



Universidad de Concepción
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Departamento de Zoología

DEFENSA TERRITORIAL COOPERATIVA Y CONDUCTA DE DUETOS EN
***EUGRALLA PARADOXA* (PASSERIFORMES: RHYNOCRYPTIDAE) EN LA**
REGIÓN DEL BÍO-BÍO



TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE BIOLOGO

Por: Sebastián Alonso Calderón Quiroga
Profesora Guía: Dra. Lucila Del Carme Moreno Salas
Profesor Co-Guía: Dr. Heraldo Norambuena Ramírez

mayo 2020
Concepción, Chile 2020

Profesora Guía

Dra. Lucila Moreno

Profesor Co-Guía

Dr. Heraldo Norambuena

Comisión



Dr. Pedro Victoriano

Dr. Cristóbal Pizarro



Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento

Dedico este trabajo a mi familia ya que sin su apoyo no hubiera llegado hasta
donde estoy



Agradecimientos

Quiero agradecer a la Dra. Lucila Moreno y al Dr. Heraldo Norambuena por su aceptación de ser mis profesores tutor y co-tutor además de su constante apoyo y orientación para la realización de este seminario.

Al Dr. Juan Carlos Ortiz y a Rodrigo Yáñez que me facilitaron los equipos de grabación para la realización de esta investigación.

A Don Ricardo encargado del cuidado de la estación de botánica de la UDEC por ser partícipe de la orientación y su participación diaria en la ruta de muestreo.

A todas mis amigos y familiares que me ayudaron, escuchando, soportando todo el proceso aliviando así el trabajo

Gracias a todos que sin su apoyo no se hubiera logrado llegar hasta este punto



Índice

Índice de Tablas	6
Índice de Figuras	7
Resumen	8
Abstract.....	9
Introducción.....	10
Metodología	13
Sitio de estudio y obtención de grabaciones	13
Experimento de Playback	14
Clasificación de las vocalizaciones	14
Análisis de Información.....	15
Resultados	16
Descripción de los Cantos	19
Tipos de duetos	20
Estructuración del Canto.....	21
Interacción Respuesta-Emisión/ Emisión-Tiempo de muestreo.....	22
Discusión y Conclusión	26
Bibliografía.....	30



Índice de Tablas

Tabla 1: Resumen de valores promedios (10 parejas) de las vocalizaciones de los individuos 1 (A), 2 (B) y el Duetto (C). Frecuencia máxima (F. máx.), Frecuencia mínima (F. min), Frecuencia de Máxima Amplitud Tiempo Total de la Vocalización (TTV) y Tiempo entre las Vocalizaciones (TEV).....16

Tabla 4: Valores de Media y Desviación estándar de las variables medias por tratamiento, las variables destacadas poseen diferencias significativas (*= $p < 0,05$; **= $p < 0,01$).24

Tabla 5: Resumen de los valores ($n=90$) estadísticos y valor p de las variables estudiadas, destacadas en negro aquellas variables que poseen diferencias estadísticamente significativas24



Índice de Figuras

Figura 1: Sonogramas (imágenes inferiores) y Oscilogramas de las vocalizaciones obtenidas (imágenes superiores): [A] individuo 1, [B] individuo 2, [C]: dueto. Graficado en el eje de las Y los valores de Frecuencia (Khz/KU) y en el eje de las X el tiempo (s)17

Figura. 2: Vocalizaciones obtenidas de las grabaciones realizadas, (I-II-III): Vocalizaciones de Contacto, (IV): Vocalización de Alerta, (V y VI): Vocalización de Proclamación.18

Fig. 3: Dos tipos de duetos observados. (A): Solapamiento de las vocalizaciones d los individuos del dueto; (B): Vocalizaciones de los individuos del dueto por separados20

Figura. 4: Duetos observados, encerrado en un recuadro rojo se indica A: dueto con el individuo A con el mínimo de notas y B: dueto con el individuo A con el máximo de notas21

Figura. 5: Número de respuesta por tipo (vocalización A, B y C) y el tipo de respuesta obtenido según el Playback utilizado (A) Playback A; (B) Playback B; (C): Playback C y (D) resumen de los tres Playbacks utilizados.....23

Fig. 6: Porcentajes de respuestas obtenidas durante los meses de muestreo. (A) porcentajes obtenidos al utilizar el Playback A; (B) porcentajes obtenidos al utilizar el Playback B y (C) porcentajes obtenidos al utilizar el Playback C.23

Fig. 7: Boxplots obtenidos A: F. máx. individuo 1; B: F. máx. individuo 2; C: F. min individuo 2; D: PF individuo 2; E: TEV; F: TTV individuo 2; G: F. min individuo 1; H: PF individuo 1; I: TTV individuo 1. Resaltado en un cuadrado rojo el Playback que posee las diferencias significativas ($p < 0,05$) entregadas por la prueba Kruskal-Wallis y el test post hoc de Wilcoxon.25

Resumen

Las aves suboscinas (suborden Tyranni) emiten vocalizaciones para comunicarse y defender el territorio. En muchos casos los machos son los que vocalizan, pero en algunas especies de aves, ambos sexos son capaces de vocalizar, siendo capaces de generar duetos. El objetivo de esta investigación es evaluar las hipótesis de defensa territorial cooperativa utilizando como modelo de estudio al Churrín de la Mocha (*Eugralla paradoxa*), ave suboscina, caracterizada por habitar el sotobosque denso de bosques de *Nothofagus*. Para esto se plantearon dos hipótesis: 1) Existe defensa del territorio en dueto, la que se intensifica dependiendo del tipo de intrusión al territorio, y 2) la defensa territorial en dueto es más intensa al comienzo de la reproducción que al final de la reproducción. Para poner a prueba estas hipótesis, se obtuvieron las grabaciones mediante visitas prospectivas en la Región del Bío-Bío. Luego de obtener las grabaciones de cada pareja se realizó un experimento de Playback interactivo, con las vocalizaciones obtenidas, se estimaron los valores de frecuencia máxima y mínima en Hz, duración de la respuesta (seg), individuo emisor y cantidad de repeticiones de la respuesta. Se grabó un total de 10 parejas, de las cuales se obtuvieron las vocalizaciones individuales y del dueto, además de otras vocalizaciones que son utilizadas para la comunicación entre los individuos. Los resultados muestran que existe defensa territorial en forma de dueto, además se obtuvieron respuestas significativamente mayores a los estímulos del individuo 2 de la pareja y al dueto, observado con la interacción Respuesta-Emisión. No se encontró diferencias en la defensa territorial en relación a la etapa del periodo reproductivo. La información entregada por este trabajo es de relevancia para la historia natural de *E. paradoxa*, ya que caracteriza por primera vez para Chile las vocalizaciones de *E. paradoxa*, tanto individuales como en dueto, describe nuevos sonogramas de las de vocalizaciones, como también la corroboración de que esta ave presenta una defensa territorial cooperativa (dueto). Cabe destacar que para estudios posteriores se recomienda hacer seguimiento de las parejas durante todo el periodo reproductivo, y determinar el sexo de los individuos, para así evaluar si existen diferencias entre sexos en la defensa territorial. Este estudio

Palabras clave: Dueto, Defensa de territorio, Playback, Passeriformes, Vocalizaciones.

Abstract

Suboscine birds (Tyranni suborder) emit vocalizations to communicate and defend the territory. In many cases the males are the ones that vocalize, but in some species of birds, both sexes are able to vocalize, being able to generate duets. The objective of this investigation is to evaluate the cooperative territorial defense hypotheses using as a study model the Churrín de la Mocha (*Eugralla paradoxa*), sub-bird, characterized by inhabiting the dense undergrowth of *Nothofagus* forests. For this, two hypotheses were proposed: 1) There is defense of the territory in duet, which intensifies depending on the type of intrusion into the territory, and 2) Territorial defense in duet is more intense at the beginning of reproduction than at the end of reproduction. To test these hypotheses, the recordings were obtained through prospective visits in the Bío-Bío Region. After obtaining the recordings of each pair, an interactive Playback experiment was carried out, with the vocalizations obtained, the values of maximum and minimum frequency in Hz, duration of the response (sec), emitting individual and number of repetitions of the response were estimated. A total of 10 pairs were recorded from which the individual and duet vocalizations were obtained, in addition to other vocalizations that are used for communication between individuals. The results show that there is territorial defense in the form of a duet, significantly greater responses were obtained to the stimuli of individual 2 of the couple and to the duet with the Response-Emission interaction. No differences in territorial defense were found in relation to reproductive period. However, the information provided by this work is of relevance to the natural history of *E. paradoxa*, since it characterizes for the first time for Chile the vocalizations of *E. paraxa*, both individual and duet, it describes new sonograms of vocalizations, as well as the corroboration that this species presents a cooperative territorial defense (duet). It should be noted that for subsequent studies, it is recommended to follow the couples throughout the reproductive period, and determine the sex of the individuals, in order to assess whether there are differences between the sexes in territorial defense.

Keywords: Duet, Territory Defense, Playback, Passeriformes, Vocalizations.

1. Introducción

Las vocalizaciones de las aves son de vital importancia, ya que, gracias a estas, individuos de la misma especie logran comunicarse entre sí (Araya-Salas 2010). En general, las aves utilizan principalmente el canal acústico y visual para comunicarse, ya que presentan poco desempeño a nivel de su sistema olfativo favoreciendo así la selección sexual mediante el color del plumaje y sus vocalizaciones (Catchpole & Slater 2003). En ciertos casos las señales visuales también se ven en desventaja frente a las señales acústicas, debido a los cambios lumínicos en el ambiente generando que la observación entre ellas sea complicada (Catchpole & Slater 2003). De esta forma, la utilización de las señales acústicas pasa a ser relevante para la comunicación entre las aves cumpliendo un rol importante a nivel de reconocimiento, cortejo y defensa territorial (Gómez 2016).

Las aves desde el punto de vista de su aprendizaje y variación en sus vocalizaciones son clasificadas en dos grupos. El primero corresponde a aquellas aves que muestran un mayor grado de aprendizaje y variación en sus cantos, las cuáles son denominadas aves oscinas (suborden Passeri), donde las vocalizaciones que poseen se caracterizan por abarcar una menor extensión geográfica (Tubaro 1999). Por otro lado, el grupo de aves restante se denomina suboscinas, que corresponde a aquellas que se caracterizan por poseer vocalizaciones con un componente más innato y poco variante (suborden Tyranni), donde un sólo tipo de canto está presente en una amplia extensión geográfica (Araya-Salas 2010).

Las aves suboscinas, al igual que las aves oscinas, emiten vocalizaciones, si bien no son tan llamativas como las oscinas, son capaces de comunicarse entre sí mediante variados cantos con significados particulares (Norambuena & Muñoz-Pedrerros 2019). Cada una de estas vocalizaciones posee un significado específico o se utilizan en un contexto particular dentro del desarrollo del ciclo biológico (König & Weick 2008), por lo que estas se pueden clasificar a grandes rasgos en cantos, donde se incluyen vocalizaciones territoriales o de cortejo, y las llamadas las que incluyen llamadas agresivas, de contacto, de solicitud, de los polluelos, de socorro

y alarma (Andrew 1961). Además, se ha visto el caso de emisiones de sonidos no vocales como chasquidos, denominados sonidos mecánicos (e.g. Straneck 1999, Fariña et al. 2018;). Todos estos sonidos y llamadas son de utilidad para la identificación de especies en terreno, como también entre los individuos (König & Weick 2008).

Aunque en muchos casos los machos son los que vocalizan, hay especies de aves en donde ambos sexos son capaces de vocalizar (Catchpole & Slater 2003), siendo capaces de coordinarse solapando sus cantos o generando notas alternas para producir una acústica conjunta, la cual es denominada dueto (Farabaugh 1982). Estos duetos se logran de tres formas: 1) mediante la fusión de cantos en donde dos individuos combinan sus respectivas vocalizaciones de una manera más o menos coordinada; 2) mediante la copia de las vocalizaciones, en donde son capaces de copiar la vocalización de su pareja; 3) a través de la división de vocalizaciones, en la cual unos cantos se dividen entre los socios (Wickler & Seibt 1982). En muchas especies de aves, el dueto es utilizado para evitar encuentros con parejas o individuos de la misma especie (Logue 2005), pero con respecto al funcionamiento del dueto en estos encuentros, se ha hipotetizado que la participación en los duetos se utilizaría para evitar (1) la pérdida de parte o la totalidad del territorio (Wickler 1976) o (2) para evitar el reemplazo de uno de los miembros de la pareja (Hall 2000; Hall 2004). Sin embargo, la función del dueto sigue siendo controversial, ya que es un fenómeno categorizado como poco comprendido en cuanto a su funcionamiento (Hall 2000).

Una de las herramientas más utilizadas para el trabajo con vocalizaciones es la bioacústica, la cual consiste en el estudio del comportamiento de comunicación de los animales a través de señales sonoras. Esta disciplina se ha desarrollado notablemente a partir de la segunda mitad del siglo pasado, gracias a la existencia de medios técnicos capaces de almacenar y analizar los sonidos (Tubaro 1999). Una de las metodologías de trabajo que ofrece la bioacústica corresponde a la experimentación con Playback, una herramienta reciente y útil para el estudio de la ecología, comportamiento y la evolución acústica de las aves (Douglas & Mennill 2010). Existen dos métodos de trabajo de Playback: No interactivo e Interactivo. La

diferencia entre estos radica en la presencia o no del investigador en el experimento y las distintas hipótesis de trabajo (Douglas & Mennill 2010), hipótesis a nivel de defensa conjunta de los recursos, protección entre individuos, cuidado parental, mantenimiento de la pareja, entre otras (Douglas & Menill 2010), las cuales han sido evaluadas en mayor número en aves oscinas (e.j. Mulder et al. 2003; Roger et al. 2006) que en aves suboscinas.

Este estudio pretende evaluar la hipótesis de defensa territorial cooperativa en dueto y para esto se utilizó como modelo de estudio al Churrín de la Mocha (*Eugralla paradoxa*). Ave paseriforme distribuida mayoritariamente en Chile y parte de Argentina (Vidoz & Areta 2013). Se caracteriza por habitar el sotobosque denso de bosques de *Nothofagus*, coligue y otros tipos de arbustos asociados a dicho ambiente. Para esta ave se han descrito 6 vocalizaciones donde se incluye las de alarma, contacto y proclamación (Vidoz & Areta 2013), y hasta el momento no existen registros publicados de vocalizaciones en dueto. En Chile se ha determinado el avistamiento usual de esta especie en parejas (Martínez-Piña & González-Cifuentes 2017), deduciendo así la posibilidad de *E. paradoxa* podría generar el dueto. Con lo que se plantean las preguntas ¿Existe defensa conjunta del territorio? ¿Existe comportamiento en pareja activo? De acuerdo a esto se plantean las siguientes hipótesis: 1) Existe defensa del territorio en dueto, la que se intensifica dependiendo del tipo de intrusión al territorio, y 2) La defensa territorial en dueto es más intensa al comienzo de la reproducción (cortejo) que al final de la reproducción (incubación y cuidado parental). De la Hipótesis 1 se espera que exista una defensa en dueto activa y de la hipótesis dos esperamos que la época de cortejo sea donde exista mayor respuesta por parte del dueto más que en la época al final del cuidado parental. El objetivo de esta investigación es evaluar las hipótesis de defensa territorial cooperativa en *E. paradoxa*, mediante el desarrollo de un experimento de Playback, determinando las frecuencias individuales y grupales, su repuesta, posibles variaciones en la estructuración del canto y su comportamiento

2. Materiales y métodos

2.1.- Sitio de estudio y obtención de grabaciones

Con el objetivo de identificar parejas territoriales de *E. paradoxa*, se realizaron visitas prospectivas, entre Noviembre y Enero, a sitios de reproducción potenciales y confirmados de esta especie en la estación biológica de Hualpén, perteneciente a la Universidad de Concepción, emplazada en la península de Hualpén (36°47'50,5"S 73°09'26,1"O). Se realizaron grabaciones con el equipo TASCAM DR-100 MKII junto a un micrófono SENNHEISER ME66 con un condensador K6. Las grabaciones de *E. paradoxa* que fueron utilizadas en el experimento de Playback se obtuvieron de las grabaciones de los mismos individuos encontrados en el lugar. El experimento de Playback se realizó en 10 parejas territoriales, estas compartieron el mismo tipo de hábitat, compuesto mayoritariamente por *Rubus ulmifolius*.

Con el objetivo de identificar el macho y la hembra y poder caracterizar las diferencias en las vocalizaciones de estos, se realizó una captura disponiendo de una red niebla (12 metros de largo, 3 metros de alto y 2 cm de ancho del agujero de captura), la cual se instaló en uno de los puntos de muestreos donde se encontraba una de las parejas prospectadas. Luego de extender la red por completo, se emitió el Playback del canto de Churrín de la Mocha para atraer al ave a la red (Macho o Hembra). Se capturó un individuo, al cual se le registró el peso y medidas corporales (Largo Total, Largo de cabeza, Largo de Pico, Largo del ala, Largo del tarso, y el Largo de la Cola), se identificó el sexo del ave, y se marcó con pintura blanca algunas plumas de la cola. Sin embargo, no fue posible detectar el individuo en los monitoreos. Por lo tanto, para caracterizar los cantos de ambos integrantes de la pareja, se les denominó Individuo 1 e Individuo 2, caracterización en base al individuo que respondió primero al Playback.

2.2.- Experimento de Playback

El experimento de Playback se realizó desde fines de noviembre de 2019 a principios de enero de 2020, con un total de 17 salidas a terreno (33 horas aproximadas en terreno), para obtener una curva de comportamiento y de respuestas a lo largo de todo el periodo reproductivo (Altamirano et al. 2012; Medrano et al. 2018). Con el uso de la metodología de Playback interactivo (manipulado por el investigador), se instaló un parlante (7 Watts) en el suelo a 7 metros de distancia del investigador, dentro del territorio defendido por cada pareja seleccionada. La secuencia de emisión de Playback para cada sesión consideró 1 minuto de silencio al llegar al punto de emisión de Playback, 1 minuto de emisión de Playback, 5 minutos de escucha, 1 minuto de Playback, 5 minutos de escucha. El proceso de experimentación de Playback se dividió en tres sesiones: (1) Emisión de Playback de canto del individuo 1 de *E. paradoxa* (Playback A; Fig. 1A), (2) emisión de Playback de canto del individuo 2 de *E. paradoxa* (Playback B; Fig. 1B), y (3) emisión de Playback de canto en dúo de *E. paradoxa* (Playback C; Fig. 1C). Considerando que, en algunos casos, individuos de *E. paradoxa* se mantuvieron respondiendo constantemente al Playback, para evitar el doble conteo de las respuestas, las sesiones de Playback solo se emitieron una vez por día.

2.3.- Clasificación de las vocalizaciones

La clasificación de las vocalizaciones de *E. paradoxa* según la función que esta realiza se obtuvieron de Vidoz & Areta (2013), donde se describen vocalizaciones de alarma, contacto, proclamación, estos autores también muestran los sonogramas de los tipos de vocalizaciones de esta especie de ave.

2.4.- Análisis de la información

Luego de obtener las vocalizaciones de respuesta, estas fueron editadas en el programa Audacity (Audacity® software 1999-2019), aplicándose un filtro de banda para eliminar el ruido fuera de la gama de frecuencias de la vocalización de

E. paradoxa, eliminando el ruido por debajo de 1000 Hz y por encima de 7000 Hz. Las mediciones a escala fina y análisis de los sonogramas se realizaron con el programa Raven Pro 1.4 (Bioacoustics Research Program 2011), usando los parámetros del espectrograma (Window–Type: Hann, tamaño: 512 muestras =11,6ms), 3dB filtro ancho de banda: 256 Hz; superposición cuadrícula de tiempo: 50 %, tamaño de salto: 128 muestras (=5,80 ms); frecuencia cuadrícula –DFT: 512 muestras, espaciado cuadrícula: 86,1 Hz. De cada vocalización se obtuvieron los valores de (1) Frecuencia Máxima (F. máx.) y (2) Mínima (F. min.) en Hz, (3) duración de la respuesta en segundos (seg), (4) Frecuencia de máxima amplitud en Hz emisor (A, B y C), (5) tiempo total de la vocalización (TTV) en seg, (6) tiempo total entre las vocalizaciones (TEV) en seg y (7) cantidad de repeticiones de la respuesta. Todos los valores mencionados se obtuvieron mediante el software Raven Pro 1.4.

Previo al análisis de los datos se realizó la prueba de Shapiro- Wilk para evaluar los supuestos de la normalidad. Este análisis evidenció que los datos no se distribuyen de forma normal ($p < 0,05$), por lo que se utilizaron pruebas no paramétricas para analizar los datos. Se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para determinar la existencia de diferencias significativas entre las variables medidas para cada tratamiento. Para esto se utilizó el software R (R core. 2013) y R studio 1.5 (RStudio Team 2015), y los paquetes devtools (Wickham, et al. 2020) y ggpubr (Kassambara 2020) para la realización de los gráficos boxplot y el comando `kruskal.test` para la prueba de Kruskal- Wallis. Se comparó entre tratamientos mediante el test de Wilcoxon.

3. Resultados

Un total de 10 parejas fueron grabadas durante parte de la temporada reproductiva (noviembre a enero), de las cuales se obtuvieron las tres vocalizaciones esperadas de los individuos del dueto, dos individuales (A-B) y la del dueto (C) (Fig. 1), además de 6 vocalizaciones extras (I a VI), las cuales tienen funciones de contacto, alerta y proclamación (Fig. 2). Se obtuvo diferencias en la estructura del canto de las vocalizaciones de *E. paradoxa* (Fig. 3), y diferencias en el porcentaje de respuesta durante los meses muestreados. En general se obtuvo un 31,1% de respuesta por parte de la vocalización del individuo 1, 7,7% de respuesta por parte de la vocalización del individuo 2 y 61,1% de respuesta por parte del dueto (Fig. 4). Para todos los individuos se obtuvieron los valores promedio de las variables medidas (F. máx, F. min, FMA, TTV, TEV), las que se observan resumidas en las tablas 1 y 2.

Tabla 1: Resumen de valores promedios y desviación estándar (10 parejas) de las vocalizaciones de los individuos 1 (A), 2 (B) y el Dueto (C). Frecuencia máxima (F. máx.), Frecuencia mínima (F. min), Frecuencia de Máxima Amplitud (FMA), Tiempo Total de la Vocalización (TTV) y Tiempo entre las Vocalizaciones (TEV). Las variables destacadas en negritas poseen diferencias significativas (*= $p < 0,05$; **= $p < 0,01$)

Variables	Individuos	A		B		C	
		Media	SD	Media	SD	Media	SD
F.max	1*	3485,38	376,98	---	---	3533,56	401,08
	2**	---	---	4044,89	274,16	3705,95	388,74
F.min	1	924,72	311,99	---	---	842,88	146,71
	2**	---	---	824,87	50,78	873,63	165,92
FMA	1**	2636,93	93,73	---	---	2649,83	177,82
	2**	---	---	2836,67	134,24	2704,97	216,01
TTV	1	0,96	0,39	---	--	0,85	0,337
	2**	---	---	1,10	0,32	0,83	0,33
TEV	*	3,27	1,02	3,09	0,78	2,26	0,74

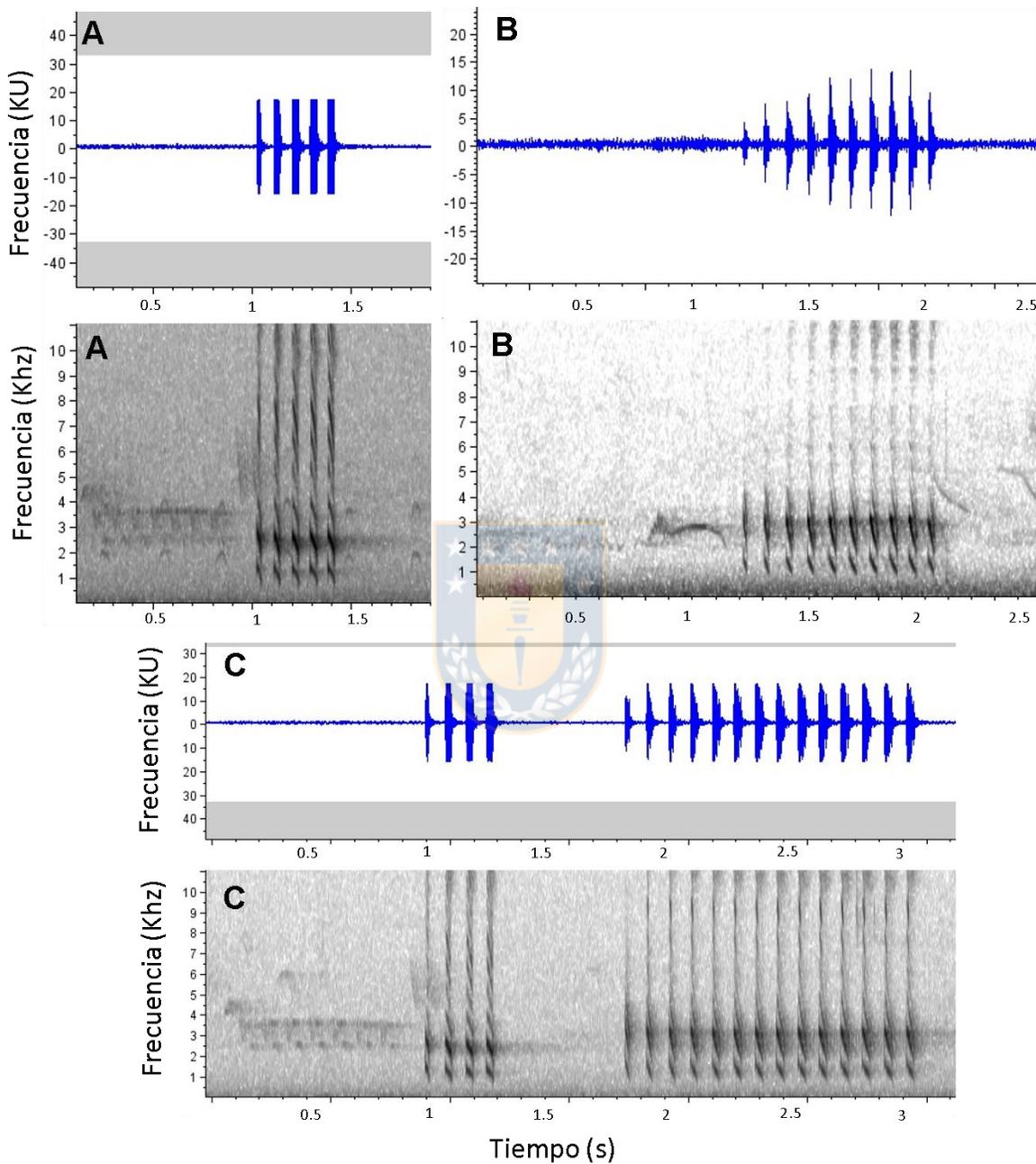


Figura 1: Sonogramas (imágenes inferiores) y Oscilogramas de las vocalizaciones obtenidas (imágenes superiores): [A] individuo 1, [B] individuo 2, [C]: dueto. Graficado en el eje de las de las X el tiempo (s) y en el eje Y los valores de Frecuencia (Khz/KU).

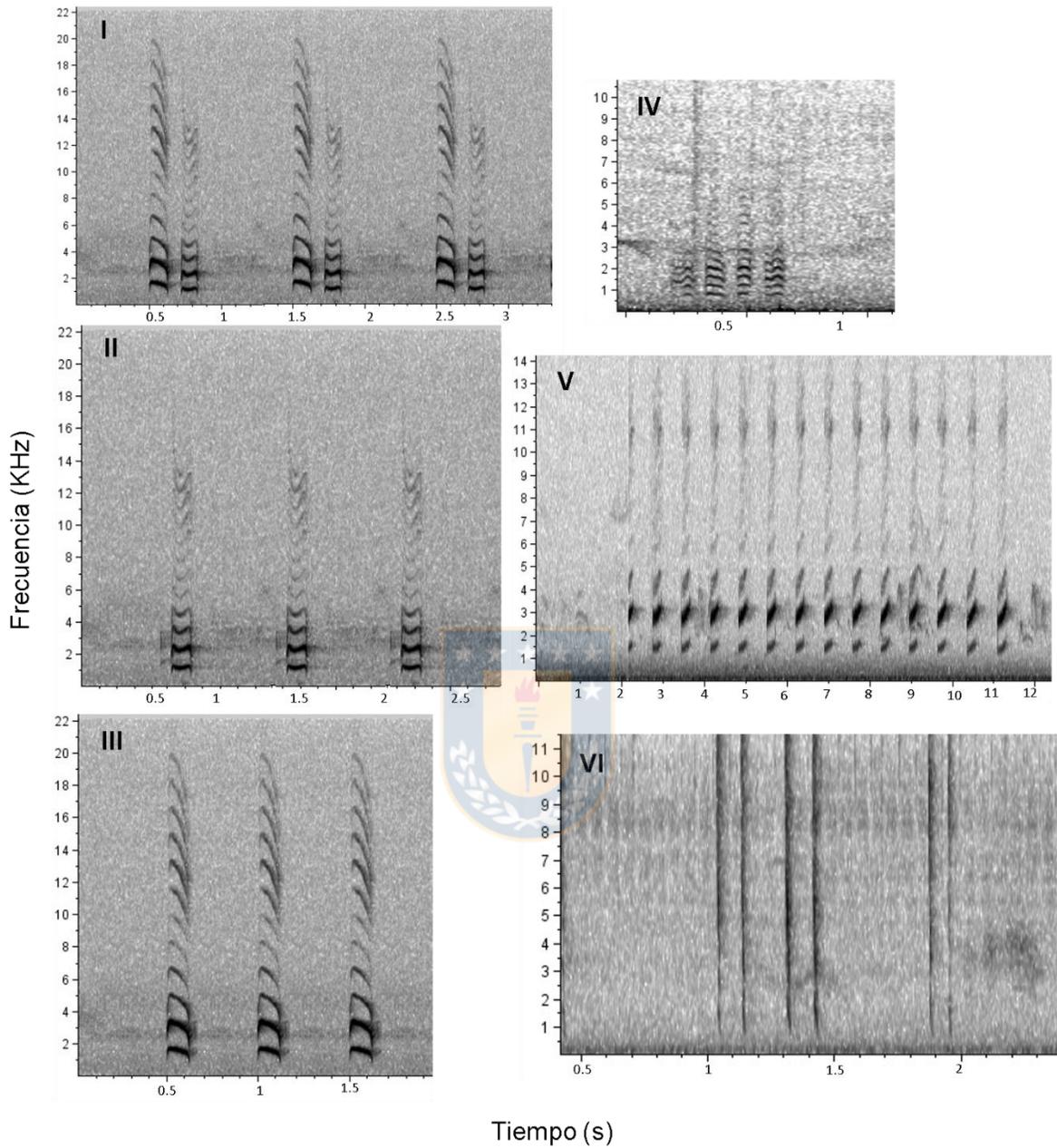


Figura 2: Vocalizaciones obtenidas de las grabaciones realizadas, (I-II-III): Vocalizaciones de Contacto, (IV): Vocalización de Alerta, (V y VI): Vocalización de Proclamación.

3.1.- Descripción de los cantos

La vocalización del individuo 1 registró en promedio una frecuencia máxima de $3485,38 \pm 376,98$ y mínima de $924,70 \pm 311,99$, presenta en general entre 3 notas al inicio de la respuesta y 7 u 8 notas durante la vocalización. Como se observa en el oscilograma (Fig. 1), las notas no presentan un punto de concentración, sino que la nota es uniforme en tamaño. La vocalización del individuo 2 (B) registró una frecuencia máxima de $4044,89 \pm 274,16$ y mínima de $824,87 \pm 50,78$ lo que sugiere un rango más alto que la vocalización del individuo 1 (A), llegando a una frecuencia máxima mayor y una frecuencia mínima menor, en general presenta 5 o 6 notas al inicio de la respuesta pudiendo llegar a un número de 12 a 18 notas cuando vocaliza en el tiempo. En el oscilograma (Fig. 1) se muestra una concentración de la frecuencia en un punto de las notas, además de una diferencia del tamaño de la nota de forma ascendente a diferencia de la vocalización del individuo 1 (A). Por último, en dueto (C) se registró para el individuo 1 (A) del dueto una frecuencia máxima de $3533,56 \pm 401,08$ y mínima de $842,88 \pm 146,71$, para el individuo 2 (B) del dueto se registró una frecuencia máxima de $3705,95 \pm 388,74$ y mínima de $873,63 \pm 165$. Como se observa, existe una diferencia entre los individuos del dueto de 172 Hz aproximadamente en los valores de F. máx. y 30 Hz aproximadamente en los valores de F. mín., estas diferencias se mantienen en los valores de frecuencia de máxima amplitud, pero en menos magnitud. Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las variables, no solo a nivel de Frecuencias, sino que también en variables estructurales como el tiempo (Tabla 1).

Además de las vocalizaciones individuales (Fig. 1), se obtuvieron otras seis vocalizaciones (Fig. 2), las cuales poseen otras funciones extras como alerta, contacto y proclamación. Se obtuvieron 3 vocalizaciones de contacto "I", "II" y "III" (Fig. 2), que tienen diferencias en el momento que son utilizadas. En el caso de la vocalización "I", esta es aguda a diferencia de la vocalización "II" que es una nota mucho más grave, sin embargo, estas comparten el mismo timbre de la nota, estas dos últimas son utilizadas para ubicar al otro individuo lejano en la mayoría de los casos observados. Por otro lado, la vocalización "III" también presenta la función de

contacto igual que las anteriores, pero se utiliza con mayor frecuencia antes de realizar el dueto, donde luego la vocalización “IV” que es una vocalización grave con una tonalidad nasal, es la que indica cuando se da inicio al dueto. Todas estas interacciones de vocalizaciones fueron observadas en terreno.

Para el caso de las vocalizaciones “V” y “VI” corresponden a vocalizaciones de proclamación. La vocalización “V” son una serie de notas cortas, la cual puede durar varios minutos (5 minutos en nuestra grabación). En el caso de la vocalización “VI” es muy fuerte, de aproximadamente 12 notas siendo escuchada en varias ocasiones en terreno.

3.2.- Tipos de Dueto

De los sonogramas obtenidos, observamos dos tipos de dueto (Fig. 3) formado por *E. paradoxa*. Para el primer caso existe la formación de un dueto en donde los individuos de la pareja tienen una separación de un segundo entre las vocalizaciones. El segundo caso se caracteriza por el solapamiento de las vocalizaciones de los individuos, principalmente se observó cuando el dueto era sostenido en el tiempo.

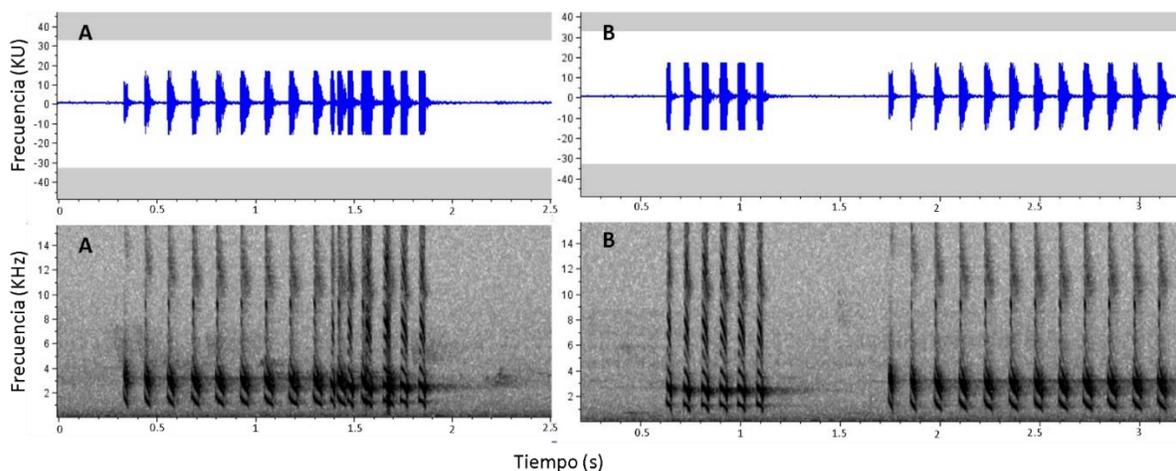


Figura 3: Tipos de duetos observados. (A): Solapamiento de las vocalizaciones de los individuos del dueto; (B): Vocalizaciones de los individuos del dueto por separado.

3.3.- Estructuración del canto

Si comparamos las vocalizaciones obtenidas (Fig. 1), se observan ciertas variaciones a nivel de estructura existiendo diferencias en la cantidad de notas. En el caso de la vocalización "A" posee un rango máximo de 7 a 8 notas, por otro lado, la vocalización "B" posee también un rango máximo de 12 a 18 notas. Pero en el caso del dueto "C" se observaron dos diferencias. Una en donde el individuo 1 utiliza en ciertos duetos el rango mínimo de sus notas y otra donde utiliza la misma cantidad de notas que la vocalización "B" (Fig. 4), existiendo la posibilidad que exija más o menos energía del otro individuo dependiendo de la respuesta.

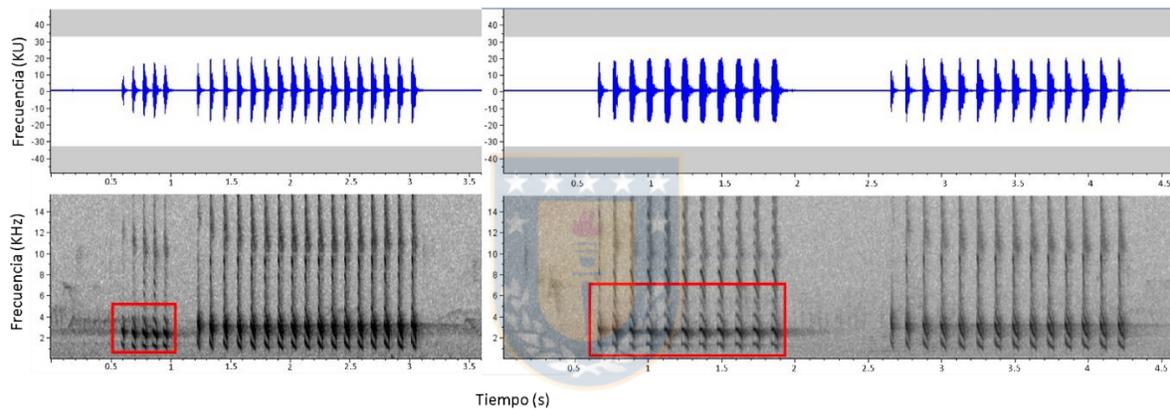


Figura 4: Duetos observados, encerrado en un recuadro rojo se indica A: dueto con el individuo 1 con el mínimo de notas y B: dueto con el individuo 1 con el máximo de notas.

3.4.- Interacción Respuesta-Emisión/ Emisión-Tiempo de muestreo

Para el caso de las interacciones respuesta-emisión (Fig. 5), en el Playback A (vocalización del individuo 1), cuando fue emitido existió una mayor respuesta por parte del individuo 1, luego por el dueto y por el individuo 2 (K-W: 16,25 ; $p < 0,01$), para el caso del Playback B (vocalización individuo 2) existió una mayor respuesta por parte del dueto, luego el individuo 1 y por último el individuo 2 (K-W: 35,46; $p < 0,01$). Finalmente para el Playback C (dueto), existió una mayor respuesta del dueto, luego el individuo 1 y por último el individuo 2 (K-W: 44,08; $p < 0,01$). Para la relación emisión-tiempo de respuesta, no se encontraron diferencias significativas (Playback A: K-W: 2,054; $p = 0,339$ / Playback B: K-W: 0,4631; $p = 0,7851$ / Playback C: K-W: 0,9529; $p = 0,5486$).

Por otro lado, se observaron diferencias en el porcentaje de respuesta de los individuos y el dueto durante los meses muestreados (Fig. 6). En noviembre al utilizar el Playback A (vocalización del individuo 1) se obtuvo un mayor porcentaje de respuesta por parte del individuo 2 (50%), al utilizar el Playback B y C se obtuvo una mayor respuesta por parte del individuo 1 (50% y 33,3%, respectivamente). En diciembre, al utilizar el Playback A se obtuvo mayor respuesta por el individuo 1 (70%), al utilizar el Playback B, una mayor respuesta del dueto (68,4%), finalmente al utilizar el Playback C, el dueto es el que responde el 80% de las veces, coincidiendo con el periodo de cuidado de las crías. Por último, en el mes de enero al utilizar el Playback A, B y C se obtuvo una mayor respuesta por parte del individuo 2 (25%, 12% y 20%, respectivamente), luego el dueto y por último el individuo 1, para las observación de la interacción Emisión-Tiempo, no se obtuvieron diferencias significativas Playback A (KW: 0,089; $p = 0,95$), Playback B (KW: 0,088; $p = 0,95$) y Playback C (KW: 0,62; $p = 0,72$).

Con lo anterior, la segunda hipótesis planteada sobre la defensa territorial en dueto es más intensa al comienzo de la reproducción que al final de la reproducción, no se acepta por no poseer diferencias estadísticamente significativas, pero el patrón observado es de relevancia para estudios posteriores.

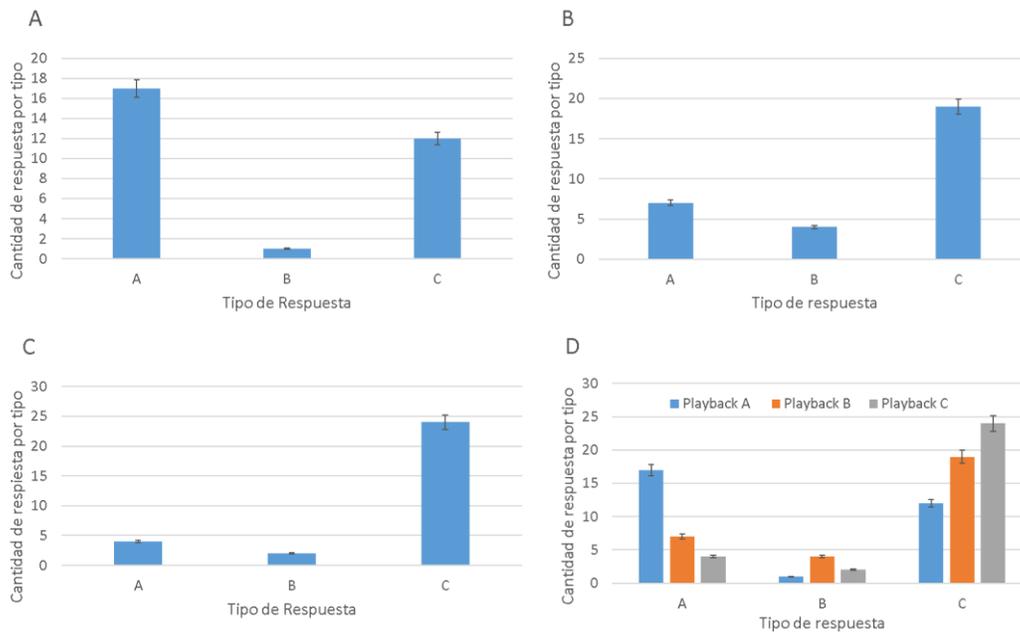


Figura 5: Número de respuesta por tipo (vocalización A, B y C) y el tipo de respuesta obtenido según el Playback utilizado (A) Playback A; (B) Playback B; (C): Playback C y (D) resumen de los tres Playbacks utilizados.

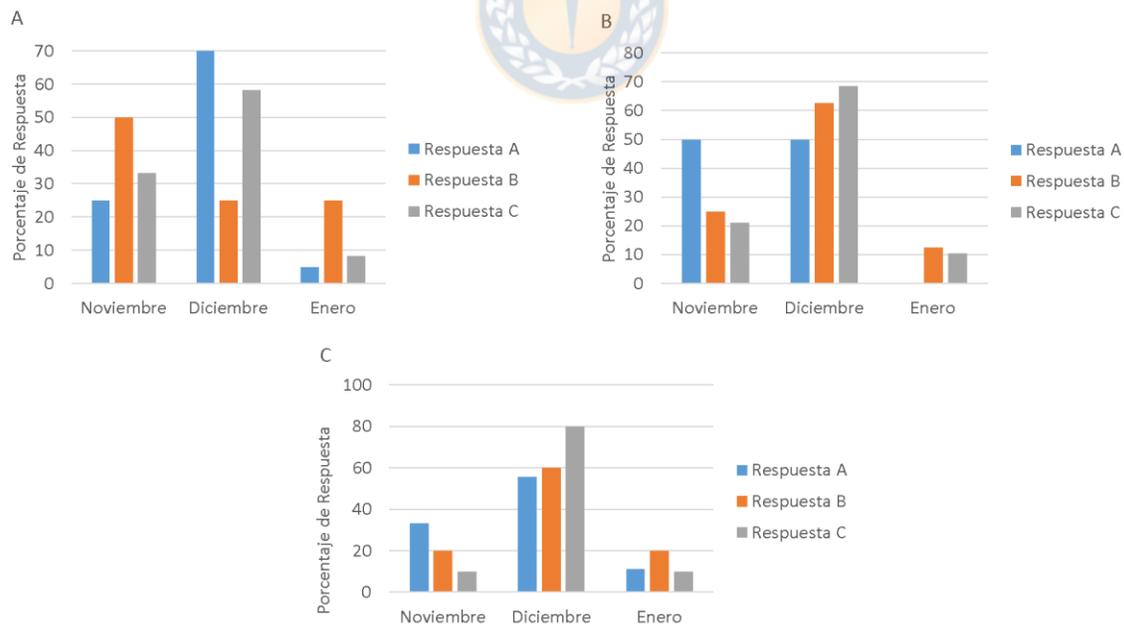


Figura 6: Porcentajes de respuestas obtenidas durante los meses de muestreo. (A) porcentajes obtenidos al utilizar el Playback A; (B) porcentajes obtenidos al utilizar el Playback B y (C) porcentajes obtenidos al utilizar el Playback C.

Tabla 5: Resumen de los valores (n=90) estadísticos y valor p de las variables estudiadas. Los valores destacados en negritas corresponden a variables que poseen diferencias estadísticamente significativas.

Parámetro	Nº individuo	Estadístico	Valor P
F. máx.	1	12,12	0,05
	2	70,44	0,01
F. min	1	2,55	0,27
	2	70,44	0,01
PF	1	10,54	0,01
	2	70,44	0,01
TTV	1	4,70	0,09
	2	70,45	0,01
TEV		21,89	0,01



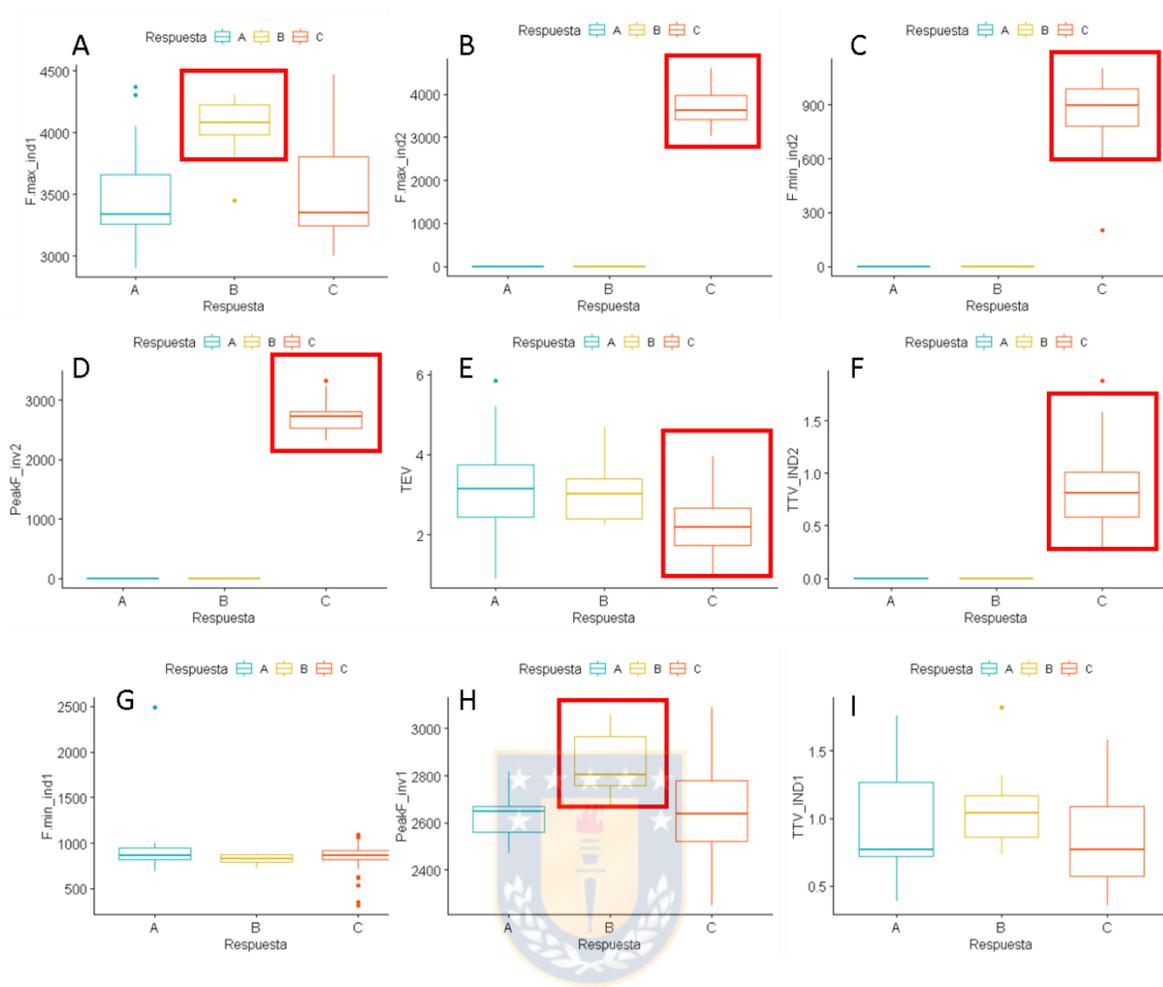


Figura 7: Boxplots obtenidos A: F. máx. individuo 1; B: F. máx. individuo 2; C: F. min individuo 2; D: PF individuo 2; E: TEV; F: TTV individuo 2; G: F. min individuo 1; H: PF individuo 1; I: TTV individuo 1. Resaltado en un cuadrado rojo el Playback que posee las diferencias significativas ($p < 0,05$) entregadas por la prueba Kruskal-Wallis y el test post hoc de Wilcoxon.

4. Discusión

El estudio realizado evaluó dos hipótesis relacionadas con la defensa territorial cooperativa, la primera planteaba la existencia de defensa del territorio en dueto, esperando que esta se intensificara dependiendo del tipo de intrusión al territorio, y en la segunda se proponía que la defensa territorial en dueto sería más intensa al comienzo de la reproducción (cortejo) que al final de la reproducción (incubación y cuidado parental). Para el caso de *E. paradoxa*, nuestros resultados sustentan la hipótesis de defensa territorial cooperativa (hipótesis 1), ya que *E. paradoxa* presenta defensa territorial en forma de duetos, respondiendo claramente con mayor frecuencia a la interacción del individuo 2 de la pareja y al dueto mismo, más que a la vocalización común oída por parte del individuo 1. Con las observaciones en terreno, los sonogramas obtenidos (Fig. 3) y el comportamiento de *E. paradoxa*, determinamos que el dueto de esta ave se forma con la fusión de las vocalizaciones, en donde dos individuos combinan sus respectivas vocalizaciones de una manera más o menos coordinada, como se hace mención en Wickler & Seibt (1982). Debido a como se ensamblan las vocalizaciones y el parecido entre ellas, se puede determinar qué tan complejo y avanzado puede ser el dueto (Wickler & Seibt 1982). Además, considerando que *E. paradoxa* presenta vocalizaciones de dueto parecidas entre sí y poco complejas, es más beneficioso que la defensa en forma de dueto sea más larga, constante y coordinada (Hall 2009), en comparación con otras especies que presentan vocalizaciones más complicadas y armonizadas (Hall 2009).

Respecto al efecto del tipo de intrusión en la respuesta de *E. paradoxa*, la mayor respuesta por parte del dueto ocurre al utilizar el Playback B (individuo 2) y C (dueto) (Fig. 1). Considerando que la hipótesis de defensa cooperativa radica en la defensa del territorio o la defensa de la pareja por la interacción con el intruso (ej.: Logue, 2005, Sunde & Bolstad, 2004), y como ya sabemos que esta especie forma el dueto, se deduce que ambos individuos son los encargados de proteger el territorio, como se ha observado en la mayor parte de las especies de la familia Rhinocryptidae (Altamirano et al. 2012).

El comportamiento de defensa en forma de dueto de *E. paradoxa*, se ha visto en otras aves que forman duetos, pero con ciertas variaciones. Se ha observado que *Thryophilus rufalbus* (ratona rojiza) tiene un comportamiento de defensa en forma de dueto que se caracteriza por mayor respuesta a las vocalizaciones de las hembras en época fértil, además de mostrar reacciones con movimientos físicos notorios frente a esta interacción (Kahn et al. 2018). También se ha observado en *Melospiza leucotis* (pinzón orejiblanco), una degradación de la vocalización en solitario y aumento en dueto dependiendo de la distancia al suelo del hábitat de esta ave (Sandoval et al. 2015), donde la respuesta depende de la distancia de la emisión del sonido. Por último, se ha observado la importancia de las vocalizaciones de la hembra en la formación del dueto y la elección de la pareja como es el caso de *Chiroxiphia linearis* (saltarín colilargo), donde básicamente la llegada de hembras o sus vocalizaciones generan la formación de duetos con machos y respondiendo estos últimos con mayor intensidad (Maynard et al. 2015). Con todo lo anterior observamos que la defensa en forma de dueto es variada y tiene variados funcionamientos.

La segunda hipótesis, sobre la intensidad de la defensa en duetos, donde se esperaba que esta fuese más intensa al comienzo de la reproducción (cortejo) que al final de la reproducción (incubación y cuidado parental), no se acepta ya que no presentó diferencias estadísticamente significativas en los meses muestreados. En el presente estudio no se logró muestrear desde el inicio del periodo reproductivo (septiembre-octubre) (Pyle et al. 2015), lo que podría explicar este resultado, por lo que se sugiere revisar el periodo reproductivo completo para poder evaluar con mayor rigurosidad la existencia de cambios. Pese a que no hubo diferencias estadísticamente significativas, se observó mayor respuesta por parte del dueto en diciembre, según lo descrito en la literatura, en este periodo las crías de la familia Rhynocriptidae eclosionan del huevo y los padres están a su cuidado (ej. Pyle et al. 2015; Altamirano et al. 2012). Por lo tanto, *E. paradoxa* también poseería este cuidado, protegiendo a los polluelos de la intrusión a su territorio, a través de vocalizaciones en dueto (Altamirano et al. 2012).

Otra explicación a lo observado en este estudio, estaría relacionado con el gasto energético que demanda la reproducción y el cuidado del nido (Altamirano et al. 2012), donde los individuos mientras incuban destinarían gran parte de su energía a este proceso (eg: Mendes et al. 2011, Tubaro & Segura, 1989; Altamirano et al. 2012), asignando menos energía al canto. Considerando que el periodo reproductivo de las aves en general comprende de octubre a enero (Pyle et al. 2015), y que, dentro de ese periodo, la puesta e incubación de huevos ocurre entre octubre y noviembre (e.g. Pyle et al. 2015; Norambuena & Muñoz-Pedrerros 2018), se esperaría una menor respuesta por parte del dueto durante esos meses, debido al costo energético de la reproducción en sí para aves que tienen cuidado parental. Lo que corresponde con lo observado en este estudio, donde en noviembre la respuesta del dueto fue menor en comparación con las vocalizaciones individuales.

Por otra parte, este estudio también logró caracterizar las vocalizaciones de los individuos que conforman la pareja y el dueto. De las nueve vocalizaciones obtenidas cuatro de estas I, IV, V, VI (Fig. 2) concuerdan con la descripción de las vocalizaciones de *E. paradoxa* hecha por Vidoz & Areta (2013). Con respecto a las vocalizaciones restantes (II y III) cumplen con la función de contacto igual que la vocalización I (Fig. 2), donde la diferencia radica en el momento que son utilizadas y la estructura que estas poseen. Por otro lado, estas vocalizaciones (II y III) no han sido descritas para *E. paradoxa* en Chile, por lo tanto, aportarían con nueva información referente a la vocalización de esta especie. Para el caso de la vocalización del individuo 1 (Vocalización A/ Fig. 1), esta ha sido descrita por la literatura utilizando onomatopeyas (ej. Martínez-Piña & González -Cifuentes 2017, Jaramillo 2005). Mientras que la descripción y sonograma del individuo 2 es nueva para la especie, la que posee diferencias con la vocalización del individuo 1, como también del dueto propiamente tal.

La información entregada por este trabajo es de relevancia para la historia natural de *E. paradoxa*, ya que describe nuevos sonogramas de las de

vocalizaciones, no descritas anteriormente para esta especie y Chile, como también la corroboración de que esta ave presenta una defensa territorial cooperativa (dueto) y utiliza las vocalizaciones dependiendo de la etapa dentro del periodo reproductivo en la que se encuentre. Cabe destacar que para estudios posteriores se recomienda hacer seguimiento de las parejas durante todo el periodo reproductivo, y determinar el sexo de los individuos, para así evaluar si existen diferencias entre sexos en la defensa territorial.



Bibliografía

KASSAMBARA, A. 2020. ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots. R package version 0.2.5.999. <https://rpkgs.datanovia.com/ggpubr/>

ALTAMIRANO, T. A., IBARRA, J. T., HERNÁNDEZ, F., ROJAS, I., LAKER, J., BONACIC, C. 2012. Hábitos de nidificación de las aves del bosque templado andino de Chile. Fondo de protección ambiental, Ministerio de Medio Ambiente, Serie Fauna Australis, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. 113 pp

ANDREW, R. J. 1961. The displays given by passerines in courtship and reproductive fighting: a review. *Ibis* 103(4):549-579.

AUDACITY® SOFTWARE IS COPYRIGHT © 1999-2019 AUDACITY TEAM. Web site: <https://audacityteam.org/>. It is free software distributed under the terms of the GNU General Public License. The name Audacity® is a registered trademark of Dominic Mazzoni.

ARAYA-SALAS. M. 2010. Variación microgeográfica y evolución cultural del canto de *Microcerculus philomela* (Aves: Troglodytidae) (Doctoral dissertation, Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica). 29 pp.

BIOACOUSTICS RESEARCH PROGRAM. 2011. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.4) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.

CATCHPOLE, C. K., SLATER, P. J. 2003. Bird song: biological themes and variations. Cambridge university press.

DOUGLAS, S. B., MENNILL, D. J. 2010. A review of acoustic playback techniques for studying avian vocal duets. *Journal of Field Ornithology* 81(2):115-129.

FARABAUGH, S. M. 1982. The ecological and social significance of duetting. In: *Acoustic Communication in Birds*. Vol. 2 (Ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 85–124. New York: Academic Press.

FARIÑA, N., VILLALBA, O., PAGANO, L., BODRATI, A., COCKLE, K. L. 2018. Vocalizaciones, sonidos mecánicos y despliegues del Atajacaminos Ala Negra (*Eleothreptus anomalus*) en Argentina. *Ornitología Neotropical* 29:117-127.

GOMEZ, G. R. 2016. La importancia del canto en la conducta social de las aves. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*. Valparaíso. Chile 29:14-20.



HADLEY, W., HESTER, J., CHANG, W. 2020. devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier. R package version 2.2.2. <https://CRAN.R-project.org/package=devtools>

HALL, M. L. 2009. Chapter 3 A Review of Vocal Duetting in Birds. *Advances in the Study of Behavior* 67–121.

HALL, M. L. 2004. A review of hypotheses for the functions of avian duetting. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 55:415-430.

HALL, M. L. 2000. The function of duetting in magpie-larks: conflict, cooperation, or commitment? *Animal Behaviour* 60(5):667-677.

JARAMILLO, Á. 2005. Aves de Chile: incluye la península Antártica, las Islas Malvinas y Georgia del Sur. Lynx Edicions. 240 pp.

JOHNSON, A. W., & GOODALL, J. D. (1965). The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Peru. Platt Establecimientos Gráficos SA. *Buenos Aires, 1965*.

KAHN, Z. A., MOSER-PURDY, C., MENNILL, D. J. 2018. Sing and do not stray: male rufous-and-white wrens use duets and physical behaviours to guard their mates. *Animal Behaviour* 143:35-42.

KOLOFF, J., MENNILL, D. J. 2013. The responses of duetting antbirds to stereo duet playback provide support for the joint territory defense hypothesis. *Ethology* 119(6):462-471.



KÖNIG, C., WEICK, F. 2008. *Owls of the world*. Second edition. Yale University Press. New Haven.

LOGUE, D. M. 2005. Cooperative defense in duet singing birds. *Cognition, Brain, Behavior* 9(3): 497-510.

MARTÍNEZ-PIÑA, D. E., GONZÁLEZ-CIFUENTES, G. E. 2017. *Las Aves de Chile: Guía de Campo y Breve Historia Natural*. Ediciones del Naturalista. Santiago, Chile.

MAYNARD, D. F., WARD, K. A. A., DOUCET, S. M., MENNILL, D. J. 2015. Telemetric and video assessment of female response to male vocal performance in a lek-mating manakin. *Behavioral Ecology* 26(1): 65-74.

MEDRANO, F., BARROS, R., NORAMBUENA, H., MATUS, R., SCHMITT, F. 2018. *Atlas de las aves nidificantes de Chile*. Red de Observadores de Aves y Vida

Silvestre de Chile. Santiago, Chile.

MENDES, S., COLINO-RABANAL, V. J., PERIS, S. J. 2011. Diferencias en el canto de la Ratona Común (*Troglodytes musculus*) en ambientes con distintos niveles de influencia humana. *Hornero* 26(2): 85-93

MULDER, R. A., BISHOP, H., COOPER, M., DENNIS, S., KOETSVELD, M., MARSHALL, J., LANGMORE, N. E. 2003. Alternate functions for duet and solo songs in magpie-larks, *Grallina cyanoleuca*. *Australian Journal of Zoology* 51(1): 25-30.

NORAMBUENA, H. V., MUÑOZ-PEDREROS, A. 2018. Detection and vocalizations of three owl species (Strigiformes) in temperate rainforests of southern Chile. *New Zealand Journal of Zoology* 45(2):121-135.

NORAMBUENA, H.V., MUÑOZ-PEDREROS, A. 2019. Estudios de Bioacustica en aves rapaces de Chile. En Muñoz-Pedrerros, A., Rau-Acuña, J., Valenzuela-Yáñez, J. *Aves Rapaces de Chile*: 301-408. Chile. CEA

PYLE, P., ENGILIS JR, A., KELT, D. A. 2015. Manual para estimar edad y sexo de aves terrestres del Parque Nacional Bosque Fray Jorge y Chile Central, con notas sobre rangos de distribución y estación reproductiva. Special Publication of the Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State Univ., Baton Rouge, Louisiana, USA.

R CORE TEAM. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

R STUDIO TEAM. 2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>

SANDOVAL, L., DABELSTEEN, T., MENNILL, D. J. 2015. Transmission characteristics of solo songs and duets in a neotropical thicket habitat specialist bird. *Bioacoustics* 24(3):289-306.

SUNDE, P., BØLSTAD, M. S. 2004. A telemetry study of the social organization of a Tawny Owl (*Strix aluco*) population. *Journal of Zoology* 263:65-76.

STRANECK, R. 1999. Una vocalización del Pijuí Común de Cola Parda, *Synallaxis albescens* (Aves, Furnariidae), es similar al sonido mecánico de advertencia de la Víbora de Cascabel, *Crotalus durissus terrificus* (Serpentes, Crotalidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 1(1):115-119.

TUBARO, P. L., SEGURA, E. T. 1989. Aprendizaje vocal y dialectos de canto en las aves. *Revista Latinoamericana de Psicología* 21(2):195-217.

TUBARO, P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología* 7(3):19-32.

VIDOZ, F., ARETA, J. I. 2013. Notas sobre historia natural y distribución del Churrín Grande (*Eugralla Paradoxa*) en Argentina. *Ornitología Neotropical*. 24,123-138

WICKLER, W. 1976. Duetting songs in birds - Biological significance of stationary and nonstationary processes. *Journal of Theoretical Biology* 60:493-497.

WICKLER, W., SEIBT, U. 1982. Song splitting in the evolution of dueting. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 59(2):127-140.