

**¿CÓMO AFECTAN LAS CONDICIONES AMBIENTALES LAS PROPIEDADES  
TÉRMICAS DEL SISTEMA HUEVO-NIDO EN AVES?**

JORGE EDUARDO LIZARAZO BORRERO

UNIVERSIDAD ICESI  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
CALI, VALLE DEL CAUCA

2018

**¿CÓMO AFECTAN LAS CONDICIONES AMBIENTALES LAS PROPIEDADES  
TÉRMICAS DEL SISTEMA HUEVO-NIDO EN AVES?**

JORGE LIZARAZO-B.

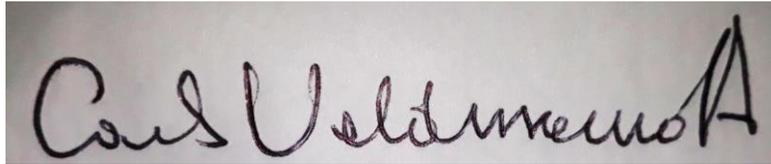
TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO

TUTOR: GUSTAVO A. LONDOÑO, PhD

UNIVERSIDAD ICESI  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
CALI, VALLE DEL CAUCA

2018

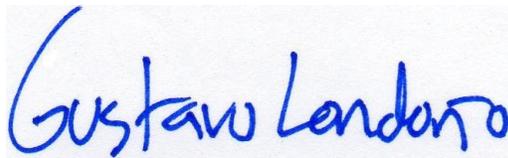
**Aprobado por:**

A rectangular image showing a handwritten signature in black ink on a light-colored background. The signature reads "Carl Urdineno A." in a cursive script.

---

**Nombre correspondiente**

**Evaluador**

A rectangular image showing a handwritten signature in blue ink on a light-colored background. The signature reads "Gustavo Londoño" in a cursive script.

---

**Nombre correspondiente**

**Director del Proyecto**

Santiago de Cali, Junio 22 del 2018.

## TABLA DE CONTENIDO

Agradecimientos .....	6
RESUMEN.....	7
ABSTRACT.....	8
1. INTRODUCCIÓN.....	9
1. Descripción del proyecto.....	11
1.1. Planteamiento de la pregunta o problema de investigación y su justificación en términos de necesidades y pertinencia:.....	11
2.2. Marco teórico y estado del arte: .....	11
2. OBJETIVOS.....	13
2.1. Objetivo general.....	13
Cuantificar experimentalmente la importancia de diferentes variables microclimáticas (temperatura, lluvia y viento) en la pérdida de temperatura de diferentes tipos de nidos de aves .....	13
2.2. Objetivos específicos .....	13
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
4. RESULTADOS .....	20
5. DISCUSIÓN.....	29
6. CONCLUSIÓN.....	32
7. RECOMENDACIONES.....	37
8. REFERENCIAS .....	33
9. ANEXOS.....	38

## Lista de Figuras

- Figura 1.** Esquema de las formas de nido utilizados en los experimentos..... 14
- Figura 2.** Suroccidente colombiano. Color verde área de Parques Nacionales Naturales (1) Tatamá y (2) Farallones. Color rojo punto de ubicación de las

localidades donde fueron colectados los nidos de este estudio. (A) Cerro Montezuma, (B) La Minga Ecolodge, (C) Alto Anchicaya y (D) Estación de campo Zygia.....	15
<b>Figura 3.</b> Esquema simple de Túnel de viento. (1) Extractor de aire marca EMI Ltda. (AMP=0,9; Caudal=0,11) con motor Marathón electric (110V). (2) cámara de filtrado. (3) cámara de prueba. (4) cámara de sedimentación. (5 y 6) panel de acrílico. (7) nido de ave evaluado. (8) soporte de plástico para nido evaluado. (9) hilo de pesca de mantenimiento de nidos en posición.....	16
<b>Figura 4.</b> Esquema simple de cámara de lluvia. (1) Microaspersores plásticos. (2) nido de ave evaluado. (3 y 4) soporte de plástico para nido evaluado. ....	17
<b>Figura 5.</b> Comportamiento térmico de huevos con y sin nido. (A) Tasa de enfriamiento de huevos y (B) tiempo entre 40 y 27°C es el tiempo transcurrido para llegar a la Temperatura Mínima de Desarrollo del Embrión (TMDE, 27°C). Barras representan el error estándar y subrayado cuartiles 1 y 2.....	21
<b>Figura 6.</b> Tasa de enfriamiento (constante de Newton) de nidos bajo condiciones climáticas adversas. (A-D) Nidos de copa, (E-H) domo y (I-L) globulares. Letras que coinciden con las barras indican que no hay diferencias significativas (con post hoc glht en Apéndice 3).....	24
<b>Figura 7.</b> El tiempo transcurrido para llegar a la Temperatura Mínima de Desarrollo del Embrión (TMDE, 27°C) de nidos bajo condiciones climáticas adversas. (A-C) Nidos de copa, (D-F) domo y (G-I) globulares. Se presenta el promedio, barras representan el error estándar. Letras que coinciden con las barras indican que no hay diferencias significativas (con post hoc glht en Apéndice 4).....	26

### Lista de Apéndice

<b>Apéndice 1.</b> Taba de especies evaluadas .....	38
<b>Apéndice 2.</b> Datos de velocidad del viento colectados en un bosque nuboso ubicado entre 1700 a 1900msnm, 3°29'12.8"N 76°10'18.9"W en Arenillo, Pradera, Valle del Cauca.....	40
<b>Apéndice 3.</b> Modificación del paquete “thermPerf” para regresión por medio de la ecuación de enfriamiento de Newton.....	41
<b>Apéndice 4.</b> Pruebas estadísticas para k variable .....	43
<b>Apéndice 5.</b> Pruebas estadísticas para tiempo TMDE variable .....	49

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco especialmente a dos personas con las cuales esto no hubiera sido posible: primero, mi tutor Gustavo A. Londoño por todo el acompañamiento, paciencia y enseñanzas durante este proceso; segundo, a Justin Baldwin por ayudarme en el planteamiento del análisis estadístico además de enseñarme el manejo del programa R-studio. También, a muchos de mis compañeros del semillero de eco-fisiología animal y vertebrados de la universidad Icesi, destacándose a Manuel Sanchez y Jhan Carlos Salazar, los cuales con su sugerencias y discusiones pude organizar mejor mis datos y elaborar graficas con una mejor calidad.

Agradezco a mis abuelos maternos por el apoyo incondicional que ofrecieron durante este proceso y sus inconvenientes. De la misma forma agradezco a la Universidad Icesi y muchas de las maravillosas personas que trabajan en ella por facilitarme el uso de algunos implementos y la disponibilidad del espacio para elaborar el ensayo y la escritura de este trabajo.

Finalmente y no menos importante, agradezco a todos los voluntarios y trabajadores que participaron en el proyecto “Avian Nesting Ecology along an elevation gradient”. Dado que todos los nidos obtenidos para este estudio, fueron posibles gracias a toda su ardua labor y sacrificio.

## RESUMEN

Los nidos en aves pueden jugar un papel importante en la regulación térmica durante los periodos de ausencia de los parentales. Realizamos experimentos de pérdida de temperatura de huevos de plástico en tres tipos diferentes de nidos de aves colombianas, exponiéndolos a condiciones de viento, temperatura ambiental y lluvia para identificar cuáles de estos factores son más importantes en la regulación térmica de huevos de aves. En nuestro estudio evidenciamos que el nido modifica la pérdida de temperatura del huevo aviar durante la salida de los parentales del nido, no solo desacelerando la tasa de pérdida de temperatura y el tiempo entre las temperaturas de crecimiento del embrión, si no también, reteniendo la temperatura durante más tiempo bajo condiciones climáticas adversas (temperaturas ambientales bajas, velocidades de viento y lluvia directa). Encontramos que nidos de domo presentan condiciones térmicas más favorables para huevos de ave, en especial bajo condiciones climáticas adversas. Proponemos considerar a Huevo y nido como un mismo sistema térmico.

**Palabras clave:** Temperaturas críticas, pérdida de temperatura, Huevo-nido, factores ambientales.

## **ABSTRACT**

The nests in birds can play an important role in the thermal regulation during the periods of absence of the parents. We performed temperature loss experiments of plastic eggs in three different types of nests of Colombian birds, exposing them to wind conditions, environmental temperature and rainfall to identify which of these factors are more important in the thermal regulation of bird eggs. We showed that the nest modifies the loss of temperature of the avian egg during the departure of the parent from the nest, not only slowing the rate of temperature loss and the time between the temperatures of growth of the embryo, but also, retaining the temperature for longer under adverse weather conditions (low ambient temperatures, wind speeds and direct rainfall). We find that dome nests have more favorable thermal conditions for bird eggs, especially under adverse weather conditions. We propose to consider Egg and nest as the same thermal system.

**Key words:** Critical temperatures, temperature loss, egg-nest, environmental factors.

## 1. INTRODUCCIÓN

El desarrollo embrionario aviar depende de la temperatura transferida por los parentales a través del parche de incubación; estas temperaturas tienen que mantenerse dentro de un rango estrecho (entre 26,0°C a 40,5°C) para un crecimiento óptimo embrionario (Deeming y Ferguson, 1991; Conway y Martin, 2000). Sin embargo, la mayoría de las aves no pueden mantener la temperatura óptima del huevo de manera continua durante más de una hora en el día (Poussart et al., 2000; Deeming, 2002). Además, especies de tamaño corporal pequeño tienen menor capacidad de almacenamiento de energía durante la temporada de cría, y por lo tanto no pueden sostener largas sesiones de incubación (Deeming, 2002). Entonces existe una interacción entre las temperaturas óptimas en los huevos de ave, el buen desarrollo del embrión y la necesidad de que los parentales salgan del nido durante la incubación para alimentarse (Ar y Sidis, 2002; Turner, 2002;). Por esta razón, la selección natural debería favorecer a las aves pequeñas con características que prolongan la temperatura de los huevos en el nido durante la ausencia de aves (Hansell, 2002). Por ejemplo, una especie, como el *Hemignathus virens*, que son pequeños pinzones en las islas hawaianas, varía el diseño y la estructura de sus nidos en relación con la disminución de la temperatura ambiente a medida que aumenta la altitud. En altitudes más altas esta especie construye nidos con paredes más densas, aumentando el aislamiento estructural en comparación con bajas altitudes (Kern y Van Riper, 1984). En la tundra ártica de Barrow (Alaska), las aves de *Calidris melanotos* demostraron que los adultos que excavaban agujeros más profundos y utilizaban material de revestimiento reducían la tasa de calor perdido entre 9% y 25% (Reid et al., 2002). Otro ejemplo son los nidos de cavidad en *Tachycineta bicolor* con más aislamiento de plumas, y nidos más pesados, que mantienen la temperatura del huevo más tiempo, lo que podría afectar los costos de incubación y el rendimiento reproductivo (Windsor et al., 2013). La mayoría de estos rasgos son evolutivamente lábiles, por lo tanto, pueden variar entre poblaciones, lo que dificulta la evaluación de su importancia relativa. Lo contrario ocurre con la forma del nido que es un rasgo fijo dentro de las especies, además de ser comúnmente similares dentro de un mismo género (Collias y Collias, 1984, Hansell, 2002). En este estudio, evaluamos la importancia de la forma del nido en la regulación de la temperatura del huevo bajo diferentes condiciones climáticas (temperatura, lluvia y viento).

Se ha sugerido que la función principal de los nidos está en una estructura con función de receptáculo o el soporte para adultos y huevos (Collias y Collias, 1984), cosa que ha persistido durante varios años y ha sido reanudada recientemente por Heenan y Seymour (2011). No obstante para algunos autores esta teoría es simplista (Mainwaring et al., 2014). Por lo tanto, algunos estudios han examinado si la forma y ubicación del nido influyen en la pérdida de calor del huevo y el

microclima del nido. En un estudio con pájaros cantores europeos (Paseriformes), Lamprecht y Schmolz (2004) observaron las diferencias en el enfriamiento del huevo en nidos abiertos y cerrados, determinando que el nido cerrado tuvo períodos de enfriamiento más largos. Además, nidos elevados de *Zonotrichia leucophrys* estaban más aislados térmicamente que nidos en el suelo, compensando el aumento del enfriamiento convectivo al que están expuestos en el suelo. Finalmente, el estudio de los nidos *Calidris melanotos* (Reid et al., 2002) y Kern y Van Riper (1984), antes mencionados, son ejemplos de cómo forma y ubicación del nido varían según la respuesta de múltiples variables climáticas y sus efectos sobre la pérdida de calor del huevo.

para diferentes especies los desafíos climáticos y ambientales pueden afectar el desarrollo embrionario, y son los cambios de posición espacial del nido y su estructura los que se ven más favorecidos para evitar una pérdida de temperatura rápida (Grant, 1982; Kern, 1984; Long, et al., 2009). Experimentalmente, algunos autores han contribuido a comprender y construir esta idea, evaluando la temperatura o pérdida de calor con respecto a: la masa del nido (White et al., 1975), el número de huevos puestos en nidos abiertos y cerrados (Lamprecht y Schmolz, 2004), diferentes materiales secos y húmedos (Hilton et al., 2004), espacios de aire (gaps) en las paredes del nido (Deeming y Biddle, 2015) y varias condiciones de viento (Heenan 2012, 2013; Gray y Deeming 2017).

En este estudio, evaluamos el tipo nido, como estrategia estructural, durante los desafíos climáticos, para mantener la temperatura del huevo mucho más tiempo del esperado para un huevo sin ningún tipo de nido. Consideramos el huevo y el nido, como un único sistema termodinámico. Por lo tanto, nuestro objetivo principal fue evaluar experimentalmente el sistema Huevo-Nido y su importancia relativa en el mantenimiento de la temperatura del huevo. Hicimos tres predicciones para probar los tipos de nidos colombianos. Esperamos entonces (1) Pérdida de temperatura modificada por el tamaño del huevo, debido a la relación superficie-volumen y su importancia en la pérdida de temperatura de los cuerpos (2) una relación entre la forma del nido y tamaño del huevo con respecto a la pérdida de temperatura, y finalmente (3) nidos cerrados sean favorecidos ante condiciones climáticas de viento y lluvia, dado que en general estructuras cerradas proveerán un microclima del nido más controlado, como lo demuestran Lamprecht y Schmolz (2004), pero además se esperaba que estos reduzcan la convección por parte del aire y el agua. También cuando evaluamos estos tres factores climáticos, planteamos que la condición de lluvia aumentará la pérdida de temperatura del sistema Huevo-Nido en mayor proporción que viento y la temperatura ambiente.

## **1. Descripción del proyecto**

### **1.1. Planteamiento de la pregunta o problema de investigación y su justificación en términos de necesidades y pertinencia:**

Las condiciones ambientales y el diseño de nidos pueden afectar el microclima en el interior de estos (Webb, 1987, Ar y Sidis, 2002, Dawson et al., 2011, Lambrechts, et al., 2012, Ardia, 2013). Experimentos como el de Lombardo y colaboradores (1995), muestran que pequeños cambios en la cantidad de plumas en el interior del nido, modifican el microclima interno del nido, disminuyendo un 6,14 % el tiempo de desarrollo de huevos y en un 7% el de polluelos. Lo cual sugiere ecológicamente que el nido es algo más que una estructura de soporte para huevos y polluelos, dado que en su construcción radica el éxito reproductivo de muchas aves. Se conoce que la pérdida de temperatura y de calor es uno de los factores que modifican notablemente el desarrollo embrionario, en especial el mantenimiento de intervalos óptimos de temperaturas para el correcto desarrollo embrionario (Conway y Martin, 2000, Olson et al., 2006).

Adicionalmente la construcción de nidos (White et al., 1975, Bartolomé et al., 1976, Lamprecht y Schmolz, 2004) y la forma de estos (Lamprecht y Schmolz, 2004) modifican notablemente la pérdida de temperatura de los huevos, y por ende se ha propuesto que estas estructuras se originaron como una estrategia evolutiva para regular la temperatura de los huevos y polluelos (Hansell, 2002). El efecto termorregulador de nidos no ha sido evaluado para muchas especies del neotrópico, y menos en forma experimental. Tiempo de pérdida de temperatura entre los límites superior e inferior de desarrollo embriológico tampoco ha sido evaluado bajo diferentes tipos de nido.

### **2.2. Marco teórico y estado del arte:**

Debido a que los huevos de las aves producen poco o ningún calor durante su desarrollo embrionario, aproximadamente el 10% del total requerido (Romijn y Lokhorst, 1960, Olson et al., 2006) es necesaria una contribución sustancial de adultos para una óptima formación de embriones por medio de una transferencia de calor corporal hacia el huevo (Turner, 2002).

Los padres aviares deben mantener los huevos dentro de las temperaturas óptimas, logrando un buen desarrollo embrionario entre 37-38 ° C (Drent 1975). Los rangos de temperatura por encima de 40 ° C, son letales para el embrión (Romijn y Lokhorst 1960), estas temperaturas se llaman temperaturas límite superior (Fig. 1). Por el contrario, las temperaturas inferiores a 27 ° C detienen el

desarrollo del embrión, a estas se les llama "temperatura fisiológica cero" (Romijn y Lokhorst, 1960, Olson et al., 2006).

Se ha sugerido que la función principal de los nidos es la de un receptáculo o soporte para adultos y huevos (Collias y Collias, 1984). Sin embargo, aunque esta idea ha persistido durante varios años y se ha reanudado recientemente en Heenan y Seymour (2011). Debido al estrecho rango de temperaturas óptimas de los huevos en las aves, el buen desarrollo del embrión y la necesidad de que los padres de aves viajen al sitio durante la incubación para alimentarlos (Londoño, Levey y Robinson, 2008), es necesario para las aves una serie de estrategias para el desarrollo adecuado de huevos (Hansell, 2002). Entre estas estrategias, se destaca la elaboración de nidos que pueden ayudar a regular la temperatura del huevo durante las ausencias de los padres en el proceso de incubación (Hansell, 2002). En los últimos 15 años se han discutido las funciones de los nidos de las aves, entre las que se encuentran: camuflaje de huevos y adultos que incuban (Kreisinger y Albrecht, 2008, Lima, 2009), atracción sexual (Schaedelin y Taborsky, 2009), y mantenimiento de la temperatura del huevo (White et al., 1975; Bartolomé et al., 1976; Lamprecht y Schmolz, 2004).

Las funciones de las diferentes formas de los nidos en el mantenimiento del desarrollo del embrión son escasas, en relación con otras características de la reproducción aviar, como la cópula, el comportamiento reproductivo, la alimentación y la cría de polluelos, entre otros (Lessells, 1991, Hansell, 2005, Mainwaring et al., 2014). Muchos autores coinciden en que los nidos juegan un papel importante en la dinámica térmica de los huevos (White et al., 1975; Bartolomé et al., 1976, Lamprecht y Schmolz, 2004; Deeming y Mainwaring, 2015). Por lo tanto, se esperaría una relación entre el huevo y la forma del nido, en términos de pérdida de temperatura. Este trabajo tuvo en cuenta tres tamaños diferentes de huevo y su relación térmica con el tipo de nido, algo que hasta ahora no se ha llevado en combinación. Heenan y Seymour (2013) proponen que las características que más afectan los factores térmicos dentro del nido son la estructura del nido (material y tamaño) y la interacción de la estructura y las condiciones climáticas.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo general**

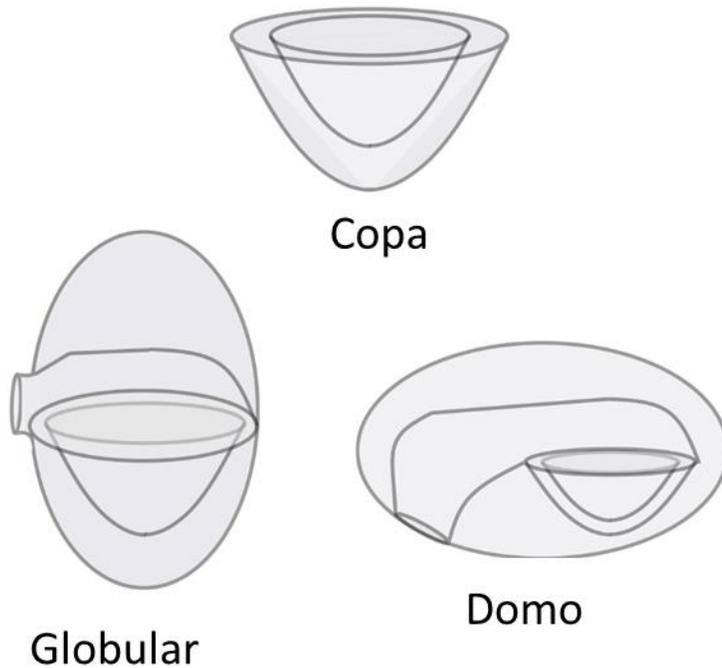
Cuantificar experimentalmente la importancia de diferentes variables microclimáticas (temperatura, lluvia y viento) en la pérdida de temperatura de diferentes tipos de nidos de aves

### **2.2. Objetivos específicos**

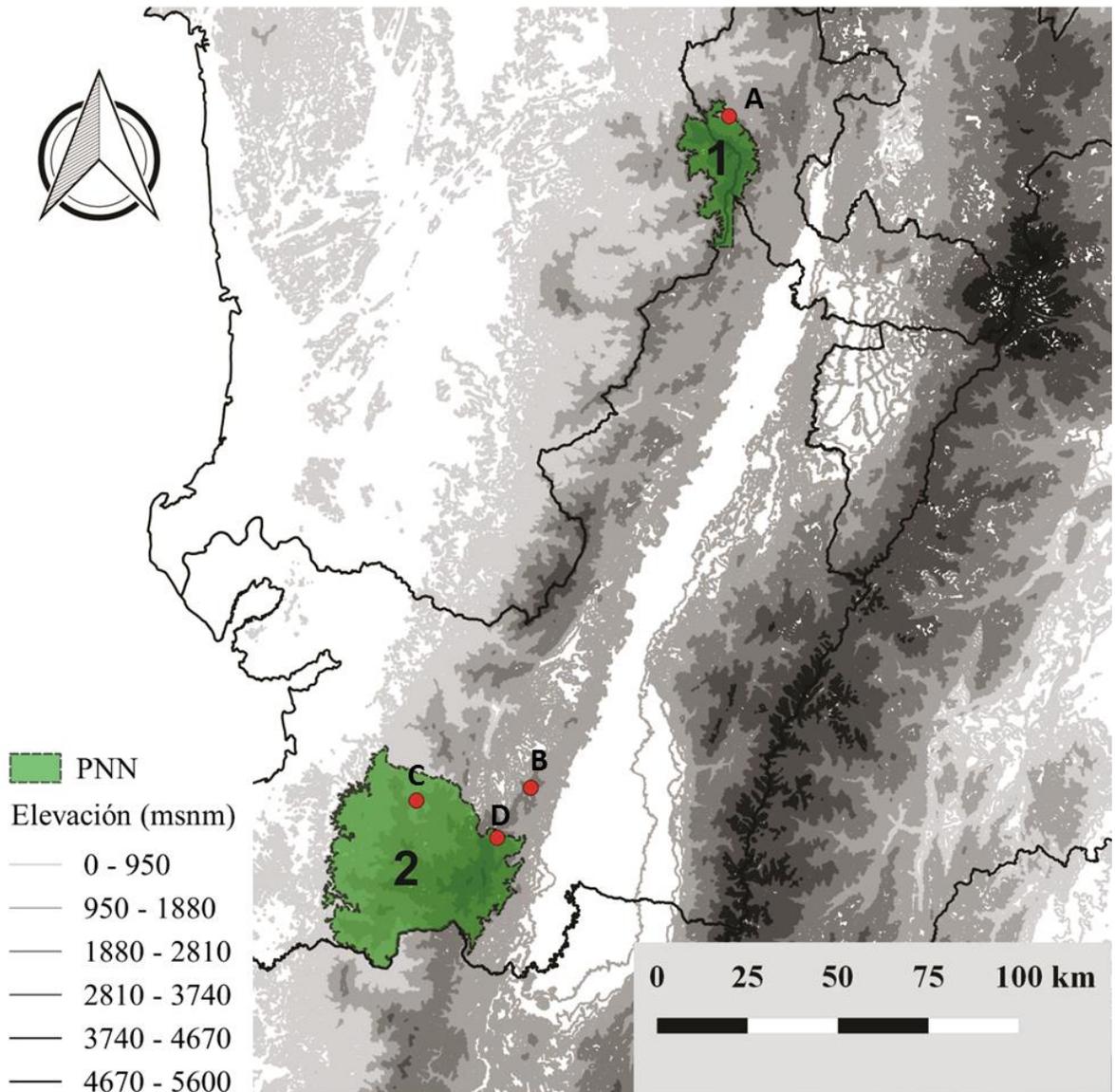
- Comparar los cambios de pérdida térmica del huevo de ave en varios tipos de nidos.
- Estimar la importancia entre las variables climáticas sobre la pérdida de calor del huevo y el nido del ave.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

Para nuestro experimento, utilizamos nidos en forma de copa, domo y globular (fig. 1) recolectados durante un estudio de campo realizado por G.A. Londoño. Realizamos 283 experimentos en 67 nidos, correspondientes a 67 especies de aves (Apéndice 2). Se recolectaron en cuatro sitios colombianos: (1) Alto Anchicaya (300 a 1200msnm, 3°26'27.12"N, 76°40'0.13"W), con bosque húmedo tropical y temperaturas anuales de entre 25-42°C (2) Cerro Montezuma en PNN Tatamá (1200 a 2600msnm, 05°13'59.5"N, 76°05'25.7"W) que presenta bosque pre montano y bosque de niebla con temperaturas anuales de entre 19-27°C, (3) Estación de campo Zygia (2300 a 2800msnm, 3°24'41.656"N, 76°39'5.364"W), con bosque alto andino y temperaturas anuales de entre 5-25°C y (4) La Minga Ecolodge (2080 a 2200msnm, 03°33'54.2"N, 76°35'00.0"W), un bosque de niebla con temperaturas anuales de entre 12-18°C (Fig. 2). Usamos Nidos que se encontraban en buenas condiciones, y con ausencia de ramas que cruzan la apertura del nido (entrada), usándose tres tipos de nidos: copa, globular y domo.



**Figura 1.** Esquema de las formas de nido utilizados en los experimentos



**Figura 2.** Suroccidente colombiano. Color verde área de Parques Nacionales Naturales (1) Tatamá y (2) Farallones. Color rojo punto de ubicación de las localidades donde fueron colectados los nidos de este estudio. (A) Cerro Montezuma, (B) La Minga Ecolodge, (C) Alto Anchicaya y (D) Estación de campo Zygia.

### 3.1. Diseño experimental

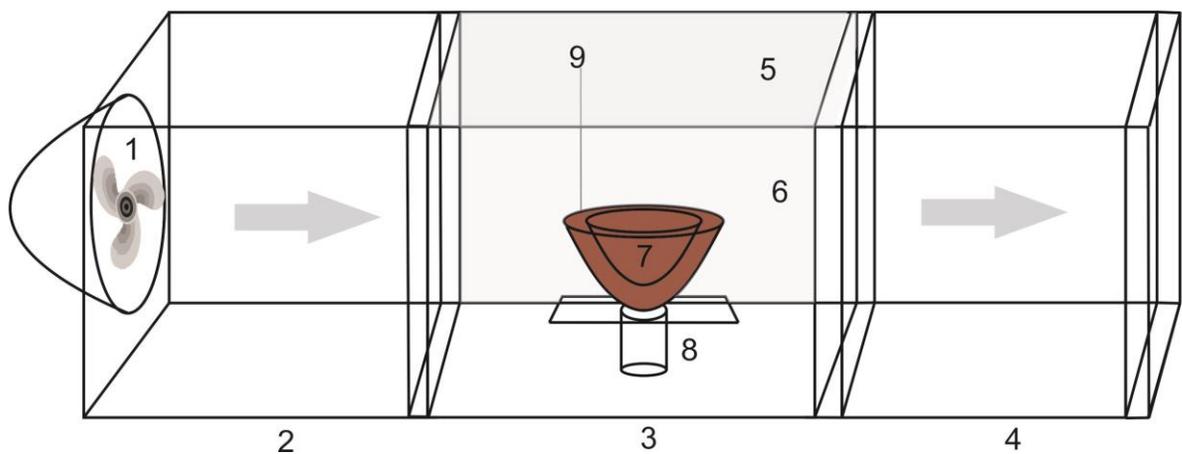
Utilizamos tres tamaños diferentes de huevos de plástico (Berenice's Crafts, [www.berenicecrafts.com](http://www.berenicecrafts.com)), pequeños (18.1x11.9 mm; 2ml), medianos (22x16.8 mm; 4.6ml) y grandes (33.4x23.2 mm; 10ml). En cada nido, seleccionamos el tamaño del huevo que mejor se ajustaba a las dimensiones del huevo de cada

especie de ave. No se encontraron nidos de domo o globulares con huevos del tamaño necesario para nuestro tratamiento de mayor tamaño de huevo.

Siguiendo a Ardia et al. (2011), colocamos un termopar (2x1 mm) en el centro del huevo de plástico, luego se llenaron con lubricante de fricción para cables (ClearGlide, Ideal Industries, Sicomoro, IL) que tienen propiedades térmicas similares a las del huevo real (Ardia et al., 2011), el agujero se selló con pegamento Super Glue. Cada huevo se calentó en un baño de agua con una placa calefactora, luego se retiró el huevo para colocarlo dentro del nido cuando alcanza  $\sim 60^{\circ}\text{C}$ . Pero el experimento solo comenzó cuando la temperatura del huevo alcanza los  $40^{\circ}\text{C}$ . Cada termopar se conectó a un sistema U12 Hobo Data Loggers (Onset Computer Corporation, MA, EE. UU.), que se programó para almacenar la temperatura cada segundo.

*Temperatura ambiente.*- El nido con el huevo calentado se colocó dentro de un refrigerador, sobre una superficie de plástico, hasta que estos llegaron a la temperatura presente en el interior de la nevera. Utilizamos dos temperaturas ambientales, una baja y otra alta ( $5^{\circ}\text{C}$  y  $25^{\circ}\text{C}$ , respectivamente), pertenecientes a los intervalos de temperatura anuales de la Estación de campo Zygia, antes mencionada.

*Simulación de viento.*- Construimos un túnel de viento (fig. 3) para controlar la velocidad del viento (Heenan y Seymour, 2012; Gray y Deeming, 2017). Los diferentes nidos estaban ubicados en el centro del túnel sobre una base de plástico y se exponían a tres velocidades de viento que correspondían a diferentes áreas de anidación en la naturaleza (campo abierto, borde del bosque e interior del bosque). Los datos de la velocidad del viento fueron recolectados en un bosque nuboso ubicado en 1700 a 1900msnm,  $3^{\circ}29'12.8''\text{N}$   $76^{\circ}10'18.9''\text{W}$ ) en Pradera, Valle del Cauca (Material complementario 1).

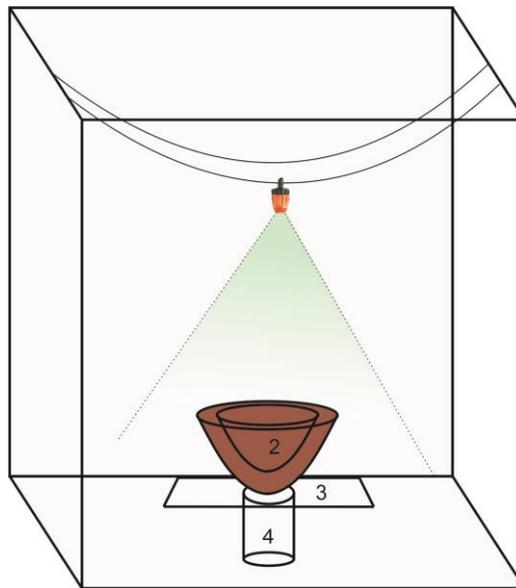


**Figura 3.** Esquema simple de Túnel de viento. (1) Extractor de aire marca EMI Ltda. (AMP=0,9; Caudal=0,11) con motor Marathon electric (110V). (2) cámara de filtrado. (3) cámara de prueba. (4)

cámara de sedimentación. (5 y 6) panel de acrílico. (7) nido de ave evaluado. (8) soporte de plástico para nido evaluado. (9) hilo de pesca de mantenimiento de nidos en posición.

Utilizamos un extractor de aire marca *EMI Ltda.* (AMP=0,9; Caudal=0,11) con motor *Marathon electric* (110V). La velocidad del extractor de aire fue controlado por medio de un *Dimmer Rotativo* (13018-S Boreale Blanco), el cual regula la cantidad de energía ofrecida al extractor de aire. En cada prueba medimos la velocidad del viento por medio de un detector de aire (precisión entre  $\leq 20\text{m/s}$ :  $\pm 3\%FS$  y  $> 20\text{m/s}$ :  $\pm 4\%FS$ ; *Sper Scientific™-Mini Environmental Quality Meters*), en la mitad de la cámara de prueba hasta llegar a la velocidad deseada. Para el tratamiento del interior del bosque, nuestro túnel de viento no pudo reproducir esta baja velocidad (0,5km/h), por lo tanto, este tratamiento consistió en colocar el nido dentro del túnel sin viento.

*Simulación de lluvia.-* Para replicar experimentalmente la caída de lluvia en el campo, ubicamos el nido dentro de una caja icopor y localizamos un microaspersores plásticos en la parte superior de cada nido (fig. 4). El rociador se controló con un sistema *Cepex (CTD075-operated irrigation controller)*, que se programó para activar el flujo de agua en diferentes intervalos de tiempo de acuerdo con la frecuencia de lluvia requerida. Los nidos estaban dispuestos de manera similar al artículo anterior. Usando una frecuencia de lluvia de 30 mm/hora, se evaluó los nidos en el interior de estas cajas sin lluvia y con lluvia.



**Figura 4.** Esquema simple de cámara de lluvia. (1) Microaspersores plásticos. (2) nido de ave evaluado. (3 y 4) soporte de plástico para nido evaluado.

### 3.2. Datos de temperatura

Los datos obtenidos en las diferentes pruebas fueron luego procesados con el fin de conocer la pérdida de temperatura del sistema Huevo-Nido, obteniendo la constante de Newton de pérdida de temperatura (k) y el tiempo transcurrido desde 40°C hasta la temperatura fisiológica mínima ( $\approx 27^\circ\text{C}$ ), que de ahora en adelante lo el tiempo transcurrido para llegar a la Temperatura Mínima de Desarrollo del Embrión (TMDE,  $27^\circ\text{C}$ ). K valor por definición son valores negativos para el enfriamiento de un cuerpo y muestra su naturaleza de pérdida de temperatura, dando como resultado tasas más rápidas de pérdida para valores pequeños o más negativo.

Para esto, modificamos el paquete *R github thermPerf* (Bruneaux, 2018), eliminando los modelos generales y agregando un modelo de regresión, no lineal, con la ecuación de enfriamiento de Newton (ecuación 1).

$$y \sim \text{amb.temp} - (\text{amb.temp} - \text{max}(y)) * \exp(k * x) \quad (1)$$

Dónde:

y = temperatura en el interior del huevo de plástico.

amb.temp = temperatura ambiental.

max(y) = temperatura máxima del interior del huevo.

x= tiempo

k = constante de enfriamiento de Newton o constante de proporcionalidad

### 3.3. Análisis estadístico

En este estudio, evaluamos primero la importancia del tamaño del huevo en cuanto a la pérdida de temperatura (k y TMDE), y segundo, como las diferentes variables climáticas afectan la pérdida de temperatura de huevos y el microclima en el nido. Se encontraron los modelos más certeros, e identificaron las interacciones involucradas en los resultados obtenidos. Finalmente, basados en los modelos y los datos obtenidos, desarrollamos una evaluación con datos predictivos. Todos los análisis se llevaron a cabo dentro de R Versión 3.4.3.

*Selección del modelo.*- Para investigar los efectos del nido y condiciones climáticas sobre la pérdida de temperatura del huevo, dividimos nuestro análisis como variables de respuesta teníamos (k y TMDE). La selección del mejor modelo para ambas variables de respuesta fue por medio del criterio de información de Akaike (Burnham y Anderson, 2002; p.70) y el delta (diferencias AIC), con un criterio de 0-2.

Ajustamos un modelo lineal para k respuesta, siendo nuestro modelo global el siguiente:  $k \sim \text{temperatura} + \text{viento} + \text{lluvia} + \text{nido} + \text{huevo} + \text{temperatura:nido} + \text{viento:nido} + \text{lluvia:nido} + \text{huevo:nido}$ . Determinamos que había interacciones entre el nido y las variables climáticas y las formas del huevo. Finalmente se

evaluó un modelo con interacciones del huevo y las condiciones climáticas para cada nido, dando como resultado que el mejor modelo para k respuesta fue la evaluación de cada tipo de nido en las variables climáticas y el huevo en forma aditiva.  $y \sim \text{temperatura} + \text{viento} + \text{lluvia} + \text{huevo}$ .

En cuanto al tiempo de TMDE respuesta, utilizamos un modelo Lineal Global General Binomial Negativo (Crawley, 2007). Partimos del mismo modelo anterior y se encontraron interacciones con el nido, luego evaluamos para cada tipo de nido las interacciones del huevo y condiciones climáticas, encontrando que debíamos tener en cuenta cada tipo de huevo dentro de las tres formas de nido. El mejor modelo para cada tipo de nido y huevo era el siguiente:  $y \sim \text{temperatura} + \text{viento} + \text{lluvia}$ .

Evaluamos los mejores modelos resultantes por medio de un *Post-Hoc* Wald-Z tests, utilizando el paquete (Bretz, Hothorn y Westfall, 2010; CRC Press) encontrando las diferencias entre los diferentes tratamientos por factor del modelo. Todos los resultados de estas pruebas se encuentran en material complementario

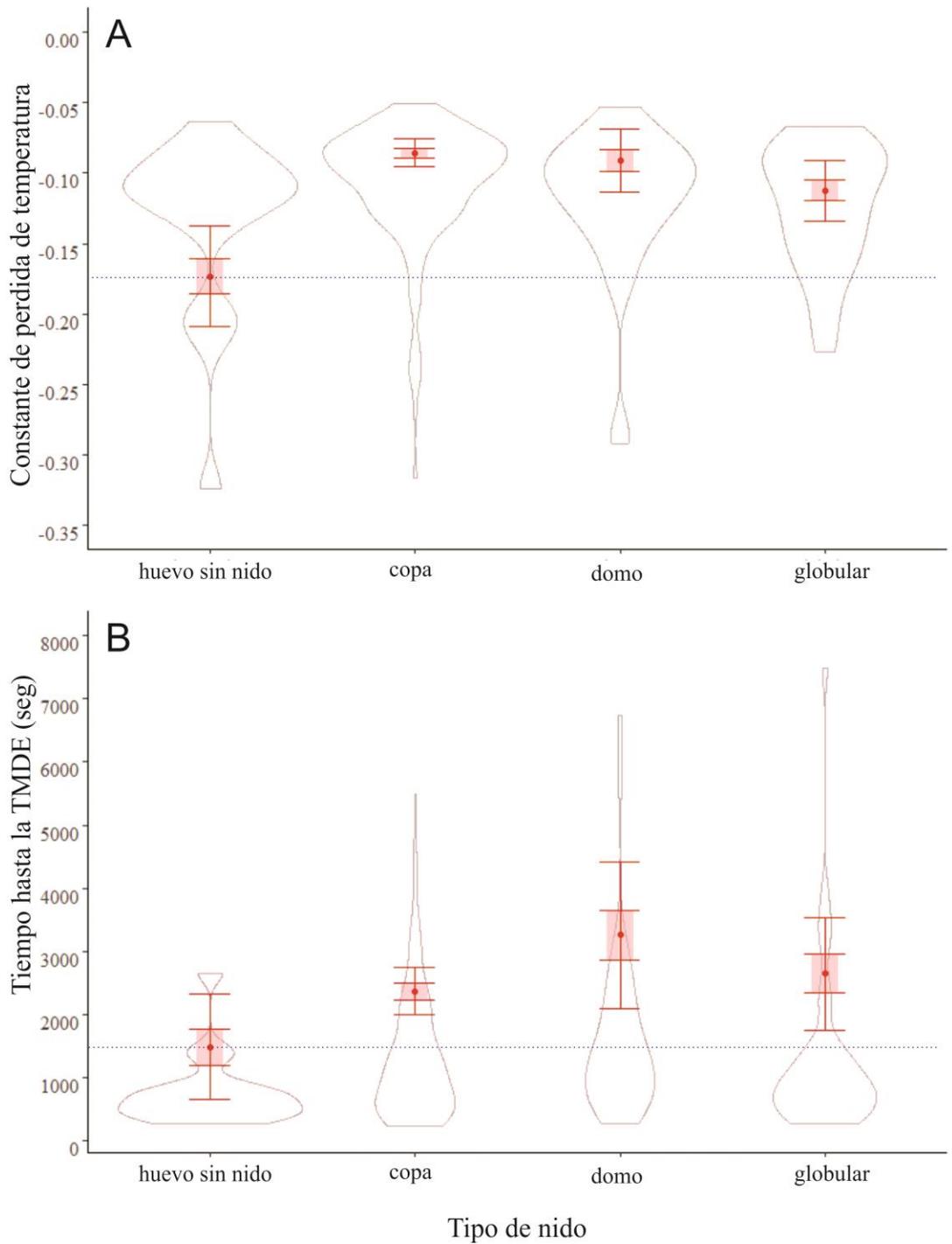
*Comparación predictiva.*- Utilizamos valores pronosticados del valor medio, cuartiles 1-2 y el error estándar, mediante la evaluación de la función de regresión, utilizando la función "predict". Graficamos estos valores predictivos para los k valores entre los diferentes tipos de nidos bajo las condiciones climáticas evaluadas, y para los TIF valores se muestran los tipos de nidos y tamaños de huevo entre las condiciones climáticas evaluadas, con el fin de identificar visualmente las interacciones.

## 4. RESULTADOS

Encontramos que los huevos grandes, medianos y pequeños tienen tasa de pérdida de calor iguales (grandes vs medianos:  $T=-0.908$ ,  $P=0.649$ ; grandes vs pequeños:  $T=2.036$ ,  $P=0.159$ ; medianos vs pequeños:  $T=1.150$ ,  $P=0.509$ ). El tiempo transcurrido para llegar a la Temperatura Mínima de Desarrollo del Embrión (TMDE, 27°C) entre huevos medianos y grandes no varió ( $Z=-0.463$ ,  $\text{Pr}( > |z| )=0.886$ ), pero los huevos pequeños se demoraron 54.4% menos del tiempo en llegar a esta temperatura, comparado con los huevos medianos ( $Z=-24.929$ ,  $\text{Pr}( > |z| )=0.001$ ) y 54.3% comparado a los huevos grandes ( $Z=-23.943$ ,  $\text{Pr}( > |z| )=0.001$ ).

### 4.1. Forma del nido

Estas diferencias térmicas de los huevos cambiaron cuando se colocaron dentro de un nido (Fig. 5), como el aumento en la tasa de pérdida de temperatura (huevo solo:  $-0.173 \pm 0.018$ , huevo en copa:  $-0.085 \pm 0.005$ , huevo en domo:  $-0.091 \pm 0.011$ , huevo en globular:  $-0.1124 \pm 0.011$  ( $\pm$  error estándar); Fig. 5:A) y el tiempo de enfriamiento hasta la temperatura mínima de desarrollo (huevo solo:  $1487.000 \pm 425.61s$ , huevo en copa:  $2369.294 \pm 189.85s$ , huevo en domo:  $3259.800 \pm 589.77s$ , huevo en globular:  $2647.818 \pm 456.81s$  ( $\pm$  error estándar); Fig. 5:B).



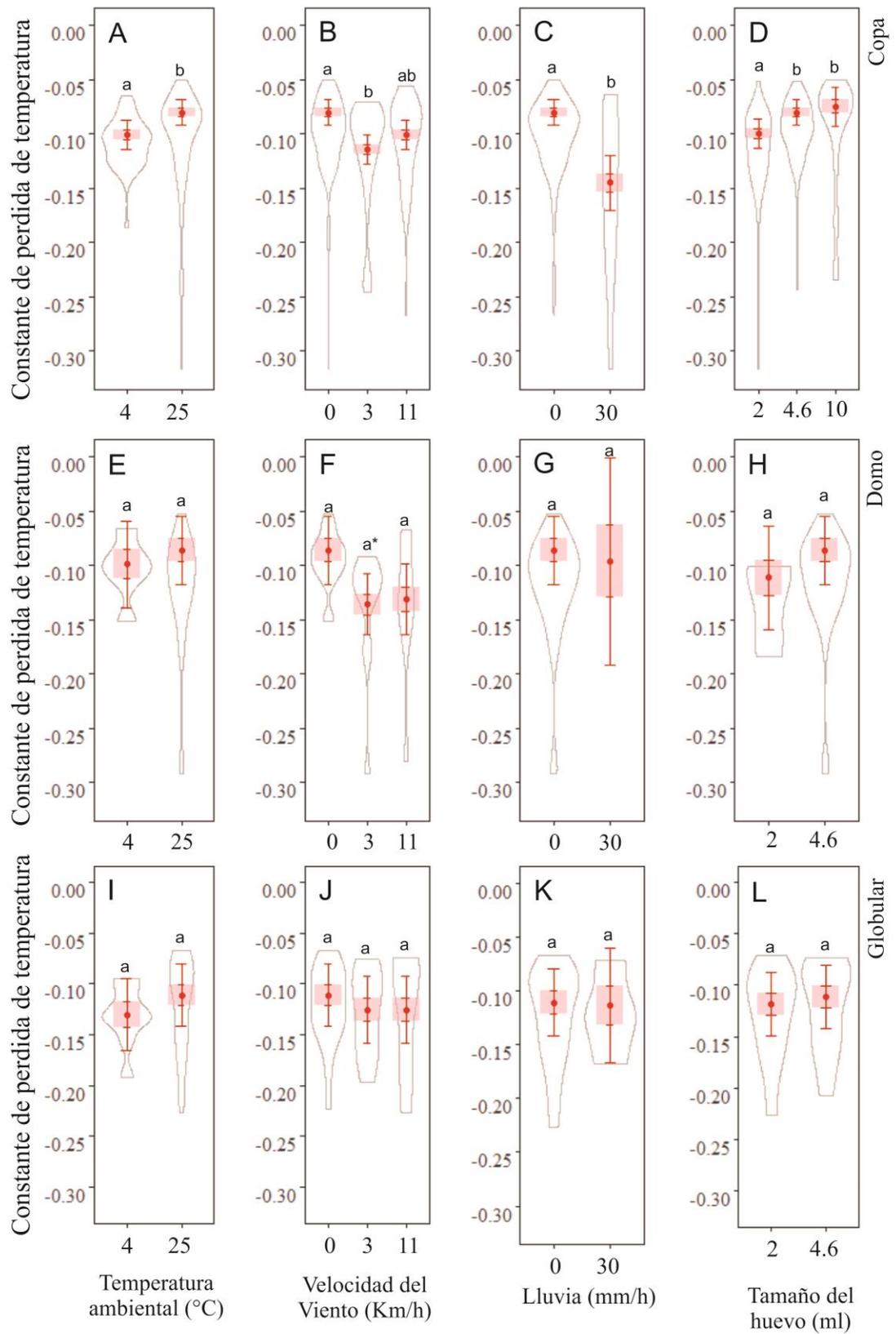
**Figura 5.** Comportamiento térmico de huevos con y sin nido. (A) Tasa de enfriamiento de huevos y (B) tiempo entre 40 y 27°C es el tiempo transcurrido para llegar a la Temperatura Mínima de Desarrollo del Embrión (TMDE, 27°C). Barras representan el error estándar y subrayado cuartiles 1 y 2.

Además, observamos que en nidos de copa la tasa de pérdida de temperatura varía entre los tamaño de huevo (AIC=-643.4, dAIC=0.0), mientras que en nidos de domo (AIC=-118.8, dAIC=0.0) y globular (AIC=-148.2, dAIC=0.0) no hubo diferencias entre los tamaños de huevo (fig. 5:H y L). Dentro de los nidos de copas los huevos grandes pierden temperatura más lento que huevos medianos (T=5.940, P<0.001) y pequeños (T=4.805, P<0.001). Y los huevos medianos tienen tasas más lentas que huevos pequeños (T=-2.989, P=0.0199) (figs. 6:D).

En cuanto al tiempo para llegar a la temperatura mínima de desarrollo del embrión, los huevos en nidos de copa se demoraron en promedio 28% menos tiempo en llegar a la TMDE en comparación con nidos de domo, y un 11% menos de tiempo que globulares. También encontramos una fuerte interacción entre el tamaño del huevo y la forma del nido (AIC=0.9 dAIC=19). Los huevos pequeños en los nidos de copa fueron los más rápidos en llegar a una temperatura de 27°C (1089.313±124.6014s (±SD), seguido por los medianos (1698.333±129.4078s) y los más lentos fueron los grandes (2781.250±366.8596s). Este mismo patrón también se observó en nidos de globulares, donde huevos pequeños (743.1111±113.2682 s) se enfrían en un tiempo menor que huevos medianos (1775.0000 ±286.4276s). Por el contrario, nidos de domo tuvieron una alta variabilidad en huevos pequeños (2680.00±1033.9617s), y como resultado estos huevos tuvieron tiempos TMDE similares a huevos medianos (1788.75±298.8893s); Para los nidos de domo y globular no tenemos huevos grandes

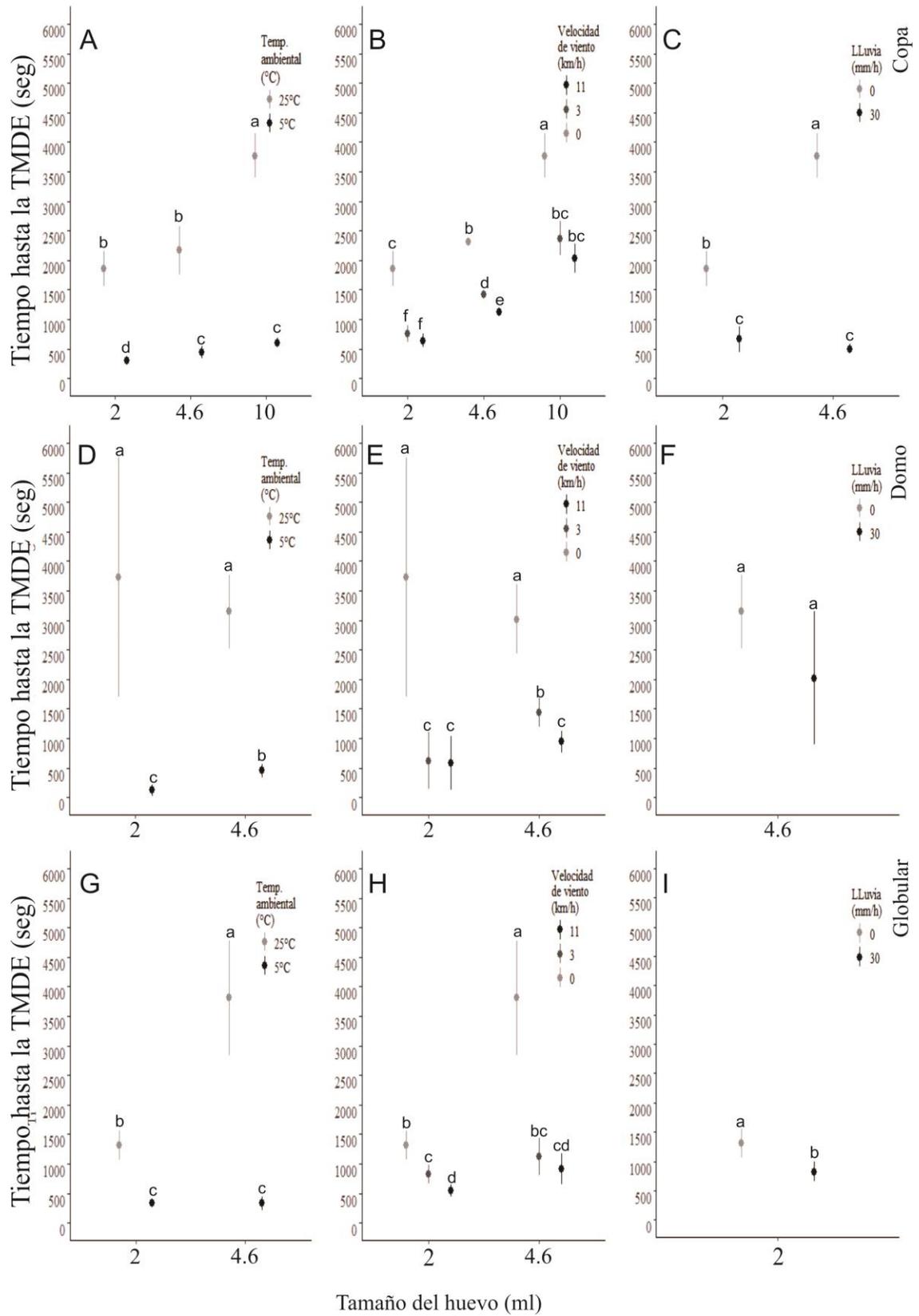
#### **4.2. Condiciones climáticas y el sistema Huevo-Nido**

Las bajas temperaturas ambientales, velocidades de viento y lluvia aceleran la tasa de pérdida de temperatura únicamente en nidos de copa (AIC=-643.4, dAIC=0.0), por el contrario tasas de pérdida de temperatura no fueron alterados para huevos en nidos de domo y globular. Huevos en nidos de copa aceleraron la tasa de pérdida de temperatura en un 20.6% ante temperaturas ambientales bajas. Huevos en estos nidos de copa al ser expuestos a velocidades de borde de bosque presentaron tasas rápidas de pérdida de temperatura (-0.114±0.007 (± error estándar)), en comparación con aquellos colocados en el interior del bosque ((-0.08±0.006 (± error estándar)); T=4.081, Pr(>|t|)<0.001). Pero huevos con nidos de copa en exterior de bosque o potrero son iguales del interior (T=-2.557, Pr(>|t|)=0.0781). Siendo interesante que también tasas de pérdida de temperatura sean iguales en borde y potrero (T=1.463 Pr(>|t|)=0.06301) (fig. 6:B); es posible que esto se deba a la forma como el viento golpea la superficie del nido de copa a altas y bajas velocidades. Cabe resaltar que hubo una pequeña tendencia entre interior y borde de bosque para nidos en forma de domo (T=-2.365 Pr(>|t|)=0.0595; Fig. 6:F\*).



**Figura 6.** Tasa de enfriamiento (constante de Newton) de nidos bajo condiciones climáticas adversas. (A-D) Nidos de copa, (E-H) domo y (I-L) globulares. Letras que coinciden con las barras indican que no hay diferencias significativas (con post hoc glht en Apéndice 3).

Ahora bien, la lluvia aceleró en gran medida la tasa de pérdida de temperatura de huevos en nidos de copa ( $T=-4.815 <0.001$ ; Fig. 7), posiblemente debido a la incapacidad de esta forma de nido para evitar la caída de agua en el interior de este. Por el contrario la temperatura ambiental, velocidad de viento y lluvia redujeron el tiempo transcurrido para llegar a la Temperatura Mínima de Desarrollo del Embrión en los tres tipos de nido.



**Figura 7.** El tiempo transcurrido para llegar a la Temperatura Mínima de Desarrollo del Embrión (TMDE, 27°C) de nidos bajo condiciones climáticas adversas. (A-C) Nidos de copa, (D-F) domo y (G-I) globulares. Se presenta el promedio, barras representan el error estándar. Letras que coinciden con las barras indican que no hay diferencias significativas (con post hoc glht en Apéndice 4).

*Temperatura ambiental.*- temperaturas bajas en nidos de copa ( $394.98 \pm 31.84s$  ( $\pm$  error estándar)) reducen casi seis veces el tiempo para alcanzar la temperatura mínima de desarrollo en comparación con temperaturas altas ( $2369.29 \pm 168.45s$ ); por tanto especies con nido de copa y huevos pequeños deberán disminuir, en teoría, el tiempo por fuera del nido. A bajas temperaturas en los nidos de copa el huevo grande se demoró en promedio 951 más segundos en llegar a 27°C ( $2367.99 \pm 1.06$ ;  $Z = -20.87$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ) que un huevo mediano ( $1416.579 \pm 1.13$ ;  $Z = -10.51$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ) y 1615 que un huevo pequeño ( $753.0036 \pm 1.09s$ ;  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ). (Fig. 7:A).

En nidos de domo, huevos redujeron casi ocho veces el tiempo de TMDE en temperaturas bajas ( $396.5 \pm 60.12$ ), en comparación con temperaturas altas ( $3251.8 \pm 379.79s$ ). Huevos pequeños y medianos muestran diferencias en el tiempo de pérdida de temperaturas de desarrollo (mediano:  $Z = -11.854$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ; pequeño:  $Z = -7.030$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ; Fig. 7:D). Siendo los tiempos más altos en temperaturas ambientales mayores (mediano= $1435.186 \pm 1.09s$ , pequeño= $620.999 \pm 1.48s$ ), que en temperaturas ambientales bajas (mediano= $206.253 \pm 1.20s$ , pequeño= $19.997 \pm 1.87s$ ). Finalmente, los huevos en nidos globulares presentan cortos tiempos de enfriamiento ante condiciones frías ( $379.00 \pm 60.84s$ ), casi seis veces menos que en altas temperaturas ( $2647.818 \pm 382.61s$ ). Siendo más afectados los huevos pequeños (mediano: [25°C:  $1123.945 \pm 1.16s$  vs 4°C:  $1435.186 \pm 1.09s$ ]  $Z = -11.460$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ; pequeño: [25°C:  $824.197 \pm 1.10s$  vs 4°C:  $620.999 \pm 1.48s$ ]  $Z = -10.023$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ; Fig. 7:G).

*Velocidad de viento.*- Los huevos en nidos de copa, tuvieron reducción en el tiempo TMED a medida que aumentaba la velocidad del viento, por tanto vimos que nidos en potreros o exterior de bosque ( $1059.37 \pm 87.35$ ) tenían tiempos tres veces más cortos que nidos en el interior de bosque ( $2369.29 \pm 168.45s$ ). Y nidos en borde de bosque ( $1329.92 \pm 111.08s$ ) tienen tiempos dos veces más cortos que interior de bosque. Los tamaños de huevos en nidos de copa tienen tiempos similares de pérdida de temperatura para velocidades de viento de potrero y borde de bosque (grande:  $Z = -1.763$ ,  $Pr(>|Z|) = 0.28$ ; mediano:  $Z = -1.412$ ,  $Pr(>|Z|) = 0.422$ ; pequeño:  $Z = -1.277$ ,  $Pr(>|Z|) = 0.5$ ; Fig. 5:A) pero estas dos en comparación con nidos colocados en interior del bosque tienen rangos de tiempo muy cortos (Exterior vs interior: [grande:  $Z = 7.684$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ; mediano:  $Z = 5.783$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ; pequeño:  $Z = 7.194$ ,  $Pr(>|Z|) < 0.001$ ]; Borde vs interior: [grande:  $Z = -1.763$ ,  $Pr(>|Z|) = 0.28$ ; mediano:  $Z = 2.778$ ,  $Pr(>|Z|) = 0.019$ ; pequeño:  $Z = 8.879$ ,  $Pr(>|Z|) = < 0.001$ ]).

Huevos en nidos de domo sometidos a vientos de exterior de bosque ( $899.22 \pm 110.76s$ ) tuvieron tiempos seis veces más cortos que aquellos expuestos a interior ( $3259.80 \pm 379.79s$ ). Y huevos en nidos de domo al ser expuestos a borde de bosque ( $1367.33 \pm 145.65s$ ) tiempos casi dos veces más cortos que en interior de bosque. Huevos medianos en nidos de domo tuvieron un tiempo corto entre 40 y 27°C cuando fueron expuestos a vientos de potrero, en comparación con borde e interior de bosque respectivamente (Exterior vs borde:  $Z=-3.198$ ,  $Pr(>|Z|)=0.0068$ ; Exterior vs interior:  $Z=8.464$ ,  $Pr(>|Z|)<0.001$ ; Fig. 6-B), a su vez este tiempo difiere entre el interior y el borde de bosque ( $Z=5.914$ ,  $Pr(>|Z|)<0.001$ ). Por el contrario, huevos pequeños en nidos de domo tienen un tiempo de enfriamiento cortos y similares en vientos de potrero y borde de bosque (Exterior vs borde:  $Z=-0.100$ ,  $Pr(>|Z|)=0.9$ ; Exterior vs interior:  $Z=3.835$ ,  $Pr(>|Z|)<0.001$ ; Fig. 6:E) y menores al interior de bosque. Este resultado pudo darse como resultado de algún tipo de estrategia utilizada, en nidos de domo, por parte de parentales con huevos pequeños para reducir la pérdida de temperatura ante velocidades altas de viento.

Huevos pequeños y medianos en nidos globulares presentaron respuestas completamente contrarias a nidos en domo, dado que los huevos medianos en nidos globulares tuvieron un tiempo de TMED más rápido y semejante entre vientos de borde de bosque y potrero ( $Z=-1.014$ ,  $Pr(>|Z|)=0.68$ ), siendo largo el tiempo en el interior de bosque en comparación con potrero y borde de Bosque (Interior vs Borde:  $Z=6.269$ ,  $Pr(>|Z|)<0.001$ ; Interior vs Exterior:  $Z=7.335$ ,  $Pr(>|Z|)<0.001$ ). En cambio en huevos pequeños de nidos globulares el tiempo de enfriamiento se reduce de forma proporcional al aumento en la velocidad del viento (Exterior vs borde:  $Z=-3.108$ ,  $Pr(>|Z|)=0.0086$ ; exterior vs interior: pequeño:  $Z=6.516$ ,  $Pr(>|Z|)<0.001$ ; interior vs borde:  $Z=3.413$ ,  $Pr(>|Z|)=0.0031$ ; Fig. 7:H), siendo más rápida en condiciones de potrero o abiertas.

*Lluvia.*- en esta parte no se contó con un total de combinaciones de huevos y nidos balanceada, por tanto se presentará la evaluación de huevos grandes y pequeños en copa, huevos medianos en domo y huevos pequeños en globular. La presencia de lluvia en general recorto el tiempo a huevos grandes ( $Z=-20.707$ ,  $Pr(>|Z|)<0.001$ ) y pequeños ( $Z=-5.634$ ,  $Pr(>|Z|)<0.001$ ) en nidos de copa (Fig. 7:A).

Nidos de domo con huevos medianos no fueron afectados por la lluvia ( $Z=-1.460$ ,  $Pr(>|Z|)=0.472$ ; Fig. 6:F). Pero por el contrario, los nidos globulares de huevos pequeños, tuvieron tiempos más cortos ante la lluvia ( $Z=-3.237$ ,  $Pr(>|Z|)=0.0012$ ; Fig. 7:I).

### 4.3. Variables

*Tasa de enfriamiento (k).*-únicamente nidos de copa fueron afectados por las condiciones climáticas y la forma del huevo en cuanto su tasa de pérdida de temperatura. En forma general, la lluvia produjo tasas rápidas ( $-0.1513 \pm 0.012$ ;

$\pm$ SD) en huevos de nidos de copa, en comparación con a las dos velocidades de viento (Borde= $-0.11984\pm 0.006$ ; Exterior= $-0.10753\pm 0.006$ ;  $\pm$ SD) y temperatura ambiental baja (Exterior= $-0.108376\pm 0.006$ ).

*Tiempo de Temperatura Mínima de Desarrollo del Embrión (TMDE, 27°C).*- nidos de copa, contrario a lo que se esperaría, sufren mayor reducción en el tiempo de intervalo fisiológico ante condiciones de temperaturas bajas ( $394.975\pm 31.83s$ ;  $\pm$ SD), seguido de lluvia ( $640.000\pm 102.9s$ ) y viento (Exterior= $1329.919\pm 111.08s$ ; Borde= $1059.368\pm 87.34s$ ).

En cuanto a los nidos cerrados, aquellos con forma de domo sufren una reducción mayor del tiempo de enfriamiento en condiciones bajas de temperatura ( $396.5\pm 60.12s$ ;  $\pm$ SD), seguido de aquellos expuestos ante el viento (Exterior= $899.2222\pm 110.76s$ ; Borde= $1367.333\pm 145.65s$ ); La lluvia por el contrario no afecto en forma dramática el tiempo de enfriamiento ( $2021.0\pm 745.11$ ).

Ahora, huevos en nidos globulares reducen su tiempo de enfriamiento drásticamente por la temperatura ambiental baja ( $379.000\pm 60.84s$ ). No obstante, contrario a formas de domo, nidos globulares tuvieron reducción en el Tiempo de TMDE cuando estaban expuestos a lluvia ( $821.750\pm 197.275s$ ), además este era proporcionalmente semejante a la reducción ocasionada por velocidades de viento de potreros ( $861.300\pm 130.757s$ ). Seguido de estos efectos velocidades de viento de borde de bosque reducen, aunque en menor proporción, el tiempo de enfriamiento ( $1196.900\pm 181.577s$ ).

## 5. DISCUSIÓN

En nuestro estudio evidenciamos que el nido disminuye la pérdida de temperatura del huevo, en donde se disminuye la tasa de pérdida de calor y el tiempo en llegar a la temperatura mínima de desarrollo. Sin embargo estas dos variables se ven afectadas por la forma del nido (copa, domo y globular) y por las diferentes variables climáticas (temperatura, viento y lluvia). Y por tanto proponemos considerar al huevo y nido como un mismo sistema térmico. Teniendo en cuenta nuestras predicciones, encontramos que el tamaño de huevo sí modificó la pérdida de temperatura, específicamente el tiempo de TMDE para huevos sin nidos. Además encontramos un aumento en las variables térmicas evaluadas cuando se colocaron huevos en el interior de los nidos, comprobando la existencia de una relación entre huevo y nido en las dinámicas térmicas del embrión. Comprobamos que nidos cerrados presentan un microclima más controlado y eficiente térmicamente para el embrión, especialmente el nido en forma de domo. Los nidos de domo también mostraron ser mejores para reducir la convección provocada por el aire y agua de lluvia. Contrario a lo que esperábamos en nuestra predicción general de los factores climáticos, el sistema Huevo-Nido no se vio más afectado térmicamente por la lluvia, siendo en verdad las temperaturas ambientales bajas aquellas que disminuyeron en mayor proporción la tasa de pérdida de temperatura y el tiempo TMDE para todos los tipos de nido.

*Temperatura ambiental baja.*- en nuestro estudio encontramos que para nidos de copa y domo, el tiempo en que se tarda un huevo en enfriarse a 27°C es proporcional al tamaño de este. No obstante, en nuestro análisis de huevos en nidos globulares vemos que huevos de menor tamaño tienen tiempos de enfriamiento similares a huevos medianos, indicándonos que existe alguna estrategia, diferente a la forma de nidos. Posiblemente este resultado se deba a los materiales con que están contruidos los nidos de domo de huevos pequeños (Citas). Por tanto podríamos predecir que los tiempos de ausencia entre aves nidos con huevos pequeños y grandes sean similares, además de una frecuencia de viajes diarios similares.

*Lluvia.*-Tantos huevos de nidos globulares como de copa son afectados por la lluvia, principalmente en el último mencionado. Esto se debe a que nidos de copa presentan poco o ninguna protección ante la lluvia directa. Por lo tanto en zonas lluviosas, aves con nidos de copa deberían de desarrollar estrategias para compensar esto, posiblemente la localización y posición del nido sea una de estas. Según Hansell (2002): “la evidencia de la importancia de los factores físicos en la selección del sitio de nidificación sigue siendo esencialmente observacional” por lo tanto podríamos suponer que la localización de nidos de copa debajo de ciertas estructuras como hojas, ramas o pequeños hundimientos en barrancos sean estrategias para evitar la lluvia directa en el interior de los nidos. Aun así nidos de

copa ante eventos de precipitación diaria relativamente intensos deprimieron temporalmente la supervivencia diaria de los nidos en un estudio realizado por Skagen y Adams (2012). Entonces, es de suponerse que aunque estas especies cambien la posición de sus nidos, embates muy fuertes de lluvia produzcan pérdidas de temperatura muy bruscas y por tal motivo nuestra hipótesis es que nidos de aves con formas de copa se vean afectados en zonas tropicales lluviosas, y en un futuro para ciertas región del globo especies con nido de copas se vean desfavorecidas ante el inminente cambio climático. Dado que se pronostica el aumento de régimen fluvial en algunas regiones del globo, especialmente en las zonas tropicales (Thomas et, al. 2004).

*Viento.-* Se identificó que nidos de copa en comparación con nidos cerrados (domo y globular) presentan pérdidas de temperatura más rápidas. Estudios anteriores han demostrado que el aumento en la velocidad del viento reduce la conductividad del nido (Heenan 2012, 2013; Gray y Deeming 2017), perdiendo la temperatura de forma acelerada. No obstante la mayoría de estos estudios se han enfocado en especies con nidos de copa, cosa que hace de nuestros resultados algo innovador para el entendimiento de esta variable climática en la reproducción aviar, dado que hemos evaluado dos formas más de nido y hallando que estas variables afectan de forma parecida a nidos de domo y globular.

Algunos autores han observado que especies de aves con nidos de domo modifican la posición de la entrada del nido de forma contraria a la dirección del viento más fuerte y frecuente (Grant, 1982; Kern, 1984). Por tanto invitamos a otros investigadores a analizar en forma experimental como la posición de entrada del nido cerrado modifica la pérdida de temperatura del sistema Huevo-Nido.

*Generalidades del sistema huevo-nido.-* Estos hechos térmicos pueden explicarse en forma general por la conductividad térmica establecida entre el huevo y la forma del nido (Lamprecht y Schmolz, 2004) y el material del nido (Whittow y Berger 1977, Walsberg y King 1978, Skowron). Lamprecht y Schmolz (2004) encontraron que nidos cerrados, a una misma temperatura ambiental, perdían la temperatura más lentamente que nidos de copa. Cosa que también evidenciamos en este estudio, con la diferencia de que tomamos en cuenta dos formas diferentes de nidos cerrados (domo y globular) y encontramos que dentro de estas mismas hay diferencias debidas a sus estructura. Estos nidos de domo en su mayoría presentaban un entretejido más compacto y paredes gruesas en relación al nido globular, por lo tanto es de suponerse que tanto la estructura como el material favoreció a nidos de domo por sobre globulares. Por lo tanto la construcción de nidos en forma de domo o globular favorecerían a aves incubadoras durante las ausencias del nido, proveyendo a estas de mayor tiempo para la búsqueda de recursos alimenticios, aumentando posiblemente la probabilidad de éxito reproductivo durante el periodo de huevos. Autores como Windsor et al. (2013) ya han propuesto la posibilidad de una mejora en el rendimiento reproductivo para nidos cuando las conductividades térmicas desde el

huevo hacia el nido se hacen más lentas (Deeming, 2002). No obstante, se esperaría que también la construcción de estas formas de nido demande altos requerimientos de energía por parte de parentales, debido tanto a la complejidad como el tamaño de estos, son el doble de un nido de copa. Para algunas aves la construcción de estos tipos de nidos pueden ser compensados durante el periodo de huevos, al mantener la temperatura de crecimiento embrionario durante más tiempo. Aumentando la Capacidad de almacenamiento de energía durante la temporada de cría para aquellas especies que seleccionen estas estrategias.

Adicionalmente, encontramos que el tamaño del huevo modifica la pérdida de temperatura, y que estos resultados se vuelven más contrastantes cuando evaluamos el huevo y nido como un mismo sistema térmico. Es decir al evaluar independientemente cada tamaño de huevo en el interior de cada tipo de nido, vemos que las tasas de pérdida de temperatura y el tiempo de TMDE se diferencian drásticamente en comparación con huevos solos. Por tanto, nidos de copa con huevos pequeños se esperaría que tengan tasas de pérdida de temperatura muy rápidas y tiempo de pérdida de temperatura muy cortos, incapacitando a estas especies de mantener viajes muy largos con el fin de mantener un periodo de huevos óptimo. Por ejemplo al analizar la ausencia y frecuencia de viajes en colibrís vemos que en su mayoría existen periodos muy cortos de ausencia y frecuentes viajes durante el día (Vleck, 1981). Aun así pese a esta generalidad Vleck (1981) muestra que también existen diferencias entre colibrís en distintos ecosistemas, apuntando principalmente un aumento en el tiempo de ausencia y disminución en la frecuencia de viajes ante temperaturas ambientales altas. También, en un estudio en un bosque peruano, aves incubadoras de *Coeligena torquata* disminuyeron el tiempo ausentes del nido y aumentaron la frecuencia diaria ante temperaturas ambientales bajas (Baldwin y Londoño, 2016).

La importancia de nuestro estudio radica en la observación del mantenimiento de la temperatura de crecimiento del embrión, dado que lo más probable es que el mantenimiento de este intervalo durante más tiempo y de forma más frecuente en el periodo de huevos, promueva una reducción en los días necesarios para la eclosión. Por ejemplo Lombardo et al. (1995) muestran que pequeños cambios en el número de plumas dentro del nido, modifican el microclima interno del nido, disminuyendo el tiempo de desarrollo del huevo en un 6.14% y los pollos en un 7%. Entonces, según nuestros resultados nidos de aves pueden favorecer el mantenimiento de estos intervalos durante más tiempo, y por ende posiblemente reducir los días del periodo de huevos en comparación con huevos sin nidos.

## **6. CONCLUSIÓN**

Concluimos que nuestro estudio es innovador dado que comparamos las dinámicas térmicas generadas por el tamaño de huevo, formas de nidos y condiciones climáticas. Demostrando que el nido presenta una función de mantenimiento de las condiciones térmicas óptimas de huevos durante ausencias de parentales y en especial ante eventos ambientales adversos. Incitamos a otros investigadores a probar esta hipótesis y de esta forma construir modelos predictivos de pérdidas de temperatura que faciliten trabajos de reproducción y conservación en aves.

## 7. REFERENCIAS

- Ar, A. y Sidis, Y. (2002). Nest microclimate during incubation. In: Deeming, D.C. (ed.), *Avian incubation: behaviour, environment, and evolution*, pp. 143–160. Oxford University Press, Oxford.
- Ardia DR. (2013). The effects of nestbox thermal environment on fledging success and haematocrit in Tree Swallows. *Avian Biol. Res.* ;6:99–103.
- Ardia, D. R., Parmentier, H. K. and Vogel, L. A. (2011), The role of constraints and limitation in driving individual variation in immune response. *Functional Ecology*, 25: 61–73. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01759.x
- Baldwin, Justin y Londoño, Gustavo. (2016). First Nesting Account and Breeding Biology of “Gould’s Inca” (*Coeligena torquata omissa*) in Manu National Park Peru. *The Wilson Journal of Ornithology*. 128. 606-618. 10.1676/1559-4491-128.3.606.
- Bartolomé, G. A., Blanco, F. N., y Howell T. R. (1976), La importancia térmica del nido de la sociable tejedor, *Socius philetairus* : observaciones de verano . *Ibis* 118 , 402 - 410 . doi: 10.1111 / j.1474 919X.1976.tb02027.x( doi: 10.1111 / j.1474-919X.1976.tb02027.x
- Bruneaux M. thermPerf: model fitting for thermal performance curves. R package version 0.0.1. NA <https://github.com/mdjbru-R-packages/thermPerf>. Accessed 31 Jul 2017.
- Collias, N. (1997). On the Origin and Evolution of Nest Building by Passerine Birds. *The Condor*, 99(2), 253-270. doi:10.2307/1369932
- Collias, N. E., y Collias, E. C. (1984). Nest building and bird behavior. *Princeton Univ. Press*, Princeton, U.K.
- Conway, C.J., y Martin T.E. (2000); Effects of ambient temperature on avian incubation behavior, *Behavioral Ecology*, Volume 11, Issue 2, Pages 178–188, <https://doi.org/10.1093/beheco/11.2.178>
- D.C. Deeming (Ed.), *Avian Incubation Behaviour, Environment, and Evolution*, Oxford University Press, New York (2002), pp. 119-142.
- Dawson, T.P., Jackson, S.T., House, J.I., Prentice, I.C. y Mace, G.M. (2011). Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science* ;332:53–58.

- Deeming, D.C. y Mainwaring, M.C. (2015), Functional properties of nests. In: Deeming, D.C. and Reynolds, S.J. (eds), *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*, pp. 29–49. Oxford University Press, Oxford.
- Deeming, D.C., 1991. Reasons for the dichotomy in the need for egg turning during incubation in birds and reptiles. In: Deeming, D.C. and M.W.J. Ferguson (Eds.), *Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge, pp: 307-323.
- Deeming, D.C., 2002. Patterns and significance of egg turning. In: Deeming, D.C. (Ed.), *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, pp: 161-178.
- Deeming, Denis. (2002). Behavior patterns during incubation. p.p 63-87.
- Drent R., en: D.S. Farner, J.R. Rey, K.C. Parker, *Avian Biology*, vol (Eds.). V, *Academic Press*, Nueva York, San Francisco, Londres, (1975), p 333 (Capítulo 6).
- Faghri, A., Zhang, Y., y Howell, J. R., (2010), *Advanced Heat and Mass Transfer*, Global Digital Press, Columbia, MO.
- Hansell, M.H. (2002), *Bird nests and construction behavior*. *New York, United States of America*: Cambridge University Press.
- Heenan CB. (2001); An overview of the factors influencing the morphology and thermal properties of avian nests. *Avian Biol. Res.*: 6:104–118.
- Heenan, C. B. y Seymour, R. S. (2012). The Effect of Wind on the Rate of Heat Loss from Avian Cup-Shaped Nests. *PLoS ONE*, 7(2), e32252. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0032252>
- Hilton, G.M., Hansell, M.H., Ruxton, G.D., Reid J.M. y Monaghan P. (2004), Using artificial nests to test importance of nesting material and nest shelter for incubation energetics. *Auk* 121: 777–787. GM HiltonMH HansellGD RuxtonJM ReidP. Monaghan.
- Kern, M., y Van-Riper, C. (1984). Altitudinal Variations in Nests of the Hawaiian Honeycreeper *Hemignathus virens virens*. *The Condor*, 86(4), 443-454. doi:10.2307/1366825.
- Kreisinger, J. y Albrecht, T. (2008), Nest protection in mallards *Anas platyrhynchos*: untangling the role of crypsis and parental behaviour. *Functional Ecology*, 22: 872–879. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01445.x
- Lambrechts, M.M., Aimé, C., Midamegbe, A., Galan, M., Perret, P. ... Grégoire A. (2012). Nest size and breeding success in first and replacement clutches: an experimental study in Blue Tits *Cyanistes caeruleus*. *J. Ornithol*;53:173–179.

- Lamprecht, I. y Schmolz, E. (2004), Thermal investigations of some bird nests, *Thermochimica Acta*, Volume 415, Issues 1–2, 7, Pages 141-148, ISSN 0040-6031, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tca.2003.08.029>. (<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0040603103006014>)  
Keywords: Bird nests; Cooling curves; Insulation; IR thermography; Thermometry
- Lessells C. M. (1991). The evolution of life histories. In: Krebs J. R., Davies N. B. (eds). *Behavioural Ecology - An Evolutionary Approach*. 4th edition. Blackwell, Oxford, pp. 32–68.
- Lombardo, M.P., Bosman, R.M., Faro, C.A., Houtteman, S.G. y Kluisza, T.S. (1995). Effect of feathers as nest insulation on incubation behaviour and reproductive performance of tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk*;112:973–981
- Long A.M., Jensen W.E., y With K.A. (2009). Orientation of grasshopper sparrow and eastern meadowlark nests in relation to wind direction. *Condor*;111:395–399.
- Mark C., Mainwaring, I.R., Hartley, M., Lambrechts y Charles, D. (2014) The design and function of birds' nests, Deeming. *Ecology and Evolution*. vol. 4, issue 20. pp: 3909-3928
- Olson C.R., Vleck C.M. y Vleck D. (2006). Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. *Physiol Biochem Zool.* ;79:927–936. DOI: 10.1086/506003.
- Poussart, C., Larochelle, J., y Gauthier, G. (2000). The Thermal Regime of Eggs during Laying and Incubation in Greater Snow Geese. *The Condor*, 102(2), 292-300. doi:10.2307/1369640.
- Reid, J. M., Cresswell, W. , Holt, S. , Mellanby, R. J., Whitfield, . D. and Ruxton, G. D. (2002), Nest scrape design and clutch heat loss in Pectoral Sandpipers (*Calidris melanotos*). *Functional Ecology*, 16: 305-312. doi:[10.1046/j.1365-2435.2002.00632.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00632.x)
- Romijn, C., y Lokhorst, W., (1960), Foetal heat production in the fowl. *In The Journal of Physiology*, pages 239-249. 10.1113/jphysiol.
- Schaedelin, F. C. and Taborsky, M. (2009), Extended phenotypes as signals. *Biological Reviews*, 84: 293–313. doi:10.1111/j.1469-185X.2008.00075.x
- Vleck, Carol. (1981). Hummingbird incubation: Female attentiveness and egg temperature. *Oecologia*. 51. 199-205. 10.1007/BF00540601.

- Walsberg, G. E. (1985), Physiological consequences of microhabitat selection. In: Cody ML, editor. *Habitat Selection in Birds*. Orlando: *Academic Press Inc*. pp. 389–413. GE Walsberg1985Physiological consequences of microhabitat selection.ML CodyHabitat Selection in BirdsOrlandoAcademic Press Inc389413
- Webb, D.R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor*, 89, 874–898.
- White F. N., Bartholomew G. A. y Howell T. R. (1975), The thermal significance of the nest of the sociable weaver, *Philetairus socius*: winter observations. *Ibis* 117, 171–179. doi:10.1111/j.1474-919X.1975.tb04205.x
- White, G.C., and Bennetts, R.E. (1996) Analysis of frequency count data using the negative binomial distribution. *Ecology* 77, 2549-2557
- Windsor, R. L., Fegely, J. L. and Ardia, D. R. (2013), The effects of nest size and insulation on thermal properties of tree swallow nests. *Journal of Avian Biology*, 44: 305-310. doi:[10.1111/j.1600-048X.2013.05768.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2013.05768.x)
- Zhu, X., Srivastava, D.S., Smith, J.M. y Martin, K. (2012) Habitat Selection and Reproductive Success of Lewis's Woodpecker (*Melanerpes lewis*) at Its Northern Limit. *PLOS ONE* 7(9): e44346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044346>

## 8. RECOMENDACIONES

- Para elaborar estos experimentos recomendamos a investigadores utilizar más tamaños de huevos, especialmente tamaños de huevo más pequeño que los utilizados en este estudio. De esta forma cubrir de mejor forma especies de colibrís con tamaños de huevos muy pequeños.
- Proponemos a cualquier persona que desee realizar experimentos similares, realizar curvas de calibración entre los sensores utilizados. Además cambiar los sensores de forma aleatoria entre replicas o experimentos.
- Debido al proceso de calentamiento en agua y el material que se usa para pegar el cable de la termocupla, recomendamos examinar el sellado de esta unión y de esta forma evitar el escape del lubricante de alambre en interior del huevo.
- Para cualquier investigador recomendamos tener mucha delicadeza con el proceso de adición de los huevos a los sensores de temperatura.
- Recomendamos elaborar el mismo número de experimentos de huevos solos que huevos en nido, de esta forma balancear mejor los datos estadísticos.
- Para los experimentos en viento proponemos construir un panel tipo abeja anterior a la cámara y utilizar hielo seco delante del extractor para visualizar el movimiento del viento alrededor del nido y comparar cualitativamente esto.
- Para los experimentos de lluvia recomendamos utilizar más frecuencias de lluvia como tratamiento, para comparar diferentes niveles de este factor. A su vez si es posible utilizar algún pigmento de contraste en la lluvia, con el objetivo de observar como el agua impregna y llega al interior del nido.
- Recomendamos comparar nuestros resultados con huevos reales de ave, de esta forma determinar si la precisión y exactitud de las pruebas.

## 9. ANEXOS

### Apéndice S1

#### Código R para Proyecto de grado 2

Jorge Lizarazo

13/05/2018

Apéndice 1. Tabla de especies evaluadas

#	ID	nido	huevo
1	<i>Arremon bruneinucha</i>	copa	mediano
2	<i>Arremon castaneiceps</i>	copa	mediano
3	<i>Attila spadiceus</i>	copa	mediano
4	<i>Cantorchilus nigricapillus</i>	domo	mediano
5	<i>Carduelis psaltria</i>	copa	pequeño
7	<i>Carduelis psaltria</i>	copa	pequeño
8	<i>Chlorochrysa niidissima</i>	copa	mediano
9	<i>Chlorophonia Flavirostris</i>	copa	mediano
10	<i>Cinnycerthia olivascens</i>	globular	mediano
11	<i>Coeligena coeligena</i>	copa	pequeño
12	<i>Coeligena Torquata</i>	copa	pequeño
13	<i>Coeligena wilsoni</i>	copa	pequeño
15	Colibri_sp_FA07_MAL15	copa	pequeño
16	<i>Cryptopipo holochlora</i>	copa	mediano
17	<i>Cyanolyca pulchra</i>	copa	grande
18	<i>Cyphorhinus thoracicus</i>	domo	mediano
19	<i>Diglossa albilatera</i>	copa	pequeño
20	<i>Dysithamnus mentalis</i>	copa	mediano
21	<i>Elaenia chiriquensis</i>	copa	mediano
22	<i>Eutoxeres aquila</i>	copa	pequeño
23	<i>Habia cristata</i>	copa	pequeño
24	<i>Haplophaedia aureliae</i>	copa	pequeño
25	<i>Heliodoxa imperatrix</i>	copa	pequeño
26	<i>Henicorhina leucophrys</i>	domo	mediano
27	<i>Henicorhina negreti</i>	domo	mediano
28	<i>Manacus manacus</i>	copa	mediano
29	<i>Masius chrysopterus</i>	copa	mediano

30	<i>Metrospingus cassinni</i>	copa	mediano
31	<i>Microbates cinereiventris</i>	copa	pequeño
32	<i>Mionectes striaticollis</i>	globular	mediano
33	<i>Mitrospingus cassinii</i>	copa	mediano
34	<i>Myiobius barbatus</i>	globular	pequeño
35	<i>Myiobius villosus</i>	globular	mediano
36	<i>Myioborus miniatus</i>	domo	mediano
37	<i>Myiophobus flavicans</i>	copa	pequeño
38	<i>Myiornis atricapillus</i>	globular	pequeño
39	<i>Myiothlypis coronata</i>	domo	mediano
40	<i>Myiothlypis fulvicauda</i>	domo	mediano
41	<i>Myiotriccus ornatus</i>	domo	pequeño
42	<i>Myiozetetes cayanensis</i>	globular	mediano
43	<i>Ochthoeca cinnamomeiventris</i>	copa	mediano
44	<i>Phaetornis sp</i>	copa	mediano
45	<i>Phaetornis symatophorus</i>	copa	pequeño
46	<i>Phylloscartes superciliaris</i>	globular	pequeño
47	<i>Pipreola Riefferii</i>	copa	grande
48	<i>Premnoplex brunnescens</i>	domo	mediano
49	<i>Psarocolius wagleri</i>	globular	grande
50	<i>Ramphocelus dimidiatus</i>	copa	mediano
51	<i>Ramphocelus flammigerus</i>	copa	mediano
52	<i>Ramphocelus icteronotus</i>	copa	mediano
53	<i>Saltator atripennis</i>	copa	grande
54	<i>Sipia nigricauda</i>	copa	mediano
55	<i>Tangara arthus</i>	copa	mediano
56	<i>Tangara heinei</i>	copa	mediano
57	<i>Tangara icterocephala</i>	copa	mediano
58	<i>Tangara vitriolina</i>	copa	mediano
59	<i>Tangara xanthocephala</i>	copa	mediano
60	<i>Tangara vitriolina</i>	copa	mediano
61	<i>Thalurania colombica</i>	copa	pequeño
62	<i>Thamnophilus unicolor</i>	copa	mediano
63	<i>Threnetes ruckeri</i>	copa	pequeño
64	<i>Todirostrum cinereum</i>	globular	pequeño
65	<i>Turdus fuscater</i>	copa	grande
66	<i>Turdus leucops</i>	copa	grande
67	<i>Tyrannus melancholicus</i>	copa	mediano

## Apéndice S2

### Código R para Proyecto de grado 2

Jorge Lizarazo

13/05/2018

**Apéndice 2.** Datos de velocidad del viento colectados en un bosque nuboso ubicado entre 1700 a 1900msnm, 3°29'12.8"N 76°10'18.9"W) en Arenillo, Pradera, Valle del Cauca.

<b>datos obtenidos de un bosque pre montano</b>			
<b>día</b>	<b>Interior</b>	<b>Borde</b>	<b>Exterior</b>
1	0,2	5	10
1	0	6	7
1	0	1,2	27,2
1	0,5	1,9	2
1	1	0,8	18
1	0	1	2
1	0,5	3,4	8,1
2	2	1,8	11
2	0,2	5,2	11,9
2	2,1	3,8	20,8
2	0	2,8	0,8
2	0	1	14
<b>Promedio</b>	<b>0,542</b>	<b>2,825</b>	<b>11,067</b>

## Apéndice S3

### Código R para Proyecto de grado 2

Jorge Lizarazo

13/05/2018

**Apéndice 3.** Modificación del paquete "thermPerf" para regresión por medio de la ecuación de enfriamiento de Newton

```
library(lubridate)
library(devtools)
library(thermPerf)
```

#### 1. Generar Regresión no lineal con la ecuación de enfriamiento de Newton

Redefinir paquete *thermperf*

```
fitModel<-function (customModel, x, y, amb.temp, initParams = NULL)
{
  if (is.null(initParams)) {
    initParams = customModel[["starting"]]
  }
  fit = minpack.lm::nlsLM(customModel[["formula"]], start = customModel[["starting"]],
    data = data.frame(x = x, y = y, amb.temp= amb.temp), control = minpack.lm::nls.lm.control(maxiter = 1000,
    maxfev = 1000 * (length(initParams) + 1)))
  return(fit)
}
fitModels<-function (customModels, x, y, amb.temp, initParams = NULL)
{
  fit = list()
  for (i in 1:length(customModels)) {
    if (is.null(initParams)) {
      initParam = NULL
    }
    else {
      initParam = initParams[[i]]
    }
    fit[[i]] = fitModel(customModels[[i]], x, y, amb.temp, initParam)
  }
  names(fit) = names(customModels)
  fit[["data"]] = data.frame(x, y)
  class(fit) = c("fitList", "list")
  return(fit)
}
```

```

}

mFunction<-function(x, y, amb.temp, params) {
  # params model parameters,
  a = params[["a"]]
  #T_s = params[["T_s"]]

  return( amb.temp - ( amb.temp - max(y))*exp(a*x) )
}

```

### 1.1. Nombrar modelo de regresión

```
mName = "cool_newton_off"
```

### 1.2. Plantear fórmula

```
mFormula = y ~ amb.temp - ( amb.temp - max(y))*exp(a*x)
```

Parámetros del modelo

```
mParams = c("a")
```

Lista de valores iniciales para los parámetros

```

mStarting = list(a = -0.1)
# Create the customModel object
cool_newton_off<- buildModel(mFunction, mName, mFormula, mParams, mStarting)
models = getModelLibrary()[c("linearFit")]
models[["cool_newton_off"]]<-cool_newton_off

#make the function that the loop will use
#make the function that the loop will use
fit_and_return_alpha<-function(time, exp_temperature, amb.temp){
  fits = fitModels(models, x=time, y=exp_temperature, amb.temp)
  return(as.numeric(coef(fits$cool_newton_off)))
}

```

## Apéndice S4

### Código R para Proyecto de grado 2

Jorge Lizarazo

13/05/2018

#### 1. Prueba general de k

*Apéndice 4. Pruebas estadísticas para k variable*

---

---

##### 1.1. Huevo a temperatura ambiente

```
m1_alone<-lm(alpha ~ huevo)
```

```
mnull_alone<-lm(alpha ~ 1)
```

	AIC	dAIC	df
m1_alone	-27.9	0.0	4
mnull_alone	-27.3	0.6	2

Análisis POST HOCS

```
m1_alone_nointercept<-lm(alpha ~ huevo - 1)
```

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
test_Huevo_grande-mediano =	-0.03817	0.04205	-0.908	0.649
test_Huevo_grande-pequeño =	0.09323	0.04578	2.036	0.159
test_Huevo-mediano-pequeño =	0.05507	0.04788	1.150	0.509

(Adjusted p values reported -- single-step method)

##### 1.2. Modelo general

prueba general

```
m1<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + nido +  
huevo + nido:huevo + nido:lluvia + nido:viento + nido:temperatura)  
m2<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + nido + huevo +  
nido:huevo + nido:lluvia + nido:viento)  
m3<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + nido + huevo +  
nido:huevo + nido:lluvia)
```

```

m4<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + nido + huevo +
nido:huevo)
m5<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + nido + huevo)
m6<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + nido +
nido:viento + nido:temperatura)
m7<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + nido +
nido:temperatura)
m8<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + nido +
nido:viento)
m9<-lm(alpha ~ temperatura + nido:temperatura)
m10<-lm(alpha ~ lluvia + nido:lluvia)
m11<-lm(alpha ~ viento + nido:viento)
m12<-lm(alpha ~ huevo + nido:huevo)
m13<-lm(alpha ~ viento + lluvia + temperatura + huevo)
m14<-lm(alpha ~ viento + lluvia + huevo)
m15<-lm(alpha ~ viento + huevo)
m16<-lm(alpha ~ lluvia + huevo)
m17<-lm(alpha ~ temperatura + huevo)
m18<-lm(alpha ~ viento)
m19<-lm(alpha ~ lluvia)
m20<-lm(alpha ~ temperatura)
m21<-lm(alpha ~ huevo)
mnull<-lm(alpha ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
<b>m5</b>	<b>-942.8</b>	<b>0.0</b>	<b>11</b>
m13	-938.9	3.8	8
m14	-936.8	6.0	7
m3	-936.2	6.6	19
m4	-934.3	8.5	16
m7	-933.7	9.1	12
m1	-932.7	10.1	28
m15	-930.4	12.4	6
m2	-928.8	14.0	25
m8	-927.3	15.5	15
m16	-926.9	15.8	5
m10	-925.8	17.0	9
m6	-925.1	17.7	18
m21	-924.5	18.3	4
m18	-922.7	20.1	4
m17	-922.6	20.1	5
m19	-921.3	21.4	3
m12	-920.7	22.1	12
m11	-919.6	23.2	13
m9	-918.6	24.2	9
mnull	-918.0	24.7	2
m20	-916.1	26.7	3

Se encontró que el mejor modelo era m5, por tanto hay que evaluar cada nido en forma independiente, y encontrar sus diferencias en cuanto a las condiciones climáticas.

### 1.2.1 Modelo general Copa

```

m1_copa<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo)
m2_copa<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
  huevo:viento + huevo:temperatura + huevo:lluvia)
m3_copa<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
  huevo:viento + huevo:temperatura)
m4_copa<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
  huevo:viento)
m5_copa<-lm(alpha ~ lluvia + huevo +
  huevo:lluvia)
m6_copa<-lm(alpha ~ temperatura + huevo +
  huevo:temperatura)
m7_copa<-lm(alpha ~ viento + huevo +
  huevo:viento)
m8_copa<-lm(alpha ~ lluvia + viento + temperatura)
m9_copa<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + huevo)
m10_copa<-lm(alpha ~ temperatura + viento + huevo)
m11_copa<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura)
m12_copa<-lm(alpha ~ lluvia + huevo)
m13_copa<-lm(alpha ~ viento + huevo)
m14_copa<-lm(alpha ~ temperatura + huevo)
m15_copa<-lm(alpha ~ lluvia)
m16_copa<-lm(alpha ~ temperatura)
m17_copa<-lm(alpha ~ viento)
m18_copa<-lm(alpha ~ huevo)
mnull_copa<-lm(alpha ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
m1_copa	-643.4	0.0	8
m4_copa	-637.1	6.3	12
m8_copa	-636.0	7.4	6
m3_copa	-634.7	8.7	14
m12_copa	-631.7	11.8	5
m2_copa	-631.5	11.9	16
m9_copa	-630.1	13.3	6
m5_copa	-628.8	14.6	7
m15_copa	-624.5	18.9	3
m11_copa	-623.2	20.2	4
m13_copa	-623.2	20.3	6
m10_copa	-622.8	20.6	7
m18_copa	-621.0	22.4	4
m14_copa	-619.0	24.4	5
m7_copa	-616.5	26.9	10

```

m17_copa -615.7 27.7 4
m6_copa -615.6 27.9 7
mnull_copa -614.3 29.2 2
m16_copa -612.4 31.0 3

```

Resultado ser m1\_copa el mejor modelo y por lo tanto se evalúa un Análisis POST HOCS

*copa, usando modelo aditivo*

```

Fit: lm(formula = alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo -
1)

```

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	t value
test_de_lluvia =	-0.064930	0.013486	-4.815
test_de_temperatura =	-0.020888	0.008165	-2.558
test_de_viento: interior-exterior =	-0.020988	0.008210	-2.557
test_de_viento: interior-borde =	0.033992	0.008330	4.081
test_de_viento: exterior-borde =	0.013003	0.008890	1.463
test_de_huevo: mediano-pequeño =	-0.019102	0.006390	-2.989
test_de_huevo: grande-pequeño =	-0.024543	0.009360	-2.622
test_de_huevo: grande-mediano =	-0.005441	0.008957	-0.608

	Pr(> t )
test_de_lluvia =	<0.001 ***
test_de_temperatura =	0.0781 .
test_de_viento: interior-exterior =	0.0785 .
test_de_viento: interior-borde =	<0.001 ***
test_de_viento: exterior-borde =	0.6301
test_de_huevo: mediano-pequeño =	0.0236 *
test_de_huevo: grande-pequeño =	0.0661 .
test_de_huevo: grande-mediano =	0.9913

---  
significado de códigos: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

### 1.2.2 Modelo general Domo

```

m1_domo<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo)
m2_domo<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
huevo:viento + huevo:temperatura + huevo:lluvia)
m3_domo<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
huevo:viento + huevo:temperatura)
m4_domo<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
huevo:viento)
m5_domo<-lm(alpha ~ lluvia + huevo +
huevo:lluvia)
m6_domo<-lm(alpha ~ temperatura + huevo +

```

```

      huevo:temperatura)
m7_domo<-lm(alpha ~ viento + huevo +
      huevo:viento)
m8_domo<-lm(alpha ~ lluvia + viento + temperatura)
m9_domo<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + huevo)
m10_domo<-lm(alpha ~ temperatura + viento + huevo,
m11_domo<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura)
m12_domo<-lm(alpha ~ lluvia + huevo)
m13_domo<-lm(alpha ~ viento + huevo)
m14_domo<-lm(alpha ~ temperatura + huevo)
m15_domo<-lm(alpha ~ lluvia)
m16_domo<-lm(alpha ~ temperatura)
m17_domo<-lm(alpha ~ viento)
m18_domo<-lm(alpha ~ huevo)
mnull_domo<-lm(alpha ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
m17_domo	-118.8	0.0	4
m13_domo	-118.0	0.7	5
m10_domo	-116.3	2.5	6
mnull_domo	-115.9	2.8	2
m8_domo	-115.0	3.7	6
m16_domo	-114.6	4.2	3
m7_domo	-114.6	4.2	7
m18_domo	-114.4	4.3	3
m1_domo	-114.4	4.4	7
m15_domo	-114.1	4.6	3
m14_domo	-113.2	5.6	4
m11_domo	-112.9	5.9	4
m5_domo	-112.6	6.2	4
m12_domo	-112.6	6.2	4
m9_domo	-111.4	7.4	5
m6_domo	-111.3	7.5	5
m4_domo	-110.9	7.9	9
m2_domo	-109.0	9.8	10
m3_domo	-109.0	9.8	10

Seleccionamos el mejor modelo m17\_domo por parsimonia, y se realiza un Análisis POST HOCS para viento.

*# domo en viento*

Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses

Fit: lm(formula = alpha ~ viento - 1, data = domo\_datos)

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	t value
test_de_viento: borde-interior =	-0.042401	0.017927	-2.365

```

test_de_viento: borde-exterior = -0.004125 0.020966 -0.197
test_de_viento: exterior-interior = -0.038275 0.019600 -1.953
          Pr(>|t|)
test_de_viento: borde-interior = 0.0595 .
test_de_viento: borde-exterior = 0.9788
test_de_viento: exterior-interior = 0.1385
---
Significado de códigos: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05 '.' 0.1 '' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

```

### 1.2.3 Modelo general Globular

#### *globular*

```
globular_datos<-subset(master , master$nido=="globular")
```

```
m1_globular<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo)
```

```
m2_globular<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
  huevo:viento + huevo:temperatura + huevo:lluvia)
```

```
m3_globular<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
  huevo:viento + huevo:temperatura)
```

```
m4_globular<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
  huevo:viento)
```

```
m5_globular<-lm(alpha ~ lluvia + huevo +
  huevo:lluvia)
```

```
m6_globular<-lm(alpha ~ temperatura + huevo +
  huevo:temperatura)
```

```
m7_globular<-lm(alpha ~ viento + huevo +
  huevo:viento)
```

```
m8_globular<-lm(alpha ~ lluvia + viento + temperatura)
```

```
m9_globular<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura + huevo)
```

```
m10_globular<-lm(alpha ~ temperatura + viento + huevo)
```

```
m11_globular<-lm(alpha ~ lluvia + temperatura)
```

```
m12_globular<-lm(alpha ~ lluvia + huevo)
```

```
m13_globular<-lm(alpha ~ viento + huevo)
```

```
m14_globular<-lm(alpha ~ temperatura + huevo)
```

```
m15_globular<-lm(alpha ~ lluvia)
```

```
m16_globular<-lm(alpha ~ temperatura)
```

```
m17_globular<-lm(alpha ~ viento)
```

```
m18_globular<-lm(alpha ~ huevo)
```

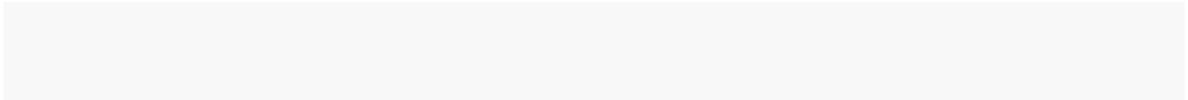
```
mnull_globular<-lm(alpha ~ 1)
```

	AIC	dAIC	df
mnull_globular	-148.2	0.0	2
m16_globular	-146.6	1.6	3
m15_globular	-146.2	2.0	3

m18_globular	-145.6	2.6	4
m11_globular	-144.6	3.6	4
m17_globular	-144.4	3.8	4
m14_globular	-144.1	4.1	5
m5_globular	-143.8	4.4	5
m12_globular	-143.8	4.4	5
m9_globular	-142.2	6.0	6
m13_globular	-141.9	6.2	6
m8_globular	-141.4	6.7	6
m7_globular	-141.4	6.7	10
m10_globular	-141.0	7.1	7
m6_globular	-140.6	7.6	7
m1_globular	-139.0	9.1	8
m4_globular	-138.8	9.4	12
m2_globular	-136.5	11.7	14
m3_globular	-136.5	11.7	14

Encontramos que la hipótesis nula (mnull\_globular) es correcta y por tanto ningún factor climático evaluado altera k variable en nidos Globulares

### Graficas generales alpha, datos brutos



## Apéndice S5

### Código R para Proyecto de grado 2

Jorge Lizarazo

13/05/2018

*Apéndice 5. Pruebas estadísticas para tiempo TMDE variable*

---

#### 1. Prueba general de Tiempo de intervalo fisiológico (TMDE)

##### 1.1. Huevo a temperatura ambiente

*huevo solo pruebas generales*

```
n1_alone<-glm(time_to_debajo_segundos ~ huevo)
```

```
nnull_alone<-glm(time_to_debajo_segundos ~ 1)
```

	AIC	dAIC	df
n1_alone	5070.2	0.0	3
nnull_alone	5884.7	814.5	1

Análisis POST HOCS

```
n1_alone_nointercept<-glm(time_to_debajo_segundos ~ huevo - 1)
```

```
Fit: glm(formula = time_to_debajo_segundos ~ huevo - 1)
```

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
test_Huevo_grande-mediano == 0	-0.01023	0.02208	-0.463	0.886
test_Huevo_grande-pequeño == 0	0.79141	0.03175	24.929	<1e-05 ***
test_Huevo-mediano-pequeño == 0	0.78117	0.03263	23.943	<1e-05 ***

---  
significado de códigos: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1  
(Adjusted p values reported -- single-step method)

1.2. Modelo general

#### 4. Todo tiempo~27 ("time\_to\_debajo")

```
n1<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + huevo + nido:huevo + nido:lluvia + nido:viento + nido:temperatura,)
```

```
n2<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + huevo + nido:huevo + nido:lluvia + nido:viento)
```

```
n3<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + nido:huevo + nido:lluvia)
```

```
n4<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + nido:huevo)
```

```
n5<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + nido:viento + nido:temperatura)
```

```
n6<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + nido:temperatura)
```

```
n7<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + nido:viento)
```

```
n8<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + nido:lluvia)
```

```
n9<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + nido:temperatura)
```

```
n10<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + nido:lluvia)
```

```
n11<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + nido:viento)
```

```
n12<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ huevo + nido:huevo)
```

```
n13<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido + huevo)
```

```

n14<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia + temperatura + nido)
n15<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia)
n16<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
n17<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
n18<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
n19<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ huevo)
nnull_t<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
n13	4116.8	0.0	11
n3	4117.8	0.9	19
n2	4123.9	7.1	25
n4	4124.6	7.8	16
n1	4126.0	9.1	28
n8	4220.3	103.5	12
n14	4221.1	104.3	9
n6	4225.8	109.0	12
n7	4225.8	109.0	15
n5	4228.9	112.1	18
n9	4347.3	230.5	9
n18	4347.6	230.7	3
n12	4444.4	327.6	12
n19	4452.9	336.1	4
n15	4470.2	353.4	5
n16	4479.8	363.0	4
n10	4480.6	363.8	9
n17	4481.2	364.3	3
n11	4481.5	364.7	13
nnull_t	4486.9	370.1	2

Dado que se encontraron interacciones nido:huevo y nido:lluvia, analizamos cada tipo de nido en forma independiente.

### 1.2.1 Modelo general Copa

general copa

```

n1_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo)
n2_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +hu
evo:viento + huevo:temperatura + huevo:lluvia)
n3_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +hu
evo:viento + huevo:temperatura)
n4_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo + hu
evo:viento)
n5_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + huevo + huevo:lluvia)
n6_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + huevo + huevo:temperatur
a)
n7_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + huevo + huevo:viento)
n8_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + viento + temperatura)

```

```

n9_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + huevo)
n10_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + huevo)
n11_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura)
n12_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + huevo)
n13_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + huevo)
n14_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + huevo)
n15_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
n16_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
n17_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
n18_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ huevo)
nnull_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
n2_copa	2649.0	0.0	16
n4_copa	2650.2	1.2	12
n1_copa	2651.7	2.7	8
n3_copa	2652.7	3.7	14
n10_copa	2695.6	46.6	7
n8_copa	2707.6	58.6	6
n9_copa	2721.4	72.4	6
n14_copa	2738.4	89.4	5
n6_copa	2742.3	93.3	7
n11_copa	2755.9	106.8	4
n16_copa	2772.0	123.0	3
n5_copa	2834.3	185.3	7
n12_copa	2834.7	185.7	5
n13_copa	2838.0	189.0	6
n18_copa	2839.4	190.4	4
n7_copa	2844.4	195.4	10
n15_copa	2858.4	209.4	3
nnull_copa	2863.6	214.6	2
n17_copa	2863.9	214.9	4

Se encontraron que dentro de copas habían interacciones del tamaño del huevo y las variables climáticas (huevo:viento, huevo:temperatura y huevo:lluvia). Se procede a analizar, cada tipo de huevo dentro de las condiciones climáticas, para copa.

#### 1.2.1.A. Copa con huevo grande

```

copagrande1_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + lluvia)
copagrande2_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento)
copagrande3_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + lluvia)
copagrande4_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + viento)
copagrande5_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
copagrande6_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
copagrande7_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)

```

```
copagrandenull_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)
```

	AIC	dAIC	df
copagrande1_copa	342.7	0.0	6
copagrande3_copa	370.7	28.0	4
copagrande7_copa	402.5	59.8	3
copagrande5_copa	404.0	61.3	3
copagrande2_copa	405.2	62.5	5
copagrande4_copa	407.3	64.6	5
copagrandenull_copa	414.1	71.4	2
copagrande6_copa	417.9	75.2	4

Análisis POST HOCS

### 5.1.1 copa y huevo grande, usando modelo aditivo

```
copagrande1_copa_nointercept<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + lluvia - 1)
```

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
test_de_temperatura =	-1.83306	0.08782	-20.873	<1e-04
test_viento_exterior-interior =	0.61818	0.08045	7.684	<1e-04
test_viento_borde-interior =	0.46476	0.08036	5.783	<1e-04
test_viento_borde_exterior =	-0.15342	0.08703	-1.763	0.287
test_lluvia =	-2.01862	0.09749	-20.707	<1e-04

```
test_de_temperatura = ***
test_viento_exterior-interior = ***
test_viento_borde-interior = ***
test_viento_borde_exterior =
test_lluvia = ***
---
```

significado de códigos: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1  
(Adjusted p values reported -- single-step method)

1.2.1.B. Copa con huevo mediano

### convergence warning

```
copamediano1_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + lluvia)
copamediano2_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento)
copamediano3_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + lluvia)
copamediano4_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + viento)
copamediano5_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
copamediano6_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
```

```
copamediano7_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
copamedianonull_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)
```

	AIC	dAIC	df
copamediano2_copa	1413.6	0.0	5
copamediano3_copa	1424.7	11.2	4
copamediano7_copa	1427.2	13.6	3
copamedianonull_copa	1473.0	59.4	2
copamediano5_copa	1473.3	59.7	3
copamediano4_copa	1474.9	61.3	5
copamediano6_copa	1475.0	61.4	4

)  
AIC: 1413.6

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 3.548  
Std. Err.: 0.539

2 x log-likelihood: -1403.597

Análisis POST HOCS

### 5.1.1 copa y huevo mediano, usando modelo aditivo

```
copamediano1_copa_nointercept<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento - 1)
```

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
test_de_temperatura =	-1.6047	0.1527	-10.509	<0.001
test_viento_exterior-interior =	0.6639	0.1549	4.286	<0.001
test_viento_borde-interior =	0.4235	0.1524	2.778	0.0198
test_viento_borde_exterior =	-0.2405	0.1703	-1.412	0.4226

test\_de\_temperatura = \*\*\*  
test\_viento\_exterior-interior = \*\*\*  
test\_viento\_borde-interior = \*  
test\_viento\_borde\_exterior =

---

significado de códigos: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1  
(Adjusted p values reported -- single-step method)

1.2.1.C. Copa con huevo pequeño

```

copapequeño1_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + lluvia
)
copapequeño2_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento)
copapequeño3_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + lluvia)
copapequeño4_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + viento)
copapequeño5_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
copapequeño6_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
copapequeño7_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
copapequeñonull_copa<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
copapequeño1_copa	859.5	0.0	6
copapequeño2_copa	879.1	19.6	5
copapequeño3_copa	914.0	54.5	4
copapequeño7_copa	915.5	55.9	3
copapequeño6_copa	954.7	95.1	4
copapequeño4_copa	955.1	95.5	5
copapequeñonull_copa	955.7	96.2	2
copapequeño5_copa	957.1	97.5	

## Análisis POST HOCS

### 5.1.1 copa y huevo pequeño, usando modelo aditivo

```

copapequeño1_copa_nointercept<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + vi
ento + lluvia - 1)

```

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
test_de_temperatura == 0	-1.8433	0.1164	-15.834	<1e-04
test_viento_exterior-interior == 0	1.0656	0.1200	8.879	<1e-04
test_viento_borde-interior == 0	0.9005	0.1252	7.194	<1e-04
test_viento_borde_exterior == 0	-0.1651	0.1292	-1.277	0.59
test_lluvia == 0	-1.0338	0.1835	-5.634	<1e-04

```

test_de_temperatura == 0      ***
test_viento_exterior-interior == 0 ***
test_viento_borde-interior == 0 ***
test_viento_borde_exterior == 0
test_lluvia == 0              ***
---

```

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1  
(Adjusted p values reported -- single-step method)

## 1.2.2 Modelo general Domo

## 5.2. Investigar la interacciones de ~27 tiempo domo

```
n1_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo)
n2_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo + h
uevo:viento + huevo:temperatura + huevo:lluvia)
n3_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo + h
uevo:viento + huevo:temperatura)
n4_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo + h
uevo:viento)
n5_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + huevo + huevo:lluvia)
n6_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + huevo + huevo:temperatur
a)
n7_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + huevo + huevo:viento)
n8_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + viento + temperatura)
n9_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + huevo)
n10_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + huevo)
n11_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura)
n12_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + huevo)
n13_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + huevo)
n14_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + huevo)
n15_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
n16_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
n17_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
n18_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ huevo)
nnull_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)
```

	AIC	dAIC	df
n2_domo	577.3	0.0	10
n3_domo	577.3	0.0	10
n1_domo	583.4	6.1	7
n10_domo	583.4	6.1	6
n4_domo	585.2	7.9	9
n8_domo	585.2	7.9	6
n16_domo	617.3	40.0	3
n6_domo	617.7	40.5	5
n11_domo	619.3	42.0	4
n14_domo	619.3	42.0	4
n9_domo	621.3	44.0	5
n17_domo	629.1	51.9	4
n13_domo	631.0	53.8	5
n7_domo	633.3	56.1	7
nnull_domo	634.5	57.2	2
n15_domo	636.4	59.1	3
n18_domo	636.4	59.1	3
n5_domo	638.3	61.0	4
n12_domo	638.3	61.0	4

Se encontraron que dentro de domos habían interacciones del tamaño del huevo y las variables climáticas (huevo:viento, huevo:temperatura y huevo:lluvia). Se procede a analizar, cada tipo de huevo dentro de las condiciones climáticas, para domo. Dado que no hay huevos grandes en Domo, se realiza solamente análisis de huevos medianos y pequeños.

#### 1.2.2.A. Domo con huevo mediano

```
domomediano1_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + lluvia)
a)
domomediano2_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento)
domomediano3_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + lluvia)
domomediano4_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + viento,)
domomediano5_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
domomediano6_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
domomediano7_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)

domomedianonull_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)
```

	AIC	dAIC	df
domomediano2_domo	495.6	0.0	5
domomediano1_domo	495.8	0.1	6
domomediano7_domo	530.4	34.7	3
domomediano3_domo	532.3	36.7	4
domomediano6_domo	541.3	45.7	4
domomediano4_domo	543.3	47.7	5
domomedianonull_domo	545.8	50.1	2
domomediano5_domo	547.6	52.0	3

#### Análisis POST HOCS

##### 5.1.1 domo y huevo mediano, usando modelo aditivo

```
domomediano1_domo_nointercept<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + lluvia - 1)
```

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
test_de_temperatura =	-1.9397	0.1636	-11.854	< 0.001
test_viento_exterior-interior =	1.2090	0.1428	8.464	< 0.001
test_viento_borde-interior =	0.7839	0.1326	5.914	< 0.001
test_viento_borde_exterior =	-0.4250	0.1329	-3.198	0.00681
test_lluvia =	-0.4416	0.3026	-1.460	0.47208

```
test_de_temperatura = ***
test_viento_exterior-interior = ***
```

```

test_viento_borde-interior = ***
test_viento_borde_exterior = **
test_lluvia =
---
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

```

### 1.2.2.B. Domo con huevo pequeño

```

domopequeño1_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento)
domopequeño2_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
domopequeño3_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)

```

```

domopequeñonull_domo<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
domopequeño1_domo	82.4	0.0	5
domopequeño2_domo	86.6	4.2	3
domopequeñonull_domo	88.5	6.1	2
domopequeño3_domo	90.6	8.2	4

### Análisis POST HOCS

#### 5.1.1 domo y huevo pequeño, usando modelo aditivo

```

domopequeño1_domo_nointercept<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura
+ viento - 1)

```

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
test_de_temperatura =	-3.43573	0.48873	-7.030	<0.001
test_viento_exterior-interior =	1.84820	0.48190	3.835	<0.001
test_viento_borde-interior =	1.79189	0.48181	3.719	<0.001
test_viento_borde_exterior =	-0.05631	0.55723	-0.101	1

```

test_de_temperatura = ***
test_viento_exterior-interior = ***
test_viento_borde-interior = ***
test_viento_borde_exterior =
---

```

```

significado de códigos: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

```

### 1.2.3 Modelo general Globular

```

n1_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo)
n2_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
huevo:viento + huevo:temperatura + huevo:lluvia)
n3_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
huevo:viento + huevo:temperatura)
n4_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + viento + huevo +
huevo:viento)
n5_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + huevo + huevo:lluvia)
n6_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + huevo + huevo:tempera
tura)
n7_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + huevo + huevo:viento)
n8_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + viento + temperatura)
n9_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura + huevo)
n10_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento + huevo)
n11_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + temperatura)
n12_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia + huevo)
n13_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + huevo)
n14_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + huevo)
n15_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
n16_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
n17_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
n18_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ huevo)
nnull_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
n2_globular	627.1	0.0	14
n3_globular	627.1	0.0	14
n1_globular	638.5	11.4	8
n4_globular	640.9	13.8	12
n10_globular	648.4	21.2	7
n8_globular	676.0	48.8	6
n6_globular	676.4	49.3	7
n14_globular	677.2	50.0	5
n9_globular	678.8	51.7	6
n11_globular	696.2	69.0	4
n16_globular	697.6	70.4	3
n13_globular	699.7	72.5	6
n18_globular	701.5	74.4	4
n7_globular	703.0	75.9	10
n5_globular	703.4	76.3	5
n12_globular	703.4	76.3	5
nnull_globular	716.1	88.9	2
n17_globular	716.6	89.5	4
n15_globular	716.8	89.7	3

Se encontraron que dentro de globulares habían interacciones del tamaño del huevo y las variables climáticas (huevo:viento, huevo:temperatura y huevo:lluvia). Se procede a

analizar, cada tipo de huevo dentro de las condiciones climáticas, para globular. Dado que solo hay un nido globular con huevo grande se realiza análisis de huevos medianos y pequeños.

### 1.2.3.A. Globular con huevo mediano

```

globularmediano1_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento)
globularmediano2_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
globularmediano3_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
globularmedianonull_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)

      AIC dAIC df
globularmediano1_globular 242.8 0.0 5
globularmediano2_globular 265.8 23.0 3
globularmediano3_globular 272.8 30.0 4
globularmedianonull_globular 274.1 31.2 2

```

### Análisis POST HOCS

```

5.1.1 globular y huevo mediano, usando modelo additivo

globularmediano1_globular_nointercept<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatu
ra + viento - 1)
Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses

Linear Hypotheses:
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
test_de_temperatura =      -2.4472   0.2135 -11.460 <1e-05
test_viento_exterior-interior =  1.4280   0.1947  7.335 <1e-05
test_viento_borde-interior =    1.2196   0.1946  6.269 <1e-05
test_viento_borde_exterior =   -0.2085   0.2055 -1.014  0.683

test_de_temperatura =      ***
test_viento_exterior-interior = ***
test_viento_borde-interior =   ***
test_viento_borde_exterior =
---
significado de códigos: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

```

### 1.2.3.B. Globular con huevo pequeño

```

globularpequeño1_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento +
lluvia)
globularpequeño2_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + viento)
globularpequeño3_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento + lluvia)
globularpequeño4_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura + lluvia)

```

```

globalpequeño5_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatura)
globalpequeño6_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ viento)
globalpequeño7_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ lluvia)
globalpequeñonull_globular<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ 1)

```

	AIC	dAIC	df
globalpequeño1_globular	319.1	0.0	6
globalpequeño2_globular	325.6	6.5	5
globalpequeño5_globular	337.7	18.6	3
globalpequeño4_globular	339.6	20.5	4
globalpequeñonull_globular	352.7	33.6	2
globalpequeño6_globular	353.9	34.8	4
globalpequeño7_globular	354.6	35.5	3
globalpequeño3_globular	355.9	36.8	5

## Análisis POST HOCS

### 5.1.1 globular y huevo pequeño, usando modelo aditivo

```

globalpequeño1_globular_nointercept<-glm.nb(time_to_debajo_segundos ~ temperatu
ra + viento + lluvia - 1)

```

#### Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
test_de_temperatura =	-1.3664	0.1363	-10.023	< 0.001
test_viento_exterior-interior =	0.8829	0.1355	6.516	< 0.001
test_viento_borde-interior =	0.4608	0.1350	3.413	0.00314
test_viento_borde_exterior =	-0.4221	0.1358	-3.108	0.00865
test_lluvia =	0.4637	0.1433	3.237	0.00552

```

test_de_temperatura =      ***
test_viento_exterior-interior = ***
test_viento_borde-interior = **
test_viento_borde_exterior = **
test_lluvia =              **
---

```

significado de códigos: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1  
(Adjusted p values reported -- single-step method)

Graficas de tiempos con datos brutos