

Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Escuela de Ciencias

Profesor Patrocinante

Dr. Mauricio Soto Gamboa Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas Facultad de Ciencias

"OCURRENCIA DE CANTO DE PICAFLOR CHICO (Sephanoides sephaniodes)
COMO MEDIDA DE ACTIVIDAD EN RESPUESTA A LA TEMPERATURA E
INDUCCION AL SOPOR."

Seminario de Graduación presentado como parte de los requisitos para optar al **Grado de Licenciada en Ciencias Biológicas**.

DANIELA ANDREA OVANDO WIEHOFF

VALDIVIA - CHILE

2016

AGRADECIMIENTOS

Mediantes estas palabras quiero agradecer a mi profesor patrocinante Dr. Mauricio Soto por su constante apoyo, paciencia y entrega de sus valiosos conocimientos durante todo este proceso.

A mis amigos y compañeros de laboratorio por su ayuda, por compartir sus conocimientos y por apoyarme en mis momentos de crisis y estrés. Especialmente por los buenos momentos que compartimos, por las risas y por las conversaciones que hicieron que todo este proceso fuera más entretenido.

A mis amigos de la vida por su amistad y apoyo incondicional. Muchos de ustedes a la distancia.

A Pablo por estar siempre conmigo. Por ayudarme a creer en mi misma, por su amor y entrega durante todos estos años.

A mi familia por su entrega y apoyo incondicional durante todo el desarrollo de mi carrera universitaria. A mis padres les agradezco su esfuerzo infinito, por creer en mí siempre, y por no dejar que me rindiera. A mis abuelos por sus sabios consejos, por escucharme y regalonearme. A mis hermanos por siempre confiar en mí. No fue fácil, pero todo esfuerzo tiene su recompensa. Si no fuera por ustedes no estaría aquí. Éste logro es tanto mío como de ustedes.

ÍNDICE

1Resumen		4
1.1Summary.		5
2Introducción		6
2.1Antecedentes bibli	ográficos.	6
2.2Hipótesis.		9
2.3Objetivo general.		9
2.4Objetivos específic	cos.	9
3Materiales y métodos.		10
3.1Sitio de Estudio.		10
3.2Sensores Remoto	S.	10
3.3Reconocedor de v	ocalizaciones.	11
3.4Análisis de datos.		13
4Resultados.		14
4.1Análisis de GLMM		14
4.1.1Análisis de voca	lizaciones de contacto.	14
4.1.2Análisis de voca	lizaciones de contacto diurno.	16
4.1.3Análisis de voca	lizaciones de contacto nocturno.	18
4.1.4Análisis de voca	lizaciones territoriales diurnos.	21
5Discusión		24
6 -l iteratura citada		27

1.- RESUMEN

La comunicación acústica, es uno de los componentes principales en procesos como la elección de pareja, la defensa territorial y el reconocimiento entre individuos. Sin embargo, existen ciertas restricciones en la comunicación a nivel de individuo, que pueden estar asociadas a características fisiológicas. Por ejemplo, las especies endotérmicas poseen una característica que podría afectar el comportamiento y restringir la comunicación. Este tipo de organismos requieren mantener su temperatura constante a partir de fuentes endógenas de producción de calor lo que implica un requerimiento de energía. En casos extremos, algunas aves y mamíferos de pequeño tamaño las reservas energéticas no permiten suplir los requerimientos energéticos durante los periodos de receso. Como estrategia de ahorro energético, este tipo de organismos utiliza el sopor, que corresponde a un estado de letargo fisiológico donde se minimiza el funcionamiento del organismo y se reduce la temperatura corporal. En este trabajo se utilizó como modelo de estudio el Picaflor chico (Sephanoides sephaniodes) el cual su pequeño tamaño hace que tenga una alta demanda energética, lo que hace que se someta a sopor. Se evaluó como los diversos factores que podrían influir en el balance energético que pudieran inducir a sopor, tales como la temperatura ambiental, la estacionalidad y el ritmo circadiano, podrían afectar la ocurrencia de canto (contacto y territorial) utilizada como medidor de actividad. Se analizaron 2711 grabaciones en un año de muestreo en la Reserva Costera Punta Curiñanco ubicada a 45 kilómetros de la ciudad de Valdivia. Los resultados obtenidos sugieren que existen efectos significativos en la temperatura ambiente, ritmo circadiano y estacionalidad con respecto a la presencia de canto de S. sephaniodes. Sin embargo no se puede determinar con certeza si estas variables están relacionadas con el estado de sopor.

1.1 SUMMARY

Acoustic communication is one of the main components in processes such as choice of partner, territorial defense and recognition between individuals. However, there are certain restrictions on communication at the individual level, which may be associated with physiological characteristics. For example, endothermic species have a characteristic that could affect behavior and restrict communication. This type of organisms require to maintain their constant temperature from endogenous sources of heat production implying a requirement of energy. In extreme cases, some small birds and mammals the energy reserves do not allow to meet the energy requirements during the recess periods. As an energy saving strategy, this type of organisms uses sopor, which corresponds to a state of physiological lethargy where the functioning of the organism is minimized and body temperature is reduced. In this work the small hummingbird (Sephanoides sephaniodes) was used as a study model, which its small size causes that it has a high energy demand, which causes that it undergoes to topor. It was evaluated how the various factors that could influence the energy balance that might induce sleep, such as environmental temperature, seasonality and circadian rhythm, could affect the occurrence of song (contact and territorial) used as an activity meter. 2711 recordings were analyzed in one year of sampling in the Punta Curiñanco Coastal Reserve located 45 kilometers from Valdivia. The results obtained suggest that there are significant effects on the ambient temperature, circadian rhythm and seasonality with respect to the presence of S. sephanoides singing. However, it is not possible to determine with certainty if these variables are related to the state of torpor.

2.- INTRODUCCIÓN

2.1 Antecedentes bibliográficos:

La comunicación acústica es parte de varios aspectos del comportamiento, como la elección de pareja, la defensa territorial y el reconocimiento entre individuos. Éstas señales acústicas son características para cada especie (Catchpole *et al.*, 2008), siendo la base para el establecimiento de relaciones sociales y permite la interacción entre individuos (Shaefer *et al.*, 2011). Sin embargo, esta puede variar dependiendo de su propagación (Morton, 1975) o en su estructura dentro de un mismo individuo, ya sea en el contexto de la defensa territorial o como una interacción entre ellos. (Morton *et al.*, 2011).

El comportamiento está estrechamente relacionado con la forma en que las especies se comunican. En el caso de las aves, utilizan señales acústicas en forma de vocalizaciones asociadas al reconocimiento a nivel de especie, territorialidad y búsqueda de pareja, las que se encuentran estrechamente relacionados con su éxito reproductivo y supervivencia (Catchpole et al., 2008). No obstante, existen ciertas restricciones en la comunicación, específicamente en la propagación de señales acústicas las que pueden ser a nivel de individuo (Morton, 1975) que están asociadas a características fisiológicas o mecánicas que le impidan producir y emitir una señal, o también factores ambientales que pueden estar asociadas al clima, temperatura, humedad relativa o ruido ambiente (Brenowitz, 1982). Una característica fisiológica, que podría afectar el comportamiento y restringir la comunicación, son las que poseen las especies endotérmicas, los cuales requieren regular su temperatura de forma constante, lo que significa un gasto de energía mayor en comparación con otras especies (Bicudo 1996). Por lo tanto, dependiendo de

sus requerimientos energéticos, necesitan entrar en un estado de adormecimiento conocido como estado de sopor en el cual su tasa metabólica disminuye, y su temperatura corporal baja considerablemente, lo que le sirve como un ahorro de energía sustancial al reducir los gastos de energía durante la noche (Kruoger *et al.*, 1982)

Una familia que pone a prueba los límites de la fisiología endotérmica son los Trochilidae, el cual su tamaño extremadamente pequeño hace que tenga una alta demanda energética (Powers, 1994). Sus costos de termorregulación es de 40 a 60% de su presupuesto total de su energía diaria (Wolf et al. 2000). Se caracterizan por tener costos extremadamente altos de alimentación (Suárez y Winter 1998) y un estilo de vuelo característico, en el cual el enfriamiento por convección producida por sus aleteos rápidos puede exacerbar la perdida de calor (Chai et al., 1998). Por lo tanto, el gasto de energía es muy alta, lo cual se someten a estado de sopor cuando existe deficiencia de energía, bajas temperaturas (Kruger, 1982), cuando la disponibilidad de alimento disminuye (Hiebert 1991) y dependiendo de las diferentes estaciones relacionado con la migración (Hiebert 1990).

Otro factor que podría influenciar en las reservas de energía, es la territorialidad que caracteriza a estas aves (Ewald *et al.*, 1978), lo que conlleva a mantener su territorio libre de competidores mediante la realización de persecuciones y de vocalizaciones de tipo territorial que son de alto costo energético (Powers y Conley 1994).

Sin embargo, el estado de sopor también puede traer consecuencias negativas como la susceptibilidad a la depredación (Hainsworth *et al.*, 1977), la alteración de los patrones de sueño y principalmente la inactivación total del individuo, la cual sería la principal causa de una restricción en la comunicación (Hiebert, 1990),

El sopor además está relacionado con falta de coordinación motora y con la falta de respuesta a la estimulación externa (Withers 1992), por lo que el picaflor en sopor profundo no responde a un estímulo externo, por lo que no existiría un patrón de actividad constante, habiendo ausencia de cualquier tipo de vocalización (Shleucher, 2004)

En relación a lo anterior, el modelo de estudio de ésta investigación es el Picaflor Chico (*Sephanoides sephaniodes*). Una especie que habita en diversas zonas, con temperaturas muy variadas y su distribución va desde la Región de Atacama a Tierra del fuego y en la costa en la Isla Robinson Crusoe.

En el contexto territorial, los machos establecen lugares de alimentación y los defienden activamente mediante vocalizaciones y persecuciones (González-Gomez *et al* 2006, 2009). Dentro de estas vocalizaciones, se pueden reconocer al menos dos tipos:

1) Vocalizaciones de territorialidad o enfrentamiento, en donde se destacan por ser agudas, moduladas y de larga duración (más de 2 segundos). 2) Vocalizaciones de contacto, que se caracterizan por ser monotónicos, con solo un elemento de corta duración (menos de 0.5 segundos) que se puede repetir a intervalos de tiempo relativamente constante (Soto-Gamboa. Com pers.).

A partir de esto, en este trabajo se pretende determinar cómo diversos factores que podrían influir en el balance energético e induciendo a sopor, tales como la temperatura ambiental, la estacionalidad y el ritmo circadiano (día – noche), podrían afectar la ocurrencia de canto del picaflor chico (*S. sephaniodes*) utilizada como medida de actividad.

2.2 Hipótesis:

La capacidad del picaflor chico (Sephanoides sephaniodes) de entrar en sopor está asociado a factores que influyen en su balance energético. De esta forma, es de esperar que la variación de la temperatura, la estacionalidad y el ritmo circadiano afecte su actividad diaria (induciendo a sopor) lo cual restringe la ocurrencia de patrones de vocalización.

2.3 Objetivo General:

Evaluar de qué manera influye la temperatura, el ritmo circadiano y la estacionalidad, en la ocurrencia de canto del picaflor chico *Sephanoides sephaniodes*.

2.4 Objetivos Específicos:

- 1.- Determinar si la ocurrencia de cantos como medida de actividad se ve afectada por la temperatura ambiente.
- 2.-Determinar si el ritmo circadiano (día-noche) afecta la ocurrencia de canto.
- 3.-Determinar si la ocurrencia de canto se ve influenciada por la estacionalidad.

3.- MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio de estudio.

El sitio de estudio, está ubicado en la localidad costera Curiñanco, en la cual se encuentra la Reserva Costera Punta Curiñanco, ubicada a unos 45 kilómetros de la ciudad de Valdivia. Esta reserva, es una iniciativa de conservación de CODEFF que desde el año 2000 busca conservar la biodiversidad del lugar, promoviendo la investigación y el ecoturismo. Cuenta con una superficie de 80 hectáreas, las cuales se puede acceder mediante senderos habilitados en los que se puede observar diversa flora y fauna endémica del sector.

3.2 Sensores Remotos.

Para la grabación de las vocalizaciones, se instalaron un total de 6 sensores remotos (Songmeter SMII Wildlife Acoustic Co), los cuales fueron colocadas en el área de estudio entre el mes de junio del 2010 y mayo del año 2011 (Fig 1.). Cada sensor fue instalado como puntos fijos a una distancia mínima de 1 kilómetro de distancia para así evitar una posible estimación de la ocurrencia/abundancia de especies de aves. Cada grabación registró un total de 10 minutos, las cuales se repitieron cada una hora durante 10 días.

En total, se analizaron 2711 grabaciones por equipo. La temperatura ambiente fue medida en forma simultánea utilizando dataloggers integrados a los mismos equipos de grabación acústica (Songmeter SMII). Al finalizar la etapa de muestreo, se retiraron los sensores remotos, los cuales cada uno contiene una tarjeta de memoria con los registros de las grabaciones y temperaturas obtenidas.

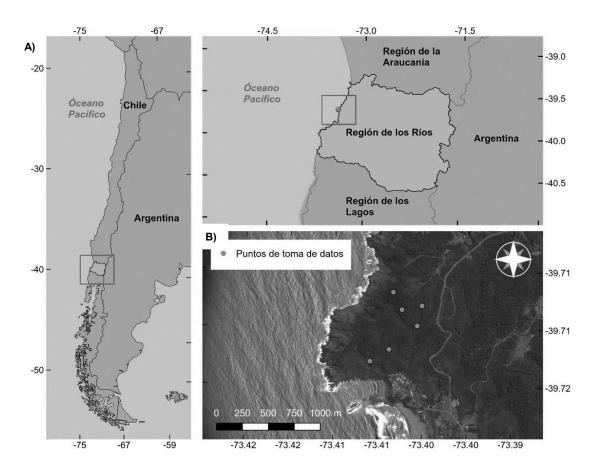


Figura 1. a) Ubicación geográfica del sitio de estudio. b) Ubicación de cada equipo dentro del sitio de estudio

3.3 Reconocedor de vocalizaciones.

Las grabaciones fueron analizadas en el software de sonido Songs Scope Wildlife Acoustics Co, el cual identificó los diferentes tipos de vocalización (contacto y territorial) del picaflor chico (*S. sephaniodes*), mediante el análisis espectral del sonograma obtenido y de la frecuencia medida en Hertz. (Figuras 2 y 3)

Luego de analizadas las vocalizaciones, el software generó un archivo el cual contiene el registro de la cantidad y los tipos de canto, la hora y fecha en que se registró

y la temperatura. Todos los datos obtenidos del software, fueron traspasados a un archivo Excel, el cual contiene los datos totales.

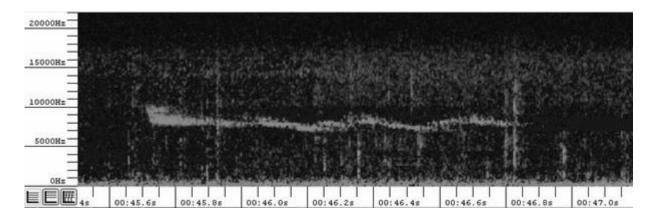


Figura 2: Sonograma de vocalización territorial de Picaflor Chico. (S. sephaniodes)

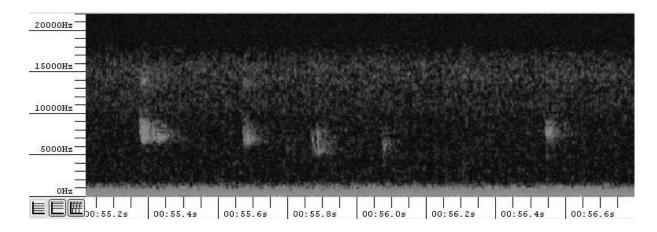


Figura 3.- Sonograma de vocalización de contacto de Picaflor Chico (S. sephaniodes).

3.4 Análisis de datos.

A partir de las grabaciones se determinó 1) El tipo de vocalización, entendido como la diferenciación correspondiente a los dos tipos de canto (contacto y territorial). 2) La ocurrencia de cada tipo de canto, registrado como presencia (1) y ausencia (0). 3) La temperatura, registrada por los equipos determinó la temperatura ambiental exacta en cada hora de grabación. Los registros del ritmo circadiano se obtuvieron por medio de una página web (sunrise.maplogs.com) el cual contiene el registro de las horas correspondientes al amanecer y anochecer de los meses y el año en que se obtuvieron los datos.

Para evaluar el efecto de las diferentes variables sobre los diferentes tipos de canto, se realizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM), en la que las vocalizaciones fueron anidados por equipo (EQ), como variable respuesta la ocurrencia de los tipos de canto de contacto (BI) y territorial (BITERRIT) y como variables predictoras, la temperatura ambiental (TEMP), estacionalidad (MES) y el ritmo circadiano (CIRC).

Para el análisis de vocalizaciones de contacto, se realizó el modelo completo, el cual incluye el efecto de todas las variables (BI~1+TEMP+MES+CIRC+1|EQ). Para evaluar el efecto de la temperatura, se realizó un modelo, el cual contiene todas las variables, excepto la variable TEMP (BI~1+MES+ CIRC+1|EQ), para el efecto del ritmo circadiano se excluye la variable CIRC (BI~1+TEMP+MES+1|EQ) y para el efecto de la variable estacionalidad, se excluye la variable MES (BI~1+TEMP+CIRC+1|EQ). Para la comparación de modelos se realizó una prueba de chi cuadrado.

Para medir los efectos de la temperatura ambiente sobre la ocurrencia de cantos, se utilizó una Regresión Logística con una distribución binomial y los Odd Ratios en el caso de una variable dicotómica explicativa.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R (R Core Team, 2015), con los paquetes Ime4 (Bates *et al*, 2015), ggplot2 (Wickham, 2009), popbio (Stubben y Milligan, 2007), Im.beta (Behrendt, 2014).

4.- RESULTADOS.

Se analizaron un total de 16267 datos correspondiente a 1 año de grabaciones. Se realizó el análisis de forma independiente para los diferentes tipos de canto, y se separó por día y noche. Sólo en la caso de las vocalizaciones de contacto, se pudo analizar de forma independiente durante el día y la noche. En las vocalizaciones territoriales sólo se analizó el canto diurno, ya que no se detectó actividad nocturna de éste tipo de canto.

4.1 Análisis de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM).

4.1.1 Análisis de vocalizaciones de contacto.

La presencia de vocalizaciones de contacto tuvo efectos significativos de la temperatura ambiente ($\chi 2=16.446$, df=1, p=<0.0001), ritmo circadiano (día-noche)

 $(\chi 2=1230.3, df=1, p=<0.0001)$ y la estacionalidad $(\chi 2=1501.3, df=11, p=<0.0001)$ (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados de GLMM de vocalizaciones de contacto. Tabla con los diferentes modelos con respecto a las variables temperatura, ritmo circadiano y estacionalidad, comparados con el modelo completo. Se incluye el odds ratio (OD) y el resultado de la comparación de modelos a partir de una prueba de chi cuadrado.

Variable	OD	χ2	df	р
Temperatura	0.08312955	16.446	1	<0.0001***
Ritmo Circadiano	-1.39702	1230.3	1	<0.0001***
Estacionalidad		1501.3	11	<0.0001***
Enero	0.3081437			
Febrero	-0.3946669			
Marzo	0.09081326			
Abril	-			
Mayo	-0.2064206			
Junio	-0.555912			
Julio	-1.770.453			
Agosto	-1.839.906			
Septiembre	-0.9442087			
Octubre	-2.094.561			
Noviembre	-0.9768535			
Diciembre	-0.6667811			

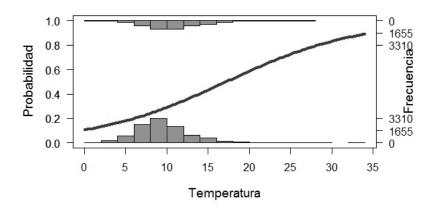


Figura 4. Efecto de la temperatura sobre la ocurrencia de canto en el picaflor chico (*S. sephaniodes*). Se observa que existe un efecto significativo positivo entre la temperatura ambiente y la ocurrencia de vocalizaciones.

4.1.2 Análisis de vocalizaciones de contacto diurno.

La presencia de vocalizaciones de contacto durante el día mantienen un efecto significativo en la temperatura ambiente (χ 2=16.409, df=1, p=<0.0001) y en la estacionalidad (χ 2=680.78, df=11, p=<0.0001) (Tabla 2) (Fig. 5). Por ejemplo, en el mes de julio se evidencian menores temperaturas, y una baja ocurrencia de canto de contacto diurno, a diferencia del mes de enero, que se registran mayores temperaturas y una mayor ocurrencia de canto de contacto diurno. Sin embargo, la frecuencia de ocurrencia de cantos es baja en ambos meses (Fig. 6)

Tabla 2. Resultados de GLMM de vocalizaciones de contacto durante el día. Tabla con los diferentes modelos con respecto a las variables temperatura y la estacionalidad, comparados con el modelo completo. Se incluye el odds ratio (OD) y el resultado de la comparación de modelos a partir de una prueba de chi cuadrado.

Variable	OD	χ2	df	р
Temperatura	0.04241188	16.409	1	<0.0001***
Estacionalidad	-	680.78	11	<0.0001***
Enero	0.07008721			
Febrero	-0.06535759			
Marzo	0.3093888			
Abril	-			
Mayo	0.4226091			
Junio	-0.1374744			
Julio	-1.307.377			
Agosto	-1.200.226			
Septiembre	-0.6226465			
Octubre	-1.727.897			
Noviembre	-0.6681737			
Diciembre	-0.3808831			

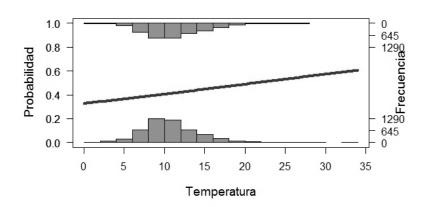


Figura 5.- Efecto de la temperatura sobre la ocurrencia de canto de contacto diurno en el picaflor chico (*S. sephaniodes*). Se observa que existe un efecto significativo positivo entre la temperatura ambiente y la ocurrencia de vocalizaciones.

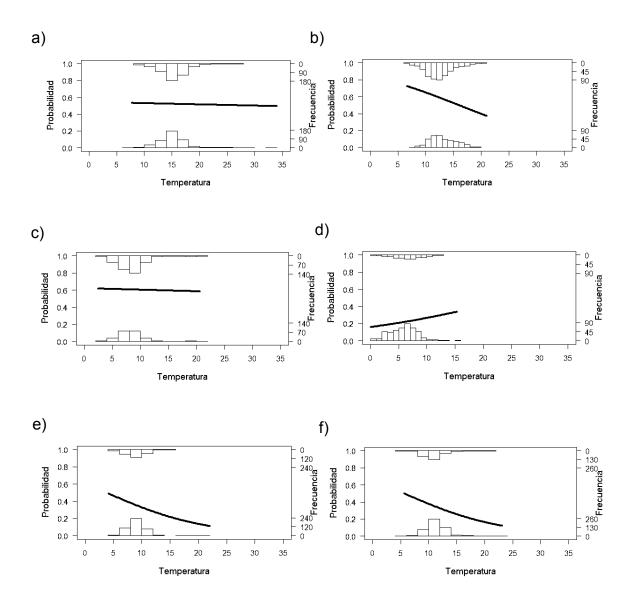


Figura 6.- Relación entre la temperatura y la ocurrencia de canto de contacto diurno durante los diferentes meses del año. En a) Enero, b) Marzo, c) Mayo, d) Julio, e) Septiembre, f) Noviembre.

4.1.3 Análisis de vocalizaciones de contacto nocturno.

Para el análisis de vocalizaciones de contacto durante la noche, los resultados sugieren que la temperatura ambiente no presenta efectos significativos sobre la

ocurrencia de vocalizaciones nocturnas (χ 2=0.4241, df=1, p=0.5149), pero si se observan efectos significativos de la estacionalidad (χ 2= 1070.1, df=11, p= <0.0001) (Tabla 3). En el caso del efecto de la temperatura, existe una mínima ocurrencia de canto de contacto nocturno, en el cual existe mayor ausencia de canto entre los 7 y 10°C (Fig. 7). En este caso, se evidencia que en la mayoría de los meses existe una mínima ocurrencia de canto de contacto nocturno, siendo Julio, el mes en el que existe una completa ausencia de este tipo de canto, y el mes de marzo la que presenta mayor ocurrencia de canto de contacto nocturno. (Fig. 8)

Tabla 3. Resultados de GLMM de vocalizaciones de contacto nocturno. Tabla con los diferentes modelos con respecto a las variables temperatura y mes, comparados con el modelo completo. Se incluye el odds ratio (OD) y el resultado de la comparación de modelos a partir de una prueba de chi cuadrado.

Variable	OD	χ2	df	р
Temperatura	0.2101287	0.4241	1	0.5149
Estacionalidad	-	1070.1	11	<0.0001***
Enero	-0.4068228			
Febrero	-0.3715798			
Marzo	0.08194824			
Abril	-			
Mayo	-1.144.687			
Junio	-1.291.724			
Julio	-2.263.207			
Agosto	-5.540.442			
Septiembre	-219.561			
Octubre	-4.924.647			
Noviembre	-2.027.684			
Diciembre	-1.582.936			

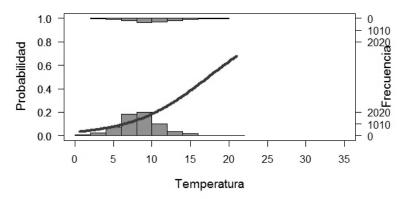
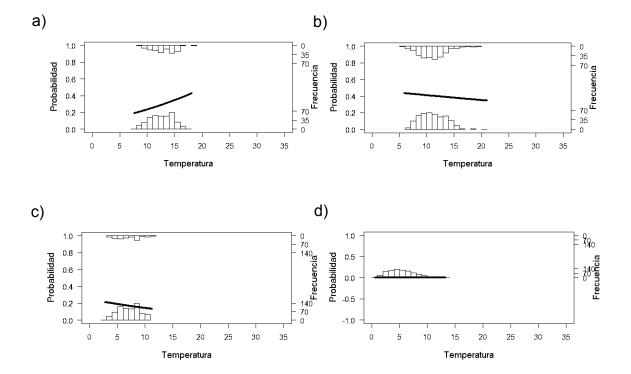


Figura 7.- Efecto de la temperatura sobre la ocurrencia de canto de contacto nocturno en el picaflor chico (*S. sephaniodes*). Se observa que existe un efecto significativo positivo entre la temperatura ambiente y la ocurrencia de vocalizaciones.



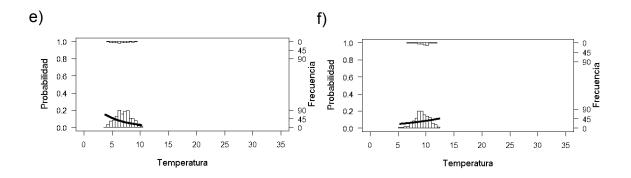


Figura 8.- Relación entre la temperatura y la ocurrencia de canto de contacto nocturno durante los diferentes meses del año. En a) Enero, b) Marzo, c) Mayo, d) Julio, e) Septiembre, f) Noviembre.

4.1.4 Análisis de vocalizaciones territoriales diurnos.

Para el análisis de vocalizaciones territoriales, sólo se analizó la actividad durante el día, ya que no hubo presencia de canto territorial nocturno en ninguno de los meses analizados. Los resultados indican existen efectos significativos en la temperatura ambiente (χ 2= 70.003, df= 1, p= <0.0001) (Tabla 7) y en la estacionalidad (χ 2= 742.78, df=11 p=<0.0001) En el caso del efecto de la temperatura, existe una mínima ocurrencia de canto de contacto nocturno, habiendo una mayor ausencia que presencia de canto territorial entre los 8 y 12°C (Fig. 9). En el caso del análisis separado por meses, el mes de Julio existe una mínima ocurrencia de canto territorial, a diferencia de los otros meses (Fig. 10)

Tabla 7. Resultados de GLMM de vocalizaciones territoriales durante el día. Tabla con los diferentes modelos con respecto a las variables temperatura y mes, comparados con el modelo completo. Se incluye el odds ratio (OD) y el resultado de la comparación de modelos a partir de una prueba de chi cuadrado.

Variable	OD	χ2	df	р
Temperatura	0.003587507	70.003	1	<0.0001***
Estacionalidad	-	742.78	11	<0.0001***
Enero	-0.1695043			
Febrero	0.2645889			
Marzo	0.3417852			
Abril	-			
Mayo	0.4043681			
Junio	-0.4470978			
Julio	-1.920.216			
Agosto	-1.078.536			
Septiembre	0.7023226			
Octubre	0.06258243			
Noviembre	-0.210445			
Diciembre	-0.6292676			

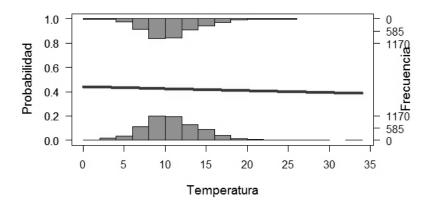


Figura 9.- Efecto de la temperatura sobre la ocurrencia de canto territorial diurno en el picaflor chico (*S. sephaniodes*). No se observa un efecto significativo entre la temperatura y la ocurrencia de vocalizaciones.

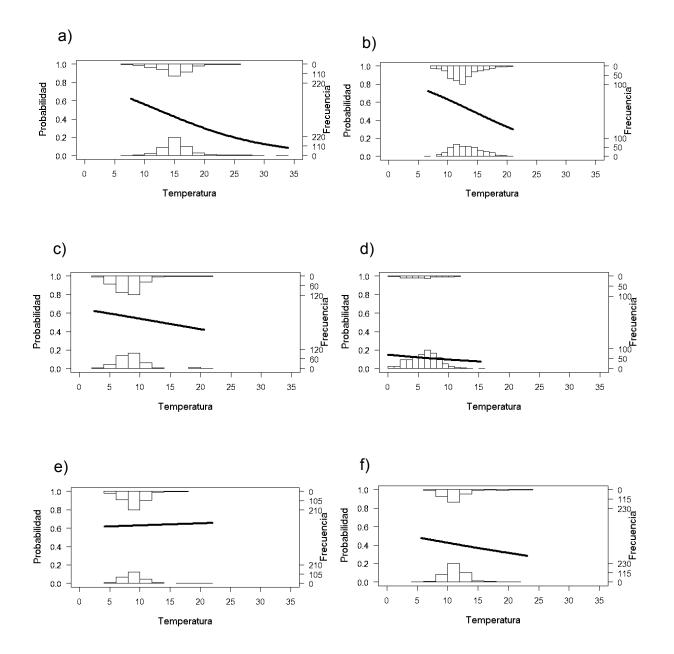


Figura 10.- Relación entre la temperatura y la ocurrencia de canto territorial diurno durante los diferentes meses del año. En a) Enero, b) Marzo, c) Mayo, d) Julio, e) Septiembre, f) Noviembre.

5.- DISCUSIÓN.

En el caso de la temperatura ambiental, se observó una relación positiva con respecto a la ocurrencia de ambos tipos de canto (contacto y territorial) utilizada como medida de actividad. Por lo que el estado de sopor asociado a la ausencia de actividad estaría relacionado a la temperatura ambiente. Se ha descrito que la duración y nivel de profundidad del estado de sopor en picaflores se correlacionan de forma negativa con la temperatura ambiente (Prinzinger et al, 1992; Krüger et al, 1982; Prinzinger et al, 1981; Prinzinger et al, 1986). Sin embargo, estudios previos en Trochilidae indican que la entrada en estado de sopor es independiente de la temperatura ambiente, la disponibilidad de alimento, masa corporal y hábitat (Prinzinger et al, 1992). Esto concuerda con los resultados obtenidos para los cantos de contacto nocturno, ya que no muestra un efecto significativo en la temperatura ambiente.

En el caso de la estacionalidad, medida por los diferentes meses del año tuvo efecto significativo en la ocurrencia de los dos tipos de canto como medida de actividad, por lo que la ausencia de ésta estaría asociado al estado de sopor. Estos resultados son similares descritos en otras especies de picaflores, como es el caso de *S. rufus* que entra en estado de sopor a pesar de tener las reservas energéticas suficientes por el costo relacionado a la migración (Carpenter y Hixon, 1988). Existen trabajos que sugieren que durante la migración otoñal el uso del sopor sería fundamental para tener una rápida acumulación de grasa corporal y de esta forma completar el proceso migratorio (Hiebert, 1989; Carpenter y Hixon 1988). Sin embargo, durante la primavera estas mismas aves parecen entrar en sopor solo cuando enfrentan un déficit de energía, utilizando este mecanismo como exclusivamente de emergencia (Hainsworth et al., 1977)

El ritmo circadiano (día-noche) tuvo efectos significativos para la ocurrencia de canto de *S. sephaniodes*, por lo que la ausencia de esta actividad estaría relacionado con el estado de sopor. Estudios previos en *S. rufus* señalan que su entrada en sopor es aproximadamente 2 horas después de iniciada la noche y dura aproximadamente 7 horas. Luego, vuelven a iniciar su actividad 2,5 horas antes de la luz del día (Hiebert, 1990). Sin embargo en el caso de este trabajo, los resultados muestran actividad durante la noche aunque solo está presente la vocalización de contacto. Esto podría deberse a que los picaflores bajo ciertas condiciones podrían evitar el sopor nocturno, con el fin de reducir la depredación u otros riesgos (Hainsworth *et al*, 1977).

La ausencia del canto territorial nocturno, podría explicarse porque la presencia de la conducta territorial y pelear por los recursos son actividades diurnas (González-Gomez *et al* 2006). Además, consumen alimento solo en el día, por lo cual le hace difícil mantener su balance energético durante la noche (Kruger *et al*, 1982), como es el caso de especies de picaflores como *S. rufus y S. platycercus* que emplearon conducta más agresivas y de mayor gasto energético, como persecuciones y uso de vocalizaciones territoriales con la presencia de recursos de mayor calidad durante el día (Camfield, 2006)

En relación a la hipótesis planteada en este estudio, se concluye que si existe una relación entre la temperatura ambiente, el ritmo circadiano y la estacionalidad con respecto a la ocurrencia de canto de *S. sephaniodes* como medida de actividad, por lo cual se deduce que también estaría relacionado con el estado de sopor. Sin embargo, no se puede determinar con certeza dicha relación, puesto que no se logró comprobar si efectivamente estas especies estaban realizando sopor. Esto debido a que solo se midió patrón de actividad con la presencia de vocalizaciones.

Por otro lado, la frecuencia de canto en general fue bastante baja durante todo el tiempo de muestreo y la presencia de vocalizaciones fue ente los 8 y 12°C durante todos los meses, por lo que no hubo mayor variación de temperatura. Esto podría deberse a factores que no fueron incluidos en este trabajo, ya sea la ubicación de los equipos, la presencia de depredadores y la lluvia.

Es necesario replicar estudios similares en su hábitat natural, ya que todos los estudios anteriormente mencionados han sido realizados en laboratorio. Debido a esto, los resultados obtenidos pueden variar por diversos factores que puedan afectar el comportamiento natural de la especie estudiada.

6.- LITERATURA CITADA

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed Effects Models using Ime4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.

Behrendt, S. (2014) Im.beta: Add Standardized Regression Coefficients to Im Objects. R package version 1.5-1.

Bicudo, J. (1996) Physiological correlates of daily torpor in hummingbirds. In: Johnston IA, Bennett AF (eds) Animals and temperature. Phenotypic and evolutionary adaptation. *Cambridge University Press*, Cambridge, pp 293-312.

Brenowitz, E. (1982) The active space of red-winged blackbird song. *J. Comp. Physiology*. 147, 512-522.

Carpenter, F., Paton, D., Hixon M. (1983). Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 80: 7259-7263

Camfield, A. (2006) Resourse value affects territorial defense by Broad-tailed and Rufous hummingbirds. *J. Field Ornithol* 77(2): 120-125

Catchpole, C.K., and Slater, P.J.B., (2008) Bird song: biological themes and variations. 2^a Ed. *University Press, Cambridge*.

Craig, R. T. (1999) Communication theory as a field. Commun. Theor., 9, 199-161.

Chai, P., Chang, A., Dudley, R. (1998) Flight thermogenesis and energy conservation in hovering hummingbirds. *J exp Biol* 201: 963-968.

Ewald, P.W., Carpenter, F.L., (1978). Territorial responses to energy manipulations in the Anna Hummingbird. *Oecologia* 31, 277–292.

González-Gómez, P., Vasquez R (2006) A field study of spatial memory in *Sephanoides* sephaniodes. Ethology 112: 790-795

Gonzáles – Gomez, P., Estades, C. (2009) Is a natural selection promoting sexual dimorphism in Green Backed Firecorwn (*Sephanoides sephaniodes*, Trochilidae). *J Ornitho*l 150: 351 356

Hiebert, S. (1990). Energy costs and temporal organization of torpor in the rufous hummingbird (*Selasphorus rufus*). *Physiol. Zool.* 63: 1082–1097.

Hainsworth, F., Collins, B., Wolf, L. (1977) The funtion of torpot in hummingbirds. *Physiol. Zool.* 50, 215-222.

Kruger, K., Prinzinger, R., Schuchmann, K. (1982) Torpor and metabolism in hummingbirds. *Comp Biochem Physiol* A73: 679-689

López-Calleja, M., Bozinovic, F. (2003) Dynamic energy and time budgets in hummingbirds: a study in *Sephanoides sephaniodes*. *J Comp Biochem Physiol* A134:283–295

Morton, E. (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. Amer. *Natur.*, 109, 17-34.

Morton, E., Stutchbury, B. (2011). Vocal Communication in Androgynous Territorial Defense by Migratory Birds. *ISRN Zoology*, 1-9

Powers, D., Conley, T. (1994) Field metabolic rate and food consumption of two sympatric hummingbird species in southeastern *Arizona*. *Condor* 96:141–150

Prinzinger, R., Schafer, T., Schuchmann K. (1992). Energy metabolism, respiratory quotient and breathing parameters in two convergent small birds species: The fork-tailed sunbird Aethopyga christinae (Nectariniidae) and the Chilean hummingbirds Sephanoides sephaniodes (Trochilidae). *J.therm. Biol* 2: 71 – 79

Schaefer, H., MandRuxton, G.D., (2011) Plant-Animal communication. Oxford University press, New York.

Schleucher E. (2004) Torpor in Birds: Taxonomy, energetics, and Ecology. *Physiological and Biochemical Zoology, Vol. 77, No. 6 pp. 942-949*

Stubben, C.J., Milligan, B.G. (2007). Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software* 22:11.

Suarez, R. (1998) Oxygen and upper limits to animal design and performance. *J Exp Biol* 201:1065–1072

Wickham, H. (2009) ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York.

Winter, Y. (1998) Energetic cost of hovering flight in a nectar feeding bat measured with fast-response respirometry. *J Comp Physiol* B168:434–444

Wolf, B., Wooden, K., Walsberg, G. (2000) Effects of complex radiative and convective environments on the thermal biology of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelli*). *J Exp Biol* 203:803–8