



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

CONTROL CONDUCTUAL DEL
ENSUCIAMIENTO DEL HUEVO EN EL BOBO
DE PATAS AZULES (*Sula nebouxii*)

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGO

PRESENTA

IK RODRÍGUEZ VITE

DIRECTOR DE TESIS

DR. HUGH DRUMMOND





Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Magalli

Para ti, mi flor hermosa,
para ti, mi bella margarita.

AGRADECIMIENTOS

[...] para los que quieren mover el mundo
con su corazón solitario,
los que por las calles se fatigan
caminando, claros de pensamientos;
para los que pisan sus fracasos y siguen;
para los que sufren a conciencia
porque no serán consolados,
los que no tendrán, los que pueden escucharme;
para los que están armados, escribo.

Rubén Bonifaz Nuño

Todo autor serio reconoce que dentro de su obra, grande o pequeña, yace escondida la contribución de numerosas personas. Es importante destacar esto, ya que fueron ellas, las que con sus acciones, o en algunos casos, mera existencia, estimularon en el autor el espíritu creativo y lo impulsaron a mejorar continuamente. Sin embargo, es muy común que este grupo de individuos carezca de la perspectiva adecuada para reconocer el papel que desempeñaron como contribuyentes, o el impacto que sus aportaciones pudieron tener. Debido a esto, se vuelve imperativo que todo ser humano, cuyo quehacer produce resultados dignos de aprecio, se detenga por un instante y genere un espacio donde se reconozca y agradezca, desde lo profundo de su ser, a estas personas. Porque sin ellas, nada de lo creado existiría, o en su defecto, carecería gravemente de sentido. Bajo esta premisa, el presente proyecto contó con una larga lista de nombres, cuya aportación activa o pasiva fue determinante para su inicio, desarrollo y termino. Así que, sin más preámbulo, para todas ellas, con profundo cariño y respeto, este es su espacio:

Quiero agradecer profundamente a mis padres, Rubén Rodríguez y Dora Vite, por el amor, por la confianza y por el apoyo, todos incondicionales. Ustedes me enseñaron lo que es importante en la vida. A si mismo, agradezco a mis hermanos, Ixcheel, Itzman, Karla y Mayela. Por todo lo vivido y por todo lo que vendrá, gracias por darme algo de lo que sentirme orgulloso, siempre estaré para ustedes. A mi tía Irma, por los cuidados y el apoyo. A mi abuela Celerina, por el apoyo.

Agradezco a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM, por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios en Biología. No pude haber tenido una mejor segunda casa. A todos los académicos que me brindaron su conocimiento y apoyo, gracias. De manera especial quiero agradecer a los doctores,

Margarita Canales, Jorge Jiménez, Jorge Ciro y María Félix Ramos, y a la M. en C. Saharay Cruz, por la excelente formación que me brindaron.

Con especial afecto, agradezco a mi director de tesis, el Dr. Hugh Drummond, por su amistad y paciencia estoica; por depositar su confianza en mí y brindarme continuamente su apoyo; por su interés y continua enseñanza. Es todo un placer hacer ciencia con usted. ¡Hasta la victoria!

Gracias al Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM, por ser el nicho de grandes ideas. A sus integrantes Oscar, Santiago, Ilse y Lynna, gracias por sus valiosos comentarios y aportaciones que hicieron esto posible. La sempiterna disponibilidad para ayudar con su experiencia no tiene comparación. Maestra Cristina, por su calidez y estar siempre dispuesta a ayudarme, muchas gracias. Todos son buenas y valiosas amistades.

Quiero agradecer a mi comité de sinodales, las doctoras María Félix Ramos, Ana Contreras y María del Coro Arizmendi, y al Dr. Oscar Sánchez, por sus comentarios e interés en el proyecto.

Gracias a los miembros del Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM, particularmente a la M. en C. Cristina Rodríguez, la Secretaría de Marina-Armada de México, el personal del Parque Nacional Isla Isabel y la siempre generosa comunidad de pescadores del puerto de San Blas, por apoyo logístico brindado, sin el cual la realización del proyecto no hubiese sido posible.

Por último, agradezco a la persona más importante en mi vida y por la cual el presente proyecto tiene razón de ser. Gracias a su apoyo e intervención la meta pudo ser cumplida. Gracias, Magalli, mi compañera de vida. Gracias por tu paciencia y comprensión, sé lo duro que fue. Agradezco cada lágrima que derramaste y cada esfuerzo que realizaste para poder llegar hasta aquí. Esto siempre será nuestro. Infinitas gracias, mi amor.

A todos y cada uno de ustedes, y a aquellos con los que compartí buenos momentos,
Gracias.

ÍNDICE

Resumen.....	6
Introducción.....	7
Ensuciamiento del huevo.....	7
Incubación mediada por las patas.....	8
Bobo de patas azules.....	8
Hipótesis y Predicciones.....	9
Métodos.....	10
Sitio de estudio.....	10
Trabajo en campo.....	10
i) Conducta.....	10
ii) Temperatura del aire.....	11
iii) Estimación de las edades de las puestas.....	11
Análisis estadísticos.....	12
Resultados.....	13
Discusión.....	16
Ensuciamiento del huevo y posición de las patas.....	16
Temperatura del aire y posición de las patas (membranas arriba vs. abajo).....	16
Costos y beneficios de la posición de las patas (membranas arriba vs. abajo).....	19
Referencias.....	20
Apéndice.....	25

RESUMEN

Los huevos del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) se ensucian progresivamente durante la incubación, especialmente durante los primeros días, resultando en un menor contraste visual con el sustrato, y dos beneficios: menos depredación por gaviotas y menos destrucción por conspecíficos. Se infirió que el ensuciamiento representa un camuflaje conductual (el primero registrado en una especie de ave) pero no se identificó la conducta involucrada en la adquisición del camuflaje. El objetivo del estudio actual fue poner a prueba la hipótesis de que, para permitir el ensuciamiento de los huevos a través del contacto con el sustrato, al inicio de la incubación los bobos colocan las membranas de las patas de manera preferencial arriba los huevos, exponiéndolos a la tierra del sustrato. En Isla Isabel, Nayarit, en 23 nidos, durante tres días consecutivos por 6 h diarias, se registró la ubicación de las membranas de las patas con respecto a los huevos (arriba o abajo de ellos) y la hora en que se observó dicha conducta. Además, se registró y promedió la temperatura del aire entre las 07:00 y 19:00 h durante 8 días, otro factor que podría influenciar la incubación, para generar una curva de temperatura del aire esperada. Un GLMM confirmó la predicción: la proporción de tiempo con las membranas arriba de los huevos fue alta durante los primeros cinco días de incubación, y disminuyó gradualmente en los días consecutivos. Sin embargo, una relación significativa entre la colocación de las membranas arriba y temperaturas bajas del aire podría indicar que la colocación también obedece a las necesidades de termorregulación. Es posible que la colocación de las membranas arriba de la puesta funciona en el ensuciamiento y el calentamiento de los huevos simultáneamente.

INTRODUCCIÓN

Ensuciamiento del huevo

Recientemente Mayani-Parás *et al.* (2015) concluyeron que el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) ensucia sus huevos como mecanismo alternativo de camuflaje para disminuir su depredación por gaviotas (*Larus heermanni*) y destrucción por conspecíficos. Con base en análisis descriptivos y uno experimental, mostraron que los huevos de bobo adquieren progresivamente el color del sustrato del nido, lo que los vuelve crípticos; que los huevos son más vulnerables a la pérdida entre los 0-5 días de edad, cuando son más limpios; y que en una colonia de bobos los huevos de gallina sucios son depredados y destruidos con menor frecuencia que los huevos limpios, pudiendo ocurrir lo mismo con los huevos de bobo al ser similares.

El proceso de ensuciamiento del huevo descrito por Mayani-Parás *et al.* (2015) ocurre de forma gradual entre los 0-16 días de incubación. Durante este periodo la proporción manchada del cascarón se incrementa. La variación individual es alta, pero entre los 0-4 días la proporción de suciedad incrementa de forma acelerada, en los siguientes 12 días el proceso ocurre más lento, y después del día 16 se mantiene estable hasta que la incubación finaliza. Dado que la pérdida de huevos en los primeros 16 días disminuye en paralelo al incremento de suciedad, se infirió que la suciedad de los huevos podría contribuir a disminuir la probabilidad de que sean depredados y atacados por conspecíficos.

Mayani-Parás *et al.* (2015) no identificaron alguna conducta involucrada en el ensuciamiento. Sin embargo, la depredación de huevos limpios podría propiciar la evolución de conductas en los bobos que favorezcan el rápido ensuciamiento de los huevos en los primeros días de incubación. Debido a que el ensuciamiento ocurre por la transferencia de componentes del sustrato al huevo, en el presente estudio se propuso que el ensuciamiento se logra colocando las patas del adulto arriba de la puesta durante la incubación.

Incubación mediada por las patas

Durante la incubación las aves regulan los factores que influyen en el desarrollo adecuado del embrión (Drent 1975, Bergstrom 1989). Por ejemplo, para evitar que éste adopte posiciones incorrectas antes de la eclosión, se deforme o se adhiera a las membranas que lo rodean (New 1957, Martínez-Alesón 2003), las aves rotan periódicamente los huevos en el nido usando las patas o el pico (Deeming 2000). Uno de los factores más importantes durante este periodo es el mantenimiento de la temperatura óptima de incubación del huevo (Decuyper y Michels 1992), que en la mayoría de las aves es regulado principalmente con la zona abdominal expuesta y altamente vascularizada conocida como parche de incubación (Lange 1928, Bailey 1952). Al parecer su presencia facilita el intercambio de calor entre el padre y el huevo (Peterson 1955, Drent 1973, Carey 1980, Brummermann y Reinertsen 1992). No obstante, algunas aves como el bobo de patas azules no desarrollan un parche de incubación (Nelson 2003); en su lugar, colocan las patas arriba de los huevos (posicionando las membranas interdigitales en la parte superior y los costados del huevo) o abajo de éstos (observaciones del bobo enmascarado, *Sula dactylatra*, Bartholomew 1966) y cubren el huevo con el abdomen (Nelson 1978, Anderson 1993).

Las membranas interdigitales, que durante la incubación son altamente vascularizadas (Nelson 1978, Morgan *et al.* 2003), probablemente transmiten su calor al huevo (Morgan *et al.* 2003), y podrían facilitar la transmisión del calor del abdomen (Howell y Bartholomew 1962, Drent 1975, Evans 1995, Whittow 2002). Es probable que el calor se transmite eficientemente al huevo cuando las membranas se colocan arriba de éste (Morgan *et al.* 2003, Morgan *et al.* 2004).

Bobo de patas azules

El bobo de patas azules (*Sula nebouxi*) es un ave marina colonial que anida en islas de latitudes tropicales en el este del Océano Pacífico (Nelson 1978). Esta especie anida directamente sobre el suelo, sobre sustratos como tierra, arena o roca (Nelson 1978). Tiene la peculiaridad de no construir un nido; solamente cava una depresión somera en

el sustrato, la cual no forra con ningún material (Castillo-Álvarez *et al.* 1983). Los huevos se sitúan directamente sobre el sustrato. Las patas de la pareja que incuba la puesta también tienden a estar en contacto con el sustrato, permitiendo posiblemente que componentes del mismo se adhieran a las membranas.

Las hembras ponen de 1-3 huevos, con intervalos de 5.2 días (± 1.8 días) entre ellos (Nelson 1978, Castillo-Álvarez *et al.* 1983). Ambos padres se alternan para incubar los huevos durante 41 días (± 1.8 días) (Drummond *et al.* 1986), manteniendo una temperatura promedio de incubación de 36.16 °C (± 0.46 °C) durante todo el periodo (Esparza-Magaña 2017). Los huevos recién puestos presentan una coloración azul claro, producto de una capa de biliverdina, pero a los pocos días se pierde y cambia a blanco (Morales *et al.* 2010). Se ha sugerido que la coloración azul del huevo cumple una función de señalización social, indicando la calidad de la hembra al macho, por lo que entre más azul sea el huevo más similar será la inversión de ambos padres en el esfuerzo de incubación (Morales *et al.* 2010).

La puesta casi siempre es cubierta por al menos uno de los padres, aunque se expone durante los cambios de guardia o cuando el individuo en turno se levanta para defender el nido de depredadores o conspecíficos. En la Isla Isabel, Nayarit, la gaviota parda (*Larus heermanni*) es el principal depredador de huevos de bobo de patas azules (Mayani-Parás *et al.* 2015). Esta ave sobrevuela la colonia del bobo y en ocasiones camina en ella individualmente o en grupos. Cuando detecta un huevo dentro del nido se acerca, y el bobo a veces se levanta para defender el nido, dejando expuestos los huevos. En ese momento la gaviota, u otra gaviota cercana, puede depredar uno de los huevos, agarrándolo con el pico, volando, y finalmente, aterrizando para romperlo y consumirlo.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Debido a la forma de incubación de los bobos, los componentes del sustrato pueden ser transferidos al huevo por las membranas de las patas, por lo que se propuso la hipótesis de que la incubación con las membranas arriba de la puesta funciona para facilitar el ensuciamiento de los huevos. Para probarlo, se tuvo como objetivo demostrar si esta postura es favorecida inmediatamente después de la puesta, cuando los huevos son más limpios y más depredados; y disminuye conforme avanza el periodo de incubación, cuando se ha alcanzado el camuflaje protector.

MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en Parque Nacional Isla Isabel, a 28 km de la costa de Nayarit, a 61.5 km al sureste de las Islas Mariás (21° 50' N-105° 52' O) (Galván-Villa *et al.* 2010). La superficie de 82.1 Ha incluye zonas de bosque tropical caducifolio, pastizal, roca y playa que son usadas como sitio de anidación por el bobo de patas azules (CONANP 2005). La isla presenta un clima sub-húmedo con lluvias durante el verano (clasificación de Köppen). La temporada de lluvias ocurre entre junio y septiembre, y el periodo seco en el invierno y la primavera. La temperatura media mensual es de 22.6 °C durante enero, el mes más frío, y de 30.3 °C durante septiembre, el mes más caluroso (CONANP 2005). El trabajo de campo fue llevado a cabo en la zona de pastizal del Cerro del Faro, durante la temporada de anidación del bobo patas azules, entre marzo 14 y abril 01 de 2016 (año del Niño, NOAA 2016, con anidación muy reducida), cuando los nidos de la zona presentaban únicamente huevos.

Trabajo en campo

Conducta

El registro de la ubicación de las patas de los adultos se realizó del 14 marzo al 01 de abril de 2016, con binoculares Nikon modelo Monarch 5 (10 x 42), en cinco puntos de observación donde era posible observar hasta cinco nidos de manera simultánea. Cada grupo de 4-5 nidos fue observado durante tres días consecutivos por 6 h diarias, de 07:00-09:00 h, 12:00-14:00 h y 17:00-19:00 h, con un total de 18 h/nido. Generalmente los huevos estaban escondidos abajo del padre o madre, pero cada vez que el adulto incubador levantó su cuerpo, exponiendo la puesta y sus patas, se registró si las membranas de las patas se ubicaban arriba o abajo de ella, así como a hora del día. Se registraron un total de 90 ubicaciones de las membranas de las patas en los 23 nidos durante 3 días. En muchos

periodos de observación no se logró identificar el sexo del individuo focal, por lo que no se incluyó sexo en el análisis, y cada nido produjo datos de una pareja como si fuera un solo individuo.

Para permitir que la presencia del observador no interfiriera en la conducta de los bobos, se realizó una habituación de estas aves al observador durante 15 minutos antes del inicio de cada periodo de observación, por lo tanto, en este periodo no se tomaron registros. Cuando hubo cambios de turno de los padres, el registro de conducta se reanudó en cuanto uno de ellos cubrió el nido con el cuerpo.

Temperatura del aire

La temperatura del aire fue medida en la zona del Cerro del Faro durante ocho días consecutivos, del 18 al 25 de marzo de 2016. Se registró cada minuto entre las 07:00 y las 19:00 h, mediante un data logger de temperatura con precisión de 0.1 °C (Madgetech Egg Temp logger). Para evitar efectos de la radiación solar directa y del suelo sobre la medición de la temperatura del aire, el logger se colocó dentro de un escudo de radiación (compuesto de 10 platos de poliestireno de 21.2 cm x 15.6 cm, separados por 2.5 cm entre sí y sostenidos por 4 varillas de acero fijadas al suelo). El dispositivo completo fue colocado en la parte central del Cerro del Faro a un metro de altura del piso, a una distancia estimada de 5-10 metros de los 23 nidos focales. Con estos registros se generó una curva de temperatura del aire esperada, promediando los registros de cada minuto de las 12 horas a través de los 8 días.

Estimación de edades de las puestas

La edad de cada puesta se estimó a partir de la suciedad del cascarón del huevo; en puestas de dos, se tomó el huevo más sucio. Cada huevo fue fotografiado sobre el sustrato del nido en el tercer día de observación con una cámara fotográfica digital (CANON Power Shot G7 de 3648 x 2736 pixeles de resolución, y 2563 colores), entre las 9:00 a las 17:00 h. Las fotografías fueron tomadas desde una altura de 45 cm con un ángulo vertical, bajo luz natural y a la sombra del fotógrafo, siguiendo la metodología de Mayani-Parás *et al.* (2015).

Se utilizó el software ImageJ para cuantificar la proporción de suciedad respecto al área total del huevo. Posteriormente la estimación de edad se basó en la curva de suciedad acumulada calculada por Mayani-Parás *et al.* (2015) a partir de los 109 huevos de edades conocidas que fueron fotografiados durante los meses de febrero y marzo de 2012.

Análisis estadísticos

Para conocer la influencia de la edad de la puesta sobre la forma de incubación (con las membranas arriba o abajo de los huevos; variable binomial), controlando por los posibles efectos de la temperatura ambiental, se construyó un Modelo Lineal Generalizado Mixto (GLMM por sus siglas en inglés) con distribución binomial y función de enlace logarítmica (Crawley 2003). Las variables independientes fueron la edad de la puesta y la temperatura del aire esperada. Dado que algunos nidos produjeron más de un registro de la forma de incubación (registros por puesta $\bar{x} = 3.9$, rango = 6, $n = 23$ nidos, $DE = 1.7$), la identidad del nido se incluyó como factor aleatorio. Para evitar la sobreparametrización del modelo, se comparó el modelo saturado con un modelo que excluía una a una las dos variables de interés ($P < 0.05$), para obtener el cambio en el coeficiente de verosimilitud asociado a cada modelo (Crawley 2005), quedando ambas variables dentro del modelo saturado. El GLMM fue realizado en el ambiente computacional R, versión 3.3.0 (R Development Core Team 2016), utilizando la interfase RStudio (RStudio 2016) y los paquetes Matrix, MASS y lme4.

RESULTADOS

Las edades estimadas de las 23 puestas en el primer día de observación variaron entre 0 y 30 días (\bar{x} = 7.6 días, DE = 8.4 días) (Apéndice). El aire en la zona del Cerro del Faro tuvo una fluctuación alta durante el día, alcanzando una temperatura media máxima de 33.0 °C durante las horas del mediodía (11:00-13:00 h) y una temperatura media mínima de 22.5 °C a primera hora del día (07:00 h) (Figura 1).

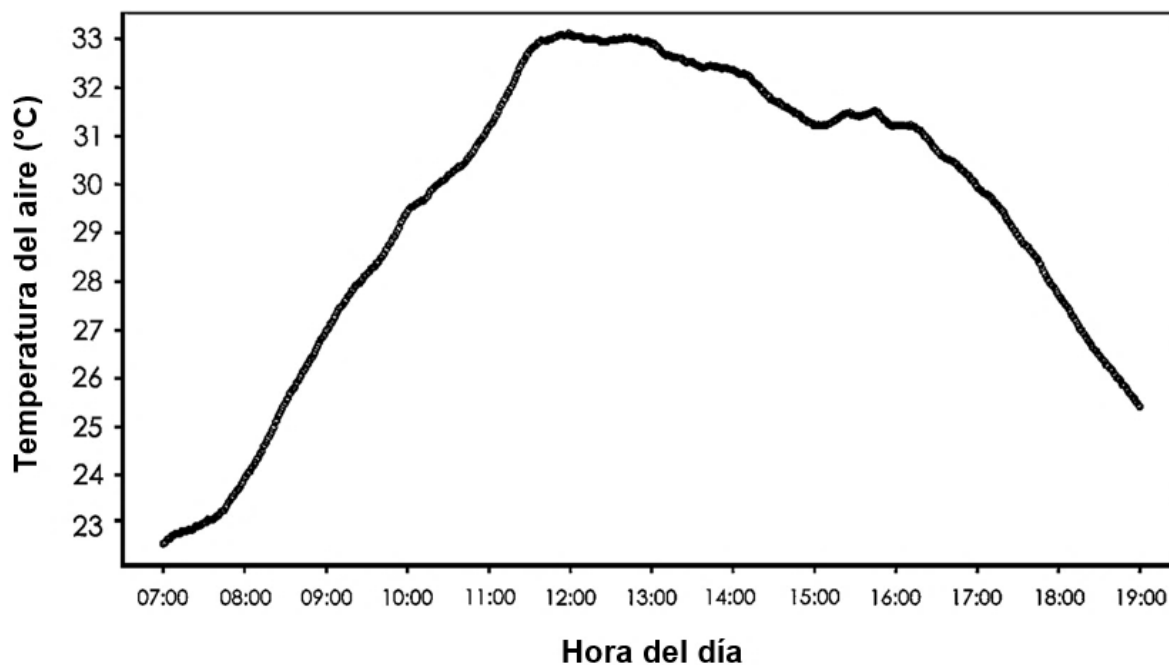


Figura 1. Variación de la temperatura del aire (°C) en la zona del Cerro del Faro. La temperatura se midió cada minuto durante ocho días consecutivos entre las 07:00 y las 19:00 h. Cada punto representa el promedio de ocho días de registro.

Se encontraron efectos significativos de la edad de la puesta y la temperatura del aire esperada sobre la ubicación de las patas (Tabla 1).

Tabla 1. Modelo GLMM final, examinando el efecto de la edad de la puesta y la temperatura del aire esperada en la forma de incubación (patas arriba o abajo de la puesta, n = 23).

Factor	Estimado	Error estándar	Valor de P
Edad de la puesta	-0.08481	0.03571	0.017562
Temperatura del aire esperada	-0.54463	0.14184	0.000123

Por otra parte, los bobos colocaron las patas arriba de los huevos con mayor frecuencia cuando la temperatura del aire fue fresca ($< 27\text{ }^{\circ}\text{C}$), entre las 07:00-09:00 h y las 18:00-19:00 h, correspondiendo a las primeras y últimas horas del día; esta frecuencia disminuyó cuando la temperatura del aire fue alta, durante las horas del mediodía ($> 30\text{ }^{\circ}\text{C}$, entre las 11:00-17:00 h) (Figura 2).

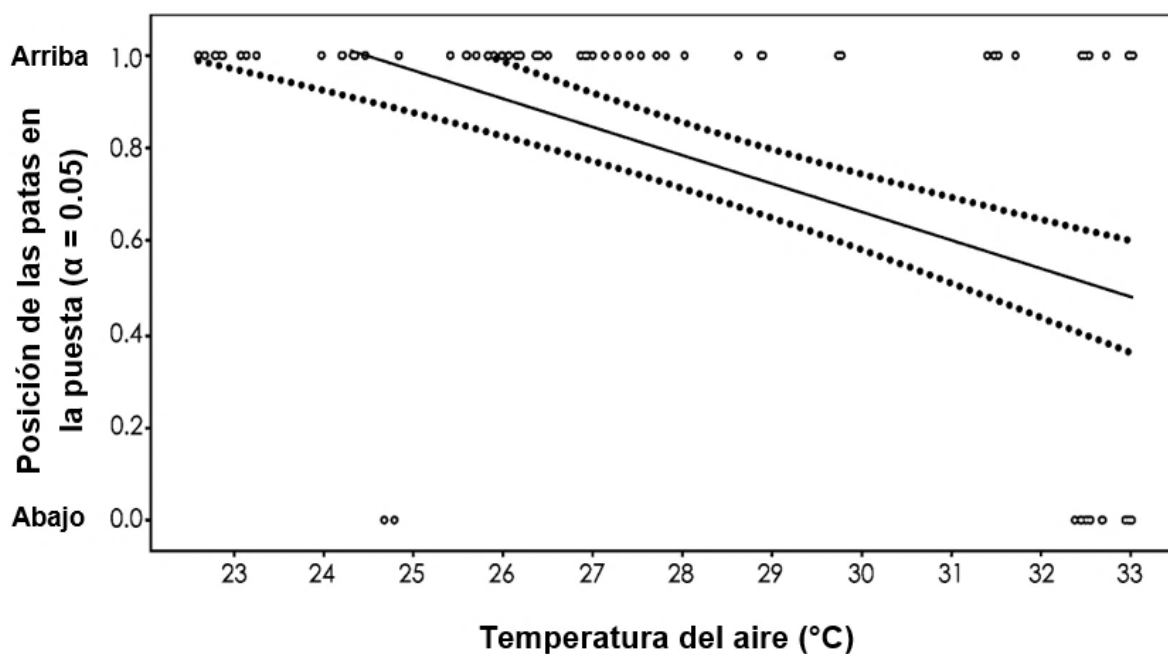


Figura 2. Correlación de la temperatura del aire esperada y la posición de las patas en la puesta durante la incubación. Las líneas punteadas muestran los intervalos de confianza ($\alpha < 0.05$) (n = 90 registros).

Según lo predicho, durante los primeros cinco días de incubación, la frecuencia de colocación de las patas arriba de la puesta fue más alta (88.9% de las observaciones, n = 63 registros). Entre los días 6 y 16, esta frecuencia disminuyó (a 42.9% de las observaciones, n = 7 registros), para casi desaparecer entre el día 25 al 30, del periodo de 41 días de incubación (Figura 3).

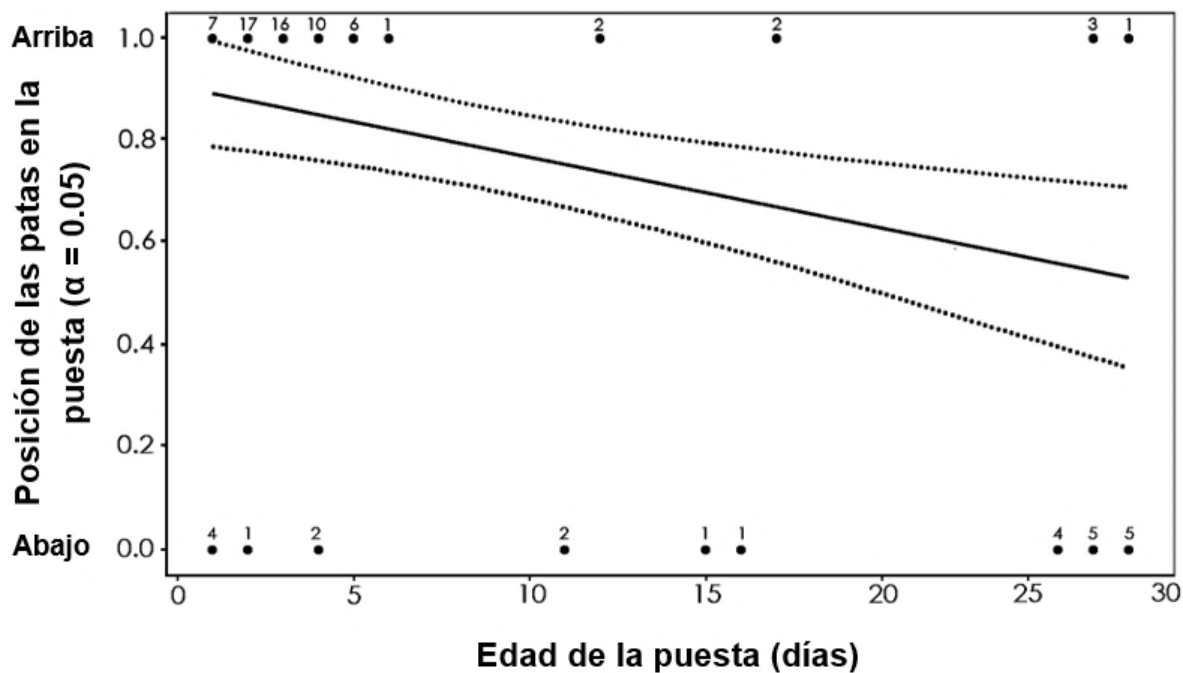


Figura 3. Correlación de la edad de la puesta y la posición de las patas en la puesta durante la incubación (arriba vs. abajo). Las líneas punteadas muestran los intervalos de confianza ($\alpha < 0.05$). El número de observaciones se muestra en cada punto (n = 90 registros).

DISCUSIÓN

Los resultados confirman que los bobos tienen mayor tendencia de colocar las patas arriba de la puesta al inicio del periodo de incubación, cuando los huevos son más limpios. Además, revelan que lo hacen cuando la temperatura del aire es relativamente fresca, durante las primeras y las últimas horas del día.

Ensuciamiento del huevo y posición de las patas

Los bobos colocan sus membranas arriba durante los primeros días de incubación, colocando las patas arriba del huevo entre los 0-5 días de edad (88.9% de las observaciones). La frecuencia fue sustancialmente menor entre los días 6 y 16 de incubación (42.9% de las observaciones). Este patrón confirma nuestra predicción de mayor colocación de las membranas arriba en los primeros días del periodo de incubación, apoyando la hipótesis de que el ensuciamiento de los huevos se logra colocando las membranas arriba cuando los huevos son más limpios y más fácilmente detectados por las gaviotas pardas. La estructura del cascarón probablemente favorece el ensuciamiento, ya que los huevos del bobo de patas azules presentan una capa externa y absorbente de cristales de carbonato de calcio (Tullet 1984), lo que permite que los huevos se ensucien en contacto con el sustrato del nido. Por lo tanto, se infiere que tanto la colocación de las patas arriba que permite el contacto entre el cascarón y el sustrato, como la microestructura del cascarón podrían funcionar para acelerar la adquisición de camuflaje protector.

Temperatura del aire y posición de las patas (membranas arriba vs. abajo)

El mantenimiento de la temperatura óptima de la puesta es de gran importancia para cualquier ave (Deeming 2002). Puesto que la alta variabilidad térmica del aire en el sitio de estudio presenta un reto para los bobos durante la incubación, y la temperatura ambiental suele afectar la conducta de incubación de las aves (Conway y Martin 2000a, Conway y Martin 2000b), seguramente en el bobo de patas azules han evolucionado conductas que le permiten

regular la temperatura de la puesta durante eventos cálidos y fríos. Diversos estudios demuestran que las aves marinas tropicales modifican la conducta de incubación en función de la temperatura ambiental (Bartholomew *et al.* 1953, Howell y Bartholomew 1961, Howell y Bartholomew 1962, Drent *et al.* 1970, Bartholomew y Dawson 1979, Evans 1989). Por ejemplo, el bobo enmascarado (*Sula dactylatra*), el bobo de patas rojas (*Sula sula*) y el alcatraz del Cabo (*Sula capensis*) muestran repertorios que incluyen el aleteo gular, posturas de incubación en oposición al sol, y elevación de escapulares, que favorecen la pérdida de calor corporal durante condiciones térmicas altas en el día ($> 30\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Howell y Bartholomew 1962, Bartholomew 1966, Cooper y Siegfried 1976). En nuestro estudio, cuando la temperatura del aire fue fresca ($< 27\text{ }^{\circ}\text{C}$, entre las 07:00-09:00 h y las 18:00-19:00 h), fue mayor la tendencia de los bobos de colocar las patas arriba de los huevos; y cuando la temperatura del aire fue alta ($> 30\text{ }^{\circ}\text{C}$, entre las 11:00-17:00 h), las patas fueron colocadas preferentemente abajo de éstos. Es probable que la ubicación de las membranas arriba o abajo de la puesta tenga efectos en el mantenimiento de la temperatura de incubación ($36.16\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.46\text{ }^{\circ}\text{C}$, Esparza-Magaña 2017) y la temperatura del adulto que incuba.

Posiblemente, al colocar las patas arriba de la puesta los bobos le transfieran más calor. Algunos estudios han explorado la transferencia de calor de las membranas de las patas al huevo en aves marinas, revelando que son una fuente térmica importante para la puesta durante la incubación. Teniendo este objetivo, Morgan *et al.* (2003) registraron el aporte individual de calor a la puesta de las patas y el abdomen en el bobo de Nazca (*Sula granti*). Encontraron que la temperatura de las patas es de $40.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante la incubación, y cuando las patas son colocadas arriba del huevo, éste se mantiene por arriba de los $28.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, mientras que la temperatura ambiental nunca excede los $26.6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Por otra parte, Hart *et al.* (2016) a través de imágenes térmicas, observaron que en el rabijunco de cola blanca (*Phaethon lepturus*) la temperatura de las patas es de $36.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante la incubación. Al colocar las patas arriba de la puesta, éstas logran mantener la superficie del huevo en $37.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, mientras que la temperatura ambiental nunca excede los $32.7\text{ }^{\circ}\text{C}$. En el bobo de patas azules también, la temperatura de las patas podría ser más alta que la temperatura del aire. Por lo tanto, si los bobos colocan las patas arriba de la puesta preferencialmente cuando la temperatura del aire es más baja ($< 27\text{ }^{\circ}\text{C}$), la temperatura de incubación podría mantenerse estable.

Colocar las patas arriba de la puesta podría facilitar tanto el ensuciamiento como la transferencia de calor al huevo en el bobo de patas azules. Sin embargo, la frecuencia con la que los bobos incubaron de esta manera disminuyó

cuando la temperatura del aire fue alta ($> 30\text{ }^{\circ}\text{C}$, entre las 11:00-17:00 h), y posterior al día 5 de incubación. Esto parece indicar que incubar con las patas abajo de la puesta podría tener un efecto en la termorregulación o algún otro proceso fisiológico del huevo, o la termorregulación o gasto energético del padre.

Se observó que bajo condiciones de temperaturas altas (temperatura del aire $> 30^{\circ}\text{C}$) los bobos de patas azules levantaron el cuerpo, exponiendo la puesta, frecuentemente con las patas abajo de ella. En el adulto, esta conducta permite la pérdida de calor corporal por evaporación cutánea de agua y enfriamiento del abdomen (Howell y Bartholomew 1962, Bartholomew 1966, Marder y Ben-Asher 1983, Ward 1990, Downs y Ward 1997). Sin embargo, es posible que también evite que el huevo se sobre caliente. Al levantar el cuerpo, el adulto deja de transferir calor del abdomen al huevo, y crea un espacio entre el abdomen y la puesta por donde pueden circular corrientes de aire, propiciando la pérdida de calor del huevo por conducción (Boleli *et al.* 2016, Botero-Delgadillo *et al.* 2017). Al colocar las patas abajo de la puesta a medio día, es posible que el calor del huevo se pierda por conducción al sustrato desde las patas (Grant 1982). Una conducta similar se ha observado en el albatros de Laysan (*Diomedea immutabilis*) y el albatros de patas negras (*Diomedea nigripes*), donde el sustrato abajo de las aves que incuban es relativamente más fresco que la temperatura de las patas y del huevo ($31.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, $36.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $36.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ respectivamente), ya que se protege del sol. Esta diferencia de temperaturas permitiría que el calor del huevo fluyera a las patas, y finalmente al sustrato (Howell y Bartholomew 1961).

Alternativamente, la disminución de la frecuencia con la que los bobos incubaron con las patas arriba de la puesta podría deberse al control de gases al interior del huevo, ya que durante la incubación ocurre un intercambio de gases (entrada de O_2 y salida de CO_2 y H_2O) entre el medio interno y externo del huevo a través de los poros del cascarón (Ar *et al.* 1974, Ar y Rahn 1978, Ar y Rahn 1980, Rahn y Hammel 1982, Tullet 1984, Boersma y Rebstock 2009). Este proceso es crítico para el desarrollo adecuado del embrión y es regulado por la micro estructura del cascarón y la conducta parental (Rahn *et al.* 1977, Rahn y Rokitka 1987, Massaro y Davis 2005, Mortola 2009, Portugal *et al.* 2014). Sin embargo, estudios anteriores han demostrado que reducir el intercambio de gases por la obstrucción de los poros con suciedad o algún otro material puede tener un efecto negativo en el desarrollo y sobrevivencia del embrión (Board y Perrott 1979, Board 1982, Verbeek 1984, Walsh *et al.* 1995). Cuando los bobos colocan las patas arriba del huevo cubren una proporción del cascarón con las membranas. Es probable que en esta posición ocurra un bloqueo

mecánico de los poros, y si esta situación prevaleciera, el área de intercambio de gases podría reducirse significativamente, comprometiendo el desarrollo embrionario. Al colocar las patas abajo de la puesta, los poros mantienen contacto con el aire del medio externo, permitiendo el flujo de los gases.

Costos y beneficios de la posición de las patas (membranas arriba vs. abajo)

En la incubación de los bobos parece no haber un *trade-off* entre reducir el riesgo de depredación del huevo y calentarlo, en contraste con otras especies de aves (Westmoreland 2007, Lomas *et al.* 2014, Amat *et al.* 2017). Mas bien, los bobos aumentan la incubación con las membranas arriba cuando es importante ensuciar o calentar la puesta y la disminuyen en otros contextos. Los beneficios de incubar con las membranas abajo de la puesta se desconocen, pero los resultados sugieren que podrían incluir la adecuada termorregulación e intercambio de gases del huevo, o tal vez la termorregulación o un menor gasto energético del padre durante la incubación.

En este estudio no se incluyeron registros de temperatura del huevo, patas y sustrato, para realizar asociaciones más precisas, por lo que sería conveniente llevar a cabo un estudio donde se compruebe mediante experimentación, si huevos incubados con las patas arriba se ensucian más; y si los ascensos y descensos en la temperatura de las patas y el sustrato modifican la forma de incubación.

REFERENCIAS

- Amat, J. A., Gómez, J., Liñán-Cembrano, G., Rendón, M. A. y Ramo, C. 2017. Incubating terns modify risk-taking according to diurnal variations in egg camouflage and ambient temperature. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 71: 72.
- Anderson, D. J. 1993. Masked Booby (*Sula dactylatra*). - En: Poole and F. Gill, (ed), *The birds of North America*. American Ornithologists' Union, Philadelphia.
- Ar, A., Paganelli, C. V., Reevers, R. B., Green, D. G. y Rahn, H. 1974. The avian egg: water vapor conductance, shell thickness and functional pore area. - *Condor*. 76: 153-158.
- Ar, A. y Rahn, H. 1980. Water in the avian egg: overall budget of incubation. - *American Zoologist*. 20: 373-384.
- Ar, A. y Rahn, H. 1978. Interdependence of gas conductance, incubation length and weight of the avian egg. En: *Respiratory Function in Birds, Adult and Embryonic*, edited by J. Piiper. Berlin, Springer, pp. 227-238.
- Bailey, R. E. 1952. The incubation patch of passerine birds. - *Condor*. 54: 121-136.
- Bartholomew, G. A. 1966. The role of behavior in the temperature regulation of the masked booby. - *COS*. 68: 523-535.
- Bartholomew, G. A. y Dawson, W. R. 1979. Thermoregulatory behavior during incubation in Heermann's Gulls. - University of Chicago Press. 52: 422-437.
- Bartholomew, G. A., Dawson, W. R. y O'Neill, E. J. 1953. A field study of temperature regulation in young white pelicans, *Pelecanus erythrorhynchos*. - *Ecology*. 34: 554-560.
- Bergstrom, P. W. 1989. Incubation temperatures of Wilson's Plovers and Killdeers. - *Condor*. 91: 634-641.
- Board, R. G. 1982. Properties of avian egg shells and their adaptive value. - *Biol. Rev.* 57: 1-28.
- Board, R. G. y Perrott, H. R. 1979. Vaterite, a constituent of the eggshells of the nonparasitic cuckoos *Guira guira* and *Crotophaga ani*. - *Calcif. Tissue Int.* 29: 93-69.
- Boleli, I. C., Morita, V. S., Matos, J. B., Thimotheo, M. I. y Almeida, V. R. 2016. Poultry Egg Incubation: Integrating and Optimizing Production Efficiency. - *Brazilian Journal of Poultry Science*. 1-16.
- Botero-Delgadillo, E., Orellana, N., Serrano, D., Poblete, Y. y Vásquez, R. A. 2017. Interpopulation variation in nest architecture in a secondary cavity-nesting bird suggests site-specific strategies to cope with heat loss and humidity. - *The Auk*. 134: 281-294.

- Brummermann, M. y Reinertsen, R. E. 1991. Adaptation of homeostatic thermoregulation: comparison of incubating and non-incubating Bantam hens. - *J Comp Physiol B*. 161: 133-140.
- Carey, C. 1980. The ecology of avian incubation. - *BioScience*. 30: 819-824.
- Castillo-Alvarez, A., Chávez-Peón y Hoffmann-Pinter, C. 1983. Ecología Reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, en la Isla Isabel, Nay. Tesis de Licenciatura en conjunto, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cooper, J. y Siegfried, W. R. 1976. Behavioural responses of young Cape Gannets *Sula capensis* to high ambient temperatures. - *Mar Behav Physiol*. 3:211-220.
- CONANP. 2005. Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Isla Isabel. México, pp. 33-36.
- Conway, C. J. y Martin, T. E. 2000a. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. - *Behavioral Ecology*. 2: 178-188.
- Conway, C. J. y Martin, T. E. 2000b. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. - *Evolution* 54: 670-685.
- Crawley, M. J. 2003. *The R Book*. - John Wiley and Sons. UK. pp. 593-609.
- Crawley, M. J. 2005. *The R Book*. - John Wiley and Sons. UK. pp. 324-325.
- Decuyper, E. y Mitchels, H. 1992. Incubation temperature as a management. - *World's Poultry Science Journal*. 48: 28-38.
- Deeming, D. C. 2000. Avian brood patch temperature: relationships with female body mass, incubation period, developmental maturity and phylogeny. - *J. Therm. Biol.* 33: 345-354.
- Deeming, D. C. 2002. *Avian incubation: behaviour, environment, and evolution* (D.C. Deeming, Ed.). - Oxford University Press. UK.
- Downs, C. T. y Ward, D. 1997. Does shading of incubating shorebirds in hot environments cool the eggs or the adults? - *The Auk*. 114: 717-724.
- Drent, R. 1975. Incubation. - En: Farner DS, King JR, Parkes KC (ed), *Avian biology*. Academic, New York, pp. 333-420.
- Drent, R. 1973. The natural history of incubation. - En: Farner D.S. (ed), *The breeding biology of birds*. Natl. Acad. Sci., Washington, D.C, pp. 262- 311.

- Drent, R. H., Postuma, K. y Joustra, J. 1970. The effect of egg temperature on incubation behaviour in the herring gull. - Brill. 17: 237-261.
- Drummond, H., González, E. y Osorno, J. L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxi*): social roles in infanticidal brood reduction. -Behav. Ecol. Sociobiol. 19: 365-372.
- Du, W. G. y Shine, R. 2014. The behavioural and physiological strategies of bird and reptile embryos in response to unpredictable variation in nest temperature. - Biol. Rev.
- Esparza-Magaña, I. G. 2017. Efecto de familiaridad y combinación de edades de los padres en la incubación del bobo de patas azules. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Evans, R. M. 1989. Egg temperatures and parental behavior during the transition from incubation to brooding in the American White Pelican. - Auk. 106: 26-33.
- Evans, R. M. 1995. Incubation temperature in the Australasian Gannet *Morus serrator*. - Ibis. 137: 340-344.
- Galván-Villa, C. M., Arreola-Robles, I. J., Ríos-Jara, E. y Rodríguez-Zaragoza, A. F. 2010. Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México. - Biología Marina y Oceanografía. 45: 311-324.
- Grant, G. S. 1982. Avian Incubation: Egg Temperature, Nest Humidity, and Behavioral Thermoregulation in a Hot Environment. - American Ornithologists' Union. 30: 1-75.
- Gómez, J., Pereira, A. I., Pérez-Hurtado, A., Castro, M., Ramo, C. y Amat, A. 2016. A trade-off between overheating and camouflage on shorebird eggshell colouration. - Journal of Avian Biology. 47: 346-353.
- Hart, I. A., Downs, C. T. y Brown, M. 2016. Hot footing eggs: thermal imaging reveals foot mediated incubation in White-tailed Tropicbirds, *Phaethon lepturus*. - J. Ornithol.
- Howell, T. R. y Bartholomew, G. A. 1962. Temperature regulation in the Red-tailed Tropic Bird and the Red-footed Booby. - Condor, 64: 6-18.
- Howell, T. R. y Bartholomew, G. A. 1961. Temperature regulation in Laysan and Blackfooted albatrosses. - Condor. 63: 185-197.
- Lange, B. 1928. Die Brutflecke der Vögel und die für sie wichtigen Hauteigentümlichkeiten. - Gegenbaurs Morphol Jahrb. 59: 601-712.

- Lomas, C. S., Whisson, A. D., Maguire, S. G., Tan, X. L., Guay, P. J. y Weston, A. M. 2014. The influence of cover on nesting Red-capped Plovers: a trade-off between thermoregulation and predation risk? - *The Victorian Naturalist*. 131(4): 115-127.
- Magige, F. J., Moc, B. y Roskaft, E. 2008. The white colour of the Ostrich (*Struthio camelus*) egg is a trade-off between predation and overheating. - *J. Ornithol.* 149: 323-328.
- Marder, J. y Ben-Asher, J. 1983. Cutaneous water evaporation: I. Its significance in heat-stressed birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 75A: 425-431.
- Martínez-Alesón, R. 2003. Manejo de la sala de incubación. - En: Reproducción e incubación en Avicultura. Real Escuela de Avicultura. Arenys de Mar. España, pp. 291-314.
- Massaro, M. y Davis, S. L. 2005. Differences in egg size, shell thickness, pore density, pore diameter and water vapour conductance between first and second eggs of Snares Penguins *Eudyptes robustus* and their influence on hatching asynchrony. - *Ibis*. 147: 251-258.
- Mayani-Parás, F., Kilner, M. R., Stodart, C. M., Drummond, H. y Rodríguez, C. 2015. Behaviorally Induced Camouflage: A New Mechanism of Avian Egg Protection. - *Amer. Naturalist*. pp. 186.
- Morales, J., Torres, R. y Velando, A. 2010. Parental conflict and blue egg coloration in a seabird. - *Naturwissenschaften*. 97: 173-180.
- Morgan, S. M., Ashley-Ross, M. A. y Anderson, D. J. 2003. Foot-mediated incubation: nazca Booby (*Sula granti*) feet as surrogate brood patches. - *Physiol Biochem Zool.* 76: 360-366.
- Morgan, S. M., Clifford, D. L., Ashley-Ross, M. A. y Anderson, D. J. 2004. Parental responses to unexpectedly cool eggs in Nazca boobies *Sula granti*. - *Journal of Avian Biology*. 35: 416-424.
- Mortola, J. 2009. Gas exchange in avian embryos and hatchlings. - *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*. 153: 359-377.
- Nelson, J. B. 2003. "Gannets and Boobies". - En: Perrins, C. (ed), *The Firefly Encyclopedia of Birds* 82-87. Firefly Books, Oxford.
- Nelson, B. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. - Oxford University Press, UK. New, D. A. T. 1957. A critical period for the turning of hens' eggs. - *Journal Embryology*. 5: 293-299.
- NOAA. 2016. Operational SST Anomaly Charts for 2016.

- Peterson, A. J. 1955. The breeding cycle in the bank swallow. - *Wilson Bull.* 67: 235-286.
- Portugal, S. J., Hauber, M. E., Maurer G., Stokke, B. G., Grim, T. y Cassey, P. 2014. Rapid development of brood-parasitic cuckoo embryos cannot be explained by increased gas exchange through the eggshell. - *Journal of Zoology.* 219-226.
- Rahn, H. y Hammel, H. T. 1982. Incubation water loss, shell conductance, and pore dimensions in Adelle Penguin eggs. - *Polar Biol.* 1: 91-97.
- Rahn, H. C. y Rokitka A. M. 1987. Regional differences in shell conductance and pore density of avian eggs. - *Respiration Physiology.* 68: 371-376.
- Rahn, H. C., Carey, K., Balm, B., Bhatia and Paganelli, C. 1977. Reduction of pore area of the avian eggshell as an adaptation to altitude. - *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74: 2095-2098.
- R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing (Version 3.3.0). - Viena, Austria R Found. Stat. Comput.
- RStudio 2016. RStudio: Integrated development environment for R (Versión 0.99.902). -Boston, MA RStudio
- Talbot, W. A., McWhorter, T. J., Gerson, A. R., McKechnie, A. E. y Wolf, B. O. 2017. Avian thermoregulation in the heat: evaporative cooling capacity of arid-zone caprimulgiforms from two continents. - *J. Exp. Biol.*
- Tullett, S. G., Incubation. - En: Cambell, B.; Lack, E. A dictionary of birds. Calton: T y A. D. Poyser, 1984. 303-305.
- Verbeek, N. A. M., Butler, R. W. and Richardson, H. 1984. The breeding biology of the Northwestern Crow. - *Wilson Bulletin.* 96: 408-418.
- Walsh, T. J., Rizk, R. F. y Brake, J. 1995. Effects of temperature and carbon dioxide on albumen characteristics, weight loss, and early embryonic mortality of long stored hatching eggs. - *Poultry Science.* 74: 1403-1410.
- Ward, D. 1990. Incubation temperatures and behavior of crowned, black-winged, and lesser black-winged plovers. - *The Auk.* 107: 10-17.
- Webb, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. - *The Condor.* 89: 874-898.
- Westmoreland, D., Schmitz, M. y Burns, E. K. 2007. Egg color as an adaptation for thermoregulation. - *J. Field Ornithol.* 78: 176-183.
- Whittow, G. C. 2002. Seabird reproductive physiology and energetics. - En: E.A. Schreiber and J. Burger, (ed), *Biology of Marine Birds.* CRC, New York, pp. 409-437.

APÉNDICE

Edad de las puestas. La edad de cada huevo fue calculada extrapolando la proporción total de suciedad de cada huevo en el último día de registro a la curva de edades generada por Mayani-Parás *at al.* (2015).

Huevo	Área total	Área sucia	Proporción total de suciedad (Área sucia/Área total)	Edad del huevo (días)	Edad redondeada del huevo (días)
1	93480	91936	0.9834	27.0	27
2	590792	191736	0.3960	3.2	3
3	293279	124242	0.4236	3.9	4
4	743624	253257	0.4102	3.6	4
5	139735	89738	0.6422	11.5	12
6	103320	30536	0.3888	3.0	3
7	95069	41336	0.4347	4.3	4
8	98835	29550	0.3852	3.0	3
9	741836	244272	0.3815	2.8	3
10	124103	53326	0.4296	4.1	4
11	122579	42922	0.3924	3.1	3
12	725822	645054	0.8887	27.0	27
13	547171	165310	0.3815	2.8	3
14	901390	432252	0.4795	5.6	6
15	868526	303547	0.3853	2.9	3
16	780623	303993	0.3894	3.0	3
17	903187	800882	0.8867	27.0	27
18	871677	655711	0.7522	17.3	17
19	881232	423249	0.4802	5.6	6
20	946043	353916	0.3741	2.5	3
21	866662	341854	0.3944	3.1	3
22	975167	446194	0.4575	4.9	5
23	883010	302455	0.3778	2.7	3