



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

•
•

FACULTAD DE CIENCIAS

• • •

Efecto de familiaridad y combinación de edades de los padres en la incubación del bobo de patas azules

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA :

ILSE GABRIELA ESPARZA MAGAÑA



DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Hugh Drummond

2017

Ciudad Universitaria, CDMX



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.

1. Datos del alumno

Esparza
Magaña
Ilse Gabriela
55850067
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
412017784

2. Datos del tutor

Dr.
Hugh
Drummond

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María del Coro
Arizmendi
Arriaga

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Jorge Ernesto
Schondube
Friedewold

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Gabriel Ernesto
García
Peña

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
María Fanny
Rebón
Gallardo

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de familiaridad y combinación de edades de los padres en la incubación del bobo de patas azules
58 pp
2017

A mis padres por ser mi modelo a seguir y mi apoyo en todo momento

AGRADECIMIENTOS

*“Somewhere, something incredible
is waiting to be known”*

Carl Sagan

Agradezco infinitamente a mis padres, por su paciencia, amor y apoyo incondicional a lo largo de este proceso. Esta tesis no habría sido posible sin ustedes.

Me gustaría agradecer a mi hermana Ivana, por ser la mejor hermana y compañera de vida que pude haber tenido. Gracias por siempre estar a mi lado haciéndome reír.

Especialmente quiero agradecer a mi asesor, Hugh Drummond, por permitirme formar parte de su equipo y dejarme trabajar en ese paraíso llamado Isla Isabel. Estaré eternamente agradecida por tu apoyo y sobre todo por tu paciencia.

Al Taller de Biología de la Conducta y al Laboratorio de Conducta Animal, por enseñarme a hacer buena ciencia. No podría haber elegido mejor lugar para formarme como bióloga. Les estoy infinitamente agradecida.

A mis compañeros del Laboratorio de Conducta Animal: Sant, Oscar, Cris, Lynna, Ale, Aldo y Becca, por haber sido los mejores modelos a seguir. Quiero agradecer principalmente a Oscar por ser mi tutor no oficial y la mente maestra detrás de este proyecto, ¡gracias por tu paciencia! A Sant, por su apoyo en todo momento, por siempre estar dispuesto a leerme y escucharme. A Lynna, Ale, Oscar y Sant por su apoyo y consejos sobre estadística. A Sant, Oscar y Poncho por su ayuda en campo. Finalmente, quiero agradecer a cada uno de ustedes por su amistad.

A los pescadores de Isla Isabel: Yamaha, Arnulfo, Zigüña, Chamarras, Condor, Cain, Casio y Lupillo. Gracias por su ayuda en campo, por su interés y sobretodo por permitirme formar parte de sus vidas y brindarme su amistad. Mi experiencia en la Isla no hubiera sido la misma sin ustedes. Siempre tendrán un lugar en mi corazón.

A mis sinodales: la Dra. María del Coro Arizmendi, el Dr. Jorge Schondube, el Dr. Gabriel García y la M. en C. María Fanny Rebón, por tomarse el tiempo para leer esta tesis, por sus consejos y ayuda para que esta tesis pudiera realizarse.

A mis amigos de la fac: Sergio, Tan, Gera, Demian, Ganesh, Eugenio, Berts, Chucho, Sant y Andrea, por su amistad, por tantas prácticas de campo, tantas risas y momentos felices a su lado. Sin ustedes mi paso por la UNAM no hubiera sido lo mismo. Especialmente quiero agradecer a Sergio, por leerme cuantas veces fueran necesarias; por escucharme y aconsejarme cada que los bobos me sacaban canas verdes.

A mis amigos de toda la vida: Adry, Karla, Oscar, Nat, Liz, Mems, Monti y García por estar ahí a lo largo de mi eterna tesis. Por tantos años de amistad y amor incondicional.

Un agradecimiento especial a: Sergio, Adry, Nat, Sant y Ganesh por ser mi apoyo en momentos difíciles. Valoro muchísimo el tenerlos en mi vida.

ÍNDICE

Resumen	8
Introducción	10
Objetivos	18
Método	19
Sitio de estudio	19
El bobo de patas azules	19
Monitoreo de la colonia	23
Medición de la temperatura de incubación	24
Estimación de la edad de la puesta	28
Análisis estadísticos	28
❖ Familiaridad entre los miembros de la pareja	29
❖ Combinación de edades de la pareja	30
Resultados	32
Familiaridad entre los miembros de la pareja	33
Combinación de edades de la pareja	38

Discusión	40
Referencias	46
Apéndice 1	52
Apéndice 2	53
Apéndice 3	55

RESUMEN

Este proyecto surge a partir de dos descubrimientos sobre la forma en que las parejas de bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) invierten en su progenie: 1) la familiaridad permite a las parejas anidar más temprano en la época reproductiva, eclosionar más huevos y emplumar más pollos. Los mecanismos involucrados en este patrón se desconocen por lo que se quiso investigar la posibilidad de que la familiaridad permite lograr un mejor control de la temperatura de incubación. Y 2) los volantones con más probabilidad de volverse miembros de la población reproductora son los que tienen un progenitor viejo y uno joven, una observación que podría explicarse con base en inversión paterna diferencial (o en un mecanismo genético). Mediante dispositivos medidores de temperatura (*huevo loggers*), se puso a prueba si el control de la temperatura de incubación en el bobo de patas azules varía con la familiaridad de la pareja y la combinación de edades de los padres. Contrario a lo predicho, las parejas más familiarizadas presentaron mayor variación, además de una mayor correlación con la temperatura del aire. La experiencia conjunta de los padres parece conducir a mayor variación en la temperatura de los huevos, por lo cual la variación moderada en temperatura parece no perjudicar e inclusive aumenta el desarrollo embrionario y/o el éxito de eclosión. Por otro lado, no hubo evidencia de que la combinación de edades de los padres afecte la variación de la temperatura de la puesta ni la correlación con la temperatura del aire. Este resultado es consistente con un estudio previo indicando que la interacción de edades de los padres parece no afectar rasgos de las puestas

y nidadas que son altamente dependientes del cuidado parental. Sin embargo, no se puede descartar que otros parámetros de la incubación no medidos durante el estudio varíen con la combinación de edades como: la rotación de los huevos o el control de la humedad. Los datos obtenidos revelan efectos de la familiaridad de la pareja sobre la regulación y control de la temperatura de incubación, aspectos claves del cuidado parental. No obstante, sería conveniente realizar una comparación del éxito de eclosión durante otros años para comprobar si el mantenimiento de la temperatura de la puesta varía con la familiaridad o la combinación de edades de los padres o si se modifica su conducta de incubación en años buenos y malos. Por otro lado, no es claro si una mayor variación en la temperatura de incubación tiene efectos positivos o negativos en el desempeño de la progenie, siendo necesario más estudios durante la etapa de eclosión y post-eclosión.

INTRODUCCIÓN

El cuidado parental es parte de la inversión que realizan los padres sobre su progenie (Trivers 1972). Esta inversión, aunque aumenta la probabilidad de sobrevivencia y la adecuación de las crías, también tiene costos sobre la reproducción futura de los padres ya sea en términos energéticos o de tiempo (Trivers 1972). Esto genera una fuerte disyuntiva entre la inversión parental actual y la futura (Stearns 1992). A nivel individual, la inversión parental que realizan los animales puede variar con la condición corporal, la edad o la experiencia de los individuos, o con las circunstancias que impone el ambiente (Pugesek 1987, Clutton-Brock 1991, Ahnesjo 1995, Forslund y Pärt 1995, Limmer y Becker 2009, Beamonte-Barrientos et al. 2010, Lecomte et al. 2010). Sin embargo, en las especies con cuidado biparental (i.e., aquellas donde ambos padres participan en el cuidado de la progenie) dichos costos de la inversión y la distribución del esfuerzo parental durante la vida suelen recaer sobre ambos progenitores. Es precisamente en estas especies en las que se ha observado que la inversión parental realizada por los individuos varía, también, con propiedades emergentes de la pareja que son producto de la interacción entre los padres tales como la calidad de la pareja (Velando et al. 2006b) o, en el caso de especies socialmente monógamas, su experiencia reproductiva juntos (Griggio y Hoi 2011).

Las propiedades emergentes que resultan de la interacción entre los padres que crían en pareja, como la duración de sus lazos de pareja o la combinación de sus edades, tienen el potencial de afectar de manera importante el éxito

reproductivo de los animales (Black 2001, Drummond y Rodríguez 2015). Esto es especialmente relevante en especies con sistemas de apareamiento socialmente monógamos, como la mayoría de las especies de aves (Lack 1968), en donde el éxito reproductivo de una pareja es el resultado del esfuerzo simultáneo realizado por la madre y el padre en conjunto (Griggio y Pilastro 2007). No obstante, al día de hoy han sido muy pocos los estudios que han evaluado este tipo de efectos sobre aspectos finos del cuidado biparental de las parejas.

Un gran número de especies, desde invertebrados hasta mamíferos, forman lazos de pareja socialmente monógamos durante la reproducción (Reichard y Boesch 2003). La duración de estas uniones puede ser breve o ser un lazo largo que perdure durante años, hasta que uno de los miembros de la pareja muera (Ens et al. 1996). En las aves, el 92% de las especies forman lazos reproductivos socialmente monógamos (Lack 1968), volviéndolas el modelo más ampliamente utilizado para el estudio de la familiaridad. La familiaridad es el resultado de permanecer con la misma pareja durante sucesivas temporadas reproductivas (Coulson 1966), lo que podría mejorar la coordinación y cooperación de la pareja y reducir los costos energéticos asociados a escoger y establecer pareja (efecto de familiaridad; Black 1996). Numerosos estudios han reportado mejoras en el desempeño reproductivo con la duración del lazo de pareja. Estos estudios generalmente han encontrado que parejas familiarizadas (i.e., aquellas con al menos dos eventos reproductivos juntos) suelen reducir el tiempo y los costos energéticos asociados a buscar y establecer una pareja. Además, en muchos casos presentan puestas más tempranas en la temporada reproductiva, mayor tamaño de

puesta y mejor coordinación en los cuidados biparentales (Coulson 1966, Fowler 1995). Un ejemplo de lo anterior son las parejas familiarizadas de *Panurus biarmicus*, un ave paseriforme de vida corta. Estas aves forman puestas tempranas con mayor éxito de eclosión y mayor sincronización en la construcción del nido que las parejas con lazos cortos (Griggio y Hoi 2011). Es probable que estas mejoras se deban a esfuerzos sinérgicos entre la hembra y el macho (i.e., mejoras en la coordinación y cooperación intrapareja) en conductas parentales compartidas (e.g. la selección del territorio; Van de Pol et al. 2006), la defensa y construcción del nido (Griggio y Hoi 2011) y otros cuidados biparentales (Black 1996).

Si bien la correlación entre la duración del lazo de pareja y el desempeño reproductivo ha sido documentada en numerosas especies, eso no implica que se trate de una relación causal. La mayoría de los estudios no han logrado descartar los efectos de la edad y la experiencia sobre el desempeño reproductivo, dos covariables altamente ligadas a la duración del lazo de pareja (Ens et al. 1996). Al menos tres estudios de largo plazo han logrado superar estas limitaciones en condiciones naturales, demostrando que la familiaridad entre individuos con lazos de pareja prolongados afecta positivamente el éxito reproductivo (Black 2001, Van de Pol et al. 2006, Sánchez-Macouzet et al. 2014). No obstante, en parejas con lazos muy largos, este tipo de mejoras en el éxito reproductivo también pueden seguir por un decremento. Por ejemplo, se ha observado que las parejas de ostrero europeo (*Haematopus ostralegus*) con lazos de pareja iguales o mayores a 7 años tienen puestas más tardías y un menor éxito de eclosión, lo que disminuye su éxito reproductivo (Van de Pol et al. 2006). En cualquier caso, los efectos positivos de la

familiaridad han sido demostrados principalmente en aves con lazos de pareja largos, mientras que en especies con altas tasas de separación de pareja no parecen estar presentes (Naves et al. 2007), lo que hace necesario obtener más información para entender los beneficios de la familiaridad entre los miembros de una parejas.

Por otra parte, de acuerdo con la teoría de historias de vida la inversión parental de los individuos cambia a lo largo de la vida, siendo la edad un factor determinante (Sterns 1989 en Pardo et al. 2013). En este sentido, el desempeño reproductivo puede decrecer o incrementarse a edades avanzadas, debido a procesos de senescencia o de inversión terminal, respectivamente (McNamara et al. 2009, Pardo et al. 2013). En las últimas décadas se ha vuelto evidente que características individuales de los padres como la edad, influyen en el desempeño de la progenie (Mousseau y Dingle 1991, Mousseau y Fox 1998a). Esto se ha observado en un gran rango de organismos, desde insectos hasta aves y mamíferos (Mousseau y Fox 1998b). Por ejemplo, en la golondrina común (*Hirundo rustica*) el tamaño corporal de los pollos disminuye con la edad de la madre o el padre, posiblemente a causa de ineficiencia en el cuidado parental (Saino et al. 2002). Por otro lado, en la gaviota argétea (*Larus argentatus*) los individuos de mayor edad ponen huevos de mayor tamaño, que se relacionan con pollos de mayor talla y condición. Además, presentan una mayor tasa de crecimiento durante etapas tempranas, con posibles repercusiones a largo plazo. Este patrón podría reflejar ineficiencia de los padres jóvenes en la obtención de recursos o una menor inversión parental (Bogdanova et al. 2006). Numerosos estudios de este tipo han sido

realizados tanto en laboratorio como en el campo, encontrando una mezcla de resultados positivos y negativos asociados a la edad individual de los progenitores sobre la calidad de sus crías (Drummond y Rodríguez 2015).

Al día de hoy, han sido pocos los estudios que han indagado sobre los posibles efectos de la edad conjunta de los padres sobre la progenie en otros animales distintos al hombre (Drummond y Rodríguez 2015). En humanos se han reportado efectos de la interacción de las edades de la madre y del padre sobre la progenie, en donde se sospechan causas genéticas y genético-ambientales (Sartorius y Nieschlag 2010). Los hijos de padres viejos son más susceptibles a presentar enfermedades de origen genético y la presencia de malformaciones congénitas varía en gran medida con la combinación de edades de los progenitores (Sartorius y Nieschlag 2010). En el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) se observó que la viabilidad de los volantones depende en gran medida de la combinación de las edades de los padres. Los volantones con dos padres muy jóvenes (≤ 4 años) o dos padres muy viejos (≥ 13 años) son más propensos a fracasar, mientras que los volantones con padres de una combinación de edades *joven-viejo* tienen mayor probabilidad de reclutar a la población reproductiva. Este patrón podría deberse a variaciones en la inversión parental o ser resultado de algún mecanismo genético (Drummond y Rodríguez 2015).

En las aves, la conducta de incubación es un elemento fundamental de la inversión parental para mantener las condiciones adecuadas para el desarrollo embrionario (Berntsen y Bech 2015). Por lo tanto se propuso que ésta podría ser el mecanismo detrás del efecto de dos propiedades emergentes de las parejas

encontradas previamente: 1) el efecto de familiaridad y 2) el efecto de la combinación de las edades de los padres sobre el éxito reproductivo. Cuando el cuidado de la puesta es biparental, la incubación exitosa de los huevos requiere de una coordinación efectiva de los padres, ya que el abandono de los huevos (incluso por periodos cortos de tiempo) puede provocar la depredación de los mismos o la muerte del embrión por inestabilidad térmica (Pardo et al. 2013). Además, las condiciones ambientales en etapas tempranas de la vida pueden tener fuertes efectos sobre el desarrollo embrionario (Noiva et al. 2014), y graves repercusiones en la vida adulta (Berntsen y Bech 2015), por lo que mantener las condiciones óptimas de temperatura, humedad y composición del nido es de gran importancia para los padres y su progenie (Deeming 2002, García-Peña 2005). Tanto en aves precoces como altriciales se ha observado que variaciones moderadas en la temperatura de incubación tienen efectos negativos en la tasa de crecimiento, tamaño corporal, inmunocompetencia, locomoción y tasa metabólica tanto de los embriones como de los pollos que eclosionan (Berntsen y Bech 2015). Por ejemplo, en las aves de corral se ha encontrado que un sobrecalentamiento (38.9 °C) o enfriamiento (36.7 °C) de los huevos durante los primeros 18 días de la incubación incrementa la tasa de mortalidad y el riesgo de que los embriones desarrollen malformaciones (Noiva et al. 2014). Por otro lado, en el pinzón cebra (*Taeniopygia guttata*), los cambios de temperatura de la puesta no sólo afectan el desarrollo temprano de los embriones y pollos, sino también la tasa de supervivencia de adultos jóvenes. Los individuos provenientes de huevos incubados a temperaturas por debajo del promedio (37 °C) durante 2/3 del periodo de desarrollo presentaron 1.9 veces mayor probabilidad de morir prematuramente (Berntsen y Bech 2015).

Este tema ha sido ampliamente estudiado en aves de importancia comercial además de algunas especies silvestres de regiones templadas, pero los efectos de la variación térmica en especies tropicales y subtropicales aún permanecen poco explorados (Griffith et al. 2016).

Aprovechando la existencia de una población anillada de bobos de patas azules, un ave marina tropical con intenso cuidado biparental y monogamia social de largo plazo, en esta tesis se evaluó si *(i)* la familiaridad entre los miembros de la pareja y *(ii)* la combinación de las edades de los padres, influyen en el control y regulación de la temperatura de incubación de los huevos.



Figura 1. Una pareja de bobos de patas azules junto a su nido. Fotografía por Ilse Esparza.

OBJETIVOS

El objetivo general de la tesis fue evaluar cómo la familiaridad entre los miembros de la pareja y la combinación de edades de los padres se relacionan, respectivamente, con la temperatura de incubación de la puesta en el bobo de patas azules. En particular se preguntó : 1) si las parejas familiarizadas (i.e., aquellas con al menos dos eventos reproductivos juntos) son capaces de mantener una temperatura de incubación más estable y 2) si dichas parejas controlan mejor la temperatura de los huevos con respecto a la temperatura del aire. Así mismo, se evaluó 3) si las parejas con una combinación de edades *joven-viejo* son capaces de mantener una temperatura de incubación más estable que las de otras combinaciones de edades, controlando mejor la temperatura de los huevos con respecto a la temperatura del aire.

Para ambos objetivos la variación de la temperatura de incubación de las parejas se evaluó determinando el coeficiente de variación en la temperatura de la puesta (CV) y el coeficiente de correlación entre las temperaturas de la puesta y del aire (correlación incubación-aire), ambos bajo el supuesto de que valores bajos de variación y correlación indican un mejor control y regulación de la temperatura.

MÉTODO

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit (21°52'N, 105°54'W), una isla de origen volcánico con 82 ha de extensión cuya conservación y manejo se encuentran a cargo de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP 2005). Esta isla posee un relieve irregular y aproximadamente el 73% de su superficie se encuentra cubierta por bosque tropical caducifolio y zonas de pastizal costero. Presenta un clima sub-húmedo con lluvias durante el verano (clasificación de Köppen) y una temperatura media de 22.6 °C durante enero, el mes más frío, y de 30.3 °C durante septiembre, el mes más caluroso (CONANP 2005). En este sitio las lluvias son más abundantes entre los meses de junio y septiembre durante la temporada de tormentas y huracanes en el Pacífico (CONANP 2005), mientras que el periodo seco ocurre en los meses del invierno y primavera. Como en muchos ambientes tropicales, la fluctuación térmica diaria es baja, con temperaturas máximas que pueden alcanzar los 33.9 °C durante el día y temperaturas mínimas que caen hasta los 17.90 °C durante la noche.

Bobo de patas azules

El bobo de patas azules es un ave marina que puede vivir por más de 20 años (Oro et al. 2010). Posee hábitos coloniales y se reproduce en islas tropicales del Océano Pacífico oriental (Nelson 1978). Esta especie anida directamente en el suelo, sobre

sustratos como tierra, arena o roca de zonas abiertas o cubiertas por vegetación arbórea, xerófila o arbustiva. Las hembras establecen puestas de entre 1 y 3 huevos con intervalos de puesta de aproximadamente 4 días entre un huevo y otro (Nelson 1978). Ambos padres participan en la incubación de la puesta, colocando sus patas totipalmeadas sobre o por debajo de la misma (Nelson 1978) y rotando periódicamente los huevos con ayuda del pico o las patas (Mayani-Parás et al. 2015). Los huevos recién puestos presentan una intensa coloración azul (debido al pigmento biliverdina) que rápidamente decae hacia un tono más claro y pálido (Morales et al. 2010). A su vez, durante los primeros 16 días de incubación se observa un ensuciamiento progresivo de los huevos a causa de su contacto directo con el sustrato. Este ensuciamiento actúa como una forma de camuflaje para los huevos, reduciendo efectivamente su probabilidad de depredación por gaviotas plomas (*Larus heermanni*), e incluso el riesgo de destrucción por parte de conespecíficos (Mayani-Parás et al. 2015).

Esta especie es socialmente monógama y presenta cuidado biparental durante los 41 ± 1.8 días que dura la incubación de la puesta (Drummond et al. 1986), y los casi 4 meses de cuidado y alimentación de los pollos (Guerra y Drummond 1995). Las hembras, que son el sexo de mayor tamaño, proveen una mayor cantidad de alimento para los pollos en tanto que los machos invierten un poco más en la defensa del nido y el territorio (Guerra y Drummond 1995, Sánchez-Macouzet y Drummond 2011). Aunque en esta especie la tasa de separación de pareja parece ser relativamente elevada (entre 30 y 50 % anual, López-Rull 2001), la duración de los lazos de pareja es altamente variable (media \pm DE = 1.53 ± 1.02

años, Sánchez-Macouzet et al. *en prep.*) y algunos individuos pueden permanecer juntos por periodos de hasta 13 años (Sánchez-Macouzet et al. *en prep.*). En la Isla Isabel, estudios previos han documentado importantes beneficios de permanecer con la misma pareja durante varios eventos reproductivos: las parejas de individuos familiarizados entre sí (i.e., aquellas que tienen al menos dos eventos reproductivos juntos) suelen establecer sus puestas más temprano en la temporada y tienen un mejor desempeño reproductivo que las parejas de individuos no familiarizados (i.e., las parejas recién formadas). En particular se observó que, pese a no diferir en su tamaño de puesta inicial, las parejas familiarizadas de alguna manera logran eclosionar una mayor proporción de sus huevos, y por lo tanto producen más volantones que las parejas no familiarizadas (Sánchez-Macouzet et al. 2014).

Por otro lado, en esta especie también se han documentado cambios en algunos componentes de la adecuación conforme avanza la edad de los individuos (Velando et al. 2006a, Beamonte-Barrientos 2011). El éxito reproductivo tanto de los machos como de las hembras aumenta con la edad hasta los 9-11 y 10-12 años, respectivamente (Velando et al. 2006a, Drummond y Rodríguez 2013). Además, en las hembras tanto el volumen como la probabilidad de eclosión de los huevos disminuyen con la edad de la madre (Beamonte-Barrientos et al. 2010), mientras que en los machos se encontró que la activación experimental del sistema inmune de individuos viejos (> 10 años) resulta en un fuerte aumento de su esfuerzo reproductivo (Velando et al. 2006a). Además, evidencia reciente ha demostrado que la combinación de edades de los padres afecta la viabilidad de su progenie. Los volantones de padres con una combinación de edades *joven-viejo* (i.e., ≤ 4 años y

≥ 13 años, respectivamente) muestran un mayor probabilidad de reclutar a la población reproductiva que los volantones de padres con combinaciones de edades similares *joven-joven* y *viejo-viejo* (Drummond y Rodríguez 2015).



Figura 2. Una pareja de bobos con un huevo (izquierdo) y un huevo-logger. Fotografía por Ilse Esparza.

Monitoreo de la colonia

Entre el 12 de marzo y el 3 de abril de 2015, se monitoreó el establecimiento de nidios en la colonia anillada de bobos de patas azules de la Isla Isabel. Utilizando los datos obtenidos durante el monitoreo rutinario de la población (cada 3 días, ver detalles en Drummond et al. 2003), se seleccionaron 60 parejas distribuidas en dos áreas de la colonia reproductiva: Zona de Trabajo y Costa Fragatas. Se eligieron parejas con puestas de 1 o 2 huevos y con duraciones de lazo de pareja variadas, favoreciendo aquellas cuyos lazos de pareja fueran más largos (i.e., ≥ 3 años) a fin de compensar por su escasez (la duración del lazo de pareja promedio es de 1.7 años; Kim et al. 2007a). El 85% de los individuos eran de edades conocidas y a los individuos no anillados o anillados como adulto (4 machos y 5 hembras) se les asignó una edad mínima de 4 años al momento del estudio (las edades promedio de reclutamiento de machos y hembras son de 4.32 ± 0.09 y 3.85 ± 0.08 años, respectivamente; Drummond et al. 2003). Es importante mencionar que tanto hembras como machos de la población de bobos en Isla Isabel son altamente fieles al lugar donde nacieron y raramente se dispersan a otras colonias reproductoras (la dispersión promedio machos y hembras es de 13.16 ± 0.81 m y 15.60 ± 0.89 , respectivamente; Kim et al. 2007b). Las edades promedio tanto de hembras (no familiarizadas: 6.89 ± 3.39 años; familiarizadas: 8.53 ± 2.89 años; $t = -1.81$; $P = 0.078$; $X \pm DE$) como de machos (no familiarizados: 8.23 ± 3.69 años; familiarizados: 9.41 ± 3.001 años; $t = -1.23$; $P = 0.25$) eran mayores en las parejas familiarizadas, aunque dichas diferencias no fueron significativas.

Medición de la temperatura de incubación

En cada nido focal se registró la temperatura de incubación de la puesta durante ~48 horas mediante la colocación de un dispositivo medidor de temperatura con forma de huevo (en adelante *huevo-logger*; MadgeTech Eggtemp data logger). Dichos dispositivos tienen aproximadamente las mismas dimensiones y peso que un huevo de bobo de patas azules (respectivamente (media \pm DE), largo: 57.15 mm vs 60.86 ± 3.5 mm; ancho: 42.67 vs. 41.33 ± 1.34 mm; peso: 60.5 g vs 57.3 ± 6.9 g) (Drummond et al. 1986, Mayani-Parás et al. 2015) y contienen en su interior un termómetro electrónico de acero inoxidable capaz de registrar más de 30,000 lecturas de temperatura con una resolución de 0.1 °C y un rango de medición de 0 °C a 60 °C. La cápsula exterior de estos loggers (construida en polietileno de alta densidad, HDPE) tiene un color blanco-hueso muy semejante al de los huevos de bobo de patas azules durante los primeros días de la incubación (Morales et al. 2010). Por lo tanto, antes de su colocación, cada dispositivo fue ensuciado con el sustrato del nido a fin de disimular su color y asemejarlo lo más posible a los huevos sucios de la puesta focal (Figura 3).

Todos los huevo-loggers se colocaron en los nidos entre las 0800 y 1500 h, y fueron retirados luego de transcurridas 48 horas. Previo a su colocación, se tomaron también las medidas de el o los huevos presentes en la puesta original (largo y ancho, ± 0.1 mm), utilizando un vernier de plástico. A partir de estas medidas se estimó el volumen de cada huevo (mm^3) utilizando la fórmula $0.51 * \text{Largo} * \text{Ancho}^2$ (Hoyt 1979) a fin de controlar por el volumen total de la puesta incubada por cada pareja. Además, para poder estimar *a posteriori* la edad de cada puesta, los huevos

se fotografiaron con una cámara móvil de 5 Megapíxeles desde una altura estándar de 40 cm y contra una superficie plana, bajo luz natural y a la sombra del fotógrafo (ver detalles en Mayani-Parás et al. 2015). Cuando los nidos focales tenían una puesta original de dos huevos, el huevo menos sucio y probablemente más joven de los dos fue reemplazado por el huevo-logger, en tanto que en los nidos focales con una puesta original de un solo huevo, el huevo-logger simplemente fue agregado simulando un “segundo huevo”; de esta manera, todas las parejas terminaron incubando puestas similares de un huevo real más un huevo-logger. Durante las 48 horas de registro, cada huevo reemplazado fue marcado con lápiz y colocado dentro del nido de un vecino con una puesta de un solo huevo. Para facilitar su correcta identificación, ambos nidos fueron marcados con banderas de color en el momento. Al término de cada periodo de registro, se retiró el huevo-logger de cada nido focal y se descargaron los datos registrados en el disco duro. Una vez recuperados los datos, todos los huevo-loggers eran reprogramados, las baterías revisadas y las cápsulas limpiadas con un paño húmedo para su siguiente colocación.

Asimismo, durante las 3 semanas de duración del estudio se midió de manera simultánea la temperatura del aire en la colonia, durante el día y la noche, a intervalos de 60 seg. Para evitar efectos de albedo y radiación solar directa sobre la medición de la temperatura, se utilizó un escudo de radiación compuesto de 10 platos de poliestireno (21.2 cm x 15.6 cm) separados por 2.5 cm entre sí y sostenidos por 4 varillas de acero fijadas al suelo. La estación fue instalada dentro

de la colonia de bobos, expuesta al viento y en la zona limítrofe entre el bosque y la playa (Figura 4).



Figura 3. Comparación de un huevo-logger (izquierda) con un huevo de bobo. Fotografía por Oscar Sánchez-Macouzet.



Figura 4. Escudo de radiación utilizado para medir la temperatura del aire. Fotografía por Oscar Sánchez-Macouzet.

Estimación de la edad de la puesta

La edad de cada puesta se estimó a partir de la suciedad del cascarón del huevo único o, en puestas de dos, del huevo más sucio. Esto se logró cuantificando la suciedad del cascarón a partir de las fotografías tomadas de cada huevo utilizando el software ImageJ (ver Mayani-Parás et al. 2015). Una vez obtenida la proporción de suciedad respecto al área total del huevo, se empleó la curva de suciedad acumulada calculada por Mayani-Parás et al. (2015) a partir de 109 huevos de edades conocidas en la misma colonia durante febrero y marzo de 2012. La edad máxima estimada fue de 27 días, ya que el ensuciamiento de los huevos se estabiliza aproximadamente a la mitad del periodo de incubación (Mayani-Parás et al. 2015; Apéndice 1).

Análisis estadísticos

Durante una tormenta atípica ocurrida del 15 al 16 de marzo un total de ocho de los 60 nidos de la muestra original quedaron inundados durante varias horas del periodo de registro (ver Apéndice 2). Este inusual evento causó una fuerte caída en la temperatura de los huevos que quedaron sumergidos o expuestos a la intemperie durante la tormenta, afectando la interpretabilidad de dichos registros. Por tal motivo, se decidió realizar análisis estadísticos separados para la muestra total incluyendo las 60 parejas originales, así como para una segunda muestra de 52

parejas excluyendo los ocho nidos sometidos a estas condiciones meteorológicas excepcionales.

El análisis de los registros de temperatura para cada muestra (52 y 60 nidos) se realizó por separado para las horas del día, y para las horas de la noche. Cada periodo de día y noche fue definido a partir de las horas exactas del amanecer y el anochecer en el sitio a través de las 3 semanas de duración del estudio, utilizando información disponible en el sitio Heavens-Above.com (<http://bit.ly/2eBpXS2>).

Familiaridad entre los miembros de la pareja

Se construyeron modelos lineares generalizados mixtos (GLMM) con una distribución de errores normal (Crawley 2007), para analizar por separado para el día (~6:39 a 18:18 h) y para la noche (~18:19 a 6:38 h), si la familiaridad entre los miembros de la pareja influye sobre (1) el coeficiente de variación de la temperatura de incubación y (2) el coeficiente de correlación entre la temperatura de incubación y la temperatura del aire. Para cada una de estas variables dependientes se realizó un modelo separado incluyendo como covariables la edad lineal y cuadrática de cada miembro de la pareja, la edad de la puesta y el volumen total de los huevos, además del bloque de muestreo como efecto aleatorio. Para una mejor interpretación y mayor poder explicativo, los valores de coeficiente de variación modelados fueron previamente transformados mediante una transformación logit (Warton y Hui 2011). Con el objetivo de minimizar el riesgo de colinearidad en el modelo entre términos lineales y cuadráticos, las edades de los individuos focales y

las de sus parejas fueron estandarizadas, centrando sus valores antes de ser elevadas al cuadrado (Schielzeth 2010). Para evitar problemas de sobreparametrización, se realizó una selección de modelos en dos pasos. En un primer paso, se generó un modelo saturado en el que se probaron solamente los efectos de las covariables de interés, eliminando aquellas que no tuvieron efectos significativos. Enseguida, en un segundo y último paso, se comparó el modelo simplificado contra un modelo anidado que contenía adicionalmente la variable independiente de interés; en este caso la familiaridad (Wilks 1937, Forstmeir y Schielzeth 2011).

En todos los casos, la comparación entre modelos anidados se realizó mediante pruebas únicas de razón de verosimilitud (L -ratio), utilizando un nivel de α de 0.05. Los análisis fueron realizados en el ambiente computacional R, versión 3.0.2 (R Development Core Team. 2013), utilizando la interfase RStudio (RStudio 2013) y los paquetes lme4 (Bates et al. 2015) y lmerTest (Shaalje et al. 2002).

Combinación de edades de la pareja

Las relaciones entre la combinación de edades de los padres y (1) el coeficiente de variación de la temperatura de incubación y (2) el coeficiente de correlación entre la temperatura de la puesta y la del aire se exploraron mediante modelos lineares generalizados mixtos (GLMM) con una distribución de errores normal (Crawley 2007), separando entre el día y la noche. Para cada variable dependiente se realizó un modelo incluyendo como covariables la edad lineal y cuadrática de cada miembro de la pareja, la edad de la puesta y el volumen total de los huevos, además del

bloque de muestreo como efecto aleatorio. Al igual que en los modelos realizados para explorar el efecto de la familiaridad, el coeficiente de variación fue transformado mediante la transformación logit para una mejor interpretación y mayor poder explicativo de los datos (Warton y Hui 2011). Además, las edades de los individuos focales y las de sus parejas fueron estandarizadas, centrando sus valores antes de ser elevadas al cuadrado a fin de minimizar su colinearidad en el modelo (Schielzeth 2010). Para evitar problemas de sobreparametrización, se volvió a realizar una selección de modelos en dos pasos. En el primer paso se generó un modelo saturado en el que se probaron solamente los efectos de las covariables de interés, eliminando aquellas que no fueran significativas para enseguida comparar el modelo simplificado contra un modelo anidado que contenía, adicionalmente, la interacción entre las edades de los padres (Forstmeir y Schielzeth 2011).

Al igual que en los modelos anidados de familiaridad, estos fueron realizados mediante pruebas únicas de razón de verosimilitud (*L*-ratio) utilizando un nivel de α de 0.05. Los análisis fueron realizados en el ambiente computacional R, versión 3.0.2 (R Development Core Team. 2013), utilizando la interfase RStudio (RStudio 2013) y los paquetes lme4 (Bates et al. 2015) y lmerTest (Shaalje et al. 2002).

RESULTADOS

La temperatura del aire en la zona de anidación fue claramente más alta durante las horas del día (27.19 ± 1.47 °C; media \pm DE) que durante las horas de la noche (21.85 ± 0.58 °C), variando entre los 25.48 y 29.47 °C (rango: 18.4 a 33.9 °C) y entre 20.84 y 22.44 °C (rango: 17.9 a 24.7 °C; $F = 589.38$, $P < 0.001$), respectivamente. Las temperaturas promedio de las 52 puestas durante el día (36.16 ± 0.46 °C) no difirieron de sus temperaturas promedio durante la noche (36.02 ± 0.51 °C; $\chi^2 = 0.300$, $P = 0.583$, $N = 52$). Las temperaturas promedio de las 52 puestas variaron entre 34.22 y 37.08 °C y las temperaturas mínimas y máximas observadas en cualquier puesta individual fueron 27.2 y 39.1 °C, respectivamente (Figura 5).

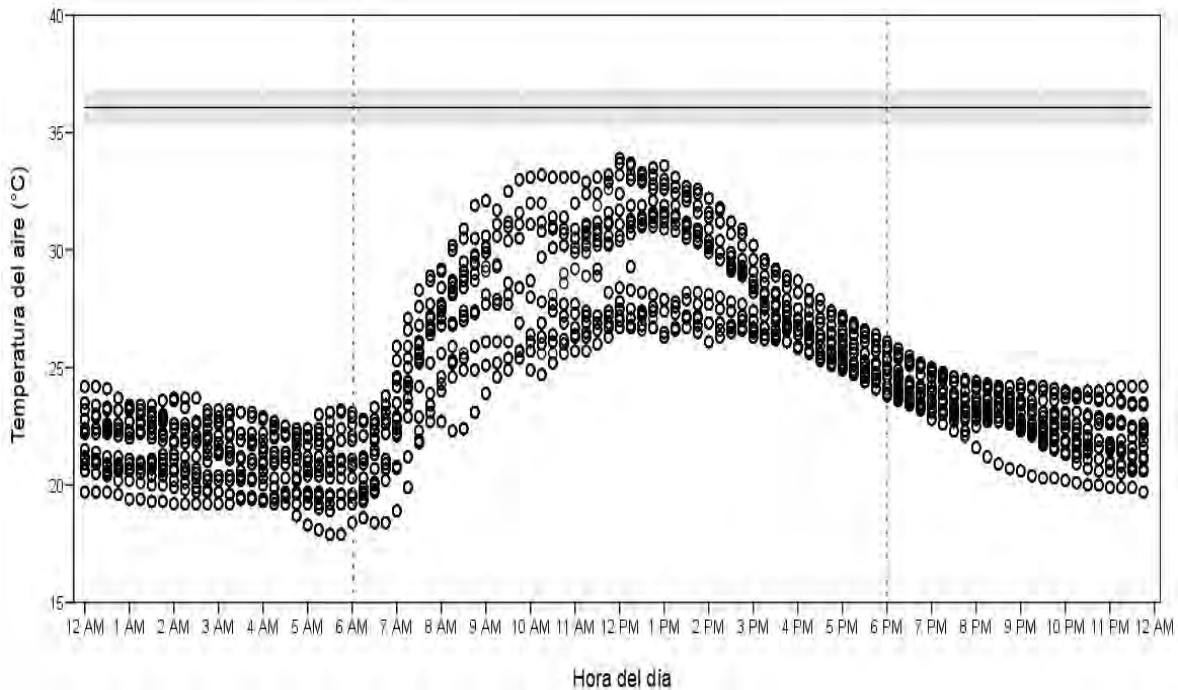


Figura 5. Variación de la temperatura del aire (°C) y de las puestas. La temperatura del aire se midió cada minuto a lo largo del día en el sitio de estudio. Cada punto representa una temperatura individual tomada cada 15 minutos. Las líneas punteadas representan las fronteras entre día y noche. La línea horizontal en la parte superior de la gráfica indica la temperatura ($X \pm DE$) de los 52 puestas de bobo de patas azules observados.

Familiaridad entre los miembros de la pareja

No se encontró una diferencia significativa entre la temperatura promedio de incubación entre parejas familiarizadas (36.13 ± 0.57 °C) y no familiarizadas (36.17 ± 0.40 °C; $\chi^2 = 0.30$, $P = 0.58$, $N = 52$, $N = 60$).

Contrario a lo predicho, en la muestra de 52 parejas (excluyendo los ocho nidos inundados durante la tormenta), el coeficiente de variación promedio de la temperatura de incubación durante el día fue 11% mayor en las 17 parejas familiarizadas que en las 35 parejas no familiarizadas (L -ratio = 4.52, $P = 0.03$, $N =$

17 y 35, respectivamente; Tabla 1, Figura 6). Sin embargo, durante las horas de la noche dicha diferencia fue menor y no fue significativa (L -ratio = 2.29, P = 0.13, N = 17 y 35, respectivamente; Tabla 1, Figura 6). En ninguno de los dos modelos se detectaron efectos significativos de las edades de los miembros de la pareja, ya fueran lineales o cuadráticos, la edad de la puesta o el volumen total de los huevos sobre el coeficiente de variación de la temperatura de incubación (ver Apéndice 3).

Por otra parte, el coeficiente de correlación entre la temperatura de incubación y la temperatura del aire no difirió con la familiaridad de las parejas durante el día (L -ratio = 3.02, P = 0.08, N = 17 y 35, respectivamente; Tabla 1), ni tampoco durante la noche (L -ratio = 0.61, P = 0.43, N = 17 y 35, respectivamente; Tabla 1). En los dos modelos (de día y noche) una sola covariable resultó significativa: hubo una relación negativa entre el volumen de la puesta y el coeficiente de correlación incubación-aire durante la noche (β = -0.03 ± 0.01 , P = 0.02, N = 52; Apéndice 3, Tabla 5), indicando una menor influencia de la temperatura ambiente sobre puestas más voluminosas.

Al incluir en la muestra las cinco parejas familiarizadas y tres no familiarizadas que fueron afectadas por la tormenta, hubo más evidencia de mayor variación en parejas familiarizadas. El coeficiente de variación de la temperatura de incubación fue aproximadamente 10% más elevado en las parejas familiarizadas, tanto durante el día (L -ratio = 6.44, P = 0.011, N = 22 y 38, respectivamente; Figura 7) como durante la noche (L -ratio = 6.058, P = 0.013, N = 22 y 38, respectivamente; Figura 7). De la misma manera, durante las horas del día el coeficiente de correlación entre la temperatura de incubación y la del aire fue 56% mayor en las

parejas familiarizadas que en las no familiarizadas durante las horas del día (L -ratio = 5.85, $P = 0.015$, $N = 22$ y 38, respectivamente) y 11% mayor durante las horas de la noche, aunque no existieron diferencias significativas (L -ratio = 0.33, $P = 0.56$, $N = 22$ y 38, respectivamente; Apéndice 3). Ni para el coeficiente de variación ni el coeficiente de correlación se detectaron efectos significativos de las edades de los miembros de la pareja, ya sea lineales o cuadráticas, la edad de la puesta o el volumen total de los huevos (ver Apéndice 3).

Tabla 1. Resultados de cuatro modelos mixtos (GLMM) comparando los coeficientes de variación (CV) en la temperatura de incubación y el coeficiente de correlación entre la temperatura de incubación y la temperatura del aire (Correlación incubación-aire), durante el día y la noche, en parejas familiarizadas ($N = 17$) y parejas no familiarizadas ($N = 35$).

	Día			Noche		
	No familiarizadas	Familiarizadas		No familiarizadas	Familiarizadas	
	Estimado \pm EE	Estimado \pm EE	P	Estimado \pm EE	Estimado \pm EE	P
CV	-1.79 \pm 0.03	-1.69 \pm 0.03	0.033*	-1.87 \pm 0.02	-1.80 \pm 0.04	0.129
Correlación incubación-aire	0.18 \pm 0.02	0.25 \pm 0.04	0.081	1.00 \pm 0.30	0.97 \pm 0.04	0.433

Los valores de P que se reportan fueron obtenidos a partir de comparaciones de modelos con y sin la variable dependiente de interés. Los valores significativos son reportados en negritas.

Efecto aleatorio *Bloque de muestreo*: Día: $\sigma_{CV} = 1.86e-18 \pm 1.36e-09$, $\sigma_{\text{Correlación incubación-aire}} = 0.00 \pm 0.00$; Noche: $\sigma_{CV} = 0.00 \pm 0.00$, $\sigma_{\text{Correlación incubación-aire}} = 0.007 \pm 0.082$.

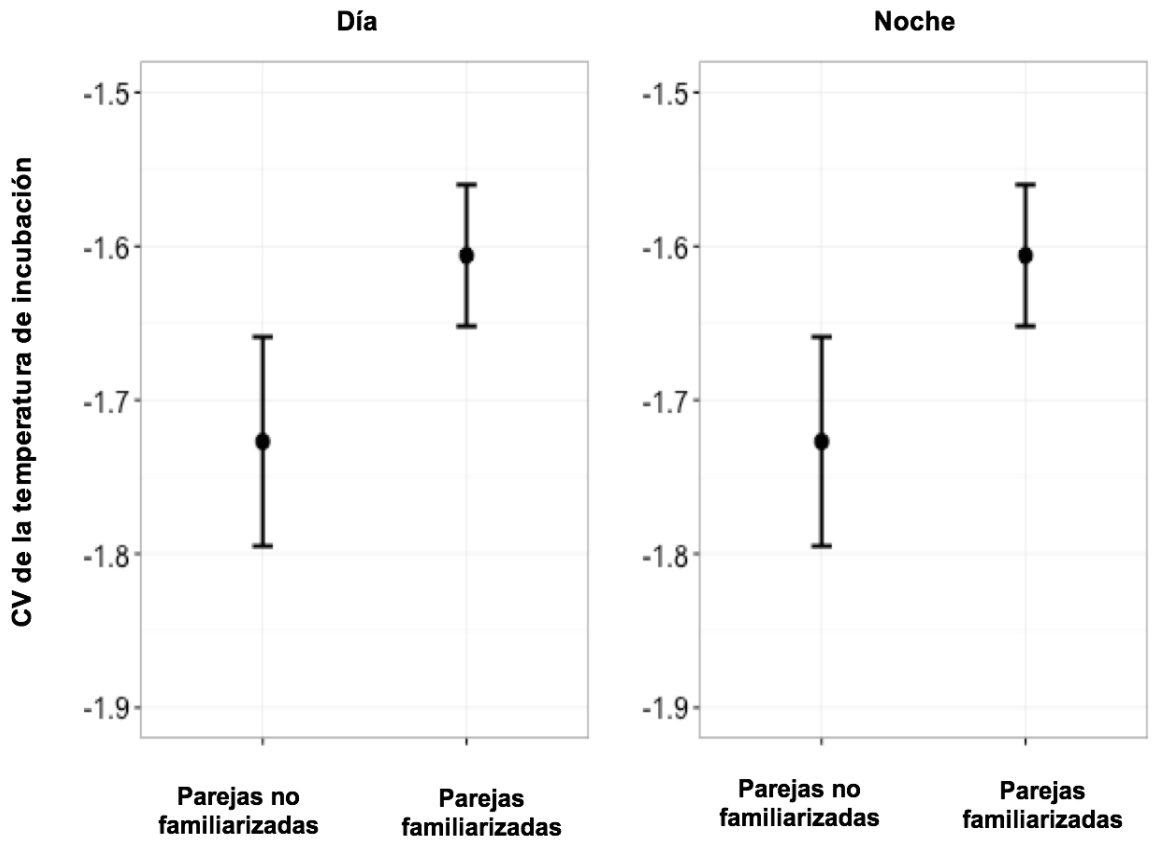


Figura 6. Coeficientes de variación de la temperatura de incubación (estimados \pm EE) en parejas familiarizadas ($N = 17$) y no familiarizadas ($N = 35$), durante el día y la noche. Esta muestra de 52 parejas excluye los nidos inundados durante la tormenta. Los valores estimados y sus EE fueron obtenidos a partir de los GLMMs reportados en la Tabla 1.

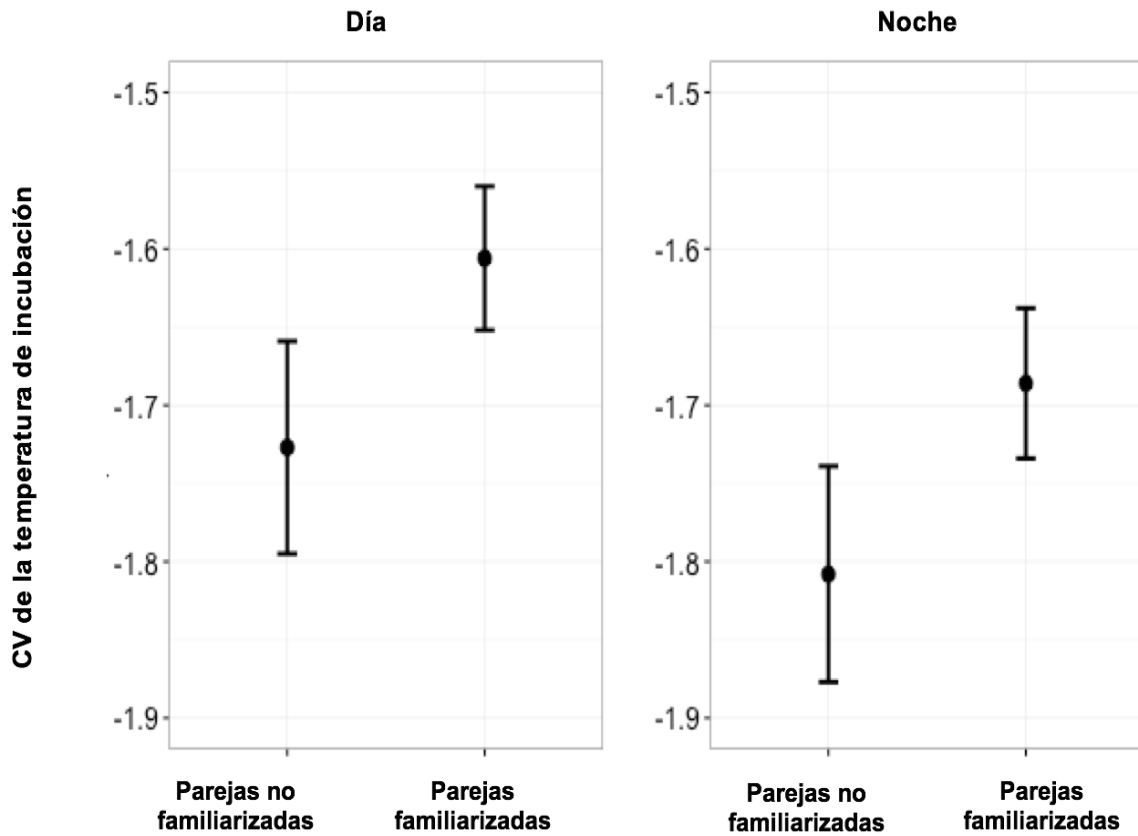


Figura 7. Coeficientes de variación de la temperatura de incubación (estimados \pm EE) de parejas familiarizadas ($N = 22$) y no familiarizadas ($N = 38$), durante el día y la noche. Esta muestra de 60 parejas incluye los ocho nidos afectados por la tormenta. Los valores estimados y sus EE fueron obtenidos a partir de los GLMMs reportados en la Tabla 6 del Apéndice 1.

Combinación de edades de la pareja

En la muestra de la cual se excluyeron los ocho nidos afectados por la tormenta ($N = 52$), no se encontró una relación significativa entre la interacción entre el coeficiente de variación en la temperatura de incubación y las edades de los padres durante las horas del día ($L\text{-ratio} = 0.47$, $P = 0.92$, $N = 52$; Tabla 2) y durante las horas de la noche ($L\text{-ratio} = 1.27$, $P = 0.73$, $N = 52$; Tabla 2). Tampoco se encontró una relación significativa entre la combinación de edades de los dos padres y el coeficiente de correlación entre las temperaturas de incubación y del aire durante el día ($L\text{-ratio} = 1.56$, $P = 0.66$, $N = 52$; Tabla 2) y durante la noche ($L\text{-ratio} = 0.69$, $P = 0.87$, $N = 52$; Tabla 2).

Cuando se incluyeron los ocho nidos inundados durante la tormenta ($N = 60$), los resultados fueron similares. No se encontró un efecto significativo de la interacción de las edades de los padres sobre el coeficiente de variación en la temperatura de incubación durante el día ($L\text{-ratio} = 0.57$, $P = 0.90$, $N = 60$) y durante la noche ($L\text{-ratio} = 1.44$, $P = 0.61$ (0.69), $N = 60$), ni sobre el coeficiente de correlación incubación-aire durante el día ($L\text{-ratio} = 0.56$, $P = 0.90$, $N = 60$) y durante la noche ($L\text{-ratio} = 0.27$, $P = 0.965$, $N = 60$) (ver Apéndice 3).

En ninguna de las dos muestras (52 y 60 nidos) se encontraron efectos significativos de las edades lineales o cuadráticas de los dos miembros de la pareja, la edad de la puesta o el volumen total de los huevos (ver Apéndice 3).

Tabla 2. Resultados de cuatro modelos mixtos (GLMM) comparando los coeficientes de variación (CV) en la temperatura de incubación y el coeficiente de correlación entre la temperatura de incubación y la temperatura del aire (Correlación incubación-aire), durante el día y la noche, en parejas con distintas combinaciones de edades.

	Día		Noche	
	Estimado \pm EE	<i>P</i>	Estimado \pm EE	<i>P</i>
CV	-1.71 \pm 0.15	0.923	-1.85 \pm 0.02	0.736
Correlación incubación-aire	0.20 \pm 0.00	0.667	1.04 \pm 0.00	0.962

Los valores de *P* que se reportan fueron obtenidos a partir de comparaciones de modelos con y sin la variable dependiente de interés. Los valores significativos son reportados en negritas.

Efecto aleatorio *Bloque de muestreo*: Día: $\sigma_{CV} = 5.83e-19 \pm 7.63e-10$; $\sigma_{\text{Correlación incubación-aire}} = 2.15e-18 \pm 1.46e-09$; Noche: $\sigma_{CV} = 1.89e-17 \pm 4.3e-09$, $\sigma_{\text{Correlación incubación-aire}} = 0.006 \pm 0.079$.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que en el bobo de patas azules, la temperatura de incubación varía con la familiaridad de la pareja. En comparación con parejas nuevas, las parejas familiarizadas mostraron mayor variación en la temperatura durante el día en la primera muestra, y durante el día y la noche en la segunda muestra. Además, en las parejas familiarizadas la correlación con la temperatura del aire en el día fue mayor que en las no familiarizadas en la segunda muestra. En otras 4 comparaciones el aumento de la variación en la temperatura de la puesta o su correlación con la temperatura del aire con la familiaridad fue evidente pero no significativa. Por otro lado, no hubo evidencia de que la combinación de edades de los padres afecte la variación de la temperatura de la puesta ni la correlación con la temperatura del aire.

En el bobo de patas azules, una mayor proporción de huevos eclosionan en las puestas de parejas familiarizadas (Sánchez-Macouzet et al. 2014). Curiosamente, se encontró que la variación en la temperatura de incubación es mayor en estas puestas. Es posible que la experiencia conjunta conduce a mayor variación y que dicha variación no perjudique e inclusive aumente el éxito de eclosión (Curio 1983). Algo similar podría estar ocurriendo en el pato de la Florida (*Axis sponsa*), una especie con cuidado monoparental durante la incubación. En esta especie, las hembras más experimentadas suelen priorizar su condición corporal sobre el mantenimiento de condiciones óptimas de incubación (Hepp y Kennamer 2011). Sin embargo, tienen mayor éxito reproductivo que hembras

menos experimentadas que incuban a una mayor temperatura (Hepp y Kenamer 1993, 2011).

La temperatura de la puesta varía regularmente durante la incubación (Webb 1987, Ar y Sidis 2002, Turner 2002). Mediante comparaciones entre huevos, numerosos estudios han demostrado que pequeñas diferencias en la temperatura de incubación promedio pueden tener repercusiones en el desarrollo de las crías (Ardia et al. 2010, DuRant et al. 2013, Noiva et al. 2014, Griffith et al. 2016). Algunos estudios han explorado el efecto de las oscilaciones en la temperatura de incubación. Por ejemplo, Carter et al. (2014) modificaron artificialmente la variación en la temperatura de incubación en huevos de pato de la Florida. En tres tratamientos distintos, la temperatura promedio en la incubadora fue mantenida a 35.5 °C y bajaron la temperatura a 1) 31.6 °C durante dos periodos de 60 minutos, 2) 30.1 °C durante dos periodos de 120 minutos o 3) 29.7 °C durante dos periodos simultáneos de 120 minutos, con el fin de simular el abandono temporal de los huevos durante el forrajeo. No se encontraron efectos en el desarrollo de los pollos, pero sólo midieron un número limitado de variables (i.e., masa al eclosionar, tasa de crecimiento, condición corporal y sobrevivencia de los pollos). Con el mismo propósito, Olson et al. (2006) enfriaron periódicamente huevos de pinzón cebra a 30 °C (tratamiento 1) y a 20 °C (tratamiento 2). Los huevos eran enfriados durante 20 a 24 minutos cada hora durante 15 horas, seguido de un periodo de temperatura constante (~37.5 °C) equivalente a la noche. Encontraron que la variación en la temperatura de incubación causada por largos periodos de enfriamiento, afecta

negativamente el desarrollo de los pollos (i.e., su masa corporal y su tasa de crecimiento).

Este estudio se realizó bajo condiciones ambientales adversas para los bobos (i.e., durante un año de El Niño, cuando la temperatura superficial del mar era más elevada; NOAA 2015). Consecuentemente, se vio afectada la tasa de eclosión (eclosionando sólo el 7% de las puestas) por el abandono de huevos y la depredación de huevos por gaviotas. En las parejas familiarizadas y no familiarizadas de la muestra de 60 parejas sólo 18% y 5% de los huevos ($N = 22$ y 38 , respectivamente) eclosionaron. No se encontró asociación estadísticamente significativa entre la familiaridad de los miembros de la pareja y el éxito de eclosión ($\chi^2 = 2.583$; $P = 0.108$; $N = 60$). Sería conveniente realizar una comparación del éxito de eclosión durante otros años para comprobar si el mantenimiento de la temperatura de la puesta varía con la familiaridad o la combinación de edades de los padres o si se modifica su conducta de incubación en años buenos y malos. Por otro lado, no es claro si una mayor variación en la temperatura de incubación tiene efectos positivos o negativos en el desempeño de la progenie, siendo necesario más estudios durante las etapas de eclosión y post-eclosión.

Alternativamente, la alta varianza en la temperatura de incubación en parejas familiarizadas podría deberse a una elevada proporción de huevos fecundados en sus puestas (Turner 2002), consistente con la observación de que las parejas familiarizadas de estos bobos logran eclosionar una mayor proporción de sus huevos (Sánchez-Macouzet et al. 2014). La demanda energética de mantener la temperatura del huevo cambia con la edad del embrión. Conforme el embrión

madura y desarrolla un sistema circulatorio, parece que el mantener estable la temperatura del huevo se vuelve más costoso (Turner 2002). Esto ha sido demostrado en el carbonero común (*Parus major*) donde los huevos pierden calor a mayor velocidad conforme avanza la incubación (Boulton y Cassey 2012). Posiblemente, mantener las condiciones óptimas de la puesta implique un mayor reto energético cuando la proporción de huevos fecundados es mayor. Esto podría explicar porque la variación en la temperatura de incubación es mayor en las puestas de parejas familiarizadas sobre aquellas en su primer evento reproductivo juntos.

En condiciones desfavorables las parejas con experiencia conjunta podrían disminuir su inversión en la incubación para priorizar el mantenimiento de su condición corporal (Voss et al. 2006, Ardia et al. 2009). Estudios anteriores han demostrado que variaciones en las condiciones ambientales pueden tener repercusiones sobre el éxito reproductivo (Skinner et al. 1998, Reid et al. 2000). En temperaturas bajas los padres de golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) suelen priorizar su condición corporal permitiendo que la temperatura de la puesta alcance niveles por debajo del óptimo para el desarrollo embrionario, pero se desconoce si esto tiene repercusiones sobre el éxito de eclosión de los huevos (Ardia et al. 2009). En las parejas de bobos de patas azules, es posible que un fenómeno similar pueda estar ocurriendo.

Se encontró una relación negativa entre el volumen de la puesta y el coeficiente de correlación incubación-aire. Es posible que esto se deba a que puestas de mayor volumen tienen una menor tasa de pérdida de calor (Frost y

Siegfried 1976, Williams 1994, Reid et al. 2000, 2002). Esta relación únicamente fue significativa durante la noche cuando la temperatura del aire es menor y puede tener mayor impacto sobre el embrión y los padres (Webb 1987, Ardia 2013). En el carbonero común, las puestas de mayor volumen mantienen una temperatura promedio más elevada y presentan menor variación en la temperatura y una menor tasa de pérdida de calor con respecto a la temperatura ambiente (Boulton y Cassey 2012). Poner puestas de mayor volumen podría permitir a los bobos controlar la temperatura de incubación mediante una menor inversión energética por puesta (Reid et al. 2000).

En los bobos, los pollos de padres con la combinación de edades joven-viejo tienen una menor carga parasitaria, mejor condición corporal y mayor probabilidad de unirse a la población reproductiva, posiblemente debido a efectos genéticos (Drummond y Rodríguez 2015, Ramos y Drummond 2016). En este estudio, parece que la combinación de edades de los padres no tiene efecto sobre la variación en la temperatura de la puesta ni sobre la correlación con la temperatura del aire. Esto concuerda con estudios previos, donde la combinación de edades de los padres parece no tener efecto sobre rasgos altamente dependientes del cuidado parental (Drummond y Rodríguez 2015). El resultado obtenido en este estudio indica que la alta calidad de los pollos con padres joven-viejo podría no depender del cuidado parental que reciben. Sin embargo, no se puede descartar que otros parámetros no medidos acerca del cuidado de la puesta, como la rotación de los huevos o el control de la humedad, podrían variar con la combinación de edades de los padres (Bogdanova et al. 2007).

Este estudio revela efectos de la familiaridad de la pareja sobre la regulación y el control de la temperatura de incubación, aspectos clave del cuidado parental durante la incubación. Los datos obtenidos indican que la variación en la temperatura de incubación es mayor en puestas de parejas familiarizadas. No obstante se desconocen cuales puedan ser los efectos que esta variación pueda tener sobre el éxito de eclosión y el desempeño de la progenie, siendo necesario más estudios durante la etapa de eclosión y post-eclosión. Además hacen falta experimentos tanto en campo como en cautivero que permitan analizar los mecanismos detrás de los beneficios de la familiaridad.

REFERENCIAS

- Ahnesjo, I. 1995. Temperature affects male and female potential reproductive rates differently in the sex-role reversed pipefish, *Syngnathus typhle*. - *Behav. Ecol.* 6: 229–233.
- Ar, A. y Sidis, Y. 2002. Nest microclimate during incubation. - En: Deeming, D. C. (ed), *Avian Incubation: Behaviour, Environment And Evolution*. Oxford University Press, pp. 143–160.
- Ardia, D. R. 2013. The effects of nestbox thermal environment on fledging success and haematocrit in Tree Swallows. - *Avian Biol. Res.* 6: 99–103.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H., Chad, E. K., Voss, M. A. y Clotfelter, E. D. 2009. Temperature and life history : experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. - *Anim. Ecol.* 78: 4–13.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H. y Clotfelter, E. D. 2010. Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling tree swallows. - *Proc. R. Soc. B* 277: 1881–1888.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. y Walker, S. C. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. - *J. Stat. Softw.* 67: 1–48.
- Beamonte-Barrientos, R. 2011. Senescencia en el bobo de patas azules. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Beamonte-Barrientos, R., Velando, A., Drummond, H. y Torres, R. 2010. Senescence of Maternal Effects: Aging Influences Egg Quality and Rearing Capacities of a Long-Lived Bird. - *Am. Nat.* 175: 469–470.
- Berntsen, H. H. y Bech, C. 2015. Incubation temperature influences survival in a small passerine bird. - *Nord. Soc. Oikos* 47: 141–145.
- Black, J. M. 1996. Introduction: pair bonds and partnerships. - En: J. M. Black (ed), *Partnerships in Birds : The Study of Monogamy*. Oxford University Press, UK, pp. 3–8.
- Black, J. M. 2001. Fitness consequences of long-term pair bonds in barnacle geese: monogamy in the extreme. - *Behav. Ecol.* 12: 640–645.
- Bogdanova, M. I., Nager, R. G. y Monaghan, P. 2006. Does parental age affect offspring performance through differences in egg quality ? - *Funct. Ecol.* 20: 132–141.
- Bogdanova, M. I., Nager, R. G. y Monaghan, P. 2007. Age of the incubating parents affects nestling survival- an experimental study of the herring gull *Larus argentatus*. - *J. Avian Biol.* 38: 83–93.

- Boulton, R. L. y Cassey, P. 2012. How avian incubation behaviour influences egg surface temperatures: relationships with egg position, development and clutch size. - *J. Avian Biol.* 43: 289–296.
- Carter, A. W., Hopkins, W. A., Moore, I. T. y DuRant, S. E. 2014. Influence of incubation recess patterns on incubation period and hatchling traits in wood ducks *Aix sponsa*. - *J. Avian* 45: 273–279.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. - Princeton University Press.
- CONANP 2005. Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Isla Isabel.
- Coulson, J. C. 1966. The Influence of the Pair-Bond and Age on the Breeding Biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla*. - *Anim. Ecol.* 35: 269–279.
- Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. - John Wiley and Sons.
- Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? - *Ibis (Lond. 1859)*. 125: 400–404.
- Deeming, D. C. 2002. *Avian incubation: behaviour, environment, and evolution* (D. C. Deeming, Ed.). - Oxford University Press, UK.
- Drummond, H. y Rodríguez, C. 2013. Costs of growing up as a subordinate sibling are passed to the next generation in blue-footed boobies. - *J. Evol. Biol.* 26: 625–634.
- Drummond, H. y Rodríguez, C. 2015. Viability of Booby Offspring is Maximized by Having One Young Parent and One Old Parent. - *PLoS One* en imprenta.
- Drummond, H., González, E. y Osorno, J. L. 1986. Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): social roles in infanticidal brood reduction. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 365–372.
- Drummond, H., Torres, R. y Krishnan, V. V 2003. Buffered Development- Resilience after Aggressive Subordination in Infancy. - *Am. Nat.* 161: 794–807.
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R. y Walters, J. R. 2013. Ecological , evolutionary , and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. - *Biol. Rev.* 88: 499–509.
- Ens, B. J., Choudhury, S. y Black, J. M. 1996. Mate fidelity and divorce in monogamous birds. - En: Black, Jefferey, M. (ed), *Partnerships in Birds*. Oxford University Press, pp. 345–401.
- Forslund, P. y Pärt, T. 1995. Age and reproduction in birds-hypotheses and tests. - *Trends Ecol. Evol.* 10: 374–378.
- Forstmeir, W. y Schielzeth, H. 2011. Cryptic multiple hypotheses testing in linear models- overestimated effect sizes and the winner's curse. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 47–55.

- Fowler, G. S. 1995. Stages of Age-Related Reproductive Success in Birds-Simultaneous Effects of Age, Pair-Bond Duration and Reproductive Experience. - *Am. Zool.* 35: 318–328.
- Frost, P. G. H. y Siegfried, W. R. 1976. The cooling rate of eggs of Moorhen *Gallinula chloropus* in single and multi-egg clutches. - *Ibis (Lond. 1859)*. 119: 77–80.
- García-Peña, G. E. 2005. Efectos y Costos de la Termorregulación Durante la Incubación del Ave Marina *Sula nebouxii*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Griffith, S. C., Mainwaring, M. C., Sorato, E. y Beckmann, C. 2016. High atmospheric temperatures and “ambient incubation” drive embryonic development and lead to earlier hatching in a passerine bird. - *Proc. R. Soc. B* en imprenta.
- Griggio, M. y Pilastro, A. 2007. Sexual conflict over parental care in a species with female and male brood desertion. *Animal Behaviour*. - *Anim. Behav.* 74: 779–785.
- Griggio, M. y Hoi, H. 2011. An experiment on the function of the long-term pair bond period in the socially monogamous bearded reedling. - *J. Anim. Behav.* 82: 1329–1335.
- Guerra, M. y Drummond, H. 1995. Reversed Sexual Size Dimorphism and Parental Care: Minimal Division of Labour in the Blue-Footed Booby. - *Behaviour* 132: 479–496.
- Hepp, G. R. y Kennamer, R. A. 1993. Effects of Age and Experience on Reproductive Performance of Wood Ducks. - *Ecology* 74: 2027–2036.
- Hepp, G. R. y Kennamer, R. A. 2011. Date of nest initiation mediates incubation costs of wood ducks (*Aix sponsa*). - *Auk* 128: 258–264.
- Hoyt, D. F. 1979. Practical Methods of Estimating Volume and Fresh Weight of Bird Eggs. - *Auk* 96: 73–77.
- Kim, S., Torres, R., Domínguez, C. A. y Drummond, H. 2007a. Lifetime philopatry in the blue-footed booby : a longitudinal study. - *Behav. Ecol.* 18: 1132–1138.
- Kim, S.-Y., Torres, R., Rodríguez, C. y Drummond, H. 2007b. Effects of breeding success, mate fidelity and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. - *J. Anim. Ecol.* 76: 471–9.
- Lack, D. L. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. - Methuen.
- Lecomte, J. V., Sorci, G., Cornet, S., Jaeger, A., Faivre, B. y Arnoux, E. 2010. Patterns of aging in the long-lived wandering albatross. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107: 6370–6375.
- Limmer, B. y Becker, P. H. 2009. Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird. - *Anim. Behav.* 77: 1095–1101.
- López-Rull, M. I. 2001. Fidelidad y divorcio en el bobo de patas azules (*Sula*

- nebouxii). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Mayani-Parás, F., Kilner, Rebecca, M., Stoddard, M. C., Rodríguez, C. y Drummond, H. 2015. Behaviorally Induced Camouflage- A New Mechanism of Avian Egg Protection. - *Am. Nat.* 186: E91–E97.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., Scheuerlein, A. y Fromhage, L. 2009. Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. - *Proc. R. Soc. B* en imprenta.
- Morales, J., Torres, R. y Velando, A. 2010. Parental conflict and blue egg coloration in a seabird. - *Naturwissenschaften* 97: 173–180.
- Mousseau, T. A. y Dingle, H. 1991. Maternal Effects in Insect Life Histories. - *Annu. Rev. Entomol.* 36: 511–534.
- Mousseau, T. A. y Fox, C. W. 1998a. The adaptive significance of maternal effects. 13: 403–407.
- Mousseau, T. A. y Fox, C. W. 1998b. Maternal Effects As Adaptations (TA Mousseau y CW Fox, Eds.). - Oxford University Press.
- Naves, L. C., Cam, E. y Monnat, J. Y. 2007. Pair duration, breeding success and divorce in a long-lived seabird: benefits of mate familiarity? - *Anim. Behav.* 73: 433–444.
- Nelson, B. 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. - Oxford University Press, UK.
- NOAA. 2015. Operational SST Anomaly Charts for 2015.
- Noiva, R. M., Menezes, A. C. y Peleteiro, M. C. 2014. Influence of temperature and humidity manipulation on chicken embryonic development. - *BMC Vet. Res.* 10: 234.
- Olson, C. R., Vleck, C. M. y Vleck, D. 2006. Periodic Cooling of Bird Eggs Reduces Embryonic Growth Efficiency. - *Physiol. Biochem. Zool. Ecol. Evol. Approaches* 79: 927–936.
- Oro, D., Torres, R., Rodríguez, C. y Drummond, H. 2010. Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. - *Ecology* 91: 1205–1214.
- Pardo, D., Barbraud, C., Authier, M. y Weimerskirch, H. 2013. Evidence for an age-dependent influence of environmental variations on a long-lived seabird's life-history traits. - *Ecology* 94: 208–220.
- Pugesek, B. H. 1987. Age-specific survivorship in relation to clutch size and fledging success in California gulls. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 217–221.
- R Development Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing (Version 3.0.2)*. - Viena, Austria R Found. Stat. Comput.

- Ramos, A. 2016. Impacto de la edad de los adultos reproductivos y la estructura del hábitat en la paternidad extra-pareja del bobo de patas azules. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Reichard, U. H. y Boesch, C. 2003. Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals (UH Reichard y C Boesch, Eds.). - Cambridge University Press.
- Reid, J. M., Monaghan, P. y Ruxton, G. D. 2000. Resource allocation between reproductive phases : the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. - *Proc. R. Soc. B* 267: 37–41.
- Reid, J. M., Ruxton, G. D., Monaghan, P. y Hilton, G. M. 2002. Energetic consequences of clutch temperature and clutch size for a uniparental intermittent incubator: the starling. - *Auk* 119: 54–61.
- RStudio 2013. RStudio: Integrated development environment for R (Versión 0.94.106). - Boston, MA RStudio
- Saino, N., Ambrosini, R., Martinelli, R. y Moller, A. P. 2002. Mate fidelity, senescence in breeding performance and reproductive trade-offs in the barn swallow. - *Anim. Ecol.* 71: 309–319.
- Sánchez-Macouzet, O. y Drummond, H. 2011. Sibling bullying during infancy does not make wimpy adults. - *Biol. Lett.* 7: 869–871.
- Sánchez-Macouzet, O., Rodríguez, C. y Drummond, H. 2014. Better stay together: pair bond duration increases individual fitness independent of age-related variation. - *Proc. R. Soc. B* en imprenta.
- Sartorius, G. A. y Nieschlag, E. 2010. Paternal age and reproduction. - *Hum. Reprod. Update* 16: 65–79.
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. - *Methods Ecol. Evol.* 1: 103–113.
- Shaalje, G. B., McBride, B. J. y Fellingham, W. G. 2002. Adequacy of Approximations to Distributions of Test Statistics in Complex Mixed Linear Models. - *J. Agric. Biol. Environ. Stat.* 7: 512–524.
- Skinner, W. R., Jefferies, R. L., Carleton, T. J., Rockwell, R. F. y Abraham, K. F. 1998. Prediction of reproductive success and failure in lesser snow geese based on early season climatic variables. - *Glob. Chang. Biol.* 4: 3–16.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. - Oxford University Press, UK.
- Trivers, R. L. 1972. Parental Investment and Sexual Selection. - En: Campbell, B. (ed), *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*. Aldine Press, pp. 139–179.
- Turner, J. S. 2002. Maintenance of egg temperature. - En: Deeming, D. C. (ed), *Avian Incubation: Behaviour, Environment And Evolution*. Oxford University Press, pp. 118–142.

- Van de Pol, M., Heg, D., Bruinzeel, L. W., Kuijper, B. y Verhulst, S. 2006. Experimental evidence for a causal effect of pair-bond duration on reproductive performance in oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). - *Behav. Ecol.* 17: 982–991.
- Velando, A., Drummond, H. y Torres, R. 2006a. Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. - *Proc. Biol. Sci.* 273: 1443–8.
- Velando, A., Beamonte-Barrientos, R. y Torres, R. 2006b. Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. - *Oecologia* 149: 535–42.
- Voss, M. A., Hainsworth, F. R. y Ellis-felege, S. N. 2006. Use of new model to quantify compromises between embryo development and parental self-maintenance in ... - *Therm. Biol.* 31: 453–460.
- Warton, D. I. y Hui, F. K. C. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. - *Ecology* 92: 3–10.
- Webb, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. - *Condor* 89: 874–898.
- Wilks, S. . 1937. The large-sample distribution of the likelihood ratio for testing composite hypotheses. - *Ann. Math. Stat.* 231: 295.
- Williams, T. D. 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. - *Biol. Rev.* 68: 35–59.

APÉNDICE 1

Tabla 3. Edades del huevo calculadas a partir del porcentaje de suciedad del cascarón. Esta muestra de 60 parejas incluye los ocho nidos de parejas afectadas por la tormenta ($N = 60$).

Edad del huevo (redondeada)	Suciedad (%)	No. de huevos
0	0.293	1
1	-	0
2	-	0
3	-	0
4	0.410	1
5	0.450	2
6	0.485	1
7	0.521	2
8	0.561	2
9	0.585	1
10	0.606	2
11	0.632	3
12	0.651	3
13	0.672	4
14	0.693	2
15	0.715	3
16	-	0
17	0.744	2
18	0.757	1
19	0.776	2
20	0.784	2
21	0.792	2
22	-	0
23	0.807	1
24	0.817	1
25	0.818	1
26	0.821	1
27	0.871	16

APÉNDICE 2

En esta imagen se observa uno de los nidos inundados durante la tormenta que afectó a ocho de las 60 parejas incluidas en la muestra original. Durante varias horas los huevos en los nidos afectados quedaron sumergidos o a la intemperie (A), lo que llevó a una fuerte caída de su temperatura interna mientras pasaba el temporal (B).



Figura 8. Nido inundado durante la tormenta. Fotografía por Oscar Sánchez-Macouzet.

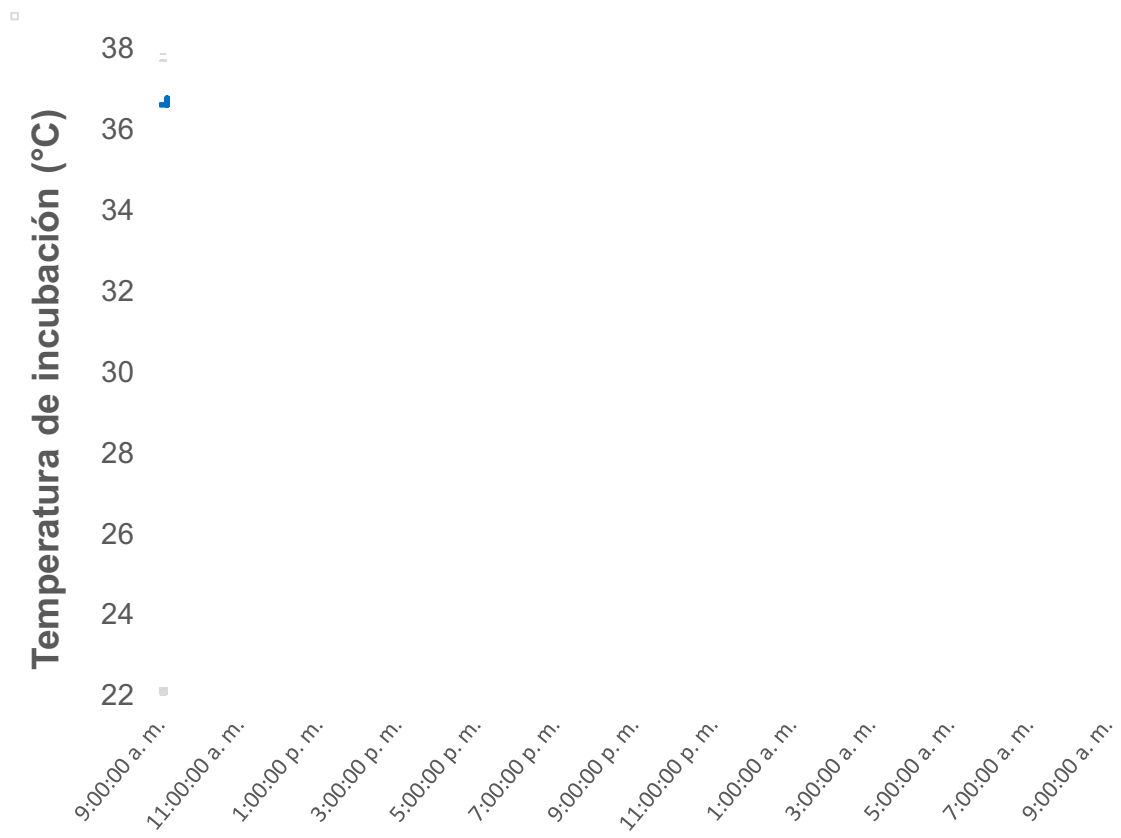


Figura 9. Temperatura de incubación durante 24 h en un nido afectado por la tormenta.

APÉNDICE 3

Tabla 4. Modelo GLMM inicial examinando el efecto de las potenciales covariables sobre el coeficiente de variación (CV) de la temperatura de incubación durante el día y durante la noche, y modelos reducidos examinando los efectos de interés: la familiaridad de las parejas y la combinación de edades de los padres. La muestra para estos modelos excluye los ocho nidos de parejas afectadas por la tormenta ($N = 52$).

MODELO INICIAL								
Día					Noche			
Variables	Estimado	EE	<i>t</i>	<i>P</i>	Estimado	EE	<i>t</i>	<i>P</i>
Intercepto	-1.530	0.441	-3.470	0.001**	-2.031	0.325	-6.235	<0.001***
Edad ♂	0.0196	0.038	0.509	0.612	0.001	0.008	0.193	0.848
Edad ♀	-0.003	0.032	-0.103	0.918	0.005	0.009	0.491	0.626
(Edad ♂) ²	-0.001	0.002	-0.628	0.532	-0.001	0.002	-0.532	0.597
(Edad ♀) ²	0.0003	0.002	0.236	0.814	0.0003	0.001	0.239	0.812
Volumen de la puesta	-0.011	0.016	-0.718	0.476	0.008	0.015	0.556	0.581
Edad de la puesta	-0.002	0.003	-0.821	0.415	0.001	0.003	0.303	0.763
MODELO REDUCIDO					FAMILIARIDAD			
Intercepto	-1.793	0.027	-64.446	<0.001***	-1.869	0.025	-73.13	<0.001***
Familiaridad	0.105	0.048	2.174	0.033*	0.068	0.044	1.533	0.131
MODELO REDUCIDO					COMBINACIÓN DE EDADES DE LOS PADRES			
Intercepto	-1.715	0.149	-11.469	<0.001***	-1.847	0.021	-86.65	<0.001***
Edad ♂	-0.008	0.018	-0.463	0.645	-0.002	0.006	-0.311	0.757
Edad ♀	-0.002	0.018	-0.101	0.920	0.006	0.007	1	0.322
Edad ♂ X Edad ♀	0.001	0.002	0.299	0.923	-0.0004	0.002	-0.207	0.736

Tabla 5. Modelo GLMM inicial examinando el efecto de las potenciales covariables sobre el coeficiente de correlación entre la temperatura de incubación y la temperatura del aire (Correlación Incubación-aire) durante el día y durante la noche, y modelos reducidos examinando los efectos de interés: la familiaridad de las parejas y la combinación de edades de los padres. La muestra para estos modelos excluye los ocho nidos de parejas afectadas por la tormenta ($N = 52$).

MODELO INICIAL								
Día					Noche			
Variables	Estimado	EE	t	P	Estimado	EE	t	P
Intercepto	0.293	0.321	0.912	0.366	0.935	0.316	2.955	0.005**
Edad ♂	-0.009	0.008	-1.119	0.268	-0.002	0.008	-0.295	0.769
Edad ♀	0.012	0.009	1.291	0.202	0.006	0.009	0.615	0.541
(Edad ♂)²	0.002	0.001	1.393	0.170	-0.001	0.001	-0.91	0.367
(Edad ♀)²	0.002	0.001	-1.571	0.122	-0.0005	0.001	-0.408	0.685
Volumen de la puesta	-0.004	0.014	-0.301	0.765	-0.033	0.014	-2.4	0.020*
Edad de la puesta	0.00004	0.002	0.015	0.988	0.004	0.002	1.401	0.167
MODELO REDUCIDO FAMILIARIDAD								
Intercepto	0.177	0.025	6.958	<0.001***	1.001	0.300	3.335	0.002**
Familiaridad	0.078	0.044	1.766	0.083	-0.035	0.044	-0.787	0.435
Volumen de la puesta	-	-	-	-	-0.034	0.013	-2.543	0.014*
MODELO REDUCIDO COMBINACIÓN DE EDADES DE LOS PADRES								
Intercepto	0.200	0.021	9.379	<0.001***	1.040	0.317	3.283	0.002**
Edad ♂	-0.0004	0.006	-0.067	0.947	-0.004	0.006	-0.598	0.552
Edad ♀	0.003	0.006	0.434	0.666	0.004	0.007	0.659	0.513
Edad ♂ X Edad ♀	0.002	0.002	1.255	0.215	0.0004	0.002	0.234	0.816
Volumen de la puesta	-	-	-	-	-0.036	0.014	-2.552	0.014*

Tabla 6. Modelo GLMM inicial examinando el efecto de las potenciales covariables sobre el coeficiente de variación (CV) de la temperatura de incubación durante el día y durante la noche, y modelos reducidos examinando los efectos de interés: la familiaridad de las parejas y la combinación de edades de los padres. La muestra para estos modelos incluye a los ocho nidos de parejas afectadas por la tormenta ($N = 60$).

MODELO INICIAL								
Variables	Día				Noche			
	Estimado	EE	t	P	Estimado	EE	t	P
Intercepto	-1.294	0.361	-3.58	<0.001***	-1.497	0.378	-3.96	<0.001***
Edad ♂	0.00004	0.009	0.005	0.996	0.0002	0.009	0.022	0.982
Edad ♀	0.006	0.010	0.649	0.519	0.006	0.010	0.617	0.539
(Edad ♂)²	-0.001	0.002	-0.434	0.666	-0.0001	0.002	-0.053	0.958
(Edad ♀)²	0.00002	0.001	0.011	0.991	-0.001	0.002	-0.345	0.731
Volumen de la puesta	-0.015	0.015	-0.974	0.334	-0.012	0.016	-0.733	0.466
Edad de la puesta	-0.002	0.003	-0.738	0.464	0.0004	0.003	0.122	0.903
MODELO REDUCIDO FAMILIARIDAD								
Intercepto	-1.727	0.068	-25.121	<0.001***	-1.808	0.069	-26.03	<0.001***
Familiaridad	0.121	0.046	2.609	0.011*	0.122	0.048	2.525	0.0147*
MODELO REDUCIDO COMBINACIÓN DE EDADES DE LOS PADRES								
Intercepto	-1.683	0.067	-24.863	<0.001***	-1.758	0.072	-24.32	<0.001***
Edad ♂	-0.001	0.007	-0.092	0.927	0.003	0.007	0.383	0.703
Edad ♀	0.005	0.007	0.755	0.454	0.002	0.007	0.337	0.738
Edad ♂ X Edad ♀	0.0002	0.002	0.158	0.875	-0.002	0.002	-1.092	0.280

Tabla 7. Modelo GLMM inicial examinando el efecto de las potenciales covariables sobre el coeficiente de correlación entre la temperatura de incubación y la temperatura del aire (Correlación Incubación-aire) durante el día y durante la noche, y modelos reducidos examinando los efectos de interés: la familiaridad de las parejas y la combinación de edades de los padres. La muestra para estos modelos incluye a los ocho nidos de parejas afectadas por la tormenta ($N = 60$).

MODELO INICIAL								
Día					Noche			
Variables	Estimado	EE	t	P	Estimado	EE	t	P
Intercepto	0.650	0.335	1.937	0.058	0.697	0.289	2.407	0.019*
Edad ♂	-0.007	0.008	-0.949	0.347	-0.0005	0.007	-0.083	0.934
Edad ♀	0.013	0.009	1.457	0.151	0.002	0.008	0.354	0.724
(Edad ♂)²	0.002	0.001	1.176	0.245	-0.001	0.001	-0.559	0.578
(Edad ♀)²	-0.002	0.001	-1.661	0.102	-0.0002	0.001	-0.168	0.867
Volumen de la puesta	-0.019	0.015	-1.322	0.192	-0.023	0.012	-1.829	0.073
Edad de la puesta	0.001	0.003	0.439	0.662	0.003	0.002	1.078	0.285
MODELO REDUCIDO FAMILIARIDAD								
Intercepto	0.197	0.036	5.468	<0.001***	0.229	0.036	6.299	<0.001***
Familiaridad	0.112	0.045	2.484	0.016*	-0.024	0.041	-0.582	0.563
MODELO REDUCIDO COMBINACIÓN DE EDADES DE LOS PADRES								
Intercepto	0.235	0.031	7.515	<0.001***	0.222	0.034	6.517	<0.001***
Edad ♂	0.002	0.007	0.322	0.741	0.002	0.006	0.303	0.762
Edad ♀	0.002	0.007	0.332	0.741	0.0003	0.006	0.052	0.959
Edad ♂ X Edad ♀	0.001	0.001	0.674	0.503	-0.0006	0.001	-0.439	0.662