

Universidad Autónoma de Tlaxcala



Posgrado en Ciencias Biológicas

Estrés Térmico en el Desarrollo Temprano: Compromisos entre Componentes del Crecimiento

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Irene Gaona Gordillo

Codirectores

Dr. Sergio Iván Ancona Martínez

Dra. Laura Roxana Torres Avilés

Tlaxcala, Tlax.



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Estrés Térmico en el Desarrollo Temprano:
Compromisos entre Componentes del Crecimiento**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Irene Gaona Gordillo

Comité Tutorial

Dr. Sergio Iván Ancona Martínez

Dra. Laura Roxana Torres Avilés

Dr. Amando Bautista Ortega

Dr. Juan Antonio Fargallo

Tlaxcala, Tlax.

Enero 2

El presente trabajo se llevó a cabo en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta y en la Estación Científica La Malinche. Un agradecimiento a las diferentes instituciones que apoyaron económicamente al proyecto: programa “Por Amor al Planeta” de la Volkswagen, de la North America Bluebird Society, del proyecto de Ciencia Básica SEP-CONACyT con número 220418 y con beca de CONACyT No. 423146 de la Maestría en Ciencias Biológicas, la cual está registrada en el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional dentro Padrón Nacional de Posgrado (PNP).

Hoja de autorización



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado
Posgrado en Ciencias Biológicas



COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Irene Gaona Gordillo** realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Estrés térmico en el desarrollo temprano: compromiso entre componentes del crecimiento”**.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., NOVIEMBRE 22 DE 2017

DR. SERGIO IVÁN ANCONA MARTÍNEZ

DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA

DRA. ESTELA CUEVAS ROMERO

DR. ALEJÁNDRO ARIEL RÍOS CHELÉN

DRA. MELISSA PLASMAN



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2015-NMX-CC-9001-IMNC-2015



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070, Tlaxcala, Tlax. Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoctbcuat@gmail.com

Agradecimientos

Un agradecimiento especial al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala por permitirme llevar a cabo mis estudios de maestría. Asimismo, un agradecimiento a CONACyT por la beca No. 423146 otorgada para llevar a cabo los estudios de maestría. Gracias a las diferentes instituciones que nos brindaron apoyo económico para la realización de este proyecto: al programa “Por Amor al Planeta” de la Volkswagen, de la North America Bluebird Society, y al proyecto de Ciencia Básica SEP-CONACyT con número 220418. Un agradecimiento a los miembros del comité tutorial por sus comentarios y revisión del presente escrito: Dra. Roxana Torres, Dr. Sergio Ancona, Dr. Amando Bautista y Dr. Juan Antonio Fargallo.

Agradecimientos a título personal

Un especial agradecimiento a todas las personas que participaron en la recolección de los datos de campo: Dr. René Beamonte, Dr. Alejandro Salinas, Dr. Amando Bautista, Dr. Alejandro Ríos, Dr. Sergio Ancona, Mtra. Cecilia Cuatinaquiz, Mtra. América Hernández, Frida Rodríguez y Angélica. Sin su ayuda no hubiera sido posible la realización de este proyecto.

Gracias a la Dra. Yendi Navarro por todo su apoyo y largas horas dedicadas a los análisis de laboratorio.

Gracias a los revisores de esta tesis por sus comentarios y correcciones. Sin ellos, este texto no hubiera sido posible de redactar.

Un enorme agradecimiento a la Dra. Margarita Martínez por siempre apoyarme a lo largo de estos años, por resolver todos los problemas que surgieron derivados del proyecto.

Gracias a los miembros del laboratorio de Psicobiología. Vero, Amando, Zepeda, Esme, Karla, Lilian y Rodrigo gracias por siempre recibirme con los brazos abiertos, por sus comentarios y consejos que enriquecieron enormemente este trabajo.

A mi familia y amigos por siempre ser un apoyo a lo largo de la realización de este proyecto y por sus sabios consejos en la resolución de los problemas que surgieron a lo largo de estos años.

A mi mamá, hermanos y mi abuela por estar conmigo siempre.

A ti que nunca dudaste de mí y que con confianza plena me diste esta enorme oportunidad. Gracias por día a día enseñarme algo nuevo y por siempre estar orgulloso de mí. Por siempre tener la puerta abierta para resolver mis dudas, por darme aliento en los momentos en que ya no podía más, por la enorme disposición con todos tus alumnos. Por ser mi mano derecha. Gracias por ser tú.

¡Ánimo!

Resumen

La temperatura del aire que experimentan los pollos altriciales durante los primeros días de vida puede influir sobre la adecuación de estos organismos. Esto se debe a la incapacidad de los pollos altriciales de mantener su temperatura corporal más o menos constante, independientemente de la temperatura ambiental, durante los primeros días posteclosión. Debido a que la termorregulación involucra procesos energéticamente costosos, los pollos altriciales que se desarrollan en ambientes térmicamente estresantes (i.e., por encima o por debajo de la zona termoneutral de la especie) podrían enfrentar una disyuntiva entre activar los diferentes procesos termorregulatorios u otros procesos igualmente costosos y esenciales (e.g. crecimiento). Para poner a prueba esta hipótesis, llevamos a cabo una manipulación de la temperatura del aire dentro de cajas nido con pollos de azulejo de garganta azul (*Sialia mexicana*) durante la fase exponencial de crecimiento y el inicio de la termorregulación, es decir, del día 5 al 11 (± 0.5) de edad de los pollos. Esta manipulación consistió en dejar la tapa abierta de 14 cajas nido para provocar la pérdida de calor (grupo experimental), mientras que dejamos otras 14 cajas nido con la tapa cerrada para simular un ambiente térmicamente más estable (grupo control). Con esto, logramos generar dos grupos térmicamente diferentes: las cajas nido del grupo control fueron en promedio 0.83 °C más calientes que las cajas del grupo experimental a lo largo de los seis días que duró la manipulación. La temperatura del aire dentro de las cajas nido no afectó el incremento relativo de la masa total de los pollos de los dos grupos. Sin embargo, el incremento relativo del pico tuvo una relación negativa con la temperatura promedio y mínima del aire dentro de las cajas nido y una relación del mismo tipo con el incremento relativo del tarso y la temperatura promedio, mínima y máxima del aire dentro de las cajas nido en el grupo experimental, mientras que en el grupo control no se encontró ninguna relación. Aunque, por otro lado, encontramos una relación positiva entre la temperatura promedio y mínima del aire dentro de las cajas nido y los valores finales de masa, pico y tarso de los pollos del grupo experimental y de la temperatura máxima del aire dentro de las cajas nido y la masa final de dicho grupo, esto debido a que los pollos que crecieron en temperaturas más bajas siempre fueron más pequeños, inclusive antes de la manipulación. Asimismo, establecimos una relación negativa entre esta temperatura y el valor final de la masa de los pollos del grupo control, probablemente debido a los efectos de la hipertermia. Aunado a esto, los pollos del grupo control presentaron mayor probabilidad

presentar novena pluma alar a los 11 días de edad que los pollos del grupo experimental. Aunado a esto, encontramos una relación positiva entre la temperatura mínima del aire dentro de las cajas nido y la probabilidad de presentar esta pluma en los pollos del grupo experimental, mientras que en los pollos del grupo control la temperatura mínima no se relacionó con el desarrollo del plumaje. Adicionalmente, encontramos una relación positiva entre la temperatura máxima del aire dentro de las cajas nido y la longitud de la primera pluma de la rectriz en ambos grupos. Al evaluar los compromisos entre rasgos del crecimiento (resumidos en un PC1) y la probabilidad de presentar novena pluma alar a los 11 días encontramos una relación negativa en ambos grupos, aunque en el grupo experimental observamos que los pollos crecen menos (PC1) y, a su vez, tienen menor probabilidad de presentar esta pluma. Los resultados sugieren que la temperatura del aire que experimentan los pollos altriciales durante la fase exponencial de crecimiento y el inicio de la termorregulación, influye en el crecimiento y el desarrollo del plumaje y acentúa los compromisos entre estos rasgos. Estos cambios que pueden experimentar los pollos en su desarrollo podrían tener un impacto sobre su adecuación a corto y largo plazo y podrían contribuir a la variación fenotípica en poblaciones silvestres.

Índice

Introducción.....	3
Estrés térmico durante el desarrollo temprano y su impacto en la adecuación de las aves.....	4
Termorregulación en aves.....	5
Termogénesis	6
Termólisis	7
Costos de la termorregulación	7
Antecedentes.....	9
El Azulejo de Garganta Azul	10
Justificación	11
Objetivos.....	12
Objetivo general	12
Objetivos particulares	12
Hipótesis y predicciones.....	13
Material y métodos	13
Sitio de Estudio.....	13
Trabajo de campo y recolección de datos.....	14
Sexado	15
Análisis estadísticos.....	15
Efecto de la manipulación sobre la temperatura de las cajas nido	16
Efectos de la manipulación sobre el crecimiento y el desarrollo de plumaje.....	20
Efecto del tratamiento sobre compromisos entre rasgos de crecimiento y desarrollo de plumaje	21
Resultados.....	22
Efecto del tratamiento sobre el crecimiento de los pollos	22
Efecto del tratamiento sobre el desarrollo del plumaje	28
Efecto del tratamiento sobre compromisos entre rasgos de crecimiento y desarrollo de	

plumaje	33
Discusión	35
Efecto del tratamiento sobre el crecimiento de los pollos	36
Efecto del tratamiento sobre el desarrollo del plumaje	40
Efecto del tratamiento sobre compromisos entre rasgos de crecimiento y desarrollo de plumaje	41
Conclusión	43
Perspectivas	43
Bibliografía	44
Anexo 1	52

Introducción

La adecuación de los organismos es influenciada por la variación en diferentes condiciones ambientales (Gilbert 2001, 2004). Factores ambientales como la disponibilidad de alimento, fotoperiodo, temperatura, humedad, y diversas interacciones biológicas como la depredación, parasitismo, y la competencia por recursos podrían influir en la expresión génica (Gilbert 2001) y el fenotipo de los organismos (Gilbert 2004, Monaghan 2008), y por consiguiente, en su supervivencia y éxito reproductivo. Por ejemplo, la temperatura ambiental determina el sexo de la tortuga verde (*Chelonia mydas*, Morreale y cols. 1982), el fotoperiodo induce la esmoltificación en los salmones (Ebbesson y cols. 2003) y la calidad del hábitat (i.e., la cercanía del nido al lugar de forrajeo) influye en la supervivencia de los pollos del ostrero euroasiático (*Haematopus ostralegus*, van de Pol y cols. 2006). Se ha documentado que el ambiente puede inducir cambios fenotípicos en adultos (Gilbert 2001), pero la etapa más crítica de la vida de un organismo es durante el desarrollo temprano (Lindström 1999). El desarrollo temprano es el periodo que abarca desde la concepción hasta la madurez sexual (Lindström 1999), y durante este periodo se consolidan diversas estructuras y funciones en un organismo, por lo que el ambiente de desarrollo es crítico para su adecuación (Lindström 1999, Wells 2003, Monaghan 2008). Además, diversos estudios sugieren que entre más temprano en la vida de un individuo exista una perturbación ambiental, más severo será el impacto a corto y largo plazo sobre su fenotipo y adecuación (Lindström 1999, Mccarty y Winkler 1999, Alonso-Álvarez y cols. 2006, Monaghan 2008, Pérez y cols. 2008, Salaberria y cols. 2014, Boonekamp y cols. 2016).

En este estudio evaluamos el efecto de la temperatura del aire a la que están expuestas los pollos de aves altriciales durante sus primeros días de vida sobre su crecimiento corporal y desarrollo del plumaje, y sobre los compromisos que pueden existir entre estos dos componentes del desarrollo, usando como modelo de estudio el azulejo de garganta azul (*Sialia mexicana*). Esta especie presenta dicromatismo sexual, aunque no en tamaño o masa corporal (Dickinson y cols. 1996). Diversos estudios han evaluado como el dimorfismo sexual en tamaño puede influir durante el desarrollo temprano en las tasas de crecimiento, desarrollo de plumaje, habilidad locomotora, competencia por el recurso dentro del nido así como el tiempo que pasan en el nido antes de abandonarlo (Teather y Weatherhead 1994, Badyaev y cols. 2001). Por ello, es interesante evaluar si existen diferencias en especies donde ambos sexos tienen el mismo tamaño.

Estrés térmico durante el desarrollo temprano y su impacto en la adecuación de las aves

Las aves son animales endotermos, es decir, son organismos que mediante procesos metabólicos son capaces de mantener una temperatura corporal constante independientemente de la temperatura ambiental (Bennett y Ruben 1979, Bicudo y cols. 2001). Pero durante el desarrollo temprano, las aves son más o menos susceptibles a cambios en la temperatura ambiental dependiendo de si son especies altriciales o precociales (Rauter y cols. 2002, Ardia y cols. 2010, Salaberria y cols. 2014). Por un lado, los pollos precociales, los cuales presentan una habilidad motriz desarrollada, conductos auditivos y visuales abiertos, plumas y capacidad de conseguir su propio alimento al poco tiempo después de la eclosión (Winkler y Walters 1983, Hohtola y Visser 1998), tienen la capacidad de generar calor mediante temblores poco tiempo después del nacimiento (Hohtola y Visser 1998) y, por tanto, de termorregular en condiciones de frío moderado a los pocos días de nacidos (Boersman 1986, Choi y cols. 1993, Mujahid 2010). Por ejemplo, los pollos de gallo doméstico (*Gallus gallus*) son capaces de mantener una estabilidad térmica desde los 4 días de edad cuando son expuestos a frío moderado (Mujahid 2010). De forma similar, los pollos del pato havelda (*Clangula hyemalis*) son capaces de comenzar a nadar desde el primer día de vida, aun cuando la temperatura del aire es de 6 °C (Steen y Gabrielsen 1986).

En contraste, los pollos de aves altriciales, los cuales presentan poco desarrollo motriz, conductos auditivos y visuales cerrados y poca capacidad para termorregular después del nacimiento (Greño y cols. 2008), presentan características de animales ectotermos poiquilotermos durante los primeros días de edad (Choi y cols. 1993, Greño y cols. 2008, Andreasson y cols. 2016). Antes de poder termorregular efectivamente dependen de la temperatura ambiental para regular la transferencia de calor hacia sus cuerpos (Schönbaum y Lomax 1990). Esto se debe a que son incapaces de mantener la temperatura corporal cuando son expuestos a temperaturas ambientales fuera de su zona termoneutral (ZT; ambiente térmico en el que el organismo es capaz de mantener una temperatura corporal constante mediante la activación del metabolismo basal, Andreasson y cols. 2016). Por ello, para que los pollos altriciales tengan un desarrollo óptimo requieren que su temperatura corporal se mantenga dentro de la ZT durante los primeros días de vida. Durante el desarrollo prenatal esto se logra principalmente mediante la incubación (Dunn 1976, Blass 1986, Salaberria y cols. 2014). En muchas especies de aves que habitan en regiones templadas y frías, los padres desarrollan parches de incubación (pérdida de las plumas en la región ventral) y tienen un aumento del flujo sanguíneo en esta área, lo que permite una mejor

transferencia de calor hacia los huevos (Blass 1986). En temperaturas altas, los padres actúan como sombra y disminuyen su temperatura corporal para facilitar la transferencia de calor de los huevos hacia sus cuerpos (Blass 1986). Otra forma en que los padres pueden asegurar el aislamiento térmico de su puesta, es mediante una correcta selección de la orientación así como del material de construcción del nido, el cual evita la pérdida de calor cuando los padres no están dentro del nido (Blass 1986, Salaberria y cols. 2014).

Existe evidencia de que aquellos individuos que se desarrollan en temperaturas por debajo o por encima de su ZT pueden enfrentar estrés térmico (Blass 1986, Andreasson y cols. 2016). Cuando el estrés térmico es moderado puede provocar alteraciones fisiológicas y una pobre condición corporal, lo cual podría dar lugar eventualmente a reducciones en las probabilidades de supervivencia (Greño y cols. 2008, Pérez y cols. 2008, DuRant y cols. 2013, Salaberria y cols. 2014). Cuando el estrés térmico es prolongado puede tener un efecto letal en los pollos (Blass 1986, Andreasson y cols. 2016). Aquellos pollos que se desarrollan en temperaturas por encima de su ZT suelen sufrir alteraciones como pérdida de apetito y reducciones en su crecimiento y masa muscular (Greño y cols. 2008). Por ejemplo, en el estornino negro (*Sturnus unicolor*) se reportó que a mayor temperatura los pollos eran más ligeros (Salaberria y cols. 2014). Por su parte, aquellos huevos de la golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) que se estuvieron expuestos a temperaturas del nido más bajas que los nido control presentaron periodos de incubación más largos, así como una menor masa corporal y una baja respuesta inmune en comparación con aquellos pollos que se desarrollaron en nidos que no fueron enfriados (Ardia y cols. 2010). Así mismo, los huevos del herrerillo (*Cyanistes caeruleus*) que fueron enfriados experimentalmente (una diferencia del promedio entre los controles y experimentales de 7.38 ± 0.70 °C durante la mañana, y de 6.44 ± 0.37 °C en la tarde) resultaron en pollos con menores tasas de crecimiento y una capacidad de crianza deficiente cuando estos se convirtieron en adultos (Nilsson y cols. 2008).

Termorregulación en aves

Las aves requieren de la maduración del músculo esquelético para poder activar algunos mecanismos termorregulatorios. Particularmente en especies altriciales, la capacidad termorregulatoria va mejorando conforme se da una maduración de dicho músculo (Dunn 1976,

Choi y cols. 1993). Por ello, la activación de diferentes mecanismos termorregulatorios dependerá del momento de desarrollo en el que se encuentre el organismo. La capacidad termorregulatoria implica dos procesos vitales para los organismos: la generación de calor (termogénesis) y la pérdida de calor (termólisis; Schönbaum y Lomax 1990).

Termogénesis

Los animales homeotermos (e.g. mamíferos, aves) pueden producir calor por dos vías, mediante temblores (Choi y cols. 1993, Bicudo y cols. 2001) y por termogénesis fisiológica que es independiente de los temblores (de aquí en adelante referida como NST, *no shivering thermogenesis*, por sus siglas en inglés, Newman y cols. 2013). En las aves, la generación de calor por temblores ocurre cuando hay una contracción repetitiva e isométrica del músculo esquelético (Choi y cols. 1993, Newman y cols. 2013), y por lo tanto, su activación requiere de la maduración del músculo esquelético del pollo, principalmente del músculo pectoral (Ricklefs y Hainsworth 1968, Andreasson y cols. 2016). Durante los primeros días de vida, los pollos presentan un músculo esquelético inmaduro, por lo que no son capaces de producir calor por medio de temblores durante esta fase temprana de su desarrollo (Andreasson y cols. 2016). La NST no requiere de habilidades de contracción del músculo esquelético, por lo que este mecanismo de generación de calor precede a la termogénesis mediada por temblores en el desarrollo (Newman y cols. 2013). Dependiendo de la temperatura ambiental, un organismo puede presentar dos tipos de NST: (a) la de tipo obligatoria, la cual es necesaria para satisfacer las demandas de energía que requieren los homeotermos dentro de su ZT, y (b) la regulada, la cual ocurre cuando un organismo se encuentra en un entorno donde la temperatura ambiental se encuentra por debajo de su ZT y requiere elevar su temperatura (Bicudo y cols. 2001, Newman y cols. 2013).

En aves, se han propuesto tres mecanismos fisiológicos de la NST mediante los cuales se podría estar generando calor cuando los organismos son expuestos al frío prolongado: (a) cuando la mitocondria cesa o disminuye la producción de ATP se promovería la expresión de la avUCP (proteína desacopladora aviar) para ayudar a movilizar las reservas de grasa y aumentar la capacidad del músculo esquelético para oxidar ácidos grasos, (b) el gradiente electroquímico generado por la bomba de Ca^{2+} en el retículo endoplásmico podría estar contribuyendo a una mejor ruptura del ATP, y/o (c) la fosforilación oxidativa en la mitocondria permitiría el

desacoplamiento de ácidos grasos mediado por el cotransportador mitocondrial (Bicudo y cols. 2001, Newman y cols. 2013).

En aves neonatas altriciales no hay expresión de avUCP ni del cotransportador mitocondrial, por lo que estas dependen de otros mecanismos para obtener calor durante las primeras horas de vida (Bicudo y cols. 2001, Newman y cols. 2013). Por ejemplo, conforme los pollos van creciendo hay una reducción de la proporción volumen/superficie de contacto y esto, en conjunto con el desarrollo del plumaje, el cual puede funcionar como aislante térmico, podría ayudar a los pollos altriciales a mantener sus cuerpos calientes (Ricklefs y Hainsworth 1968, Dunn 1975, Choi y cols. 1993, Newman y cols. 2013, Andreasson y cols. 2016). También la presencia de hermanos contribuye a mantener el microclima del nido más o menos constante mediante el agrupamiento (Dunn 1976), aunque la su presencia también podría implicar una mayor competencia por los recursos (Andreasson et al. 2016) y un menor acceso a los mismos. Esta disminución en los recursos, provocada por los hermanos, podría provocar compromisos entre diferentes rasgos del crecimiento.

Termólisis

La evaporación es el mecanismo más importante para la termólisis. Las aves presentan diferentes conductas para perder calor, por ejemplo, la agitación gular, la cual consiste en respirar con la boca abierta y agitar rápidamente la parte interna del pico manteniendo esta región húmeda, ya que esta humedad contribuye a que la sangre que circula por esta zona se enfríe. Asimismo, la pérdida de calor también se ve facilitada por la falta de plumas y por la poca queratinización del tegumento (Ricklefs y Hainsworth 1968). En especies altriciales existe un retraso en el establecimiento de un punto crítico para soportar temperaturas bajas, mientras que el establecimiento del punto crítico para las temperaturas altas se establece una vez que los pollos nacen (Ricklefs y Hainsworth 1968, Choi y cols. 1993).

Costos de la termorregulación

La temperatura ambiental que experimentan los organismos es crítica debido a la influencia que ese factor tiene en todos sus procesos biológicos (McCarty y Winkler 1999, Pörtner y cols. 2006). Debido a que la termorregulación es un proceso energéticamente costoso, los organismos podrían

enfrentar compromisos entre activar mecanismos propios de este proceso y el crecimiento (Choi y cols. 1993, Dawson y cols. 2005, Andreasson y cols. 2016). La existencia de compromisos entre la termorregulación y el crecimiento corporal ha sido evidenciada por algunos estudios que han documentado que los pollos de estornino (*Sturnus unicolor*) que se desarrollan en ambientes térmicamente estresantes presentan retrasos en el crecimiento (Salaberria y cols. 2014). Además, el mantenimiento de temblores prolongados requiere de un metabolismo oxidativo (Choi y cols. 1993), por lo que la activación de este mecanismo provoca una elevación de la tasa metabólica y, por consiguiente, una mayor acumulación de estrés oxidante. Dicho estrés se ha vinculado negativamente con la adecuación de los individuos (Monaghan y cols. 2009). Por esto, experimentar calor o frío fuera de la ZT por periodos prolongados podría conllevar costos en la adecuación, por alguno de los siguientes mecanismos: a) estos impactos pueden ser letales porque alteran irreversiblemente la homeostasis (Etches y cols. 2008, Du Plessis y cols. 2012), b) si se sobrevive a ellos, pueden implicar una mayor asignación de recursos energéticos hacia la producción o pérdida de calor a costa del crecimiento, y el tamaño corporal puede ser clave para sobrevivir hasta la etapa reproductiva o para conseguir pareja (Etches y cols. 2008, Du Plessis y cols. 2012), o c) estos impactos pueden derivar en un incremento en los niveles de estrés oxidante, que a su vez pueden causar daño a ciertas estructuras celulares y reducir las probabilidades de supervivencia juvenil o adulta (Monaghan y cols. 2009).

La exposición a calor intenso demanda a los individuos un mayor consumo de agua para poder enfriarse o cambios en los patrones de actividad para evitar un sobrecalentamiento. Estos cambios en los patrones de actividad, en el consumo o uso del agua podrían provocar un desbalance entre el requerimiento diario de agua y la energía disponible para otras funciones. Aunado a esto, el forrajeo de las aves se puede ver afectado por estos cambios en los patrones de actividad, lo que supone pérdidas de masa corporal (Du Plessis y cols. 2012). En especies con cuidado parental, el periodo de crianza es particularmente sensible a temperaturas elevadas. Esto se debe a que los padres enfrentan una disyuntiva: satisfacer sus necesidades o proveer a sus pollos de alimentos y protección térmica. La resolución de esta disyuntiva en favor de las necesidades alimentarias de los padres podría resultar en pollos expuestos a temperaturas por arriba (o por debajo) de su ZT. Esto último podría derivar en pollos con menor masa corporal, lo cual se vincula con una menor esperanza de vida y retrasos en la edad en que los pollos pueden iniciar la transición a la independencia y abandonar el nido (Cunningham y cols. 2013).

Cuando las aves son expuestas a bajas temperaturas requieren de cambios conductuales, aislamiento térmico y generación de calor por metabolismo para poder sobrevivir (Teulier y cols. 2010). Algunos estudios sugieren que podrían utilizar dos vías energéticamente económicas a manera de mecanismos de termorregulación: realizar actividades que generen calor, tanto que impliquen movimiento (e.g. locomoción) o no (e.g. acicalamiento). Aunado a esto, las aves podrían utilizar el calor generado por la ingesta de alimento para elevar la temperatura corporal (Humphries y Careau 2011). Asimismo, el salir a forrajear podría generar costos para los padres porque tienen que recalentar los huevos. Por ello, en algunas especies los padres cubren los huevos con diversos materiales dentro del nido, generando así un aislamiento térmico. Dicho aislamiento asegura el correcto desarrollo de los embriones y evita el fracaso de los nidos (Haftron y Reinertsen 1985).

Antecedentes

Se ha demostrado la influencia que tiene la temperatura ambiental experimentada durante el desarrollo temprano sobre la duración de la incubación, la tasa de crecimiento, diferentes parámetros metabólicos y la supervivencia de pollos altriciales (Dawson y cols. 2005, Nord y Nilsson 2011). Por ejemplo, Ardía y cols. (2010) encontraron que aquellos huevos de golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) que fueron enfriados a partir del día 6 de la incubación resultaron en pollos con menor masa corporal y menor capacidad para combatir las bacterias. Asimismo, Nord y Nilsson (2011) determinaron que aquellos huevos del herrerillo (*Cyanistes caeruleus*) que fueron enfriados desde el día 3 de la puesta hasta el 12 (final de la incubación) resultaron en pollos con menores tasas de crecimiento. Por otro lado, existen pocos estudios que describan el efecto de la temperatura del aire sobre los pollos altriciales y los posibles compromisos asociados entre termorregular o crecer. Por ejemplo, Dawson y cols. (2005) describieron el efecto de calentar 5°C nidos de golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) del día 4 al 16 de edad de los pollos, dicha manipulación resultó en pollos más pesados, con mayor desarrollo de la novena pluma alar y con mayores probabilidades de sobrevivir al emplumado, en comparación con aquellos pollos en nidos que no fueron calentados. Aunado a esto, Greño y cols. (2008) demostraron que la temperatura experimentada durante los primeros días posteclosión y la masa al emplumado son buenos predictores de la supervivencia de pollos del carbonero común (*Parus major*), donde

temperaturas elevadas y baja masa corporal son los que tuvieron mayor influencia sobre la mortandad de los organismos. Con esto, se ha comprobado el efecto de la temperatura del aire dentro de las cajas nidos sobre el crecimiento de pollos altriciales y los efectos a largo plazo de las condiciones térmicas experimentadas durante los primeros días posteclosión, pero no se ha evaluado cuales son los compromisos entre los diferentes rasgos de crecimiento generados por una modificación de dicha temperatura.

El Azulejo de Garganta Azul

El azulejo de garganta azul (*Sialia mexicana*) es un ave paseriforme que tiene una puesta modal de cuatro huevos (rango 2-5 huevos en poblaciones sureñas y 4-5 huevos en poblaciones norteñas), los cuales son incubados exclusivamente por la hembra durante 14 días; durante este periodo el macho alimenta a la hembra (Keyser y cols. 2004, Jacobs y cols. 2013, Gaona 2014). Los pollos tienen un desarrollo rápido: la asíntota de la masa es de 28 ± 0.08 g y tardan 10.4 ± 0.06 días en alcanzar el 90% de la asíntota de la masa (Mock y cols. 1991). Las crías abandonan el nido entre los 18 y 20 días de edad (Gaona 2014). Los pollos son altriciales, por lo que durante las primeras semanas de vida son susceptibles a los cambios en la temperatura del nido. De manera que el experimentar estrés térmico podría ser determinante para la supervivencia de los pollos (Greño y cols. 2008, Pérez y cols. 2008, DuRant y cols. 2013, Salaberria y cols. 2014).

Los azulejos de garganta azul son insectívoros (Fiehler y cols. 2006, Cuatianquiz y Macias 2016). Ambos padres contribuyen a la construcción y defensa del nido, y cuidan y alimentan a los pollos hasta que éstos alcanzan la independencia (Dickinson y Leonard 1996, Kraaijeveled y Dickinson 2001, Charmantier y cols. 2007). En algunos casos, los padres son asistidos en la alimentación y cuidado de los pollos por adultos jóvenes (ayudantes, Dickinson y Leonard 1996, Dickinson y cols. 1996, Kraaijeveled y Dickinson 2001, Keyser y cols. 2004, Duckworth 2006, Fiehler y cols. 2006, Charmantier y cols. 2007). Dickinson y cols. (1996) determinaron que en 25 de los 35 nidos de su estudio los ayudantes fueron machos jóvenes e hijos de la pareja reproductiva. Por su parte, Charmantier y cols. (2007) establecieron que los ayudantes eran en su mayoría machos: 70% de los nidos eran asistidos por hijos de la pareja, 16% eran hermanos, 6% eran hijas y 8% eran ayudantes sin ningún vínculo sanguíneo. Los azulejos anidan en cavidades

como usuarios secundarios y construyen su nido a partir de hojas aciculares, plumas y, en ambientes con impacto humano, materiales plásticos (Mock y cols. 1991, Keyser y cols. 2004, Gaona 2014). Las cavidades que de forma natural los azules utilizan para anidar son elaboradas por pájaros carpinteros o se generan por la caída de una rama o muerte de un árbol. Por lo que las cavidades naturales varían en términos de su distribución en el bosque, orientación y diámetro de la apertura y su altura con respecto al suelo (McComb y Nobel 1981, Kaluthota y Rendall 2017).

Justificación

En este trabajo usamos el azulejo de garganta azul como modelo de estudio para evaluar el efecto de la temperatura promedio, mínima, máxima, el coeficiente de variación y el rango de la temperatura del aire dentro de las cajas nido (de aquí en adelante, T_{prom} , T_{min} , T_{max} , rango y CV, respectivamente) durante el desarrollo temprano (i.e., entre los 5 y los 11 días de edad de los pollos que incluye la fase exponencial del crecimiento e inicio de la termorregulación) sobre la tasa de crecimiento y el desarrollo de plumaje. El azulejo de garganta azul es un buen modelo para este estudio debido a que los pollos son altriciales pero de rápido desarrollo, lo que sugiere que estos son vulnerables a cambios en la temperatura ambiental y que los impactos de estos cambios podrían verse traducidos en ajustes en el crecimiento e imponer compromisos entre diferentes rasgos de historia de vida que pueden observarse en la fase juvenil. El estudio se llevó a cabo en el sistema de cajas nido del Parque Nacional La Malinche, lo que permitió el monitoreo de los pollos y la manipulación de las condiciones térmicas del nido. A pesar de que las cavidades naturales proveen a los pollos un microclima más o menos constante, la temperatura y humedad internas podrían variar en función de su distribución dentro del bosque, orientación, características de la apertura y altura y, como consecuencia, diferencias en la exposición al sol, lluvia y viento (Salaberria y cols. 2014).

Para evaluar el efecto de la temperatura en el desarrollo de los pollos, manipulamos experimentalmente la temperatura del aire dentro de las cajas nido dejando la tapa de las cajas abierta (experimentales) o cerrada (controles). Las cajas nido del grupo experimental se mantuvieron abiertas durante el periodo de mayor gasto energético por termorregulación, cuando los pollos tenían 5 días y hasta que cumplieron 11 días de edad. En aves altriciales, los pollos empiezan a termorregular a la mitad del periodo de desarrollo (aproximadamente 7 días de edad), lo que incrementa considerablemente el gasto energético; el pico de demanda energética tiene

lugar justo después de la mitad del periodo de desarrollo y antes del emplumado (Blem 1998). La termorregulación incluye diferentes procesos fisiológicos y conductuales que permiten a los pollos mantener una temperatura corporal óptima, y a los progenitores, mantener en niveles óptimos la temperatura de su progenie (Ardia y cols. 2010, Newman y cols. 2013). Aunque este estudio no evaluó ninguno de estos procesos de manera directa, al manipular la temperatura del aire dentro de las cajas nido asumimos que se activaron varios de estos mecanismos en los pollos y/o en sus padres. Por consiguiente, este estudio podría contribuir a esclarecer cómo la temperatura influye en diferentes componentes del desarrollo, y si la temperatura podría tener un papel como mediador de los compromisos entre estos componentes, lo cual, a su vez, podrían influir en la adecuación de los organismos a corto y largo plazo.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar si la temperatura experimentada por pollos del azulejo durante la fase exponencial del crecimiento e inicio de la termorregulación (de los 5 a los 11 días de edad) influye sobre la tasa de crecimiento, o sobre la masa, talla (largo del pico y el tarso) y la presencia de plumaje a los 11 días de edad (día en el cual los pollos de poblaciones norteñas de esta especie alcanzan la asíntota de crecimiento) y si existen diferencias entre sexos.

Objetivos particulares

1. Evaluar si la T_{prom} , T_{min} y T_{max} que experimentan los pollos del azulejo durante la fase exponencial del crecimiento e inicio de la termorregulación (NST y/o termogénesis dependiente de temblores) influye diferencialmente entre sexos sobre:

- (a) la tasa de incremento en masa y longitud del pico y tarso,
- (b) los valores de la masa, pico y tarso a los 11 días de edad y,
- (b) desarrollo del plumaje (presencia o ausencia y longitud de la primera pluma en la recriza y novena pluma alar a los 11 días de edad).

2. Evaluar si los compromisos potenciales entre la tasa de crecimiento y el desarrollo del plumaje son mediados por la T_{prom} , T_{min} y T_{max} a la que los pollos son expuestas durante la fase exponencial del crecimiento e inicio de la termorregulación y si estos son diferentes entre machos y hembras.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1: La exposición de pollos altriciales a temperaturas fuera de la ZT, es decir, temperaturas del aire por encima (T_{\max}) o por debajo (T_{\min}) de las óptimas para la especie, durante la fase exponencial del crecimiento e inicio de la termorregulación ralentiza el crecimiento y el desarrollo del plumaje y acentúa los compromisos entre ambos rasgos, sin importar el sexo en especies donde solo se presenta un dicromatismo sexual.

Predicción 1: Los pollos, indistintamente si son machos o hembras, que se desarrollan en nidos con temperaturas fuera de la ZT (grupo experimental) durante la fase exponencial del crecimiento e inicio de la termorregulación presentarán menores tasas de incremento y menores valores de masa, longitud de pico y tarso a los 11 días de edad y una menor probabilidad de presentar plumaje y plumas de menor longitud a los 11 días de edad que los pollos del grupo control.

Predicción 2: La pendiente que describe la relación entre la velocidad de crecimiento en masa, pico y tarso y la presencia de plumaje a los 11 días de edad será más acusada en el grupo experimental que en el grupo control, independientemente del sexo.

Material y métodos

Sitio de Estudio

Llevamos a cabo el estudio en el sistema de cajas nido del Parque Nacional La Malinche, en el estado de Tlaxcala. Desde el año 2000 se han instalado cajas nido en diferentes regiones del parque. Para nuestro estudio utilizamos 177 cajas nido distribuidas en dos zonas boscosas: una cercana al poblado de San José Teacalco ($19^{\circ}17'51.3''\text{N}$ $98^{\circ}02'39.7''\text{W}$), donde la especie predominante de árbol es *Pinus hartwegii* con un diámetro a la altura del pecho (DAP) = 29.73 ± 12.55 cm, característico de bosque joven, y donde se encuentran instaladas 95 cajas nido, y otra cercana al poblado de Javier Mina ($19^{\circ}11'07.1''\text{N}$ $97^{\circ}57'45.2''\text{W}$), donde las especies predominantes de árboles son *Abies religiosa*, *Pinus montezumae* y *P. hartwegii* con un DAP = 48.06 ± 33.59 cm, característico de bosque maduro y donde están instaladas 82 cajas nido (Cuatianquiz y Macías 2016). Para determinar la orientación de cada una de las cajas, colocamos un GPS Garmin (eTrex Vist®) en la entrada de cada una de las cajas nido, obteniendo así valores

de 0 a 360°.

Trabajo de campo y recolección de datos

Durante la temporada reproductiva de 2016 (19 de abril a 22 junio), cada siete días revisamos el interior de las cajas nido para determinar si había material de anidación (i.e., hojas aciculares) y registramos la presencia de adultos en un radio < 10 metros de cada caja nido. Una vez que observamos material de construcción de nido dentro de las cajas, las revisamos dos veces por semana. De cada nido se registró el tipo de material de construcción, tamaño y fecha de la puesta (± 0.5 días). Los azulejos ponen un huevo por día y la hembra comienza la incubación hasta que la puesta está completa, por lo que pudimos estimar la fecha exacta del inicio de la incubación. A partir del primer día de incubación contabilizamos 14 días, periodo que dura la incubación, y estimamos la fecha de eclosión (± 0.5 días). En esta especie, todos los pollos de una nidada eclosionan el mismo día, por lo que al quinto día posteclosión asignamos los nidos secuencialmente al grupo control o al experimental. Esta asignación secuencial nos permitió disminuir las diferencias en fecha de puesta (nidos experimentales del 26 de mayo al 22 de junio de 2016; nidos control del 29 de mayo al 14 de junio de 2016) y tener temperaturas ambientales similares entre los grupos. Todos los nidos fueron asignados al azar sin previo conocimiento de la orientación de las cajas. Para manipular la temperatura del aire dentro de las cajas nido experimentales, levantamos 5 cm la tapa de cada caja cuando los pollos cumplieron 5 días de edad y mantuvimos esta abertura fija por 6 días. Para evitar que otros animales como insectos, arañas, ardillas u otras especies de aves pudieran ingresar a las cajas experimentales y causar daño o depredar a los pollos, cubrimos la abertura superior de cada caja con un trozo de tamiz metálico flexible de 2 mm de luz de malla y tres trozos de tela de tul. Además, recubrimos la parte superior de cada caja experimental con un trozo de película de plástico adherente Aurerra® para evitar que escurriera agua de lluvia al interior de la caja. Las cajas nido asignadas al grupo control se mantuvieron cerradas, y para simular el mismo manejo al que fueron sujetas las cajas asignadas al grupo experimental, fijamos las mismas cubiertas de tamiz metálico flexible, tela de tul y película de plástico adherente por encima de la tapa de cada caja.

En cada caja nido colocamos dos data *loggers* (HOBO Pendant® Temperature/Light 64K Data Logger) para registrar la temperatura, uno de ellos en la parte externa de la caja para

determinar la temperatura ambiental, y el otro dentro de la caja nido para estimar la temperatura del aire dentro de la caja, colocado entre la pared y el material de construcción. Los data *loggers* también nos permitieron estimar el régimen de luz-oscuridad (fotoperiodo) al cual estuvieron expuestos los pollos durante el transcurso del experimento. Estos dispositivos de registro automático de temperatura tienen una precisión de 0.47°C y permitieron registrar la temperatura cada 15 minutos durante el periodo que duró el tratamiento (6 días). Estos dispositivos, a su vez, mediante un sensor localizado en una de las caras, son útiles para registrar cambios relativos en la intensidad de la luz abarcando un espectro que va desde los 200 a 1200 nm. A la edad de 11 días de los pollos, retiramos el tamiz metálico, la malla de tul, el plástico adherente, los data *loggers*, y en el caso de las cajas experimentales cerramos la tapa. Al inicio (a la edad de 5 ± 0.5 d) y al final (11 ± 0.5 d) de la manipulación marcamos a cada pollo focal con pintura acrílica no tóxica Vinci® y una liga de color para distinguirlos individualmente dentro de cada caja nido. A la edad de 5 y 11 días registramos la masa y medimos la longitud del pico y tarso de cada pollo con una báscula Camry (± 0.05 gr) y un calibrador vernier (MITUTOYO Serie 001505, ± 0.01 mm), y obtuvimos una muestra de sangre con un tubo capilar (aproximadamente 75 microlitros) punzando la vena braquial. Colocamos la sangre en tubos eppendorf de 1.5 mL con aproximadamente 0.6 mL de alcohol al 96%. Cuando los pollos llegaron a los 11 días de edad, registramos la presencia o ausencia de la primera pluma de la rectriz y novena pluma del ala y medimos el largo de estas plumas. Monitoreamos la presencia de los pollos dentro de las cajas hasta los 15 días de edad, momento en el cual retiramos las ligas de colores y marcamos a cada cría con un anillo metálico numerado individual (anillos tamaño 1B de la National Band and Tag Co.).

Sexado

Para determinar el sexo de los pollos, una parte de la muestra de sangre extraída se conservó en etanol para su posterior análisis molecular en el laboratorio. Para el sexado se utilizaron 20ng de DNA de cada uno de los pollos para llevar a cabo un PCR de punto final para amplificar el gen CHD-W en hembras y el CHD-Z en machos (López-Rull y cols. 2011). Para este estudio tuvimos 48 machos y 59 hembras.

Análisis estadísticos

Obtuvimos datos de 32 nidos: 16 nidos y 53 pollos del grupo experimental y 16 nidos y 54 pollos del grupo control. Debido a que no pudimos colocar data *loggers* en todas las cajas solo obtuvimos datos de temperatura para 28 cajas: 14 nidos y 46 pollos del grupo experimental, y 14 nidos y 49 pollos del grupo control. Para los análisis utilizamos modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con la paquetería lme4, en los cuales se incluyó la identidad de la caja nido como la variable aleatoria debido a la no-independencia de los datos de pollos provenientes de un mismo nido. En caso de otro tipo de análisis se indica en el texto. Todos los términos no significativos fueron eliminados del modelo inicial mediante remoción secuencial, y en las tablas se muestran los valores estadísticos de los términos al momento en el que fueron eliminados del modelo. Evaluamos la normalidad de los datos mediante pruebas de Shapiro-Wilk. Para los modelos en los que la distribución de errores no es normal, utilizamos el programa de EasyFit 5.7 para determinar el tipo de distribución, la cual indicaremos en cada caso, así como la función de enlace correspondiente. Los análisis se llevaron a cabo en el paquete de programación y análisis estadístico R versión 3.2.5 (R Core Team 2017).

Efecto de la manipulación sobre la temperatura de las cajas nido

Para analizar el efecto de la manipulación sobre la temperatura del aire dentro de las cajas nido obtuvimos, mediante los data *loggers* colocados dentro de las cajas nido, los datos de la T_{prom} , T_{min} y T_{max} , el rango de temperatura y el coeficiente de variación (CV) de la T_{prom} diarios durante el periodo de la manipulación (de los 5 a los 11 días de edad de los pollos). Mediante los data *loggers* colocados en el exterior de las cajas nido obtuvimos un promedio diario de la temperatura ambiental a lo largo del mismo periodo. Para tener el mismo número de datos para cada caja, utilizamos las lecturas a partir de la 20:15 h del primer día de manipulación (día 5 de edad de los pollos) hasta las 20:00 h del segundo día de manipulación (día 6 de edad de los pollos) y así sucesivamente, con lo que obtuvimos un promedio por día. Para evaluar el efecto de la manipulación sobre la T_{prom} , T_{max} , T_{min} rango y CV utilizamos GLMM. Todos los modelos incluyeron como factores fijos al tratamiento (control o experimental) y la edad de los pollos (día 5 al 11) y la interacción entre ambos factores. Solo para el modelo de la T_{prom} se incluyó también la temperatura ambiental promedio diaria (i.e., la temperatura registrada en el exterior de la caja

nido) y el fotoperiodo (luz u oscuridad) como efectos fijos, y las interacciones entre tratamiento y edad de las crías y entre tratamiento y fotoperiodo.

La T_{prom} durante los 6 días que duró la manipulación fue de 13.74 ± 0.69 °C en el grupo control y 12.91 ± 0.2 °C en el grupo experimental; es decir, en promedio los pollos en nidos experimentales estuvieron expuestos a temperaturas promedio 0.83 °C más bajas que los pollos en nidos control. La T_{prom} incrementó con la edad de los pollos en promedio 0.33 °C por día en los nidos control, mientras que en los nidos experimentales el incremento fue de 0.02 °C (Tabla 1, Fig. 1a). Cabe destacar que durante al inicio de la manipulación (día 6 de edad de los pollos) no encontramos diferencias significativas entre grupos en la T_{prom} ($t = -0.09$, $gl = 27$, $p = 0.93$), T_{min} ($t = 0.21$, $gl = 27$, $p = 0.84$), T_{max} ($T = 0.67$, $gl = 27$, $p = 0.51$), rango de la temperatura ($T_{max} - T_{min}$; $t = 0.79$, $gl = 27$, $p = 0.43$) ni en el coeficiente de variación de la temperatura del aire dentro de las cajas nido ($t = 1$, $gl = 27$, $p = 0.32$, Fig. 7 en Anexo 1), fenómenos que podríamos atribuir a que los padres estén compensando la pérdida de calor en las cajas experimentales. La T_{prom} presentó una relación positiva con la temperatura ambiental, pero no encontramos efectos del fotoperiodo (Tabla 1). Cabe destacar que a pesar de que tuvimos una caja control en promedio más caliente (21.17 °C) no encontramos que los pollos que se desarrollaron dentro de esta caja presentaran un incremento superior o inferior de masa al resto de las cajas control (incremento relativo de masa 0.65 g; pico 0.23 mm, tarso 0.47 mm), por lo cual, los datos de pollos provenientes de esta caja fueron incluidos en los análisis subsecuentes. Dicha caja pudo ser más caliente debido a la presencia de ayudantes, los cuales permitirían que la hembra pasara más tiempo dentro del nido y/o a la orientación de la caja.

La interacción entre la edad de los pollos y el tratamiento tuvo un efecto significativo sobre la T_{min} y la T_{max} (Tabla 1, Fig. 1). En promedio, las cajas del grupo control fueron más calientes que las experimentales (temperatura interna máxima 22.37 ± 3.7 °C vs. 21.15 ± 2.79 ; temperatura interna mínima 10.44 ± 2.16 °C vs. 9.19 ± 1.37 °C, respectivamente). Por otro lado, no encontramos efecto de la interacción del tratamiento y la edad de los pollos sobre el rango ni sobre el CV de temperatura promedio del aire dentro de las cajas nido (Tabla 1), por lo cual estas variables no fueron utilizadas en los modelos posteriores.

Tabla 1. Efecto del tratamiento y de la edad de los pollos sobre la temperatura promedio (T_{prom}), temperatura mínima (T_{min}), temperatura máxima (T_{max}), coeficiente de variación (CV) y rango de la temperatura del aire dentro de las cajas nido del día 5 al 11 de edad de los pollos. Utilizamos GLMM con distribución normal de errores y obtuvimos datos para 28 nidos. El modelo inicial para la T_{prom} incluyó la edad de los pollos, la temperatura ambiental, el tratamiento y el fotoperiodo así como la interacciones de tratamiento*edad de los pollos, tratamiento*fotoperiodo, tratamiento*temperatura ambiental. Los términos rechazados para este modelo fueron: tratamiento*fotoperiodo, tratamiento*temperatura ambiental, fotoperiodo. En el modelo inicial de la T_{min} , T_{max} , el CV y el rango de la temperatura se incluyó la edad de los pollos, el tratamiento y la interacción entre ambos factores.

	Coefficiente	\pm e.e.	X^2	p
(a) Modelo T_{prom}				
Edad de los pollos	0.18	0.41	18.5	<0.001
Temperatura ambiental	0.73	0.03	388.02	<0.001
Tratamiento	-0.88	0.70	1.65	0.20
Tratamiento*edad de los pollos	-0.32	0.08	15.93	<0.001
(b) Modelo T_{min}				
Edad de los pollos	0.07	0.72	1.03	0.31
Tratamiento	-0.95	0.70	1.91	0.17
Tratamiento*edad de los pollos	-0.28	0.14	3.72	0.05
(c) Modelo T_{max}				
Edad de los pollos	-0.38	0.1	15.24	<0.001
Tratamiento	-0.83	1.25	0.47	0.49
Tratamiento*edad de los pollos	-0.48	0.19	6.43	0.01
(d) Modelo CV de la temperatura promedio				
Edad de los pollos	-0.71	0.67	1.13	0.29
Tratamiento	0.56	3.69	0.03	0.88
Tratamiento*edad de los pollos	0.50	1.35	0.14	0.71
(e) Modelo del rango de temperatura promedio				
Edad de los pollos	-0.45	0.11	16.07	<0.001
Tratamiento	0.12	0.97	0.02	0.90
Tratamiento*edad de los pollos	-0.20	0.22	0.84	0.36

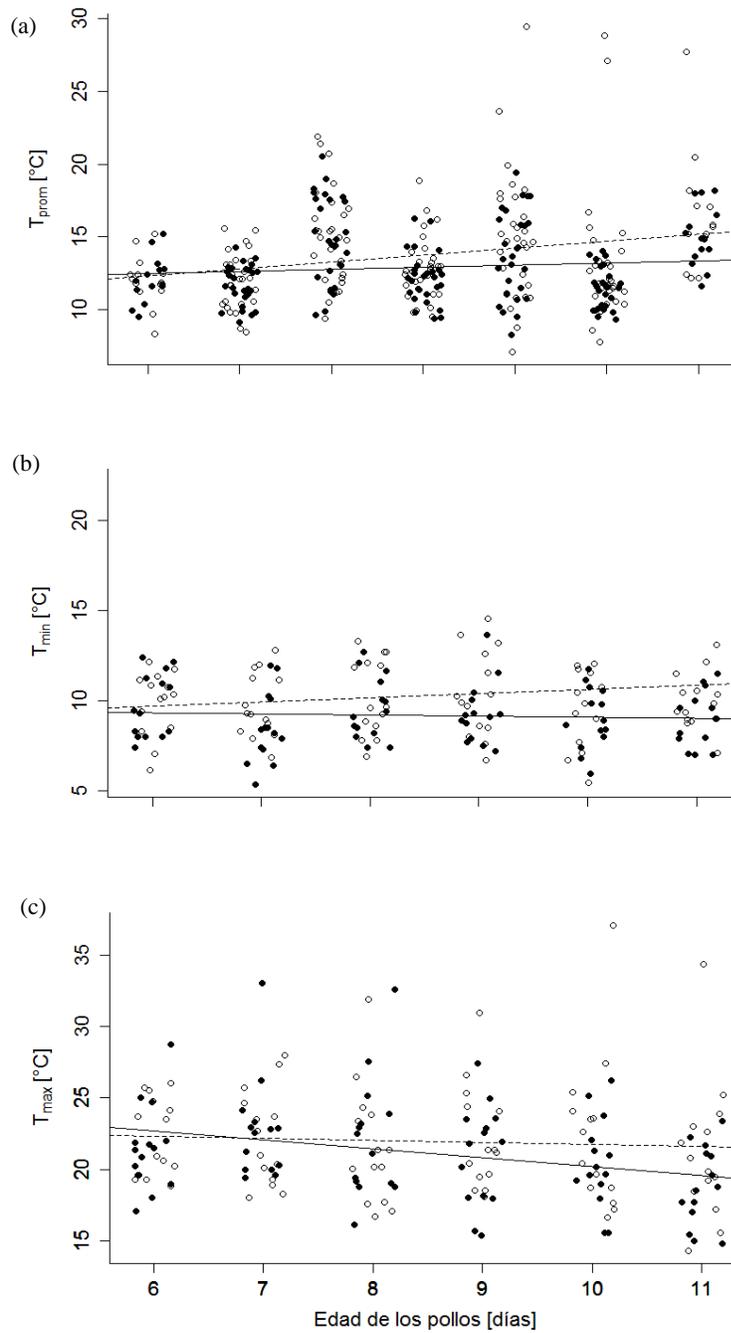


Figura 1. Efecto del tratamiento en la T_{prom} (figura superior), la T_{min} (figura central) y la T_{max} (figura inferior) del día 5 al 11 de edad de los pollos. Los círculos abiertos y la línea punteada corresponden al grupo control, y los círculos cerrados y la línea continua corresponden al grupo experimental. En el grupo control hubo un incremento de $0.33\text{ }^{\circ}C$ por día vs. $0.02\text{ }^{\circ}C$ del grupo experimental.

Efectos de la manipulación sobre el crecimiento y el desarrollo de plumaje

La temperatura ambiental, la fecha de eclosión de las nidadas focales, y el tamaño de las nidadas focales no difirieron entre los dos sitios en los que se llevó a cabo el trabajo (i.e., el bosque maduro de Javier Mina y el bosque joven de San José Teacalco), ni tampoco el efecto del tratamiento sobre estas variables difirió entre los dos sitios de estudio: temperatura ambiental*tratamiento: $F_{1,31} = 0.04$, $p = 0.83$ sitio: $F_{1,31} = 1.53$, $p = 0.22$, tratamiento*sitio: $F_{1,31} = 0.02$, $p = 0.87$; fecha de eclosión de las nidadas: tratamiento: $F_{1,31} = 0.04$, $p = 0.83$, sitio: $F_{1,31} = 1.53$, $p = 0.22$, tratamiento*sitio: $F_{1,31} = 0.02$, $p = 0.87$; tamaño de nidada (GLM con distribución de errores Poisson y función de enlace log): tratamiento: $\chi^2_{1,31} = 0.04$, $p = 0.83$, sitio: $\chi^2_{1,31} = 1.53$, $p = 0.22$, tratamiento*sitio: $\chi^2_{1,31} = 0.02$, $p = 0.87$. Por lo anterior la localidad, la fecha de eclosión y el tamaño de nidada no se incluyeron en análisis posteriores. Asimismo, al inicio del experimento no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ni sexos, ni un efecto interactivo tratamiento*sitio en (a) la masa (tratamiento: $\chi^2_{1,31} = 1.05$, $p = 0.31$, sitio: $\chi^2_{1,31} = 0.49$, $p = 0.48$, sexo: $\chi^2_{1,31} = 0.2$, $p = 0.66$, tratamiento*sitio: $\chi^2_{1,31} = 2.82$, $p = 0.093$), (b) longitud del pico (tratamiento: $\chi^2_{1,31} = 0.67$, $p = 0.41$, sitio: $\chi^2_{1,31} = 0.79$, $p = 0.38$, sexo: $\chi^2_{1,31} = 0.62$, $p = 0.43$, tratamiento*sitio: $\chi^2_{1,31} = 1.42$, $p = 0.23$) y (c) longitud del tarso de los pollos (tratamiento: $\chi^2_{1,31} = 1.04$, $p = 0.31$, sitio: $\chi^2_{1,31} = 0.23$, $p = 0.63$, sexo: $\chi^2_{1,31} = 0.15$, $p = 0.7$, tratamiento*sitio: $\chi^2_{1,31} = 1.74$, $p = 0.19$). Para todos estos análisis utilizamos GLMM y datos de 28 cajas nido. Por otro lado, cuando analizamos el peso inicial en función del tamaño de nidada tampoco encontramos un efecto significativo ($\beta = 0.56 \pm 0.89$, $\chi^2_{1,94} = 0.43$, $p = 0.51$).

Para evaluar el efecto del tratamiento sobre las tres variables de crecimiento y los dos indicadores de desarrollo del plumaje usamos GLMM que incluyeron como factores al tratamiento y el sexo de los pollos, y como covariable alguna de las siguientes temperaturas: T_{prom} , T_{min} o T_{max} (tres modelos diferentes para cada variable de crecimiento, cada uno incluyendo solo una de estas tres temperaturas). Los valores promedio de las T_{prom} , T_{min} y T_{max} fueron calculados usando los promedios diarios para los 6 días que duró la manipulación. Todos estos GLMM incluyeron además las interacciones entre tratamiento y sexo, y entre el tratamiento y la temperatura de interés. Para el análisis de crecimiento (1) se calcularon incrementos relativos de la masa, pico y tarso (medida final - medida inicial / medida inicial) y (2) se usaron los valores de la masa, pico y tarso a los 11 días de edad como indicadores de la masa y talla final de los pollos (momento en que las poblaciones nortteñas alcanzan la asíntota de crecimiento). Las tasas de incremento relativo de la masa y del tarso fueron transformadas a una escala logarítmica antes del análisis para que cumplieran con los requisitos de distribución normal de errores. Para el valor absoluto

final del tarso asumimos una distribución normal dada la naturaleza de los datos.

Para evaluar el efecto del tratamiento sobre la presencia de la novena pluma y la longitud de la primera pluma de la rectriz a los 11 días de edad, utilizamos GLMM que incluyeron como factores al tratamiento y al sexo, y alguna de las tres variables de temperatura (T_{prom} , T_{min} o T_{max}) como covariable. Al igual que en los análisis de crecimiento, se usaron modelos independientes en los que se incluyó una sola de las tres variables de temperatura. En todos estos GLMM se incluyó la interacción entre el tratamiento y la temperatura de interés: T_{prom} , T_{min} o T_{max} . Para el análisis de la presencia de la novena pluma se usaron GLMM con una distribución binomial y una función de enlace logit. La presencia de la pluma rectriz no se pudo analizar ya que solamente uno de los 49 pollos pertenecientes al grupo control no presentó esta pluma. Para evaluar la longitud de la primera pluma de la rectriz utilizamos GLMM con una distribución normal de errores. La longitud de la primera pluma de la rectriz fue transformada a una escala logarítmica antes del análisis para que cumpliera con los requisitos de distribución normal de errores. Para este análisis solo consideramos las medidas mayores a cero (control: 48 de 49 pollos, experimental: 33 de 46 pollos). El efecto del tratamiento sobre la longitud de la novena pluma alar no se pudo analizar debido a que los datos del grupo experimental estuvieron muy sesgados a cero: 22 de los 46 pollos de dicho grupo no presentaron novena pluma alar a los 11 días de edad.

Efecto del tratamiento sobre compromisos entre rasgos de crecimiento y desarrollo de plumaje

Para resumir el crecimiento en masa, pico y tarso en una sola variable se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales por separado para los pollos del grupo control y para los del grupo experimental. Para el grupo control, el análisis resultó en un solo Componente Principal (CP1) que explica 64.81% de la varianza, con coeficientes de 0.96 para la tasa de incremento diario de la masa, 0.37 para la tasa de incremento diario en pico, y 0.94 para la tasa de incremento en tarso. Para el grupo experimental, el análisis resultó también en un solo Componente Principal (CP1) que explica 86.08% de la varianza, con coeficientes de 0.92 para la tasa de incremento diario de la masa, 0.92 para la tasa de incremento diario en pico, y 0.94 para la tasa de incremento en tarso. Para evaluar si el tratamiento influyó en el posible compromiso entre invertir en el crecimiento (resumido en el CP1) y la presencia de la novena pluma alar a los 11 días de edad de los pollos (en este estudio, uno de los indicadores de desarrollo del plumaje) utilizamos GLMM con distribución binomial y distribución de errores logit.

Resultados

Efecto del tratamiento sobre el crecimiento de los pollos

La T_{prom} , T_{min} y T_{max} del aire en el nido no se relacionaron con el incremento relativo de la masa de los pollos, pero sí influyeron en el crecimiento del pico y del tarso en los nidos experimentales (Tabla 2, Fig. 2). La T_{prom} se relacionó negativamente con el incremento del pico ($\beta = -0.08 \pm 0.05$) y el tarso en los pollos del grupo experimental ($\beta = -0.12 \pm 0.06$), en contraste con los pollos del grupo control donde las pendientes de las curvas ajustadas al grupo control no difieren de cero (pico: $\beta = -0.01 \pm 0.01$; tarso: $\beta = -0.007 \pm 0.02$; Tabla 2; Fig. 2d, g, respectivamente). De igual manera, la tasa de incremento relativo del pico y el tarso, y solo marginalmente de la masa, de los pollos del grupo experimental disminuyó al aumentar la T_{min} (pico: $\beta = -0.08 \pm 0.03$; tarso: $\beta = -0.13 \pm 0.05$), mientras que en el grupo control, el efecto de la T_{min} sobre el crecimiento de los pollos no fue significativo (pico: $\beta = -0.003 \pm 0.01$; tarso: $\beta = 0.002 \pm 0.02$; Tabla 2; Fig. 2e, h, respectivamente). Aunado a esto, la T_{max} afectó negativamente al incremento relativo del tarso en los pollos del grupo experimental (tarso $\beta = -0.05 \pm 0.03$), mientras que no tuvo ningún efecto sobre los pollos del grupo control (tarso $\beta = -0.003 \pm 0.01$; Tabla 2, Fig. 2i). El incremento en la masa y la longitud del pico al día 11 no difirió entre tratamientos, y solamente el cambio en la longitud del pico se relacionó negativamente con la T_{max} en el grupo experimental y no en el control (Tabla 2, Fig. 2c, f, respectivamente). En resumen, las T_{prom} , T_{min} y T_{max} tuvieron efectos negativos sobre las tasas de incremento en la longitud del pico y del tarso de los pollos en el grupo experimental, pero no así en el incremento en la masa, mientras que en el grupo control, la temperatura promedio, mínima y máxima del aire dentro de las cajas nido no afectó el crecimiento de los pollos (a excepción del efecto negativo de la T_{max} en la tasa de crecimiento de la longitud del pico que se observó en ambos grupos). En todos los análisis no encontramos efectos de sexo.

La temperatura del aire dentro de las cajas nido afectó de forma diferente la masa y talla alcanzadas a los 11 días de edad por los pollos en los grupos experimental y control (Tabla 3, Fig 3). La T_{prom} y la T_{min} tuvieron un efecto positivo en la masa ($T_{prom} \beta = 1.97 \pm 0.73$; $T_{min} \beta = 1.99 \pm 0.66$), el pico ($T_{prom} \beta = 0.34 \pm 0.13$; $T_{min} \beta = 0.31 \pm 0.13$) y el tarso ($T_{prom} \beta = 0.62 \pm 0.29$; $T_{min} \beta = 0.73 \pm 0.24$) de los pollos en el grupo experimental, mientras que la T_{max} se relacionó positivamente solo con la masa a los 11 días de edad ($T_{max} \beta = 0.63 \pm 0.4$; Tabla 3 y Fig. 3a, b, c, d, e, g, h, respectivamente). En el grupo control, la masa de las crías disminuyó con la T_{min} ($\beta = -0.38 \pm 0.21$); sin embargo para el resto de los análisis en los que la interacción entre el tratamiento y la temperatura fue significativa, las pendientes de las curvas ajustadas para el grupo control no difirieron de cero (todas las $\beta = -0.008$ a 0.06 , $p > 0.22$), lo

que indica que la variación en la masa y la talla de las crías a los 11 días de edad en el grupo control no se relacionó con la variación en la T_{prom} y T_{max} del interior de las cajas. El sexo en ninguno de los casos tuvo un efecto sobre estas variables ni en interacción con la temperatura.

Nuestro primer conjunto de análisis de crecimiento reveló que la temperatura promedio, mínima y máxima no influyen en el incremento relativo en masa solo en pico y tarso, sin embargo, encontramos una relación positiva entre la T_{prom} , $T_{mín}$ y $T_{máx}$ y los valores de masa, pico y tarso a los 11 días de edad. Para tratar de entender esta discrepancia, evaluamos a detalle la variación en la masa inicial (a los 5 días de edad) de los pollos del grupo experimental. Con ello, encontramos que los pollos del grupo experimental que crecieron dentro de cajas con temperatura del aire más frías siempre fueron más ligeros inclusive antes de la manipulación, en contraste con sus coespecíficos del mismo grupo que crecieron en cajas con temperaturas del aire más calientes (T_{prom} : $t= 4.64$, $gl= 44$, $p <0.001$, $T_{mín}$: $t=5.54$, $gl= 44$, $p <0.001$, $T_{máx}$: $t=4.13$, $gl 44$, $p= 0.002$, Fig. 8 en Anexo 1). Por ello, a pesar de que no encontramos diferencias en el incremento relativo de la masa y un incremento mayor del pico y tarso en los pollos más fríos del grupo experimental, estos pollos no logran alcanzar los mismos valores de masa, pico y tarso a los 11 días de edad, en contraste con sus coespecíficos del mismo grupo, esto debido a que siempre fueron más ligeros.

Tabla 2. Efecto del tratamiento y la temperatura promedio (T_{prom}), temperatura mínima (T_{min}) y temperatura máxima (T_{max}) en el incremento relativo en masa, longitud del pico y longitud del tarso. Utilizamos modelos mixtos con distribución normal de errores. Los modelos iniciales incluyeron: tratamiento + sexo + temperatura + tratamiento*temperatura + tratamiento*sexo. N = 28 nidos, 49 pollos para el grupo control y 46 para el grupo experimental. Los términos rechazados para estos modelos fueron: tratamiento*sexo, sexo. Se muestran solo los modelos finales. *Coe*= *coeficiente*, *e.e.*= *error estándar*.

	<i>Incremento relativo de la masa</i>			<i>Incremento relativo del pico</i>			<i>Incremento relativo del tarso</i>		
	<i>Coe</i> ± e.e.	X ²	p	<i>Coe</i> ± e.e.	X ²	p	<i>Coe</i> ± e.e.	X ²	P
Tratamiento	0.08 ± 0.17	0.22	0.64	0.07 ± 0.05	1.74	0.19	0.13 ± 0.14	0.91	0.34
T_{prom}	-0.06 ± 0.04	1.98	0.16	-0.03 ± 0.1	5.14	0.02	-0.06 ± 0.03	3.13	0.08
Tratamiento* T_{prom}	-0.12 ± 0.11	1.41	0.24	-0.07 ± 0.03	6.17	0.01	-0.18 ± 0.08	5.39	0.02
Tratamiento	0.08 ± 0.17	0.24	0.63	-0.07 ± 0.05	1.91	0.17	0.13 ± 0.14	0.95	0.33
T_{min}	-0.6 ± 0.04	2.01	0.16	-0.03 ± 0.01	4.57	0.03	-0.06 ± 0.04	3.26	0.07
Tratamiento* T_{min}	-0.18 ± 0.10	3.47	0.06	-0.08 ± 0.03	8	0.01	-0.2 ± 0.07	7.08	0.01
Tratamiento	0.11 ± 0.17	0.44	0.51	0.08 ± 0.05	2.71	0.10	0.15 ± 0.13	1.44	0.23
T_{max}	-0.04 ± 0.03	1.96	0.16	-0.2 ± 0.01	5.41	0.02	-0.04 ± 0.02	3.06	0.08
Tratamiento* T_{max}	-0.04 ± 0.06	0.47	0.49	-0.07 ± 0.05	2.15	0.14	-0.08 ± 0.04	4.04	0.04

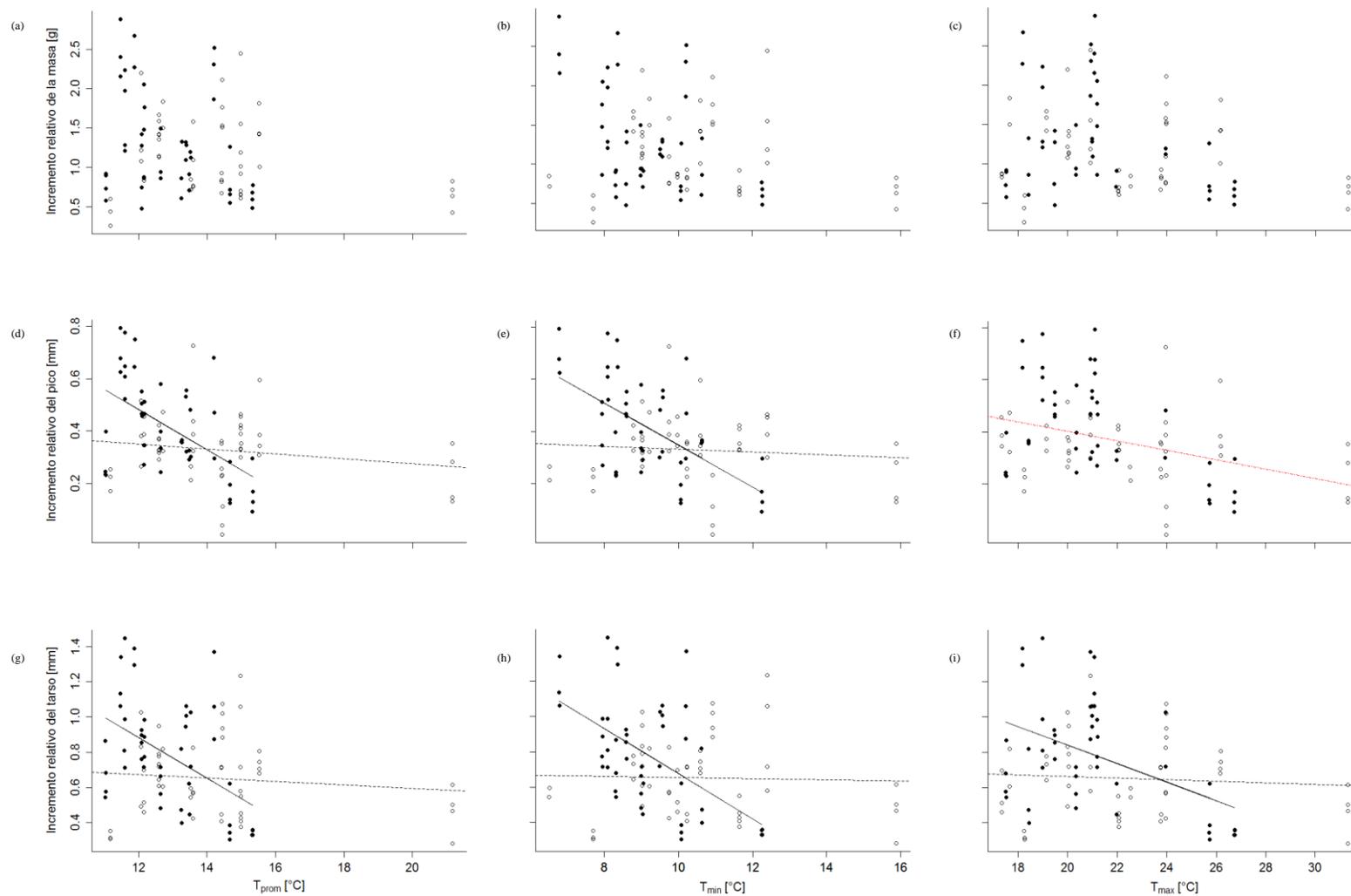


Figura 2. Efecto del tratamiento y la T_{prom} (figuras de la izquierda), la T_{min} (figuras del centro) y la T_{max} (figuras de la derecha) en el incremento relativo del peso (a, b y c respectivamente), del pico (d, e y f respectivamente) y del tarso (g, h e i respectivamente). Los círculos abiertos y la línea punteada corresponden al grupo control. Los círculos cerrados y la línea continua corresponden al grupo experimental. La línea roja punteada corresponde al efecto de la temperatura máxima interna en el incremento relativo del pico (f) independientemente del tratamiento.

Tabla 3. Efecto del tratamiento y la temperatura promedio (T_{prom}), temperatura mínima (T_{min}) y temperatura máxima (T_{max}) en los valores de masa, pico y tarso a los 11 días de edad de los pollos. Utilizamos modelos mixtos con distribución normal de errores, con datos de 28 nidos: 49 pollos para el grupo control y 46 para el grupo experimental. Los modelos iniciales incluyeron: tratamiento + sexo + temperatura + tratamiento*temperatura + tratamiento*sexo. N = 28 nidos, 49 pollos para el grupo control y 46 para el grupo experimental. Los términos rechazados para estos modelos fueron: tratamiento*sexo, sexo. Se muestran solo los modelos finales.

	<i>Masa a los 11 días de edad de los pollos</i>			<i>Pico a los 11 días de edad de los pollos</i>			<i>Tarso a los 11 días de edad de los pollos</i>		
	Coe ± e.e.	X ²	p	Coe ± e.e.	X ²	p	Coe ± e.e.	X ²	P
Tratamiento	-1.65 ± 1.23	1.87	0.17	0.11 ± 0.26	0.21	0.65	-0.42 ± 0.46	0.91	0.34
T_{prom}	0.23 ± 0.33	0.56	0.45	0.09 ± 0.06	2.15	0.14	0.22 ± 0.11	3.84	0.05
Tratamiento* T_{prom}	2.22 ± 0.65	10.92	<0.001	0.31 ± 0.15	4.62	0.03	0.54 ± 0.27	4.45	0.04
Tratamiento	-1.65 ± 1.23	1.87	0.17	0.08 ± 0.07	0.11	0.75	-0.43 ± 0.46	0.97	0.33
T_{min}	0.25 ± 0.35	0.6	0.44	0.07 ± 0.07	1.21	0.27	0.23 ± 0.12	3.92	0.05
Tratamiento* T_{min}	2.38 ± 0.61	13.71	<0.001	0.32 ± 0.15	4.79	0.03	0.72 ± 0.24	9.07	0.003
Tratamiento	-1.65 ± 1.23	1.87	0.17	0.07 ± 0.04	0.09	0.77	0.11 ± 0.07	1.56	0.21
T_{max}	0.11 ± 0.19	0.4	0.53	0.07 ± 0.04	3.29	0.07	0.12 ± 0.07	2.99	0.08
Tratamiento* T_{max}	0.79 ± 0.38	4.72	0.03	0.13 ± 0.08	2.87	0.09	0.16 ± 0.15	1.36	0.24

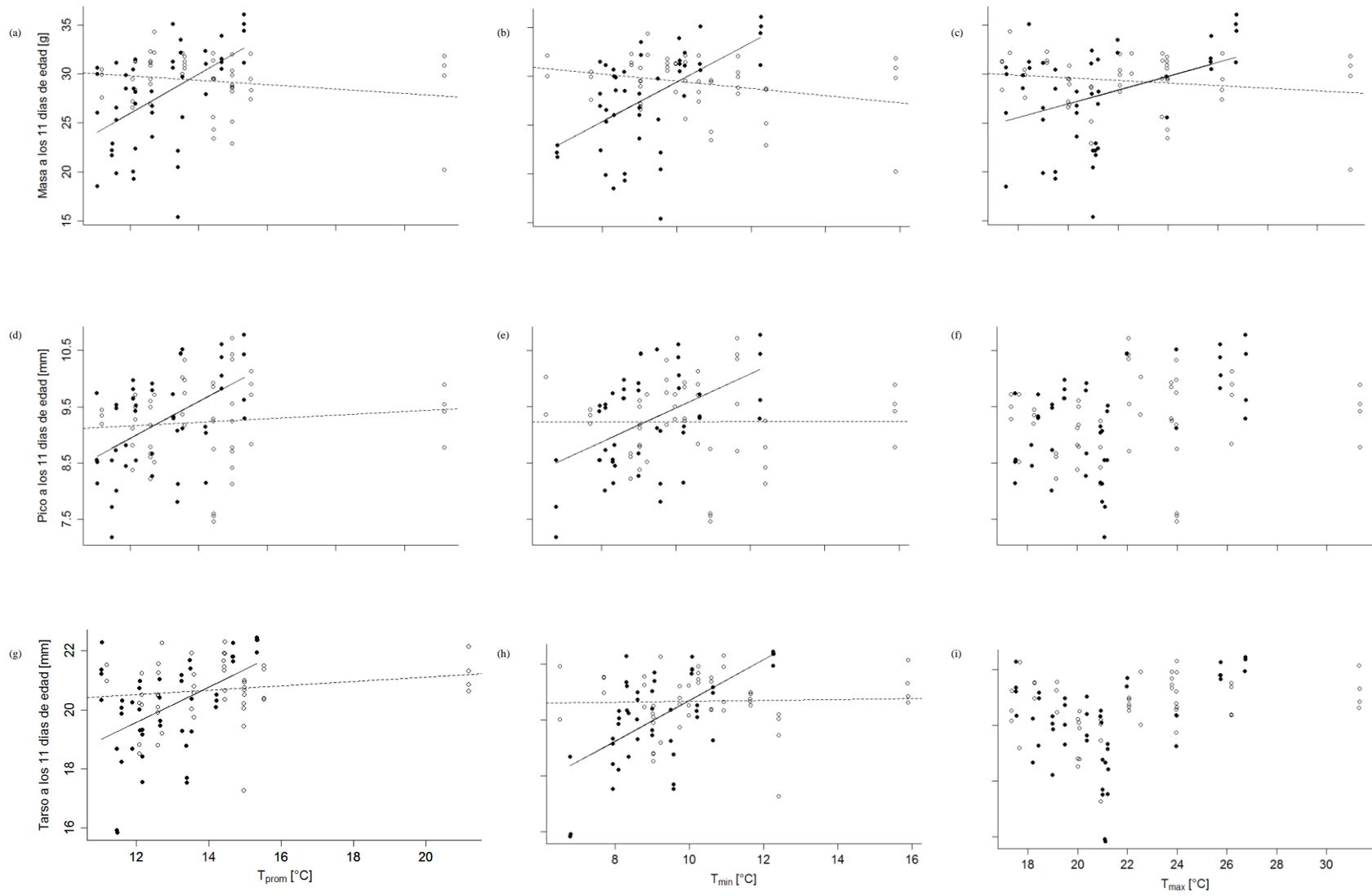


Figura 3. Efecto del tratamiento y la T_{prom} (figuras de la izquierda), la T_{min} (figuras del centro) y la T_{max} (figuras de la derecha) en el valor absoluto final de la masa (a, b y c respectivamente), del pico (d, e y f respectivamente) y del tarso (g, h e i respectivamente). Los círculos abiertos y la línea punteada corresponden al grupo control. Los círculos cerrados y la línea continua corresponden al grupo experimental.

Efecto del tratamiento sobre el desarrollo del plumaje

A los 11 días de edad, el porcentaje de pollos que presentaron novena pluma alar y primera pluma en la rectriz en el grupo control y experimental fue: novena pluma alar 71.4% (35 de 49 pollos) vs. 47.8% (22 de 46 pollos), primera pluma en la rectriz 98% (48 de 49) vs. 71.7% (33 de 46), respectivamente. La probabilidad de presentar la novena pluma alar no difirió entre tratamientos, ni se relacionó con la T_{prom} o la T_{max} , y tampoco se detectaron diferencias entre sexos (Tabla 4). Sin embargo, la probabilidad de presentar la novena pluma alar a los 11 días de edad difirió entre tratamientos cuando se consideró la T_{min} : en el grupo experimental la probabilidad de presentar la novena pluma alar aumento al aumentar la T_{min} ($\beta = 2.96 \pm 2.11$), mientras que en el grupo control no se observan cambios al aumentar la T_{min} ($\beta = 0.17 \pm 0.37$, Tabla 4, Fig. 4).

La longitud de las plumas a los 11 días de edad de los pollos del grupo control en comparación con los pollos del grupo experimental fue: novena pluma alar 3.1 ± 0.06 vs. 2.2 ± 0.07 mm; primera pluma en la rectriz 4.8 ± 0.04 vs. 2.8 ± 0.05 mm. A pesar de que los pollos del grupo control tendieron a tener plumas más largas, no encontramos diferencias significativas en la longitud de la primera pluma de la rectriz entre tratamientos ni sexos, ni un efecto de la T_{prom} ni de la T_{min} sobre la longitud de la primera pluma de la rectriz (Tabla 5, Fig. 5a, b, respectivamente). Encontramos una relación positiva entre la T_{max} y la longitud de la primera pluma de la rectriz, independiente del tratamiento (Tabla 5, Fig. 5c).

Tabla 4. Efecto del tratamiento y la temperatura promedio (T_{prom}), temperatura mínima (T_{min}) y temperatura máxima (T_{max}) en la presencia/ausencia de plumaje a los 11 días de edad de los pollos. Se usaron modelos mixtos con distribución binomial y una función de enlace logit. Los modelos incluyeron: tratamiento + temperatura + sexo + temperatura*tratamiento. Utilizamos los datos de 28 nidos: 49 pollos para el grupo control y 46 para el grupo experimental. Los términos rechazados fueron: sexo. Solo se muestran los modelos finales.

	Coefficiente	\pm e.e.	X^2	p
Tratamiento	-2.23	1.51	2.45	0.12
T_{prom}	0.47	0.43	1.36	0.24
Tratamiento* T_{prom}	1.42	1.02	2.24	0.13
Tratamiento	-1.67	1.5	1.32	0.25
T_{min}	0.88	0.51	4.43	0.04
Tratamiento* T_{min}	1.93	1.11	4.18	0.04
Tratamiento	-2.23	1.51	2.45	0.12
T_{max}	0.19	0.24	0.67	0.41
Tratamiento* T_{max}	0.34	0.5	0.47	0.49

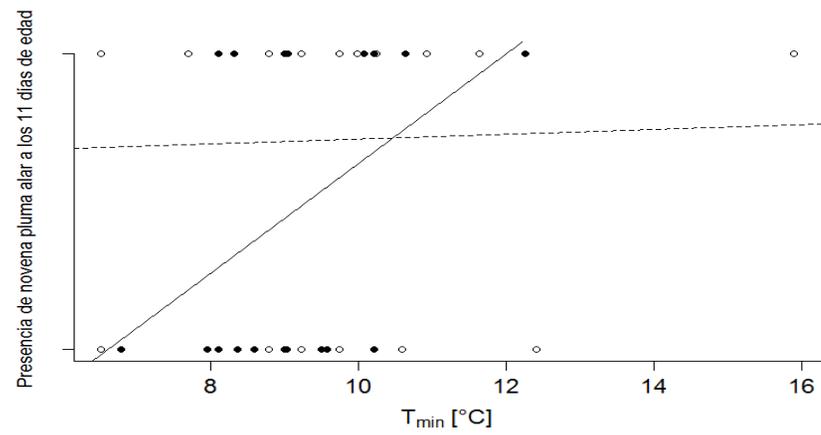


Figura 4. Efecto del tratamiento y la T_{min} sobre la presencia de novena pluma alar a los 11 días de edad de los pollos. Los círculos abiertos y la línea punteada corresponden al grupo control. Los círculos cerrados y la línea continua corresponden al grupo experimental.

Tabla 5. Efecto del tratamiento y la temperatura promedio (T_{prom}), temperatura mínima (T_{min}) y temperatura máxima (T_{max}) en la longitud de la pluma de la rectora a los 11 días de edad de los pollos. Incluimos los datos de 28 nidos: 49 pollos para el grupo control y 46 para el grupo experimental. Los modelos incluyeron: tratamiento + temperatura + sexo + temperatura*tratamiento. Utilizamos los datos de 28 nidos: 49 pollos para el grupo control y 46 para el grupo experimental. Los términos rechazados fueron: sexo. Solo se muestran los modelos finales.

	Coefficiente	\pm e.e.	X^2	p
Tratamiento	-0.2	0.16	1.77	0.18
T_{prom}	0.07	0.04	3.28	0.07
Tratamiento* T_{prom}	0.16	0.1	3.19	0.07
Tratamiento	-0.25	0.16	2.55	0.11
T_{min}	0.05	0.04	1.77	0.18
Tratamiento* T_{min}	0.18	0.11	3.29	0.07
Tratamiento	-0.22	0.15	2.44	0.12
T_{max}	0.05	0.02	5.05	0.03
Tratamiento* T_{max}	0.05	0.05	1.31	0.25

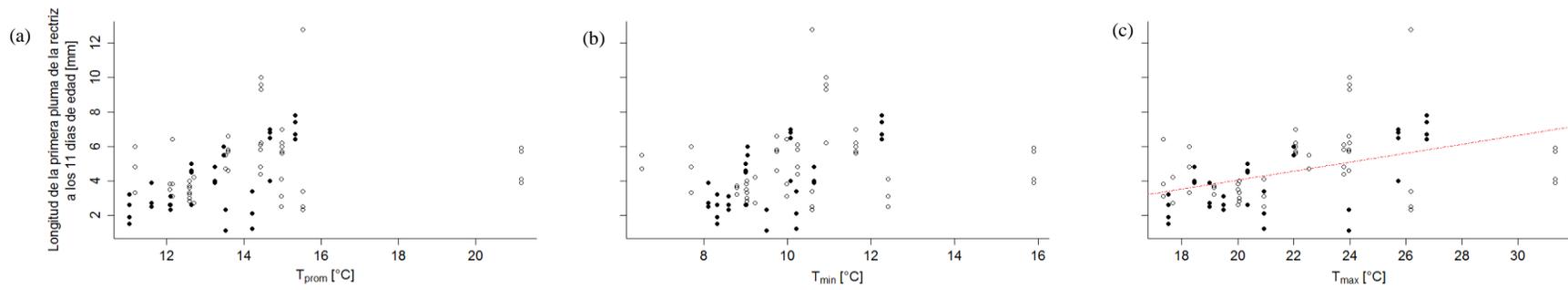


Figura 5. Efecto del tratamiento y la (a) T_{prom} , (b) T_{min} y (c) T_{max} sobre la longitud de la primera pluma de la rectriz a los 11 días de edad de los pollos. Los círculos abiertos corresponden al grupo control. Los círculos cerrados corresponden al grupo experimental. La línea punteada roja representa el efecto de la temperatura máxima interna promedio sobre la longitud de la rectriz.

Efecto del tratamiento sobre compromisos entre rasgos de crecimiento y desarrollo de plumaje

Encontramos una relación negativa entre el crecimiento de los pollos (CP1 del análisis que incluyó el incremento en masa, pico y tarso) y la presencia de la novena pluma alar a los 11 días de edad (variable dependiente) en ambos grupos, sin embargo, en el grupo experimental ($\beta = -48.4 \pm 23.81$) la pendiente fue más pronunciada que en el grupo control ($\beta = -2.97 \pm 1.55$, tratamiento * CP1: $\chi^2_{1,31} = 3.82$, $p = 0.05$; PC1: $\chi^2_{1,31} = 35.83$, $p < 0.001$, tratamiento: $\chi^2_{1,31} = 2.95$, $p = 0.09$, Fig. 6).

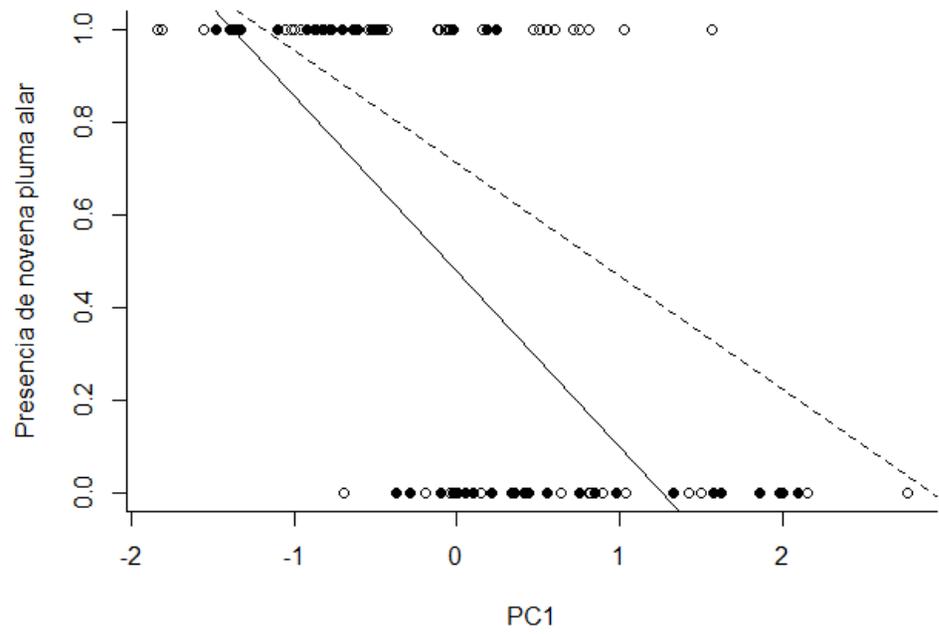


Figura 6. Efecto del tratamiento sobre el compromiso entre el crecimiento (resumido en PC1, valores positivos indican mayores tasas de incremento diario en masa, pico y tarso) y la probabilidad de presentar la novena pluma alar a los 11 días de edad de los pollos. Los círculos abiertos y la línea punteada corresponden al grupo control, los círculos cerrados y la línea continua corresponden al grupo experimental.

Discusión

Sorprendentemente, la temperatura del aire dentro de las cajas nido durante los tres primeros días de la manipulación no fue diferente entre tratamientos, lo cual podría ser resultado de un incremento en el tiempo que pasan las hembras dentro del nido durante los primeros días de vida, sobre todo en aquellos nidos donde la temperatura del aire es más baja. Esta conducta ha sido reportada para su especie hermana *Sialia sialis* (Aslop III, F. 2001), por lo que es probable que ocurra en nuestra especie de estudio. A pesar de que la diferencia de la temperatura del aire entre tratamiento no es grande como la reportada para otros estudios (Nord y Nilson 2011), encontramos un efecto de ésta sobre los diferentes rasgos de crecimiento que evaluamos. Las diferencias que encontramos al noveno día podrían ser resultado de un incremento en la capacidad termorregulatoria de los pollos y de la progresión en el desarrollo del plumaje, el cual funciona como aislante térmico de dichos organismos. Este resultado sugiere que nuestra manipulación experimental generó dos condiciones térmicas diferentes a los cuales fueron expuestos los pollos de azulejo; estas diferentes condiciones térmicas indujeron cambios en las trayectorias de desarrollo de los pollos. En general, nuestros resultados sugieren un efecto de la temperatura del aire dentro de la caja nido a lo largo de la manipulación sobre la tasa de crecimiento, la masa y talla alcanzadas a los 11 días de edad, y sobre el desarrollo de plumaje. En términos generales encontramos, (1) en los pollos del grupo experimental una relación negativa entre la temperatura del aire en el nido (T_{prom} y T_{min}) y el incremento relativo del pico y del tarso, pero no sobre el incremento en masa, mientras que en los pollos del grupo control la variación en las tasas de crecimiento no se relacionó a la temperatura interna del nido. (2) A los 11 días de edad de los pollos, encontramos una relación positiva entre la temperatura del aire en el nido (T_{prom} y T_{min} ; T_{max} solo afectó a la masa) y la masa, y largo del pico y tarso de los pollos en el grupo experimental, pero no así en los pollos del grupo control. (3) Encontramos una relación positiva entre la T_{min} y la presencia de novena pluma alar a los 11 días de edad en los pollos del grupo experimental pero no para los pollos del grupo control. (4) Encontramos una relación negativa entre las variables de crecimiento (resumidas en un CP1) y el desarrollo del plumaje (usando como indicador la presencia de la novena pluma alar a los 11 días de edad de los pollos), pero la pendiente de esta relación fue más pronunciada en el grupo experimental que en el grupo control.

De acuerdo con nuestras predicciones, los efectos de la T_{prom} y T_{min} ; T_{max} en el crecimiento y desarrollo del plumaje no difirieron entre machos y hembras. Lo anterior es consistente con la idea de que en especies con dimorfismo sexual en tamaño los individuos del sexo más grande requieren de más recurso para alcanzar la talla necesaria y desarrollar el plumaje, en contraste con especies dicromáticas donde no se observa crecimiento y desarrollo de plumaje diferente entre sexos (Teather y Weatherhead 1994, Badyaev 2002, Badyaev y cols. 2006). Los azulejos garganta azul no presentan dimorfismo sexual en tamaño (Dickinson y cols. 1996) y en ninguno de nuestros análisis detectamos diferencias asociadas al sexo de los pollos. Esto podría deberse a que ninguno de los sexos tiene mayor requerimiento de recursos y a que al momento de abandonar el nido tienen el plumaje de juveniles por lo que no requieren invertir recursos en la plumas de diferente color.

Efecto del tratamiento sobre el crecimiento de los pollos

La tasa de crecimiento es utilizada, entre otras cosas, como un indicador del efecto de las variables ambientales sobre la adecuación de los pollos (McCarty y Winkler 1999). Encontramos una relación negativa entre los valores de la T_{prom} y la T_{min} y los incrementos relativos del pico y tarso, y entre la T_{max} y el incremento relativo del tarso solo del grupo experimental (grupo más frío). Además, encontramos una relación negativa entre la T_{max} y el incremento relativo del pico en ambos grupos. Es decir, los pollos del grupo experimental que se encuentran a temperaturas más bajas dentro de la caja nido tasas más aceleradas del pico y del tarso, mientras que los que están a temperaturas más altas crecen a tasas menores, fenómeno que no pudimos establecer en el grupo control. Por otro lado, encontramos una relación positiva entre los valores de la T_{prom} y la T_{min} y los valores de la masa, pico y tarso a los 11 días de edad, y entre la T_{max} y los valores de masa a los 11 días de edad de los pollos del grupo experimental, mientras que en el grupo control hay un efecto negativo sobre las cajas más calientes del grupo sobre los valores de masa a los 11 días de edad, lo cual podría deberse a una posible hipertermia. Existen diversos motivos, no mutuamente excluyentes, por los cuales los pollos que fueron expuestos a más frío dentro el grupo experimental presentaron mayores tasas de incremento relativo. Krijgsveld y cols. (2003) encontraron que los pollos de codorniz expuestos tempranamente a temperaturas por debajo del promedio presentaron tasas metabólicas y de crecimiento más elevadas a los 15 y a los 21 días de

edad, en contraste con aquellos pollos que no experimentaron condiciones térmicamente estresantes. Asimismo, establecieron que un aumento en la tasa metabólica en reposo podría ser un indicador de un aumento en la capacidad termorregulatoria de los pollos enfriados. Esto se logra mediante un abastecimiento extra de energía hacia el músculo esquelético. Este aumento supone un costo adicional permanente para el organismo. A pesar de enfrentar una disyuntiva entre termorregular y crecer, favorecer el crecimiento podría disminuir la proporción de superficie de contacto y volumen corporal y, por tanto, disminuir la pérdida de calor.

Esta diferencia en el crecimiento relativo en relación con la temperatura del aire dentro de las cajas del grupo experimental también podría ser resultado de ajustes en la inversión de recursos que hacen los padres en su descendencia en respuesta a la exposición a bajas temperaturas. Se ha documentado en algunas aves paserinas que los padres, particularmente la hembra, pueden presentar modificaciones en su fisiología y comportamiento cuando sus nidos se encuentran expuestos a temperaturas que están por debajo de la temperatura óptima para el desarrollo de sus pollos (Eava y cols. 2002, Álvarez y Barba 2014). La exposición a temperaturas por debajo de la temperatura promedio en nuestro grupo experimental podría haber inducido un cambio en el tiempo que la hembra pasa dentro del nido, así como un cambio en el flujo sanguíneo en el parche de incubación, y estos ajustes podrían haber incrementado la temperatura dentro de la copa del nido (no necesariamente dentro de toda la caja), favoreciendo así el crecimiento de los pollos (Álvarez y Barba 2014). En los nidos del grupo control, los cuales se mantienen más calientes, estos ajustes en los presupuestos de tiempo y en la transmisión de calor por parte de los padres podrían no ser necesarios.

Asimismo, en esta especie, la presencia de ayudantes dentro de los nidos es una conducta persistente en esta localidad. Gaona (2014) describió la presencia de ayudantes para estas poblaciones: 5 de 10 nidos en 2012 y 2 de 7 en 2013 presentaron ayudantes, por lo cual durante esta temporada (2016) podría ser que aquellos nidos experimentales que contaron con crianza cooperativa hayan recibido mayor alimento y, por consiguiente, los pollos de estos nidos hayan podido hacer frente a las bajas temperaturas incrementando sus tasas metabólicas, y creciendo más rápido. Además, el alimento extra provisto por los ayudantes podría haber permitido a los padres reducir la frecuencia o la duración de sus viajes de forrajeo y pasar más tiempo sentados sobre el nido, calentando a sus pollos, o bien podría haberles permitido dedicar más tiempo a la búsqueda de presas con mayor contenido calórico para alimentar a sus pollos. Estudios futuros

podrían investigar los posibles ajustes por parte de los padres a los cambios en la temperatura del nido, por ejemplo cuantificando los viajes de alimentación así como el tipo de presa con respecto a la ganancia en masa de los pollos, al igual que la presencia de ayudantes en el nido.

Aparte de la temperatura del aire, existen otros factores abióticos que fueron modificados dentro de las cajas nido mediante nuestra manipulación y que podrían influir en las tasas de crecimiento relativo de los pollos y que los padres o los ayudantes de crianza también podrían alterar en favor de estos. Al llevar a cabo nuestra manipulación modificamos el fotoperiodo, lo cual pudo derivar en un incremento en sus tasas de solicitud de alimento (Titulaer y cols. 2012), y esto a su vez podría haber inducido incrementos en el número de viajes de forrajeo de los padres (Ricklefs y cols. 1998, Titulaer y cols. 2012), y en la cantidad de alimento provisto por estos (McCarty 1996). Existe una controversia en cuanto al costo de los llamados de alimentación. Algunos autores sugieren que las solicitudes de alimento no representan un costo energético diario importante para los pollos (McCarty 1996), mientras que otros reportan un alto costo de dicha conducta sobre el crecimiento y a nivel digestivo (Kilner 2001). Por tanto, si es costoso o no el presentar esta conducta debería de estar mediado por los beneficios de obtener mayor cantidad de alimento. Esta ingesta de alimento también podría estar favoreciendo la generación de calor debida a procesos propios de la digestión (Lewden y cols. 2017). Por otro lado, al modificar las horas de luz pudimos haber provocado un cambio en la expresión de la tiroxina a triyodotironina (T4 y T3, respectivamente, Yoshimura y cols. 2003). La T3 es la hormona parcialmente responsable de la síntesis de la avUCP (Mozo y cols. 2005), la cual podría favorecer la termorregulación fisiológica. Debido a que las interacciones entre padres, crías y ayudantes en el nido podrían modificar el crecimiento de los pollos, sería interesante investigar estas interacciones en estudios futuros.

Además, podría ser que los pollos experimentales que estuvieron expuestos a más frío presentaran un crecimiento compensatorio en las variables estructurales (tarso y pico) más no en la masa. Esto podría deberse a que la NST requiere de reservas grasas para poderse activar, por lo que los pollos expuestos a temperaturas menores podrían estar destinando una mayor cantidad de recursos hacia la masa en detrimento del desarrollo de los huesos. Esto podría ayudarles a generar calor y evitar la hipotermia. Aunado a esto, estos pollos experimentales más fríos son los que presentan un crecimiento relativo mayor aunque no alcanzan las tallas finales de sus coespecíficos expuestos a temperaturas más elevadas. Esto podría estar asociado al costo derivado

de tener que termorregular más activamente (pollos experimentales más fríos), en comparación con aquellos que se desarrollaron a temperaturas más elevadas. Por ello, valdría la pena explorar las consecuencias que este sobreesfuerzo conlleva sobre la adecuación de estos organismos.

Por otro lado, la temperatura del aire dentro de las cajas nido también influyó en los valores de crecimiento a los 11 días de edad. Nuestros datos sugieren que los pollos experimentales que se desarrollaron en ambientes más fríos fueron más pequeños y con menores masas, en comparación con sus coespecíficos del mismo grupo pero que se desarrollaron en temperaturas más elevadas, inclusive al inicio de la manipulación (día 5 de edad de los pollos). Aunado a esto, el haber dejado la tapa abierta provocó menores temperaturas del aire dentro de las cajas nido. Una de las posibles razones de porque encontramos una relación positiva entre los valores de crecimiento a los 11 días de edad de los pollos y la temperatura del aire dentro de las cajas nido en el grupo experimental es porque los pollos expuestos a temperaturas más frías tendrían que termorregular activamente para poder sobrevivir a la hipotermia, en contraste con sus coespecíficos que se desarrollan en temperaturas más templadas. La exposición al frío genera compromisos entre el crecimiento y la termorregulación, donde esta última es la que se ve favorecida (Krijgsveld y cols. 2003). Esta termorregulación provocaría que los pollos tuvieran que utilizar las reservas de grasa corporal para activar los mecanismos de la NST. Por esta razón habría, por un lado, una disminución en el recurso necesario para crecer y, por el otro, una disminución de la masa corporal. Al no haber recursos suficientes, habría un menor desarrollo óseo y menor oportunidad de recuperar y aumentar la masa corporal a los 11 días de edad. En consecuencia, estos pollos no podrían alcanzar las tallas de sus coespecíficos que se desarrollaron en ambientes más calientes.

Asimismo, un nido con temperaturas del aire elevadas también podría afectar el crecimiento. Nuestros resultados sugieren una relación negativa de la temperatura mínima del aire dentro de las cajas nido y la masa corporal a los 11 días de edad en el grupo control. Este fenómeno lo atribuimos a que los pollos podrían perder el apetito cuando la temperatura del aire es muy elevada (Greño y cols. 2008). Esta disminución en la ingesta provocaría que las reservas de grasa de los pollos se utilicen para otras funciones vitales, provocando así, una reducción de la masa corporal. Y debido a que no puede haber una disminución en el tamaño de las estructuras óseas, no observamos un efecto de la temperatura sobre estas.

Efecto del tratamiento sobre el desarrollo del plumaje

El plumaje es un rasgo importante en la adecuación de los pollos pero costoso de producir, por lo que se espera que decisiones sobre qué tan tempranamente se completa el plumaje puedan imponer costos en otros rasgos de historia de vida como el crecimiento estructural o la termorregulación. Las plumas funcionan, entre otras cosas, como un aislante térmico. Particularmente en los pollos altriciales, el desarrollo de estas estructuras podría estar contribuyendo a su supervivencia. Krijgsveld y cols. (2003) encontraron un aumento en la tasa metabólica de los pollos expuestos a temperaturas bajas; esto podría activar los mecanismos termorregulatorios fisiológicos que aseguren la supervivencia de los pollos. Particularmente, los pollos de nuestro grupo experimental pudieron haber seguido este patrón. Siendo así, al haber un aumento de la tasa metabólica, habría una disminución en la cantidad de recursos disponibles para otras funciones, como el desarrollo del plumaje. A pesar de que las plumas comienzan a conformarse durante el desarrollo embrionario (Deschutter y Leeson 1986, Pap y cols. 2007), su crecimiento continúa durante los primeros días posteclosión, por lo que la temperatura del aire que los pollos experimentan durante este periodo podría imponer costos en el desarrollo del plumaje.

En el grupo experimental encontramos una relación positiva entre la T_{\min} y la presencia de la novena pluma alar, pero en el grupo control parece no haber ningún efecto de la T_{\min} sobre esta estructura. La disminución en la T_{\min} podría inducir en los pollos la activación de mecanismos termorregulatorios que les permitan sobrevivir al frío. Una mayor inversión en estos mecanismos de termorregulación podría comprometer la cantidad de recursos requeridos para otras funciones o estructuras. Este compromiso podría derivar en una disminución en la proteína disponible para sintetizar la queratina necesaria para el desarrollo de las plumas (Deschutter y Leeson 1986), lo cual supondría un retraso en su aparición o un desarrollo sub-óptimo. Este compromiso en la asignación de recursos hacia la activación de mecanismos termorregulatorios contra el desarrollo de las plumas podría explicar por qué hay una reducción en la probabilidad de presentar la novena pluma alar en los pollos del grupo experimental (caja nido abierta) conforme disminuye la T_{\min} . Además, esta disyuntiva en la asignación de recursos mediada por la temperatura del aire dentro de las cajas nido también podría explicar por qué la longitud de la primera pluma de la rectoriz incrementa conforme incrementa la T_{\max} en las cajas nido de ambos grupos.

Un fenómeno que podría estar ocurriendo en la aparición y desarrollo de los distintos tipos

de plumas es la canalización fenotípica. Este fenómeno hace referencia a que, debido al alto costo de producir las plumas, se podría dar prioridad al desarrollo y mantenimiento de cierto tipo de plumas sobre otro cuando los recursos son limitados (Boonekamp y cols. 2016). Dicha inversión diferencial podría estar influenciada, entre otras cosas, por los patrones de forrajeo de las especies (Pap y cols. 2007). Generalmente, se ha planteado que las plumas del vuelo (plumas del ala) son beneficiadas sobre las plumas que no son indispensables para esta actividad (plumas de la rectriz, Boonekamp y cols. 2016). Durante nuestra manipulación observamos que la presencia de la primera pluma de la rectriz se vio favorecida sobre la presencia de la novena pluma alar a los 11 días de edad de los pollos en ambos grupos (98% vs. 90% en el grupo control; 72% vs 48% en el grupo experimental). Estos resultados podrían sugerir que esta especie no requiere tempranamente de las plumas de las alas para forrajear sino que más bien requieren de las timoneras (plumas de la rectriz) para poder capturar a sus presas. Este patrón es consistente con el reportado por Herlugson (1983), el cual señaló que la técnica más ocupada por esta especie es el forraje de percha.

Efecto del tratamiento sobre compromisos entre rasgos de crecimiento y desarrollo de plumaje

El crecimiento y el desarrollo del plumaje son procesos energéticamente costosos, por esta razón existen compromisos entre estos rasgos (Ricklefs y cols. 1998), donde probablemente el crecimiento sea el rasgo más favorecido debido a las implicaciones que este conlleva. En nuestro grupo control pudimos observar que este patrón se mantiene en esta especie. En este grupo, existió un compromiso entre el crecimiento y la presencia de la novena pluma alar a los 11 días de edad: el crecimiento de los pollos control fue el rasgo favorecido en detrimento de la probabilidad de presentar novena pluma alar a la edad de 11 días. Si, aunado a estos compromisos que naturalmente existen, añadimos variaciones en algún factor ambiental durante la fase de mayor demanda energética de pollos altriciales (i.e., durante la fase exponencial de crecimiento e inicio de la termorregulación), los recursos serían asignados de manera diferencial: la mayor parte sería destinada para el mantenimiento corporal en detrimento del crecimiento. De forma similar, la temperatura ambiental podría influir en los compromisos intrínsecos entre el crecimiento y el desarrollo del plumaje en estas aves altriciales, pero en este caso favoreciendo al crecimiento, de forma tal que estos compromisos podrían verse más acentuados.

Nuestros resultados sugieren que al bajar la temperatura del aire dentro de las cajas experimentales pudimos haber provocado que los pollos de este grupo invirtieran más recursos en la activación de mecanismos de termorregulación fisiológica y, por consiguiente, crecieron menos y presentaron una menor probabilidad de desarrollar la novena pluma alar a los 11 días de edad. Aunado a esto, si los pollos experimentales están invirtiendo mayor cantidad de recursos para compensar su talla podría ser que esto esté ocurriendo en detrimento de presentar novena pluma alar a los 11 días de edad. Nuestros resultados indican que la temperatura del aire en el nido que experimentan los pollos acentúa aún más los compromisos que naturalmente existen entre el crecimiento y el tiempo del desarrollo del plumaje.

Entre más temprano en la vida de un organismo existan variaciones en los factores ambientales, más severo será su efecto sobre su adecuación a corto y largo plazo (Lindström 1999, Monaghan 2008), aunque podría ocurrir que los factores ambientales experimentados durante el desarrollo temprano no tengan un efecto a largo plazo (Sánchez-Macouzet y Drummond 2011, Drummond y Ancona 2015). La temperatura del aire que experimenten los pollos altriciales durante los primeros días postelcosión influye en las tasas de crecimiento, en el desarrollo del plumaje, y en los compromisos entre estas variables. Los pollos expuestos a un estrés térmico constante, particularmente a temperaturas bajas del aire dentro de las cajas nido, podrían presentar una compensación en el crecimiento y un retraso en el desarrollo del plumaje, principalmente de la novena pluma alar. Estos fenómenos influirían directamente sobre el futuro de los pollos. La compensación en el crecimiento podría significar costos fisiológicos para los organismos (Metcalfé y Monaghan 2001) y, aunado al retraso en el desarrollo del plumaje, esto podría influir en el momento en que los pollos pueden abandonar el nido. Asimismo, ambos fenómenos sumados a un aumento en las tasas metabólicas como respuesta a la activación de mecanismos termorregulatorios, podrían tener un impacto sobre la esperanza de vida de los pollos. La selección natural parece haber favorecido estrategias tanto en los padres como en los pollos de estos azulejos que permiten hacer frente a los efectos de la temperatura del aire dentro de las cajas nido durante esta fase crítica del desarrollo y mitigar sus impactos en la supervivencia de los pollos. Estudios longitudinales donde se establezca el efecto de la temperatura del aire dentro de las cajas sobre el éxito reproductivo y la supervivencia hasta la etapa de adultos, nos permitirían entender las consecuencias en la adecuación de sufrir durante las etapas tempranas del desarrollo de *S. mexicana* condiciones térmicamente estresantes.

Conclusión

Una baja en la temperatura del aire dentro del nido influye negativamente sobre el crecimiento y desarrollo de plumaje y los compromisos son más acentuados entre estos rasgos en pollos altriciales del azulejo de garganta azul. Los datos generados con esta manipulación nos permite tener una aproximación del papel de la temperatura de aire dentro de las cajas nido durante los primeros días sobre el crecimiento de pollos altriciales y los posibles efectos que ésta podría tener sobre la adecuación de los organismos. Asimismo, pudimos establecer como un factor externo, en este caso la temperatura, puede actuar como mediador de los compromisos entre rasgos del crecimiento, los cuales podrían tener un efecto en la supervivencia de los pollos. Aunado a esto, podríamos establecer la importancia de las cajas nido como una medida de conservación en zonas con un alto grado de perturbación y fluctuaciones de temperatura considerables. Finalmente, podríamos pensar que los efectos de la temperatura del aire dentro de las cajas nido sobre el crecimiento y desarrollo de plumaje de los pollos durante fases críticas del desarrollo podrían ser una fuente importante de variación fenotípica y repercutir sobre la dinámica de poblaciones silvestres. Esto, as su vez, puede derivar en efectos a largo plazo, como, por ejemplo, la extirpación de la especie en regiones con variaciones importantes en la temperatura.

Perspectivas

Este estudio no evaluó de forma explícita la activación de algún mecanismo fisiológico indicativo termorregulación fisiológica. Por ello sería importante medir las hormonas T3 y T4 para distinguir los niveles de ésta en sangre y así determinar si los pollos tienen modificaciones fisiológicas que les permiten mitigar, de alguna manera, los efectos de un posible estrés térmico. Aunado a esto, medir las proteínas de choque térmico podría darnos un indicio del estrés que están enfrentando los pollos. El conocer la concentración de estas proteínas permitiría esclarecer si efectivamente la manipulación que se lleve a cabo está generando algún efecto sobre los pollos y que este efecto no sea consecuencia de otros factores abióticos o bióticos. Aunque es importante mencionar que los niveles de estas proteínas son sensible a otros estresores como a la carga parasitaria. Asimismo, los cambios en la temperatura del aire dentro de las casa nido pueden provocar la

activación de mecanismos que aumenten los niveles de estrés oxidante dentro del organismo. La longitud de los telómeros es sensible al aumento de estrés oxidante. Y a su vez, dicha longitud se ha vinculado con la esperanza de vida en aves de vida silvestre. Por ello, conocer la tasa de acortamiento de estas estructuras nos podría dar información sobre la posibilidad de sobrevivencia de los organismos.

Por otro lado, los pollos altriciales de esta especie dependen durante los primeros días de vida completamente de los cuidados parentales. Debido a esto, sería importante evaluar la conducta de los mismos para detectar si éstos están mitigando los cambios en la temperatura del aire dentro de las cajas nido. El conocer los patrones de actividad nos permitiría determinar el papel de los padres para compensar dichos cambios. Asimismo, hacer un estudio más detallado sobre la presencia de ayudantes podría ayudar a conocer el efecto que estos tienen durante el periodo de crianza y si hay cambios en la conducta de estos que ayuden a los padres a mitigar un estrés térmico.

Bibliografía

- Alonso-Álvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Prost, J., Faivre, B., Chastel, O., & Sorci, G. (2006). An experimental manipulation of life-history trajectories and resistance to oxidative stress. *Evolution*, *60*(9), 1913-1924.
- Álvarez, E., & Barba, E. (2014). Behavioural responses of great tits to experimental manipulation of nest temperature during incubation. *Ornis Fennica*, *91*(4), 220.
- Andreasson, F., Nord, A., & Nilsson, J. Å. (2016). Brood size constrains the development of endothermy in blue tits. *Journal of Experimental Biology*, *219*(14), 2212-2219.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H., & Clotfelter, E. D. (2010). Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling tree swallows. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20092138.
- Badyaev, A. V. (2002). Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution*, *17*(8), 369-378.
- Badyaev, A. V., Hamstra, T. L., Oh, K. P., & Seaman, D. A. A. (2006). Sex-biased maternal effects reduce ectoparasite-induced mortality in a passerine bird. *Proceedings of the National*

Academy of Sciences, 103(39), 14406-14411.

- Badyaev, A. V., Whittingham, L. A., & Hill, G. E. (2001). The evolution of sexual size dimorphism in the house finch. III. Developmental basis. *Evolution*, 55(1), 176-189.
- Bennett, A. F., & Ruben, J. A. (1979). Endothermy and activity in vertebrates. *Science*, 206(4419), 649-654.
- Bicudo, J. E. P., Vianna, C. R., & Chaui-Berlinck, J. G. (2001). Thermogenesis in birds. *Bioscience reports*, 21(2), 181-188.
- Blass, E.M. (1986). Handbook of behavioral neurobiology (Vol. 8). Nueva York: Plenum Press.
- Blem C. 1998. Energy balance. En: Stukies's Avian Physiology, Ed. Causey Whitto. Academic Press,
- Boersma, P. D. (1986). Body temperature, torpor, and growth in chicks of fork-tailed storm-petrels (*Oceanodroma furcata*). *Physiological Zoology*, 59(1), 10-19.
- Boonekamp, J. J., Dijkstra, R., Dijkstra, C., & Verhulst, S. (2016). Canalization of development reduces the utility of traits as fitness biomarkers: Feather fault bars in nestling birds. *Functional Ecology*.
- Charmantier, A., Keyser, A. J., & Promislow, D. E. (2007). First evidence for heritable variation in cooperative breeding behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1619), 1757-1761.
- Choi, I. H., Ricklefs, R. E. & Shea, R. E. (1993). Skeletal muscle growth, enzyme activities, and the development of thermogenesis: a comparison between altricial and precocial birds. *Physiological Zoology*, 455-473.
- Cuantianquiz, C., & Garcia, C. M. (2016). Pre-and post-experimental manipulation assessments confirm the increase in number of birds due to the addition of nest boxes. *PeerJ*, 4, e1806.
- Cunningham, S. J., Martin, R. O., Hojem, C. L., & Hockey, P. A. (2013). Temperatures in excess of critical thresholds threaten nestling growth and survival in a rapidly-warming arid savanna: a study of common fiscals. *PLoS One*, 8(9), e74613.

- Dawson, R. D., Lawrie, C. C., & O'Brien, E. L. (2005). The importance of microclimate variation in determining size, growth and survival of avian offspring: experimental evidence from a cavity nesting passerine. *Oecologia*, *144*(3), 499-507.
- Deschutter, A., & Leeson, S. (1986). Feather growth and development. *World's Poultry Science Journal*, *42*(3), 259-267.
- Dickinson, J. L., Koenig, W. D., & Pitelka, F. A. (1996). Fitness consequences of helping behavior in the western bluebird. *Behavioral Ecology*, *7*(2), 168-177.
- Dickinson, J. L., & Leonard, M. L. (1996). Mate attendance and copulatory behaviour in western bluebirds: evidence of mate guarding. *Animal Behaviour*, *52*(5), 981-992.
- Drummond, H., & Ancona, S. (2015). Observational field studies reveal wild birds responding to early-life stresses with resilience, plasticity, and intergenerational effects. *The Auk*, *132*(3), 563-576.
- DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., & Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*, *88*(2), 499-509.
- Dunn, E. H. (1975). The timing of endothermy in the development of altricial birds. *The Condor*, *77*(3), 288-293.
- Dunn, E. H. (1976). The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling House Wrens. *The Wilson Bulletin*, *88*(3), 478-482.
- Du Plessis, K. L., Martin, R. O., Hockey, P. A., Cunningham, S. J., & Ridley, A. R. (2012). The costs of keeping cool in a warming world: implications of high temperatures for foraging, thermoregulation and body condition of an arid-zone bird. *Global Change Biology*, *18*(10), 3063-3070.
- Eeva, T., Lehikoinen, E., Rönkä, M., Lummaa, V., & Currie, D. (2002). Different responses to cold weather in two pied flycatcher populations. *Ecography*, *25*(6), 705-713.
- Ebbesson, L. O., Ekström, P., Ebbesson, S. O., Stefansson, S. O., & Holmqvist, B. (2003). Neural circuits and their structural and chemical reorganization in the light-brain-pituitary axis during parr-smolt transformation in salmon. *Aquaculture*, *222*(1), 59-70.
- Etches, R. J., John, T. M., & Gibbins, A. V. (2008). Behavioural, physiological, neuroendocrine

and molecular responses to heat stress. *Poultry production in hot climates*, 31-66.

Fiehler, C. M., Tietje, W. D., & Fields, W. R. (2006). Nesting success of Western Bluebirds (*Sialia mexicana*) using nest boxes in vineyard and oak-savannah habitats of California. *Wilson Journal of Ornithology*, 118(4), 552-557.

Gaona, I. (2014). Historia natural del azulejo (*Sialia mexicana*) en el Parque Nacional La Malinche (PNLM): sistema de apareamiento y crianza. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.

Gilbert, S. F. (2001). Ecological developmental biology: developmental biology meets the real world. *Developmental biology*, 233(1), 1-12.

Gilbert, S. F. (2004). Mechanisms for the environmental regulation of gene expression. *Birth Defects Research Part C: Embryo Today: Reviews*, 72(4), 291-299.

Greño, J. L., Belda, E. J., & Barba, E. (2008). Influence of temperatures during the nestling period on post-fledging survival of great tit *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Journal of Avian Biology*, 39(1), 41-49.

Haftorn, S., & Reinertsen, R. E. (1985). The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit (*Parus caeruleus*). *The Auk*, 470-478.

Herlugson, C. J. (1983). Hover-Foraging by Western Bluebirds. *The Murrelet*, 64(2), 58-60.

Hohtola, E., & Visser, H. (1998). Development of locomotion and endothermy in altricial and precocial birds. *Oxford Ornithology Series*, 8, 157-173.

Humphries, M. M., & Careau, V. (2011). Heat for nothing or activity for free? Evidence and implications of activity-thermoregulatory heat substitution. *Integrative and comparative biology*, 51(3), 419-431.

Jacobs, A. C., Reader, L. L., & Fair, J. M. (2013). What determines the rates of double brooding in the western bluebird?. *The Condor*, 115(2), 386-393.

Kaluthota, C., & Rendall, D. (2017). Nest site selection and breeding biology of house wrens (*Troglodytes aedon parkmanii*) using natural cavities in Western Canada. *Canadian Journal of Zoology*, (ja).

Kraaijeveld, K., & Dickinson, J. L. (2001). Family-based winter territoriality in western

bluebirds, *Sialia mexicana*: the structure and dynamics of winter groups. *Animal Behaviour*, 61(1), 109-117.

Keyser, A. J., Keyser, M. T., & Promislow, D. E. (2004). Life-history variation and demography in western bluebirds (*Sialia mexicana*) in Oregon. *The Auk*, 121(1), 118-133.

Kilner, R. M. (2001). A growth cost of begging in captive canary chicks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(20), 11394-11398.

Krijgsveld, K. L., Visser, G. H., & Daan, S. (2003). Foraging behavior and physiological changes in precocial quail chicks in response to low temperatures. *Physiology & behavior*, 79(2), 311-319.

Lindström, J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(9), 343-348.

Lindström, J., & Kokko, H. (2002). Cohort effects and population dynamics. *Ecology Letters*, 5(3), 338-344.

López-Rull, I., Celis, P., Salaberria, C., Puerta, M., & Gil, D. (2011). Post-fledging recruitment in relation to nestling plasma testosterone and immunocompetence in the spotless starling. *Functional Ecology*, 25(3), 500-508.

McCarty, J. P. (1996). The energetic cost of begging in nestling passerines. *The auk*, 178-188.

Mccarty, J. P., & Winkler, D. W. (1999). Relative importance off environmental variables in determining the growth off nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis*, 141(2), 286-296.

McComb, W. C., & Noble, R. E. (1981). Microclimates of nest boxes and natural cavities in bottomland hardwoods. *The Journal of Wildlife Management*, 45(1), 284-289.

Metcalf, N. B., & Monaghan, P. (2001). Compensation for a bad start: grow now, pay later?. *Trends in ecology & evolution*, 16(5), 254-260.

Mock, P. J., Khubesrian, M., & Larcheveque, D. M. (1991). Energetics of growth and maturation in sympatric passerines that fledge at different ages. *The Auk*, 34-41.

Monaghan, P. (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363(1497), 1635-1645.

- Monaghan, P., Metcalfe, N. B., & Torres, R. (2009). Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology letters*, *12*(1), 75-92.
- Morreale, S. J., Ruiz, G. J., & Standora, E. A. (1982). Temperature-dependent sex determination: current practices threaten conservation of sea turtles. *Science*, *216*(4551), 1245-1247.
- Mozo, J., Emre, Y., Bouillaud, F., Ricquier, D., & Criscuolo, F. (2005). Thermoregulation: what role for UCPs in mammals and birds?. *Bioscience reports*, *25*(3-4), 227-249.
- Mujahid, A. (2010). Acute cold-induced thermogenesis in neonatal chicks (*Gallus gallus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, *156*(1), 34-41.
- Newman, S. A., Mezentseva, N. V., & Badyaev, A. V. (2013). Gene loss, thermogenesis, and the origin of birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1289*(1), 36-47.
- Nilsson, J. F., Stjernman, M., & Nilsson, J. Å. (2008). Experimental reduction of incubation temperature affects both nestling and adult blue tits *Cyanistes caeruleus*. *Journal of Avian Biology*, *39*(5), 553-559.
- Nord, A., & Nilsson, J. Å. (2011). Incubation temperature affects growth and energy metabolism in blue tit nestlings. *The American Naturalist*, *178*(5), 639-651.
- Pap, P. L., Barta, Z., Tökölyi, J., & Vágási, I. C. (2007). Increase of feather quality during moult: a possible implication of feather deformities in the evolution of partial moult in the great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology*, *38*(4), 471-478.
- Pérez, J. H., Ardia, D. R., Chad, E. K., & Clotfelter, E. D. (2008). Experimental heating reveals nest temperature affects nestling condition in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Biology Letters*, *4*(5), 468-471.
- Pörtner, H. O., Bennett, A. F., Bozinovic, F., Clarke, A., Lardies, M. A., Lucassen, M., ... & Stillman, J. H. (2006). Trade-offs in thermal adaptation: the need for a molecular to ecological integration. *Physiological and Biochemical Zoology*, *79*(2), 295-313.
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rauter, C. M., Reyer, H. U., & Bollmann, K. (2002). Selection through predation, snowfall and microclimate on nest-site preferences in the Water Pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis*, *144*(3), 433-

- Ricklefs, R. E., & Hainsworth, F. R. (1968). Temperature regulation in nestling cactus wrens: the development of homeothermy. *The Condor*, 70(2), 121-127.
- Ricklefs, R. E., Starck, J. M., & Konarzewski, M. (1998). Internal constraints on growth in birds. *OXFORD ORNITHOLOGY SERIES*, 8, 266-287.
- Salaberria, C., Celis, P., López-Rull, I., & Gil, D. (2014). Effects of temperature and nest heat exposure on nestling growth, dehydration and survival in a Mediterranean hole-nesting passerine. *Ibis*, 156(2), 265-275.
- Sánchez-Macouzet, O., & Drummond, H. (2011). Sibling bullying during infancy does not make wimpy adults. *Biology letters*, 7(6), 869-871.
- Schönbaum, E., & Lomax, P. (Eds.). (1990). *Thermoregulation: physiology and biochemistry* (Vol. 1). Pergamon.
- Starck, J. M. (1998). *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum* (No. 8). Oxford University Press on Demand.
- Steen, J. B., & Gabrielsen, G. W. (1986). Thermogenesis in newly hatched eider (*Somateria mollissima*) and Long-tailed duck (*Clangula hyemalis*) ducklings and barnacle goose (*Granta leucopsis*) goslings. *Polar Research*, 4(2), 181-186.
- Teather, K. L., & Weatherhead, P. J. (1994). Allometry, adaptation, and the growth and development of sexually dimorphic birds. *Oikos*, 515-525.
- Teulier, L., Rouanet, J. L., Letexier, D., Romestaing, C., Belouze, M., Rey, B., ... & Roussel, D. (2010). Cold-acclimation-induced non-shivering thermogenesis in birds is associated with upregulation of avian UCP but not with innate uncoupling or altered ATP efficiency. *Journal of Experimental Biology*, 213(14), 2476-2482.
- Titulaer, M., Spoelstra, K., Lange, C. Y., & Visser, M. E. (2012). Activity patterns during food provisioning are affected by artificial light in free living great tits (*Parus major*). *PLoS One*, 7(5), e37377.
- Van De Pol, M., Bruinzeel, L. W., Heg, D. I. K., Van Der Jeugd, H. P., & Verhulst, S. (2006). A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of

oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 616-626.

Wells, J. C. (2003). The thrifty phenotype hypothesis: thrifty offspring or thrifty mother?. *Journal of Theoretical Biology*, 221(1), 143-161.

Winkler, D. W., & Walters, J. R. (1983). The determination of clutch size in precocial birds. In *Current ornithology* (pp. 33-68). Springer US.

Yoshimura, T., Yasuo, S., Watanabe, M., Iigo, M., Yamamura, T., Hirunagi, K., & Ebihara, S. (2003). Light-induced hormone conversion of T4 to T3 regulates photoperiodic response of gonads in birds. *Nature*, 426(6963), 178-181.

Anexo 1.

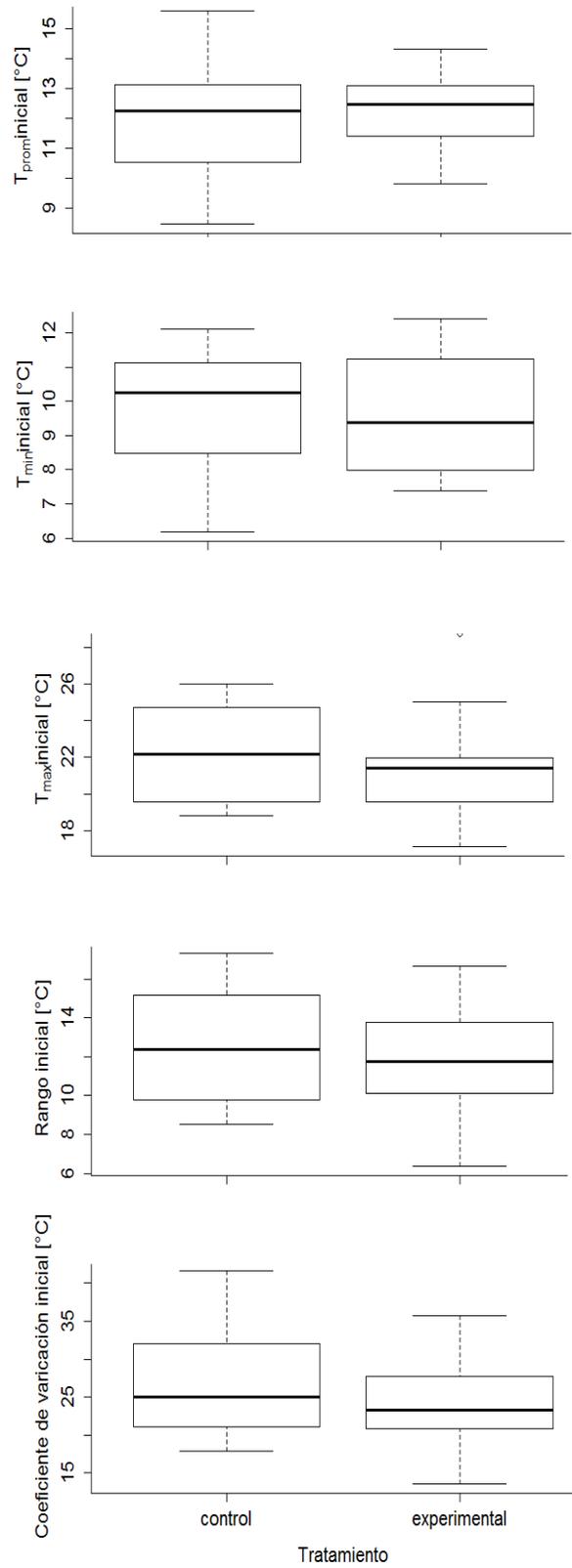


Figura 7. Efecto de la manipulación sobre la $T_{prominicial}$, $T_{minicial}$, $T_{maxicial}$, Rango de temperatura inicial y el coeficiente de variación de la temperatura inicial a los 5 días de edad de los pollos.

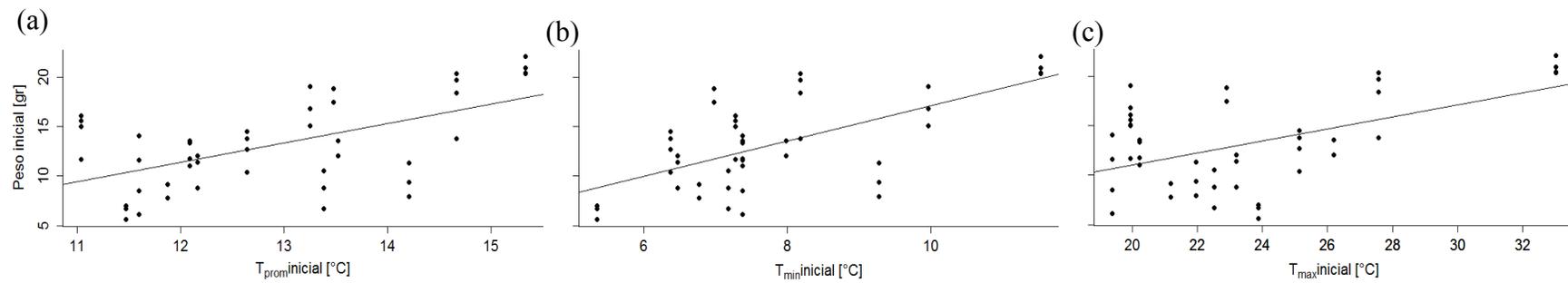


Figura 8. Efecto de la $T_{prominicial}$ (a), $T_{mininicial}$ (b) y la $T_{maxinicial}$ (c) sobre la masa a los 5 días de edad de los pollos del grupo experimental.