriaceae)	E	NE	jul; set-dic
<i>Besleria robusta</i> "	Ab	NE, E	abr-jul
<i>B. columnioides</i> "	Ab	NE, E	abr-jul
<i>Columnea linearis</i> "	E	NE	mar-abr
<i>C. nicaraguensis</i> "	E	NE	mar-jun; set-dic.
Gesneriaceae esp. no ident. "	E	NE	feb-mar
<i>Schlegelia sulfurea</i> (Bignoniaceae)	B	NE	ene-mar?
<i>Satyria elongata</i> (Ericaceae)	E	NE	irregular
<i>Gurania leviana</i> (Cucurbitaceae)	B	NE, E	feb-mar
<i>G. costaricensis</i> "	B	NE	feb-abr

-
- Los nombres o números en paréntesis han sido utilizados en otras publicaciones más; los números de las *Heliconia* aparecen en ciertas figuras.
 - Hábito: H = hierba; E = epífita; A = árbol; Ar = arbolito; Ab = arbusto; B = bejuco
 - Incluye solamente a los *colibríes* que visitan tales flores, y no excluye la posibilidad de que la flor sea visitada, o hasta polinizada, por otras agencias. E = colibríes ermitaños; NE = colibríes no ermitaños.