

Uso diferencial de recursos entre dos especies de *Thraupis* en un ecosistema urbano

Differential use of resources between two *Thraupis* species in an urban ecosystem

Sebastian Serna-Muñoz ^{1,2}, Irina López-Montaña ¹, Sebastián Berrío-Montoya ^{1,3}, Julián David Alzate-Cano ^{1,2}
& Cornelio Andrés Bota-Sierra ^{1,2}

¹ Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

² Grupo de Entomología Universidad de Antioquia (GEUA), Medellín, Colombia

³ Grupo de Ecología y Evolución de Vertebrados (ECOEVO), Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia

* > sebastian.sernam1@udea.edu.co

DOI: 10.595517/oc.e613

Resumen

Recibido

8 de julio de 2024

Aceptado

16 de abril de 2025

Publicado

30 de junio de 2025

ISSN 1794-0915

Citación

SERNA-MUÑOZ, S., I. LÓPEZ-MONTAÑO, S. BERRÍO-MONTOYA, J.D. ALZATE-CANO & C.A. BOTA-SIERRA. 2025. Uso diferencial de recursos entre dos especies de *Thraupis* en un ecosistema urbano. *Ornitología Colombiana* 27:10-15 <https://doi.org/10.59517oc.e613>

En Colombia, se reportan tres especies del género *Thraupis*, siendo *T. episcopus* y *T. palmarum* las más comunes. Debido a su estrecha relación filogenética, y bajo la hipótesis de conservadurismo de nicho, es de esperar que mantengan características ecológicas similares, lo que podría conllevar a una fuerte competencia al encontrarse ambas especies en simpatria. Este estudio tuvo como objetivo registrar el comportamiento de estas especies para verificar la existencia de una segregación en el uso de recursos. Para ello se realizaron muestreos focales con registro continuo en el campus central de la Universidad de Antioquia, en donde se registraron: las actividades realizadas, hora, estrato vertical y sus recursos alimenticios. Para comparar las diferencias en el uso del hábitat y los recursos alimenticios se aplicaron pruebas U de Mann-Whitney y se calculó el índice de solapamiento de nicho. Se encontraron diferencias significativas en el uso del estrato vertical entre las especies. *T. palmarum* forrajea principalmente en el dosel, mientras que *T. episcopus* usa más los estratos medios y bajos. No hubo diferencias significativas en las horas de actividad, pero se observó que durante las primeras horas del día no se registraron eventos de alimentación, posiblemente debido a la disponibilidad de alimento en cebaderos del campus. Así mismo, aunque los hábitos alimenticios de ambas especies son muy similares, cada una emplea algunas especies exclusivas de plantas. Este estudio sugiere un particionamiento de nicho entre estas especies, similar a resultados encontrados en estudios con otras poblaciones, sin embargo, el uso de algunos recursos fue inverso en este caso, mostrando variabilidad en las estrategias de particionamiento de nicho y abriendo preguntas ligadas a los procesos que dan origen a estos fenómenos en diferentes entornos.

Palabras clave: actividad, alimentación, competencia, repartición de recursos, segregación de nicho

Abstract

In Colombia, three species of the genus *Thraupis* are reported, with *T. episcopus* and *T. palmarum* being the most common. Due to their close phylogenetic relationship, and under the hypothesis of niche conservatism, it is expected that they maintain similar ecological characteristics, which could lead to strong competition when both species are found in sympatry. The objective of this study was to record the behavior of these species to verify the existence of segregation in the use of resources. For this purpose, focal sampling with continuous recording was carried out at the central campus of the University of Antioquia, where the following was recorded: activities carried out, the time of day, the vertical stratum and the used food resources. To compare differences in habitat use and food resources, Mann-Whitney U tests were applied, and the niche overlap index was calculated. Significant differences were found in the use of the vertical stratum among species. *T. palmarum* forages mainly in the canopy, while *T. episcopus* uses more of the middle and lower stratum. There were no significant differences in the hours of activity, but it was observed that during the early hours of the day no feeding events were recorded, possibly due to the availability of food in feeders. Furthermore, although the feeding habits of both species are very similar, each consumes some exclusive plant species. This study suggests a niche partitioning between these species, similar to results found in studies with other populations, however, the use of some resources was inverse in this case, showing variability in niche partitioning strategies and opening questions linked to the processes that give rise to these phenomena in different environments.

Key words: activity, competition, feeding, niche segregation, resource allocation



Introducción

La partición del nicho de especies similares en simpatria es un fenómeno de importancia para explicar la alta biodiversidad en los trópicos (Cronholm 1999). El desplazamiento ecológico de caracteres es una de las posibles respuestas en estos casos. Aunque este fenómeno fue propuesto por Darwin como uno de los mecanismos para explicar la generación de nuevas especies, es bastante difícil probar que ha sucedido (Darwin 1859, Losos 2009). La complejidad estructural observada en el gradiente vertical de los bosques tropicales podría facilitar la segregación en el aprovechamiento de recursos (Cronholm 1999). Aunque en los parches urbanos dicha complejidad se ve limitada, estos ambientes ofrecen la posibilidad de observar dinámicas que permiten la co-ocurrencia de especies cercanas.

Entre las múltiples especies que habitan los entornos urbanos podemos encontrar algunos representantes del género *Thraupis*, compuesto por siete especies, todas ellas con distribución neotropical (Winkler *et al.* 2020). Para Colombia se reportan tres de estas (Echeverry-Galvis *et al.* 2022): *Thraupis glaucocolpa*, *T. episcopus* y *T. palmarum*. No obstante, la primera se encuentra restringida a la porción norte del país (Hilty 2020a), mientras que las dos últimas están ampliamente distribuidas en el territorio. *Thraupis episcopus* se encuentra en elevaciones medias y bajas de las regiones Pacífico, Caribe, Andina y parte de la Orinoquía (Hilty 2020b) mientras *T. palmarum* ocurre en prácticamente todo el territorio nacional, a excepción del norte del departamento de La Guajira (Hilty 2020c), debido a la cercana relación filogenética entre estas dos especies, bajo la hipótesis de conservadurismo de nicho se espera que mantengan características ecológicas similares, lo que podría conllevar a una fuerte competencia (Wiens *et al.* 2010). Ambas especies son generalistas, tienen su cota altitudinal superior alrededor de los 2600 msnm y se han adaptado con éxito a diversos entornos, incluyendo los urbanos, donde coexisten (Osorio-Méndez & Marín-Gómez 2016).

Thraupis es considerado un grupo monofilético en el que *T. palmarum* y *T. episcopus* se encuentran

estrechamente relacionadas (Cueva *et al.* 2022), por lo que se espera que mantengan características ecológicas similares (Pyron *et al.* 2015); esto podría dar lugar a una coexistencia condicionada por la competencia entre ellas. En este contexto, se anticipa la presencia de un particionamiento de nicho, utilizando recursos similares de forma diferente, de manera que reduce la probabilidad de exclusión competitiva entre ambas especies, en las áreas de coexistencia (Moraes *et al.* 2021, Rockwood 2015). Bajo esta premisa, Osorio-Méndez & Marín-Gómez (2016) encontraron diferencias en el comportamiento de forrajeo entre *T. episcopus* y *T. palmarum* en un área urbana del municipio de Armenia, Colombia, que podrían reducir la competencia interespecífica. Con esto en consideración, este estudio tuvo como objetivo comparar el comportamiento de estas especies en otro entorno urbano, observando factores similares a los ya mencionados por el estudio de Osorio-Méndez & Marín-Gómez (2016) y otros aspectos del nicho ecológico para evaluar la existencia de segregación entre ambas especies y su posible variabilidad en otro contexto geográfico y temporal.

Materiales y métodos

Entre los meses de abril y mayo del 2023 se realizaron 17 horas no consecutivas de muestreo en el campus central Ciudad Universitaria de la Universidad de Antioquia, ubicado en la zona urbana de la ciudad de Medellín, Colombia, este se encuentra aproximadamente a 1.450 msnm, en la categoría de zona de vida de Holdridge correspondiente a bosque húmedo premontano (bh-PM) (Espinal 1985). Si bien el campus se encuentra altamente urbanizado, de sus casi 29 hectáreas, 15 corresponden a áreas verdes principalmente de parques con alta cobertura arbórea.

Para la toma de los datos, el campus se dividió en cinco cuadrantes de la misma área aproximadamente (~ 5,45 ha) y para cada evento de muestreo se seleccionó un cuadrante aleatorio donde se realizaron observaciones de una hora por cuadrante, por parte de observadores individuales, usando muestreo focal de registro continuo (Bateson & Martin 2021) siguiendo a cada individuo por un tiempo máximo de

5 minutos como es recomendado por Ralph *et al.* (1996) y excluyendo observaciones en cebaderos. Se registró si el individuo fue observado alimentándose, perchándose, acicalándose, peleando, transportando ramas o vocalizando, para esta última se consideraron todos los tipos de vocalización; la hora de cada actividad; el estrato vertical aproximado medido con referencia a las estructuras adyacentes con un valor máximo de 5 metros; y adicionalmente, en caso de presentarse comportamientos de alimentación o pelea, se anotaron las especies involucradas.

Para analizar posibles variaciones entre ambas especies en el uso del estrato vertical se usó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney para datos continuos no normales (prueba de Lilliefors con $p < 0,05$), mientras que para evaluar las diferencias en los patrones de actividad diarios se usaron pruebas de homogeneidad para datos circulares de Mardia-Watson-Wheeler. Para evaluar el uso de recursos alimenticios se contabilizó el número de observaciones de consumo de cada recurso y con éste se construyó una red de interacciones. Posteriormente, se calculó el índice de sobrelapamiento de nicho de Horn-Morisita (Southwood & Henderson 2000). Todos los análisis se realizaron en R versión 4.3.0 empleando los paquetes stats (R Core Team 2023), bipartite (Dormann *et al.* 2009; Dormann 2011) y circular (Agostinelli & Lundr 2023).

Resultados y discusión

Fueron recopilados 54 registros de *T. episcopus* y 43 de *T. palmarum*. A partir de estos se encontraron diferencias significativas en las medias de las alturas observadas para ambas especies ($U=917,5$; $p=0,035$). *T. palmarum* se encontró más asociado a estratos altos en el dosel mientras que *T. episcopus*, si bien también se puede encontrar en estas alturas, hace un mayor uso de los estratos medios y bajos (Fig. 1). Tal patrón no se mantiene en otros ecosistemas urbanos de Colombia, donde se ha reportado una preferencia de *T. palmarum* por los estratos medios y un uso similar del dosel en ambas especies (Osorio-Méndez & Marín-Gómez 2016); de la misma manera, estos resultados difieren de observaciones en entornos



Figura 1. Alturas donde se registraron ambas especies de *Thraupis*.

naturales donde se ha registrado poca diferencia en el uso de los estratos verticales en estas dos especies (Snow & Snow 1971). Sin embargo, la segregación vertical de especies cercanamente emparentadas en ambientes urbanos también ha sido encontrada por otros autores (Re *et al.* 2024). Con el fin de comprender con una mayor resolución espacial la segregación vertical de ambas especies, se sugiere realizar mediciones de altura hasta un valor máximo mayor para futuros estudios, si bien la utilizada fue adecuada para mapear el uso de estratos por *T. episcopus*, resultó insuficiente para *T. palmarum* que estuvo la mayor parte del tiempo por encima de 5 m.

Se registraron más de diez eventos para cada especie en las actividades de alimentación, vocalización y percha; aunque en ninguna de estas se encontraron diferencias significativas en los patrones temporales (Fig. 2; pruebas de Mardia-Watson-Wheeler con $p > 0,05$). Es destacable que durante las primeras horas del día no se registraron eventos de alimentación a diferencia de otras actividades como vocalizaciones, ello podría deberse a la presencia de cebaderos dentro del campus que se reabastecen durante la mañana, desplazando el comportamiento de las aves hacia la alimentación en esos puntos del campus. Durante el tiempo que los cebaderos permanecen con alimento los comportamientos de forrajeo de estas especies se verían temporalmente suprimidos (Brittingham & Temple 1992, Echeverry-Galvis *et al.* 2024).

Se observó el uso de seis especies vegetales como fuente de alimento por parte de cada ave, además de pequeños artrópodos que no fueron identificados

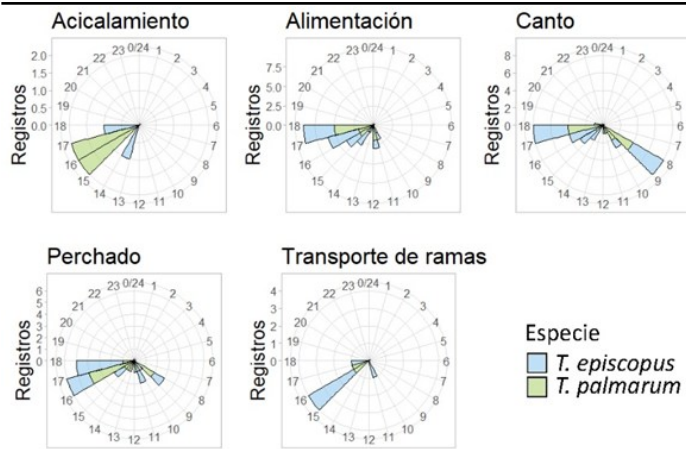


Figura 2. Actividad diaria discriminada de las dos especies de *Thraupis*.

debido a las dificultades para su determinación a distancia. La dieta de ambas especies es similar, con un índice de sobrelapamiento de nicho del 0,73. La similitud de ambas especies en sus hábitos de forrajeo se ha reportado ampliamente en la literatura (Hilty 2020b, Hilty 2020c). Aunque cada una usa al menos cinco especies de plantas exclusivas como alimento (Fig. 3), la mayoría de su dieta está constituida por semillas de árboles de yarumo (*Cecropia* sp.). En otro ecosistema urbano de Colombia, Osorio-Méndez & Marín-Gómez (2016) reportaron la importancia de esta especie en la dieta de ambas aves; alimentándose incluso de sus peciolas. La mayoría de las plantas consumidas por ambas especies son introducidas, a excepción de *Pachira insignis*, *Pithecellobium dulce*, *Cecropia* sp. y *Cecropia peltata* (POWO 2025); el uso de especies no nativas como alimento es similar para las dos aves y representa cerca del 50% de los eventos de alimentación observados. Otro recurso alimenticio importante para ambas especies fueron los artrópodos, los cuales representaron una mayor proporción de la dieta de *T. episcopus* que de *T. palmarum*. Respecto a estos, estudios similares han encontrado justamente lo contrario, una mayor tendencia al consumo de artrópodos en *T. palmarum* tanto en bosques (Snow & Snow 1971) como en entornos urbanos (Osorio-Méndez & Marín-Gómez 2016).

Los comportamientos antagonistas interespecíficos se han propuesto como un mecanismo importante en el proceso de particionamiento de nicho, permitiendo

ajustar este a variaciones en la estructura del hábitat y su uso por otras especies (Edgington & Edgington 2008). En este trabajo se registraron interacciones agresivas involucrando ambas especies de *Thraupis*, aunque no entre estas dos, *T. episcopus* se observó en una ocasión siendo desplazado por *Turdus ignobilis*, mientras que *T. palmarum* fue desplazado por *Pyrocephalus rubinus*. Robinson & Terborgh (1995) encontraron mayor frecuencia de interacciones agonistas entre especies congénicas con territorios sin sobrelapamiento que para especies con sobrelapamiento parcial o total, quizá debido a que la competencia entre especie simpátricas conduciría a la exclusión de alguna de ellas (Mayr 1963, Wilson & Cresswell 2009).

La partición del nicho de especies similares en simpatria es un fenómeno de importancia para explicar la alta biodiversidad en los trópicos (Cronholm 1999). Así mismo, son diversas las particularidades de este proceso entre especies y lugares, con casos como el de *Myiothlypis leucoblepharus* y *B. culicivorus* quienes presentan segregación vertical dependiente del clima (de Mendonça-Lima *et al.* 2004). Por su parte la segregación de recursos alimenticios se ha evidenciado incluso en especies congénicas, como *Otus elegans* que, en presencia de *O. semitorques*, restringe la variedad en su dieta (Toyama & Saitoh 2011); o el de *Leptotila rufaxilla* y *L. verreauxi* que en simpatria muestran similitudes isotópicas bajas (Navarro *et al.* 2023). No obstante, la presencia de otros competidores y variaciones ambientales pueden modificar el resultado de este proceso, por lo que las estrategias de particionamiento de nicho entre dos especies están sujetas a variabilidad. Los resultados de este estudio contrastan con observaciones previas realizadas en una región geográfica similar ubicada sobre la misma rama de la Cordillera de los Andes (Osorio-Méndez & Marín-Gómez 2016), aun cuando ambos trabajos se realizaron en áreas con zonas de vida similares, las dos especies de *Thraupis* difieren en algunos de los ejes de su nicho.

Este trabajo evidencia la contingencia de las estrategias de particionamiento de nicho, mostrando que no hay una ruta predeterminada que deban

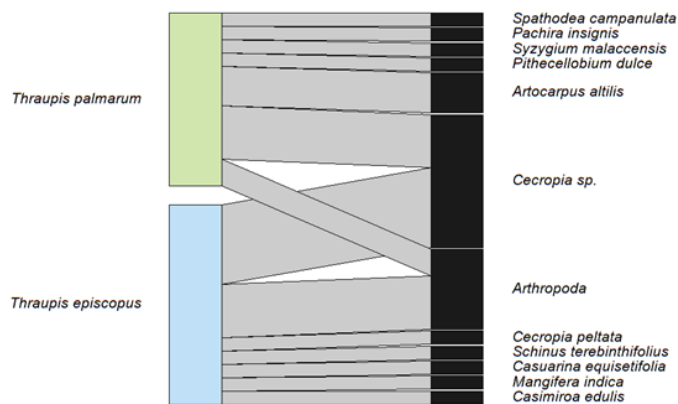


Figura 3. Red de interacciones entre cada una de las dos especies de *Thraupis* y los recursos alimenticios usados por estas. Líneas más gruesas representan mayor número de registros de la interacción.

seguir las poblaciones en todos los escenarios, sino que más bien esto parece variar oportunistamente de acuerdo con los recursos que ofrece el ambiente. En esta línea de pensamiento, las variaciones estacionales en disponibilidad de recursos pueden moldear también la dinámica de esta segregación (Hasiu *et al.* 2009), por lo que las diferencias encontradas con el estudio de Osorio-Méndez & Marín-Gómez (2016) podrían deberse en parte a la variabilidad de alimentos durante las épocas del año muestreadas en cada trabajo. Este estudio arroja luces sobre el particionamiento de nicho y el uso del hábitat urbano por dos especies de aves comunes en Colombia permitiendo comprender de mejor manera la coexistencia de ambas a pesar de sus similitudes tanto filogenéticas como morfológicas y etológicas. Se sugiere más estudios a futuro usando nuevas poblaciones en otras regiones —donde el contexto ecológico, ya sea por el tipo de hábitat o abundancia de alimentos, sea contrastante—, así mismo como repetirlo durante otras épocas del año para tratar de dilucidar la existencia de algún patrón en el particionamiento de los recursos, además de tratar de implementar experimentos enfocados a responder preguntas complejas como ¿existe capacidad de aprendizaje de comportamientos de forrajeo en *Thraupis* o estos comportamientos están genéticamente predeterminados?

Agradecimientos

Al curso de Ecología de Poblaciones del Instituto de

Biología de la Universidad de Antioquia que nos motivó y generó el espacio para desarrollar este proyecto.

Literatura citada

- AGOSTINELLI, C. & U. LUNDR. 2023. R package 'circular': Circular Statistics (version 0.5-0). <https://CRAN.R-project.org/package=circular>
- BATESON, M. & P. MARTIN. 2021. Measuring Behaviour: An Introductory Guide. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- BRITTINGHAM, M.C. & S.A. TEMPLE. 1992. Use of winter feeders by Black-Capped Chickadees. The Journal of Wildlife Management 56(1):103-110. <https://doi.org/10.2307/3808797>
- CRONHOLM, M. 1999. Vertical niche partitioning between Gray-breasted wood-wrens (*Henicorhina leucophrys*) and Ochraceous wrens (*Troglodytes ochraceus*). Tropical Ecology and Conservation [Monteverde Institute] 683.
- CUEVA, D., G.A. BRAVO & L.F. SILVEIRA. 2022. Systematics of *Thraupis* (Aves, Passeriformes) reveals an extensive hybrid zone between *T. episcopus* (Blue-gray Tanager) and *T. sayaca* (Sayaca Tanager). PLOS ONE 17 (10):e0270892. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0270892>
- DARWIN, C. 1859 On the Origin of Species by Means of Natural Selection. John Murray, London.
- MENDONÇA-LIMA, A., S.M. HARTZ & A. KINDEL. 2004. Foraging behavior of the White-browed (*Basileuterus leucoblepharus*) and the Golden-crowned (*B. culicivorus*) warblers in a semideciduous forest in southern Brazil. Ornithologia Neotropical, 15(1):5-15.
- DORMANN, C.F. 2011. How to be a specialist? Quantifying specialization in pollination networks. Network Biology 1 (1):1-20.
- DORMANN, C.F., J. FRÜND, N. BLÜTHGEN & B. GRUBER. 2009. Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. <https://publications.goettingen-research-online.de/handle/2/61194>
- ECHEVERRY-GALVIS, M.A., O. ACEVEDO-CHARRY, J.E. AVENDAÑO, C. GÓMEZ, F.G. STILES, F.A. ESTELA & A.M. CUERVO. 2022. Lista oficial de las aves de Colombia 2022: Adiciones, cambios taxonómicos y actualizaciones de estado. Ornithología Colombiana 22:25-51. <https://doi.org/10.59517/oc.e548>
- ECHEVERRY-GALVIS, M.A., N. TÉLLEZ-COLMENARES, L. RAMÍREZ-URIBE, J.S. CORTES-CANO, F.A. ESTELA & A. RICO-GUEVARA. 2024. Potential effects of artificial feeders on hummingbirds-plant interactions: are generalizations yet possible?. Ornithología Colombiana 25:2-18. <https://doi.org/10.59517/oc.e576>
- EDINGTON, J.M. & M.A. EDINGTON. 1983. Habitat partitioning and antagonistic behaviour amongst the birds of a West African scrub and plantation plot. Ibis, 125(1): 74-89. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.1983.tb03085.x>
- ESPINAL, L.S. 1985. Geografía ecológica del Departamento de Antioquia (zonas de vida (formaciones vegetales) del Departamento de Antioquia). Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín 38(1):5-106.
- HASUI, E., V. SOUZA DA MOTA GOMES, M.C. KIEFER, J. TAMASHIRO & W.R. SILVA. 2009. Spatial and seasonal variation in niche partitioning between blue manakin

- (*Chiroxiphia caudata*) and Greenish schiffornis (*Schiffornis virescens*) in southeastern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 44(3):149-159. <https://doi.org/10.1080/01650520903381729>
- HILTY, S. 2020A. Glaucous Tanager (*Thraupis glaucocolpa*). Versión 1.0. en: J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (eds.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. <https://doi.org/10.2173/bow.glatan1.01>
- HILTY, S. 2020B. Blue-gray Tanager (*Thraupis episcopus*). Versión 1.0. en: J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (eds.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. <https://doi.org/10.2173/bow.bugtan.01>
- HILTY, S. 2020C. Palm Tanager (*Thraupis palmarum*). Versión 1.0. en: J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (eds.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. <https://doi.org/10.2173/bow.paltan1.01>
- LOSOS, J.B. 2000. Ecological character displacement and the study of adaptation. Proceedings of the National Academy of Sciences 97(11):5693-5695.
- MAYR, E. 1963. Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, EE. UU. <https://doi.org/10.4159/harvard.9780674865327>
- MORAES, C.G., J. HEGG, T. GIARRIZZO & M.C. ANDRADE. 2021. Feeding behavior and trophic niche partitioning between coexisting river otter species. Hydrobiologia 848(1):4167-4177. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04614-w>
- NAVARRO, A.B. J.A. BOGONI, M.Z. MOREIRA & L.F. SILVEIRA. 2023. Intraguild niche partitioning in granivorous birds from the late past. Avian Research, 14, 100075. <https://doi.org/10.1016/j.avrs.2023.100075>
- OSORIO-MÉNDEZ, J. & O. MARÍN-GÓMEZ. 2016. Comportamiento de forrajeo del Azulejo común (*Thraupis episcopus*) y el Azulejo Palmero (*T. palmarum*) en un área urbana en la Cordillera Central de Colombia. Boletín SAO 25(1-2):12-16.
- POWO. 2025. Plants of the World Online. Royal Botanic Gardens, Kew. <https://powo.science.kew.org/>
- PYRON, R.A., G.C. COSTA, M. PATTEN & F.T. BURBRINK. 2015. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. Biological Reviews 90 (4):1248-1262. <https://doi.org/10.1111/brv.12154>
- RALPH, C.J. G.R. GEUPEL, P. PYLE, T.E. MARTIN, D.F. DESANTE, & B. MILÁ. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany, California, Estados Unidos.
- RE, A.J., A.M. ROGERS, H.P. POSSINGHAM & S. KARK. 2024. Bird Utilisation of Vertical Space in Urban Environments. Diversity 17(1):16. <https://doi.org/10.3390/d17010016>
- R CORE TEAM. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- ROBINSON, S.K. & J. TERBORGH. 1995. Interspecific Aggression and Habitat Selection by Amazonian Birds. Journal Of Animal Ecology, 64(1): 1-11. <https://doi.org/10.2307/5822>
- ROCKWOOD, L.L. 2015. Introduction to population ecology. Wiley-Blackwell, N. J., USA.
- SNOW, D.W. & B.K. SNOW. 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. The Auk 88 (2):291-322.
- SOUTHWOOD, T.R.E. & P.A. HENDERSON. 2000. Ecological methods. Wiley-Blackwell, N. J., USA.
- TOYAMA, M. & T. SAITOH. 2011. Food-niche differences between two syntopic scops-owls on Okinawa Island, Japan. Journal of Raptor Research, 45(1), 79-87. <https://doi.org/10.3356/JRR-09-82.1>
- WIENS, J.J., D.D. ACKERLY, A.P. ALLEN, B.L. ANACKER, L.B. BUCKLEY, H.V. CORNELL, E.I. DAMSCHEN, T. JONATHAN DAVIES, J.A. GRYTNES, S.P. HARRISON, B.A. HAWKINS, R.D. HOLT, C.M. MCCAIN & P.R. STEPHENS. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. Ecology Letters, 13, 1310-1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>
- WILSON, J.M. & W.R. CRESSWELL. 2007. Identification of potentially competing Afrotropical and Palaearctic bird species in the Sahel. Ostrich, 78(2): 363-368. <https://doi.org/10.2989/ostrich.2007.78.2.39.119>
- WINKLER, D.W., S.M. BILLERMAN & I.J. LOVETTE. 2020. Tanagers and Allies (Thraupidae). Versión 1.0. en: S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, & T. S. Schulenberg (eds.). Birds of the World. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. <https://doi.org/10.2173/bow.thraup2.01>