



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

“Selección de termiteros como sitio de  
anidación de *Trogon citreolus*”

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

FELIPE CAMPOS CERDA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE HUMBERTO VEGA RIVERA

COMITÉ TUTOR: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de mayo de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **CAMPOS CERDA FELIPE** con número de cuenta **510007551** con la tesis titulada "**Selección de termiteros como sitio de anidación de *Trogon citreolus***", realizada bajo la dirección del **DR. JORGE HUMBERTO VEGA RIVERA**:

Presidente: DRA. BLANCA ESTELA HERNANDEZ BAÑOS  
Vocal: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS  
Secretario: DRA. LUISA ISAURA FALCÓN ÁLVAREZ  
Suplente: DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO  
Suplente: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 16 de agosto de 2012.

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Haber formado parte de él ha sido especialmente provechoso y enriquecedor.

Agradezco al CONACyT por el apoyo que me brindó a través de la beca para estudios de maestría (No. Registro 231223). Igualmente, agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por el otorgamiento de la beca de congresos internacionales PAEP para asistir al IX Congreso de Ornitología Neotropical. Todo este apoyo económico en conjunto dio como resultado la realización de este trabajo.

Agradezco a mi director de tesis el Dr. Jorge Humberto Vega Rivera por brindarme la oportunidad de seguir aprendiendo con él, por compartir sus conocimientos y ayudarme a mantener una mente abierta. Por todo el apoyo que me brindó, como científico y como persona. Gracias Jorge.

Gracias a mi comité tutorial, el cual estuvo formado en un inicio por la Dra. Kathryn Stoner y la Dra. Roxana Torres Avilés. Ambas hicieron sugerencias y observaciones valiosas a lo largo del proyecto.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

Gracias a los miembros de mi jurado de titulación: Dra. Patricia Escalante Pliego, Dra. Blanca Hernández Baños, Dra. Luisa Falcón y Dr. Jorge Schondube, sus comentarios, observaciones y sugerencias ayudaron a pulir y dar forma a esta tesis.

Este trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda de mis compañeros en Chamela Gloria Matambú Gonzalez, Irais Medina Montaña y Sergio Vidal. Su ayuda en campo fue invaluable. Agradezco a Nancy Lara, Jonatan Torres, Alejandro Ordoñez, Cesar Marquez y Jorge Orozco del Laboratorio de Herpetología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por sus valiosos comentarios y sugerencias a la metodología utilizada en la segunda parte de esta tesis. Quiero agradecer también al personal de la Estación de Biología Chamela de la UNAM por todo el apoyo logístico brindado.

Gracias a Maru González del Castillo Aranda que me acompañó a lo largo de toda la maestría, desde la preparación previa al ingreso hasta el final. Siempre me escuchó atenta y aportó ideas muy importantes que enriquecieron enormemente este trabajo.

Un agradecimiento especial a Rocío González Acosta, Auxiliar del Posgrado del Instituto de Biología de la UNAM, por ser tan eficiente en su trabajo y estar siempre dispuesta a ayudar con todos los trámites.

A lo largo de este escrito se utiliza la primera persona del plural como una muestra de agradecimiento a todas las personas que participaron a lo largo del proyecto, ya sea colaborando en el trabajo de campo como en el desarrollo de las ideas abordadas.

Gracias a todos los que siempre me estuvieron acompañando.

A mis papás y hermanos.  
Va por ustedes.

## ÍNDICE

RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	10
INTRODUCCIÓN.....	12
PRIMERA PARTE: La anidación en termiteros activos	
como mecanismo de regulación microbiológica.....	13
Antecedentes.....	13
Objetivos.....	15
ÁREA DE ESTUDIO.....	16
Ubicación.....	16
Clima.....	17
Vegetación.....	19
MÉTODOS.....	19
Termiteros y Cavidades.....	19
Microclima.....	21
Muestreo microbiológico.....	24
Cultivos.....	25
Análisis estadístico.....	26
RESULTADOS.....	28
Microclima: Temperatura.....	28
Características de los termiteros.....	28
Cavidades.....	31
Microclima: Humedad.....	36
Cavidades.....	36
Cultivos microbianos.....	39
Cascarón de los huevos.....	39
Paredes de la cavidad.....	39
Ambiente interno de la cavidad.....	42
Ambiente externo de la cavidad.....	42
DISCUSIÓN.....	46

BIBLIOGRAFÍA.....	51
SEGUNDA PARTE: Use of active termitaria as an olfactory camouflage mechanism.....	56
ABSTRACT.....	56
INTRODUCTION.....	56
METHODS.....	58
RESULTS.....	60
DISCUSSION.....	60
LITERATURE CITED.....	61
ANEXO I.....	68



## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.....	17
Figura 2. Promedio de la precipitación y humedad relativa mensual en la Estación de Biología Chamela durante los años 1978-2000.....	18
Figura 3. Correlaciones producto-momento de Pearson entre la temperatura máxima y el tamaño del termitero muestreado.....	29
Figura 4. Correlaciones producto-momento de Pearson entre la temperatura mínima y el tamaño del termitero muestreado.....	29
Figura 5. Correlaciones producto-momento de Pearson entre la temperatura máxima y la altura a la que se encontraba el termitero muestreado.....	30
Figura 6. Correlaciones producto-momento de Pearson entre la temperatura mínima y la altura a la que se encontraba el termitero muestreado.....	30
Figura 7. Temperatura promedio por hora durante los tres días muestreados en termiteros activos.....	32
Figura 8. Temperatura promedio por hora durante los tres días muestreados en termiteros inactivos.....	32
Figura 9. Promedio de las diferencias térmicas entre el interior de termiteros y el exterior.....	35
Figura 10. Humedad promedio por hora durante los tres días muestreados.....	38
Figura 11. Humedad promedio por hora durante los tres días muestreados.....	38
Figura 12. Número de UFC en nidos artificiales en termiteros activos e inactivos a lo largo de 6 días.....	45
Figura 13. Figure 1. Nests predation in active (n=10) and inactive (n=10) termitaria after 12 days of exposure.....	66
Figura 14. Figure 2. Potential nest predators responded more strongly to prey without termite odor than prey plus odor or control stimuli.....	67

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Termiteros utilizados para realizar los nidos artificiales comparados con los termiteros seleccionados como nido por <i>T. citreolus</i> (Valdivia-Hoeflich 2006).....	21
Cuadro 2. Efecto a analizar de diferentes elementos del nido de <i>Trogon citreolus</i> que podrían tener un efecto sobre el microclima de la cavidad.....	24
Cuadro 3. Tamaños de los huevos de <i>T. citreolus</i> (Valdivia-Hoeflich 2006) en comparación con los huevos de codorniz ( <i>Coturnix sp.</i> ).....	25
Cuadro 4. Ejemplo de los datos microbianos de nidos artificiales en termiteros. APS = Agar Papa-Sacarosa, AST = Agar Soya-Tripticaseína.....	27
Cuadro 5. Condiciones térmicas analizadas al interior de cavidades en termiteros y el exterior.....	33
Cuadro 6. Retraso temporal entre la hora en que se alcanzaron las temperaturas extremas (máxima/mínima) al interior de nidos artificiales.....	34
Cuadro 7. Condiciones de humedad analizadas al interior de cavidades en termiteros y el exterior.....	37
Cuadro 8. Cantidad de UFC en el cascarón de huevos colocados en nidos artificiales construidos en termiteros.....	40
Cuadro 9. Cantidad de UFC en las paredes de nidos artificiales construidos en termiteros activos e inactivos.....	41
Cuadro 10. Cantidad de UFC en el ambiente interno de nidos artificiales construidos en termiteros.....	43
Cuadro 11. Cantidad de UFC en el ambiente externo inmediato a los nidos artificiales construidos en termiteros.....	44
Cuadro 12. Condiciones climáticas reportadas en la literatura para nidos de insectos sociales.....	48

## RESUMEN

*Trogon citreolus* es una especie endémica asociada al bosque tropical caducifolio de la vertiente pacífica mexicana, habitando desde Sinaloa hasta Chiapas (Howell y Webb 1995). Una característica muy importante de esta especie es que junto con *T. melanocephalus* son las únicas especies de trogones que utilizan de manera exclusiva a los termiteros arbóreos para construir sus nidos (Johnsgard 2000). Además, *T. citreolus* únicamente anida en termiteros habitados por termitas (Valdivia-Hoeflich 2006). Así pues, es muy probable que la presencia de las termitas proporcione ventajas en el éxito reproductivo de *T. citreolus*. En este trabajo nos propusimos hacer un análisis sobre el efecto de la presencia de las termitas en la ecología de anidación de *Trogon citreolus*. Nos enfocamos en las siguientes preguntas: (1) ¿Cómo son las características microclimáticas de las cavidades en termiteros activos con respecto a aquellas hechas en termiteros inactivos y respecto al exterior?; (2) ¿Los nidos en termiteros activos mantendrán una menor cantidad de microbios que aquellos nidos construidos en termiteros inactivos?; y 3) ¿Hay una menor depredación en los termiteros activos debido a que el olor de las termitas enmascara el olor del nido del trogón?

Nuestros resultados muestran que las condiciones climáticas al interior de los termiteros activos fue significativamente diferente con respecto al interior de los termiteros inactivos y el exterior, ya que el promedio de temperatura fue mayor (29.8° C) que el interior de los inactivos (26.8° C) y el exterior (27.3° C - 26.9° C). Para las temperaturas máximas observamos que los termiteros activos alcanzaron un promedio de 31.5° C mientras que los inactivos solo 29.3° C. De manera similar las temperaturas mínimas fueron más altas en los termiteros activos (28.1° C) que en los inactivos (24.7° C). El rango de temperatura del interior de los termiteros fue menor con respecto al exterior (7.1°C), siendo menor en termiteros activos (3.4° C) que en inactivos (4.6° C). En el caso de la humedad, el interior de los termiteros activos presentó altas concentraciones de humedad (Déficit de presión de vapor promedio en termiteros activos: 1.4 kPa), muy cercanas al cero o punto de saturación de agua máximo. Esto indicaría que las células en ese ambiente no tendrían un estrés por pérdida de agua. Dichos valores fueron significativamente mayores a aquellos de los termiteros inactivos (DPV = 2.8 kPa), los cuales a su vez fueron mayores al exterior (DPV =

3.1/3.3 kPa).

Microbiológicamente encontramos que los huevos de nidos artificiales construidos en termiteros inactivos presentaron un aumento constante en el número de UFC cultivadas en agar papa-sacarosa y agar soya-tripticaseína a lo largo de los 6 días muestreados. Para los termiteros activos este aumento se dio del primer al segundo muestreo, manteniendo después las mismas cantidades bacterianas en el tercer muestreo. En relación a otros elementos de la cavidad como las paredes del termitero y el ambiente interno no encontramos aumentos significativos a lo largo del tiempo.

Encontramos una menor depredación de nidos artificiales en termiteros activos (1 de 10) en comparación con aquellos hechos en termiteros inactivos (5 de 10). Por otro lado, ofrecimos diferentes olores a reptiles depredadores de la región y contamos el número de lengüetazos presentados. Encontramos que el número de lengüetazos fue menor cuando se ofreció el olor de una presa combinado con el olor de las termitas que cuando se ofreció el olor de la presa solo, siendo esto significativo.

Con todo esto tenemos que la selección de termiteros activos como sitio de anidación de *Trogon citreolus* ofrecería una mayor estabilidad en términos de humedad y temperatura que los termiteros inactivos. Nuestros datos además sugieren que los termiteros activos ofrecen una regulación del crecimiento microbiano al interior de la cavidad, a diferencia de los termiteros inactivos, donde la cantidad de microorganismos se mantuvo en aumento constante. Esto conllevaría mejores condiciones para la incubación de los huevos y un menor riesgo de infecciones sin una inversión energética por parte del trogón. Así pues, esto sugiere que los microbios podrían actuar como una variable ecológica importante en la selección de cavidades. Sumado a esto, encontramos evidencia del uso de termiteros como camuflaje olfativo, lo cual disminuiría el riesgo de depredación del nido de trogones gracias a la presencia de las termitas.

## ABSTRACT

The Citreoline trogon (*Trogon citreolus*) is a species endemic to the tropical dry forest of the Pacific Mexican coast, occurring from Sinaloa to Chiapas (Howell and Webb 1995). Together with *T. melanocephalus* they are the only trogon species known to nest exclusively in arboreal termitaria (Johnsgard 2000). Also, Valdivia- Hoefflich (2006) found that citreoline trogons only nest in active termitaria, this is, still inhabited by termites. From this she stated that termite presence might be enhancing trogon nesting success. In this study we made an analysis on the effect of termite presence in the nesting ecology of citreoline trogons. We focused on the next questions: 1) ¿How are the microclimatic characteristics inside active termitaria with respect to those inside inactive termitaria and the exterior?; 2) ¿Will active termitaria keep lower microbial conditions on the inside with respect to inactive termitaria?; and 3) ¿Are there lower predations rates on active termitaria because of termite odor masking the smell of citreoline trogons nests?

Our results showed that mean temperature was higher inside active termitaria (29.8° C) in comparison to the inside of inactive termitaria (26.8° C) and the exterior (27.3). There was a significant difference between maximum temperatures as active termitaria reached 31.5° C while inactive termitaria only reached 29.3° C. This was similar for minimum temperatures, where active termitaria were warmer (28.1°C) in relation to inactive termitaria (24.7° C). Temperature ranges were lower inside the active termitaria (3.4° C) compared to inactive termitaria (4.6° C), while both were lower than the exterior (7.1° C). For humidity we found higher water amounts inside of active termitaria (Vapor pressure deficit: 1.4 kPa) in relation to inactive (PVD: 2.8 kPa) and the exterior (3.1 – 3.3 kPa). Conditions inside active termitaria were very close to condensation point (zero kPa).

In relation to microbial conditions, we found that eggs placed in inactive termitaria showed a constant increase on bacterial counts while active termitaria increased from day 0 to day 3 but remained unchanged for day 6. Walls and air inside the cavity were also sampled but did not show significant changes in time, nor in active or inactive termitaria.

We found lower predation rates on artificial nests placed in active termitaria (1 of 10 possibles) compared to those placed in inactive termitaria (5 of 10 possibles). Also, we offered different odors to reptilian predators from the same region and counted number of tongue flicks. We found that tongue flicks were significantly lower when prey odor was offered in combination to termite odor, in comparison to prey odor alone.

All this suggests that selection of active termitaria as nesting site by *Trogon citreolus* would offer higher thermal and humidity stabilization in relation to inactive termitaria. Our data also suggests that microbial growth inside active termitaria is regulated, differently than inactive termitaria where microbes increased constantly. This would lead to better incubation conditions and lower infection risks for trogon nests without energy investment by trogons. If this is true, microbes could be acting as an important ecological variable in cavity selection. Also, we found evidence of active termitaria used as olfactory camouflage, which would lower predation risk for trogon nests because of termite presence.

## INTRODUCCIÓN

*Trogon citreolus* es una especie endémica asociada al bosque tropical caducifolio de la vertiente pacífica mexicana, habitando desde Sinaloa hasta Chiapas (Howell y Webb 1995). En la región de Chamela es uno de los frugívoros más abundantes (Arizmendi et al. 1990) y desempeña un papel importante como dispersor de semillas (Eguiarte y Martínez 1985, Ramos-Ordóñez 2004). Una característica muy importante de esta especie es que junto con *T. melanocephalus* son las únicas especies de trogones que utilizan de manera exclusiva a los termiteros arbóreos para construir sus nidos (Johnsgard 2000). Al respecto, Valdivia-Hoeflich (2006) realizó un estudio sobre la selección del sitio de anidación y confirmó el uso de termiteros arbóreos por *T. citreolus*, además reportó que anidan exclusivamente en termiteros activos, esto es, termiteros aún con termitas. En base a la observación de 30 nidos, Valdivia-Hoeflich (2006) propuso que la presencia de termitas debe ser una característica determinante en la selección del sitio de anidación, a la cual se superponen otras características, como las dimensiones del termitero, su posición en el árbol y la cobertura vegetal. Es muy probable que la presencia de las termitas proporcione ventajas en el éxito reproductivo de *T. citreolus*.

En este estudio nos propusimos hacer un análisis detallado sobre el efecto de las termitas en la ecología de anidación de *Trogon citreolus*. En la primera parte evaluamos las posibles ventajas de construir los nidos en cavidades hechas en termiteros activos investigando si la presencia de las termitas influye en (1) las condiciones internas del nido mediante la regulación climática del termitero, y (2) las condiciones microbianas al interior de las cavidades, proveyendo bajas concentraciones microbianas en el nido. En la segunda parte investigamos el efecto que las termitas pueden tener con respecto a la depredación de los nidos de trogón, ya que el olor de los termiteros activos podría proteger a huevos, pollos e incluso a los adultos, a través de un efecto de camuflaje olfativo. Esta segunda parte se presenta en formato de artículo científico, el cual fue sometido a revisión en una revista internacional aún por definir.

## PRIMERA PARTE: LA ANIDACIÓN EN TERMITEROS ACTIVOS COMO UN MECANISMO DE REGULACIÓN MICROBIOLÓGICA

### ANTECEDENTES

El uso de cavidades como sitio de refugio y reproducción es compartido por una amplia gama de vertebrados terrestres incluyendo reptiles, anfibios, mamíferos y aves (Sedgeley 2001, Pringle et al. 2003, Dechmann et al. 2004, Isaac et al. 2008). En las zonas templadas está bien documentado que las cavidades utilizadas como nidos presentan fluctuaciones de temperatura menores que el exterior, ofreciendo así un efecto aislante ante las temperaturas extremas (Isaac et al. 2008, Rhodes et al. 2009). Incluso se ha demostrado que dicho aislamiento térmico es superior en las cavidades que son seleccionadas con respecto a aquellas que no son utilizadas (Sedgeley 2001). Por otro lado, una característica climática que ha recibido poca atención es la humedad ambiental. Las condiciones de humedad al interior de las cavidades tendrían efectos considerables si tomamos en cuenta que con una mayor humedad aumenta el crecimiento microbiano (Madigan et al. 2012) lo que implica un riesgo sanitario. Esto podría adquirir mayor importancia en los trópicos, donde la temperatura no sería un factor de riesgo para la nidada ya que se mantiene relativamente estable en comparación con las zonas templadas, pero la humedad ambiental puede alcanzar niveles cercanos al punto de condensación y permanecer así durante periodos largos. Relacionado a esto, Stiles (1983) propuso que las aves de los ambientes tropicales de Costa Rica que anidan en cavidades lo hacen durante la temporada de secas para disminuir el riesgo de infecciones que traería consigo la alta humedad de la temporada de lluvias. Apoyando a esta idea tenemos que en el bosque tropical caducifolio del occidente de México, los carpinteros y pericos anidan en cavidades durante la temporada de secas (Ornelas et al. 1993, Renton y Salinas-Melgoza 1999). Sin embargo, este no es el patrón general para todos los anidadores en cavidad ya que *Trogon citreolus* anida en cavidades durante la época de lluvias en la misma región (Valdivia-Hoeflich 2006).



*T. citreolus* junto con *T. melanocephalus* son las únicas especies de las 39 de la familia Trogonidae que excavan sus nidos de manera exclusiva en termiteros arbóreos (Jhonsgard 2000). Más aún, Valdivia-Hoeflich (2006) reporta que *T. citreolus* se restringe al uso de termiteros arbóreos activos (es decir, con termitas) y sugiere que la presencia de las termitas podría aumentar el éxito reproductivo del trogón al influir en el ambiente interno del nido. Esto es importante si tomamos en cuenta que esta cavidad es utilizada durante un periodo largo de tiempo que abarca de 32 a 36 días, a partir del término de la puesta de huevos y hasta la salida de los volantones (Valdivia-Hoeflich 2006).

Aunque los termiteros terrestres han sido objeto de múltiples estudios, poco se sabe acerca de las condiciones internas de los termiteros arbóreos. Ambos tipos de termiteros presentan características diferentes entre si, ya que las estructuras superficiales que se observan en los grandes termiteros terrestres sólo funcionan como reguladoras ambientales del interior de la colonia (Turner 2000). Dichas estructuras prácticamente no albergan individuos, los cuales se encuentran en las cámaras subterráneas (Turner 2000). En el caso de los termiteros arbóreos las termitas si se encuentran al interior de la estructura observada en el exterior de los árboles, por lo que su dinámica interna debe de ser diferente a un termitero terrestre debido a la presencia constante de los insectos. En este estudio abordamos el tema de las propiedades térmicas de los termiteros arbóreos como un primer paso para entender el sistema trogón-termitero.

En nuestra zona de estudio la única especie de termita que construye termiteros arbóreos suficientemente grandes para albergar un nido de trogón es *Nasutitermes nigriceps* (Nickle y Collins 1988). Una característica importante del género *Nasutitermes* es que los soldados presentan la cabeza especializada para la secreción de terpenoides defensivos, principalmente limoneno,  $\alpha$ -pineno y  $\beta$ -pineno (Moore 1964, 1968), a diferencia de otros grupos de termitas que basan su defensa en mandíbulas grandes y esclerotizadas. Se ha encontrado que dichas secreciones son sumamente efectivas en inhibir el crecimiento de hongos (Rosengaus et al. 2000) y bacterias (Doran et al. 2009, Moghtader y Afzali 2009). Estas sustancias le darían a los termiteros defensas químicas capaces de controlar al crecimiento microbiano en su interior mientras permanezcan habitados por las termitas.

En este proyecto planteamos la hipótesis que en el sistema trogón-cavidad-termitas, el trogón obtendría protección antimicrobiana gracias a las secreciones defensivas de las termitas. Dichas sustancias estarían manteniendo un ambiente aséptico al interior del nido, disminuyendo así el riesgo de infecciones en huevos, pollos e incluso en los trogones adultos al momento de incubar. De este modo la búsqueda de una regulación de las comunidades microbianas al interior del nido pudo ser un factor clave en la selección de termiteros activos como sitio para anidar, especialmente para una especie como *T. citreolus* que anida durante la temporada de lluvias en un ecosistema tropical.

## OBJETIVOS

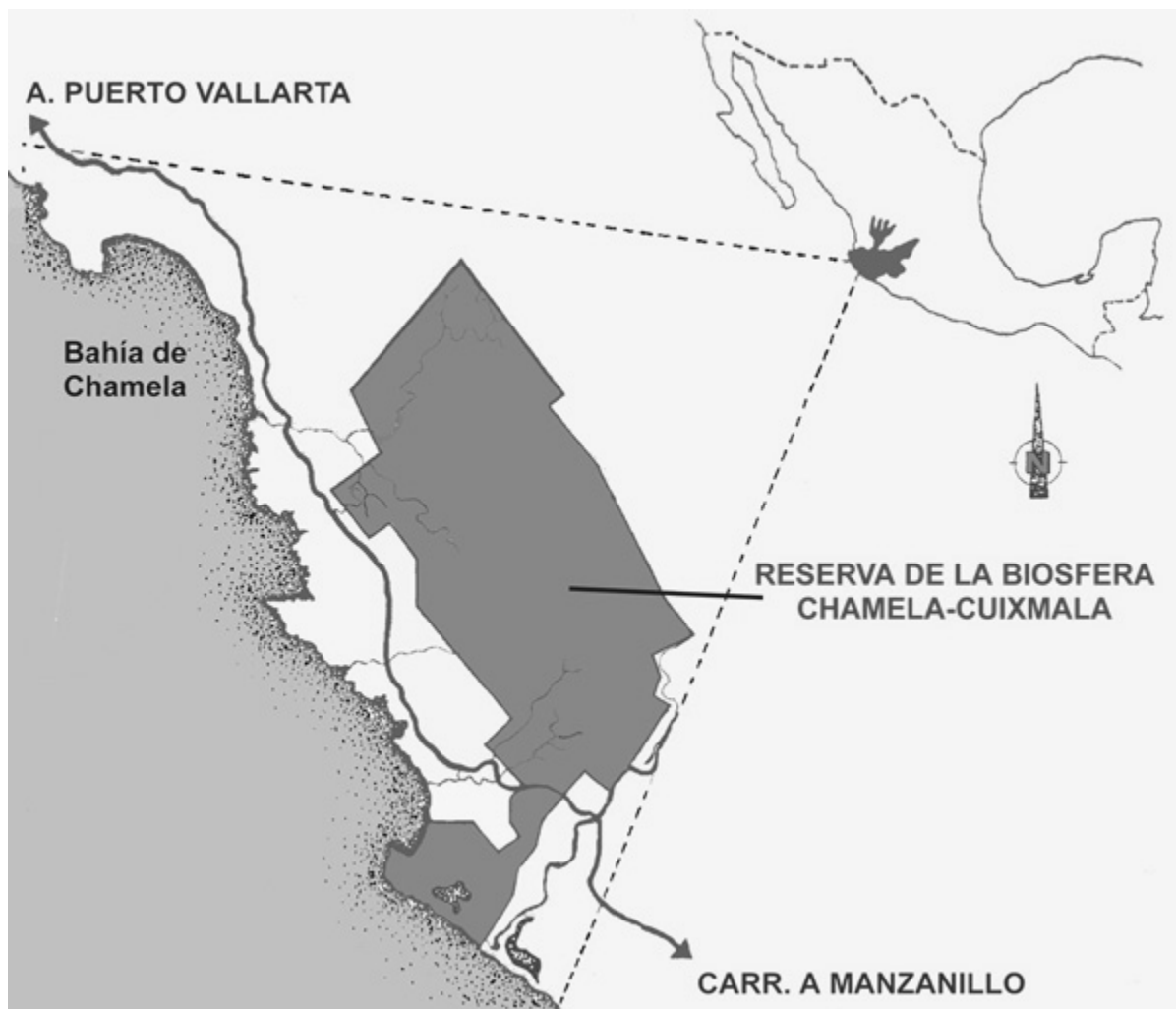
Ya que la propuesta de Stiles (1983) en Costa Rica no está basada en hechos empíricos, nuestro primer objetivo fue analizar las diferencias entre las condiciones microclimáticas al interior de cavidades en termiteros y el ambiente exterior durante la época de lluvias en el trópico. En los termiteros activos esta diferencia estaría respondiendo a la estructura física del termitero (i.e. paredes) y a la actividad de las termitas. A diferencia del aislamiento pasivo proporcionado por las paredes de la cavidad, esperamos que la actividad de las termitas sea un proceso dinámico que compense las fluctuaciones ambientales a lo largo del día, tal como sucede con otros insectos sociales (Turner 2000). Para diferenciar la actividad de las termitas del efecto de la estructura del termitero fue necesario contar con termiteros inactivos, ya que éstos ofrecerían únicamente el efecto aislante proporcionado por las paredes del termitero. Este planteamiento hizo necesario el uso de cavidades artificiales (ver métodos) dado que los trogones sólo excavan sus nidos en termiteros activos (Valdivia-Hoeflich 2006), lo cual dejaría fuera la posibilidad de utilizar termiteros inactivos. En este primer objetivo hipotetizamos que las cavidades hechas en termiteros activos alcanzarían valores menos extremos y una mayor estabilidad en temperatura y humedad en relación a aquellas alcanzadas en los termiteros inactivos y el exterior respectivamente.

Nuestro segundo objetivo fue analizar las condiciones microbianas al interior de cavidades hechas tanto en termiteros activos como inactivos, evaluando si la presencia de las termitas tiene algún efecto en la abundancia de microorganismos. El uso de termiteros inactivos responde a la misma razón que en el primer objetivo: contar con una estructura similar donde solo se excluya el efecto de la presencia de las termitas. Esto hizo nuevamente necesario el uso de nidos artificiales para abordar nuestro planteamiento (ver métodos). Nuestra predicción fue encontrar una menor concentración microbiológica al interior de cavidades en termiteros activos en comparación con aquellas hechas en termiteros inactivos.

## **ÁREA DE ESTUDIO**

### **Ubicación**

El estudio lo llevamos a cabo en la Estación de Biología Chamela (EBCh) del Instituto de Biología de la UNAM, la cual forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. La reserva está ubicada en la costa del Pacífico en el estado de Jalisco, entre los paralelos 19°25' N y 104°57' O y 19°40' N y 105°13' O, y protege un territorio de 13,142 ha cubiertas principalmente por bosque tropical caducifolio (DOF 1994). La topografía en la reserva es de lomeríos bajos y pequeñas cañadas, en algunas de ellas se forman en la temporada lluviosa arroyos temporales los cuales a su vez alimentan al arroyo Chamela (Bullock 1988; Fig. 1).

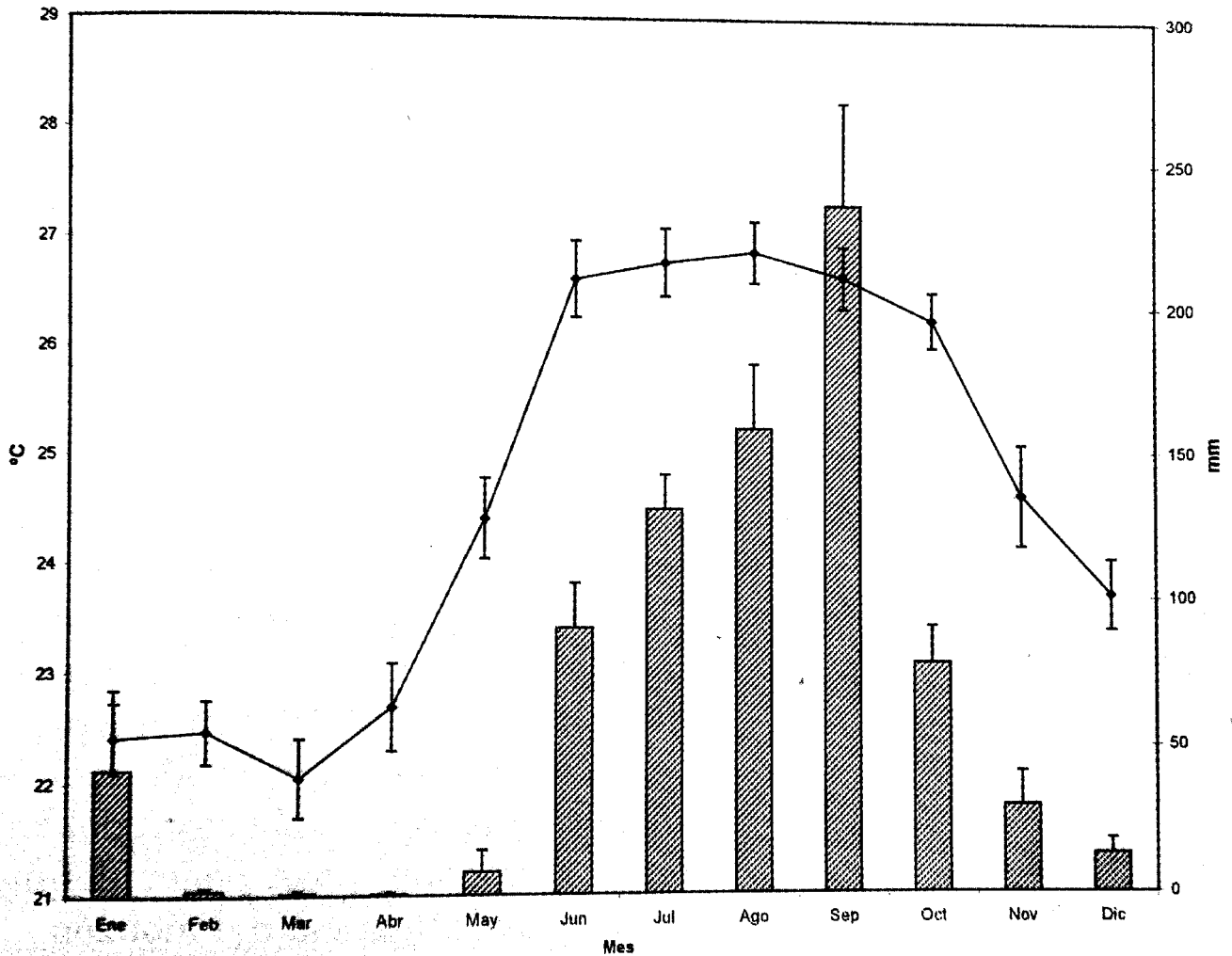


**Figura 1.** Ubicación de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. La Huerta, Jalisco, México.

### Clima

El clima de la región es tropical con una precipitación marcadamente estacional. La temporada de lluvias dura alrededor de cuatro meses (julio - octubre), siendo la precipitación media anual de 788 mm (años 1977-2000) con una variación interanual que va desde 453 mm en 1985, hasta 1393 mm en 1999 (García-Oliva et al. 2002; Fig. 2). La humedad relativa atmosférica se mantiene arriba del 65% durante todo el año. De enero a abril es el periodo con menor humedad, seguidos por un aumento (80%) entre mayo y junio, alcanzando la máxima (90%) entre agosto y septiembre (García-Oliva et al. 2002; Fig. 2). La fuente

principal de humedad atmosférica son los ciclones tropicales durante los meses de septiembre y octubre. La temperatura media anual es de 24.6° C; el promedio de la temperatura máxima es de 30° C y la mínima es de 19.5° C (años 1978-2000). Los valores máximos se presentan entre junio y septiembre, debido principalmente a la presencia de humedad atmosférica la cual gracias a su alto calor específico reduce la pérdida de calor durante la noche (García-Oliva et al. 2002).



**Figura 2.** Promedio de la precipitación y humedad relativa mensual en la Estación de Biología Chamela durante los años 1978-2000 (García-Oliva et al. 2002).

## Vegetación

El bosque tropical caducifolio (en adelante BTC; Rzedowski 1978), también conocido como selva baja caducifolia (Miranda y Hernández X 1963) o bosque seco (Murphy y Lugo 1986), es la vegetación predominante en la reserva. En la región de Chamela, este tipo de vegetación forma una matriz al mezclarse con algunos manchones de bosque tropical subcaducifolio (en adelante BTS) el cual se distribuye a lo largo de las arroyos estacionales de la región (Bullock y Solis-Magallanes 1990).

El bosque tropical caducifolio se caracteriza porque la mayoría de la vegetación pierde sus hojas durante la temporada seca (Rzedowski 1978). En la región de Chamela, este tipo de vegetación se encuentra principalmente en las lomas en donde el sotobosque es denso y la altura de los árboles no sobrepasa los 15 m; entre las especies vegetales más comunes están: *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Lonchocarpus lanceolatus*, *Trichilia trifolia*, *Thouinia parvidentata*, *Caesalpinia eriostachys*, *Amphipterygium adstringens*, y *Randia thurberi* (Lott et al. 1987).

El bosque tropical subcaducifolio (Rzedowski 1978), también conocido como selva mediana subcaducifolia (Miranda y Hernández X 1963), es el segundo tipo de vegetación predominante en la región de Chamela. Este tipo de bosque permanece con hojas durante la mayor parte del año. Los árboles tienen una altura entre 15 y 25 m, siendo las especies más comunes: *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera arborea*, *Couepia polyandra*, *Cynometria oaxacana*, *Ficus insipida*, *Sciadodendron excelsum*, *Sideroxylon capiri*, *Tabebuia donnell-smithii*, *Tabebuia rosea*, *Thouinidium decandrum* y *Vitex hemsleyi* (Lott et al. 1987).

## MÉTODOS

*Termiteros y Cavidades.*- Durante los meses de julio del 2009 a julio del 2011 se realizó una búsqueda de termiteros a lo largo de los 10.7 km de senderos permanentes de la EBCh. En total se encontraron 280 termiteros, de los cuales se seleccionaron 9 termiteros activos y 9

inactivos, tomando en cuenta que su tamaño y altura al suelo fuera similar a los reportados para nidos de trogón (Valdivia-Hoeflich 2006; Cuadro 1). Como está planteado en la literatura publicada (Thorne 1980, Brightsmith 2000, Thorne y Haverty 2000, Sanchez-Martinez y Renton 2009), para la toma de medidas de los termiteros se asumió que estos presentaban la figura geométrica de un elipsoide regular, ignorando las protuberancias o deformidades que pudieran presentar para aproximarse al modelo geométrico. Por lo tanto, las dimensiones del termitero se calcularon siguiendo la fórmula para el volumen de un elipsoide:

$$V = \frac{3}{4} \pi * a * b * c$$

En donde: a: altura del termitero, b: diámetro mayor y c: diámetro menor del termitero.

Tal como se mencionó previamente, nos vimos en la necesidad de utilizar nidos artificiales para abordar nuestros objetivos ya que *T. citreolus* solo utiliza termiteros activos para anidar (Valdivia-Hoeflich 2006). A cada termitero seleccionado se le realizó una cavidad cilíndrica de 5 cm de diámetro y 15 cm de profundidad, utilizando un taladro eléctrico y una broca de carpintero de 2 pulgadas. Estas cavidades fueron construidas durante la temporada reproductiva del trogón (junio-octubre; Valdivia-Hoeflich 2006) cuidando que la cavidad estuviera orientada al sur, tal como lo mostraron todos los nidos de trogón encontrados durante el periodo de 2009 a 2011 (obs. personales). La construcción de las cavidades en los termiteros activos implicó un reto importante por dos razones principales. La primera se debe a la dureza que alcanza la estructura del termitero a pesar de estar construidos a base de madera masticada, heces y saliva de las termitas (Thorne et al. 1996). Fue común que los termiteros ofrecieran una resistencia tal que era necesario un trabajo constante durante una hora para lograr abrir una cavidad con las dimensiones antes referidas, aún con el uso del taladro. La segunda razón se debió a la reparación constante que recibe el termitero por parte de las termitas ya que las termitas eran capaces de reparar la cavidad hecha y sellar por completo el termitero después de una hora de haber sido taladrado. Esto hizo que la construcción de cada nido artificial en los termiteros activos tomara de 5 a 7 días, teniendo la necesidad de reabrir la cavidad varias veces al día. En condiciones naturales el trogón macho se encarga de realizar la cavidad de anidación, trabajando de manera constante

durante 5 días aproximadamente (Valdivia-Hoeflich 2006). Esta constancia hace que las termitas finalmente cesan de reparar la cavidad y simplemente resanan la cavidades interiores (obs. personales).

**Cuadro 1.** Termiteros utilizados para realizar los nidos artificiales comparados con los termiteros seleccionados como nido por *T. citreolus* (Valdivia-Hoeflich 2006).

Termiteros	Altura termitero	Diámetro termitero	Altura al suelo
Nidos naturales de <i>T. citreolus</i> (n = 30)	63 ± 14.6 cm Rango: 43 – 100 cm	37 ± 8.2 cm Rango: 17 – 63 cm	3.5 ± 1.6 m Rango: 1.6 – 8 m
Nidos artificiales en termiteros activos (n = 9)	66.3 ± 23.5 cm Rango: 35 – 85 cm	43.7 ± 15.4 cm Rango: 20 – 65 cm	2.8 ± 1.2 m Rango: 1.4 – 4.7 m
Nidos artificiales en termiteros inactivos (n = 9)	60.8 ± 17.9 cm Rango: 42 – 110 cm	41.3 ± 15.3 cm Rango: 28 – 69 cm	2.9 ± 1.0 m Rango: 1.7 – 4.8 m

*Microclima.*- De agosto a octubre del 2011 se colocó un sensor de temperatura y humedad relativa (DS1923 Temperature/Humidity logger iButton, Maxim Integrated Products) al interior de cada nido artificial, el cual tomó registros automáticamente cada 5 minutos durante 3 días consecutivos, logrando un total de 864 lecturas. De manera simultánea, un segundo sensor fue colocado fuera de la cavidad registrando las mismas variables en el ambiente externo inmediato al termitero. Tal como se realiza de manera estándar, los sensores externos fueron protegidos contra la lluvia y la radiación directa del sol por medio de una columna de 5 platillos circulares de color blanco. Estos platillos presentaban un orificio circular al centro, donde permanecía el sensor. Cada platillo estaba separado del siguiente por 2 cm aproximadamente, lo que permitía el paso libre del aire a través de ellos pero evitaba que el sol tuviera una incidencia directa en el sensor. La protección de los sensores es importante para minimizar el riesgo de lecturas erróneas, ya que si el sensor se calienta por la radiación solar directa entonces estaría registrando su propia temperatura y no la temperatura ambiental. Por lo tanto, el registro de la temperatura ambiental necesita estar



basado en la temperatura del aire independientemente de la temperatura alcanzada por una superficie expuesta al sol. Este efecto es similar en el caso de la humedad atmosférica, la cual se vería afectada tanto por la temperatura del aparato como por la incidencia directa de las gotas de lluvia. El efecto de la temperatura en el registro de la humedad atmosférica se explica más adelante.

Llevamos a cabo una inter-calibración entre los sensores utilizados debido a la posibilidad de registrar diferentes condiciones ambientales únicamente como resultado de particularidades técnicas de cada sensor. Dicha calibración la hicimos exponiendo los sensores durante un día completo a las mismas condiciones ambientales y comparando cada serie de datos entre sí. Tomamos como referencia al sensor que presentó los valores intermedios de temperatura y humedad en relación a los otros. Sus registros fueron usados para hacer una regresión lineal con los datos tomados por cada uno de los otros sensores. Cada ecuación de la recta resultante de dichas regresiones fue usada para recalibrar los valores del respectivo sensor. Una vez hecho esto, se procedió al análisis de los datos. Primero se calcularon los promedios por hora para cada día muestreado (24hr x 3 días = 72 promedios). A partir de estos promedios se calcularon valores diarios que nos dieran información acerca del patrón y la variación microclimática en cada ambiente muestreado (interior de termitero activos, interior de termiteros inactivos y exterior en ambos casos). Las variables utilizadas en el caso de la temperatura fueron: promedio general, máxima, mínima, rango (temperatura máxima menos temperatura mínima), tasa promedio de cambio por hora ( $h_2$  menos  $h_1$ ,  $h_3$  menos  $h_2$ , etc), hora del día en que ocurrió el máximo, lag o retraso en el máximo al interior en relación al máximo del exterior (hora del máximo interno menos hora del máximo externo), hora del día en que ocurrió el mínimo, retraso (lag) en el mínimo al interior en relación al mínimo del exterior (hora de mínimo interno menos hora del mínimo externo) y aislamiento térmico (temperatura interna hora1 menos temperatura externa hora1, temperatura interna hora2 menos temperatura externa hora2, etc). Para analizar si existían diferencias entre ambientes (interior de termiteros activos, interior de termiteros inactivos, exterior de termiteros activos y exterior de termiteros inactivos) se calculó un ANOVA anidado donde los 3 valores diarios fueron anidados dentro de su respectivo termitero. En caso de existir diferencias significativas entre tratamientos se utilizó el test post-hoc de

Tukey-Kramer ( $\alpha = 0.05$ ) para identificar donde estuvieron esas diferencias.

Al analizar la humedad fue necesario calcular el Déficit de Presión de Vapor (DPV) ya que el uso de porcentajes de humedad relativa, tal como los registra el sensor, no es un buen indicador de la humedad ambiental. Esto se debe a que la presión de saturación de vapor de agua en el aire varía con la temperatura del aire, lo que hace que la humedad relativa varíe con la temperatura, aún cuando la diferencia en presión de vapor de agua no cambie. Para ejemplificar esto tomemos en cuenta un valor obtenido al registrar la humedad relativa en un volumen aislado de aire. Si se aumenta la temperatura de dicho volumen de aire, la humedad relativa será menor simplemente porque ahora ese mismo aire es capaz de contener una mayor cantidad de vapor de agua, dado su aumento de temperatura. Este cambio en la humedad relativa registrada no toma en cuenta que la cantidad de vapor de agua real permaneció igual en ambas temperaturas. Para evitar esto, se debe utilizar la diferencia entre la presión de vapor del ambiente y la presión de vapor a saturación a esa misma temperatura (el punto al cual no hay evapotranspiración o pérdida de humedad), esto es el déficit de presión de vapor (Anderson 1936). Cuando el DPV es cero, indica que no hay evapotranspiración y por lo tanto las células expuestas a esas condiciones se encuentran en un estado óptimo, carentes de estrés hídrico al no estar perdiendo agua hacia el ambiente. Esto nos dice que las células son capaces de tener una buena actividad fisiológica. Una vez obtenido el DPV se calcularon los promedios por hora de cada termitero para cada uno de los 3 días muestreados y en base a ellos se calcularon los siguientes valores: promedio general, DPV máximo, DPV mínimo, rango de humedad (DPV máximo menos DPV mínimo) y tasa promedio de cambio por hora (DPV hora2 menos DPV hora1, DPV hora3 menos DPV hora2, etc). En el caso de la humedad se omitieron las variables relacionadas con la hora (hr de los valores máximos/mínimos, lag, aislamiento) debido a que la lluvia puede presentarse en cualquier hora del día e invariablemente afectaría los valores de humedad. Los 3 promedios diarios de cada variable fueron anidados dentro de su respectivo termitero para someterse a un ANOVA anidado. En caso de existir diferencias significativas entre ambientes (interior de termiteros activos, interior de termiteros inactivos, exterior de termiteros activos y exterior de termiteros inactivos) se utilizó el test post-hoc de Tukey-Kramer ( $\alpha = 0.05$ ) para identificar donde estuvieron esas diferencias. La Cuadro 2 ofrece un resumen de los efectos

a analizar en nuestro modelo experimental comparando termiteros activos, termiteros inactivos y el exterior.

**Cuadro 2.** Efecto a analizar de diferentes elementos del nido de *Trogon citreolus* que podrían tener un efecto sobre el microclima de la cavidad.

<b>Comparaciones</b>	<b>Efecto a analizar</b>
<b>(Temperatura y Humedad)</b>	
Termitero activo vs. Ambiente	Aislamiento proporcionado por la <b>presencia de termitas</b> y las <b>paredes de la cavidad</b>
Termitero inactivo vs. Ambiente	Aislamiento proporcionado por las <b>paredes de la cavidad</b> , independiente de la actividad de las termitas
Termitero activo vs. Term. inactivo	Efecto de la <b>actividad de las termitas</b> , independiente del efecto de las paredes de la cavidad

*Muestreo microbiológico.*- Para comparar las condiciones microbiológicas entre termiteros activos e inactivos se excavaron nidos artificiales de la misma manera como se describió previamente. Al interior de cada nido se colocaron 2 huevos de codorniz (*Coturnix sp.*), simulando la presencia de huevos de trogón. Se utilizaron huevos de codorniz debido a que su tamaño es muy similar a los del trogón (Cuadro 3). En cada nido se muestrearon los siguientes elementos: (1) cascarón de los huevos, (2) paredes internas de la cavidad, (3) ambiente interno de la cavidad y (4) ambiente externo inmediato al termitero. Para cada tratamiento se utilizaron dos hisopos estériles uno de ellos humedecido en 5ml de solución salina al 5% y el otro en 5 ml de caldo de papa, siendo ambos medios generales para transporte microbiológico. En el caso de los huevos, éstos fueron limpiados con alcohol antes de ser colocados por primera vez, partiendo así de un punto cero de colonización microbiana. Así mismo, en cada muestreo se utilizó una cara diferente del huevo para cada hisopo. Las paredes de la cavidad fueron muestreadas por contacto directo, mientras que el ambiente interno y el ambiente externo se refieren al espacio aéreo al interior y al exterior de la cavidad respectivamente. Para muestrear el ambiente en ambos casos se mantuvo el hisopo suspendido en el aire sin que tuviera contacto con cualquier superficie. Con esto buscamos obtener información sobre los microorganismos que se encuentran suspendidos en el aire. Cada cavidad fue muestreada en tres ocasiones, por primera vez al colocar los huevos al

interior de la cavidad (día 0), una segunda vez al tercer día de haberlos colocado (día 3) y una tercera ocasión en el sexto día de exposición (día 6). Antes de cada toma de muestra el colector se desinfectó las manos con alcohol etílico para disminuir al máximo el riesgo de contaminación de las muestras. Otro riesgo de contaminación residió en nuestra metodología de muestreo, ya que el tubo de ensayo donde se transportaba la muestra permanecía abierto mientras se realizaba el frotis. Esto se debió a que el mismo hisopo funcionaba como tapa del tubo de ensayo. Para verificar la veracidad de nuestras muestras se expusieron dos tubos de ensayo abiertos durante un minuto al exterior de cada termitero para validar si existía contaminación ambiental en ellas. El contenido de estos tubos fue cultivado y en ninguno se presentó crecimiento microbiano.

**Cuadro 3.** Tamaños de los huevos de *T. citreolus* (Valdivia-Hoeflich 2006) en comparación con los huevos de codorniz (*Coturnix sp.*) utilizados en este estudio.

Huevos	Largo	Ancho
<i>T. citreolus</i> (n = 8)	32.8 ± 2.1 mm	24.1 ± 1.3 mm
<i>Coturnix sp.</i> (n = 40)	38.1 ± 3.1 mm	27.7 ± 2.9 mm

**Cultivos.-** Las muestras fueron transportadas en refrigeración para detener la actividad microbiana. Una vez en el laboratorio, cada muestra fue diluida a un factor 1:100, de donde 0.25 ml se sembraron en medio de crecimiento sólido, utilizando agar Soya-Trypticaseína para las muestras transportadas en solución salina y agar Papa-Sacarosa para las muestras transportadas en caldo de papa. Ambos son medios sólidos generales para cultivos microbianos. Se utilizaron cajas de Petri estériles de 15x60 mm, realizando dos repeticiones por muestra en cada medio sólido, estas cajas se incubaron a una temperatura promedio de 30°C (29°C - 31°C) y 75% de humedad relativa. Cada 12 horas se contabilizaron las unidades formadoras de colonias (en adelante UFC) hasta acumular 72 horas o hasta que la cantidad de UFC permitió un conteo confiable (<150 UFC). Los conteos se hicieron sin conocer el origen de las muestras para evitar sesgos hacia la respuesta esperada por parte del investigador.

*Análisis estadístico.*- Nuestros datos constaron de cuatro conteos bacterianos para cada superficie muestreada en los nidos artificiales (cascarón, paredes de la cavidad, ambiente interno y ambiente externo) en cada muestreo (día 0, día 3, día 6). De esos cuatro conteos, dos correspondieron a cultivos en agar papa-sacarosa y dos a cultivos en agar soya-tripticaseína. Al tomar en cuenta que esto se repitió para cada uno de los 9 nidos artificiales en termiteros activos y los 9 en termiteros inactivos obtuvimos un cuadro similar al Cuadro 4.

De estos datos eliminamos aquellos que presentaban una alta variabilidad entre una siembra y otra en el mismo medio de cultivo del mismo día muestreado. Una vez eliminados los datos atípicos se calculó un promedio por termitero para cada medio sólido y estos promedios fueron separados por tipo de termitero (activo/inactivo) y superficie muestreada. Para comparar si existía una diferencia entre el número de UFC entre termiteros activos e inactivos para cada superficie muestreada se hizo un modelo mixto de ANOVA. Los modelos mixtos de ANOVA cuentan con dos tipos de variables involucradas, teniendo al menos una variable fija y al menos una variable aleatoria. Las variables fijas constituyen alguna característica de interés no intercambiable entre los grupos que ellas mismas delimitan, tales como la actividad del termitero (activo-inactivo) y el número de muestreo (día 0, día 3, día 6), así como la interacción entre estas variables. Esto implica que los termiteros agrupados como “activos” no pueden pasar al grupo “inactivos” y viceversa, lo mismo sucede para los datos tomados el día 0, día 3 o día 6. En el caso de las variables aleatorias tenemos que las unidades de muestreo fueron seleccionadas a partir de un grupo mayor de posibles unidades. En nuestro modelo la variable aleatoria fue el número de identidad de cada termitero. Una ventaja del modelo mixto es que a diferencia del modelo de medidas repetidas este modelo no pierde datos faltantes, lo cual fue especialmente importante debido a que no se contó con el mismo número de termiteros en todos los días muestreados.

Los resultados del modelo utilizado están conformados por tres efectos: 1) efecto de la presencia de las termitas (AC; activo-inactivo); 2) efecto del tiempo (muestreo día 0, día 3 y día 6); y 3) efecto de la interacción entre la presencia de las termitas y el tiempo (AC x día). De estos efectos el que nos interesó principalmente fue la interacción [AC x día] ya que es el

que indicaría si existió una diferencia en el número de UFC a lo largo del tiempo debido a la presencia de termitas. Estas comparaciones fueron realizadas de manera independiente para cada superficie muestreada.

**Cuadro 4.** Ejemplo de los datos microbianos de nidos artificiales en termiteros. APS = Agar Papa-Sacarosa, AST = Agar Soya-Tripticaseína.

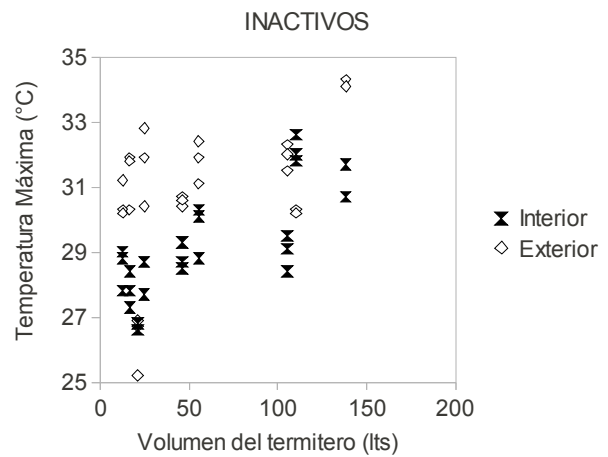
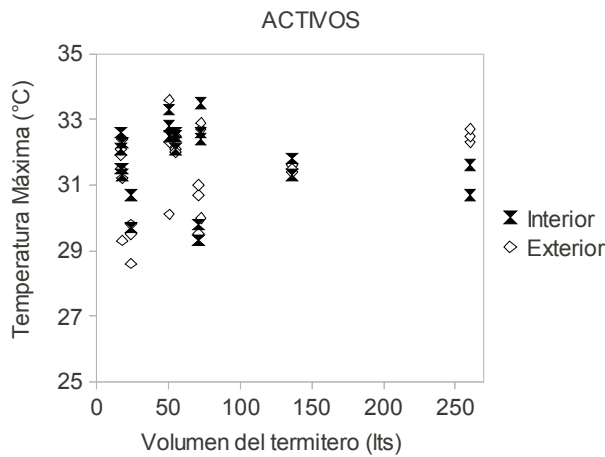
Termitero	Activo	Día	Medio	Superficie	No. de UFC
1	No	0	APS-1	Cascarón	0
1	No	0	APS-2	Cascarón	2
1	No	0	AST-1	Cascarón	0
1	No	0	AST-2	Cascarón	2
...					
9	No	0	AST-2	Cascarón	0
1	Sí	0	APS-1	Cascarón	0
1	Sí	0	APS-2	Cascarón	2
1	Sí	0	AST-1	Cascarón	0
1	Sí	0	AST-2	Cascarón	2
...					
9	Sí	0	AST-2	Cascarón	2
...					
1	No	6	APS-1	Cascarón	128
1	No	6	APS-2	Cascarón	114
1	No	6	AST-1	Cascarón	93
1	No	6	AST-2	Cascarón	114
...					
9	No	6	AST-2	Cascarón	113
1	Sí	6	APS-1	Cascarón	128
1	Sí	6	APS-2	Cascarón	114
1	Sí	6	AST-1	Cascarón	93
1	Sí	6	AST-2	Cascarón	114
...					
9	Sí	6	AST-2	Cascarón	20

## RESULTADOS

### Microclima: Temperatura.

*Características de los termiteros.*- Para el análisis exploratorio de los datos se graficó cada termitero con su exterior inmediato, tanto para el caso de termiteros activos como para los termiteros inactivos (Apéndice I). En nuestros resultados finales el tamaño de muestra fue variable debido a que se identificaron sensores fallando, por lo que sus registros fueron descartados. En el caso de la temperatura se eliminó el termitero inactivo número 7 debido a que presentó un patrón térmico errático (Apéndice I: Fig. 14). Esto hizo que tampoco fuera tomado en cuenta para el análisis de la humedad, ya que el cálculo del DPV depende de registros de temperatura y humedad relativa simultáneos. Para el caso de la humedad se eliminaron los termiteros activos 1, 3, 4 y el termitero inactivo 2, ya que más del 80% de sus registros de humedad superaron el 100% de humedad relativa lo cual evidencia fallas de registro (Apéndice I: Figs. 19, 21, 22 y 29). Adicionalmente, el termitero activo número 6 no se tomó en cuenta ya que mostró un patrón visiblemente diferente a los otros termiteros activos (Apéndice I: Fig. 24).

Al relacionar la temperatura con el volumen de los termiteros se encontró una tendencia a presentar una temperatura máxima más alta al interior de los termiteros inactivos con un mayor volumen (Correlación producto-momento de Pearson:  $r = 0.78$ ,  $P < 0.001^*$ ; Fig. 3). No obstante estas las condiciones externas de estos termiteros también mostraron una lectura similar ( $r = 0.51$ ,  $P = 0.007^*$ ; Fig 3). Al comparar ambas correlaciones no encontramos una diferencia significativa entre ellas (ANCOVA,  $F_{3, 50} = 0.24$ ,  $P = 0.62$ ), lo que sugiere que las características de los termiteros no tuvieron un efecto en las lecturas internas ya que respondieron de manera similar a las condiciones ambientales externas. En el caso de la temperatura mínima no se observó correlación alguna con el volumen de los termiteros activos o inactivos (Fig. 4). Igualmente, no se observó relación entre las temperaturas extremas y la altura del termitero al suelo (Figs. 5, 6), por lo que los termiteros activos e inactivos fueron agrupados y analizados como dos conjuntos homogéneos.



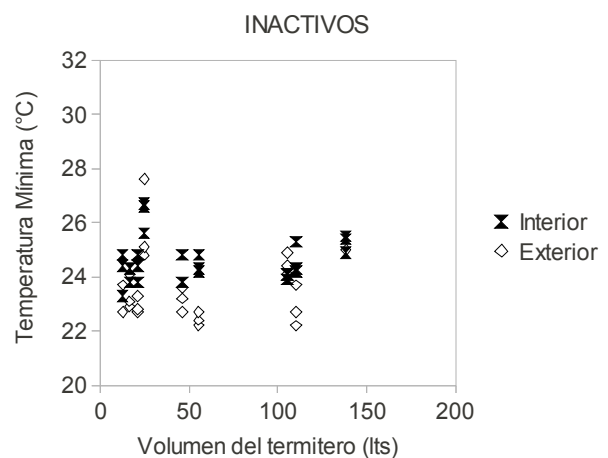
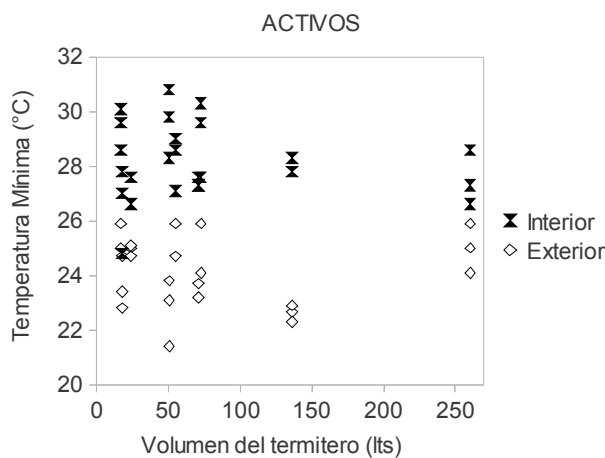
Interior/ $T_{\text{máx}}$   $r = -0.14$  ( $P = 0.49$ )

Interior/ $T_{\text{máx}}$   $r = 0.78$  ( $P < 0.001$ )\*

Exterior/ $T_{\text{máx}}$   $r = 0.35$  ( $P = 0.08$ )

Exterior/ $T_{\text{máx}}$   $r = 0.51$  ( $P = 0.007$ )\*

**Figura 3.** Correlaciones producto-momento de Pearson entre la temperatura máxima y el tamaño del termitero muestreado. Se muestra la temperatura máxima por día al interior de la cavidad y la del exterior inmediato, tanto de termiteros activos ( $n = 9$ ) como de inactivos ( $n = 8$ ). Estación de Biología Chamela IBUNAM (agosto – octubre 2011).



Interior/ $T_{\text{mín}}$   $r = -0.12$  ( $P = 0.54$ )

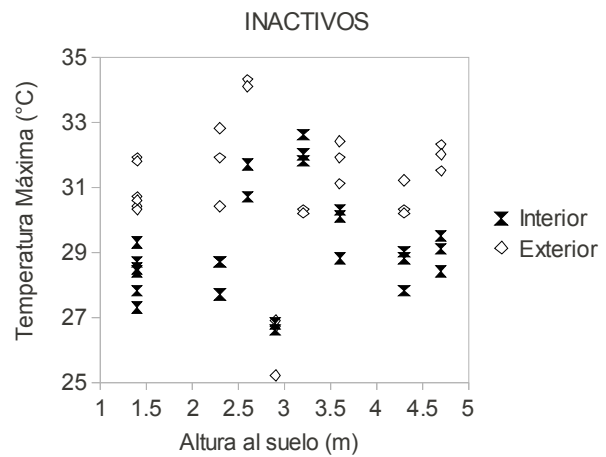
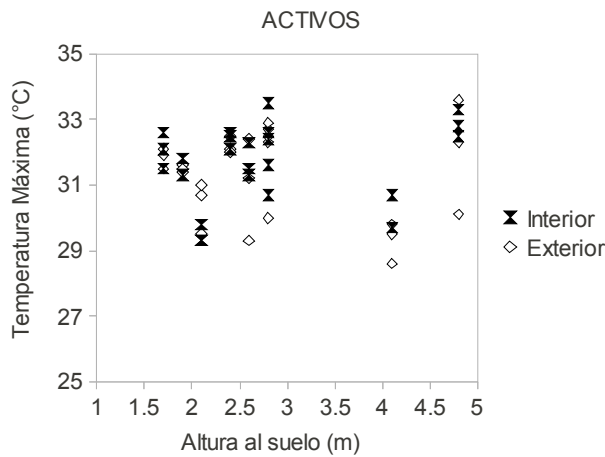
Interior/ $T_{\text{mín}}$   $r = 0.07$  ( $P = 0.75$ )

Exterior/ $T_{\text{mín}}$   $r = -0.01$  ( $P = 0.95$ )

Exterior/ $T_{\text{mín}}$   $r = 0.19$  ( $P = 0.33$ )

**Figura 4.** Correlaciones producto-momento de Pearson entre la temperatura mínima y el tamaño del termitero muestreado. Se muestra la temperatura mínima por día al interior de la cavidad y la del exterior inmediato, tanto de termiteros activos ( $n = 9$ ) como de inactivos ( $n = 8$ ). Estación de Biología Chamela IBUNAM (agosto – octubre 2011).





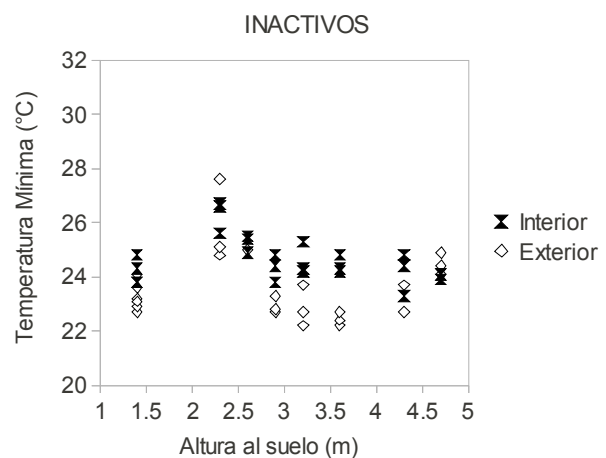
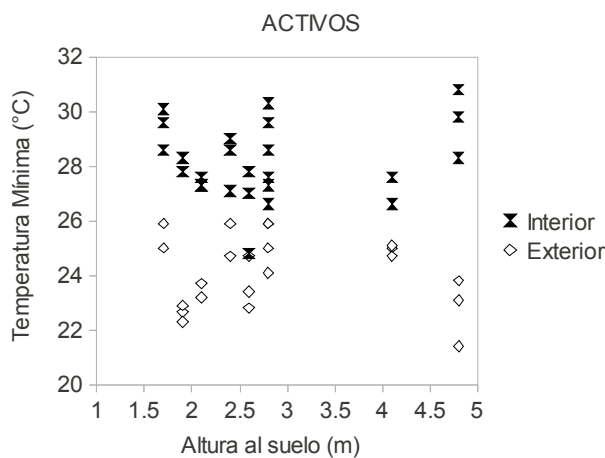
Interior/ $T_{\text{máx}}$   $r = 0.12$  ( $P = 0.54$ )

Interior/ $T_{\text{máx}}$   $r = 0.16$  ( $P = 0.43$ )

Exterior/ $T_{\text{máx}}$   $r = -0.15$  ( $P = 0.46$ )

Exterior/ $T_{\text{máx}}$   $r = 0.01$  ( $P = 0.96$ )

**Figura 5.** Correlaciones producto-momento de Pearson entre la temperatura máxima y la altura a la que se encontraba el termitero muestreado. Se muestra la temperatura máxima por día al interior de la cavidad y la del exterior inmediato, tanto de termiteros activos ( $n = 9$ ) como de inactivos ( $n = 8$ ). Estación de Biología Chamela IBUNAM (agosto – octubre 2011).



Interior/ $T_{\text{mín}}$   $r = 0.12$  ( $P = 0.54$ )

Interior/ $T_{\text{mín}}$   $r = -0.27$  ( $P = 0.18$ )

Exterior/ $T_{\text{mín}}$   $r = -0.14$  ( $P = 0.49$ )

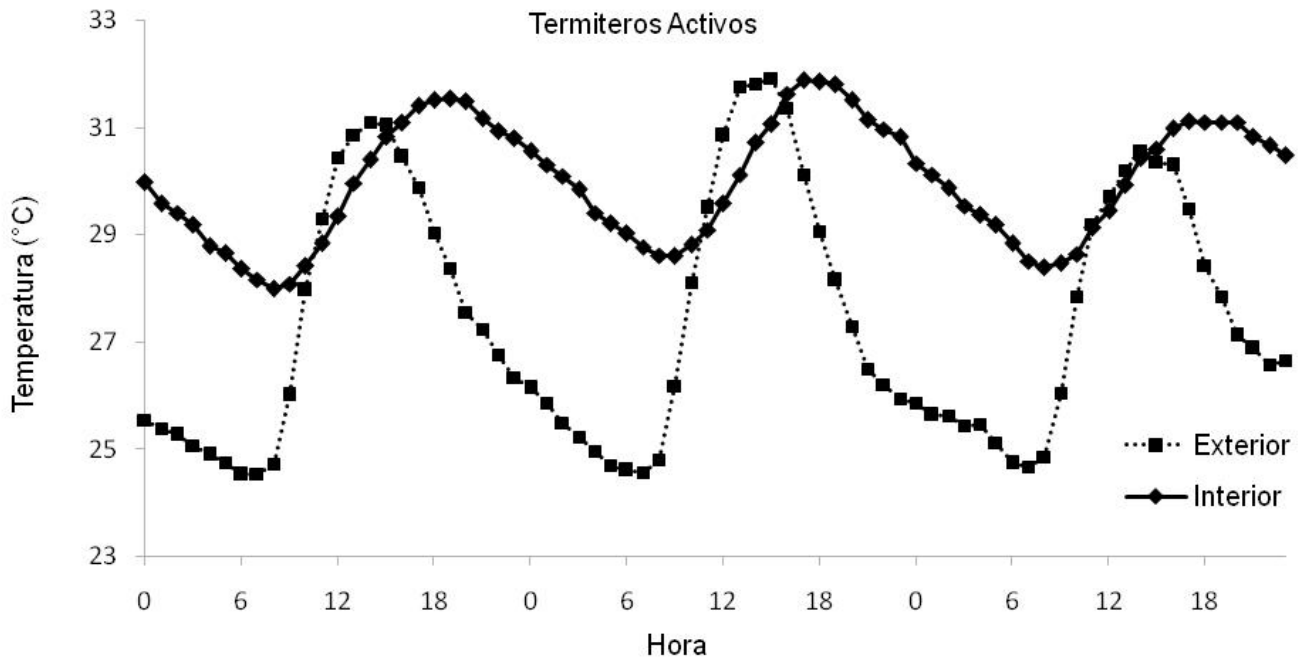
Exterior/ $T_{\text{mín}}$   $r = -0.05$  ( $P = 0.80$ )

**Figura 6.** Correlaciones producto-momento de Pearson entre la temperatura mínima y la altura a la que se encontraba el termitero muestreado. Se muestra la temperatura mínima por día al interior de la cavidad y la del exterior inmediato, tanto de termiteros activos ( $n = 9$ ) como de inactivos ( $n = 8$ ). Estación de Biología Chamela IBUNAM (agosto – octubre 2011).

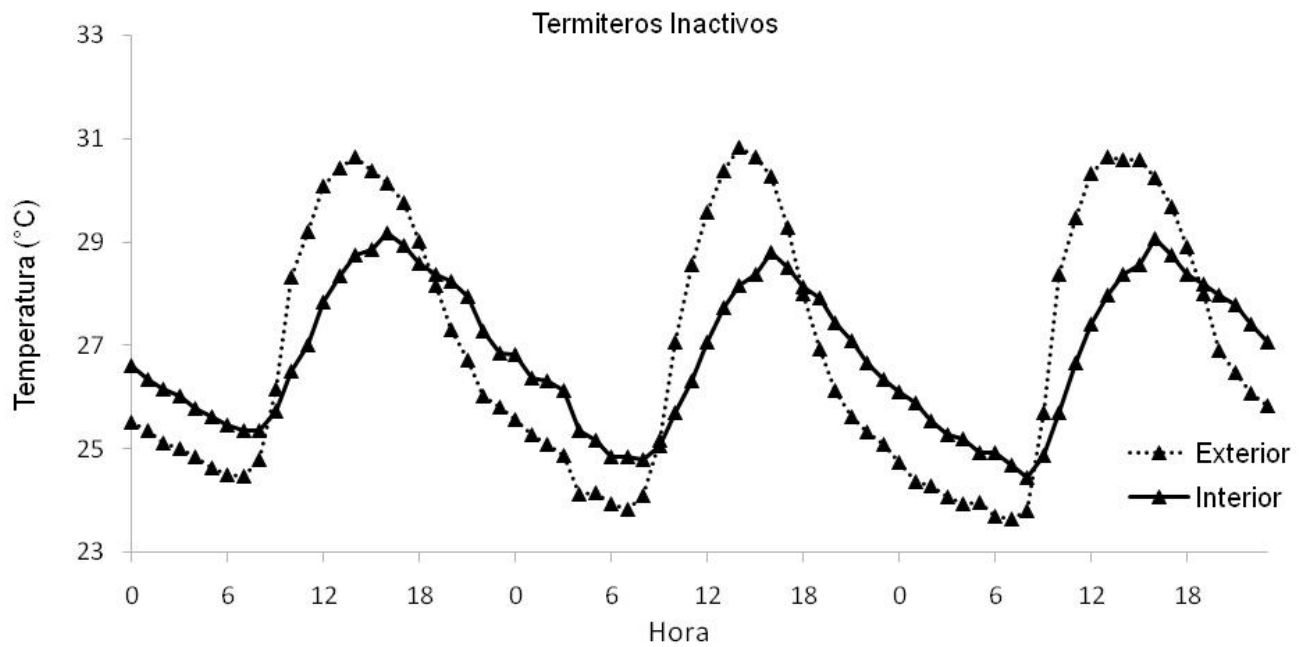
*Cavidades.*- Nuestros resultados muestran que los **promedios de temperatura** (Fig. 7, 8) al interior de los termiteros activos fueron significativamente mayores que su exterior a diferencia de los termiteros inactivos los cuales presentaron promedios similares a su exterior inmediato (Cuadro 5).

En relación a la **temperatura máxima** vimos que los termiteros activos alcanzaron temperaturas tan altas como su exterior inmediato (Cuadro 5). En el caso de los termiteros inactivos la temperatura máxima interna fue significativamente menor que aquella alcanzada en su exterior inmediato y el interior de los termiteros activos (Cuadro 5). De manera similar, las **temperaturas mínimas** alcanzadas por los termiteros activos nunca fueron tan bajas como su exterior inmediato o aquellas alcanzadas al interior de los termiteros inactivos, aunque los termiteros inactivos se mantuvieron por encima de su exterior inmediato (Cuadro 5).

En relación a la **variación térmica** reflejada en el rango entre la temperatura máxima y mínima vimos que ambas cavidades tuvieron una menor variación en relación al exterior, siendo significativamente aún más estables los termiteros activos que los inactivos (Cuadro 5). Otro indicador de la variabilidad térmica fue la **tasa de recambio promedio**, la cual nos sugiere que los termiteros activos fueron los que presentaron una mayor estabilidad al incrementar o disminuir su temperaturas únicamente  $0.3^{\circ}\text{C}$  en promedio de una hora a la siguiente (Cuadro 5). A diferencia de esto, el interior de los termiteros inactivos cambiaban a un ritmo mayor con un promedio de  $0.4^{\circ}\text{C}$  entre una hora y otra. Ambos tipos de cavidades se mantuvieron más estables en relación al exterior, el cuál estuvo variando a una tasa promedio de  $0.6$  y  $0.7^{\circ}\text{C}$  entre una hora y la siguiente (Cuadro 5).



**Figura 7.** Temperatura promedio por hora durante los tres días muestreados en termiteros activos (n = 9; agosto-octubre 2011).



**Figura 8.** Temperatura promedio por hora durante los tres días muestreados en termiteros inactivos (n = 8; agosto-octubre 2011).

**Cuadro 5.** Condiciones térmicas analizadas al interior de cavidades en termiteros y el exterior. Se muestran los valores promedio y una desviación estándar. Los valores máximo y mínimo para cada categoría se muestran entre paréntesis. Valores compartiendo la misma letra no son significativamente diferentes entre sí (Tukey-Kramer test,  $P < 0.05$ ).

<b>Variable</b> (ANOVA anidado) $*P \leq 0.0001$	<b>Interior term.</b> <b>Activos</b> (n = 9)	<b>Exterior term.</b> <b>Activos</b> (n = 9)	<b>Interior term.</b> <b>Inactivos</b> (n = 8)	<b>Exterior term.</b> <b>Inactivos</b> (n = 8)
Temp. Promedio (°C) F(3, 68) = 211.1*	29.8 ± 1.2 A (31.8 – 27.8)	27.3 ± 0.9 B (29.1 – 25.8)	26.8 ± 0.9 C (28.9 – 25.1)	26.9 ± 1.3 C (29.2 – 24.5)
Temp. Máxima (°C) F(3,68) = 48.1*	31.5 ± 1.2 A (33.5 – 29.3)	31.4 ± 1.3 AB (33.6 – 28.6)	29.3 ± 1.6 C (32.6 – 26.6)	30.9 ± 2.1 B (34.3 – 25.2)
Temp. Mínima (°C) F(3,68) = 166.4*	28.1 ± 1.3 A (30.8 – 24.8)	24.3 ± 1.3 BC (25.9 – 21.4)	24.7 ± 0.8 B (26.7 – 23.3)	23.8 ± 1.2 C (27.6 – 22.2)
Rango térmico (°C máx - °C mín) F(3,68) = 72.6*	3.4 ± 1.1 C (6.5 – 2.0)	7.1 ± 1.9 A (10.9 – 3.6)	4.6 ± 1.7 B (8.4 – 2.0)	7.1 ± 2.0 A (10.2 – 2.5)
Tasa de recambio promedio (°C) F(3,68) = 128.3*	0.3 ± 0.1 C (0.5 – 0.2)	0.6 ± 0.1 A (0.4 – 0.9)	0.4 ± 0.2 B (0.7 – 0.2)	0.7 ± 0.2 A (0.4 – 0.9)
Temp. Máxima (Hr en que ocurrió) F(3,68) = 66.7*	17.4 ± 1.6 A (13 – 20)	14.0 ± 1.3 B (12 – 17)	16.6 ± 1.3 A (15 – 20)	13.7 ± 1.3 B (11 – 17)
Temp. Mínima (Hr en que ocurrió) F(3,68) = 7.1*	7.6 ± 1.6 A (4 – 10)	5.3 ± 2.3 C (0 – 8)	6.7 ± 1.7 AB (3 – 11)	6.1 ± 2.0 BC (2 – 11)

Al tomar en cuenta la **hora del día en que se presentaron los valores extremos** de temperatura encontramos que ambos tipos de cavidades alcanzaron sus máximas temperaturas alrededor de las 17:00 hrs, en contraste con el exterior donde las horas más

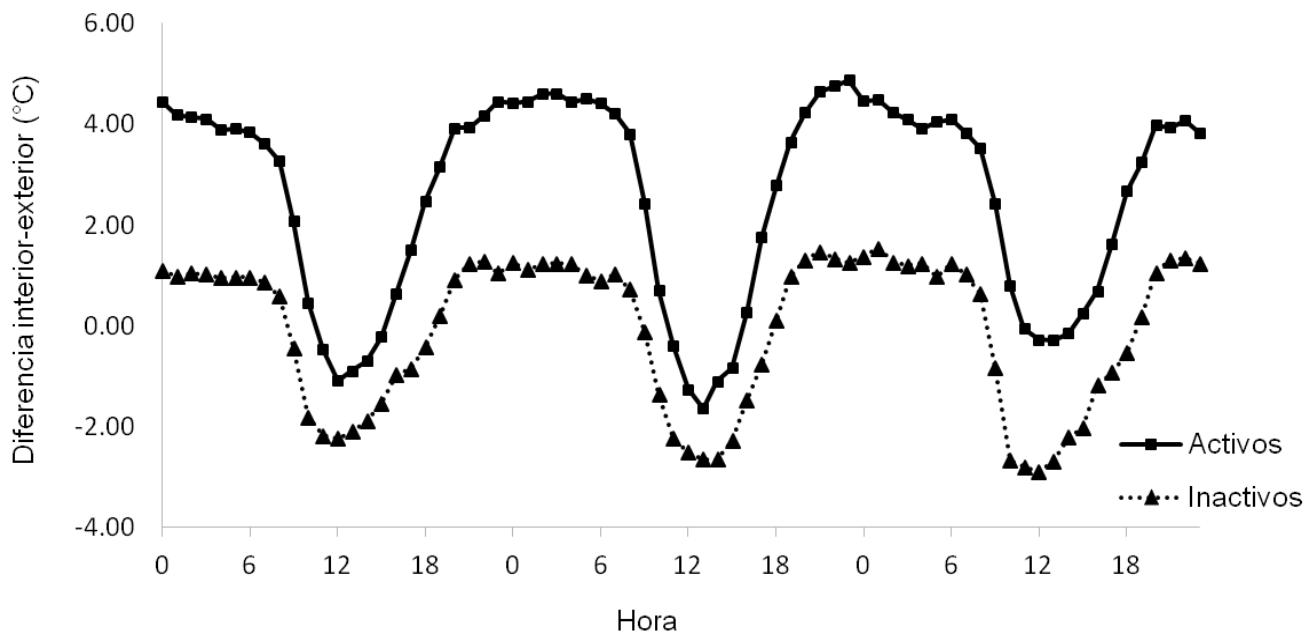
cálidas se presentaron alrededor de las 14:00 hrs (Cuadro 5). En relación a un **retraso temporal (lag)**, encontramos que los termiteros activos presentaron la máxima temperatura un promedio de 3.9 hr después que su exterior, lo cual fue un periodo de tiempo mayor que en los termiteros inactivos (lag = 2.8 hr) con respecto a la hora en que se presentó la temperatura máxima en su exterior inmediato (Cuadro 6). En relación a la temperatura mínima observamos que en los termiteros activos la temperatura más baja se presentó alrededor de las 7:36 hrs (Cuadro 5), dos horas y media más tarde que su exterior (Cuadro 6). En el caso de los termiteros inactivos encontramos la menor temperatura alrededor de las 6:06 hrs, prácticamente al mismo tiempo que su exterior inmediato (Cuadro 5), del cual solo se retrasó 42 minutos en promedio (0.7 hr) para alcanzar la temperatura más baja (Cuadro 6).

Aunque en el interior de los termiteros inactivos se alcanzó la mínima temperatura hasta 5 horas antes que en su exterior inmediato (Cuadro 6), esto no significa que las temperaturas mínimas fueron más bajas al interior del termitero. Lo que este retraso sugiere es que la temperatura al interior se estabilizó y dejó de bajar incluso 5 horas antes que el exterior alcanzara su temperatura mínima.

**Cuadro 6.** Retraso temporal entre la hora en que se alcanzaron las temperaturas extremas (máxima/mínima) al interior de los nidos artificiales con respecto al exterior. Se muestran los valores promedio y una desviación estándar. Los valores máximo y mínimo para cada categoría se muestran entre paréntesis. ANOVA anidado,  $\alpha = 0.05$ .

Variable	Termiteros activos	Termiteros Inactivos
	(n = 9)	(n = 8)
Lag temp. Máxima (hrs) F(1,30) = 8.8, P = 0.006*	3.9 ± 1.9 (1 – 8)	2.8 ± 1.7 (0 – 6)
Lag temp. Mínima (hrs) F(1,30) = 11.3; P = 0.002*	2.5 ± 2.5 (0 – 10)	0.7 ± 2.1 (-5 – 5)
Aislamiento térmico (°C) F(1, 34) = 145.8; P < 0.001*	2.9 ± 0.9 (1.5 – 5.4)	1.5 ± 0.5 (0.6 – 2.5)

Un posible **efecto aislante** por parte de los termiteros se abordó al calcular la diferencia entre la temperatura interna de la cavidad y la temperatura al exterior (Fig. 9). Esto funcionó como una corrección de los datos por posibles diferencias climáticas entre fechas de muestreo y/o las condiciones locales de cada termitero. Dicha corrección para las condiciones locales es importante ya que las condiciones climáticas contiguas a las que estaba sometido el termitero podían variar de un día a otro (por ejemplo en caso de días nublados o lluviosos) o de un sitio a otro (por ejemplo sitios con mayor cobertura del dosel o sitios con flujo de aire más constante y/o intenso). Encontramos que los termiteros activos presentaron una diferencia promedio de 2.9° C con relación al exterior, lo cual fue significativamente mayor a la diferencia promedio de los termiteros inactivos (1.5° C; Cuadro 6). Estas diferencias se acentúan por la noche, cuando la temperatura del exterior disminuye y el interior de los termiteros activos puede ser hasta 4° C más cálido que el exterior (Fig. 9).



**Figura 9.** Promedio de las diferencias térmicas entre el interior de termiteros activos (n = 9) y su exterior inmediato (línea continua) y el interior de termiteros inactivos (n = 8) y su exterior inmediato (línea punteada) durante los 3 días muestreados.

## Microclima: Humedad.

*Cavidades.*- Hay que recordar que las condiciones de humedad fueron analizadas en base al Déficit de Presión de Vapor (DPV), el cual indica la diferencia entre la cantidad máxima de agua que podría ser contenida por el aire a cierta temperatura y la que en realidad contiene, donde un valor de 0 es equivalente a un aire completamente saturado de agua. Nuestros datos mostraron que los valores **promedio del DPV** al interior de los termiteros activos fueron menores con respecto al interior de los termiteros inactivos y el exterior, indicando por lo tanto una mayor humedad al interior de ellos (Cuadro 7).

En relación a las **lecturas máximas de humedad** encontramos que en promedio ambos exteriores alcanzaron valores prácticamente en el punto de condensación (0.1 kPa), seguidos de las cavidades en termiteros activos (0.8 kPa), mientras que los termiteros inactivos se mantuvieron menos húmedos aún en su punto máximo de saturación de agua (1.5 kPa), siendo todas estas diferencias significativas (Cuadro 7). Los valores del DPV al interior de termiteros inactivos sugieren que estas cavidades no alcanzaban tan frecuentemente el punto de saturación de agua (DPV = cero), mientras que el interior de los termiteros activos y el exterior presentaron promedio de DPV mínimo muy cercanos al punto de saturación de agua (Cuadro 7).

Al tomar en cuenta las **lecturas mínimas de humedad**, vimos que los ambientes que alcanzaron una menor humedad fueron ambos exteriores (10.2 kPa para activos, 10.6 kPa para inactivos; Cuadro 7), seguidos del interior de los termiteros inactivos (4.9 kPa) y finalmente el interior de los termiteros activos, los que se mantuvieron siempre más húmedos (2.3 kPa). Estas diferencias fueron significativas (Cuadro 7), donde es importante observar que el DPV mínimo al interior de los termiteros activos nunca sobrepasó los 4.0 kPa mientras que en los termiteros inactivos incluso llegó a los 10 kPa, indicando que la pérdida de agua puede ser mayor en los termiteros inactivos (Cuadro 7).

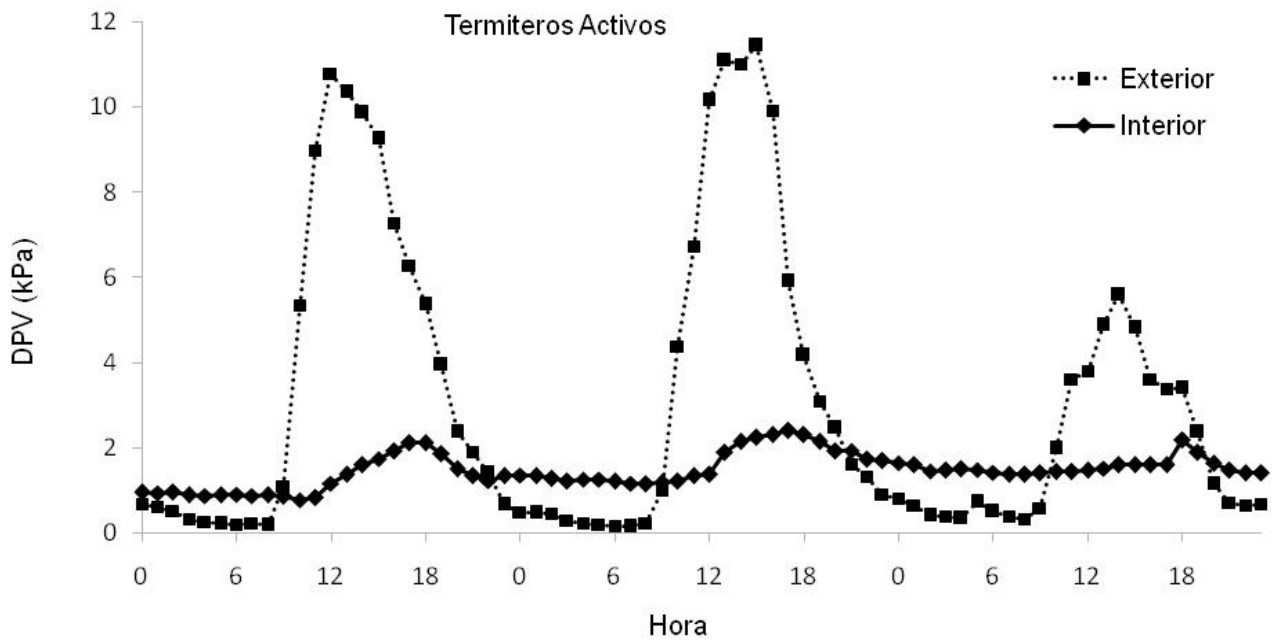
Con relación a la variabilidad de la humedad, tuvimos que el **rango en el DPV** al interior de los termiteros activos fue significativamente menor, seguido de las cavidades en

termiteros inactivos y posteriormente de ambos exteriores (Cuadro 7). Al tomar en cuenta la **tasa de recambio promedio** observamos que siempre hubo un cambio menor en las condiciones de humedad de una hora a la siguiente en el interior de los termiteros activos, los cuales solo variaban de 0.1 – 0.3 kPa, contrastando con los valores en termiteros inactivos (0.1 – 0.7) y el exterior (0.4 – 1.5; 0.1 – 1.8), siendo esta diferencia estadísticamente significativa (Cuadro 7). Estos dos resultados nos indican que la humedad en el interior de las cavidades presentó una mayor estabilidad con respecto al exterior, siendo este efecto estabilizador mucho más marcado en los termiteros activos (Figs. 10, 11).

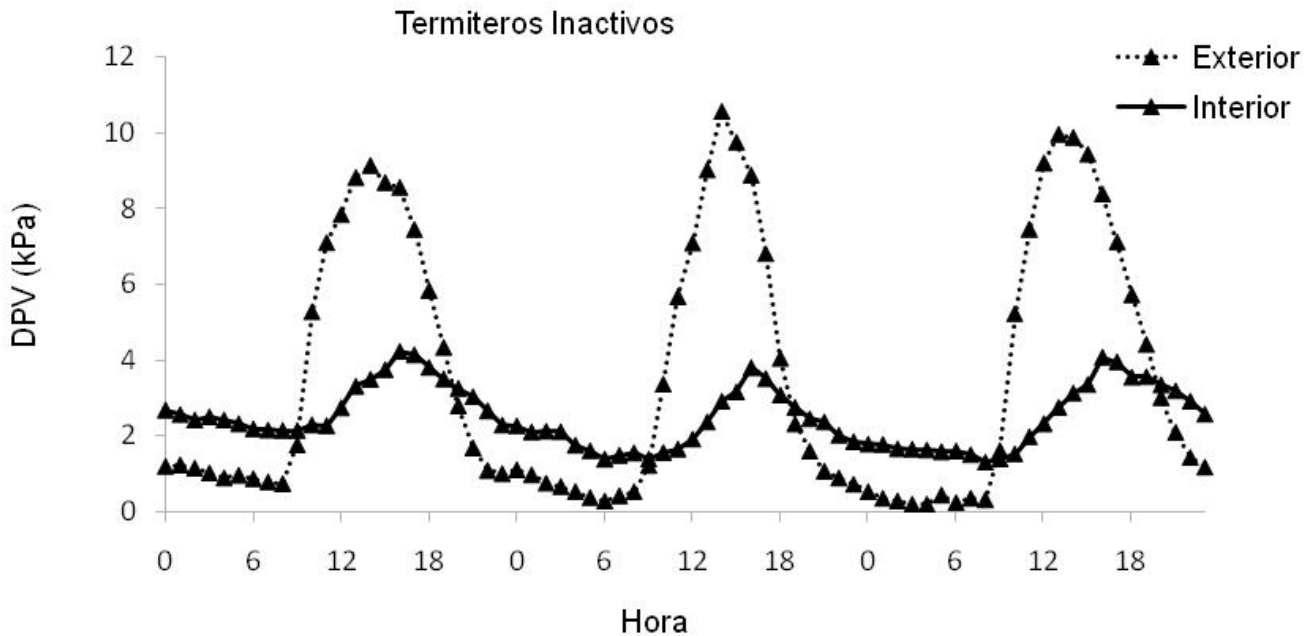
**Cuadro 7.** Condiciones de humedad analizadas al interior de cavidades en termiteros y el exterior. Se muestran los valores promedio y una desviación estándar. Los valores máximos y mínimos para cada categoría se muestran entre paréntesis. Valores compartiendo la misma letra no son significativamente diferentes entre si (Tukey-Kramer test,  $P < 0.05$ ).

<b>Variable</b> (ANOVA anidado) $*P \leq 0.0001$	<b>Interior term.</b> <b>Activos</b> (n = 5)	<b>Exterior term.</b> <b>Activos</b> (n = 5)	<b>Interior term.</b> <b>Inactivos</b> (n = 7)	<b>Exterior term.</b> <b>Inactivos</b> (n = 7)
DPV Promedio (kPa) F (3, 48) = 15.1*	1.4 ± 1.0 B (0.2 – 3.4)	3.1 ± 1.3 A (0.7 – 4.8)	2.8 ± 1.6 A (0.5 – 6.2)	3.3 ± 1.9 A (0.4 – 6.8)
DPV Mínimo (kPa) F (3, 48) = 62.8*	0.8 ± 0.9 C (0 – 2.8)	0.1 ± 0.1 A (0 – 0.4)	1.5 ± 1.0 B (0 – 3.4)	0.1 ± 0.2 A (0 – 0.5)
DPV Máximo (kPa) F (3, 48) = 82.9*	2.3 ± 0.9 B (0.9 – 3.8)	10.2 ± 3.5 C (5.0 – 15.5)	4.9 ± 2.6 A (1.0 – 10.0)	10.6 ± 5.0 C (2.6 – 19.9)
Rango DPV (DPV <sub>máx</sub> – DPV <sub>mín</sub> ) F (3, 48) = 85.7*	1.5 ± 0.8 C (0.6 – 3.2)	10.1 ± 3.5 A (5.0 – 15.4)	3.4 ± 2.3 B (0.4 – 8.1)	10.6 ± 4.9 A (2.6 – 19.7)
Tasa de recambio promedio (Kpa) F (3, 48) = 91.6*	0.2 ± 0.1 C (0.1 – 0.3)	0.9 ± 0.3 A (0.4 – 1.5)	0.3 ± 0.2 B (0.1 – 0.7)	0.9 ± 0.4 A (0.2 – 1.8)





**Figura 10.** Humedad promedio por hora a lo largo de los tres días muestreados. Los valores del interior de los termiteros activos (n = 5) se representan con una línea continua. La línea punteada representa el exterior inmediato al termitero (agosto-octubre 2011).



**Figura 11.** Humedad promedio por hora a lo largo de los tres días muestreados. Los valores del interior de los termiteros inactivos (n = 7) se representan con una línea continua. La línea punteada representa el exterior inmediato al termitero (agosto-octubre 2011).

## **Cultivos microbianos.**

*Cascarón de los huevos.*- Nuestros resultados mostraron un efecto significativo del tiempo sobre la colonización del cascarón por bacterias y este efecto fue significativamente diferente para termiteros activos e inactivos en ambos medios utilizados (Cuadro 8). En el caso los termiteros activos el número de UFC en el cascarón de los huevos aumentó significativamente del día 0 al día 3 y posteriormente las condiciones permanecieron sin cambios al día 6 en ambos tipos de agar (Cuadro 8). Esto fue similar en el agar soya para los termiteros inactivos (Cuadro 8). En cambio, los cultivos en agar papa-sacarosa de termiteros inactivos mostraron un aumento continuo desde el día 0 hasta el día 6 (Figura 12). La comparación entre termiteros activos e inactivos sugiere que las condiciones microbianas finales fueron similares entre ellos para ambos medios de cultivo, aunque el aumento en el número de UFC del día 0 al día 3 fue mayor en los termiteros activos en agar papa-sacarosa y viceversa en agar soya-tripticaseína en los termiteros inactivos (Cuadro 8; Fig. 12).

*Paredes de la cavidad.*- Las condiciones microbianas en las paredes de la cavidad no mostraron diferencias significativas en el tiempo entre termiteros activos e inactivos (Cuadro 9). Sin embargo, ambos termiteros mostraron un incremento gradual en los cultivos hechos en agar papa-sacarosa (Fig. 12), el cual fue significativo (Cuadro 9). Por su parte, los cultivos en agar soya-tripticaseína se mantuvieron prácticamente constantes en ambos termiteros.

**Cuadro 8.** Cantidad de UFC en el cascarón de huevos colocados en nidos artificiales construidos en termiteros. Se muestran los valores promedio y el error estándar de la media. Tukey-Kramer test correspondiente al efecto AC x Tiempo, valores compartiendo la misma letra no son significativamente diferentes entre si ( $P < 0.05$ ).

Termiteros	Día 0	Día 3	Día 6
Agar Papa-Sacarosa			
Activos	2.8 ± 0.8 B (n = 8)	123.6 ± 9.4 A (n = 7)	110.7 ± 12.8 A (n = 7)
Inactivos	4.1 ± 3.5 B (n = 4)	46.6 ± 9.5 B (n = 4)	113.6 ± 14.3 A (n = 4)
ANOVA (modelo mixto)	AC (activo-inactivo): $F(1, 13.5) = 5.9, P = 0.03^*$ Tiempo: $F(2, 20.9) = 52.22, P < 0.001^*$ AC x Tiempo: $F(2, 20.9) = 7.5, P = 0.004^*$		
Agar Soya-Trypticaseína			
Activos	44.5 ± 16.7 BC (n = 7)	103.8 ± 10.4) AB (n = 6)	76.3 ± 17.7 AB (n = 4)
Inactivos	0.7 ± 0.5 C (n = 5)	103.0 ± 19.5) AB (n = 4)	129.5 ± 13.4 A (n = 3)
ANOVA (medidas repetidas)	AC (activo-inactivo): $F(1, 10.3) = 0.13, P = 0.73$ Tiempo: $F(2, 19.1) = 16.12, P < 0.001^*$ AC x Tiempo: $F(2, 19.1) = 3.8, P = 0.04^*$		

**Cuadro 9.** Cantidad de UFC en las paredes de nidos artificiales construidos en termiteros activos e inactivos. Se muestran los valores promedio y el error estándar de la media.

Termiteros	Día 0	Día 3	Día 6
Agar Papa-Sacarosa			
Activos	76.3 ± 10.5 (n = 7)	98.9 ± 3.8 (n = 7)	101.8 (14.2) (n = 8)
Inactivos	59.3 ± 12.1 (n = 7)	80.7 ± 14.5 (n = 6)	120.5 ± 11.9 (n = 5)
ANOVA (medidas repetidas)	AC (activo-inactivo): F (1, 12.6) = 0.28, P = 0.61 Tiempo: F (2, 24.5) = 6.06, P = 0.007* AC x Tiempo: F (2, 24.5) = 1.44, P = 0.26		
Agar Soya-Trypticaseína			
Activos	95.1 ± 10.1 (n = 5)	86.5 ± 9.9 (n = 8)	101.3 ± 12.0 (n = 4)
Inactivos	85.2 ± 12.4 (n = 6)	80.6 ± 16.5 (n = 6)	89.3 ± 14.3 (n = 6)
ANOVA (medidas repetidas)	AC (activo-inactivo): F (1, 13.7) = 0.69, P = 0.42 Tiempo: F (2, 23) = 0.35, P = 0.71 AC x Tiempo: F (2, 23) = 0.03, P = 0.97		

*Ambiente interno de la cavidad.*- Al analizar la cantidad de UFC en el ambiente interno de las cavidades encontramos que en el agar papa-sacarosa los termiteros activos presentaron cantidades de UFC estadísticamente similares en los días 0 y 6, al mismo tiempo que ambas fueron significativamente menores que el día 3 (Cuadro 10). Esto sugiere que los termiteros activos fueron colonizados del día 0 al día 3 y después regresaron a sus cantidades iniciales en el día 6, mientras que los termiteros inactivos se mantuvieron constantes (Fig. 12). Ambos termiteros se mantuvieron constantes en el caso del agar soya-tripticaseína durante los 3 periodos muestreados.

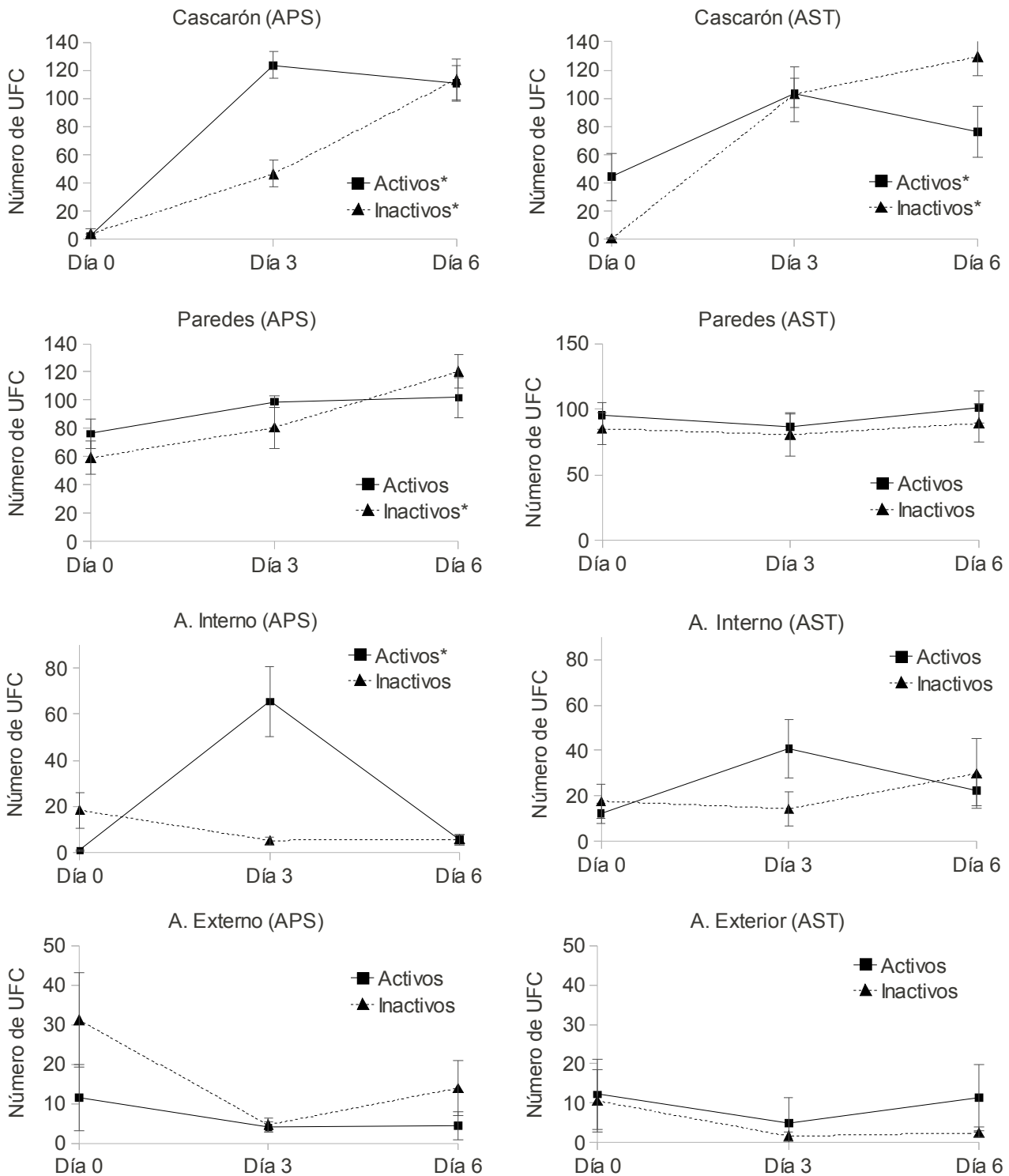
*Ambiente externo de la cavidad.*- Encontramos que el ambiente al exterior de la cavidad no mostró diferencias significativas entre termiteros activos e inactivos a lo largo del tiempo (Cuadro 11; Fig. 12). Este resultado era de esperarse ya que las colectas aéreas estaban enfocadas a las bacterias suspendidas en el aire el cuál es un elemento dinámico en el ambiente, especialmente al exterior de la cavidad. Así mismo, este debería ser independiente de lo que ocurra al interior de la cavidad. No obstante tiene un efecto sobre los microorganismos en el nido, ya que sería la principal fuente de bacterias colonizadoras del interior de la cavidad. De este modo, la cavidad y todos sus elementos internos funcionarían como posibles sustratos de establecimiento y desarrollo para las bacterias dispersadas por el viento.

**Cuadro 10.** Cantidad de UFC en el ambiente interno de nidos artificiales construidos en termiteros. Se muestran los valores promedio y el error estándar de la media. Tukey-Kramer test correspondiente al efecto AC x Tiempo, valores compartiendo la misma letra no son significativamente diferentes entre si ( $P < 0.05$ ).

Termiteros	Día 0	Día 3	Día 6
Agar Papa-Sacarosa			
Activos	1.0 ± 0.4 B (n = 5)	65.4 ± 15.2 A (n = 7)	5.8 ± 2.3 B (n = 8)
Inactivos	18.5 ± 7.7 B (n = 7)	5.3 ± 1.7 B (n = 7)	5.8 ± 2.3 B (n = 8)
ANOVA (medidas repetidas)	AC (activo-inactivo): $F(1, 10.8) = 5.19, P = 0.04^*$ Tiempo: $F(2, 21.7) = 8.36, P = 0.002^*$ AC x Tiempo: $F(2, 21.7) = 12.47, P < 0.001^*$		
Agar Soya-Trypticaseína			
Activos	12.4 ± 4.3 (n = 7)	40.9 ± 13.0 (n = 8)	22.3 ± 6.8 (n = 8)
Inactivos	17.8 ± 7.6 (n = 6)	14.4 ± 7.4 (n = 6)	30.0 ± 15.1 (n = 5)
ANOVA (medidas repetidas)	AC (activo-inactivo): $F(1, 13.7) = 0.33, P = 0.57$ Tiempo: $F(2, 26) = 1.05, P = 0.37$ AC x Tiempo: $F(2, 26) = 1.74, P = 0.19$		

**Cuadro 11.** Cantidad de UFC en el ambiente externo inmediato a los nidos artificiales construidos en termiteros. Se muestran los valores promedio y el error estándar de la media.

Termiteros	Día 0	Día 3	Día 6
Agar Papa-Sacarosa			
Activos	11.5 ± 8.4 (n = 7)	3.9 ± 1.3 (n = 9)	4.4 ± 3.5 (n = 9)
Inactivos	31.1 ± 11.9 (n = 5)	4.6 ± 1.7 (n = 7)	13.9 ± 6.8 (n = 6)
ANOVA (medidas repetidas)	AC (activo-inactivo): F (1, 13.9) = 5.08, P = 0.04*		
	Tiempo: F (2, 26.7) = 4.09, P = 0.03*		
	AC x Tiempo: F (2, 26.7) = 1.18, P = 0.32		
Agar Soya-Trypticaseína			
Activos	12.3 ± 8.8 (n = 9)	4.9 ± 6.6 (n = 7)	11.5 ± 8.4 (n = 7)
Inactivos	10.6 ± 8.0 (n = 5)	1.7 ± 1.1 (n = 5)	2.6 ± 1.3 (n = 5)
ANOVA (medidas repetidas)	AC (activo-inactivo): F (1, 18.1) = 2.48, P = 0.13		
	Tiempo: F (2, 28.3) = 0.02, P = 0.97		
	AC x Tiempo: F (2, 28.3) = 0.53, P = 0.59		



**Figura 12.** Número de UFC en nidos artificiales en termiteros activos e inactivos a lo largo de 6 días. Las barras representan el error estándar. APS: agar papa-sacarosa; ATS: agar soya-tripticaseína. Los valores significativos para la relación entre la colonización de la superficie muestreada y el paso del tiempo se indican con un asterisco \* (ANOVA,  $P < 0.05$ ).



## DISCUSIÓN

Nuestros resultados sugieren que la termita *Nasutitermes nigriceps* presenta mecanismos de regulación ambiental al interior de sus termiteros, ya que estos mostraron condiciones climáticas diferentes en presencia de las termitas. La regulación climática es común en otros nidos de insectos sociales como abejas (Weindenmüller et al. 2002, Human et al. 2006, Hines et al. 2007), avispas (Klingner et al. 2005), hormigas (Scherba 1959, Soare et al. 2011) y otras termitas (Krishna 1969, Dechmann et al. 2004). La importancia de una regulación microclimática en los nidos de insectos sociales es atribuida tanto a la necesidad de mantener condiciones adecuadas para la supervivencia de los miembros de la colonia y el desarrollo de huevos y larvas (Scherba 1959, Thorne et al. 1996, Weindenmüller et al. 2002, Human et al. 2006, Soare et al. 2011), como a evitar problemas de infecciones por microorganismos debido a altas condiciones de humedad (Human et al. 2006, Hines et al. 2007).

Cabe mencionar que aunque el aislamiento y la estabilidad térmica de una cavidad adquiere un mayor énfasis en ecosistemas desérticos o templados (Austin 1976, Wiebe 2003), Dechmann et al. (2004) reportan que en la isla tropical de Barro Colorado, los murciélagos *Lophostoma silvicolum* invierten significativamente menos energía en mantener su calor corporal gracias a la estabilidad térmica de los termiteros activos que utilizan como refugio. En el caso específico de *T. citreolus* no se ha evaluado si hay un beneficio en la incubación y el desarrollo de los pollos debido a la estabilidad térmica ofrecida por los termiteros activos. Sin embargo, para otras aves una estabilidad térmica podría ofrecer ventajas en la incubación de los huevos, aumentando el éxito de eclosión (Hamilton et al. 1999) y disminuyendo el riesgo de malformaciones (Conway y Martin 2000).

En el caso específico de la temperatura encontramos que los termiteros activos se mantuvieron más cálidos durante la noche y más frescos durante el día con respecto a los termiteros inactivos y el exterior, lo cual es similar a otras cavidades utilizadas como nido o refugio (Sedgeley 2001, Lill y Fell 2007, Rhodes et al. 2009). Un estudio similar al nuestro realizado con termiteros arbóreos de *Nasutitermes corniger* en el bosque tropical

subcaducifolio de la isla de Barro Colorado, Panamá (Dechmann et al. 2004) muestra que la temperatura al interior de los termiteros activos se mantuvo constantemente más alta en relación al interior de los termiteros inactivos y el exterior. Es interesante tomar en cuenta que en ese estudio la temperatura exterior se mantuvo por debajo de los 26° C incluso en su punto más alto, mientras que en nuestra zona de estudio la temperatura externa máxima promedio estuvo alrededor de los 31° C. Este comportamiento de la temperatura al exterior podría explicar por qué los termiteros arbóreos en Barro Colorado se mantuvieron más cálidos que el exterior a lo largo de todo el día y no únicamente durante la noche, tal como lo reportamos nosotros. En relación al rango de temperatura al interior de los termiteros, Dechmann et al. (2004) reportan una variación térmica de 3° C, lo cual es muy similar a nuestros resultados (3.4° C). Así mismo, esta variabilidad fue significativamente menor al rango de temperatura presente al interior de los termiteros inactivos (4.6° C) y a aquel registrado en el exterior (7.1° C). Este patrón donde se observa una menor variabilidad térmica al interior de la cavidad con respecto al exterior es similar a otras cavidades seleccionadas como nido o refugio (Dechmann et al. 2004, Isaac et al. 2008).

Para el caso de la humedad nuestros datos mostraron que el interior de los termiteros activos estuvo frecuentemente en condiciones de saturación o muy cerca a este punto (equivalente al 100% de humedad relativa). Un problema evidente de comparación de resultados es que otros estudios acerca del microclima al interior de otros nidos de insectos sociales reportan las condiciones de humedad en términos de humedad relativa (Cuadro 12). Esto hace que desconozcamos la cantidad de humedad ambiental máxima que podría existir y la que reportan, y por lo tanto el grado de evapotranspiración de un organismo hacia el ambiente. No obstante, muestran un patrón similar a nuestros resultados ya que en todos los casos existe una mayor estabilidad y valores mayores al interior de las colonias de los insectos con respecto al exterior (Cuadro 12). Todas estas diferencias son reportadas como significativas en cada uno de los trabajos. En el caso de *Apis mellifera* no se reporta la humedad al exterior del panal pero se reportan las condiciones de humedad de un panal abandonado por las abejas, el cual tiene una variabilidad significativamente mayor con respecto a los panales ocupados por las abejas (Human et al. 2006), lo cual es muy similar a nuestros resultados.

**Cuadro 12.** Condiciones climáticas reportadas en la literatura para nidos de insectos sociales. Se muestran los rangos observados en las gráficas de los trabajos citados.

Especie	T <sub>interna</sub>	HR <sub>interna</sub>	T <sub>externa</sub>	HR <sub>externa</sub>
<i>Vespa crabro</i> (Vespidae) (Klinger et al. 2005)	20 – 35° C	70 – 88%	10 – 25° C	38 – 94%
<i>Apis mellifera</i> (Apidae) (Human et al. 2006)	20 – 35 ° C	20 – 50%	3.5 – 31.3° C	–
<i>Eciton burchellii</i> (Formicidae) (Soare et al. 2011)	18 – 19° C	96 – 98%	17.5 – 20.5° C	94.5 – 97%

T<sub>interna</sub>: temperatura al interior de la colonia; HR<sub>interna</sub>: humedad relativa al interior de la colonia;

T<sub>externa</sub>: temperatura al exterior; HR<sub>externa</sub>: humedad relativa al exterior.

Como se mencionó anteriormente, las condiciones de humedad al interior de una cavidad han sido poco estudiadas. Sedgely (2001) reporta una mayor humedad relativa al interior de las cavidades arbóreas (95.4% ± 6.6 HR) usadas por el murciélago neozelandés de cola larga (*Chalinolobus tuberculatus*) con respecto a cavidades no seleccionadas (92.8% ± 8.3 HR) y al exterior (77.2% ± 8.8 HR). Así mismo, la humedad presentó una mayor estabilidad al interior de las cavidades seleccionadas con respecto a los otros dos ambientes muestreados. No obstante, una vez más desconocemos el grado de evapotranspiración de un organismo hacia el ambiente ya que este autor tampoco utiliza el déficit de presión de vapor. Por su parte, Lill y Fell (2007) reportan que las cavidades terrestres del pájaro abejero arcoíris (*Merops ornatus*) siempre estuvieron por encima del 96% de humedad relativa, mientras el exterior se mantuvo en 76 ± 12% de humedad relativa. Estos trabajos al igual que nuestros resultados sugieren que sería importante contar con altas condiciones de humedad al interior de una cavidad utilizada como nido o refugio. Dicha cavidad además debería de mantener la humedad dentro de cierto rango de estabilidad.

Es interesante mencionar que en Chamela los termiteros de *N. nigriceps* pueden estar a solo unos centímetros del suelo o hasta a 15 m de altura, en la parte superior del dosel (obs. personales) lo cual invariablemente los expone a diferentes condiciones de radiación solar, viento y humedad. Aunado a esto, la alta estacionalidad del bosque tropical caducifolio expone dos niveles de radiación solar importantes debido a que el dosel prácticamente

desaparece durante la temporada de secas mientras en la temporada de lluvias puede ser bastante cerrado (obs. personales). Si esta variabilidad ambiental tuviera implicaciones importantes en el microclima interno de los termiteros, las termitas deberían de exhibir mecanismos de regulación climática efectivos a lo largo de este gradiente. Otra opción sería un cambio en la actividad de la colonia dependiendo de las condiciones ambientales en las que se encontrara, lo cual parece probable ya que observamos que la respuesta de las termitas al perforar la superficie del termitero fue aparentemente más rápida y abundante durante la temporada de lluvias en relación a la temporada de secas. Incluso algunos termiteros no mostraron respuesta al disturbio, apareciendo abandonados por las termitas y después volvieron a responder como termiteros activos al paso de algunos meses. Algo similar fue encontrado por Issa y Jaffé (1996) para *Nasutitermes corniger* en la zona de Barlovento, Venezuela donde los termiteros inactivos fueron más abundantes durante la temporada de secas por lo que sugieren que las termitas estarían utilizando nidos diferentes, uno terrestre durante la temporada de secas y uno arbóreo en la temporada de lluvias. Cabe mencionar que estos autores reportan que la precipitación en la temporada de secas fue de enero a abril, variando entre 0-200 mm mensuales de lluvia, mientras en la temporada de lluvias (mayo – agosto) fue de 300-500 mm mensuales (Issa y Jaffé 1996). En contraste, es muy raro que se presenten lluvias durante la temporada de secas en Chamela.

Stiles (1983) propuso que las aves de los ambientes tropicales de Costa Rica que anidan en cavidades lo hacen durante la temporada de secas para disminuir el riesgo de infecciones que traería consigo la alta humedad de la temporada de lluvias. Nuestros datos muestran que precisamente en el sitio de anidación de *T. citreolus* la humedad relativa se intensifica ya que los termiteros activos presentaron la mayor saturación de agua. Sumado a esto tenemos que diferente a otras aves, los trogones aparentemente no retiran del nido los excrementos de los pollos (Valdivia-Hoeflich 2006), por lo que el nido se encuentra en teoría en las condiciones idóneas para el crecimiento microbiano. No obstante, nuestros resultados no muestran una mayor colonización microbiana en el interior de los termiteros activos, siendo estos iguales a los termiteros inactivos a pesar de tener mayores concentraciones de humedad y una mayor temperatura al interior. En el caso del cascarón de los huevos incluso se observó en los cultivos en Agar Papa-Sacarosa provenientes del cascarón de los huevos

una tendencia a estabilizarse mientras que en los termiteros inactivos se observó un aumento constante. En el caso del Agar Soya-Trypticaseína se observó una menor concentración microbiana en los termiteros activos para el día 6. Es interesante mencionar que aunque no se les dio seguimiento microbiológico posterior al sexto día, en 7 de las 9 cavidades en termiteros inactivos fue posible observar a simple vista el crecimiento de hongos sobre el cascarón de los huevos, lo cual no fue visible en el interior de los termiteros activos incluso en el doceavo día de exposición. De tal forma, nuestros datos sugieren que la presencia de las termitas y la subsecuente producción de terpenoides antisépticos ofrecen un mecanismo que mantiene concentraciones microbianas similares a las alcanzadas en condiciones de menor humedad y temperatura. Con esto tendríamos que los nidos de *T. citreolus* tendrían un microclima más benéfico para la incubación de huevos y el crecimiento de los pollos sin los riesgos del aumento microbiano que se esperaría en dichas condiciones. Cabe resaltar que aunque los trogones no están en contacto directo con las termitas, el efecto antimicrobiano del nido no se vería afectado ya que sus terpenoides antisépticos son efectivos aún en su estado volátil (Rosengaus et al. 2000).

Un aprovechamiento similar de metabolitos secundarios provenientes de otro organismo para regular las comunidades microbianas al interior de nidos de aves ha sido reportado para *Sturnus vulgaris* y *Cyanestes caeruleus* (Gwinner y Berger 2005, Mennerat et al. 2009). Estas aves seleccionan ciertas especies de plantas con altas concentraciones de compuestos volátiles y las acarrearán al interior del nido a lo largo de todo el proceso de anidación, disminuyendo efectivamente la cantidad de bacterias en el nido. Esta estrategia implica invariablemente un costo energético debido a la selección de las plantas y su recarga continua. En el caso del trogón, dicho costo sería cubierto por las termitas ya que son ellas las que secretan los metabolitos antimicrobianos durante toda el proceso de anidación. Algo interesante es que las termitas también liberan  $\beta$ -(1,3)-glucanos, los cuales podrían funcionar como estimulantes del sistema inmune (Bulmer et al. 2009) con lo cual aumentaría el grado de protección sanitaria para el nido de *T. citreolus*.

Con todo esto tenemos que la selección de termiteros activos como sitio de anidación de *Trogon citreolus* ofrece una gran estabilidad en términos de humedad y temperatura,

además de una regulación del crecimiento microbiano al interior de la cavidad. Esto conllevaría mejores condiciones para la incubación de los huevos y un menor riesgo de infecciones sin una inversión energética por parte del trogón. Es probable que la preferencia hacia el uso de termiteros activos reportada por otras especies de aves (Hindwood 1959, Brightsmith 2000) e incluso murciélagos (Denchmann et al. 2009) este respondiendo no solo a mejores condiciones microclimáticas sino a una menor cantidad de microbios al interior de la cavidad. Así pues, este trabajo ofrece evidencia acerca de los microbios como una variable ecológica importante que pudiera estar actuando como una fuerza evolutiva en la selección de cavidades. Además, es importante incluir esta variable ecológica en las estrategias de restauración y conservación al tomar en cuenta la disponibilidad de sitios de refugio y anidación, ya que estos deberán contar con las condiciones microbianas adecuadas para ser utilizadas de manera exitosa.

## BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, D. B. 1936. Relative humidity or Vapor pressure deficit. *Ecology* 17(2): 277 – 282
- Arizmendi, M. C., H. Berlanga, L. M. Márquez-Valdemar, L. Navarijo, & J. F. Ornelas. 1990. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos No. 4, Instituto de Biología, UNAM. Pp. 62.
- Austin, G. T. 1976. Behavioral adaptations of the verdin to the desert. *Auk* 93: 245 – 262
- Brightsmith, D. J. 2000. Use of arboreal termitaria by nesting birds in the Peruvian Amazon. *Condor* 102: 529 – 538
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 5 – 17
- Bullock, S. H. y A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 23-35
- Bulmer MS, Bachelet I, Raman R. 2009. Targeting antimicrobial effector function in insect immunity as a pest control strategy. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106:12652–12657
- Conway, C. J. y T. Martin. 2000. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology* 11(2): 178 – 188
- Dechmann, D. K. N., E. K. V. Kalko y G. Kerth. 2004. Ecology of an exceptional roost:

- energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolum* roosts in active termite nests. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1037 – 1050
- Diario Oficial de la Federación. 1994. Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de Reserva de la Biosfera, la región conocida como Chamela-Cuixmala, ubicada en el municipio de la Huerta, Jalisco. Jueves 30 de Diciembre de 1993. México D. F. Tomo CDLXXXIII.
- Doran, A. L., W. E. Morden, K. Dunn y V. Edwards-Jones. 2009. Vapour-phase activities of essential oils against antibiotic sensitive and resistant bacteria including MRSA. *Letters in Applied Microbiology* 48: 387 – 392
- Eguiarte, L. y C. Martínez del Río. 1985. Feeding habits of the citreoline trogon in a tropical deciduous forest during the dry season. *Auk* 102: 872 – 874
- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (Eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 3–10. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México. Pp 568.
- Gwinner, H. y S. Berger. 2005. European starlings: nest condition, parasites and green nest material during the breeding season. *J. Ornithology* 146: 365 – 371
- Hindwood, K. A. 1959. The nesting of birds in the nest of social insects. *Emu* 59: 1 – 43
- Hamilton, E. C., D. B. Hunter, D. A. Smith y P. Michel. 1999. Artificial incubation of trumpeter swan eggs: selected factors affecting hatchability. *Zoo Biology* 18: 403 – 414
- Hines, H. M., S. A. Cameron y A. R. Deans. 2007. Nest architecture and foraging behavior in *Bombus pullatus* (Hymenoptera: Apidae), with comparisons to other tropical bumble bees. *Journal of the Kansas Entomological Society* 80(1): 1 – 15
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press Inc., Nueva York, EUA. Pp 1010.
- Human, H., S. W. Nicolson y V. Dietemann. 2006. Do honeybees, *Apis mellifera scutellata*, regulate humidity inside their nest? *Naturwissenschaften* 93: 397 – 401
- Isaac, J. L., J. L. De Gabriel y B. A. Goodman. 2008. Microclimate of daytime den sites in a tropical possum: implications for the conservation of tropical arboreal marsupials. *Animal Conservation* 11: 281 – 287
- Issa, S. y K. Jaffé. 1996. Aspectos ecológicos de *Nasutitermes corniger* (Motschulsky)

- (Termitidae: Nasutitermitinae) en Barlovento (Edo. Miranda), Venezuela. Boletín de Entomología Venezolana 11(1): 33 – 38
- Johnsgard, P. A. 2000. Trogons and Quetzals of the World. Smithsonian Institution Press. Washington, EUA. Pp. 223.
- Klingner, R., K. Richter, E. Schmolz y B. Keller. 2005. The role of moisture in the nest termoregulation of social wasps. Naturwissenschaften 92: 427 – 430
- Krishna, K. 1969. Introduction. Páginas 1-17 en Biology of termites (K. Krishna, y F. M. Weesner, Eds.). Academic press. EE.UU. Pp. 648.
- Lill, A. y P. J. Fell. 2007. Microclimate of nesting burrows of the Rainbow bee-eater. Emu 107: 108 – 114
- Lott, E., S. H. Bullock, y J. A. Solis Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. Biotropica 19: 228-235
- Madigan M.T., J. M. Martinko, D. A. Sthal y D. P. Clark. 2012. Brock biology of microorganisms. Pearson-Benjamin Cummings. San Francisco, California, EUA. Pp 1043.
- Mennerat A., P. Mirleau, J. Blondel, P. Perret, M. M. Lambrechts y P. Heeb. 2009. Aromatic plants in nests of the blue tit *Cyanistes caeruleus* protect chicks from bacteria. Oecologia 161: 849 – 855
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana 28: 29 – 179
- Moghtader, M. y D. Afzali. 2009. Study of the antimicrobial properties of the essential oil of Rosemary. American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science 5(3): 393-397
- Moore, B. P. 1964. Volatile terpenes from *Nasutitermes* soldiers (Isoptera, Termitidae). Journal of Insect Physiology 10(2): 371 – 375
- Moore, B. P. 1968. Studies in the chemical composition and function of the cephalic gland secretion in australian termites. Journal of Insect Physiology 14(1): 33 – 39
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. Annual Review of Ecology and Systematics 17:67-88
- Nickle, D. A. y M. S. Collins. 1988. The termite fauna (Isoptera) in the vicinity of Chamela, state of Jalisco, Mexico. Folia Entomológica Mexicana 77: 85 - 122



- Ornelas, J. R., M del C. Arizmendi, L. Márquez-Valdelamar, Ma. De L. Navarrijo y H. Berlanga. 1993. Variability profiles for lines transect bird sensuses in a tropical dry forest in Mexico. *Condor* 95: 422 – 441
- Pringle, R. M., J. K. Webb y R. Shine. 2003. Canopy structure, microclimate and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology* 84(10): 2668-2679
- Ramos-Ordóñez, M. F. 2004. Frugívora y uso del hábitat por el trogón citrino (*Trogon citreolus*) en el bosque tropical seco. Tesis Maestría, UNAM, México, D.F. Pp. 73.
- Renton, K. y A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. *Wilson Bulletin* 111: 488 – 493
- Rhodes, B., C. O'Donnell e I. Jamieson. 2009. Microclimate of natural cavity nests and its implications for a threatened secondary-cavity-nesting passerine of New Zealand, the South Island Saddleback. *Condor* 111(3): 462 – 469
- Rosengaus, R. B., M. L. Lefebvre y J. F. A. Traniello. 2000. Inhibition of fungal spore germination by *Nasutitermes*: Evidence for a possible antiseptic role of soldier defensive secretions. *Journal of Chemical Ecology* 26(1): 21 – 39
- Rzedowzki, J. 1978. La Vegetación de México. Limusa Noriega Editores. México. Pp. 504.
- Sanchez-Martinez, T. C. y K. Renton. 2009. Availability and selection of arboreal termitaria as nest-sites by orange-fronted parakeets *Aratinga canicularis* in conserved and modified landscapes in Mexico. *Ibis* 151: 311 – 320
- Scherba, G. 1959. Moisture regulation in mound nests of the ant, *Formica ulkei* Emery. *American Midland Naturalist* 61(2): 499 – 508
- Sedgeley, J. A. 2001. Quality of cavity microclimate as a factor influencing selection of maternity roosts by a tree-dwelling bat, *Chalinolobus tuberculatus* in New Zealand. *Jour. Appl. Ecology* 38: 425 – 438
- Soare, T. W., S. I. Tully, S. K. Willson, D. J. C. Kronauer y S. O'Donnell. 2011. Choice of nest site protects army ant colonies from environmental extremes in tropical montane forests. *Insect Sociaux* 58: 299 – 308
- Stiles, F. G. 1983. Birds. Págs. 502-544 en *Costa Rican natural history* (D. H. Janzen, Ed.) The University of Chicago Press. E.U.A. Pp. 823.
- Thorne, B. L. 1980. Differences in nest architecture between the neotropical arboreal termites *Nasutitermes corniger* and *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Termitidae). *Psyche* 87: 235

- Thorne, B. L., M. S. Collins y K. A. Bjorndal. 1996. Architecture and nutrient analysis of arboreal carton nests of two neotropical *Nasutitermes* species (Isoptera: Termitidae) with notes on embedded nodules. *Florida Entomologist* 79: 27 – 37
- Thorne, B. L. y M. I. Haverty. 2000. Nest growth and survivorship in three species of neotropical *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae). *Environmental Entomology* 29(2): 256 – 264
- Turner, J. S. 2000. *The extended organism: the physiology of animal-built structures*. Harvard University Press, EUA. Pp 235.
- Valdivia-Hoeflich T. R. 2006. *Biología reproductiva y dispersión de juveniles de Trogón Citrino (*Trogon citreolus*) en el bosque tropical caducifolio de Jalisco*. Tesis Maestría, UNAM, México, D.F. Pp 68.
- Weindenmüller, A., C. Kleineidam y J. Tautz. 2002. Collective control of nest climate parameters in bumblebee colonies. *Animal Behaviour* 63: 1065 – 1071
- Wiebe, K. L. 2001. Microclimate of tree cavity nest: is it important for reproductive success in northern flickers? *Auk* 118(2): 412 – 421

## SEGUNDA PARTE: USE OF ACTIVE TERMITARIA AS AN OLFACTORY CAMOUFLAGE MECHANISM.

Felipe Campos-Cerda, Jorge H. Vega-Rivera

### ABSTRACT

### INTRODUCTION

Nest predation has been identified as the most important cause of nest failure in forest birds (Martin 2004, Weidinger 2004), accounting for as high as 90% of all failed nests in some tropical species (Cox and Martin 2009). As a response, birds have adopted strategies to reduce predation risk by placing nests on inaccessible sites (Schaefer 1976, Joyce 1993), constructing cryptic or concealed nests (Rodríguez et al. 2006) or maintaining cryptic behavior and coloration (Götmark 1992, Huhta et al. 2003, Rangel-Salazar et al. 2008). In relation to nest types, cavity nests are considered highly cryptic and have shown predation rates four times lower than open nests (Martin and Li 1992). This crypticity likely reduces visual detection, but predation risk remains for predators using non-visual cues (e.g. olfaction) to find nests, such as reptiles and mammals. In a review on nest predation, Weatherhead and Blouin-Demers (2004), pointed out that snakes can account for up to 90% of all nest predation and suggested that certain behaviors could have evolved to avoid snake predation.

In mammals, an example of such behavior was found recently in North American ground squirrels (*Spermophilus* spp.), which are frequently preyed on by rattlesnakes (*Crotalus* spp.). Ground squirrels self apply *Crotalus* scent by vigorously licking their fur after chewing on shed rattlesnake skins, which effectively reduces predation risk (Clucas et al. 2008). This exploitation of a heterospecific scent as an antipredator defense was identified as “olfactory camouflage”. A similar type of olfactory camouflage may be employed on nests to enhance nest crypticity from potential predators. Such strategy might be found in the cavity nesting citreoline trogon (*Trogon citreolus*), a bird that excavates its nest in arboreal termitaria (Valdivia-Hoeflich 2006). Based on 30 nests, Valdivia-Hoeflich (2006) found that citreoline trogons only use active termitaria for nesting, suggesting a link between termite presence and

an improvement on trogon nest success.

There are previous examples of birds nesting in association with social insects (Hindwood 1959, Janzen 1969, Quinn and Ueta 2008). Such nests have shown lower predation rates presumably due to stinging or chasing behavior of the insects (Robinson 1985, Young et al. 1990, Joyce 1993, Beier and Tungbani 2006, Oliveras de Ita and Rojas-Soto 2006). In the case of birds like citreoline trogons, which uses arboreal termitaria build by *Nasutitermes* spp., a similar insect response may not be present. Soldiers of this termite genus lack well developed mandibles (Lo and Eggleton 2011) and workers do not bite painfully (F. Campos-Cerda, Pers. Obs.). Instead, defense provided by nasute soldiers relies on secretions of their frontal gland, containing volatile and odorous terpenoids (principally monoterpenes  $\alpha$ -pinene,  $\beta$ -pinene and limonene; Moore 1964, 1968). Because of such intense chemical defenses, high levels of terpenoids are expected inside active termitaria and thus provide a strong odor to these structures as long as termites are present. Accordingly, Lubin and Montgomery (1981) mentioned that active termitaria could be detected olfactorily by mammals.

Here we hypothesize that selection of active termitaria by citreoline trogons for nesting may respond to a disguising mechanism, where termite odor would camouflage any smell coming from eggs or nestlings. This would reduce the probability of nest loss by primarily olfactory-driven predators. To test this hypothesis, we first measured if termite presence/absence affected nest predation by placing quail eggs on artificial cavities located in termitaria still housing termites (active termitaria) and in those no longer housing termites (inactive termitaria). We predicted that if termite presence somehow reduces nest predation, then cavity nests in inactive termitaria would have higher predation rates than those in active termitaria. Next, we experimentally tested if termite odor would change olfactory responses when prey items with and without termite's scent were offered to reptilian predators. We predicted that if termite scent influence prey detection, then predator response would be lower in presence of termite odor. As we predicted, our results point to a higher predation rate on cavities made on inactive termitaria and a greater predator response to items that were not exposed to termite's scent.

## METHODS

The study was conducted in the Chamela Biological Station (ChBS) from July to October 2010, when citreoline trogons are breeding (Valdivia-Hoeflich 2006). The ChBS is part of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve located on the coast of Jalisco, Mexico, between 19°22" and 19°35"N and 104°56" and 105°03"W. Precipitation is highly seasonal with annual rainfall averaging 788 mm, mainly concentrated from June to October. Mean annual temperature is 25°C, mean maximum is 30°C and mean minimum is 16°C (García-Oliva et al. 2002). Topography consists of lowlands and hills not above 500 m elevation. Tropical deciduous forest (dry forest) is the main vegetation type on hillsides with tropical semideciduous forest along streams (Lott et al. 1987).

**Nest predation.**- We selected 10 active termitaria and 10 inactive termitaria for experimental manipulation from a total of 279 termitaria (221 active and 58 inactive) that were continuously monitored. These termitaria corresponded to *Nasutitermes nigriceps* as it is the only termite species reported in the region capable of constructing large arboreal termitaria (Nickle and Collins 1977). The selected termitaria had similar characteristics in size and height from the ground to those used by citreoline trogons (Valdivia-Hoeflich 2006). Artificial cavities were made using an electric portable drill with a 2" inch drill bit resulting in 5cm wide and 15cm deep cylindrical cavities. Nest entrances faced south, as this was the most common orientation of natural trogon nests that we found during 2010.

Each cavity was baited with two quail eggs (*Coturnix* sp.) and checked every 3 days until day 12 was reached. We considered a nest predated when at least one egg disappeared or was broken. Nests not predated by the 12th day were considered successful. We used a total exposure of 12 days because this is the length of the incubation period on citreoline trogons (Valdivia-Hoeflich 2006). Quail eggs similarly sized to trogon eggs (quail eggs: 3.0 cm; trogon eggs: 2.5 cm) and are thus likely to be susceptible to the same predation pressures (Roper 1992, Niehaus et al. 2003).

**Olfactory detection.**- We conducted an odor detection test to determine if termite essence had any effect on olfactory predator responses. Trogon nest predators remain unknown, so we used a single individual of four sympatric reptile species known to detect preys by smell: beaded lizard (*Heloderma horridum*), boa (*Boa constrictor*), pacific coast

parrot snake (*Leptophis diplotropis*) and Mexican python (*Loxocemus bicolor*). Beaded lizards and boas, are known to attack cavity-nesting birds (Beck and Lowe 1991, Renton and Salinas-Melgoza 2004, Rodriguez-Castillo and Eberhard 2006). Parrot snakes are commonly found on trees and can reach more than one meter long (García and Ceballos 1994), which makes them likely to predate trogon nests. Mexican pythons are known to feed on sea turtle and iguana eggs (Mora and Robinson 1984, Mora 1987), which are likely found by smell as they are laid underground.

Test individuals were collected inside the ChBS and kept in captivity at least two months prior to the experiment. Reptiles were kept in individual outdoor cages to maintain natural climatic conditions. We established a schedule of feeding always at the same day and hour according to each predator activity pattern (García and Ceballos 1994). All individuals were consistent eaters and fed once per week with a specific prey item: quail egg for *H. horridum*; many-lined whiptail lizard (*Aspidoscelis lineatissima*) for *Loxocemus bicolor* and *Boa constrictor*; and clouded anole (*Anolis nebulosus*) for *Leptophis diplotropis*. These preys were selected after trying other items that were rejected by the predators. Water was available ad libitum. The animals were not fed two weeks before the odor trials. After being tested, all individuals were offered the usual prey species and all accepted them. Before release, all animals were fed twice per week or until they rejected the prey, eating at least two times each. All reptiles were freed alive in the same sites where they were collected.

On test day, all individuals were offered 3 different treatments for scent detection. Treatments were: (1) prey odor, (2) prey odor + termite odor, and (3) no odor as a control. Each different predator species was offered the scent of its previously established prey except for boas, where we used beaded lizard (*H. horridum*) as it can be preyed on by boas (Balderas-Valdivia and Ramírez-Bautista 2005). To prepare experimental stimuli, we followed reported protocols using cotton swabs (Balderas-Valdivia and Ramírez-Bautista 2005, Cooper and Sherbrooke 2009). Prey scent was impregnated to a new sterile cotton swab by rubbing it directly to the egg shell or skin of the prey, depending on the predator tested. Termite scent was added by allowing a single *N. nigriceps* soldier to walk freely on the swab head for one minute. Before conducting the trial, we observed the animals without presenting any stimulus. No tongue flicks occurred. To conduct a trial, the investigator carefully approached the cage, removed the cover and slowly brought the cotton swab to the animals' snouts. Number of

tongue flicks was counted in one minute as a stimulus response, starting when the first tongue flick occurred or 60 s after the swab was placed at a minimum distance of 10 cm from the predator snout, whichever came first. Treatments were randomly ordered across trials, with one minute pauses between each trial. One series was completed when the three treatments were offered. We conducted three series, pausing at least 5 minutes between series. Trials were treated as independent repetitions for each treatment, thus having 3 repetitions per treatment. Treatments were compared using one-way ANOVA and the Tukey-Kramer post-hoc test.

## RESULTS

Nest predation.- Nests were five times more likely to be predated in inactive termitaria (5 of 10, 50%) than in active termitaria (1 of 10, 10%). The slopes of the regression lines made by number of nests predated and day of predation for active and inactive termitaria were compared using ANCOVA and indicated a significantly higher predation rate for inactive termitaria ( $F_{3,6} = 19.1$ ,  $P = 0.005$ ; Figure 1).

Olfactory detection.- In all tested predators, number of tongue flicks were significantly lower when termite scent was present compared to prey scent alone and control without scent (Tukey – Kramer test,  $P < 0.05$ ; Figure 2).

## DISCUSSION

Our results support the hypothesis of lower predation rates for nests excavated on active termitaria. Given that this difference was statistically significant, our results point that termite presence may have positive effects as anti-predator strategy for birds nesting on active termitaria, such as the citreoline trogon (Valdivia-Hoeflich 2006) and other birds (Hindwood 1959, Brightsmith 2000, 2004, Sanchez-Martínez and Renton 2009).

We found that termite presence resulted in a strong decrease of olfactory response (tongue flicks) in all our tested individuals, which included two known predators of cavity

nesting birds. Based on this, we argue that similar results are to be expected from other olfactory predators that attack trogon nests. Previously, trogons have been reported as odorous birds (Weldon and Rappole 1997), also citreoline trogons do not remove feces from their nests (Valdivia-Hoeflich 2006). This is likely to increase nest odor with nestling age, hence increasing nest attractiveness to snakes (Eichholz and Koenig 1992). Therefore, olfactory nest camouflage would require that active termitaria displayed a distinctive and powerful odor to mask the potentially strong nest odors. This seems likely, however, if we consider that a termitaria can house thousands of soldiers (Thorne and Haverty 2000) and our results showed clear responses from the chemical trails left by the walking of a single soldier. So, if a single soldier can mask the smell of a prey, it is likely that an entire termite colony could mask the smell of a trogon nest.

Although little is known about the role of odor signals in birds, there is some evidence that olfactory cues can be used to reduce predation risk. Reneerkens et al. (2005) found changes in the volatiles of uropygial secretions of *Calidris canutus*, presumably making nesting females harder to detect. Also, Medlin and Risch (2006) found that artificial nests containing snake skin were less predated than those lacking it, presumably due to its odor characteristics. Lastly, Schuetz (2005) found that common waxbills (*Estrilda astrild*) add carnivore scat around their nest during the nesting period, successfully decreasing nest predation. All of these strategies, especially adding external material to a nest, imply an inherent energetic cost as such odorous materials must be constantly renewed during the entire nesting period in order to remain an effective camouflage. On the other hand, use of active termitaria as an olfactory camouflage may be considered less costly since trogons do not have to carry and renew olfactory camouflage to their nests as termitaria remain occupied by the termites through the entire reproductive process. Such advantages, along with other benefits like better thermal conditions, might be driving cavity nesting birds to evolutionarily shift nesting sites to active termitaria or similarly protected locations.

## LITERATURE CITED

Balderas-Valdivia. C. J. and A. Ramírez-Bautista. 2005. Aversive behavior of beaded lizard,



- Heloderma horridum*, to sympatric and allopatric predator snakes. *Southwestern Naturalist* 50(1): 24 – 31
- Beck, D. D. and C. H. Lowe. 1991. Ecology of the beaded lizard, *Heloderma horridum*, in a tropical dry forest in Jalisco, Mexico. *Journal of Herpetology* 25(4): 395 – 406
- Beier, P. and A. I. Tungbani. 2006. Nesting with the wasp *Ropalidia cincta* increases nest success of red-cheeked cordonblue (*Uraeginthus bengalus*) in Ghana. *Auk* 123(4): 1022 – 1037
- Brightsmith, D. J. 2000. Use of arboreal termitaria by nesting birds in the Peruvian Amazon. *Condor* 102(3): 529 – 538
- Brightsmith, D. J. 2004. Nest sites of termitarium nesting birds in SE Peru. *Ornitologia Neotropical* 15: 319 – 330
- Clucas, B., D. H. Owings and M. P. Rowe. 2008. Donning your enemy's cloak: ground squirrel exploit rattlesnake scent to reduce predation risk. *Proceedings of the Royal Society B* 275(1636): 847 – 852
- Cooper, W. E. and W. C. Sherbrooke. 2009. Prey chemical discrimination by tongue flicking is absent in the Texas horned lizard, *Phrynosoma cornutum*. *Journal of Herpetology* 43(4): 688 – 692
- Cox, W. A. and T. E. Martin. 2009. Breeding biology of the three-striped warbler in Venezuela: a contrast between tropical and temperate parulids. *Wilson Journal of Ornithology* 121(4): 667 – 678
- Eichholz, M. W. and W. D. Koenig. 1992. Gopher snake attraction to bird's nests. *Southwestern Naturalist* 37(3): 293 – 298
- García, A. and G. A. Ceballos. 1994. Field guide to the reptiles and amphibians of the Jalisco coast, Mexico. Fundación Ecológica de Cuixmala. México, DF. 184 pp
- García-Oliva, F., A. Camou and J. M. Maas. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. In Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete, and M. Quesada Avendaño (Eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 3 – 10. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Mexico.
- Götmark, F. 1992. Anti-predator effect of conspicuous plumage in a male bird. *Animal Behaviour* 44(1): 51 – 55
- Hindwood, K. A. 1959. The nesting of birds in the nest of social insects. *Emu* 59: 1 – 36

- Huhta, E., S. Rytönen and T. Solonen. 2003. Plumage brightness of prey increases predation risk: an among-species comparison. *Ecology* 84(7): 1793 – 1799
- Janzen, D. H. 1969. Birds and the ant x acacia interaction in Central America, with notes on birds and other Myrmecophytes. *Condor* 71(3): 240 – 256
- Joyce, F. K. 1993. Nesting success of rufous-naped wrens (*Campylorhynchus rufinucha*) is greater near wasp nests. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32(2): 71 – 77
- Lo, N. and P. Eggleton. 2011. Termite phylogenetics and co-cladogenesis with symbionts. In: D. E. Bignell, Y. Roisin and N. Lo (Eds.). *Biology of termites: a modern synthesis*, pp. 27 – 50. Springer, Netherlands.
- Lott, E., S. H. Bullock and J. A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. *Biotropica* 19(3): 228 – 235
- Lubin, Y. D. and G. G. Montgomery. 1981. Defenses of *Nasutitermes* termites (Isoptera, Termitidae) against tamandua anteaters (Edentata, Myrmecophagidae). *Biotropica* 13(1): 66 – 76
- Martin, T. E. and P. Li. 1992. Life history traits of open – vs cavity-nesting birds. *Ecology* 73(2): 579 – 592
- Martin, T. E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121(2): 289 – 301
- Medlin, E. C. and T. S. Risch. 2006. An experimental test of snake skin use to deter nest predation. *Condor* 108(4): 963 – 965
- Moore, B. P. 1964. Volatile terpenes from *Nasutitermes* soldiers (Isoptera, Termitidae). *Journal of Insect Physiology* 10(2): 371 – 375
- Moore, B. P. 1968. Studies in the chemical composition and function of the cephalic gland secretion in australian termites. *Journal of Insect Physiology* 14(1): 33 – 39
- Mora, J. M., and D. C. Robinson. 1984. Predation of sea turtle eggs (*Lepidochelys*) by the snake *Loxocemus bicolor* Cope. *Revista de Biología Tropical* 32: 161 – 162
- Mora, J. M. 1987. Predation by *Loxocemus bicolor* on the eggs of *Ctenosaura similis* and *Iguana iguana*. *Journal of Herpetology* 21(4): 334 – 335
- Nickle, D. A. and M. S. Collins 1988. The termite fauna (Isoptera) in the vicinity of Chamela, state of Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 85–122
- Niehaus, A. C., S. B. Heard, S. D. Hendrix and S. L. Hillis. 2003. Measuring edge effects on

nest predation in forest fragments: do finch and quail eggs tell different stories?

American Midland Naturalist 149(2): 335 – 343

Oliveras de Ita, A. and O. R. Rojas-Soto. 2006. Ant presence in acacias: an association that maximizes nesting success in birds? Wilson Journal of Ornithology 118(4): 563 – 566

Quinn, J. L. and M. Ueta. 2008. Protective nesting associations in birds. Ibis 150(1): 146 – 167

Rangel-Salazar, J. L., K. Martin, P. Marshall and R. W. Elner. 2008. Habitat variation, nest-site selection and parental behavior influences on breeding success of the ruddy-capped nightingale thrush (*Catharus frantzii*) in Chiapas, Mexico. Auk 125(2): 358 – 367

Reneerkens, J., T. Piersma and J. S. Sinninghe Damsté. 2005. Switch to diester preen waxes may reduce avian nest predation by mammalian predators using olfactory clues. Journal of Experimental Biology 208(22): 4199 – 4202

Renton, K. and A. Salinas-Melgoza. 2004. Climatic variability, nest predation and reproductive output of lilac-crowned parrots (*Amazona finschi*) in tropical dry forest of western Mexico. Auk 121(4): 1214 – 1225

Robinson, S. K. 1985. Coloniality in the yellow-rumped cacique as a defense against nest predators. Auk 102(3): 506 – 519

Rodríguez, A., A. M. García, F. Cervera, and V. Palacios. 2006. Landscape and anti-predation determinants of nest-site selection, nest distribution and productivity in a Mediterranean population of long-eared owls *Asio otus*. Ibis 148(1): 133 – 145

Rodriguez-Castillo, A. M. and J. R. Eberhard. 2006. Reproductive behavior of the yellow-crowned parrot (*Amazona ochrocephala*) in western Panama. Wilson Journal of Ornithology 118(2): 225 – 236

Roper, J. J. 1992. Nest predation experiments with quail eggs: too much to swallow? Oikos 65(3): 528 – 530

Sanchez-Martinez, T. C. and K. Renton. 2009. Availability and selection of arboreal termitaria as nest-sites by Orange-fronted parakeets *Aratinga canicularis* in conserved and modified landscapes in Mexico. Ibis 151(2): 311 – 320

Schaefer V. H. 1976. Geographic variation in the placement and structure of oriole nests. Condor 78(4): 443 – 448

Schuetz, J. G. 2005. Common waxbills use carnivore scat to reduce the risk of nest

- predation. *Behavioral Ecology* 16(1): 133 – 137
- Thorne, B. L. and M. I. Haverty. 2000. Nest growth and survivorship in three species of neotropical *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae). *Environmental Entomology* 29(2): 256 – 264
- Valdivia-Hoeflich, T. 2006. Biología reproductiva y dispersión de juveniles de trogón citrino (*Trogon citreolus*) en el bosque tropical caducifolio de Jalisco. Master's Thesis. UNAM.
- Weatherhead, P. J. and G. Blouin-Demers. 2004. Understanding avian nest predation: why ornithologists should study snakes. *Journal of Avian Biology* 35(3): 185 – 190
- Weidinger, K. 2004. Relative effects of nest size and nest site on the risk of predation in open nesting passerines. *Journal of Avian Biology* 35(6): 515 – 523
- Weldon, P. J. and J. H. Rappole. 1997. A survey of birds odorous or unpalatable to humans: possible indications of chemical defense. *Journal of Chemical Ecology* 23(11): 2609 – 2633
- Young, B. E., M. Kaspari and T. E. Martin. 1990. Species-specific nest selection by birds in ant-acacia trees. *Biotropica* 22(3): 310 – 315

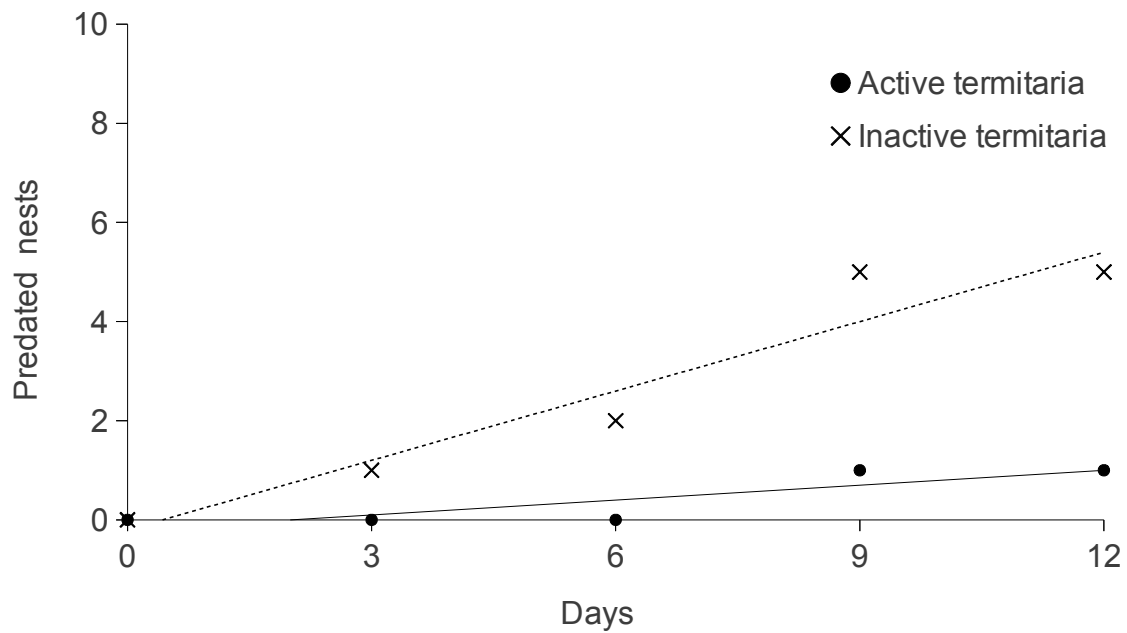


Figure 1. Nests predation in active (n=10) and inactive (n=10) termitaria after 12 days of exposure. Number of nests predated are cumulative. The slopes of regression lines were statistically different (ANCOVA  $F(3,6)= 19.1$ ,  $P= 0.005$ ). Chamela Biological Station, September 2010.

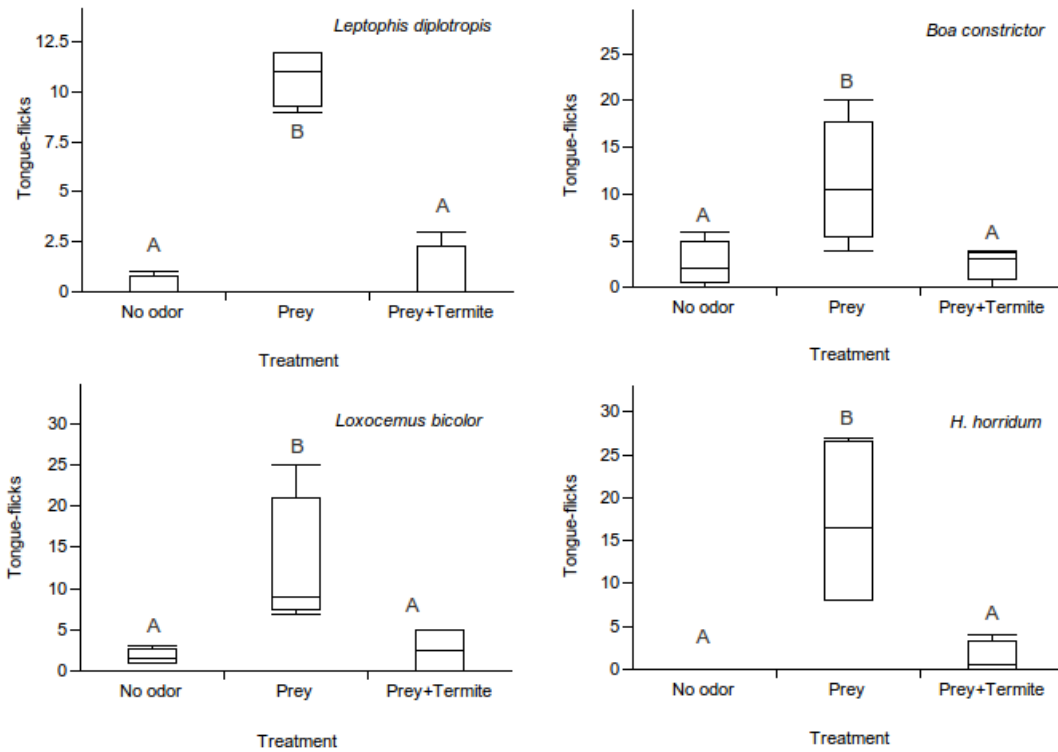


Figure 2. Potential nest predators responded more strongly to prey without termite odor than prey plus odor or control stimuli. Boxplots of reptile tongue flicks as a response to odor stimulus for each species of predator. Boxes represent 50% of the data; inner lines represent median scores and whiskers are minimum and maximum values. Means with the same letter are not significantly different from each other (Tukey–Kramer test,  $P < 0.05$ )

## ANEXO I

### Microclima interno de las cavidades.

En este anexo se muestran las condiciones microclimáticas al interior de nidos artificiales hechos en termiteros tanto activos como inactivos. Así mismo, se muestran las condiciones del exterior inmediato al termitero. La obtención de estos datos se explica en la metodología de la primera parte de esta tesis. En el caso de la temperatura prácticamente todos los termiteros activos se comportaron de manera similar, por lo que fueron promediados y tratados como un conjunto en el análisis climático de los termiteros. Lo mismo sucedió en el caso de los termiteros inactivos y las respectivas condiciones exteriores.

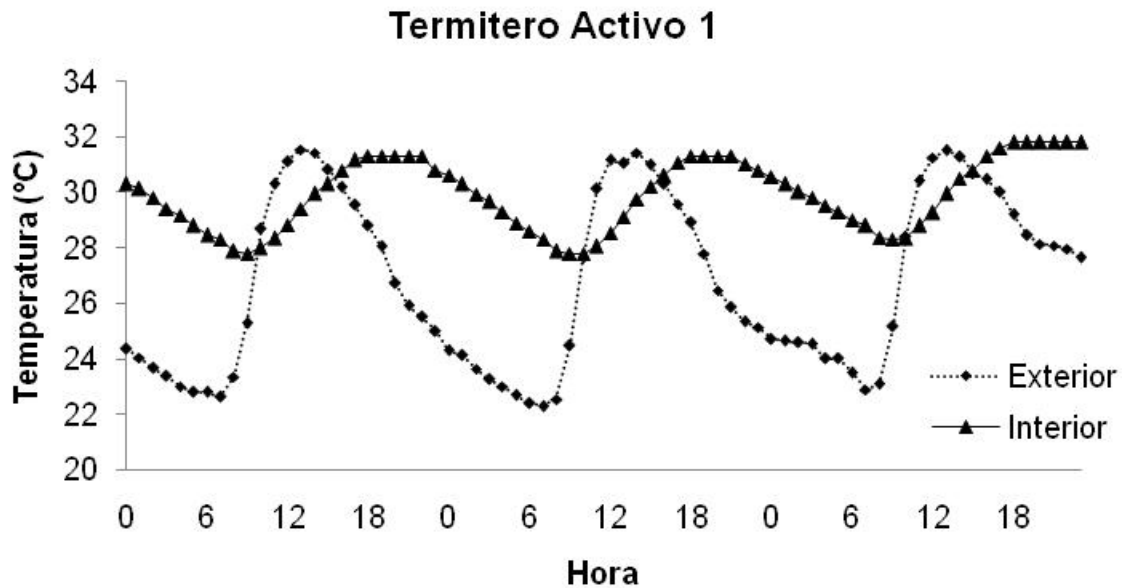
Las lecturas de humedad al interior de los nidos artificiales fueron menos confiables, por lo que se eliminaron varios termiteros del análisis. Esto es algo común en los sensores de humedad, ya que generalmente funcionan en base a una membrana donde se condensa la humedad. Esta exposición al exterior los hace susceptibles a tener registros erróneos si la membrana y el orificio expuesto al exterior son obstruidos o si una gota de agua se condensa en él y permanece durante mucho tiempo sin evaporarse.

Otro motivo por el cual se excluyeron termiteros del análisis fue por patrones específicos de algún termitero, como en el caso del termitero activo número 6. Este termitero mostró una mayor fluctuación interna en los niveles de humedad en comparación con los otros termiteros activos. Es muy probable que esto se debiera a la corta edad del termitero, ya que se estableció en el año 2010 y las lecturas se tomaron en el 2011. Al ser un termitero joven es posible que sus paredes fueran más permeables y permitieran la pérdida de agua con mayor facilidad que un termitero más viejo con paredes más gruesas y con mayor complejidad estructural. Cabe recalcar que el volumen de este termitero era similar a los otros termiteros analizados pero aparentemente su estructura interna difería. Como ya fue mencionado, los termiteros estuvieron dentro del rango de tamaño usado por *Trogon citreolus* (Valdivia-Hoeflich 2006). Los tamaños de cada termitero se exponen en el Cuadro 1.

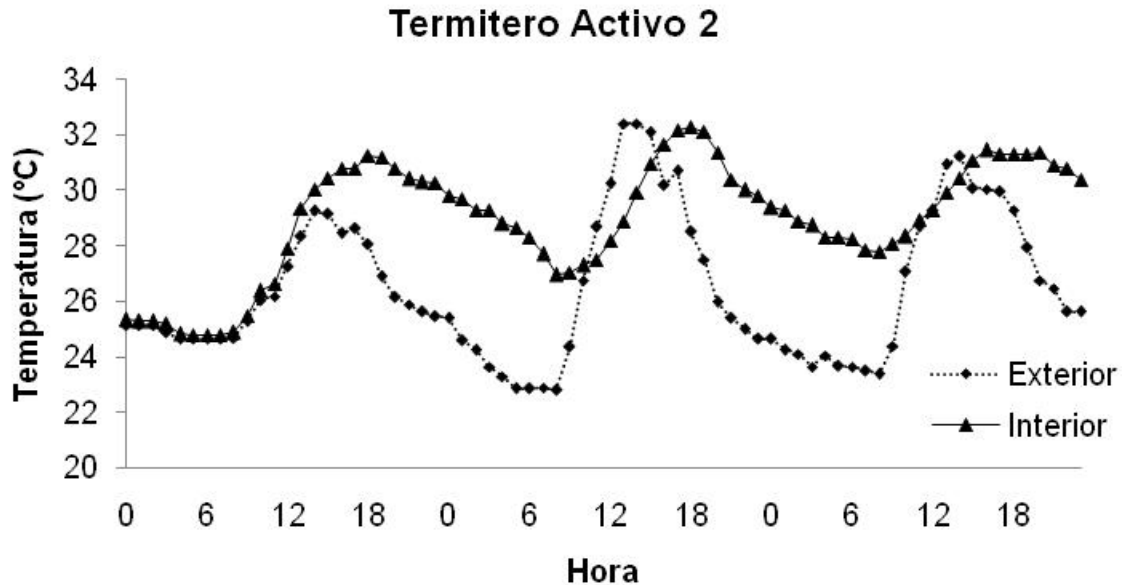
**Cuadro 1.** Tamaño de termiteros usados en el presente estudio. Estación de Biología Chamela (agosto-octubre 2010, 2011).

Termitero	Alto (cm)	Diámetro mayor (cm)	Diámetro menor (cm)
<b>Activos</b>			
1	80	69	47
2	51	28	24
3	50	30	30
4	120	69	60
5	65	56	38
6	42	28	27
7	75	45	40
8	54	46	42
9	60	40	40
<b>Inactivos</b>			
1	80	60	55
2	55	43	20
3	40	35	28
4	80	56	47
5	50	46	46
6	85	40	26
7	60	25	21
8	35	30	23
9	62	65	50

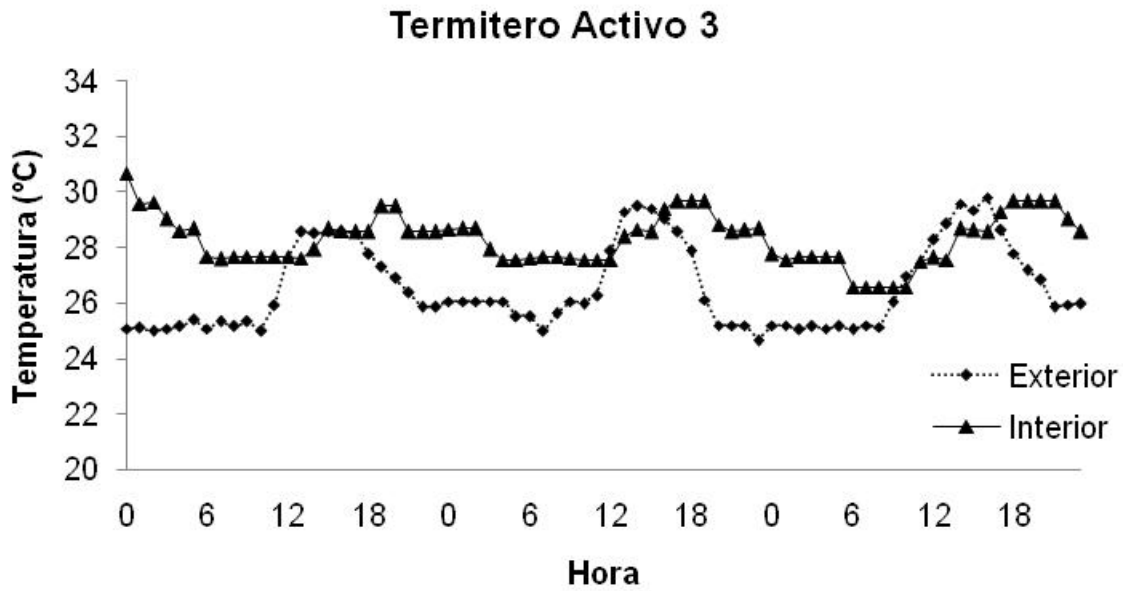




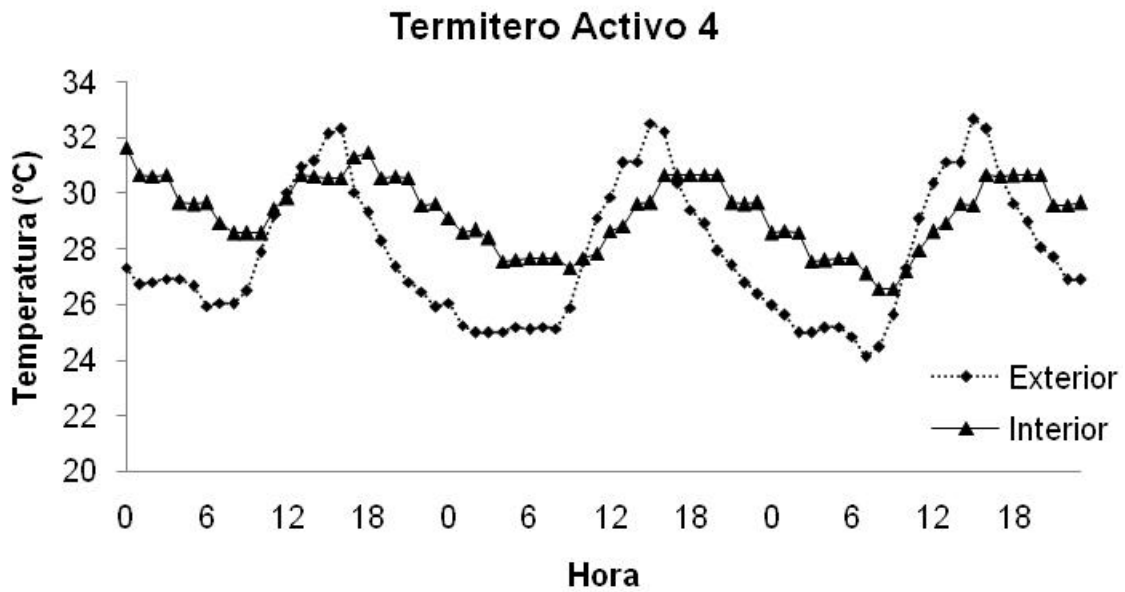
**Figura 1.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 1 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (3-5 octubre 2011).



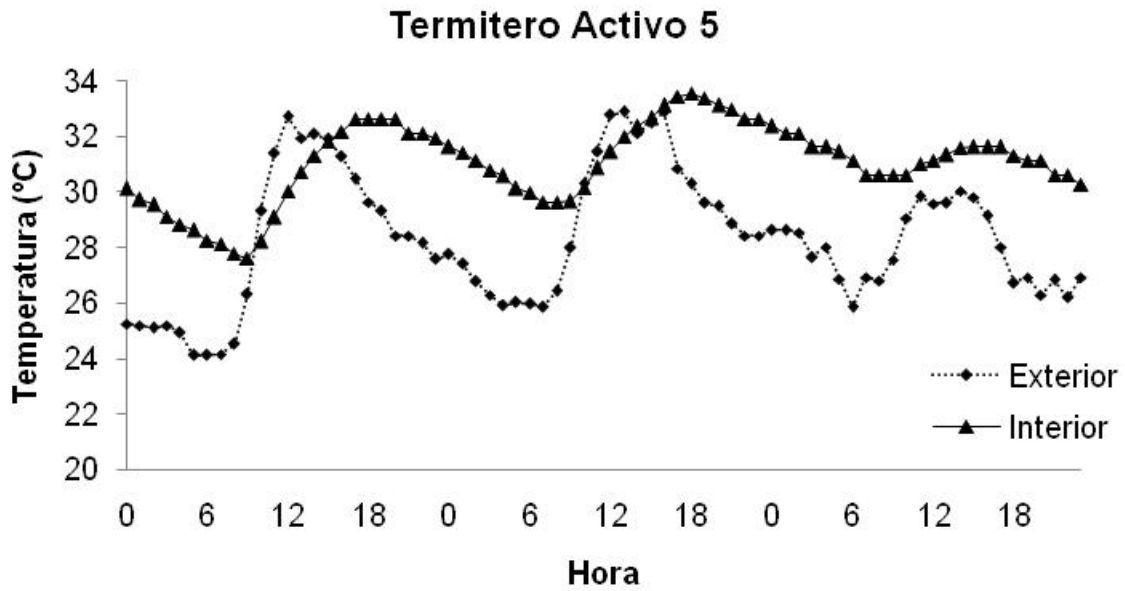
**Figura 2.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 2 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (24-26 septiembre 2011).



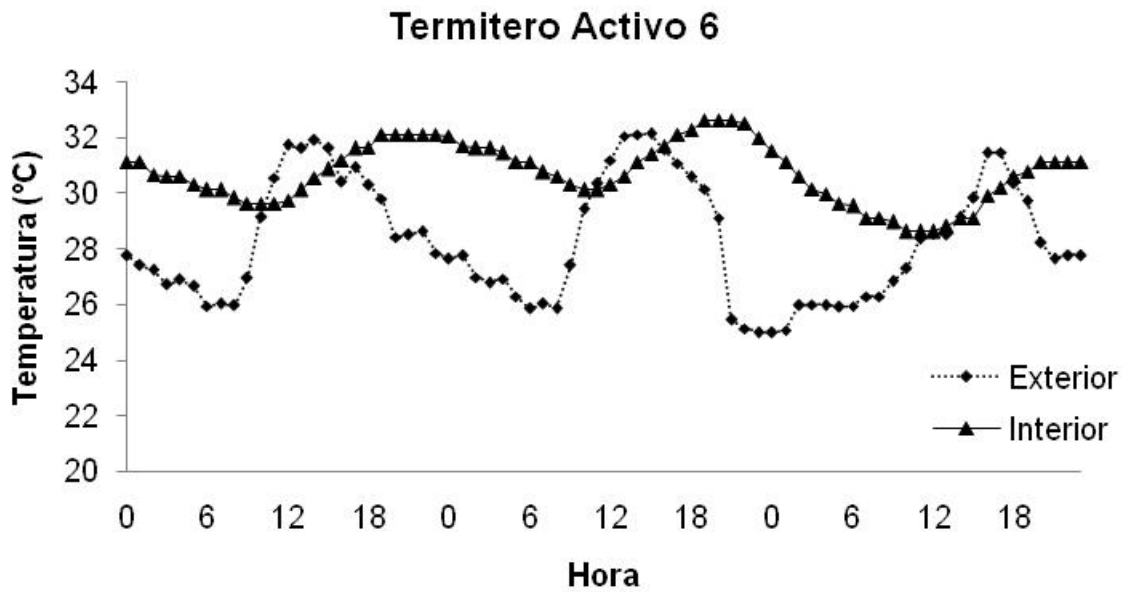
**Figura 3.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 3 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (7-9 octubre 2011).



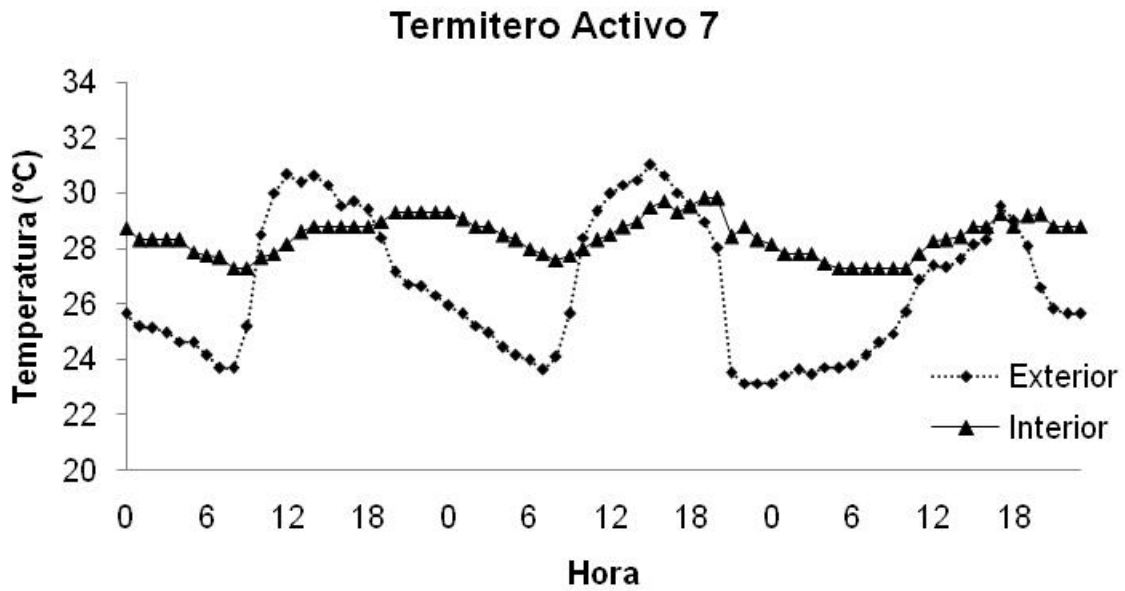
**Figura 4.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 4 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (28-30 septiembre 2011).



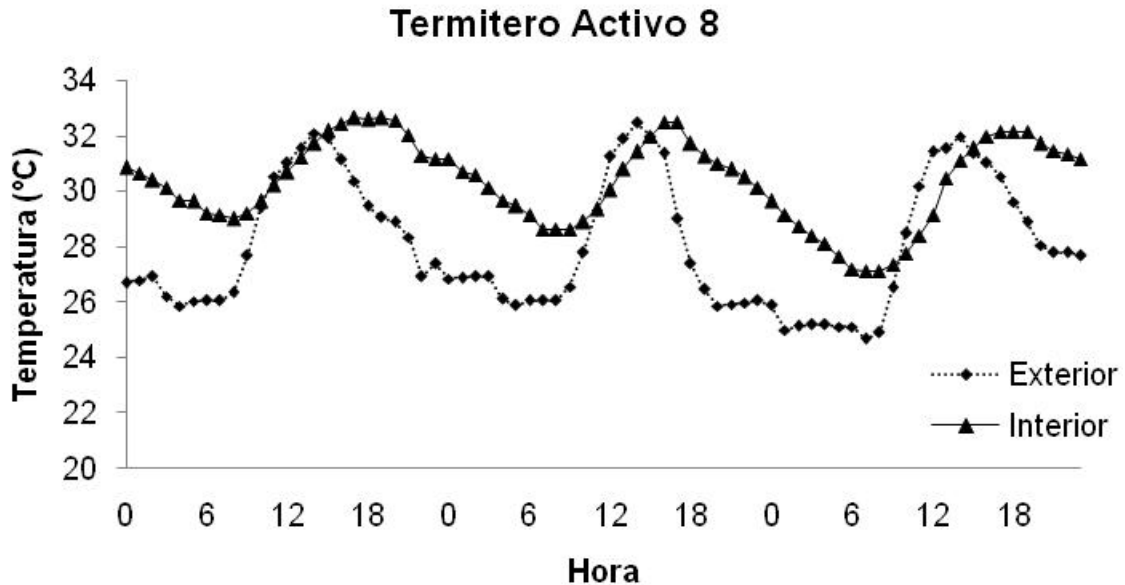
**Figura 5.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 5 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (12-14 septiembre 2011).



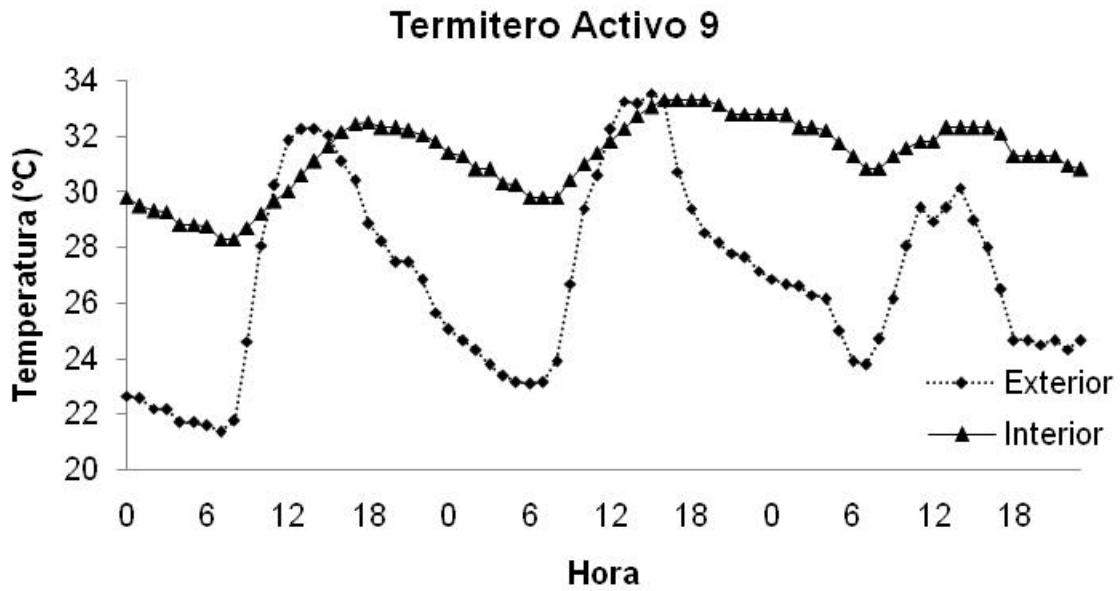
**Figura 6.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 6 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (21-23 septiembre 2011).



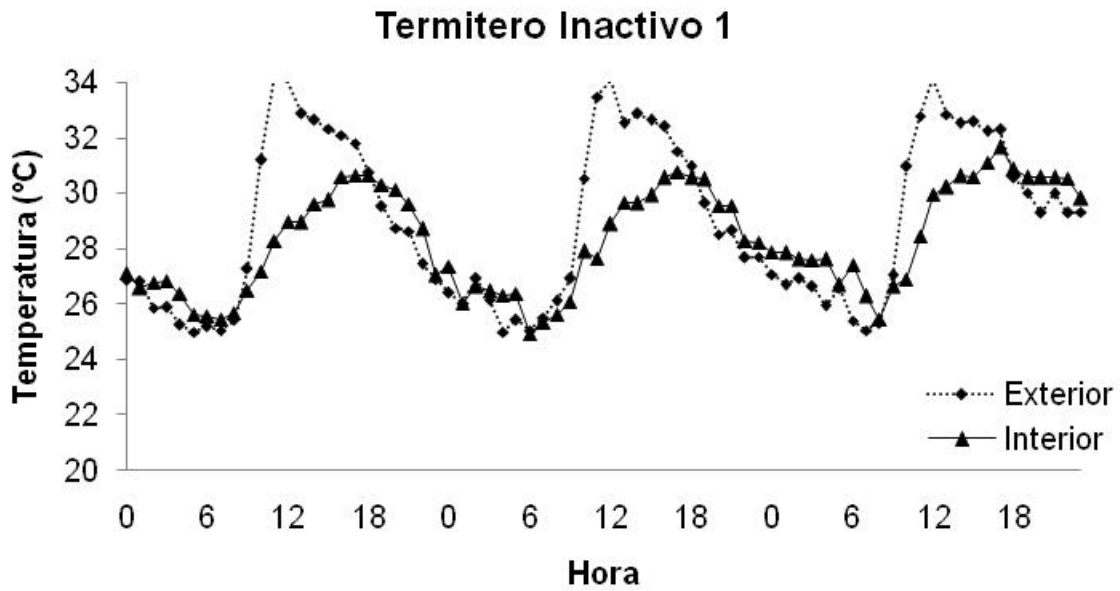
**Figura 7.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 7 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (21-23 septiembre 2011).



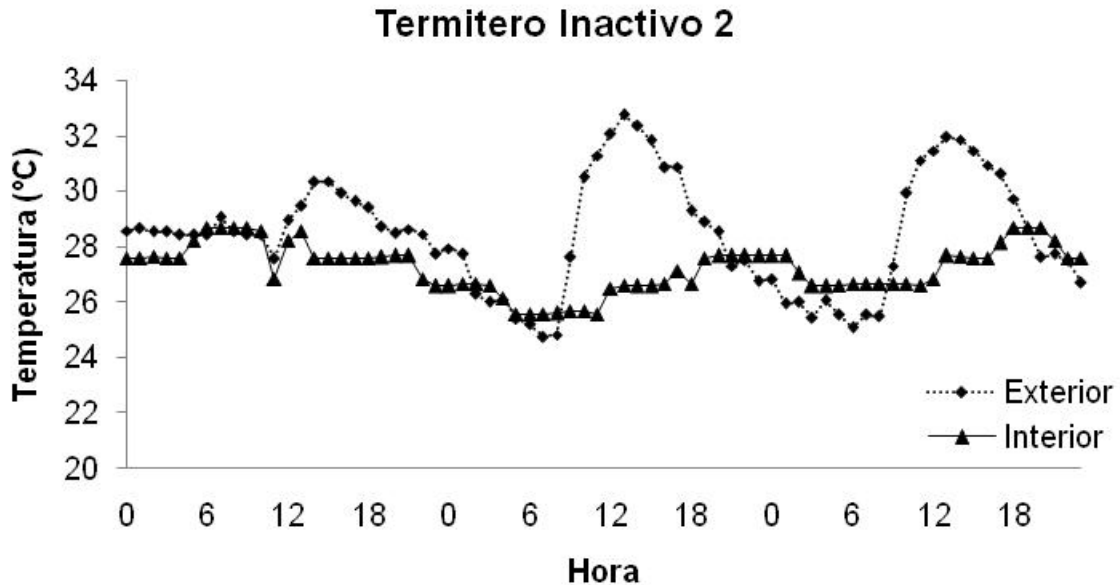
**Figura 8.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 8 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (18-20 septiembre 2011).



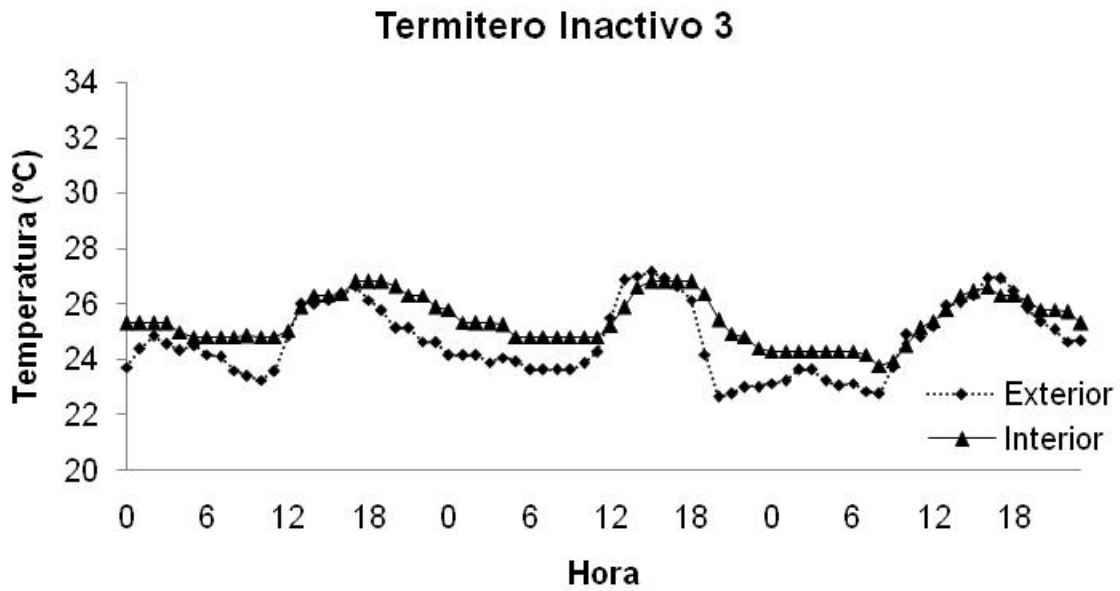
**Figura 9.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 9 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (12-14 septiembre 2011).



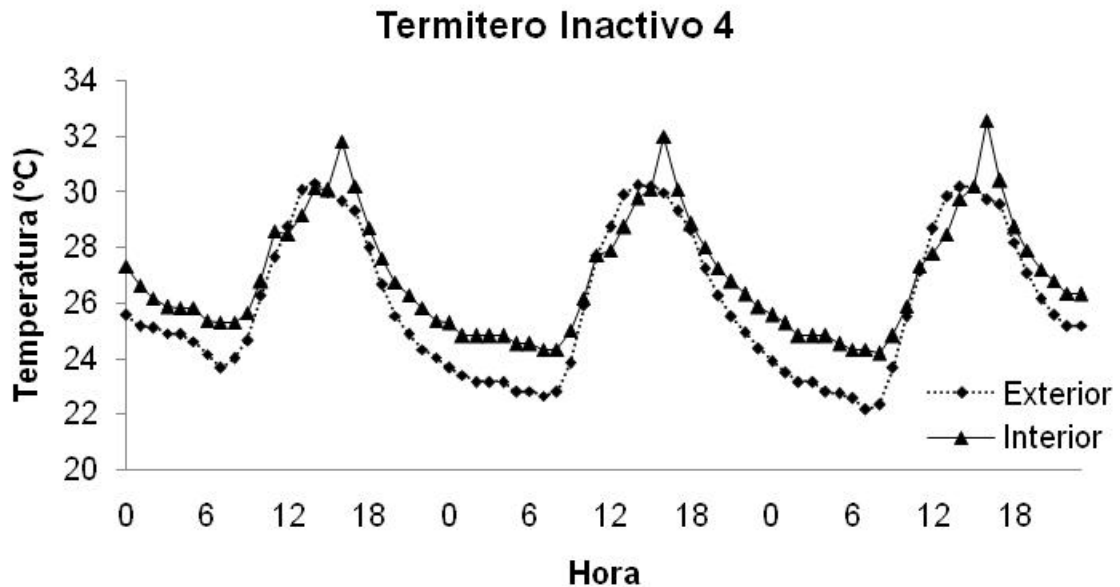
**Figura 10.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 1 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (3-5 octubre 2011).



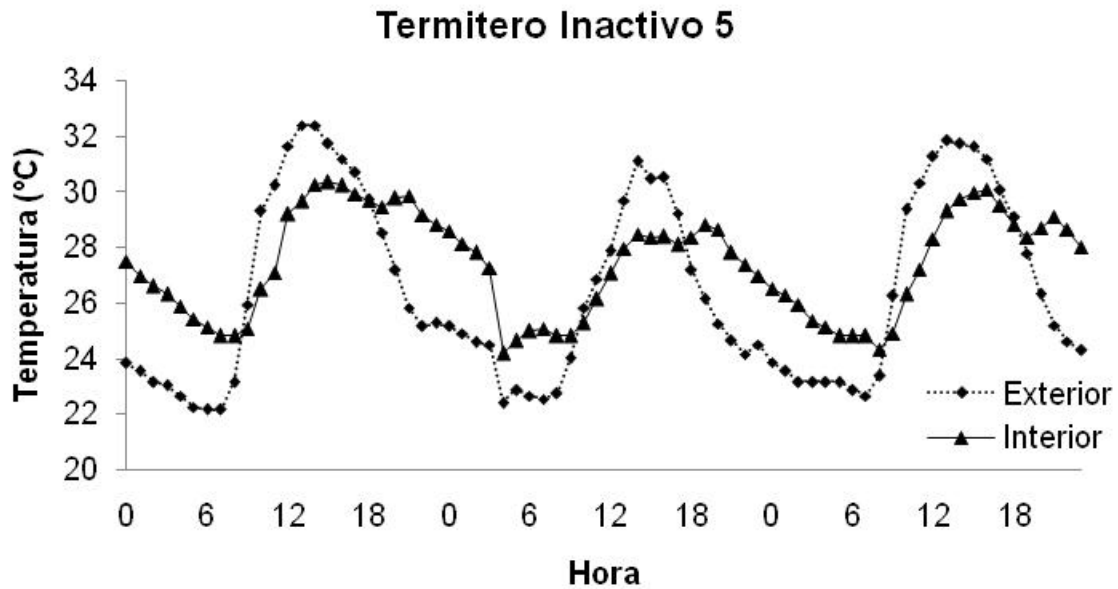
**Figura 11.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 2 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (24-26 septiembre 2011).



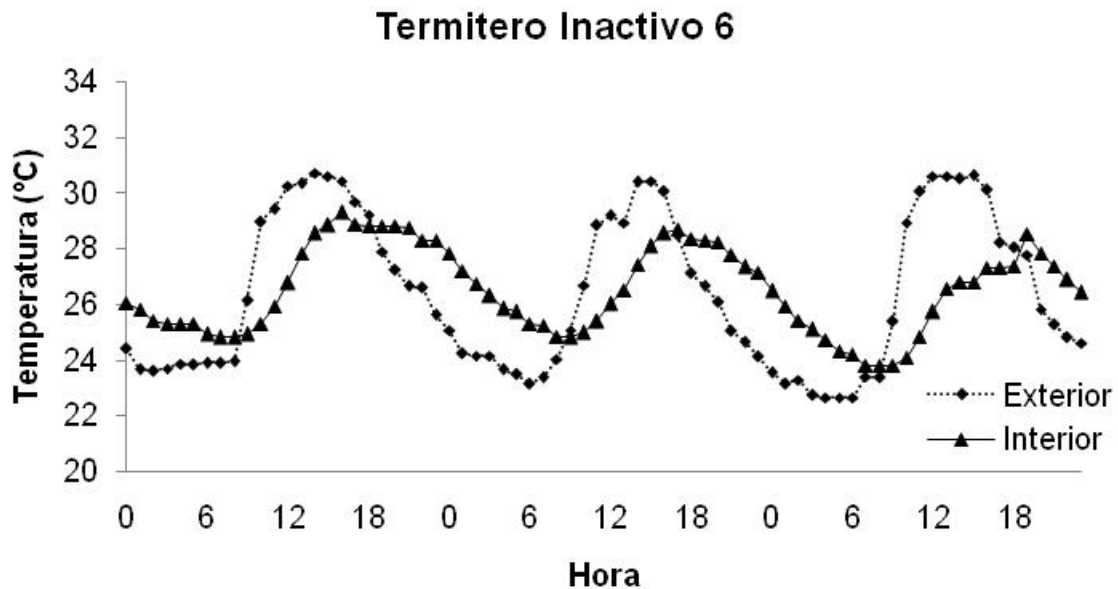
**Figura 12.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 3 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (7-9 octubre 2011).



**Figura 13.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 4 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (28-30 septiembre 2011).

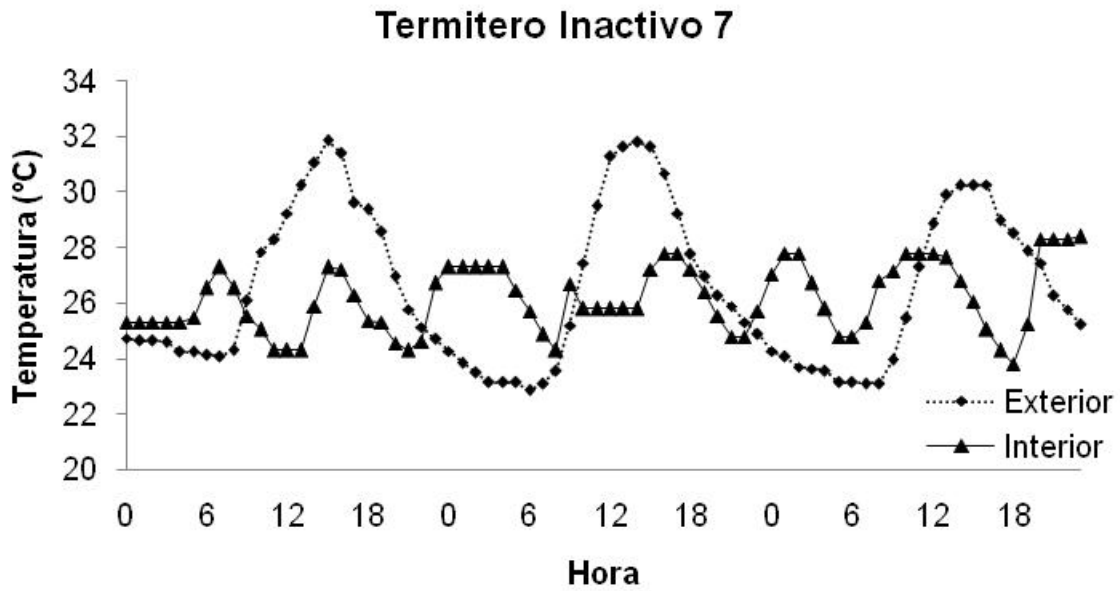


**Figura 14.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 5 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (8-10 agosto 2011).

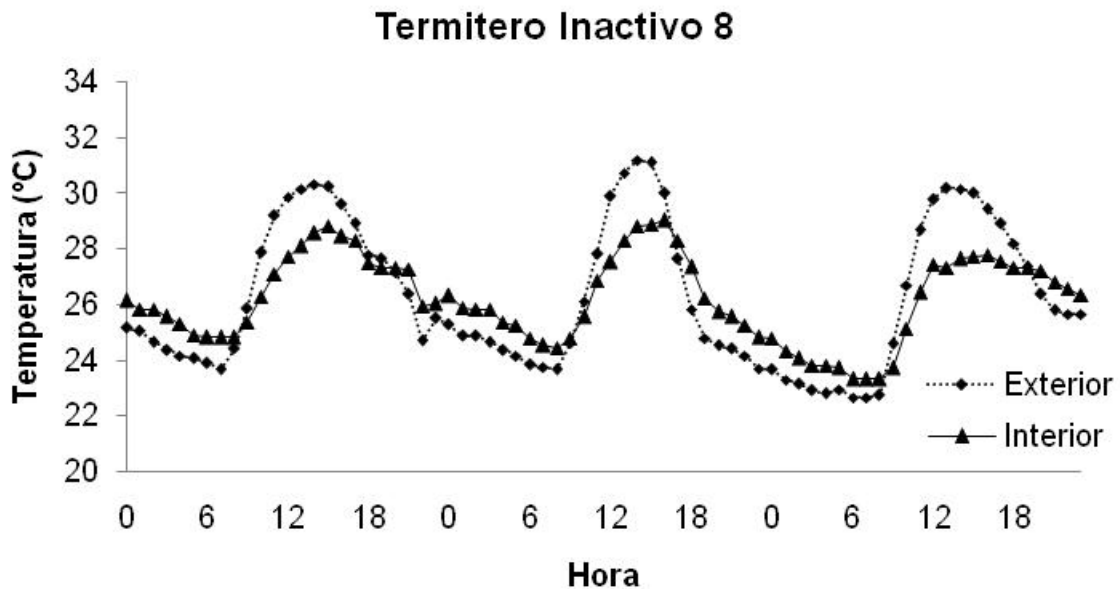


**Figura 15.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 6 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (11-13 agosto 2011).

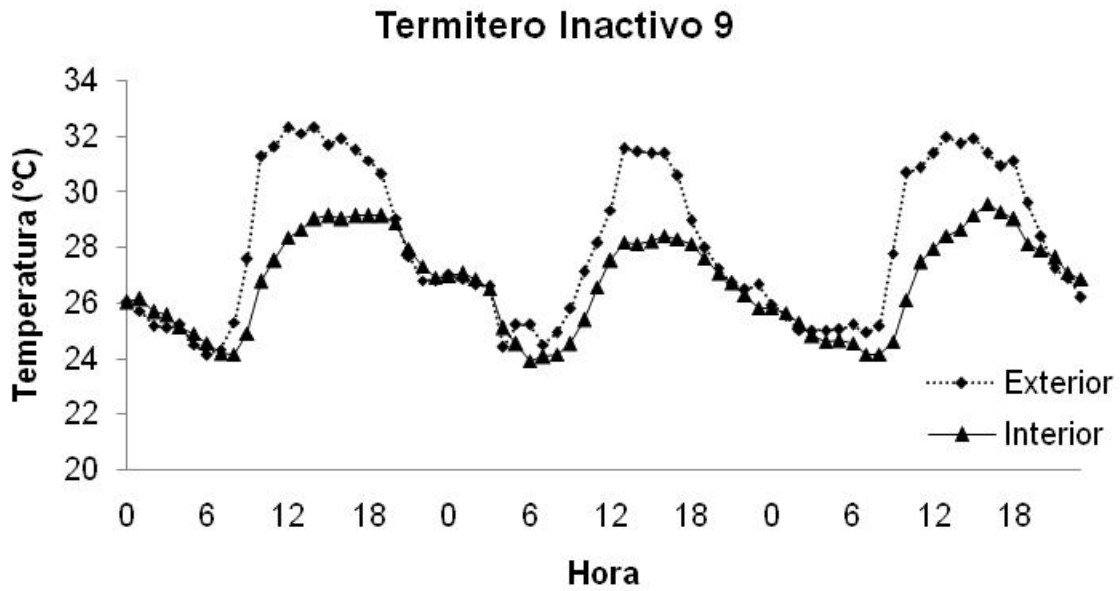




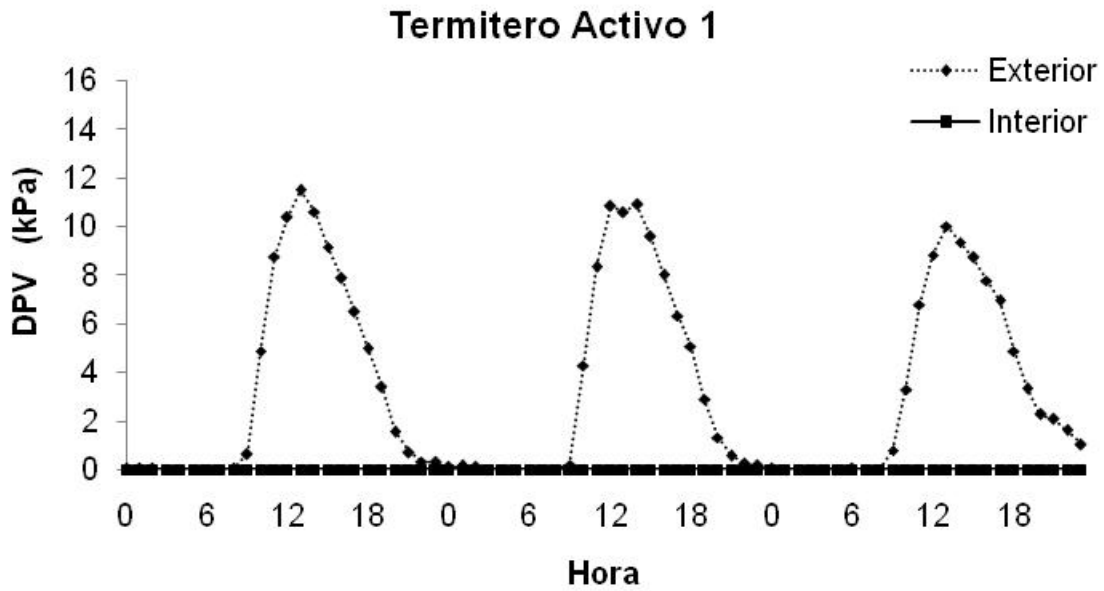
**Figura 16.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 7 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (4-6 agosto 2011).



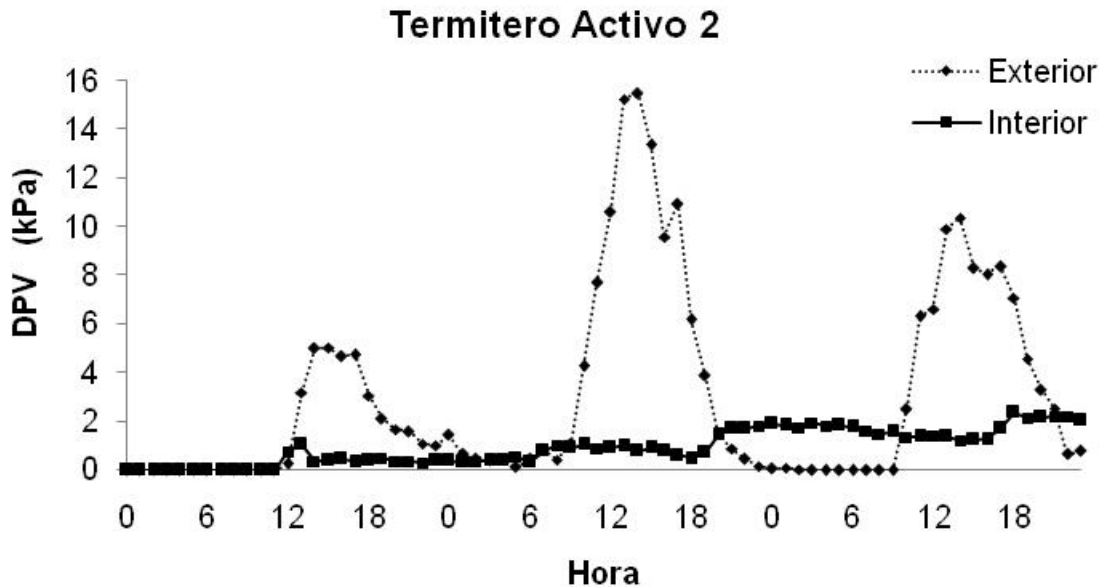
**Figura 17.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 8 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (18-20 septiembre 2011).



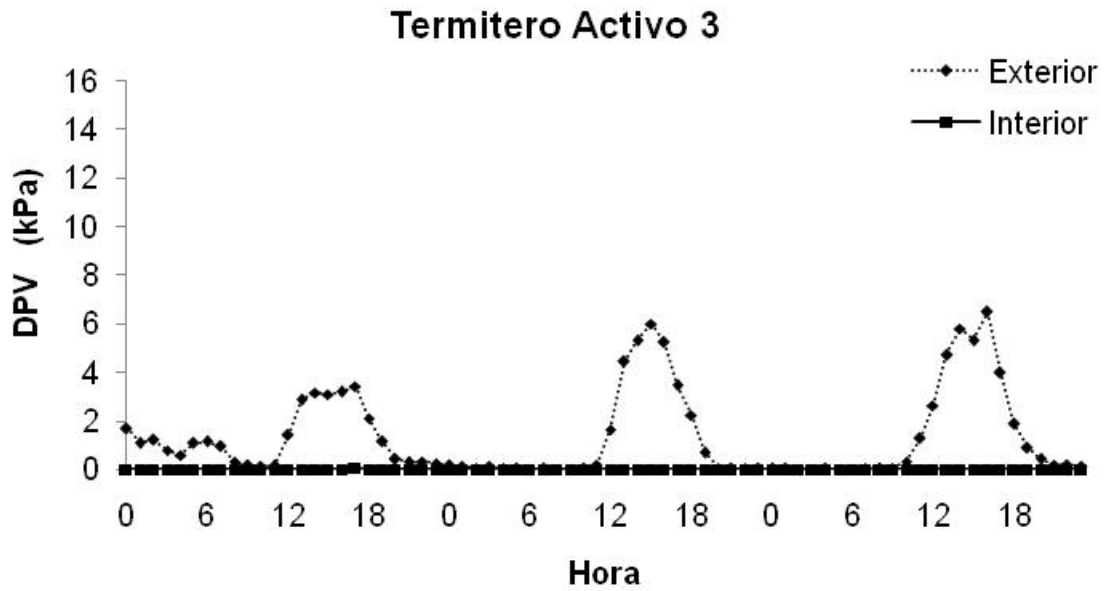
**Figura 18.** Temperatura promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 9 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (8-10 agosto 2011).



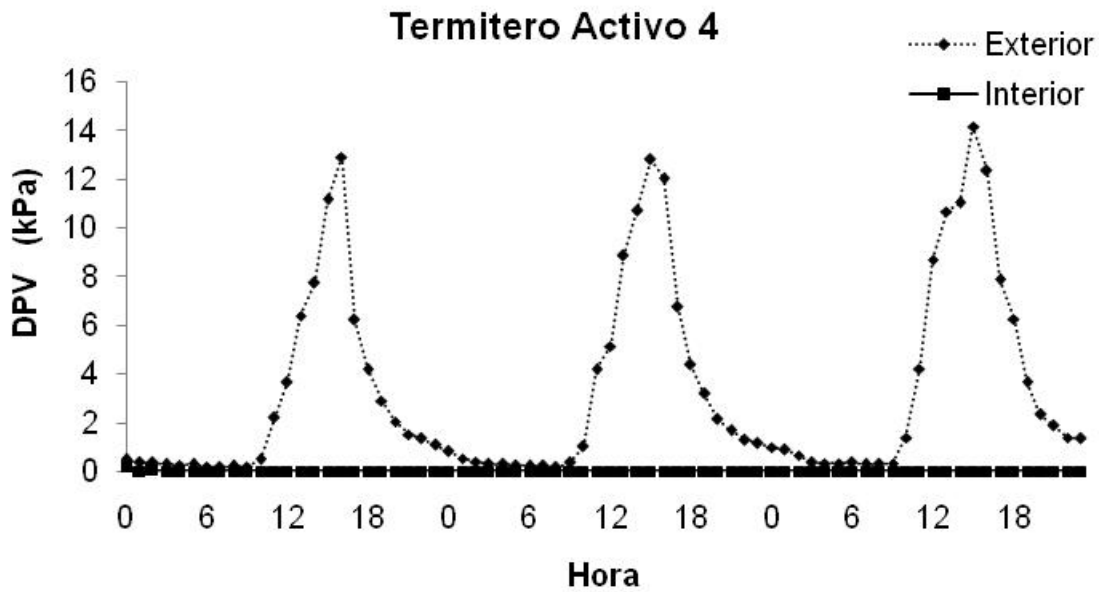
**Figura 19.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 1 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (3-5 octubre 2011).



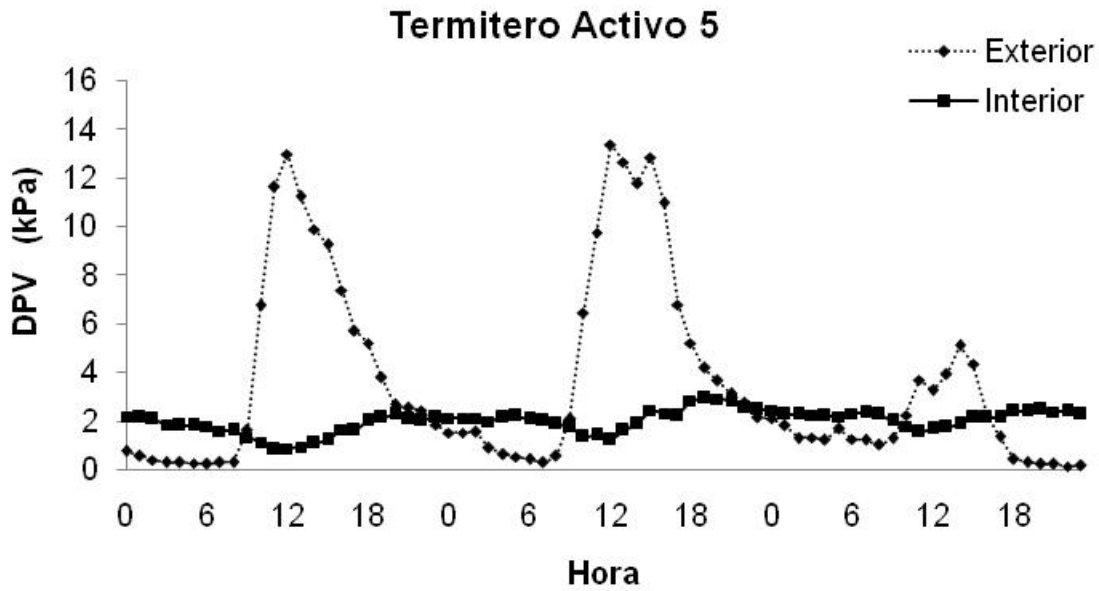
**Figura 20.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 2 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (24-26 septiembre 2011).



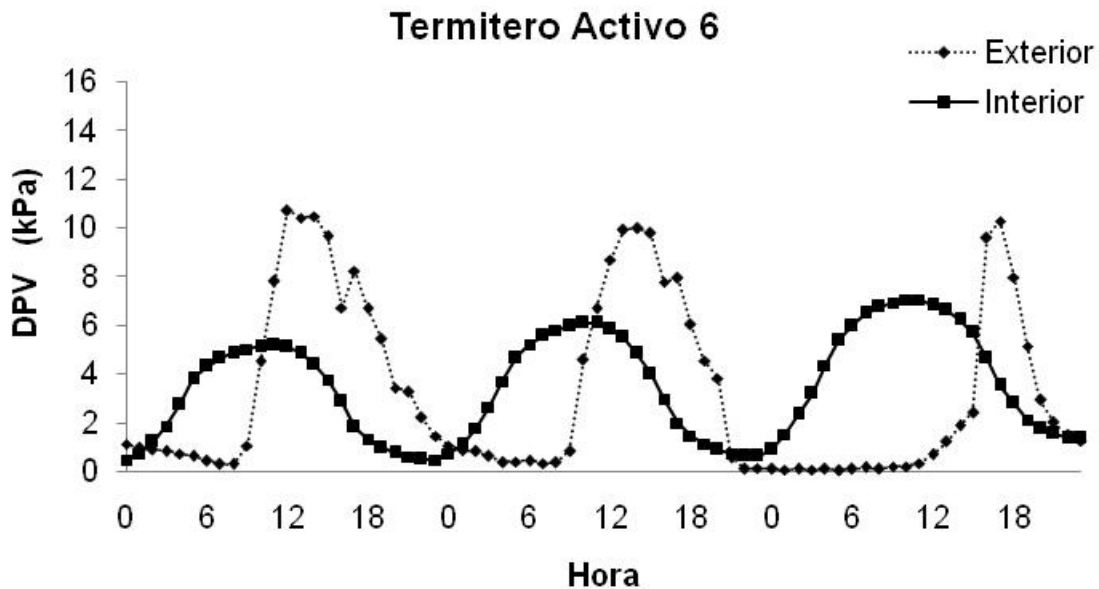
**Figura 21.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 3 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (7-9 octubre 2011).



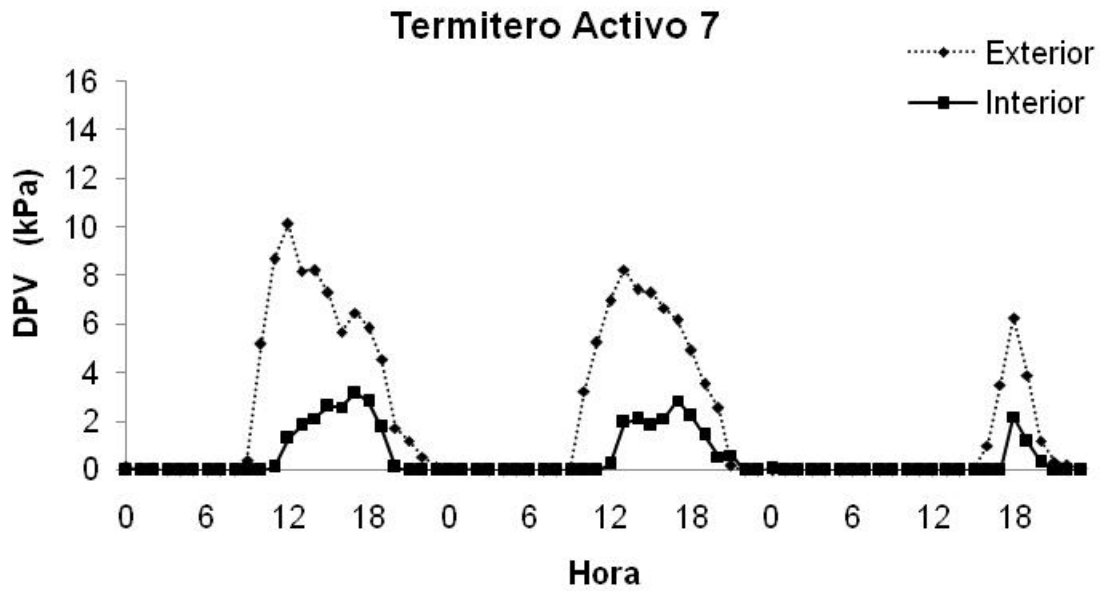
**Figura 22.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 4 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (28-30 septiembre 2011).



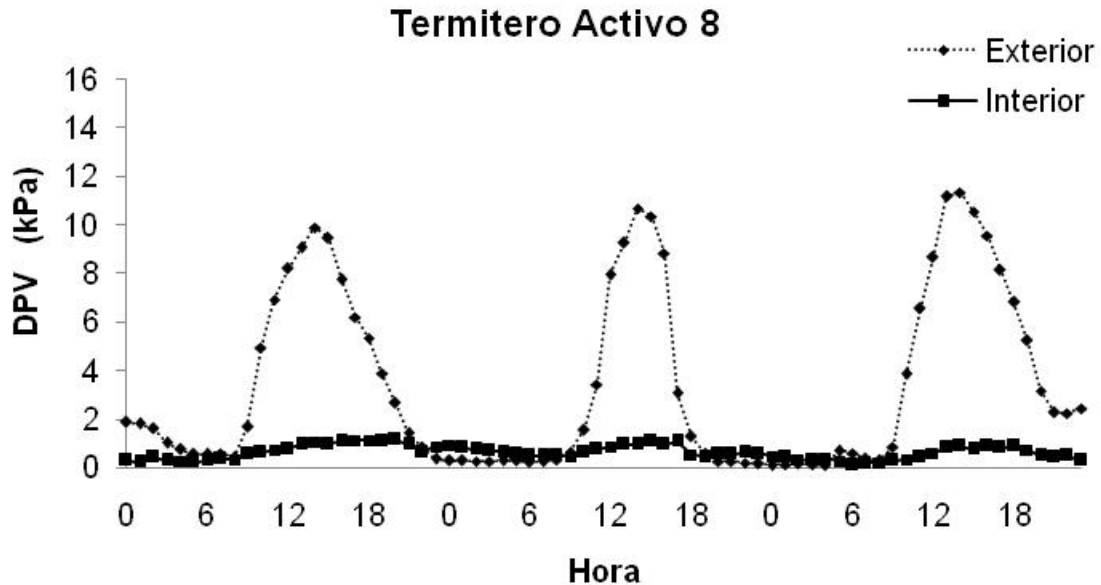
**Figura 23.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 5 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (12-14 septiembre 2011).



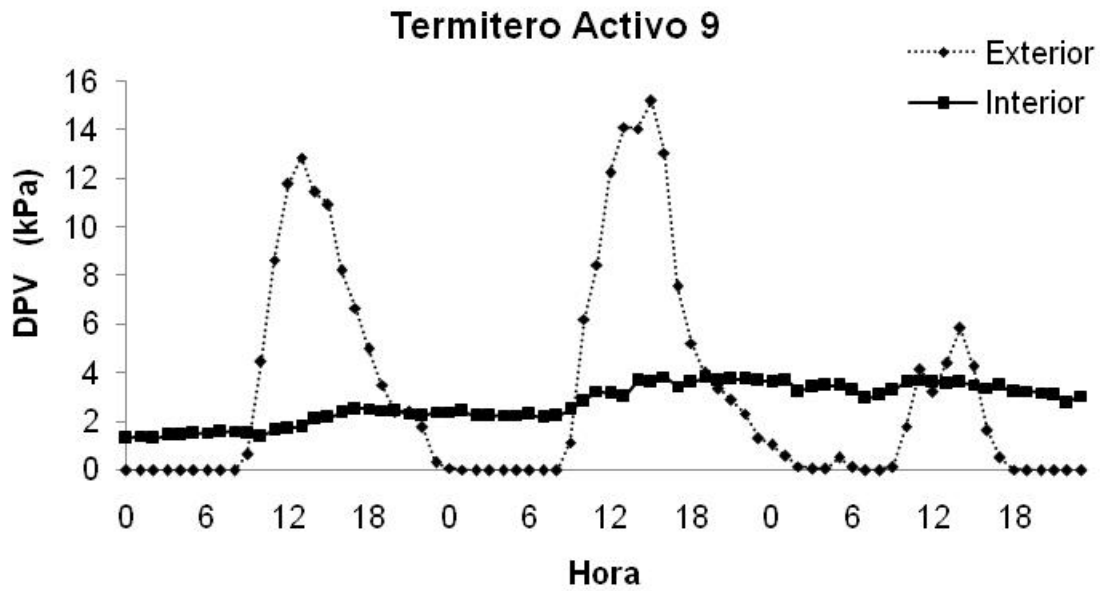
**Figura 24.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 6 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (21-23 septiembre 2011).



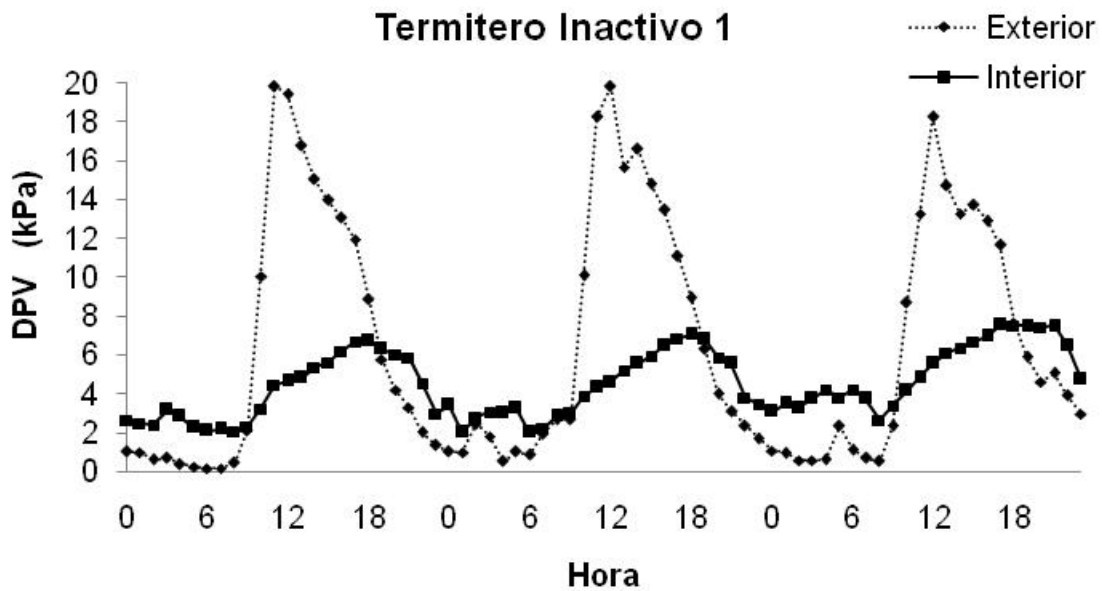
**Figura 25.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 7 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (21-23 septiembre 2011).



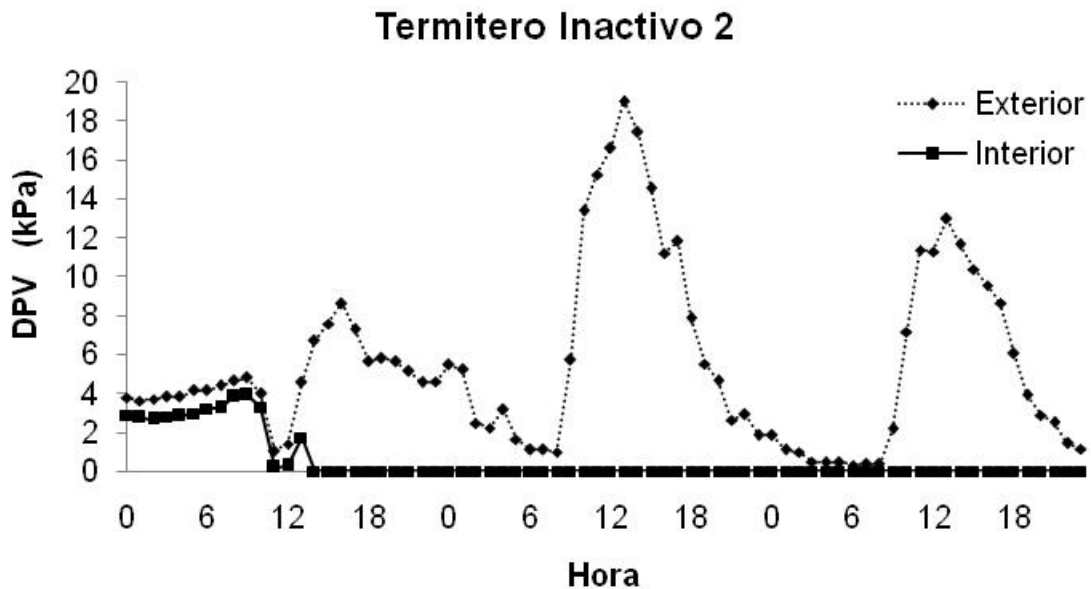
**Figura 26.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 8 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (18-20 septiembre 2011).



**Figura 27.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Activo No. 9 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (12-14 septiembre 2011).

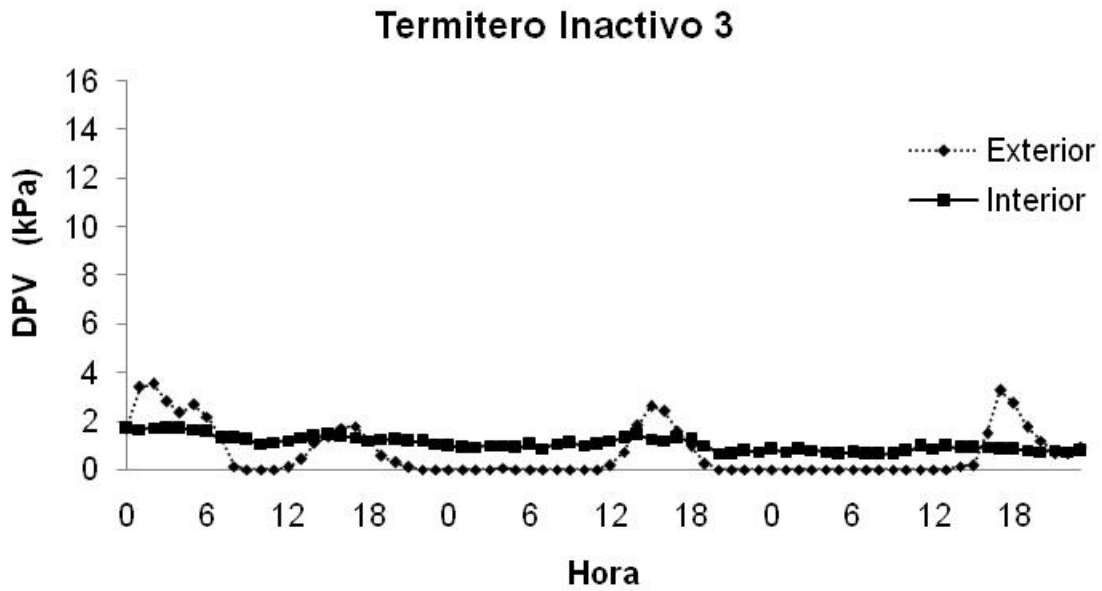


**Figura 28.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 1 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (3-5 octubre 2011).

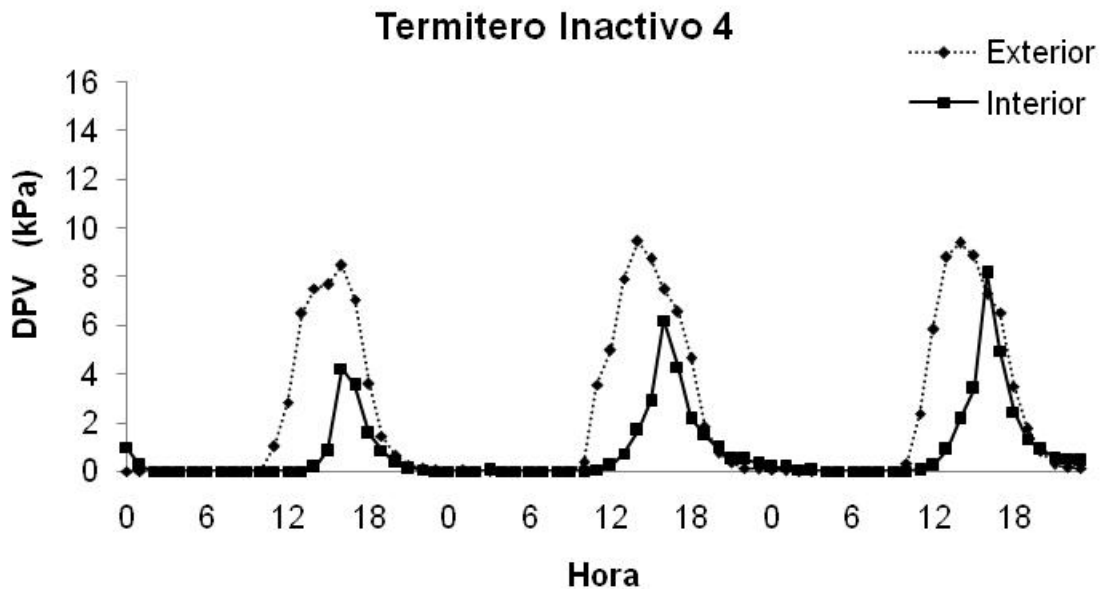


**Figura 29.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 2 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (24-26 septiembre 2011).

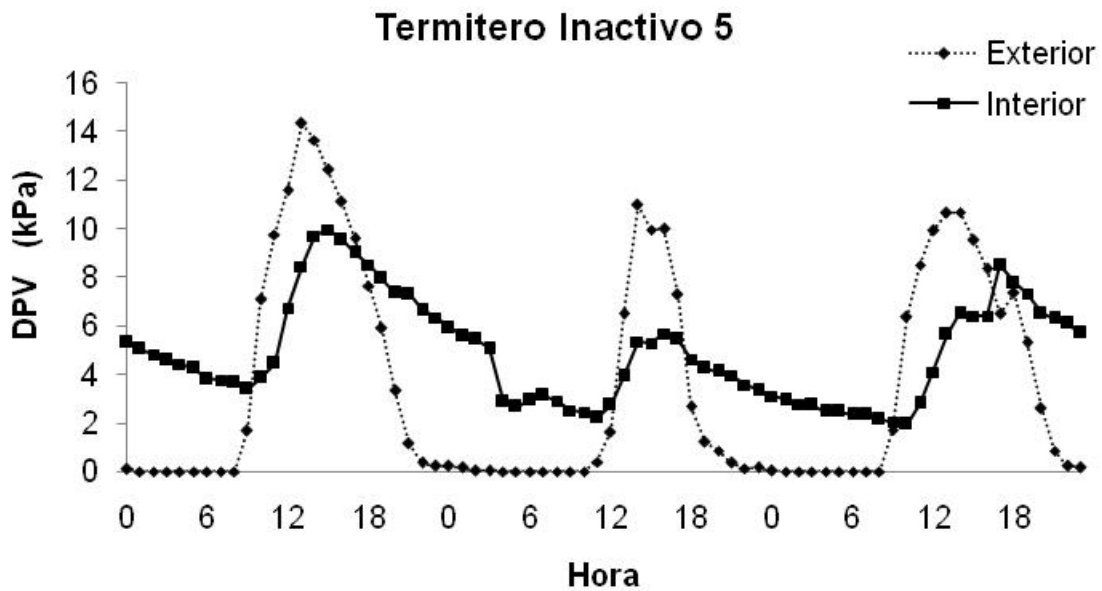




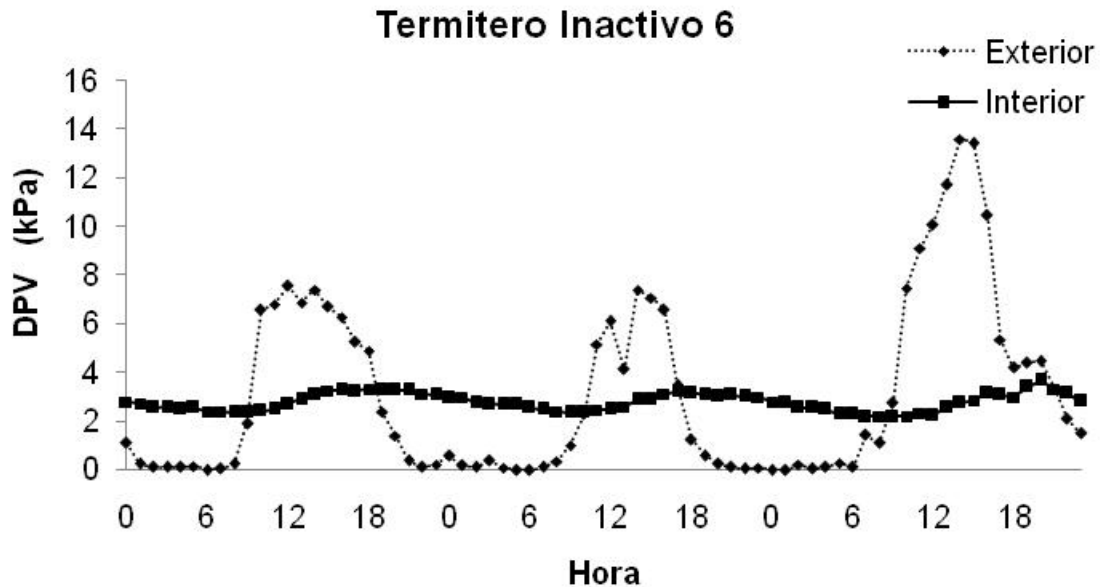
**Figura 30.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 3 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (7-9 octubre 2011).



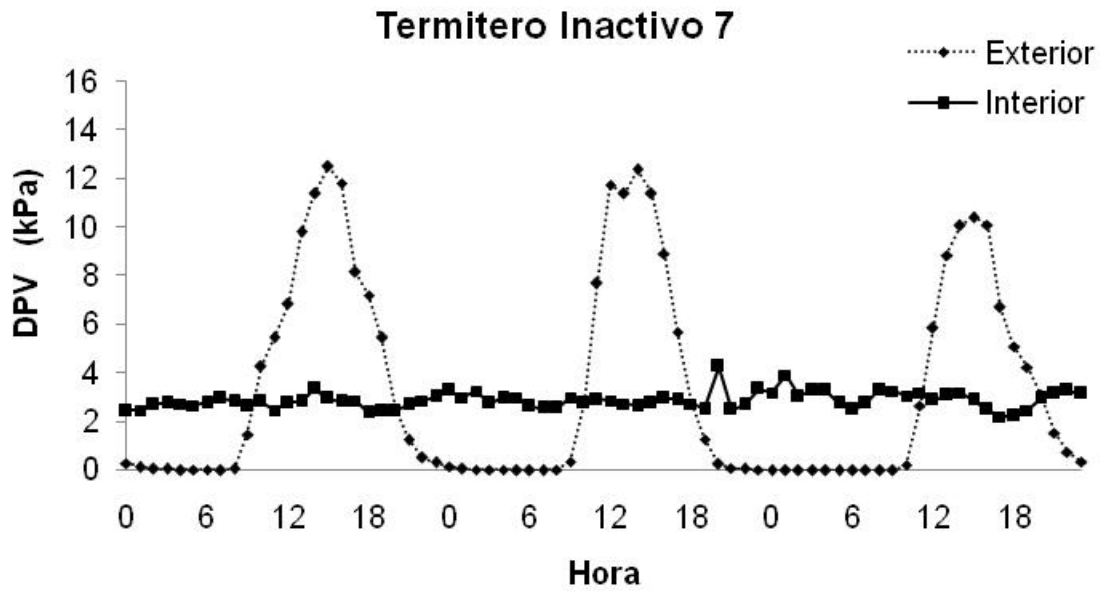
**Figura 31.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 4 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (28-30 septiembre 2011).



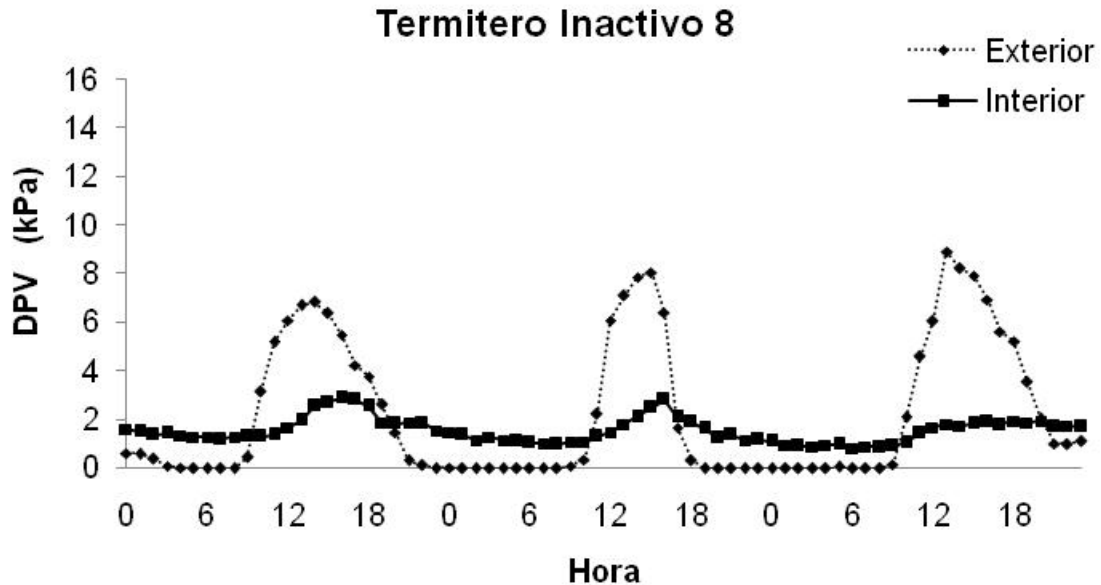
**Figura 32.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 5 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (8-10 agosto 2011).



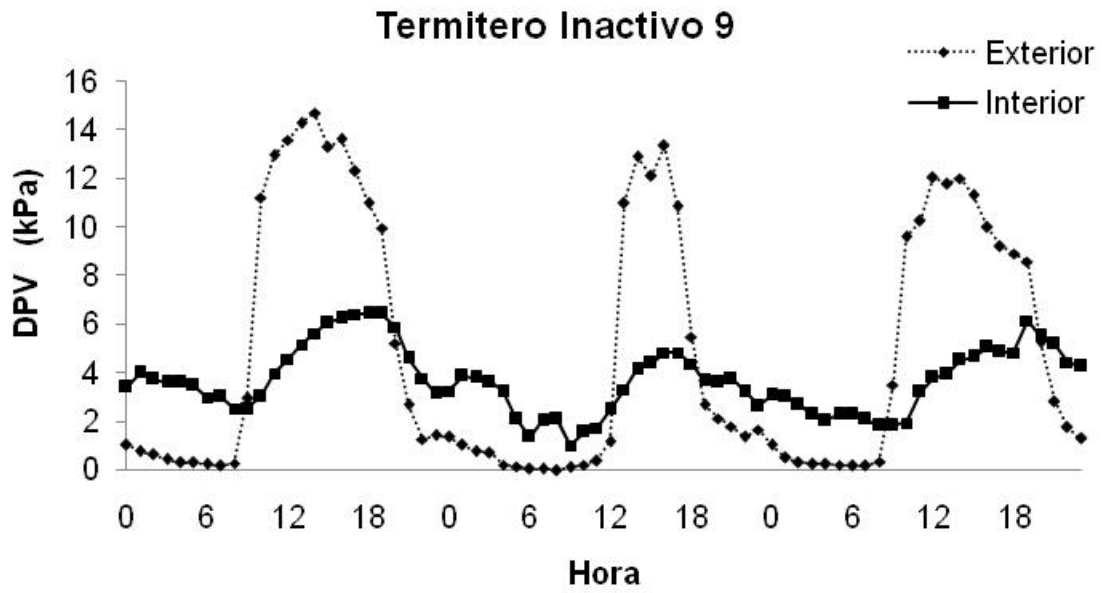
**Figura 33.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 6 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (11-13 agosto 2011).



**Figura 34.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 7 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (4-6 agosto 2011).



**Figura 35.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 8 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (18-20 septiembre 2011).



**Figura 36.** Déficit de Presión de Vapor promedio por hora al interior de la cavidad en el Termitero Inactivo No. 9 así como del exterior inmediato al termitero durante los tres días muestreados. Estación de Biología Chamela (8-10 agosto 2011).