

Cambios estacionales en las capacidades energéticas de *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) en Chile Central

Seasonal changes in energetic capabilities of *Zonotrichia capensis* (Emberizidae) in central Chile

F. FERNANDO NOVOA¹ y MARIO ROSENMANN

¹ Departamento de Ciencias Ecológica, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile. E-mail: fnovoa@abello.dic.uchile.cl

RESUMEN

Las aves presentan una amplia variedad de ajustes morfo-fisiológicos en respuesta a los cambios estacionales bióticos y abióticos del ambiente. Particularmente interesantes resultan los ajustes en la producción de calor, ya que las tasas máximas de metabolismo energético pueden determinar la sobrevivencia de los animales en situaciones extremas. Con el objetivo de determinar el rol que pueden jugar los ajustes metabólicos en aves de pequeño tamaño, se cuantificaron estacionalmente la temperatura ambiente y las tasas metabólicas basales y máximas en *Zonotrichia capensis*, una pequeña ave pasarina residente de Chile central. El metabolismo máximo presentó un aumento significativo en el mes de noviembre con respecto a los valores de mayo (84.0 ± 3.0 y 71.7 ± 3.4 cal/g · h respectivamente). En los otros meses del año no se observaron cambios significativos. Paralelamente, el metabolismo basal presentó una respuesta similar, con valores más altos en noviembre y enero (16.8 ± 0.32 y 16.6 ± 0.19 cal/g · h), en relación a los valores obtenidos en el resto de los meses del año. El aumento metabólico durante los meses más cálidos se puede explicar por al menos dos factores: i) el cambio estacional en la conductancia térmica previamente descrito en esta especie, y ii) por un mayor gasto energético asociado a la época reproductiva.

Palabras clave: Cambios estacionales, *Zonotrichia capensis*, tasa metabólica máxima, tasa metabólica basal.

ABSTRACT

Birds display a wide variety of morpho-physiological adjustments to compensate environmental biotic and abiotic seasonal changes. Adjustments in heat production are of particular interest, because maximum rates of energy metabolism may determine survival of animals in extreme conditions. In order to determine the role of seasonal metabolic adjustments in birds of small body size, we assessed throughout the year: ambient temperature, basal and maximum metabolic rates in *Zonotrichia capensis*, a small passerine inhabiting central Chile. Maximum metabolic rate showed a significant increase in November, with respect to the values recorded in May (84.0 ± 3.0 vs. 71.7 ± 3.4 cal/g · h respectively). No significant changes were observed in the rest of the study periods of the year. Concomitant changes were observed in basal metabolic rates which were found to be significantly higher in November and January (16.8 ± 0.32 and 16.6 ± 0.19 cal/g · h) than in all other months of the year. The metabolic increase during the warmer season may be explained by at least two factors: i) the seasonal change in thermal conductance, previously described in this species, and ii) the larger energy demand associated to the reproductive season.

Key words: Seasonal changes, *Zonotrichia capensis*, maximum metabolic rate, basal metabolic rate.

INTRODUCCION

Los animales endotermos enfrentados a grandes variaciones estacionales bióticas y abióticas, con fríos invernales que imponen alto gasto energético y disminuciones de abundancia y/o calidad del alimento, presentan ajustes morfo-fisiológicos y conductuales que compensan estos cambios ambientales y que resultan en la mantención de un balance energético positivo (King & Murphy 1985,

Bozinovic et al. 1988). Luego, las variaciones estacionales bióticas y abióticas del ambiente, pueden visualizarse como un filtro selectivo operando globalmente, frente al cual los endotermos deben ajustarse utilizando diferentes mecanismos. La efectividad de éstos puede ser crucial para la permanencia de las poblaciones locales, ya que permiten modificar las variables de la adecuación biológica de los individuos, y la sobrevivencia (Bozinovic & Merritt 1991).

Específicamente, las aves presentan una amplia variedad de cambios estacionales morfo-fisiológicos, entre los cuales se cuentan: a) disminución del peso corporal, b) cambios de la conductancia térmica (inverso de la aislación), c) ajustes de las capacidades energéticas (tasa metabólica mínima y/o máxima) y d) cambios en el tracto digestivo, permitiendo una mayor eficiencia en la adquisición, asimilación y retorno de energía (Calder & King 1974). Particularmente interesantes resultan los ajustes en la producción de energía calórica, ya que las tasas máximas de metabolismo energético pueden determinar la sobrevivencia de los animales en situaciones extremas, como por ejemplo en bajas temperaturas o al escapar de predadores (Karasov 1986).

La problemática del efecto de los cambios estacionales en las tasas metabólicas de las aves ha sido estudiada desde algún tiempo. Sin embargo, a la fecha no parece existir acuerdo en la manera que las aves responden a los cambios estacionales abióticos de su ambiente. Así, en la revisión de Gelineo (1969), se plantea que el efecto de las estaciones (temperatura) sobre el metabolismo basal de las aves no siempre es el mismo, señalando que algunos autores mencionan una independencia de la tasa metabólica basal de los cambios estacionales. Sin embargo, otros investigadores describen un aumento de la producción de calor en los meses más fríos del año, mientras que un tercer grupo de autores concluye que este parámetro energético disminuye durante el invierno.

Las hipótesis y explicaciones a la variabilidad de respuestas se han adscrito a los diferentes tamaños corporales (mb) de las aves (Pohl & West 1973, Weathers & Caccamise 1978). Así, aves de mayor tamaño (mb > 100 g) mantendrían o disminuirían el gasto energético en los meses fríos, como consecuencia de una disminución de la conductancia térmica o el aumento de la aislación (e.g. Hart 1962, West 1972). Por el contrario, las aves pequeñas, mucho más limitadas para modificar su aislación, presentarían –como alternativa– un aumento metabólico durante el invierno. Esta respuesta les permitiría una mayor resistencia térmica y la mantención de la temperatura corporal durante los meses

más fríos (e.g. Hart 1962, Gelineo 1969, Pohl & West 1973, Kendeigh & Blem 1974).

Sin embargo, estudios más recientes contradicen la hipótesis explicativa del aumento invernal del metabolismo propuesta por Pohl & West (1973) y Weathers & Caccamise (1978). Por ejemplo, Lustick et al. (1982) encuentran una disminución de la tasa metabólica durante el invierno en *Carduelis tristis*, un ave con un mb = 15 g. Por otra parte, Dawson et al. (1983) describen ausencia de cambios metabólicos en una población de *Carpodacus mexicanus* (mb = 20 g). Más aún, Rintamäki et al. (1983) describen un aumento metabólico en *Lyrurus tetrix* (mb = 100-930 g) durante el invierno de los campos de Finlandia, lo que no sería esperable para un ave de ese tamaño. Por otra parte, Carmi-Winkler et al. (1987) determinan un aumento del gasto energético diario durante los meses fríos en *Alectoris chukar*, ave residente del desierto de Negev y que posee un mb = 350 - 550 g. Paralelamente, Kan et al. (1987) describen un comportamiento similar en *A. chukar* y *Ammoperdix heyi* (mb = 150-250 g) en la misma zona de estudio. En estos dos últimos casos las aves disminuyen el metabolismo durante los meses de calor, lo que, al margen de las hipótesis que relacionan tamaño corporal y respuesta metabólica estacional, puede ser interpretado como una respuesta fisiológica clásica de los endotermos del desierto (sensu McNab 1979).

Por otra parte, ajustes del metabolismo máximo relacionados con cambios estacionales en aves configuran una problemática que ha sido mucho menos estudiada. Generalmente, los trabajos apuntan a cuantificar estacionalmente el tiempo de resistencia de los animales a temperaturas extremadamente bajas (Dawson 1989). Una excepción es el trabajo de Swanson (1990), que determinó que la especie *Junco hyemalis* no presentaba cambios estacionales en su metabolismo máximo instantáneo (el valor más alto medido en condiciones de gasto energético máximo), aunque los valores eran significativamente más altos en invierno si se consideraba el metabolismo máximo promedio (todos los valores obtenidos en condiciones de gasto máximo).

Se ha propuesto que la disminución invernal de la capacidad energética y de la con-

ductancia térmica en aves relativamente grandes podría resultar ventajoso en términos de adecuación biológica, dado que un aumento en aislación conllevaría una disminución de los requerimientos de alimento, los cuales normalmente disminuyen durante el invierno (Dawson & Carey 1976). Cabe hacer notar que los ejemplos citados en este contexto corresponden a estudios de cambios estacionales en ambientes que permanecen cubiertos de nieve durante el invierno, con una clara disminución en la cantidad de alimento disponible. Sin embargo, este argumento no es tan claro para aves de pequeño tamaño que habitan en ambientes mediterráneos, ya que si bien un aumento de las capacidades energéticas resulta en una mayor resistencia térmica, esto conlleva un aumento en los requerimientos de alimento durante el invierno. Consecuentemente, nos pareció de interés adquirir datos tendientes a sustentar la idea que podría explicar el sentido del cambio metabólico invernal de las aves. Es probable que el cambio metabólico durante el invierno dependa, además del tamaño corporal, de la disponibilidad de alimento durante esta estación del año y de la magnitud de las diferencias térmicas estacionales.

En esta primera etapa, y con el objetivo de determinar el rol y efectividad de los ajustes metabólicos estacionales en aves de pequeño tamaño, se cuantificó estacionalmente la temperatura ambiente y las tasas metabólicas basales y máximas en una pequeña ave pasarina residente de Chile central.

MATERIALES Y METODOS

El estudio se realizó en el fundo "El Pangue" (33° 17' S, 71° 11' W) que posee el típico ambiente mediterráneo de Chile central, con veranos calurosos e inviernos fríos y lluviosos (di Castri & Hajek 1976).

Como modelo de estudio se utilizó a *Zonotrichia capensis* (Müller) (Emberizidae), un pequeño passerino no hibernante de amplia distribución altitudinal y latitudinal (Araya & Millie 1986, Novoa et al. 1990). Esta ave es de fácil mantención en cautiverio (Novoa et al. 1986) y es residente permanente del sitio de estudio. Las capturas se realizaron utilizando redes de niebla en forma bimensual entre los meses de enero y noviembre.

La temperatura ambiente (T_a) ($\pm 0,1^\circ$ C), se registró bimensualmente a medio día con termocuplas Cu-constantan y un termómetro digital Sensortek BAT-12. Se realizaron al menos 15 mediciones diarias bajo y entre arbustos.

Las mediciones de metabolismo (M) se realizaron bimensualmente en adultos recientemente capturados (1 a 3 días) en un rango de temperatura entre 0 y 30° C. Para ello, se utilizaron cámaras oscuras de bronce, conectadas a un respirómetro de circuito cerrado computarizado, basado en el método descrito por Morrison (1951), y sumergidas en un baño termostático ($\pm 0,05^\circ$ C). El número de individuos utilizados en cada ocasión varió entre ocho y 16 animales.

El metabolismo basal corresponde a las mediciones realizadas a 30° C. Las mediciones de metabolismo máximo se realizaron en atmósferas de He-O₂ a una temperatura ambiente de 0° C de acuerdo al método descrito por Rosenmann & Morrison (1974).

Los valores de consumo de oxígeno se transformaron a calorías usando un equivalente calórico de 4,82 cal por ml O₂ (Carpenter 1964, Gordon 1977).

Al igual que T_a , la temperatura corporal (T_b) ($\pm 0,1^\circ$ C), se registró después de cada medición metabólica con termocuplas Cu-constantan y un termómetro digital Sensortek BAT-12.

El peso corporal (mb) ($\pm 0,01$ g) se registró antes de cada medición en una balanza Shimadzu EB-2800.

Todos los valores se expresan como promedios ± 1 EE. Para determinar la significancia de la variación estacional en el metabolismo se usó ANDEVA de una vía. Luego, se utilizó la prueba a posteriori de Tukey para determinar diferencias entre grupos. (Steel & Torrie 1985). El nivel de significancia para el rechazo de la hipótesis de nulidad en todos los casos fue del 5%.

RESULTADOS

La temperatura ambiente varió estacionalmente presentando, como era de esperar, las mayores temperaturas durante el mes de enero y las menores durante julio (Fig. 1). Esto implica que al medio día, el cambio es-

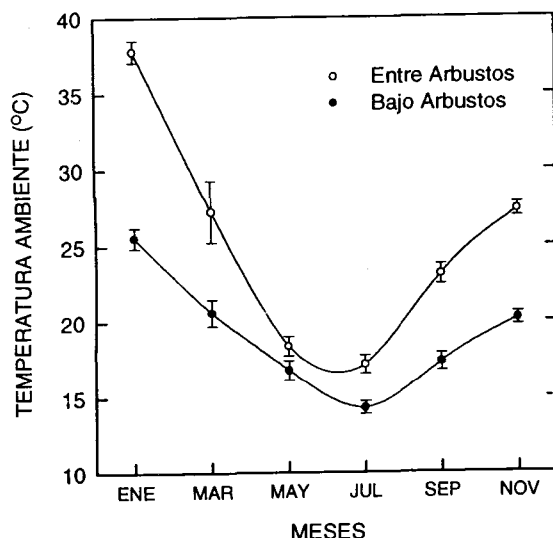


Fig. 1: Temperatura ambiente a lo largo del año. Cada punto representa el promedio de las mediciones realizadas durante dos años. Las líneas verticales representan \pm un error estándar.

Ambient temperature throughout the year. Each point represents the mean of measurements recorded during two years. Vertical lines represent \pm 1 Standard Error.

tacional de T_a entre arbusto fue de $20,6^\circ\text{C}$ y de algo más de 10°C a la sombra. Sin embargo, esta diferencia es mucho mayor si se consideran las diferencias entre las temperaturas máximas y mínimas de cada estación.

El metabolismo máximo presentó un aumento significativo en el mes de noviembre ($84,0 \pm 3,0 \text{ cal/g} \cdot \text{h}$) con respecto al mes de mayo ($71,7 \pm 3,4 \text{ cal/g} \cdot \text{h}$) ($F_{5,78} = 2,49$, $P < 0,05$) (Fig. 2). En el resto de los períodos estudiados no se observó cambios significativos.

Paralelamente, el metabolismo basal presentó una respuesta similar, dado que los mayores valores se registraron durante los meses de noviembre y enero ($16,8 \pm 0,32$ y $16,6 \pm 0,19 \text{ cal/g} \cdot \text{h}$), los cuales son significativamente diferentes a los promedios obtenidos en los otros meses del año y que oscilan entre $15,0$ y $15,8 \text{ cal/g} \cdot \text{h}$ ($F_{5,338} = 7,15$, $P < 0,05$) (Fig. 3).

DISCUSION

De acuerdo a la hipótesis planteada por Pohl & West (1973) que relaciona masa corporal y respuesta estacional, era esperable que *Z.*

capensis, un ave de menos de 100 g ($m_b = 22,25 \pm 0,16 \text{ g}$) presentara un incremento de su tasa metabólica durante el invierno, con lo cual aumentaría su resistencia térmica durante los meses más fríos. Sin embargo, esta especie presentó los valores más altos de metabolismo, tanto máximo como basal, durante los meses más cálidos del año (noviembre y enero) (Figs. 2 y 3). Es claro entonces que, al menos en esta especie, la disminución estacional de la temperatura ambiente no es determinante del patrón de cambio estacional del gasto energético. Este patrón puede ser el resultado de al menos dos factores.

Primero, y aunque Dawson et al. (1983) y Swanson (1991) también sugieren que la respuesta de pequeñas aves al frío del invierno se relaciona principalmente con un aumento en la producción de calor, y que cambios en la aislación térmica son poco probables, re-

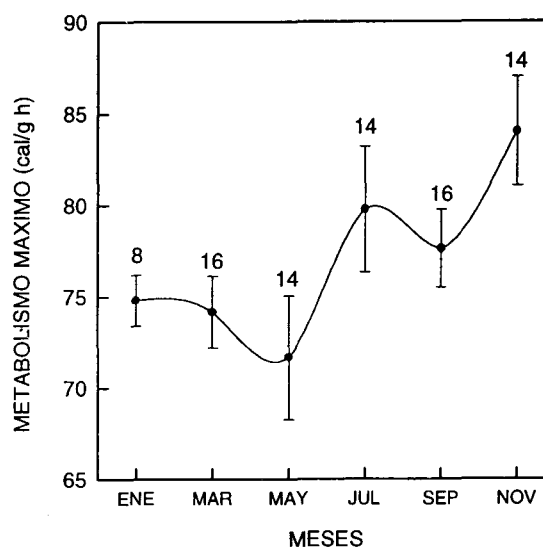


Fig. 2: Metabolismo máximo de *Zonotrichia capensis* medido en diversos meses del año. Cada punto representa el promedio de las mediciones realizadas durante dos años. Las líneas verticales representan \pm un error estándar. Los números sobre los puntos indican el número de individuos medidos. Después del ANDEVA de una vía, la prueba a posteriori de Tukey indica diferencias significativas entre los valores de noviembre y mayo.

Maximum metabolic rate of *Zonotrichia capensis* throughout the year. Each point represents the mean of values obtained during two consecutive years. Vertical lines represent \pm 1 Standard Error. Numbers above means indicate the number of animals measured. Multiple range analysis (Tukey) revealed significant differences between means of May and November.

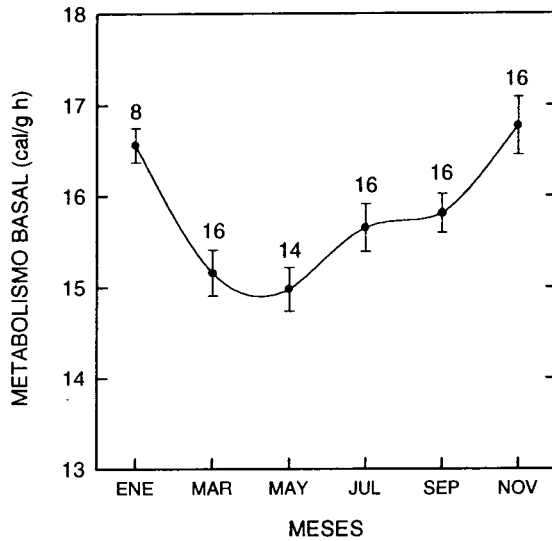


Fig. 3: Metabolismo basal de *Zonotrichia capensis* medido en diferentes meses del año. Significado de los símbolos, líneas verticales y números sobre los puntos se indica en Fig. 2. Después del ANDEVA de una vía, la prueba a posteriori indica diferencias significativas entre los valores de noviembre con los de marzo, mayo y julio y los de enero con los de marzo y mayo.

Basal metabolic rate of *Zonotrichia capensis* measured throughout the year. Symbols, vertical lines and numbers are indicated in Fig. 2. Multiple range analysis (Tukey) revealed significant differences between values of November and those of March, May and July, and also between values of January and those of March and May.

cientemente Novoa et al. (1994) documentaron cambios estacionales en la conductancia térmica (C) de *Z. capensis*. Estos autores demostraron un 18% de disminución de la conductancia durante los meses más fríos del año, lo que ocurre sin existir cambios significativos en el peso corporal de los individuos. Este hecho puede explicar las mayores tasas metabólicas durante los meses en los que los animales tienen menos aislación, ya que al aumentar su pérdida de calor al ambiente, deben necesariamente generar más calor metabólico para mantener su temperatura corporal constante. Por ejemplo, el aumento de la conductancia térmica entre los meses de mayo y noviembre fue de 13,9%, mientras que el aumento del gasto metabólico máximo en este mismo período fue de 14,7% y de un 10,7% en el metabolismo basal. En términos cuantitativos, la magnitud del cambio de producción de calor corresponde cercanamente a la variación estacional de la aislación térmica.

En segundo lugar, el aumento en las tasas metabólicas durante los meses de enero y noviembre también podría ser el resultado de un mayor gasto energético asociado a la época reproductiva de esta especie. La época de reproducción de *Z. capensis*, cuando habita en ambientes con cambios estacionales climáticos y bióticos en el hemisferio Sur, comienza durante el mes de octubre y finaliza a comienzos del mes de marzo (Davis 1971). Así, las mediciones de metabolismo máximo y basal realizadas durante los meses de enero y noviembre deben corresponder fundamentalmente a valores de individuos en estado reproductivo.

El hecho que los eventos del ciclo anual de los animales que demandan cambios en la utilización de energía (e.g., reproducción, muda, depósito de grasas) no se superpongan, refleja la existencia de restricciones energéticas que determinan que cada uno de estos eventos se realice en forma temporalmente separada (Weathers & Sullivan 1993). En este contexto, se han formulado dos hipótesis alternativas en relación al patrón de cambio estacional del gasto energético de las aves:

La hipótesis de "redistribución" o reasignación predice que el evento de reproducción realizado durante la época caracterizada por alimento abundante y temperaturas moderadas, implica una disminución de los costos termorregulatorios y de forrajeo, permitiendo así una mayor asignación de energía a los eventos reproductivos (Masman et al. 1986; citado en Weathers & Sullivan 1993).

Por otra parte, la hipótesis de "aumento de la demanda" predice que los eventos de la reproducción resultarían en un aumento sustancial en la demanda de energía de los adultos. Sin embargo, dado que la reproducción se realiza durante la época de mayor abundancia de alimento, los individuos parentales podrían satisfacer el incremento en la demanda de energía con un mayor consumo de alimento. Es entonces esperable detectar un mayor metabolismo energético durante los meses reproductivos (Masman et al. 1986; citado en Weathers & Sullivan 1993).

Aunque los datos del presente trabajo no permiten conocer con exactitud el gasto energético promedio diario en diferentes períodos del año, es posible realizar una aproximación

comparando estos resultados con un modelo general propuesto por Wunder (1975). Este modelo predice la cantidad de energía usada para mantención (R) y puede ser expresado como:

$$R = \alpha M_B + M_{TR} + M_A \quad (1)$$

donde α es un coeficiente que modifica el metabolismo por la postura asociada con la actividad, M_B es la tasa metabólica basal, M_{TR} es el gasto metabólico asociado con la regulación de la temperatura bajo la zona de termoneutralidad y M_A es la tasa metabólica dada por la actividad.

Dado que en condiciones de reposo el coeficiente α tiene un valor igual a uno y M_A igual a cero, el modelo puede ser expresado como:

$$R = M_B + C (T_b - T_a) \quad (2)$$

o en función de la masa corporal, a partir de relaciones alométricas obtenidas de Peters (1983), como:

$$R = 5,01 mb^{0,688} + 0,16 mb^{0,532} (T_b - T_a) \quad (3)$$

para el verano y

$$R = 5,07 mb^{0,658} + 0,15 mb^{0,543} (T_b - T_a) \quad (4)$$

para el invierno. El resultado de las ecuaciones 3 y 4 debe multiplicarse por 20 650 para obtener valores expresados en Kcal/día a partir de Watt.

Dado que T_b es igual a 42° C y asumiendo que T_a es aproximadamente de 30° C en el verano, valor intermedio entre las temperaturas bajo y entre arbustos registradas en enero (Fig. 1), y de 10 a 15° C en el invierno, el modelo predice (ecuaciones 3 y 4) que el gasto de energía de mantención de un ave de 22,25 g sería de 12,78 y 21,11 Kcal/día en verano e invierno respectivamente (Fig. 4). Paralelamente, si calculamos la energía de mantención a partir de la ecuación 2, utilizando los datos estacionales de metabolismo basal de este trabajo y de conductancia térmica de Novoa et al. (1994), obtenemos valores de 14,54 Kcal/día en el verano y 20,80 Kcal/día durante el invierno.

Como es lógico esperar, el gasto energético diario de mantención de *Z. capensis* es mayor durante el invierno, fundamentalmente por el efecto de las bajas temperaturas ambientales. Sin embargo, si bien durante el invierno los valores observados son considerablemente cercanos a los predichos por el modelo (Fig. 4), durante el verano el gasto diario observado resultó ser un 14% más alto que el esperado para un ave de ese tamaño. Así, los datos de este trabajo apoyan la hipótesis de "aumento de la demanda", ya que *Z. capensis* presenta un mayor metabolismo basal, una mayor capacidad máxima aeróbica y un gasto energético de mantención mayor al esperado durante los meses reproductivos. La mayor demanda puede compensarse con una mayor ingesta de alimento. Cabe hacer notar que durante estos meses se observa la mayor abundancia de semillas en el sitio de estudio, las que constituyen el alimento principal de esta especie (Novoa 1993).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por FONDECYT 0841 a F.F. Novoa y DTI 3537 a M. Rosenmann.

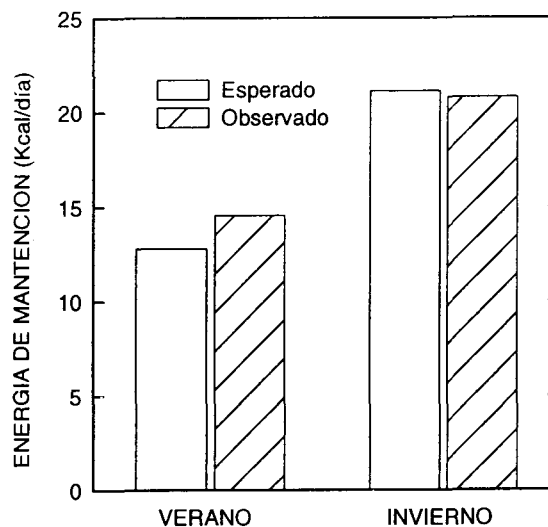


Fig. 4: Energía usada en mantención por *Zonotrichia capensis*, en verano e invierno, calculada a partir del modelo Wunder (1975). La explicación del cálculo en cada condición se detalla en el texto.

Maintenance energy used by *Zonotrichia capensis* in summer and winter estimated by the model of Wunder (1975). See text for explanations.

LITERATURA CITADA

- ARAYA B & G MILLIE (1986) Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. 389 pp.
- BOZINOVIC F & FJ MERRITT (1991) Conducta, estructura y función de micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 19-28.
- BOZINOVIC F, M ROSENMANN & C VELOSO (1988) Termorregulación conductual en *Phyllotis darwini* (Rodentia: Cricetidae): efecto de la temperatura ambiente, uso de nidos y agrupamiento social sobre el gasto de energía. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 81-86.
- CALDER WA & JR KING (1974) Thermal and caloric relations of birds. En: Faner DS & JR King (eds) *Avian biology*: 259-413. Academic Press, New York.
- CARMÍ-WINKLER N, AA DEGEN & B PINSHOW (1987) Seasonal time-energy budgets of free-living chukars in the Negev desert. *The Condor* 89: 594-601.
- CARPENTER TM (1964) Tables factors and formulas for computing respiratory exchange and biological transformations on energy. Carnegie Institution of Washington Publication, Washington. 303 pp.
- DAWSON WR & C CAREY (1976) Seasonal acclimation to temperature in cardueline finches. *Journal of Comparative Physiology* 112: 317-333.
- DAWSON WR, RL MARSH, WA BUTTERMER & C CAREY (1983) Seasonal and geographic variation of cold resistance in house finches *Carpodacus mexicanus*. *Physiological Zoology* 56: 353-369.
- DAWSON WR (1989) Eco-physiological features of cold adjustment by small passerine birds: considerations of energy balance and substrate use. En: Malan A & B Canguilhem (eds) *Living in the cold II*: 121-128. Eurotext, London.
- di CASTRI F & ER HAYEK (1976) *Bioclimatología de Chile*. Editorial de la Universitaria Católica de Chile, Santiago. 129 pp.
- GELINEO S (1969) Heat production in birds in summer and winter. *Bulletin l'Académie serbe des Sciences et des Arts. Cl. de Sciences Mathématiques et Naturelles* T. 46: 99-105.
- GORDON MS (1977) *Animal Physiology: Principles and Adaptations*. Macmillan Publishing Co., Inc., New York. 699 pp.
- HART JS (1962) Seasonal acclimatization in four species of small wild birds. *Physiological Zoology* 35: 224-236.
- KAN M, AA DEGEN & KA NAGY (1987) Seasonal energy, water, and food consumption of Negev chukars and sand partridges. *Ecology* 68: 1029-1037.
- KARASOV WH (1986) Energetics, physiology and vertebrate ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 1: 101-104.
- KENDEIGH SC & CR BLEM (1974) Metabolic adaptation to local climate in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology* 48: 175-187.
- KING JK & ME MURPHY (1985) Periods of nutritional stress in the annual cycles of endotherms: fact or fiction? *American Zoology* 25: 955-964.
- LUSTICK S, B BATTERSBY & L MAYER (1982) Energy exchange in the winter acclimatized american goldfinch, *Carduelis (Spinus) tristis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 72: 715-719.
- MASMAN D, M GORDIJJN, S DAAN & C DIJKSTRA (1986) Ecological energetics of the kestrel: field estimates of energy intake throughout the year. *Ardea* 74: 24-39.
- McNAB BK (1979). Climatic adaptation in the energetics of heteromyid rodents. *Comparative Biochemistry and Physiology* 62: 813-820.
- MORRISON P (1951). An automatic manometric respirometer. *Review of Scientific Instruments* 22: 264-267.
- NOVOA FF, F BOZINOVIC & M ROSENMANN (1986) Respuesta metabólica y temperatura corporal del chincol (*Zonotrichia capensis*) en altitudes simuladas. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)* 19: R232.
- NOVOA FF, F BOZINOVIC & M ROSENMANN (1990) Maximum metabolic rate and temperature regulation in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, from Central Chile. *Comparative Biochemistry and Physiology* 95: 181-183.
- NOVOA FF (1993) *Ecofisiología de Zonotrichia capensis: cambios estacionales en el gasto y la adquisición de energía*. Tesis Doctoral, Universidad de Chile, Santiago. xx + 125pp.
- NOVOA FF, F BOZINOVIC & M ROSENMANN (1994) Seasonal changes of thermal conductance in *Zonotrichia capensis* (Emberizidae), from central Chile: the role of plumage. *Comparative Biochemistry and Physiology* 107: 297-300.
- PETERS RH (1983) *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, New York. 329 pp.
- POHL H & GC WEST (1973) Daily and seasonal variation in metabolic response to cold during rest and forced exercise in the common redpoll. *Comparative Biochemistry and Physiology* 45: 851-867.
- RINTAMAKI H, S SAARELA, A MARJAKANGAS & R HISSA (1983) Summer and winter temperature regulation in the black grouse *Lyrurus tetrix*. *Physiological Zoology* 56: 152-159.
- ROSENMANN M & PR MORRISON (1974) Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *American Journal of Physiology* 226: 490-495.
- STEEL RG & JH TORRIE (1985) *Bioestadística: Principios y procedimientos*. McGraw-Hill, Bogotá. 622 pp.
- SWANSON DL (1990) Seasonal variation in cold hardness and peak rates of cold-induced thermogenesis in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *Auk* 107: 561-566.
- SWANSON DL (1991) Seasonal adjustment in metabolism and insulation in the dark-eyed junco. *Condor* 93: 538-545.
- WEATHERS WW & DF CACCAMISE (1978) Seasonal acclimatization to temperature in monk parakeets. *Oecologia* 35: 173-183.
- WEATHERS WW & KA SULLIVAN (1993) Seasonal patterns of time and energy allocation by birds. *Physiological Zoology* 66: 511-536.
- WEST CG (1972) Seasonal differences in resting metabolic rate of Alaskan ptarmigan. *Comparative Biochemistry and Physiology* 42: 867-876.
- WUNDER BA (1975) A model for estimating metabolic rate of active or resting mammals. *Journal of Theoretical Biology* 49: 345-354.