



UNIVERSIDAD DEL AZUAY

FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA, ECOLOGÍA Y GESTIÓN

Estrategia de ahorro energético nocturno en cuatro especies de colibríes en la estación científica “El Gullán”.

Trabajo de graduación previo a la obtención del título de:

BIÓLOGA CON MENCIÓN EN ECOLOGÍA Y GESTIÓN

AUTORAS:

KARLA GABRIELA CÓRDOVA ZÚÑIGA

MARÍA GABRIELA URGILÉS RODRÍGUEZ

DIRECTOR:

BORIS ADRIAN TINOCO MOLINA

CUENCA-ECUADOR

2017

DEDICATORIA

A nuestros padres y amigos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Anusha Shankar por ser nuestra mentora y permitirnos ser parte de este proyecto. A nuestro director, maestro y amigo, Boris Tinoco que ha estado en cada una de las etapas de la realización de nuestro trabajo. A las instituciones que nos permitieron realizar este trabajo: Stony Brook University y Universidad del Azuay. A Anita Morales por su conocimiento, paciencia y amistad. A nuestra familia especialmente a nuestros padres y hermanos por ser un apoyo incondicional y no dudar en nosotras durante este largo recorrido. A Doña Rosa Aguilar por cada una de sus atenciones. A los profesores, investigadores y estudiantes de Biología por todo el apoyo brindado. A nuestro tribunal por sus recomendaciones y sugerencias. Finalmente a nuestros queridos amigos, los 20 y pico que sin saber nos ayudaron a resistir nuestro paso por la vida universitaria, llegando a formar parte importante de nuestras vidas.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS	iv
ÍNDICE DE ANEXOS.....	v
RESUMEN.....	vi
ABSTRACT.....	vii
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 1	4
MATERIALES Y MÉTODOS	4
1.1. Área de Estudio	4
1.2. Especies de estudio	5
1.3. Colección de datos de campo.....	6
1.3.1. Registro de comportamientos	6
1.3.2. Método de captura	6
1.3.3. Medición de la tasa metabólica	7
1.3.4. Temperatura.....	8
1.4. Análisis de datos	8
1.4.1. Comportamiento	8
1.4.2. Probabilidad de entrar en torpor	9
1.4.3. Duración en estado de torpor.....	9
1.4.4. Gasto energético nocturno.....	10
CAPÍTULO 2.....	11
RESULTADOS.....	11
2.1. Comportamiento.....	11
2.2. Frecuencia de uso de torpor	12
2.3. Duración en estado de torpor	13
2.4. Gasto Energético	13
CAPÍTULO 3.....	15
DISCUSIONES.....	15
BIBLIOGRAFÍA	19

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1.1 Mapa de la estación científica “El Gullán”	4
Tabla 1.4.1 Criterio para determinar los roles de comportamientos	9
Figura 2.1. Porcentaje de observaciones de comportamiento	11
Tabla 2.1 Total de otras actividades observadas durante los registros de comportamiento	12
Figura 2.2. Frecuencia de uso de torpor	12
Figura 2.3. Promedio de duración de torpor	13
Figura 2.4. Promedio de Gasto Energético Nocturno	14

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Tabla de comportamiento	23
Anexo 2. Tabla de pesos promedio	23
Anexo 3. Gráfico de temperaturas.	24
Anexo 4. Fotografías de las especies de estudio	25
Anexo 5. Fotografías de los métodos de campo	27

**ESTRATEGIA DE AHORRO ENERGÉTICO NOCTURNO EN CUATRO
ESPECIES DE COLIBRÍES EN LA ESTACIÓN CIENTÍFICA “EL GULLÁN”.**

RESUMEN

Los colibríes utilizan una estrategia llamada torpor para conservar energía durante la noche mediante la reducción de su tasa metabólica. Nuestro objetivo fue conocer si el rol de comportamiento de cada especie influye en el uso de torpor. Para conocer la tasa metabólica nocturna se utilizó el método de respirometría de flujo abierto en condiciones naturales con cuatro especies de colibríes andinos clasificados por su rol de comportamiento durante la época invernal. Los resultados mostraron que no hay diferencia de uso de torpor según el rol de comportamiento entre especies, sin embargo existen otros factores que pueden influenciar el uso de este mecanismo.

Palabras claves: colibríes, torpor, tasa metabólica, comportamiento, respirometría.




Boris Adrián Tinoco Molina
**DIRECTOR DEL TRABAJO
DE TITULACIÓN**



Antonio Manuel Crespo Ampudia
DIRECTOR DE ESCUELA



Karla Gabriela Córdova Zúñiga



María Gabriela Urgilés Rodríguez

AUTORAS

NIGHT ENERGY-SAVING STRATEGY IN FOUR SPECIES OF HUMMINGBIRDS AT "EL GULLAN" SCIENTIFIC STATION

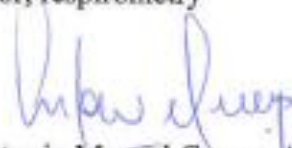
ABSTRACT

Hummingbirds use a strategy called torpor to conserve energy overnight by reducing their metabolic rate. The objective of this study was to find out whether the behavioral role of each species influences the use of torpor. In order to know the nocturnal metabolic rate, the open-flow respirometry system was used under natural conditions with four species of Andean hummingbirds that were classified according to their behavioral role during the winter season. The results showed that there was no difference in the use of torpor in relation to the role of behavior among species; however, there were other factors that may influence the use of this mechanism.

Keywords: hummingbirds, torpor, metabolic rate, behavior, respirometry



Boris Adrián Tinoco Molina
THESIS DIRECTOR



Antonio Manuel Crespo Ampudia
SCHOOL DIRECTOR



Karla Gabriela Córdova Zúñiga



María Gabriela Urgilés Rodríguez

AUTHORS



Translated by
Lic. Lourdes Crespo

Córdova Zúñiga Karla Gabriela

Urgilés Rodríguez María Gabriela

Trabajo de Titulación

Blgo. Boris Adrián Tinoco Molina, PhD.

Abril, 2017

**ESTRATEGIA DE AHORRO ENERGÉTICO NOCTURNO EN CUATRO
ESPECIES DE COLIBRÍES EN LA ESTACIÓN CIENTÍFICA “EL
GULLÁN”.**

INTRODUCCIÓN

El cambio climático actual que experimenta el planeta provoca múltiples respuestas fisiológicas en varias especies (Leemans & Eickhout, 2004). Estos cambios afectan en el presupuesto energético de varios organismos, entre ellos los organismos heterotermos, que dependen de estrategias para enfrentar el potencial estrés ambiental influenciado por el cambio climático (Alfaro et al., 2002). De modo que, es una prioridad de investigación a nivel global el realizar estudios que busquen comprender los mecanismos fisiológicos de regulación de temperatura de los organismos frente a condiciones de temperatura cambiante.

Uno de los grupos más afectados y vulnerables al cambio climático son los colibríes (Trochilidae), pues al tener tamaños pequeños son sensibles al estrés energético y ambiental (Leemans & Eickhout, 2004); además poseen la tasa metabólica en forrajeo más alta registrada entre los vertebrados (Suarez, 1998; Chai & Dudley, 1999). Los colibríes son especies nectarívoras con una temperatura corporal muy alta (40 grados centígrados) y su metabolismo está estrechamente relacionado con la temperatura ambiental (Gómez, 2014). Estos regulan su presupuesto energético por las noches mediante un mecanismo llamado torpor (Vleck, 1981). Este mecanismo es usado al estar expuestos a condiciones de climas extremos como noches frías y/o lugares con recursos limitados (Arad & Marder, 1982). Durante el torpor los colibríes disminuyen su actividad fisiológica y bajan su temperatura corporal, llegando incluso hasta los 7 grados centígrados (Stiles, 1995); también reducen el consumo de oxígeno para ahorrar energía (Lasiewski, 1963; Wolf et al., 1972),

Además según Gómez (2014) cuando un colibrí está en estado de torpor disminuye sus palpitations del corazón de 1200 a 30 veces por minuto y su respiración de 400 a una o dos veces por minuto, permaneciendo en un estado de inactividad. Esta inactividad es importante en los organismos de tamaños pequeños porque evita el déficit de energía en ambientes no predecibles (Powers et al., 2003). Por otro lado, el torpor presenta desventajas al ser un estado donde están más susceptibles a la predación (Hainsworth et al., 1977), y en ocasiones retarda su muda (Hiebert, 1993). Por lo que sería necesario que el tiempo en estado de torpor sea el mínimo para no afectar la supervivencia del individuo.

Los colibríes tienen distintas estrategias de forrajeo (Feinsinger & Colwell, 1978) y estas podrían ser importantes en la regulación del gasto energético. Según un estudio realizado por Powers et al. (2003), en 3 especies de colibríes se pudo demostrar que las especies territorialistas tienen más acceso a alimentos pudiendo incluso almacenar grasa, evitando así realizar torpor; a diferencia de especies de colibríes no territorialistas que difícilmente pudieron almacenar grasa, por lo que recurrieron frecuentemente a uso de torpor para regular su gasto energético diario. Bajo este contexto, consideramos que el gasto de energía está estrechamente relacionado a los distintos comportamientos que presentan las especies.

En este estudio se pretendió evaluar la tasa metabólica de los colibríes con distintas estrategias de forrajeo durante la noche, luego de que hayan almacenado energía ganada en condiciones naturales. Esta sería una oportunidad para conocer si la duración y el número de periodos en estado de torpor están influenciados por el rol de comportamientos de cada especie (Hainsworth et al., 1977), y si la temperatura y el rol de comportamiento influencia este estado.

Se trabajó con cuatro especies de colibríes: *Metallura tyrianthina*, *Coeligena iris*, *Helianthus viola* y *Aglaeactis cupripennis*. Estas especies tienen distintos comportamientos. *M. tyrianthina* es considerada una especie generalista por la forma en la que utiliza los recursos florales (Arizmendi, 2014), se alimenta del néctar de plantas diferentes que se encuentran disponibles en el sitio, explotando una gran cantidad de recursos (Restrepo, 1987; Benayas, 2009). *C. iris* es conocido por ser una especie ratera, es decir que su alimento lo encuentra en su ruta diaria (Arizmendi,

2014). *H. viola* y *A. cupripennis*, conocidos por ser colibríes territorialistas, se encargan de restringir el acceso a los otras especies a la alimentación; es decir gastan su energía defendiendo agresivamente sus áreas, llamadas también cúmulos de flores (Powers et al., 2003).

Diferentes investigaciones sobre fisiología de colibríes, específicamente sobre el mecanismo de torpor han sido realizadas en laboratorios manteniendo a las aves en condiciones de laboratorio en donde las variables como: temperatura, periodos de luz y alimentación son controladas (ej. Lopez-Calleja & Bozinovic, 2003; Prinzinger et al., 1992; Schuchmann & Prinzinger, 1988; Wolf et al., 1972). Sin embargo, es poco lo que se conoce sobre el uso de torpor en condiciones naturales. Este estudio pretende ver si el rol de comportamiento de colibríes en condiciones naturales está ligado al uso de torpor, esperando que la especie generalista y rutera utilicen con mayor frecuencia y duración torpor, por lo tanto gasten menor energía durante la noche a diferencia de las especies territorialistas. Estudios como este son importantes para futuras investigaciones, pues sienta las bases para conocer cómo el aumento de temperatura afectaría a las especies heterotermas del Ecuador. Información de fisiología de campo como los generados en este estudio, es clave para entender la regulación de energía de las especies, y útil para predecir los efectos del estrés ambiental y cambio climático en organismos.

CAPÍTULO 1

MATERIALES Y MÉTODOS

1.1. Área de Estudio

Esta investigación se realizó en la Estación Científica "El Gullán", que es propiedad de la Universidad del Azuay y se encuentra en la parroquia Las Nieves, del poblado La Paz, cantón Nabón de la provincia del Azuay ($3^{\circ}22'60''S$, $79^{\circ}12'00''O$). "El Gullán" tiene una extensión de 136 hectáreas; su altitud va desde los 2600 hasta los 3000 msnm.; su temperatura oscila desde los 6 hasta los $18^{\circ}C$ (Franco & Guamán, 2015). La estación científica presenta diferentes tipos de formaciones vegetales como: matorral, bosque montano y pastizal; además cuenta con una gran extensión de bosque de pino. Actualmente en la estación científica se realizan actividades recreacionales, científicas y agrícolas (pastoreo de ovejas y alpacas).

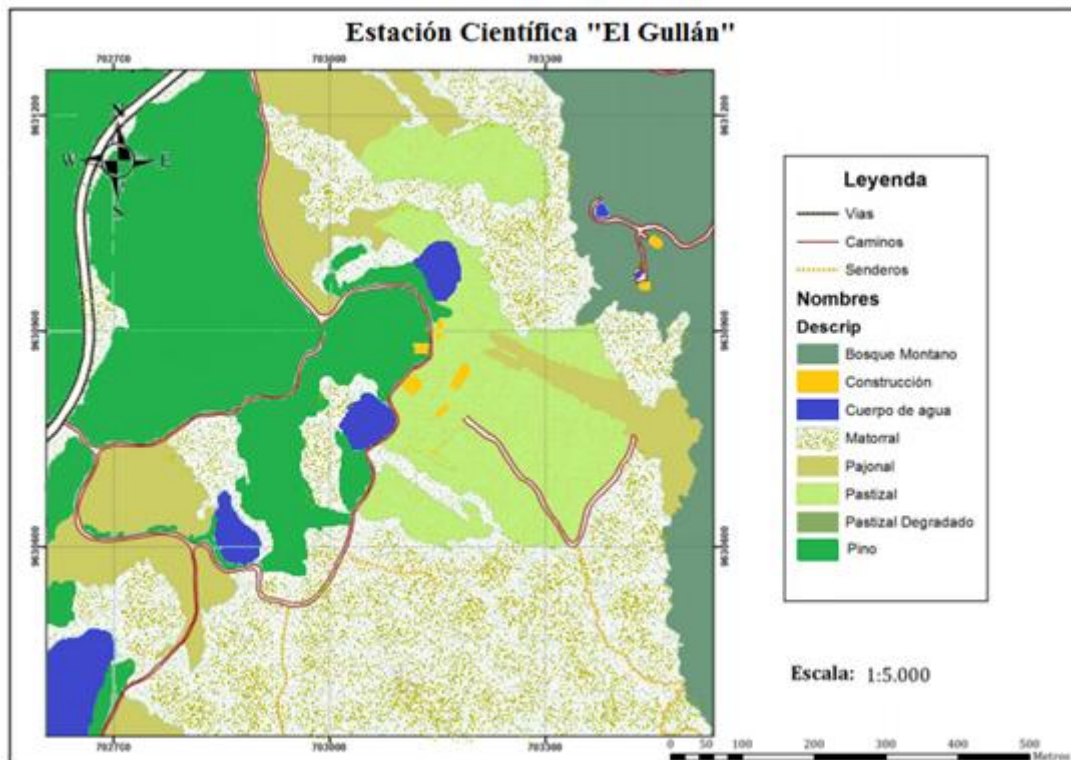


Figura 1.1. Mapa de la Estación científica "El Gullán". La Paz-Azuay

1.2 Especies de estudio

En el presente estudio se trabajó con cuatro especies de la Familia Trochilidae. Esta familia es encontrada únicamente en América. Se divide en 105 géneros; su morfología varía según la especie que va desde 1.8 a 22 gramos y mide entre 5.5 a 21 centímetros (Ridgely et al., 2006). Las cuatro especies de colibríes *Metallura tyrianthina*, *Coeligena iris*, *Heliangelus viola* y *Aglaeactis cupripennis*, fueron seleccionadas después de la realización de un taller acerca del manejo de aves en el que mediante diferentes métodos de conteo de aves (transectos y puntos de conteo), se determinó que fueron las más comunes en la Estación Científica “El Gullán”.

La descripción de las especies en el estudio fueron tomadas de (Ridgely et al., 2006):

Metallura tyrianthina

Es una especie que se encuentra en Bolivia, Ecuador, Venezuela, Perú y Colombia a una altura de 1.700 y 3.600 msnm. Esta especie es pequeña, con un tamaño de 7 cm un peso promedio de 3,7 gr; su pico es corto y recto y mide 1.1 cm. Presenta dimorfismo sexual entre machos y hembras; las hembras tienen tamaños menores y sus colores son verde oscuro en todo su cuerpo en su gorgueta se observa un color marrón a diferencia del macho que su gorgueta es verde iridiscente.

Heliangelus viola

Se encuentra en Ecuador y Perú en bosques y matorrales con alturas de 2.150 y 3.050 msnm. Esta especie mide 11,5 cm de longitud con un peso promedio de 6,1 gr, presenta un pico recto y corto de 1,4 cm. Es una de las especies de colores iridiscuentes; hembra y macho presentan colores muy parecidos, un verde brillante encima con la corona anterior verde azulada, celeste muy iridiscente que va desde el inicio del pico hasta la mitad de la cabeza, verde en todo su cuerpo pero sus alas son más opacas que las otras partes del cuerpo. Estos individuos se diferencian de las hembras porque las hembras no presentan un parche morado en su gorgueta.

Aglaeactis cupripennis

Esta especie habita en los bosques húmedos tropicales y subtropicales de Colombia, Ecuador y Perú, con alturas de 2800 a 3600 msnm. Esta especie mide 11,5 cm con un peso promedio de 6,7 gr, posee un pico corto y reto de 1,4 a 2 cm. Es el único colibrí

encontrado en elevaciones altas que presenta colores canela y pardo; su cabeza es de color marrón desde los hombros hacia abajo presenta una gama de colores morado, rosado, verde y con terminaciones amarillentas hasta la cola. Es muy difícil encontrar el dimorfismo sexual entre hembras y machos, en los machos el parche de colores en la parte posterior es más largo y brillante a diferencia de las hembras.

Coeligena iris

Se encuentra en Perú y Ecuador en bosques con altitudes de 1500 y 3000 msnm. Esta especie mide aproximadamente 11,5 cm de longitud y pesa 8 gr. Posee un pico recto y largo de 3 cm; las hembras y machos tienen un plumaje verdoso centellante, en las alas, cola y vientre se observa un rojo oscuro, en la su cabeza presentan una gama de colores entre azul y rojo que van desde el inicio del pico hasta la parte alta de la cabeza. Esta especie presenta dimorfismo sexual en los machos se observan colores son más llamativos que en las hembras.

1.3 . Colección de datos de campo

1.3.1. Registro de comportamientos

Se establecieron en total nueve puntos de observación de un radio de 15 metros y con una distancia de menos de 100 metros uno del otro, estos puntos fueron escogidos por la disponibilidad de recursos y la presencia de aves. Los puntos podían ser cambiados de sitio cuando no se tenía registro de actividades de los individuos de interés. La toma de datos en cada punto de observación tuvo una duración de 30 minutos. Se cumplieron un total de 92 horas de observación durante los meses de Marzo a Julio del año 2016, divididas en 23 horas por mes.

Durante las observaciones, se cronometró el tiempo en segundos, de los diferentes comportamientos previamente establecidos: Vuelo, percha y suspensión. Adicionalmente, se registraron eventos de alimentación, agresión, y canto, sin embargo no se cronometró el tiempo de estos comportamientos.

1.3.2. Método de captura

Se utilizaron redes de niebla para la captura de las aves, posteriormente se las trasladaba al laboratorio. Para esto, se determinaron puntos estratégicos de captura (Ralph et al., 2007) considerando la disponibilidad de recursos del sitio. Para no

alterar en la biología reproductiva de las especies se estudió únicamente a individuos machos. Al ser capturados los individuos fueron anillados para evitar procesarlos dos veces debido a que estos eran liberados después de ser medidos. Se colocaron diez redes de niebla (siete redes de 6m x 3m; y tres redes de 9m x 3m) en distintos sitios entre los meses de Marzo a Julio, donde se trabajó en horarios de 17h30 a 18h45. Cada colibrí fue capturado minutos antes de ser llevado al laboratorio, para así permitir que cumpla con las actividades naturales diarias y pueda realizar el almacenamiento de grasa corporal. Las redes fueron cambiadas de sitio cuando la frecuencia de capturas disminuyó.

1.3.3. Medición de la tasa metabólica

La respirometría de flujo abierto es un método que calcula el intercambio gaseoso entre el animal y el medio ambiente (Schmidt-Nielsen, 1967), logrando medir la tasa metabólica del individuo. En nuestro estudio se utilizó un equipo destinado especialmente para trabajar en el campo llamado Sistema Metabólico de Campo (Field Metabolic System), con el que se realizó el seguimiento y registro de datos (volumen de oxígeno y dióxido de carbono) del ave durante la noche.

Se esperó capturar un mínimo de cinco individuos de cada especie de colibrí (total de 20 individuos). Al capturar un colibrí, este fue anillado y luego colocado en una caja plástica con una toalla de papel, una percha, un bebedero y un thermochron para registrar la temperatura. La caja posee un volumen de 6.0 litros con dimensiones de 26 x 18 x 15 cm, suficiente para que el colibrí pueda alimentarse del bebedero; cuenta con tres agujeros (0,6 cm cada uno) para que ingrese oxígeno. Para proteger al individuo lo colocamos dentro de otra caja grande en un refugio fuera del laboratorio aislado de sonidos y perturbaciones, pero con acceso de temperatura y ciclos de luz naturales.

Después de la captura y traslado del individuo al laboratorio se realizaba la observación del buche para conocer si estaba lleno, caso contrario se lo alimentó con una solución de sacarosa al 25%, debido a que este es un proceso natural que realizan los colibríes para tener energía disponible durante el periodo nocturno (Calder, 1994). Se registraron tres medidas para cada individuo: 1) Peso de la captura, 2) Peso después de alimentarlos y 3) Peso final, al finalizar el experimento.

En nuestro estudio asumimos que un colibrí entra en torpor cuando su tasa metabólica baja bruscamente por debajo de los niveles normotérmicos (Hiebert, 1990). Para la obtención de los datos durante la noche, se realizó un agujero extra (0,6cm) donde se conectó una manguera para extraer el aire contenido a una velocidad de 1,000 ml / min; a través de una bomba controlada por un controlador de flujo másico. El sistema metabólico de campo mide el volumen de dióxido de carbono y oxígeno del aire extraído de la caja; asimismo se colocó una manguera fuera de la caja para registrar datos ambientales. Todos los datos obtenidos se registraron y analizaron utilizando el software de Warthog Lab Helper (www.warthog.ucr.edu. 2015).

1.3.4. Temperatura

Se utilizó la temperatura de la caja para conocer como esta afecta en el metabolismo del individuo, para esto se trabajó con los medidores data loggers ThermoChron (www.maximintegrated.com). Para esto se colocó un medidor dentro de la caja en la que se encontraba el colibrí y fue programado para que registre y guarde la información de temperatura cada 10 minutos; la información fue descargada al momento de liberar al ave y se volvió a programar antes de colocarlo.

1.4. Análisis de datos:

Para los análisis se empleó el paquete lm (Behrendt, 2014) en el software R. versión 3.2.2 (www.r-project.org. 2015).

1.4.1. Comportamiento

Mediante bibliografía de Altshuler (2006) (Tabla 1.4.1.), clasificamos a los colibríes por roles de comportamiento según las actividades que realizaron durante las observaciones. Se clasificó como especie generalista a los individuos que la mayor parte del tiempo se los observó en vuelo y sin un territorio definido; como especie territorialista a un individuo que en las observaciones realizó un sobrevuelo, pero casi todo su tiempo permaneció perchado sobre un territorio, generalmente estos individuos son más agresivos; y como especie ratera a un individuo que tiene gran facilidad de vuelo, pero también se lo observó perchado sobre varias plantas de su ruta (Feinsinger & Colwell, 1978).

Tabla 1.4.1. Criterio para determinar los roles de comportamientos de las cuatro especies de colibríes en la estación científica “El Gullán”.

Rol	Tiempo en el sitio (min)	Alimentación (%)	Persecuciones
Territorialista	>10	<30	Agresor
Rutero	<10	>50	Evita al agresor
Generalista	<10	Variable	Objetivo

Cita: Según el estudio de Altshuler (2006) se midió los valores de tiempo en el sitio, tiempo de alimentación los durante los períodos de observación de 60 min. La determinación de del comportamiento de persecuciones está dado por Feinsinger & Colwell (1978), además que se consideró que las especies territorialistas pasen mayor parte de su tiempo perchados dentro del territorio, a diferencia de las especies no territoriales.

Para la obtención del tiempo total de cada actividad se sumaron los segundos de vuelo, percha y suspensión, registradas y se calculó el porcentaje de cada una de las actividades, para cada especie. Se obtuvo un dato de la fracción de cada actividad realizada durante todas las horas de observación. Para la representación se utilizó estadística descriptiva del porcentaje de tiempo en cada actividad.

1.4.2. Probabilidad de entrar en torpor

Se utilizó un modelo logístico para explorar si la probabilidad de que un individuo entre en torpor está relacionado con la especie y la temperatura (temperatura mínima, temperatura promedio, el primer cuartil de la temperatura y el promedio del primer cuartil de la temperatura de toda la noche). Se realizaron modelos independientes simples con la temperatura y la especie. Donde la variable independiente es la especie y temperatura y la variable dependiente son los datos sobre si el individuo entró o no en torpor. Se aplicó el test de chi cuadrado para ver si existe un efecto de las variables independientes.

1.4.3. Duración en estado de torpor

Utilizamos un modelo lineal en donde nuestra variable independiente fue la especie y temperatura (temperatura mínima, temperatura promedio, el primer cuartil de la temperatura y el promedio del primer cuartil de la temperatura de toda la noche) y nuestra variable dependiente fue el tiempo (horas) en que el individuo entró en torpor. Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) determinar si existía una diferencia en la media del tiempo en torpor entre especies.

1.4.4. Gasto energético nocturno

Se aplicó un modelo lineal utilizando como variable independiente las especies y temperatura (temperatura mínima, temperatura promedio, el primer cuartil de la temperatura y el promedio del primer cuartil de la temperatura de toda la noche) y como variable dependiente el gasto energético. Empleamos ANOVA para conocer si existía diferencia significativa en la media del gasto energético nocturno entre especies. Las cuatro especies de colibríes presentan distintos pesos, por lo que fueron corregidos con la siguiente fórmula: Gasto energético nocturno/ (peso promedio^{0,66666667}) (McKechnie & Wolf 2004) con relación al peso promedio de cada individuo.

CAPÍTULO 2

RESULTADOS

2.1. Comportamiento

Metallura tyrianthina es considerada como especie generalista porque el 70% de su tiempo se registraron volando. *H. viola* y *A. cupripennis* permanecieron un 75% de tiempo perchadas durante el registro de observación de comportamientos por lo que fueron consideradas especies territorialistas. *C. iris* se la considero como especie rutera ya que el 50% de sus comportamientos se la registró volando y un 30 % suspendida (Fig.2.1).

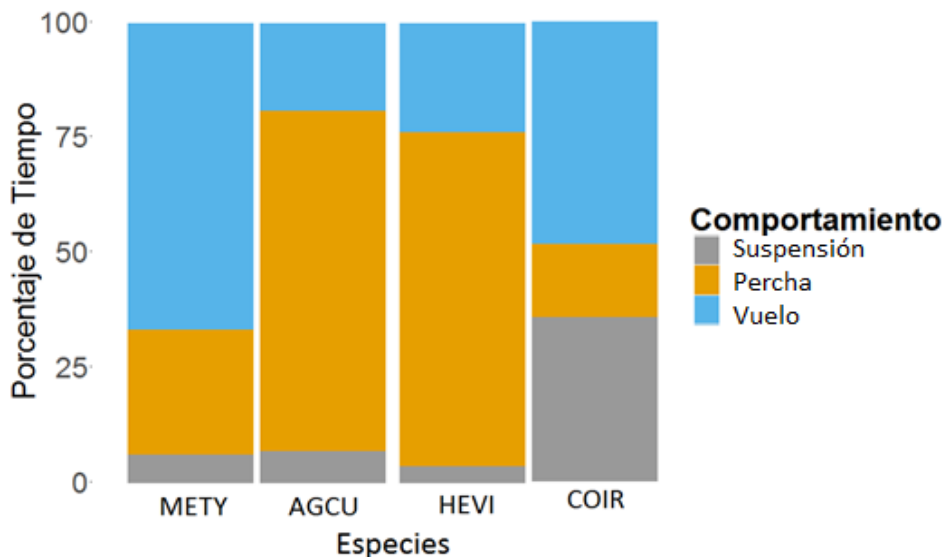


Figura 2.1. Porcentaje de observaciones en distintas actividades medidas (Vuelo, percha y suspensión) durante los meses de marzo-julio, para describir el comportamiento de cada especie de colibríes en la estación científica “El Gullán”. Los códigos de las especies son los siguientes: METY: *Metallura tyrianthina*; AGCU: *Aglaeactis cupripennis*; HEVI: *Heliangelus viola*; COIR: *Coeligena iris*.

Se obtuvieron registros de otras actividades observadas como agresión, canto y alimentación en el momento en el que los colibríes realizaban los comportamientos de vuelo, percha y suspensión; estos registros solo fueron anotados y no se tomó el tiempo de duración en segundos. Se observó que la especie generalista (*M. tyrianthina*) obtuvo menor eventos de agresión (3 eventos) y alimentación (41 eventos) a diferencia de la especie territorialista (*A. cupripennis*) que obtuvo un

mayor número de eventos de agresión (25 eventos) y de alimentación (116 eventos) dentro del sitio de observación (Tabla 2.1.).

Tabla 2.1. Total de otras actividades observadas durante los registros de comportamiento durante los meses de marzo-julio en la estación científica “El Gullán”. Los códigos de las especies son los siguientes: METY: *Metallura tyrianthina*; AGCU: *Aglaeactis cupripennis*; HEVI: *Heliangelus viola*; COIR: *Coeligena iris*.

Especie	Agresión	Canto	Alimentación
METY	3	8	41
AGCU	25	2	116
HEVI	19	11	68
COIR	17	5	71

2.2. Frecuencia de uso de torpor

De los colibríes capturados, el 70% de los individuos de *M. tyrianthina* utilizaron torpor (siete de 10 individuos); el 33% de individuos de *A. cupripennis* (dos de seis individuos); el 66% de individuos de *H. viola* (seis de nueve); y el 20% de individuos de *C. iris* (uno de cinco). Los resultados del modelo logístico indicaron que la probabilidad de entrar en torpor no está relacionado con la especie ($p>0.05$; Fig. 2.2) ni con la temperatura ($F=0,52$; $P=0,60$; $Df=26$).

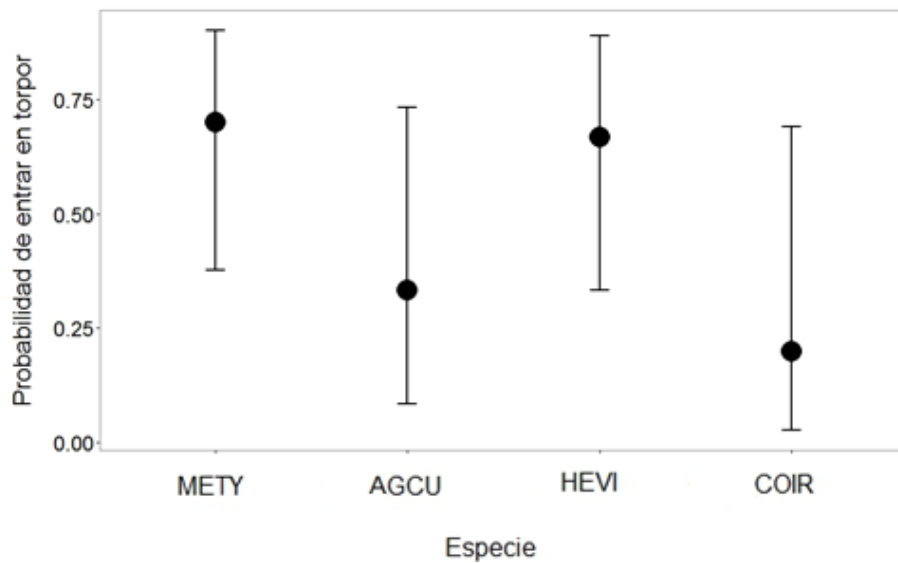


Figura 2.2. Frecuencia de uso de torpor en especies de colibríes en la estación científica “El Gullán” según un modelo logístico. Los códigos de las especies son los siguientes: METY: *Metallura tyrianthina*; AGCU: *Aglaeactis cupripennis*; HEVI: *Heliangelus viola*; COIR: *Coeligena iris*.

2.3. Duración en estado de torpor

En este análisis consideramos solo los individuos que entraron en estado de torpor. En total fueron 16 individuos: *M. tyrianthina* con siete; *A. cupripennis* con dos; *H. viola* con seis; *C. iris* con uno. El tiempo promedio de uso de torpor entre especies fue desde cinco horas para *M. tyrianthina* y una hora para *C. iris*; sin embargo el test anova indicó que el tiempo de uso de torpor no está relacionado entre especies ($F=1.75$, $p>0.05$; Fig 2.3.) ni con la temperatura ($F=0,41$; $P=0,68$; $Df=12$).

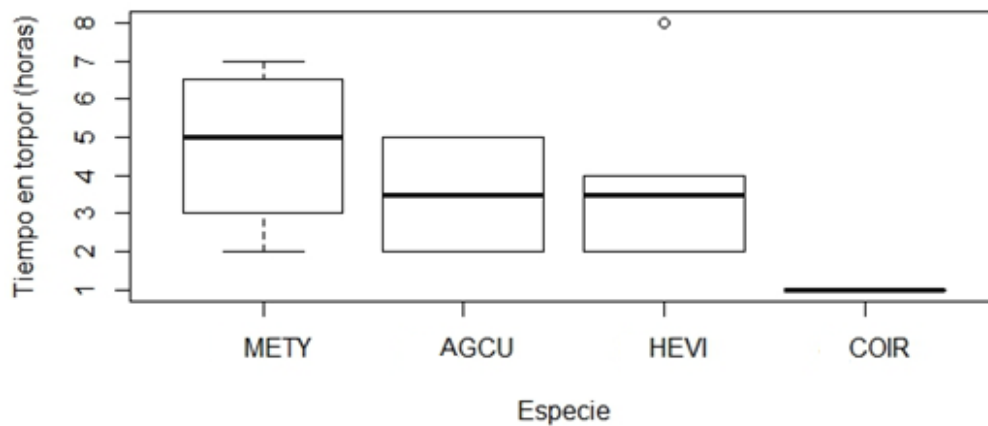


Figura 2.3. Promedio de duración de torpor (horas) en especies de colibríes en la estación científica “El Gullán” según un modelo lineal. Los códigos de las especies son los siguientes: METY: *Metallura tyrianthina*; AGCU: *Aglaeactis cupripennis*; HEVI: *Heliangelus viola*; COIR: *Coeligena iris*.

2.4. Gasto Energético

El gasto energético nocturno promedio varió entre 3,9 kJ para *Metallura tyrianthina* y 5,06 kJ para *Coeligena iris* (Fig. 4). Sin embargo el test de anova indicó que el gasto energético nocturno entre especies no está relacionado ($F=0.1275$, $p>0.05$; Fig. 2.4.) ni tampoco con la temperatura ($F=0,05$; $P=0,82$; $Df=13$).

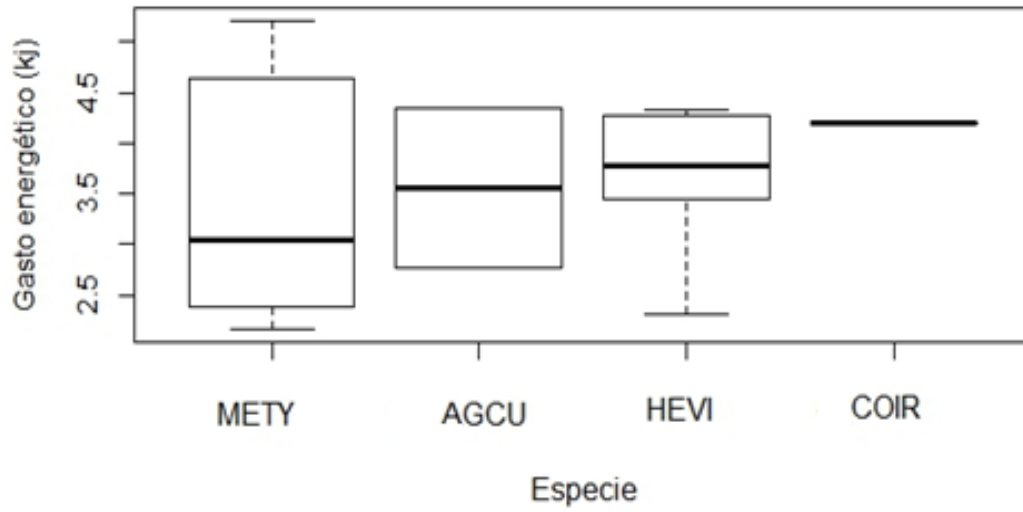


Figura 2.4. Promedio de Gasto Energético Nocturno en kilojulios en especies de colibríes en la estación científica “El Gullán” según un modelo lineal. Los códigos de las especies son los siguientes: METY: *Metallura tyrianthina*; AGCU: *Aglaeactis cupripennis*; HEVI: *Heliangelus viola*; COIR: *Coeligena iris*.

CAPÍTULO 3

DISCUSIONES

En esta investigación se buscó explorar cómo el rol de comportamiento de distintas especies de colibríes influye en el uso de torpor de cuatro especies de colibríes montanos. Los resultados no reflejaron diferencia significativa en el uso de torpor en ninguna de las especies; tampoco influyó la temperatura en el uso de esta estrategia; esto pudo deberse al reducido tamaño de la muestra, por lo que se consideraron otros factores que pudieron influenciar la forma mantener y conservar la energía durante la noche de los individuos estudiados.

El uso de torpor es una estrategia que puede estar influenciada por algunos factores, uno de estos como lo sugiere Hainsworth et al., (1977) es el rol de comportamiento de las especies, debido a que las actividades que realice cada individuo dependiendo de su estrategia de forrajeo podrían determinar el gasto energético y si es necesario usar torpor (Powers et al., 2003). Se esperaba que la especie generalista sea la que use con mayor frecuencia torpor ya que al no tener un territorio gastaría energía en búsqueda de alimento, seguida de la especie rutera que tiene definida su ruta diaria de cúmulo de flores pero no tiene un territorio y por último con menor frecuencia las especies territorialistas que tienen su territorio definido y podría almacenar energía a manera de grasa (Powers et al., 2003). Aunque en nuestro estudio no se encontró diferencias significativas en el uso de torpor entre especies encontramos que la especie rutera fue la que utilizó con menor frecuencia torpor, lo que se predecía que suceda con las especies territorialistas, esto puede ser explicado por diversos factores que pudieron influir en el uso de este mecanismo. Entre estos están: 1) diferencias morfológicas entre especies, 2) diferencias en la carga alar de las especies, 3) el torpor es una estrategia facultativa, 4) disponibilidad de recursos abundante durante el período de estudio, y 5) tamaño de la muestra. A continuación se discuten cada uno de estos factores.

Las especies de estudio tienen diferente morfología y esto puede afectar el uso de torpor debido a que los colibríes con tamaños más grandes pueden tener la capacidad de almacenar grasa en su cuerpo (buche) y con esta energía poder soportar la noche

sin la necesidad de entrar en torpor (Wolf & Hainsworth, 1971; Hainsworth et al., 1972). Encontramos que el peso promedio de la especie generalista fue de 3,7 gr, siendo la de menor peso; la especie ratera fue la de mayor peso con 7,4 gr; por último las especies territorialistas: *A. cupripennis* y *H. viola* presentaron pesos de 6,7 gr y 6,1 gr respectivamente. A pesar de que no se obtuvo diferencia significativa en el uso de torpor entre las especies; la especie ratera, que tiene mayor peso, fue la que utilizó con menor frecuencia y menor duración torpor. El peso de cada individuo pudo influir en la frecuencia y duración de torpor pero no en el gasto energético debido a que para este análisis se realizó una corrección en el peso de los individuos (McKechnie & Wolf 2004).

Se debe considerar la carga alar de cada especie, que es la relación entre el peso y la superficie de las alas del ave (Feinsinger & Chaplin, 1975), ya que según Epting & Casey, (1973) la carga alar de cada especie va a determinar el costo energético relacionado con la búsqueda de alimento. Por ejemplo, las especies rateras deben buscar su alimento en flores que están más dispersas o que tienen baja calidad de néctar, lo que implica que deben moverse un mayor número de veces para conseguir un recurso, por esta razón su carga alar es menor para evitar gastar un exceso de energía al volar; lo contrario sucede con las especies territorialistas que tienen mayor carga alar gastando mayor energía al volar y al realizar diferentes maniobras para alejar a otros individuos de su territorio (Feinsinger et al. 1979; Colwell 1973; Feinsinger 1976; Feinsinger & Chaplin, 1975). Esta puede ser una ventaja para la especie ratera ya que evita un gasto mayor de energía al realizar su recorrido diario en búsqueda de alimento y puede ser una razón para que no haya utilizado torpor en mayor frecuencia, como primeramente se esperaba.

Según Lasiewski (1963) el hecho de que un individuo no entre en torpor cada noche y que el uso de este mecanismo sea variable entre individuos de una misma población indica que puede tratarse de un mecanismo facultativo. También tenemos que considerar que torpor es una estrategia que no necesariamente puede ocurrir en estados de emergencia (Krüger., et al 1982), sino que puede ocurrir regularmente sin necesidad de falta de recursos o temperaturas extremas, quizás por estas razones no encontramos diferencias en el uso de torpor entre especies, no obstante es de gran

importancia continuar con estos estudios para conocer si existe algún patrón que determine el uso de torpor en cada una de estas especies.

Durante los meses que se realizó este estudio los recursos fueron relativamente constantes, siendo *Oreocallis grandiflora* el recurso más abundante e importante para la alimentación de colibríes (Hazlehurst et al., 2016); además se conoce que la producción y concentración de néctar de esta especie vegetal es muy alta (Van der Pijl, 1961; Hazlehurst et al., 2016) siendo un recurso favorable para que los colibríes tengan suficiente alimento, esto pudo provocar que los colibríes experimentados eviten utilizar el mecanismo de torpor.

Pese a que estadísticamente no se encontró diferencia significativa entre especies, se puede observar una ligera variación de las variables medidas en donde la especie rútera fue la que utilizó con menor frecuencia torpor, esto puede deberse al tamaño de la muestra ya que es bajo; sin embargo esto puede mejorar si se realizara este estudio durante un tiempo más prolongado obteniendo un muestra más grande. Este es el primer estudio realizado en el campo con colibríes andinos, en donde se trabajó en un espacio con los periodos de luz natural y la temperatura ambiente del área de estudio; además no existieron perturbaciones de sonido para evitar que esto moleste al individuo. En un estudio realizado por Hiebert (1993), con individuos de colibríes de la misma especie, reportó que aquellos individuos que están sometidos a condiciones de laboratorio entran con mayor intensidad en torpor. Por esta razón se trabajó en condiciones naturales siendo la primera investigación de este tipo que se realiza, por lo que la ejecución de la metodología abarcó ciertas dificultades. El método de captura que se utilizó fue redes de niebla puesto que los colibríes de esta área no estaban acostumbrados a bebederos artificiales, la desventaja de este método es que no se asegura la captura de las especies de interés, que era un individuo macho de una las cuatro especies de estudio; además existieron sesiones en las que no se obtuvo capturas o las condiciones climáticas no nos permitieron realizar el método.

Por otro lado en el método de respirometría el equipo nos permitió trabajar solamente con un individuo por noche. Estos fueron los motivos por los que se obtuvo un número reducido de individuos estudiados, por lo tanto una muestra pequeña y en

consecuencia esto podría haber influido para no encontrar diferencias estadísticas significativas en el uso de torpor entre especies.

El tiempo de duración de este estudio fue de cuatro meses (15 de marzo hasta 15 de julio) durante la época de invierno, este periodo puede no reflejar lo que verdaderamente sucede durante todo el año, ya que nuestros datos reflejaron que la temperatura durante los meses de estudio fue similar y esta podría cambiar en una época diferente; además que según Lasiewski (1963), el consumo de oxígeno aumenta cuando la temperatura ambiente también lo hace.

El estudio de las estrategias que utilizan las especies para soportar situaciones de estrés ambiental es de gran importancia, especialmente aquellas que son muy sensibles y dependen de la cantidad de recursos y temperatura ambiental y que se ven afectadas por el cambio climático. La información obtenida sobre la estrategia energética que utilizan los colibríes para regular su tasa metabólica en condiciones naturales es una herramienta fundamental para el manejo adecuado de estas especies y saber cómo actuar en situaciones de alteración de su hábitat, por lo que se espera que este estudio ayude y motive a más investigadores para realizar más indagaciones sobre fisiología de campo en colibríes.

BIBLIOGRAFÍA

- Alfaro, Vicente et al. 2002. "Fisiología Animal." *Edicions Universitat de Barcelona*.
- Altshuler, Douglas L. 2006. "Flight Performance and Competitive Displacement of Hummingbirds across Elevational Gradients." *The American Naturalist* 167(2): 216–29.
- Arad, Z, and J Marder. 1982. "Comparative Thermoregulation of Four Breeds of Fowls (*Callus Domesticus*), Exposed to a Gradual Increase of Ambient Temperatures." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 72(1): 179–84.
- Arizmendi Arriaga, María del Coro. 2014. "Hummingbirds of Mexico and North America."
- Benayas, José María Rey. 2009. "La Rareza de Las Especies." *Investigación y ciencia*: 63.
- Behrendt, Stefan. 2014. "Add Standardized Regression Coefficients to lm-Objects". Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=lm.beta>.
- Calder, William A. 1994. "When Do Hummingbirds Use Torpor in Nature?" *Physiological Zoology*: 1051–76.
- Chai, Peng, and Robert Dudley. 1999. "Maximum Flight Performance of Hummingbirds: Capacities, Constraints, and Trade-Offs." *The American Naturalist* 153(4): 398–411.
- Colwell, Robert K. 1973. "Competition and Coexistence in a Simple Tropical Community." *The American Naturalist* 107(958): 737–60.
- Epting, Robert J, and Timothy M Casey. 1973. "Power Output and Wing Disc Loading in Hovering Hummingbirds." *The American Naturalist* 107(958): 761–65.
- Feinsinger, Peter. 1976. "Organization of a Tropical Guild of Nectarivorous Birds." *Ecological monographs* 46(3): 257–91.

- Feinsinger, Peter, and Susan Budd Chaplin. 1975. "On the Relationship between Wing Disc Loading and Foraging Strategy in Hummingbirds." *The American Naturalist* 109(966): 217–24.
- Feinsinger, Peter, and Robert K Colwell. 1978. "Community Organization among Neotropical Nectar-Feeding Birds." *American Zoologist* 18(4): 779–95.
- Feinsinger, Peter; Colwell Robert, Terborgh John, and Budd Susan. 1979. "Elevation and the Morphology, Flight Energetics, and Foraging Ecology of Tropical Hummingbirds." *The American Naturalist* 113(4): 481–97.
- Franco Maldonado, Rosmary and Silvana Guamán Pacheco. 2015. "Propuesta Para La Implementación de Agroturismo En La Hacienda 'El Gullan' de La Universidad Del Azuay."
- Gómez Bustillos, Lizeth Yamileth. 2014. "Hidden Treasures of Ecuador."
- Hainsworth, F Reed, Brian G Collins, and Larry L Wolf. 1977. "The Function of Torpor in Hummingbirds." *Physiological Zoology*: 215–22.
- Hainsworth, F Reed, and Larry L Wolf. 1972. "Crop Volume, Nectar Concentration and Hummingbird Energetics." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 42(2): 359IN7361-360366.
- Hazlehurst, Jenny A, Boris Tinoco, Santiago Cárdenas, and Jordan Karubian. 2016. "Pollination Ecology of *Oreocallis grandiflora* (Proteaceae)." *Journal of Pollination Ecology* 19(10): 71–80.
- Hiebert, Sara M. 1990. "Energy Costs and Temporal Organization of Torpor in the Rufous Hummingbird (*Selasphorus Rufus*)." *Physiological Zoology*: 1082–97.
- Hiebert, Sara M. 1993. "Seasonality of Daily Torpor in a Migratory Hummingbird." *Life in the cold: ecological, physiological and molecular mechanisms*. Westview Press, Boulder, CO: 25–32.
- Krüger, Kristine, R Prinzing, and K-L Schuchmann. 1982. "Torpor and Metabolism in Hummingbirds." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 73(4): 679–89.

- Lasiewski, Robert C. 1963. "Oxygen Consumption of Torpid, Resting, Active, and Flying Hummingbirds." *Physiological Zoology* 36(2): 122–40.
- Leemans, Rik, and Bas Eickhout. 2004. "Another Reason for Concern: Regional and Global Impacts on Ecosystems for Different Levels of Climate Change." *Global environmental change* 14(3): 219–28.
- Lopez-Calleja, Victoria, and Francisco Bozinovic. 2003. "Dynamic Energy and Time Budgets in Hummingbirds: A Study in *Sephanoides sephanioides*." *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 134(2): 283–95.
- McKechnie, Andrew E, and Blair O Wolf. 2004. "The Allometry of Avian Basal Metabolic Rate: Good Predictions Need Good Data." *Physiological and Biochemical Zoology* 77(3): 502–21.
- Van der Pijl, Leendert. 1961. "Ecological Aspects of Flower Evolution. II. Zoophilous Flower Classes." *Evolution*: 44–59.
- Powers, Donald R, Alison R Brown, and Jessamyn A Van Hook. 2003. "Influence of Normal Daytime Fat Deposition on Laboratory Measurements of Torpor Use in Territorial versus Nonterritorial Hummingbirds." *Physiological and Biochemical Zoology* 76(3): 389–97.
- Prinzinger, R, T Schäfer, and K-L Schuchmann. 1992. "Energy Metabolism, Respiratory Quotient and Breathing Parameters in Two Convergent Small Bird Species: The Fork-Tailed Sunbird *Aethopyga christinae* (Nectariniidae) and the Chilean Hummingbird *Sephanoides sephanioides* (Trochilidae)." *Journal of thermal biology* 17(2): 71–79.
- Ralph, C John et al. 2007. "Protocolo de operación de la estación de anillado de aves de Tortuguero."
- Restrepo, Carla. 1987. "Aspectos Ecológicos de La Diseminación de Cinco Especies de Muérdagos Por Aves." *Universidad del Valle, Departamento de Biología*.
- Ridgely, Robert S, Paul J Greenfield, Paul Coopmans, and Greenfield Kalil. 2006. "Aves Del Ecuador: Guía de Campo." *Fundación de Conservación Jocotoco*.
- Schmidt-Nielsen, Knut. 1967. "Fisiología Animal."

Schuchmann, Karl-L, and Roland Prinzinger. 1988. "Energy Metabolism, Nocturnal Torpor, and Respiration Frequency in a Green Hermit (*Phaethornis Guy*)."
Journal für Ornithologie 129(4): 469–72.

Stiles, F Gary. 1995. "Behavioral, Ecological and Morphological Correlates of Foraging for Arthropods by the Hummingbirds of a Tropical Wet Forest."
Condor: 853–78.

Suarez, RAUL K. 1998. "Oxygen and the Upper Limits to Animal Design and Performance." *Journal of Experimental Biology* 201(8): 1065–72.

Vleck, Carol Masters. 1981. "Hummingbird Incubation: Female Attentiveness and Egg Temperature." *Oecologia* 51(2): 199–205.

Wolf, Larry L, and F Reed Hainsworth. 1971. "Time and Energy Budgets of Territorial Hummingbirds." *Ecology* 52(6): 980–88.

Wolf, Larry L, F Reed Hainsworth, and F Gary Stiles. 1972. "Energetics of Foraging: Rate and Efficiency of Nectar Extraction by Hummingbirds." *Science* 176(4041): 1351–52.

Recursos Electrónicos

The R Project for Statistical Computing. 2013. Descarga del software.

<<https://www.r-project.org/>>. Fecha de consulta: 15 de julio del 2016.

Maxim Integrated. <<https://www.maximintegrated.com/>>. Descarga del software.

Fecha de consulta: 28 de abril del 2016.

Warthog Systems. Descarga del software: análisis de datos de respirometría.

<<http://www.warthog.ucr.edu/>>. Fecha de consulta: 28 de abril del 2016

ANEXOS

Anexo 1. Tabla de comportamiento

Tabla 3.1. Tabla del total en segundos en distintas actividades registradas (Vuelo, percha y suspensión) durante los meses de marzo-julio, para describir el comportamiento de cada especie de colibríes en la estación científica “El Gullán”. Los códigos de las especies son los siguientes: METY: *Metallura tyrianthina*; AGCU: *Aglaeactis cupripennis*; HEVI: *Heliangelus viola*; COIR: *Coeligena iris*.

ESPECIE	VUELO	SUSPENSIÓN	PERCHA
AGCU	995	397	2360
COIR	526	404	262
HEVI	729	148	2650
METY	340	38	204

Anexo 2. Tabla de pesos promedio

Tabla 1.4. Tabla de pesos promedios en gramos: inicial y final tomados después de procesar a los individuos para calcular el gasto energético nocturno en la estación científica “El Gullán”. Los códigos de las especies son los siguientes: METY: *Metallura tyrianthina*; AGCU: *Aglaeactis cupripennis*; HEVI: *Heliangelus viola*; COIR: *Coeligena iris*.

ESPECIE	PESO PROMEDIO INICIAL EN GRAMOS (PPI)	PESO PROMEDIO FINAL EN GRAMOS (PPF)	PESO PROMEDIO EN GRAMOS ENTRE EL PPI Y PPF
AGCU	6,8 gr	6,6 gr	6,7 gr
HEVI	6,2 gr	6 gr	6,1 gr
COIR	7,6 gr	7,2 gr	7,4 gr
METY	3,8 gr	3,6 gr	3,7 gr

Anexo 3. Gráfico de temperaturas.

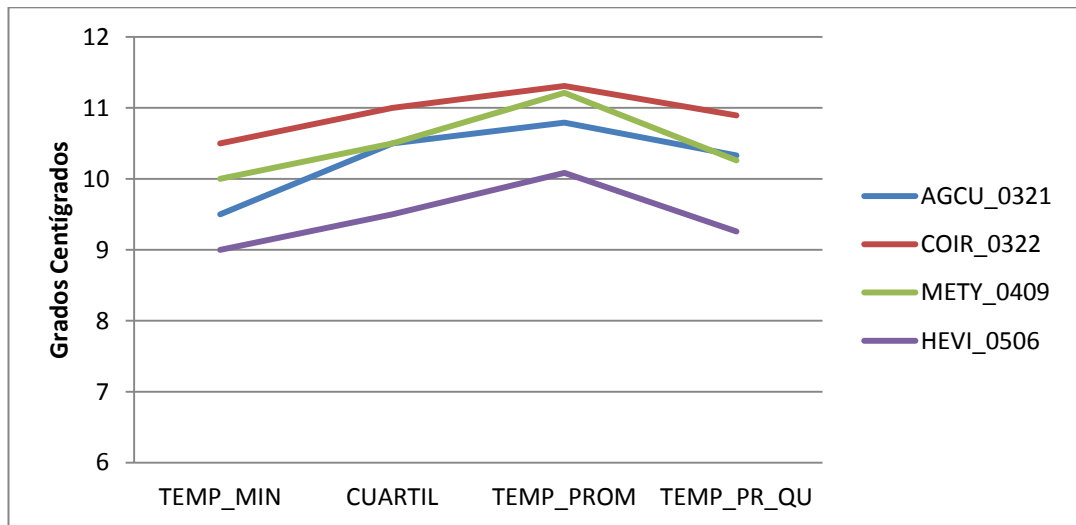


Figura 3.1. Temperaturas registradas de cuatro individuos durante cuatro noches para conocer si la temperatura estaba influenciando el uso de torpor en la estación científica “El Gullán”. Los códigos de las temperaturas son las siguientes: TEMP_MIN: Temperatura Mínima de la noche, CUARTIL: Temperatura del cuartil más bajo durante la noche, TEMP_PROMEDIO: Temperatura promedio de la noche, TEMP_PR_QU: Temperatura promedio del cuartil más bajo durante la noche. Los códigos de las especies son los siguientes: METY: *Metallura tyrianthina*; AGCU: *Aglaeactis cupripennis*; HEVI: *Heliangelus viola*; COIR: *Coeligena iris*.

Anexo 4. Fotografías de las especies de estudio



Metallura tyrianthina, especie generalista



Aglaeactis cupripennis, especie territorialista



Heliangelus viola, especie territorialista



Coeligena iris, especie rutera

Anexo 5. Fotografías de los métodos de campo



Individuo macho (*Coeligena iris*) capturado con el método de red de niebla



Proceso de un individuo macho de *Metallura tyrianthina*



Metallura tyrianthina (macho) siendo alimentado con solución de sacarosa al 25%



Metallura tyrianthina (macho) en estado de torpor