CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA



PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS

EN CIENCIAS DE LA VIDA

Ecomorfología alar de cuatro géneros de Procellariiformes del Océano Atlántico, Océano Pacífico y asimetría alar de la familia Hydrobatidae del Océano Pacífico mexicano

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de Maestro en Ciencias

Presenta:

Adriana Cáceres Figueroa

Ensenada, Baja California, México 2014 Tesis defendida por

Adriana Cáceres Figueroa

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Horacio Jesús de la Cueva Salcedo Director del Comité

Dr. Jaime Luévano Esparza Miembro del Comité Dra. Carme Guadalupe Paniagua Chávez Miembro del Comité

Dra. Rufina Hernández Martínez Coordinador del Posgrado en Ciencias de la Vida Dr. Jesús Favela Vara Director de Estudios de Posgrado

Diciembre, 2014

Resumen de la tesis de **Adriana Cáceres Figueroa** presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencias de la Vida.

Ecomorfología alar de cuatro géneros de Procellariiformes del Océano Atlántico, Océano Pacífico y asimetría alar de la familia Hydrobatidae del Océano Pacífico mexicano

Resumen elaborado por:

Adriana Cáceres Figueroa

La distribución pelágica de las especies de las familias Procellariidae e Hydrobatidae se asocia con la morfología alar (longitud en cm), carga alar (Q N/m⁻², un indicador de costo de vuelo) y relación de aspecto (RA, un índice de la forma del ala) de forma más marcada que con la masa (g). Las especies Procellariidae con mayor Q y RA son: *Calonectris d. borealis* (Q = 5.9 N/m⁻², RA = 12.5), *Calonectris d. diomedea* (Q = 5.6 N/m⁻², RA = 12.3) y *Calonectris edwardsii* (Q = 4.8 N/m⁻², RA = 12.5), seguidas por *Puffinus boydi* (Q = 3.9 N/m⁻², RA = 10.7) y *Bulweira bulwerii* (Q = 2.6 N/m⁻², RA = 11.7) y las especies de menor Q y RA, son de la familia *Hydrobatidae; Oceanodroma castro* (Q = 2.1 N/m⁻², RA = 10.2), *O. melania* (Q = 2.1 N/m⁻², RA = 8.5), *O.leucorhoa* (Q = 1.5 N/m⁻², RA = 7.9) y *O. microsoma* (Q = 1.3 N/m⁻², RA = 8.0). Por la asociación de distribución de Q y RA de todas las especies, se propone un índice de distribución pelágica con relación a la morfología alar y la estrategia de alimentación, donde las aves distribuyen a diferentes alturas sobre el Océano para alimentarse y coexistir. Así como una relación con las latitudes a las que se distribuyende acuerdo a su Oceáno y una relación con su comportamiento migratorio.

No se encontraron diferencias estadísticamente significativas (p>0.05) para la asimetría alar de la familia y el estimador del costo energético de vuelo de los *Hydrobatidae* del Pacífico mexicano norte. Sin embargo, las gráficas de la distribución de los datos muestran una tendencia de asimetría alar, con una diferencia de distribución de datos de las longitudes. Siendo la tendencia de los datos de las longitudes alares mayor para las alas izquierdas de todas las especies *Hydrobatidae*, de menor varianza para las alas izquierdas de todas las especies *Hydrobatidae*, de menor varianza para las alas izquierdas de la especies *O. melania* (I = 4.40 cm⁻², D = 5.87cm⁻²) y de mayor varianza para las alas izquierdas en *O. leucorhoa* (I = 1.85 cm⁻², D = 1.67cm⁻²) y *O. microsoma* (I = 1.55 cm⁻², D = 1.40 cm⁻²). Con una diferencia de costo energético de entre ambas alas para *O. melania*, de 0.008 N·m⁻², *O. leucorhoa* de 0.007 N·m⁻² y para *O. microsoma* de 0.011 N·m⁻². Esto es un posible indicador de presiones selectivas, como pueden ser las corrientes dominantes de los vientos y el efecto de rotación de la tierra. Se recomienda incrementar el número de muestras tanto en especies como especímenes y utilizar análisis Bayesianos para probar la significancia de una hipótesis que explique las diferencias.

Palabras clave: gradiente de tamaño, morfología alar, índice pelágico, asimetría alar, costo energético de vuelo, selección y varianza

Abstract of the thesis presented by **Adriana Cáceres Figueroa** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology

Wing ecomorphology of four Procellariiformes genus of the Pacific and Atlantic oceans and wing asymmetry in the Hydrobatidae family in the Mexican Pacific Ocean

Abstract by:

Adriana Cáceres Figueroa

The pelagic distribution of the species of the Procellariidae and Hydrobatidae families is associated with wing morphology (length in cm), wing loading (Q N/m⁻², an indicator of flight cost), and aspect ratio (AR, an index of wing shape) more strongly than with (g). The species with highest Q and AR of the Procellariidae are: *Calonectris d. borealis* (Q = 5.9 N/m⁻², AR = 12.5), *Calonectris d. diomedea* (Q = 5.6 N/m⁻², AR = 12.2), and *Calonectris edwardsii* (Q = 4.8 N/m⁻², AR = 12.5), followed by *Puffinus boydi* (Q = 3.9 N/m⁻², AR = 10.7), and *Bulweira bulwerii* (Q = 2.6 N/m⁻², AR = 11.7). The species with the smallest Q and AR are *Hydrobatidae; Oceanodroma castro* (Q = 2.1 N/m⁻², AR = 10.2), *O. melania* (Q = 2.1 N/m⁻², AR = 8.5), *O.leucorhoa* (Q = 1.5 N/m⁻², AR = 7.9), and *O. microsoma* (Q = 1.3 N/m⁻², AR = 8.0). Given the distribution of Q and AR in all species, we propose a pelagic distribution index related to wing morphology and feeding strategy, where birds are found flying at different heights above the ocean to feed and coexist. There is also a relation to the latitudes of the species distribution according to their Ocean, and a relation with their migratory behaviour.

No statistically significant differences (p>0.05) were found for wing asymmetry and the estimates of flight costs for the *Hydrobatidae* of the Mexican North Pacific. Nonetheless, the data distribution graphs show a trend in wing asymmetry, left wings for all species being longer and with smaller variances for *O.melania* (L= 4.40 cm⁻², R = 5.87 cm⁻²) and higher variance for left wings in *O.leucorhoa* (L = 1.85 cm⁻², R = 1.67 cm⁻²), and *O. microsoma* (L = 1.55 cm⁻², R = 1.40 cm⁻²), with differences in flight costs for both wings *O. melania* 0.008 N·m⁻², *O. leucorhoa* 0.007 N·m⁻², and *O. microsoma* de 0.011 N·m⁻² These measuires could be pointing to selective pressures such as dominant winds, and earth rotation effects. Sample size should be increased both in number of specimens and species, and Bayesian methods should be used to prove the significance of a hypothesis that could explain the found differences.

Keywords: gradient size, wing morphology, pelagic index, wing asymmetry, energetic cost of flight, selection and variance.

Dedicatorias

A mis padres que con su amor y ejemplo, me educaron para volar sin límites,

y a mi hermano por ser mi hermano anhelado.

Agradecimientos

A CONACYT por su apoyo financiero.

A CICESE por brindarme la oportunidad de cumplir con gran parte de mi desarrollo profesional.

Al Dr. Horacio de la Cueva por su apoyo durante mi tesis, por su apoyo en el muestreo a la Isla San Benito, por su confianza, sus consejos y su buen café. Gracias Dr. por enseñarme a creer en mí, por dejarme volar junto con las aves y enseñarme a cómo enseñarme, de corazón, gracias.

Gracias a Pescadores Nacionales de Abulón por todo su apoyo, servicio, ayuda en la isla de Cedros y San Benito, sin ustedes ningún muestreo hubiese sido posible.

Al Dr. Fritz Hertel y su estudiante Josh Saunsen, por mostrarme el maravilloso mundo de las aves marinas, por sus valiosos consejos, por enseñarme a trabajar con los petreles y su grata compañía.

Al Dr. Jacob González Solís y al M.C. Jose Manuel de los Reyes, por toda la información, datos, asesorías, tiempo, confianza, consejos y entusiasmo, sin ustedes gran parte no habría sido posible. Y a todo el departamento de Biología de Vertebrados de la UB, España.

A la Dra. Carmen Paniagua por sus aportaciones en mi escritura, estructura y presentación del trabajo.

Al Dr. Jaime Luévano por sus consejos y aportaciones en mi escritura.

A Eulogio López por su gran ayuda en mi muestreo, sus asesorías y por guiarnos como equipo.

Equipo Alcuela: Eulogio y Dani, gracias por su tiempo, su apoyo, su amistad, y sus melodiosos cantos (Eulogio).

Gracias al M.C. Luis Enrique Ángeles por todo su apoyo, paciencia, ánimos y orientación estadistica. Gracias por ayudarme con la paquetería y demás de R (data = ánimo).

A la biol. Betzabel Córdova, por su ayuda, guía, consejos y sobretodo amistad.

Gracias a Ivonne Best, Adriana Mejía, Eva Robles, Lupita, y a todo el personal de la biblioteca, administrativo y de dirección de posgrado, por hacer posible todo lo tramitable, por su amabilidad, y cálido trato.

Al Dr. Miguel Ángel del Río, por su tiempo y ayuda.

Al Dr. Jorge Cáceres por todo su apoyo, del cual me quedo sin palabras.

Y con un infinito amor que conecta más allá de la quinta dimensión.

Gracias a la Lic. Lydia Figueroa por su apoyo en mi ortografía.

Le agradezco por traerme a este mundo que sé que desde antes de los 6 años su lucha por mi educación, de la cual sé que ha batallado conmigo por inquieta y platicadora, ha sido un reto hasta la fecha, gracias por su infinito amor de madre incondicional.

Infinitas gracias a Ana Daniela Durazo, mi durazno de corazón, por ayudarme en mis muestreos, por ser mi compañera, mi amiga, mi hermana, mi consejera, por todos tus ánimos, apoyo.

¡Está bien! por soportar mis quejas, chillidos y risas, por dejarse sonsacar y estar a cada segundo, has sido una enorme bendición en mi camino, gracias por enseñarme a creer en mí Dani, gracias por ser mi compañera en este viaje tan maravilloso de dos años.

Gracias a Luis Enrique por hacerme fan de la comida de la calle, tanto de finos restaurantes como de las hamburguesas grasientas, por su amistad, comprensión y momentos graciosos.

Al M.C. Ed. Josymar, gracias por tu ayuda y calidad de ser humano.

Gracias a Roy Cañas por recordarme que siempre hay luna y que las de octubre son las mejores, lo había olvidado. Gracias por tus consejos, tu cariño y tu apoyo.

Gracias a Melinda Cárdenas por impulsarme a ser mejor persona, a Jolian Marie Alers por su sinceridad y autenticidad, a Robberto Arrendondo por bailar conmigo y ser mi hermanito, a Yessenia Balderas por ser mi hermanita chaparrita-mayor, a Guimel Muñoz por su amistad y enseñarme a ser ambidiestra, a Daniela Ramos por nuestras platicas de superación personal.

Gracias a mis compañeros de generación que estuvieron ahí en las reuniones de desestrees.

Gracias a Edgar Guerra por su gran apoyo en mi primer año de maestría, por pasarme el kleenex y animarme con cariño.

Gracias a Mónica Utjú por revelarme el secreto del photoshop y su regla mágica.

Gracias a mi coach Alex Sau por su dedicación, pasión y entrega a su trabajo, has abierto una puerta extraordinaria dentro de mí, gracias por ayudarme a conocerme y quererme tal cual soy.

Gracias a este barco que me ha llevado a través de más de dos años a aprender tanto, y no solo en lo académico sino también en lo interior, en mi intelecto académico y en mi intelecto emocional.

Doy gracias a Dios por revelarme tantas maravillas en este hermoso viaje de maestría.

Contenido

Resumen en españolii
Resumen en inglésii
Dedicatoriasiv
Agradecimientosv
Lista de figurasix
Lista de tablasxii
Capítulo 1.Introducción1
1.1 Ecomorfología y aerodinámica1
1.3 Orden Procellariforme4
1.4 Familia Procellariidae del Océano Atlántico5
1.4 Familia Hydrobatidae del Océano Pacífico6
1.5 Asimetría alar de la familia Hydrobatidae7
1.6 Justificación9
1.7 Hipótesis11
1.8 Objetivo general 111
1.8.1 Objetivo general 212
Capítulo 2. Materiales y métodos
2.1 Área de estudio16
2.2 Trabajo de campo19
2.3 Análisis de datos24
2.3.1 Morfología aerodinámica 24
Capítulo 4. Resultados

4.1 Tamaños de los cuatro géneros de Procellariiformes......26

4.2 Morfología alar los cuatro géneros de Procellariformes
4.2.1 Correlación de las variables morfológicas alares de los cuatro géneros de Procellariformes
4.2.2 Distribución dentro de la escala espacial del sistema pelágico y el comportamiento migratorio
Contenido (continuación)
4.4 Pruebas de estadísticas para determinar la varianza de las medias40
4.5 Calculo de diferencias en costo energético43
Capítulo 5. Discusión
 Tamaño de los cuatro géneros de Procellariformes con relación a la masa, la envergadura la Q y la RA47
5.1.1 Morfología alar los cuatro géneros de Procellariformes asociados con las latitudes a las que se distribuyen, Océano Atlántico y Océano Pacífico
5.1.2 La ecomorfología alar y la distribución dentro de la escala espacial del sistema pelágico y sus estrategias de migración51
5.2 Asimetría alar51
5.2.1 Costo energético52
5.2.2 Q y R para las tres especies del océano Pacífico53
Capítulo 6. Conclusiones
6.1 Recomendaciones55
Lista de referencias

viii

Lista de figuras

Figura		página
1	Wingspan = envergadura, chord = cuerda, wingarea= área alar. Imagen modificada de Pennycuick, 2008	13
2	Root box = caja de raíz que es toda el área del torso incluyendo la del otro lado que está dividida por la línea central, centre line = línea central que pasa por el hueso de la espalda de ave, root chord = caja de la cuerda que es la longitud de la caja y partial wing area = área parcial más la otra área parcial de la otra ala y el área de la caja de raíz completa da el área total. Imagen modificada de Pennycuick (2008)	14
3	Localización de las islas de Cabo Verde, Canarias, Azores y Madeira, archipiélagos que se distribuyen en aguas del océano Atlántico y que conforman la región conocida como Macronesia. Mapa tomado y modificado de Gómez y González (2007)	17
4	Localización de la Isla San Benito en Baja California Norte, México. Mapa tomado y modificado de Wolf et al. , (2005)	18
5	Fotografía del dibujo alar de <i>Calonectris borealis</i> , perteneciente a la colonia de cría de Veneguera (isla de Gran Canaria), parte del archipiélago de las islas Canarias	19
6	Procedimiento de trabajo en campo, colecta y toma de medidas. Fotografías tomadas por el Dr. Horacio de la Cueva y Eulogio López (CICESE)	22
7	Procedimiento de trabajo en campo, toma de fotografías para la digitalización en Photoshop V6. Fotografías tomadas por el Dr. Horacio de la Cueva y Eulogio López (CICESE)	23
8	Mediciones del largo parcial del ala (de la raíz a la punta), el área parcial del ala (de la raíz a la punta), el largo del ala (del esternón a la punta), la raíz de caja y la cuerda, medidas tomadas con Photoshop V6 (imagen tomada en campo por el Dr. Horacio de la Cueva)	23

9 Distribución de las nueve especies: O. melania, O. leucorhoa, O. microsoma, O. castro, B.bulwerii, P.boydi, C.edwardsii, C.d.diomedea y C.d. borealis, con relación a su masa en g y envergadura en cm, las especies presentan una distribución con relación a sus tamaños.

27

Lista de figuras (continuación)

10	Dibujos alares trabajados de las especies del Atlántico y sus longitudes alares en cm. Proporciones longitudinales con relación a las especies y su tipo de distribución	28
11	Distribución de las nueve especies agrupadas por Q que es el peso el ave (masa*9. 8ms ⁻²) entre el área total (m) ² incluyendo el torso del ave, y sus unidades son $N \cdot m^{-2}$ con relación a su relación de aspecto (RA) que es la distancia de la punta de un ala a la otra (envergadura) al cuadrado, sobre el área total de las alas incluyendo el torso del ave y la latitud en la que se distribuyen	30
12	Gráfico de componentes principales, se observa claramente como las especies se dividen en dos agrupaciones. La primera agrupación, del lado izquierdo, está compuesta por las especies de mayor tamaño, Q N/m ⁻² y RA y la segunda agrupación conformada por <i>P. boydi, B. bulwerii, O.castro, O.melania, O.leucorhoa</i> y <i>O.microsoma</i> , especies de menor tamaño, Q N/m ⁻² y RA.	33
13	Imágenes tomadas de Löfgren, 1984, en la primera imagen observamos como las pardelas, entre otras especies, tienden a alcanzar mayor altitud para poder alimentarse, en contraste con los petreles que son de menor tamaño que se alimentan únicamente de la superficie del océano. En la segunda imagen se observa claramente como algunas utilizan métodos de nado como las pardelas de menos tamaño, otros de sostén al ras del océano como los petreles, otros de buceo profundo, como los pingüinos, y otros de buceo moderado como los bobos o aves tropicales (a la derecha superior de la imagen)	35
14	Gráfico de cajas en el que se presentan la distribución de las longitudes alares derechas e izquierdas en cm para la especie <i>O. melania</i> , la mediana representa el 50% de los datos y el cuartil derecho e izquierdo el 25% de los datos	36
15	Gráfico de cajas en el que se presentan la distribución de las longitudes alares derechas e izquierdas en cm para la especie <i>O. leucorhoa</i> , la mediana representa el 50% de los datos y el cuartil derecho e izquierdo el 25% de los datos	38

16	Gráfico de cajas en el que se presentan la distribución de las longitudes alares derechas e izquierdas en cm para la especie <i>O. microsoma</i> , la mediana representa el 50% de los datos y el cuartil derecho e izquierdo el 25% de los datos.	39
17	Comparación de las varianzas de las alas de las tres especies	42
	Lista de figuras (continuación)	
18	Se presentan los valores de MQa por cada lado, para <i>O. melania</i> distribuidos alrededor de la media, las líneas al centro del gráfico, la línea azul para las alas izquierdas y la línea roja para las alas derechas.	43
19	Presentan los valores de MQa por cada lado, para <i>O. leucorhoa</i> distribuidos alrededor de la media, las líneas al centro del gráfico, la línea azul para las alas izquierdas y la línea roja para las alas derechas.	44
20	Se presentan los valores de MQa por cada lado, para <i>O. microsoma</i> distribuidos alrededor de la media, las líneas al centro del gráfico, la línea azul para las alas izquierdas y la línea roja para las alas derechas.	45
21	Gráfico de dispersión, se observan las diferencias de MQ con respecto a Q N/m ⁻²	46

xi

Lista de tablas

Tabla		página
1	Valores de Q N/m⁻₂ y de RA para todas las especies	31
2	Datos estadísticos de los componentes longitud alar, área parcial, masa, carga alar (Q) y relación de aspecto (RA)	34
3	Componentes principales para los parámetros longitud alar, área parcial, masa, carga alar (Q) y relación de aspecto (RA)	34
4	Datos estadísticos para las longitudes de las alas izquierda y derecha para <i>O. melania</i> , así como sus valores con la transformación logarítmica	37
5	Datos estadísticos para las longitudes de las alas izquierda y derecha de <i>O. leucorhoa</i> , así como sus valores con la transformación logarítmica	38
6	Datos estadísticos para las longitudes de las alas izquierda y derecha de O. microsoma, así como sus valores con la transformación logarítmica	40
7	Prueba Shapiro-Wilk, para comprobar el supuesto de normalidad de las longitudes alares de los tres grupos de especies del Océano Pacífico mexicano	41
8	Prueba de F, análisis de Varianza contrasta la hipótesis de igualdad	41
9	Comparando varianzas de las longitudes alares derechas e izquierdas de cada grupo de especies	41
10	Prueba de t pareada para las comparar las medias de las longitudes de cada especie	42

Lista de ilustraciones

llustración		página
1	Variables morfométricas	13
2	Variables morfométricas	14
3	Variables morfométricas	15

Las aves pelágicas, llamadas así por su distribución sobre la columna de agua del océano y que no está sobre la plataforma continental (Torchio, 1979), recorren enormes distancias, tanto en sus migraciones como en sus viajes para la búsqueda de alimento y llegada a los sitios de reproducción.

Por las distancias que recorren presentan estrategias de vuelo y diversas características aerodinámicas, como también diferencias en su morfología alar que les permite adaptarse al medio, desplazarse y obtener sus alimentos o poder llegar a sitios de anidación. A pesar de la importancia fundamental en su historia natural, no se ha caracterizado y comparado la variación de la morfología alar en aves marinas dentro de una misma especie, una familia o un orden.

Las habilidades de locomoción para la búsqueda de alimento y de migración en las aves han sido demostradas a través de la ecomorfología (Savile, 1957; Bock, 1994). Por ello, en este trabajo se analiza la variabilidad en la morfología alar de cuatro géneros del orden Procellariiformes; Calonectris, Bulwer, Puffinus y Ocenaodroma. Este orden, es uno de los principales órdenes taxonómicos de aves pelágicas de distribución mundial. También se aborda la posible existencia de asimetría entre ambas alas de 3 especies del género Oceanodroma, familia Hydrobatidae, mediante su análisis.

1.1 Ecomorfología y aerodinámica

La ecomorfología estudia las diferentes medidas anatómicas de los organismos adquiridas por procesos de selección natural, que les permiten adaptarse al medio en el que se desenvuelven y llevar acabo sus funciones biológicas satisfactoriamente, tales como: alimentación, reproducción y migración (en el caso de las aves), entre otras y se define como la relación entre la forma y el desempeño del organismo en el medio. Esta disciplina nos permite entender desde una perspectiva evolutiva del comportamiento, el desarrollo y el rendimiento de las especies conforme al concepto de selección natural sobre la variabilidad postulado por Darwin (Bock, 1994; Wainwright y Reilly, 1994).

El estudio de la morfología alar ofrece información del papel que desempeñan dentro de un gremio (grupo de especies que utilizan los mismos recursos de una manera similar, Sarrias *et al.*, 1996) y cómo las características del ala de la especie son adecuadas al medio, originándose así la diversidad ornitológica (Hertel y Ballance, 1999; Brewer y Hertel, 2007).

Las aves pelágicas tienen adaptaciones alares derivadas de procesos de selección que les permiten abarcar una distribución más amplia en el sistema oceánico. Por ejemplo, la aves terrestres de tamaño similar al de algunas aves pelágicas, tienen relaciones de aspecto (RA) (Fig.14) más bajos (Greenwalt, 1962) ya que no se enfrentan a los gradientes ambientales de los océanos, tales como salinidad, temperatura, corrientes oceánicas, velocidad de los vientos y grandes distancias migratorias a través de estos. Algunas de las aves pelágicas llegan a recorrer miles de kilómetros en busca de alimento, lo que supone un costo energético elevado o adaptaciones que permiten que el costo del vuelo sea menor al obtenido por los alimentos.

Para reducir el costo energético del vuelo, las aves con alta carga alar (Q) (il.2) utilizan estrategias como el planeo aprovechando las corrientes de viento para largas distancias de manera eficiente. Su función ecológica, como la alimentación, reproducción, y migración así como evitar a los depredadores, está correlacionadas con la forma, la envergadura del ala y el peso del ave (Spear y Ainley, 1997).

Las diferencias ecológicas permiten clasificar a las aves dentro de una escala espacial del sistema pelágico (Hertel y Ballance, 1999; Brewer y Hertel 2007; Spear y Ainley, 2007; González-Solís *et al.*, 2009), el cual cuenta con organismos que no están asociados a un sustrato, ya que se encuentran suspendidos en el agua y solo controlan su posición en la columna de agua; como el plancton, formas pelágicas que se mueven por acción del movimiento del agua y el necton, las cuales son formas pelágicas que pueden movilizarse grandes distancias por su capacidad de natación, como peces, crustáceos, cefalópodos, entre otros organismos (Torchio, 1979). Estos últimos constituye la principal fuente de

alimento para la mayoría de las aves pelágicas y están distribuidos de acuerdo a diferentes factores ambientales, como la temperatura del agua, la concentración de salinidad, etc. las cuales varían dependiendo de la latitud y profundidad. En este sentido, las especies de las familia Procellariidae que se distribuyen en el Océano Atlántico y en el Océano Mediterráneo, asi como las especies de las familias Hydrobatidae que se distribuyen en Océano Pacífico, han desarrollado morfologías alares especializadas para obtener su alimento en diversas condiciones ambientales propiciadas por las diferentes latitudes en las que se encuentran (Schereiber y Burger, 2002; Ainley *et al.*, 2005).

Las aves pelágicas dedican una parte considerable de su ciclo anual a la reproducción y crianza de los pollos, la cual realizan exclusivamente en islas e islotes. Ello implica recorrer enormes distancias entre las zonas de alimentación y crianza, dado que las colonias de cría pueden estar en zonas de baja productividad (Spear 2007).

Como consecuencia de esta forma de vida, principalmente pelágica, y la influencia de los gradientes ambientales, se propicia la segregación de las especies por medio de características como: diferentes capacidades de vuelo, búsqueda de alimento y la coexistencia con otras especies, el estado de dos o más especies que se encuentran en el mismo lugar al mismo tiempo, dando como resultado a una heterogeneidad de formas alares. Por ello, este estudio comprende algunas especies de la familia Procellariidae e Hydrobatidae, especies que anidan en dos continentes, el Europeo y América, para contrastar las formas alares y relacionarlas con sus estrategias de alimentación y migración (Holt, 2001; Spear y Ainley, 2007).

La teoría aerodinámica predice que una función importante de las alas de un ave en vuelo es contrarrestar la fuerza de gravedad con una fuerza de levante. Este equilibrio de fuerzas es determinado por el peso del ave y otras características como la carga alar y la relación de aspecto (li.2 y 3) (Yong y Moore, 1994; Pennycuick, 2008; De los Reyes, 2010).

Las aves pelágicas, en comparación con las del orden Passeriiforme, suelen tener alas más largas y delgadas que las aves terrestres de tamaño y masa similar con alas elípticas, lo cual les permiten maniobrar y aprovechar las corrientes de viento con un menor costo energético (Warham, 1977; De los Reyes, 2010). Debido a la diversidad de condiciones oceánicas entre el ecuador, los trópicos y las zonas templadas y frías es de esperar que haya diferencias en la distribución de aves pelágicas de acuerdo a su morfología alar. Las aves pelágicas con alas más largas y de mayor peso se distribuyen en ambientes tropicales, aprovechando así los vientos constantes y recorren grandes distancias en busca de alimento, ya que este se encuentra más disperso que en latitudes más altas. Estas características les permiten a las aves pelágicas ser eficientes en el medio (Spear y Ainley, 1998; Hertel y Ballance, 1999; Brewel y Hertel 2007).

Por el contrario, las aves con alas más pequeñas y de menor peso, se distribuyen en los gradientes polares, ya que se les facilita maniobrar exitosamente con vientos fuertes, aprovechando las presas que tienden a estar menos dispersas que en los trópicos (Spear y Ainley, 1998; Pennycuik, 2008).

El análisis de las características morfológicas de las alas (derecha e izquierda) de las aves, junto con su masa, nos permite entender mejor su ecología, así como su migración y distribución en los océanos (La Hoz, 2012). La gran variedad de especies de aves pelágicas reflejan las oportunidades evolutivas que existen en el medio marino. Entre las especies más abundantes de aves pelágicas, están las del Orden Procellariiforme.

1.3 Orden Procellariforme

El orden Procellariiforme comprende cuatro familias, Procellariidae (pardelas), Hydrobatidae (petreles), Diomedeidae (albatros) y Pelecanoididae (petreles buceadores). Las últimas dos familias no se tratarán en este trabajo. La veracidad filogenética de este orden ha sido cuestionada ya que algunos investigadores argumentan que no es un grupo monofilético. Sin embargo, en este trabajo se tomará como válida la clasificación de Peters, (1934, 1979) en Schreiber y Burger (2002), que se basa en la anatomía y no, en los análisis de DNA utilizados por Sibley y Ahlquist (1990) en Schreiber y Burger (2002). Las aves del orden Procellariformes poseen una característica distintiva: fosas nasales tubulares, localizada en la cabeza junto a la base del pico, cerca del nacimiento de las narinas. Estas fosas nasales les ayudan a mejorar su olfato y a la excreción de sal, por medio de la glándula de sal, expulsando gotas de soluciones de sal por los tubos nasales mientras vuelan. Se cree que estas fosas también les sirven para detectar los cambios de presión del aire como anemómetro (Hutchison y Wenzel, 1980) y así ajustar su velocidad de vuelo.

Las aves pelágicas tienen el plumaje resistente al agua, y en el orden Procellariiforme, no hay diferencias de coloración entre machos, hembras y volantones, excepto en los petreles gigantes (*Macronectes giganteus*) y las especies de la familia Diomedeidae (Löfgren, 1984). Muchas aves de este orden circundan la Antártida, permaneciendo en el cinturón de vientos del oeste y otras cruzan al hemisferio opuesto cuando migran (Löfgren, 1984).

Las dos grandes familias de este orden, Procellariidae e Hydrobatidae, presentan diferentes estrategias de vuelo como medidas de adaptación para alimentarse y reproducirse en zonas pelágicas tropicales y polares.

1.4 Familia Procellariidae del Océano Atlántico

Las especies de la familia Procellariidae tienen alas estrechas y de tamaño mediano a grande como las de *Puffinus boydi*, con un peso de 146 g y una envergadura de 62 cm y el de *Macronectes giganteus*, con un peso de 6000 g y una envergadura de hasta 2000 cm (González-Solís y Croxall, 2000; Schreiber y Burger, 2002). En general, los valores elevados de relación de aspecto (AR) (iI.3), alas largas y puntiagudas, les permite aprovechar las corrientes de viento para su desplazamiento y alimentación (Warham, 1977). La familia Procellariidae se distribuye ampliamente y comprende 79 especies de petreles. Las especies de esta familia pueden caminar bien en tierra firme ya que sus patas no están fuera de centro como en la familia Hydrobatidae, lo que les facilita comer desperdicios de peces en tierra e incluso pollos de otras especies de aves marinas. Su dieta también incluye percebes, anfípodos, peces vivos y desperdicios de barcos pesqueros (Löfgren, 1984). Las especies de la familia Procellariiidae que se incluyen en este trabajo anidan en el archipiélago de Cabo Verde, como las especies del género Calonectris, que se distribuyen en el Océano Atlántico circundantes a las aguas de la Macronesia: como *Calonectris edwardsii*, y dos subespecies, diferenciadas genéticamente en el 2009 por Gómez-Díaz *et.al., Calonectris ed. diomedea,* distribuida principalmente en el Mediterráneo, al sur de Europa y *Calonectris ed. borealis* distribuida en el Atlántico, al noroeste de África (Gómez-Díaz *et al.,* 2009).

La especie *C. edwardsii* es considerada especie endémica del archipiélago de Cabo Vede (Reyes-González y González-Solís, 2011) asi como *Puffinus boydi, Bulweria bulwerii* y una especie de la familia Hydrobatidae, *Oceanodroma castro,* que también se distribuye en las islas Azores, Madeira, Cabo Verde y Canarias. Esta diversidad de especies implica una variación en tamaños y morfologías anatómicas que les permiten tener diferentes nichos disponibles por medio de diferentes estrategias de alimentación y vuelo, coexistiendo entre ellas sin mayor competencia (Warham, 1977; Bried, 2005).

Estas especies se distribuyen desde el océano Atlántico tropical del continente Africano hasta las latitudes polares del Océano Atlántico Sur del continente Americano (Spear y Ainley, 1998). Por sus hábitos pelágicos y su distribución se les asocia con una alta relación de aspecto (RA).

1.4 Familia Hydrobatidae del Océano Pacífico

La familia Hydrobatidae se conforma por 21 especies de ocho géneros de petreles tormenta. Algunas de estas especies anidan en gran parte de la costa oeste del Pacífico mexicano, por ejemplo: la Isla San Benito, Baja California Norte.

Uno de los ocho géneros dentro de la familia Hydrobatidae es Oceanodroma, el cual comprende especies hermanas, que coexisten en la misma zona originadas por aislamiento reproductivo, como *O. leucrhoa, O. melania* y *O. microsoma*. Estas especies son difíciles de diferenciar en mar abierto, ya que en su distribución y morfología son

similares (Crossin en King, 1974). Otra especie de este género es *O. castro* pero se localiza en el Océano Atlántico Africano, llegando a anidar en el archipiélago de Cabo Verde (Warham, 1977; Friesen *et al.*, 2007).

Esta familia es conocida como los petreles tormenta (*storm-petrels*) por su estrategia de alimentación: mientras se sostienen con sus alas al ras de la superficie marina, aprovechando los vientos, utilizan sus patas para deslizarse y poder alimentarse en superficie, de forma similar a "San Pedro, caminante sobre el agua" comportamiento descrito por Erickson (1955) y Withers (1979) y que da origen al nombre de Petrel.

Para lograr este comportamiento, estas especies tienden a tener alas menos largas y más puntiagudas en comparación con la familia Procellariidae, lo que les brinda un soporte a contraviento permaneciendo al ras del océano para de esta manera alimentarse. También cuentan con mayor maniobrabilidad por periodos de vuelos más cortos y utilizan menos el planeo, lo que tiene un costo energético mayor (Greenewalt, 1975).

1.5 Asimetría alar de la familia Hydrobatidae

Cuando se hacen estudios de ecología o costo de vuelo se supone, sin un soporte de mediciones o estadístico, que todas las aves presentan una morfología alar simétrica. Sin embargo, no existen muchos estudios respecto a la simetría alar.

Adrian Thomas (1993), propone que la asimetría incrementa el costo de vuelo y el desempeño del ave, ocasionando que el ave desarrolle una forma de compensación. Este trabajo incluye el estudio de la asimetría entre ambas alas de las especies del género *Oceanodroma* del océano Pacífico, para entender sus estrategias de vuelo y como les pueden afectar las diversas presiones de vientos a las que se enfrentan, así como los gradientes ambientales, en su asimetría alar.

La asimetría biológica es la diferencia en la morfología de las partes supuestamente iguales de un organismo, partiendo de un eje central, una distribución no equivalente de las partes repetidas del cuerpo. Existen diferentes grados de asimetría que nos ayudan a explicar cómo está relacionada con el concepto de la estabilidad durante el desarrollo de un organismo que denota el desarrollo constante de un genotipo, bajo ciertas condiciones ambientales (Moller y Awaddle, 1997).

Existen tres tipos de asimetría: asimetría fluctuante (AF), asimetría direccional y antisimetria. La asimetría fluctuante (AF) es una asimetría sutil causada por la incapacidad de que un organismo desarrolle ambos lados (derecho e izquierdo, D-I) de manera idéntica. Sirve como indicador de estrés genético y ambiental y puede ser causada por temperaturas elevadas, fuentes de alimento escasas, ruido excesivo o contaminación por químicos, así como otros factores, suficientes para someter a los organismos a un desarrollo embrionario inestable donde la vulnerabilidad a ser afectado por algún factor ambiental es alta (Palmer, 1994; Cuervo, 2000). Sin embargo, las diferencias que se presentan son tan pequeñas que su descripción puede verse influenciada por errores sistemáticos de medición. Para ello son necesarios los análisis de variaciones morfométricas que permiten determinarla. La asimetría direccional y la antisimetría a diferencia de la AF, son asimetrías heredables genéticamente con el fin de proporcionar una mejor adaptabilidad al medio (Moller, 1995; Moller y Swaddle, 1997; Cuervo 2000).

La antisimetría presenta la diferencia morfológica entre lados, pero la variación es al azar, como en los cangrejos del género *Uca*, que al llegar a la madurez desarrollan una tenaza más grande que la otra.

La asimetría direccional consta de una variación morfológica que se presenta constantemente de un lado del organismo. Esta asimetría se caracteriza porque se puede demostrar que no es azarosa. Ejemplos de asimetría direccional se puede encontrar en algunas colas de aves como en *Fregata magnificens* (Ventura, 1962; González y de la Cueva, 2012) y en el pico del chorlito perteneciente a la familia Charadiidae (*Anarhynchus frontalis*) que presenta una desviación de 12° aproximadamente hacia el lado derecho, utilizándolo para voltear las piedras en busca

de alimento, asi como en los oídos de algunas especies del orden Strigiformnes como *Tyto alba* y *Aegolius funereus* lo cual les ayuda a escuchar con precisión el sonido desde una dirección horizontal sin inclinar la cabeza (Knudsen y Konishi, 1979; Neville, 1976 citado en Moller y Swaddle, 1997).

Según Palmer y Strobeck (1986), la asimetría es un factor natural presente en diversos organismos, por lo que se analizó la longitud de ambas alas de las especies del género *Oceanodroma* que anidan en el Pacífico Norte mexicano, para determinar la presencia de asimetría y tratar de atribuir una causa a esta, ya sea que se trate de asimetría fluctuante, direccional o antisimetría.

1.6 Justificación

Es importante estudiar la morfología, variabilidad y asimetría alar de las aves pelágicas para entender la ecología y los procesos adaptativos de estas aves. Estas son particularmente difíciles de estudiar ya que se requiere pasar largos periodos de tiempo en embarcaciones o esperar la temporada de reproducción y crianza para hacer un muestreo nocturno en tierra firme, ya que sólo regresan a los nidos después de sus viajes de alimentación después de la puesta del sol. Dadas estas circunstancias de muestreo, existe información escasa sobre su ecomorfología. La asimetría alar no ha sido considerada importante en la ecología de estas aves y la información es casi inexistente.

Este trabajo aporta información sistemática categorizada sobre el tamaño, forma alar y el diseño funcional y ecológico de como las aves pelágicas se comportan durante su vuelo. Al calcular la carga alar (Q, N/m^2) y la RA (un índice de la proporción alar) de especies selectas de las familias Procellariidae e Hydrobatidae con el fin de entender su ecología y sus procesos adaptativos desde un punto de vista aerodinámico. Así como obtener información sobre la asimetría alar (Thomas, 1993) que genera un efecto en la aerodinámica del ave, ocasionando una diferencia de costo energético entre ambas alas y la cola de las aves (González Jaramillo y de la Cueva, 2012).

Los estudios de Thomas (1993) indican que la diferencia de costo energético por asimetría alar es mayor que el generado por asimetría en la cola del ave. Por ello, el estudio de la asimetría para entender el costo que genera la asimetría en la aerodinámica del vuelo de las aves es importante pudiendo ser explicadas por selección natural de eficiencia de aerodinámica generada por presiones selectivas como pudieran ser los vientos dominantes y el sentido de circulación atmosférica.

Este trabajo contribuye al conocimiento de la ecomorfología y las interacciones de aves marinas de diferentes latitudes, haciendo comparaciones morfológicas alares entre las familias Procellaridae e Hydrobatidae, así como de la asimetría alar de las especies de la familia Hydrobatidae con el fin de analizar la diferencia de costo energético que esto genera, pudiendo ser explicada por selección natural y presiones selectivas como las fuerza de los vientos.

1.7 Hipótesis

- a) El tamaño y la distribución pelágica de las especies de las familias *Procellariidae* e *Hydrobatidae* están asociadas a un gradiente según el tamaño, la Q, la RA, y a la distribución pelágica.
- b) Hay diferencias en la varianza de la media longitudinal de las alas derechas e izquierdas de las especies del género *Oceanodroma*.

1.8 Objetivo general 1

Determinar la morfología alar de cuatro géneros de Procellariiformes del Océano Atlántico y Océano Pacífico, para asociarlas con su distribución en la escala espacial del sistema pelágico.

Objetivos específicos

- Comparar el tamaño de los cuatro géneros de Procellariformes con relación a la masa y la envergadura.
- Comparar la morfología alar calculando Q y RA, de los cuatro géneros de Procellariformes y asociarlos con las latitudes a las que se distribuyen, Océano Atlántico y Océano Pacífico.
- 3. Entender el papel que juega la ecomorfología alar en la distribución dentro de la escala espacial del sistema pelágico.

1.8.1 Objetivo general 2

Determinar la asimetría y tipo de asimetría sobre diferencias en la varianza de la longitud de la media de ambas alas de las especies del género Oceanodroma que anidan en el Pacífico mexicano y asociarlo con el costo energético de vuelo como una posible adaptación originada por presiones selectivas.

Objetivos específicos

- 1. Comparar las varianzas de las medias de la longitud alar de las alas derechas e izquierdas intraespecíficas de las especies del Océano Pacífico.
- Determinar el momento de carga alar ajustado (MQa) para observar las diferencias de costo energético requeridas por ambas alas.

Para determinar la morfología alar, se tomaron en cuenta las siguientes variables morfométricas:

Ilustración 1. Variables morfométricas

Envergadura (B) (wing span, m): la envergadura se mide con las alas completamente extendidas y de la manera más natural posible. Y se define como la distancia que hay de una punta del ala hacia la otra punta del ala del ave y es la variable morfológica más importante para calcular el costo de vuelo.



Figura 1. Wingspan = envergadura, chord = cuerda, wingarea= área alar. Imagen modificada de Pennycuick, 2008.

Área alar parcial (partial wing area): Es el área de un ala proyectada sobre una superficie plana, medida en m².

Área alar tota (wing area): es el área de ambas alas proyectadas sobre una superficie plana (dos veces el área parcial más la superficie del torso del ave) medida en m² y se define como la superficie que soporta el peso del ave cuando está en vuelo.

Caja de raíz (Root box): Es la distancia medida en metros (m)² entre la base del ala (arbitrary wing root line) hacia la otra base del ala, encuadrando al torso del ave atravesado por una línea central que va en dirección del hueso de la columna.



Figura 2. Root box = caja de raíz que es toda el área del torso incluyendo la del otro lado que está dividida por la línea central, centre line = línea central que pasa por el hueso de la espalda de ave, root chord = caja de la cuerda que es la longitud de la caja y partial wing area = área parcial más la otra área parcial de la otra ala y el área de la caja de raíz completa da el área total. Imagen modificada de Pennycuick (2008).

La carga alar (Q): se define como la relación entre el peso del ave (masa*9.8ms⁻²) entre el área total de las alas (m)² incluyendo el torso del ave. Sus unidades son N·m⁻².

 $Carga \ alar \ (Q) = rac{peso}{area \ total}$

La medida de la carga alar, demuestra la clave de éxito del vuelo del ave tomando en cuenta la sustentación alas-cuerpo e indica si el vuelo es económico energéticamente o lleva acabo vuelos de baja velocidad permitiéndole recorrer grandes o menores distancias.

Momento de carga alar ajustado (MQa): es una medida que nosotros modificamos a partir de MQ (momento de carga alar), y se define como la relación entre la fuerza de sustentación y el brazo de palanca por envergadura al cuadrado. Sin embargo, nosotros consideramos la longitud por ala (D-I) en sustitución de la envergadura al cuadrado, para calcular el rendimiento de cada ala.

Momento de carga alar ajustada (MQa) = $\frac{carga alar}{longitud del ala}$

Sirve para estimar el costo energético del aleteo alar. Valores bajos indican que el aleteo no es costoso y no ejerce grandes tensiones sobre la estructura alar. Se mide en N·m⁻³.

Relación de aspecto: es representada por RA, y se define como la envergadura al cuadrado, sobre el área total de las alas incluyendo el torso del ave.

Relacion de aspecto (RA) =
$$\frac{(envergadura)^2}{area total}$$

Esta relación mide el grado de sustentación relativa y la capacidad de desarrollar potencia durante el vuelo y si la maniobrabilidad aérea es de alto o bajo costo. Es fundamental para entender las adaptaciones de las aves.

Cuerda media (cm): Es la relación del ala (oscilación) a la envergadura (B) del ave medida en centímetros (cm). Es la distancia que hay desde la base del ala hasta la punta de esta y se mide en dirección del flujo del aire.

$$Cuerda media (cm) = \frac{\acute{a}rea}{envergadura(B)}$$

La cuerda media sirve para diferenciar los tipos de formas alares: rectas, para planeo, en forma de flecha, de media luna, etc. e indica el tipo de maniobrabilidad del ave (Pennycuick, 2008; Croxall, 1987; Savile, 1957).

2.1 Área de estudio

La colecta de datos para la latitud 15°N del Océano Atlántico, se llevó acabo en el archipiélago de Cabo Verde (por el Dr. Jacob González Solís y su equipo) donde anidan las especies de la familia Procellariidae (Fig.3). Este archipiélago se localiza a 455 km de la costa de Senegal, África, entre el Trópico de Cáncer y el Ecuador (14°50′-17°20N y 22°40′-25°30′O). En esa zona también se encuentran los archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes y Canaria. Estos complejos insulares tienen un origen magmático y oceánico, por lo que están formadas principalmente por rocas volcánicas. La ubicación de estos complejos insulares genera discusión ya que no es sencillo delimitarlos biogeográficamente, ya que se localizan en la zona Atlántico-Mediterránea, abarcando también la región senegalesa (Atlántico oriental tropical) (Spalding *et al.*, 2007; Entrambasaguas, 2008). Esta ubicación hace que el complejo insular reciba las corrientes de Canarias y de Guinea, corrientes ricas en nutrientes que refrescan las islas de Cabo Verde, propicias para albergar una gran diversidad de especies de aves marinas como las que se presentan en este trabajo: *Calonectris edwardsii, C.d. diomedea, C. d.borealis, Puffinus boydi, Bulweria bulwerii* y *Oceanodroma castro* (Tosco, 2005).



Figura 3. Localización de las islas de Cabo Verde, Canarias, Azores y Madeira, archipiélagos que se distribuyen en aguas del océano Atlántico y que conforman la región conocida como Macronesia. Mapa tomado y modificado de Gómez y González (2007).

La colecta de datos para la latitud 30°N del Océano Pacífico, se llevó acabo a 66 km de la costa Oeste de la Península de Baja California, México. En este lugar se localizan las islas San Benito (28.30 N, 115.57 W) al sureste de la corriente de California (Fig.4). Este complejo insular está conformado por tres islas, San Benito Oeste, San Benito Medio y San Benito Este, encontradas a 5 km de la Isla de Cedros (Junak y Philbrick, 2000). Esta zona rica en nutrientes es bañada por la corriente de California con eventos periódicos de surgencias (Wolf *et al.,* 2005). La isla en la que se llevó a cabo el muestreo de la familia Hydrobatidae fue en la isla Oeste, ya que cuenta con una considerable cantidad de cavidades rocosas, favorecidas por el tipo de suelo (Wolf *et al.,* 2005).



Figura 4. Localización de la Isla San Benito en Baja California Norte, México. Mapa tomado y modificado de Wolf et al., (2005).

2.2 Trabajo de campo

Para estudiar las aves del Atlántico de la familia Procellariidae, se acudió a la Universidad de Barcelona, España donde el equipo del Dr. Jacob González-Solís, del Departamento de Biología Animal (Vertebrados) proporcionó 800 dibujos alares de los años 2006 y del periodo 2009-2014 a los cuales se les tomó fotografías, para hacer una comparación de las morfologías alares y asociarlas con su distribución pelágica.

Las especies consideradas son las que anidan en las islas de aguas macaronésicas: *Calonectris borealis, C. diomedae, C. edwardsii, Puffinus boydii, Bulwer bulwerii* además de *Oceanodroma castro,* la especie de la familia Hydrobatidae que anida en las islas que se localizan en estas aguas. Las fotografías de los dibujos alares fueron tomadas bajo condiciones estandarizadas en el laboratorio, con una cámara NIKON D200 (Japón) fijada en un tripie mini repro de 70cm de longitud (Industria Fotogénica Firenze, Italia) sobre una base en la cual se colocó la cinta métrica utilizada anteriormente para trabajarlas y calibrarlas en el programa Photoshop V6.



Figura 5. Fotografía del dibujo alar de *Calonectris borealis*, perteneciente a la colonia de cría de Veneguera (isla de Gran Canaria), parte del archipiélago de las islas Canarias.

Las medidas morfométricas fueron tomadas con el programa Photoshop V6 y complementadas por las medidas tomadas en campo previamente por el equipo de trabajo de vertebrados de la Universidad de Barcelona. Las medidas tomadas por el

programa fueron: (1) longitud del ala derecha (de la punta a la base del ala), (2) longitud de la base del ala, (3) área parcial (Fig.8). También se verificó la envergadura tomada en campo, previamente, asi como el como el peso, para poder calcular: la longitud del esternón, la caja de raíz, el área total y la carga alar (Q).

Para el muestreo de la Isla San Benito Oeste, en Baja California México de las especies de la familia Hydrobatidae se llevaron a cabo dos salidas al campo. El primer muestreo se llevó acabo del 5 al 8 de noviembre de 2013, donde se colectaron un total de 20 aves del género Oceanodroma. El siguiente muestreo se realizó del 9 al 11 de junio de 2014, donde se colectaron un total de 49 aves del mismo género. Para la captura de las aves se colocaron dos redes de niebla por cada noche de muestreo. Las redes se colocaron durante la tarde y permanecieron inactivas (redes cerradas) hasta las 20:00 horas en invierno y hasta las 19:30 horas en primavera. Cuando el sol descendía las redes se activaban (redes abiertas) esta hora coincide con la a llegada de los petreles de sus sitios de alimentación a los nidos. Las cuatro noches de trabajo en invierno se finalizaron entre la 1:00 y las 2:00 horas. En primavera se muestrearon tres noches finalizándose entre las 12:00 y 1:00 horas. Se obtuvieron en el orden presentado los siguientes datos de las aves capturadas: (1) el peso (q) por individuo, obtenido con una báscula electrónica marca Acculab GSI-2001 (EUA). Para ello, a cada ave capturada se le colocó dentro de una bolsa de manta, inmovilizándola para evitar que se lastimara, (2) la envergadura (cm) medida con una cinta métrica, (3) tres fotografías de las alas por individuo con una cámara EOS50 CANON (Japón). Las fotografías se utilizaron para su análisis digital posterior. Al final del proceso, cada ave fue marcada y liberada.

Posteriormente, las fotografías digitales fueron calibradas en el programa Photoshop V6 y por ave se registró: la longitud de cada ala (derecha e izquierda, de la punta a la base del ala), la longitud de la base del ala y el área parcial (Fig.8). Además se verificó la envergadura tomada en campo, para calcular: la longitud del esternón, caja de raíz y área total incluyendo torso.

Todo lo anterior se realizó siguiendo los métodos y recomendaciones descritas por Warham (1977), Brewer y Hertel (2007), Pennycuick (2008) y La Hoz (2012). El uso del programa Photoshop V6 permitió corregir los posibles errores de medición en el campo, ya que el manejo de ejemplares vivos suele ser difícil y pueden ocurrir errores de medición en la toma de los datos morfométricos. Estas correcciones fueron posibles por medio de una repetición de tres veces por medida para cada fotografía.

Las medidas morfométricas obtenidas de las dos familias trabajadas, se utilizaron para calcular la relación de aspecto, RA, carga alar, Q y el momento de carga alar MQa (ajustado para cada ala) (il.2 y 3). MQa se calculó para las especies *Oceanodroma* del Pacífico mexicano, para buscar la existencia de diferencias energéticas requeridas para la sustentación del ave comparándolo entre ambas longitudes de las alas.



Figura 6. Procedimiento de trabajo en campo, colecta y toma de medidas. Fotografías tomadas por el Dr. Horacio de la Cueva y Eulogio López (CICESE).


Figura 7. Procedimiento de trabajo en campo, toma de fotografías para la digitalización en Photoshop V6. Fotografías tomadas por el Dr. Horacio de la Cueva y Eulogio López (CICESE).



Figura 8. Mediciones del largo parcial del ala (de la raíz a la punta), el área parcial del ala (de la raíz a la punta), el largo del ala (del esternón a la punta), la raíz de caja y la cuerda, medidas tomadas con Photoshop V6 (imagen tomada en campo por el Dr. Horacio de la Cueva).

2.3 Análisis de datos

2.3.1 Morfología aerodinámica

Para determinar el tamaño de cada individuo, se realizó un gráfico de dispersión de masa y envergadura y para las mediciones de longitud alar se realizó un gráfico de dispersión de Q y RA, se incluyeron las seis especies que se localizan frente a las costas del Océano atlántico Norte, frente a África, más las tres especies del Océano Pacífico mexicano, frente a México, así como la determinación de Q y RA por medio de las ecuaciones correspondientes y la digitalización ilustrativa de los dibujos alares de las especies del Océano Atlántico por longitud alar por medio del programa Photoshop V6.

Se realizó un análisis de componentes principales para las nueve especies del orden Procellariidae trabajadas en este estudio.

La longitud del ala derecha y del ala izquierda, de las especies del género Oceanodroma, de la Isla San Benito, se determinaron por medio del programa Photoshop V6. Todos los análisis estadísticos de realizaron con el programa RStudio (2013).

Se realizó un gráfico de cajas de las longitudes alares por cada grupo de las tres especies del género Oceanodroma del Océano Pacífico, asi como el análisis de los estadísticos de varianza, desviación estándar y la media.

Así como la prueba de Shapiro-Wilk para normalidad, una prueba *F* para cada grupo, comparando las varianzas de las longitudes de las alas derechas e izquierdas (α =0.05), un gráfico de comparación de las varianzas de las alas D-I de los tres grupos de especies de *Oceanodroma* del Océano Pacífico mexicano.

Una prueba de *t* pareada para comparar las medias de las longitudes de las alas derechas e izquierdas (α =0.05).

Y se calcularon las diferencias de costo energético de las alas derechas e izquierdas de cada especie de *Oceanodorma* del Océano Pacifico mexicano por medio de un gráfico

de dispersión, para observar las diferencias en longitudes alares D-I y su efecto en el MQa, asi como un gráfico de dispersión general de Q y MQa.

Todos los resultados de las ecuaciones de RA, Q y MQa, se obtuvieron en Microsoft Excel (2010), por individuo, y se procesaron en el programa R (2010).

4.1 Tamaños de los cuatro géneros de Procellariiformes

Se encontró que los tamaños de las especies estudiadas presentan una aproximada distribución por tamaños (Fig.9 y 10). Las especies C.d. borealis y C.d. diomedea son muy similares en tamaño, observándose un claro traslape de tamaños en la gráfica de dispersión, sin embargo la masa promedio de C.d. borealis es ligeramente mayor a las de C.d. diomedea con un promedio de 750.1 g siendo para C.d. diomedea una masa de 743.3g. Sin embargo en envergadura, C.d. borealis es menor en promedio con 124.90 cm, que C.d. diomedea, con 127 cm. Seguidas en tamaño por C.edwardsii con una masa de 440.39g y una envergadura de 109.01cm. Aunque en orden descendente sigue *B. bulwerii*, que presenta una masa en promedio de 111.3g menor que *Puffinus boydi,* con una masa de 146.7g, la envergadura de *B. bulwerii* es mayor en promedio, 67.1cm, que la de *P. boydi*, con un promedio de 62.47. Por último las cuatro especies del género Oceanodroma, presentan los menores tamaños, O. melania del Océano Pacífico con una masa promedio de 62.5g y una envergadura promedio de 50.2cm, seguida por la especie O. castro del Océano Atlántico con una masa promedio de 49g y una envergadura 47.9cm, traslapándose con la especie del Océano Pacífico O. leucorhoa con una masa de 37.1g y una envergadura de 44.5cm. Y como la especie de menor tamaño, O. microsoma, del Océano Pacífico, con una masa promedio de 21.84g y una envergadura promedio de 35.9cm. Estos resultados son similares a los de González-Solís y Croxall (2000), Schreiber y Burger (2002) y Calder (1996).



Figura 9. Distribución de las nueve especies: O. melania, O. leucorhoa, O. microsoma, O. castro, B.bulwerii, P.boydi, C.edwardsii, C.d.diomedea y C.d. borealis, con relación a su masa en g y envergadura en cm, las especies presentan una distribución con relación a sus tamaños.

Los dibujos alares digitalizados a escala muestran una relación en proporción a los resultados de la gráfica anterior (Fig.10) ya que se muestra la longitud de cala ala derecha por tamaños y en el orden por tamaños de las especies de la gráfica anterior.



Figura 10. Dibujos alares trabajados de las especies del Atlántico y sus longitudes alares en cm. Proporciones longitudinales con relación a las especies y su tipo de distribución.

4.2 Morfología alar los cuatro géneros de Procellariformes

Se encontró que las especies se agrupan en tres grandes grupos de acuerdo a su Q y su RA, siguiendo un patrón de distribución similar al de la gráfica por tamaños, sin embargo en la Fig.11 se pueden diferenciar como la medidas morfológicas alares agrupan al género Calonectris en el círculo rojo, presentando los mayores tamaños tanto en masa, envergadura, como en Q y RA (Fig.11). Seguido por la agrupación del círculo verde donde se agrupan al género Puffinus, Bulwer y Oceanodroma del Océano Atlántico. La última agrupación representada por el círculo azul pertenece al género Oceanodroma que se localiza en el Océano Pacífico, representando los menores tamaños tanto en masa como en envergadura, Q y RA.



Figura 11. Distribución de las nueve especies agrupadas por Q que es el peso el ave (masa*9. $8ms^{-2}$) entre el área total (m)² incluyendo el torso del ave, y sus unidades son N·m⁻² con relación a su relación de aspecto (RA) que es la distancia de la punta de un ala a la otra (envergadura) al cuadrado, sobre el área total de las alas incluyendo el torso del ave y la latitud en la que se distribuyen.

Los valores de Q y RA se observan (Tab.1) de acuerdo a la latitud a las que se distribuyen las especies. Las especies con mayores Q y RA, las del género Calonectris, realizan grandes migraciones, principalmente transecuatoriales, desde las aguas macronesicas del Océano Atlántico, hasta las aguas de Brasil y Argentina. Seguidas por las especies también Atlánticas: *P.boydi y B.bulwerii* y en menor tamaño *O.castro*. Las especies del Pacífico mexicano, *O.melania, O.leucorhoa* y la especie de menor tamaño *O.microsoma*, presenta las menores Q y RA. Estos resultados apoyan el estudio realizado por Spear y Ainley (1998).

Tabla 1. Valores de Q N/m⁻² y de RA para todas las especies

Tromedios		
	Q N/m ⁻ ²	RA
Especies		
C.d.borealis	5.9	12.5
C.d.diomedae	5.6	12.3
C.edwardsii	4.8	12.5
P.boydii	3.9	10.7
B.bulwerii	2.6	11.7
O.castro	2.1	10.2
O.melania	2.1	8.5
O.leucorhoa	1.5	7.9
O.microsoma	1.3	8.0

Promedios

4.2.1 Correlación de las variables morfológicas alares de los cuatro géneros de Procellariformes

El análisis de componentes principales muestra que las especies se dividen de acuerdo al componente principal uno y dos que son los más representativos que arrojo el análisis. Separando a las especies en dos grupos representados por dos cuadros (Fig.12). En el primer grupo se observan a las especies del género Calonectris, que son las especies de mayor tamaño, Q y RA, el segundo grupo que son las especies de menor tamaño, Q y RA está conformado por las especies *B.bulwerii, P. boydi, O.castro, O.melania, O. leucorhoa y O. microsoma.* El componente 1 explica el 85% de la varianza, mientras que todos los demas componentes explican <0.07%. Juntos conforma una porción acumulativa de 1 (Tab.2). Este análisis muestra que la variable longitud depende del tamaño del ave, y el componente dos nos indica que la masa esta correlacionada negativamente con la relación de aspecto, lo que indica que a menor masa, mayor relación de aspecto, en el componente tres a mayor área parcial, menor carga alar, por último en el componente cuatro, a mayor masa, menor longitud alar y en el componente cinco, a mayor longitud del ala menor área parcial (Tab.3). Este análisis apoya el trabajo de Warham (1977) y Hertel y Ballance (1999).



Figura 12. Gráfico de componentes principales, se observa claramente como las especies se dividen en dos agrupaciones. La primera agrupación, del lado izquierdo, está compuesta por las especies de mayor tamaño, Q N/m⁻² y RA y la segunda agrupación conformada por *P. boydi, B. bulwerii, O.castro, O.melania, O.leucorhoa y O.microsoma,* especies de menor tamaño, Q N/m⁻² y RA.

Tabla 2. Datos estadísticos de los componentes longitud alar, área parcial, masa, carga alar (Q) y relación de aspecto (RA).

	comp. 1	comp. 2	comp. 3	comp. 4	comp. 5
Desviación estandar	2.068282	0.6119601	0.5630659	0.16706796	0.05250458
Proporcion de la	0.855558	0.074899	0.0634086	0.00558234	0.00055134
varianza					
Proporcion	0.8555586	0.93045766	0.99386631	0.99944865	1
acumulativa					

Tabla 3. Componentes principales para los parámetros longitud alar, área parcial, masa, carga alar (Q) y relación de aspecto (RA).

	comp. 1	comp. 2	comp. 3	comp. 4	comp. 5
Longitud alar cm	-0.472		0.342	-0.497	0.638
Área parcial cm ²	-0.466	-0.265	0.367	-0.205	-0.732
masa g	-0.471	-0.284		0.805	0.21
Carga alar N/m⁻²	-0.419	-0.169	-0.863	-0.224	
Relación de aspecto	-0.403	0.903		0.11	-0.104

4.2.2 Distribución dentro de la escala espacial del sistema pelágico y el comportamiento migratorio

La Q y la RA de las especies, presentan un relación con su tipo de migración de acuerdo con nuestros resultados y los de González-Solís *et. al* 2007, así como su comportamiento alimenticio, indicando que las aves mayores pueden elevarse a mayores distancias permitiéndoles alimentarse de presas que se localizan al fondo del océano, contrario a esto, las aves de menor tamaño se alimentan de presas que encuentran en el superficie del océano, proponiendo un índice pelágico de distribución con relación a la Q y la RA, del cual se requieren estudios complementarios, apoyados en el estudio de Löfgren, (1984) (Fig.13).



Figura 13. Imágenes tomadas de Löfgren, 1984, en la primera imagen observamos como las pardelas, entre otras especies, tienden a alcanzar mayor altitud para poder alimentarse, en contraste con los petreles que son de menor tamaño que se alimentan únicamente de la superficie del océano. En la segunda imagen se observa claramente como algunas utilizan métodos de nado como las pardelas de menos tamaño, otros de sostén al ras del océano como los petreles, otros de buceo profundo, como los pingüinos, y otros de buceo moderado como los bobos o aves tropicales (a la derecha superior de la imagen).

La distribución de los datos de las longitudes alares de *O.melania* indica que en las alas derechas, la distancia entre la mediana y los cuartiles no es la misma, lo que nos indica que la distribución de los datos es asimétrica. De igual manera, para las alas izquierdas, la distancia entre la mediana y los cuartiles es diferente. El rango de los valores mínimos y máximos son menores en las alas derechas por lo que hay menos variabilidad en las alas derechas comparadas con las alas izquierdas. Se observan cuatro valores atípicos para las alas derechas y uno para las alas izquierdas (Fig. 14).

La desviación estándar y la varianza, son aproximadamente iguales aunque la varianza de la media no tiene un valor de p > 0.05 significativo y la media de las longitudes alares es casi igual para ambos lados. Para los valores logarítmicos, disminuye la varianza y se presentan los mismos patrones (Tab.4).



Figura 14. Gráfico de cajas en el que se presentan la distribución de las longitudes alares derechas e izquierdas en cm para la especie *O. melania*, la mediana representa el 50% de los datos y el cuartil derecho e izquierdo el 25% de los datos.

	Longitud	log	Longitud	log
Estadísticos	izquierda		derecha	
σ	2.10	0.0420	2.42	0.0487
σ²	4.40	0.0018	5.87	0.0024
x	22.33	1.35	22.28	1.35

Tabla 4. Datos estadísticos para las longitudes de las alas izquierda y derecha para *O. melania*, así como sus valores con la transformación logarítmica.

En la figura 15 se observa la distribución de las longitudes alares para *O. leucorhoa* donde se muestra que para las alas derechas, la distancia entre la mediana y los cuartiles, es diferente, así como para las alas izquierdas, esto nos indica que la distribución de los datos es asimétrica, además, el efecto plegado en los extremos de la parte inferior del cuartil izquierdo, indica que el tamaño de la muestra es pequeña. El rango de los valores mínimo y máximo es menor para las alas derechas que para las alas izquierdas, presentando una distribución asimétrica en los datos con respecto unas de las otras. Por último se observan dos puntos extremos en el caso de las alas derechas. Estas diferencias de distribución en los datos, demuestran que las longitudes de las alas izquierdas son más variables en comparación con las alas derechas (Fig. 15).

La desviación estándar es aproximadamente igual para ambos lados de longitud alar así como la media, los valores de la varianza aunque el valor de p > 0.05 no es significativo (Tab.5) se muestran diferencias en la gráfica de cajas (Fig.15). Los valores de logaritmo muestran que la desviación estándar difiere un poco para ambos grupos, pero la varianza es la misma para ambos grupos y la media es aproximadamente igual para ambos lados de longitud alar (Tab.5).



Figura 15. Gráfico de cajas en el que se presentan la distribución de las longitudes alares derechas e izquierdas en cm para la especie *O. leucorhoa,* la mediana representa el 50% de los datos y el cuartil derecho e izquierdo el 25% de los datos

-	Longitud	log	Longitud	log
Estadísticos	izquierda		derecha	
σ	1.36	0.0290	1.29	0.0274
σ²	1.85	0.0008	1.67	0.0008
x	20.16	1.304	20	1.301

Tabla 5. Datos estadísticos para las longitudes de las alas izquierda y derecha de *O. leucorhoa*, así como sus valores con la transformación logarítmica.

En la figura 16 se presenta la distribución de las longitudes alares (cm) de *O. microsoma*. Para las alas derechas, la distancia entre la mediana y los cuartiles es aproximadamente la misma, pero para las alas izquierdas se observa que la distancia entre la mediana y los cuartiles no es la misma, lo que nos indica que la distribución de los datos es asimétrica, así como el rango de los valores mínimos y máximos que son mayores para las alas izquierdas. La distribución de los datos es asimétrica aun que el valor de p > 0.05 no sea estadísticamente significativo. Por último se observa un punto extremo o valor atípico, en el caso de las alas derechas. Las diferencias de distribución en los datos, demuestran que las longitudes de las alas izquierdas son más variable que las alas derechas.

La desviación estándar, la varianza y la media de las longitudes de las alas izquierda y derecha, son aproximadamente iguales para ambos lados de la longitud alar, aunque la varianza de la media no tiene un valor de p > 0.05 significativo. Para los valores de logaritmo se muestra que difieren un poco más para ambos grupos, asi como para la varianza y la media, resultando mayores los valores para el grupo de alas izquierdas (Tab.6).



Figura 16. Gráfico de cajas en el que se presentan la distribución de las longitudes alares derechas e izquierdas en cm para la especie *O. microsoma,* la mediana representa el 50% de los datos y el cuartil derecho e izquierdo el 25% de los datos.

	Longitud	log	Longitud	log
Estadísticos	izquierda		derecha	
σ	1.24	00.0329	1.18	0.0317
σ²	1.55	0.0011	1.40	0.0010
$\overline{\mathbf{x}}$	16.09	1.21	15.86	1.20

Tabla 6. Datos estadísticos para las longitudes de las alas izquierda y derecha de *O. microsoma*, así como sus valores con la transformación logarítmica.

4.4 Pruebas estadísticas para determinar la varianza de las medias

Para ambas alas de las tres de especies del Pacífico mexicano: Oceanodroma *melania*, O. *microsoma* y O. *leuchoarhoa*, se presenta una distribución normal (p > 0.05) con la prueba de Shapiro-Wilk, para los tres grupos de especies, a excepción de las alas derechas de O. leucorhoa (Tab.7). En la Prueba de F, se contrasta la igualdad de medias de entre las longitudes alares de los tres grupos de especies con fundamento en la relación entre la variación individual de cada grupo. Observando que si se cumplen con el supuesto de homocedasticidad (p > 0.05) y que no se encontraron diferencias significativas entre las varianzas de las alas D-I (Tab.8). Con la comparación de varianzas de las longitudes alares D-I de cada grupo de especies, se concluye que pese no ser significativas (p > 0.05), si presentan una tendencia a ser diferentes, ya que varían por más de medio cm, (Tab.9). En el gráfico de distribución de varianzas (Fig. 17) de los tres grupos de Oceanodromas, en donde se observan las varianzas de ambas alas D-I, se muestra que la varianza de la especie O. melania, representada por los puntos de color azul, no son iguales, por lo que se muestra una tendencia a una diferencia de varianzas entre las alas D-I, lo mismo para el caso de O. leucorhoa (color rojo) y O. microsoma (color verde) aunque sus diferencias son menores en comparación a la varianza de O. *melania*. La prueba estadística t pareada, muestra que los valores de p > 0.05 no son significativos, lo que indica que la variable longitud de ambas alas de cada grupo de especies, no presenta diferencias en las media (Tab.10).

Tabla 7. Prueba Shapiro-Wilk, para comprobar el supuesto de normalidad de las longitudes alares de los tres grupos de especies del Océano Pacífico mexicano.

		p-value	W	p-value
Especie	W izquierdas	izquierdas	derechas	derechas
O. melania	0.9753	0.7628	0.9435	0.1628
O. leucorhoa	0.9481	0.2899	0.9028	0.03379
O. microsoma	0.9416	0.2344	0.9252	0.1102

Tabla 8. Prueba de F, análisis de Varianza contrasta la hipótesis de igualdad de las medias.

Especie	F	df	p-value	Intervalo	Radio de varianzas
O. melania	1.3335	25	0.477	0.5979 - 2.9741	1.333525
O. leucorhoa	0.9073	25	0.9233	-0.3183 - 0.3498	0.9072862
O. microsoma	0.9049	20	0.8254	0.3671 - 2.2301	0.904900

Tabla 9. Comparando varianzas de las longitudes alares derechas e izquierdas de cada grupo de especies.

	Varianza ala izquierda	Varianza ala derecha
Especie		
O. melania	4.403650	5.872376
O. leucorhoa	1.844588	1.673569
O. microsoma	1.546353	1.399296



Figura 17. Comparación de las varianzas de las alas de las tres especies

Tabla 10. Prueba	a de t pareada	i para las o	comparar la	is medias de	as longitudes	de cada especie
------------------	----------------	--------------	-------------	--------------	---------------	-----------------

Especie	t	df	p-value	Intervalo	Media de las diferencias
O. melania	0.0972	25	0.9233	-0.318323 - 0.3498624	0.01576923
O. leucorhoa	0.9121	21	0.3721	-0.218175 – 0.5590849	0.1704545
O. microsoma	1.3645	20	0.1876	-0.124134 – 0.5936580	0.2347619

4.5 Calculo de diferencias en costo energético

El costo energético del ala derecha y del ala izquierda de las especie de *O. melania* calculado por la ecuación MQa por lado alar D-I, muestra diferencias graficas (Fig.18) de requerimiento energético entre las alas D-I, lo que nos indica que existe una mayor presión selectiva sobre un ala que sobre la otra, aunque el valor de p < 0.6726 no sea significativo y la media sea igual, ya que la línea azul que se observa en la figura 16 representa a la media de las alas izquierdas y no se alcanza a distinguir, cuenta con un valor de 0.09769 y la línea roja que representa la media de las alas derechas cuenta con un valor de 0.9801.



Figura 18. Se presentan los valores de MQa por cada lado, para *O. melania* distribuidos alrededor de la media, las líneas al centro del gráfico, la línea azul para las alas izquierdas y la línea roja para las alas derechas.

El costo energético del ala derecha y del ala izquierda de las especie de *O. melania* calculado por la ecuación MQa por lado alar D-I, muestra diferencias graficas del requerimiento energético entre las alas D-I, lo que indica que existe una mayor presión selectiva sobre un ala que sobre la otra, aun que el valor de p < 0.5805 no sea significativo, si se observa una tendencia gráfica (Fig.19), con una media de 0.0735 para las alas izquierdas, representada por la línea azul de la figura 19 y con una media de 0.07400 para las alas derechas, representada por una línea roja, estas medias si se alcanzan a diferenciar en la gráfica.





El costo energético de *O.microsoma*, indica que ambos lados difieren, por mínima que sea la diferencia, presentando una tendencia en la gráfica (Fig.20) de diferencia de costo energético invertido por el individuo para ambas alas, lo que indica que existe una mayor presión selectiva sobre un ala que sobre la otra, aunque el valor de p < 0.1817 no sea significativo, la media es diferente para el ala izquierda siendo esta de

0.08456 y para el ala derecha de 0.08584, distinguiéndose la línea azul de la línea roja, las cuales representan la media.



Figura 20. Se presentan los valores de MQa por cada lado, para *O. microsoma* distribuidos alrededor de la media, las líneas al centro del gráfico, la línea azul para las alas izquierdas y la línea roja para las alas derechas.

La distribución del gráfico de dispersión (Fig.21) no marca un patrón, sin embargo se muestra que *O. melania* está relacionada conforme su tamaño presentando una Q mayor a 3.2 N/m⁻² con una diferencia de costo energético de entre ambas alas del 0.008 N·m⁻³ aproximadamente, la especie que le sigue en tamaño *O.leucorhoa*, también está relacionada en cuanto a su Q que va de 0.9 a 1.8 N/m⁻² aproximadamente y con un costo energético por ambas alas de 0 a 0.007 N·m⁻³, por último la especie de menor tamaño presenta una Q equivalente a su proporción que va de 0 a 1.7 N/m⁻² aproximadamente, con una diferencia de costo energético por ambas alas de 0 a 0.007 N·m⁻³, por último la especie de menor tamaño presenta una Q equivalente a su proporción que va de 0 a 1.7 N/m⁻² aproximadamente, con una diferencia de costo energético por ambas ala de 0.001 a 0.011 N·m⁻³. Indicando que la Q está relacionada con el tamaño, pero la inversión de costo energético por la diferencia de Q no están relacionadas, confirmándolo con una p < 2.2e⁻ 16.



Figura 21. Gráfico de dispersión, se observan las diferencias de MQ con respecto a Q N/m⁻².

5. 1 Tamaño de los cuatro géneros de Procellariformes con relación a la masa, la envergadura la Q y la RA.

Los resultados corroboran las sugerencias de La Hoz 2012, ya que nos indican que la distribución de las nueve especies: *O. melania, O. leucorhoa, O. microsoma, O. castro, B.bulwerii, P.boydi, C.edwardsii, C.d.diomedea y C.d. borealis*, con relación a su masa en g y envergadura en cm, más la Q y la RA, corroboran la hipótesis de una asociación a un gradiente por tamaños (Calder,1996) asociando a cada grupo de especies y a un nicho ecológico, función realizada por cada grupo de especies, como un tipo de estrategia de alimentación, migración y anidación, que les permite coexistir sin mayor competencia, asignándoles un tipo de distribución pelágica con relación a la morfología alar de cada género (Löfgren, 1984).

La especie *C. d. borealis* tiene alas más grandes por unidad de carga alar y el aleteo es de menor frecuencia ya que le genera un alto costo energético, pero, aprovecha la alta RA para maniobrar exitosamente con las corrientes de vientos alternando el aleteo con el planeo (Hertel y Ballance, 1999). Este tipo de estrategia les permite volar mayores distancias. Así mismo *C .d. diomedea* presenta características similares, esto es de esperarse ya que cuenta con migraciones transecuatoriales, por lo que su elevada Q y RA le permite sostenerse exitosamente aprovechando los vientos del Atlántico. Aunque *C. edwardsii* se traslapa con *C. d. diomedea* y *P.boydi*, presenta una mayor Q y RA confirmado nuevamente por su tipo de migración transecuatorial. La Q similar, que presentan los tres grupos de *Calonectris*, es un predictor de la distancia viajada cuando migran utilizando los fuertes vientos del Atlántico o viajan en busca de alimento ya que el costo energético está directamente relacionado con su Q (Greenewalt, 1975; Hertel y Ballance, 1999; González-Solís *et al.* 2007).

La morfología alar les permite tener un mayor aprovechamiento de la selección de sus rutas migratorias aunque estas están sometidas a los cambios de los vientos por efectos del cambio climático (González-Solís *et al.*, 2009; Gómez-Díaz et al., 2009). Los resultados de envergadura y peso que se calcularon para este trabajo son acordes a los obtenidos por De los Reyes y González-Solís (2012).

La especie *P. boydi* tiene una Q y una RA que se traslapa con las especies de *Calonectris*. Sin embargo las diferencias en masa y envergadura requieren de un mayor costo energético por parte de *P.boydi* para poder realizar sus tipos de migraciones que aun que no son transecuatorial, migran distancias similares a *Calonectris*, del ecuador a Islandia. La especie *P. boydi* requiere de un aleteo más frecuente y por ende el uso de mayor energía, de aquí se puede deducir que requiere de mayor número de paradas de reabastecimiento energético (González-Solís *et al.*, 2009).

Aunque la especie *B. bulwerii* tiene un peso mayor en promedio que el de *P. boydi*, su Q baja, explicada por su alta RA, nos indica que tiene alas mucho más largas y estrechas que *P. boydi* lo que le permite tener mayores velocidades de vuelo y poco costo energético. Esta especie migra desde el archipiélago de la Macronesia a las costas de Brasil (Monteiro *et al.*, 1996).

La especie *O. castro*, una especie pequeña como todas las especies de la familia Hydrobatidae, cuenta una RA elevada en comparación a su peso y a su baja Q, esto nos indica que presentan un costo mínimo energético. Sin embargo el vuelo de larga duración le genera un mayor costo energético por el requerimiento de un frecuente aleteo. La alta RA que presenta *O. castro*, le permite tener estrategias de vuelos de alta velocidad gracias a sus largas alas, y a su vez alimentarse con vuelos de baja velocidad (por su baja Q) en la superficie del océano, la alta RA, también es indicador de que esta especie puede habitar tanto en regiones tropicales donde las velocidades de los vientos son bajas como en las altas latitudes, donde la velocidad de los vientos son mayores (Spear y Ainley, 1998). Esta ventaja le confiere una distribución más amplia por lo que es posible que su variación de RA presentada en la figura 11 pueda deberse a las diferentes proyecciones del área en el ala de las especiaciones simpátricas de acuerdo a lo reportado por Friesen *et al.*, 2007, donde se apoya la existencia de divergencia génica entre segregación temporal de poblaciones en la divergencia de especies, sugiriendo que la especiación simpátrica alocrónica es común (e. g. especies hermanas originadas por aislamiento reproductivo en ausencia de aislamiento geográfico).

Las especies del Pacífico Norte mexicano, presentan los valores más bajos de masa, envergadura, Q y RA en comparación con todas las especies del Océano Atlántico. Pese que las especie *O. melania, O. leucorhoa* y *O. microsoma* presentan valores de masa, envergadura y Q en orden descendente respectivamente, la RA es casi igual para las tres especies. Esto nos indica que las aves con un RA medio en comparación con las especies de la familia Procellariidae y una RA similar entre *Oceanodromas,* más una baja Q, se localizan en zonas de fuertes vientos, como los del Océano Pacífico, esto favorecen a las especies de la familia Hydrobatidae (storm-petrels) como una estrategia en la búsqueda de su alimento.

La alta RA y la baja Q hacen posible que sean aves con alta maniobrabilidad, característica que les permite alimentarse exitosamente de la superficie del océano, sosteniéndose con sus alas a contraviento. Esta estrategia de vuelo puede verse diferenciada por la longitud del ala, ya que puede variar con relación al tipo de dieta del ave (Albores-Barajas *et al.*, 2011; Jakubas *et al.*, 2014). La diferencia de tamaños puede deberse a su tipo de distribución en el océano Pacífico (King, 1974), ya que aves con alas más cortas se localizan en el hemisferio sur y aves con alas más largas en el hemisferio norte como en el caso de la subfamilia Hydrobatidae (Jakubas *et al.*, 2014).

En general la alta RA es característica de las aves pelágicas ya que viajan distancias largas atravesando fuertes corrientes de vientos durante la busca de alimento, sitios de anidación y durante las migraciones, optimizando el costo energético mediante el uso del planeo para aquellas aves pelágicas de alta Q, aprovechando los vientos (Lockwood *et al.*, 1998; González-Solís *et al.*, 2009;) y reduciendo la velocidad de vuelo para optimizar los aterrizajes, que pueden ser difíciles cuando el mar está en calma (Warham, 1977); también aprovechan el área alar para acelerar y perseguir presas más móviles en agua de temperaturas cálidas, y para las aves pelágicas con baja Q y media-alta RA es fácil

maniobrar con vientos de alta velocidad y utilizarlos para alimentarse en la superficie del océano, aprovechando las presas de baja movilidad en las zonas de temperaturas frías (Spear y Ainley, 1998).

Para Warham (1977), los Procellariiformes presentan una diversidad de nichos, gracias a las diferentes estrategias de vuelo y de alimentación, siendo posibles por la diversidad de tamaños, de todas las tallas, entre las especies. Esto les permite persistir y coexistir sin una competencia excesiva (Navarro *et al.*, 2009).

5.1.1 Morfología alar los cuatro géneros de Procellariformes asociados con las latitudes a las que se distribuyen, Océano Atlántico y Océano Pacífico.

El análisis de componentes principales muestra una agrupación de 2 bloques separados por la latitud del Océano Atlántico y la latitud del Océano Pacífico. Los dos bloques se distribuyen por la longitud de las alas y se agrupan por los individuos que presentan las siguientes características:

A menor masa, mayor relación de aspecto, a mayor área parcial menos carga alar. Esto coincide con los resultados encontrados para Q y RA discutidos anteriormente. Los individuos con mayor masa tendrán menor longitud alar. Lo que nos indica que son aptos para distribuirse en zonas de climas fríos, como en la latitud norte. Los que tengan mayor longitud alar tendrán menor área parcial pero serán más aptos para enfrentar las rápidas corrientes de viento y alcanzar mayores velocidades de vuelo (Spear y Ainley, 1998).

5.1.2 La ecomorfología alar y la distribución dentro de la escala espacial del sistema pelágico y sus estrategias de migración.

El índice pelágico propone una clasificación de las aves dentro de la escala espacial del sistema pelágico, según las diversas morfologías alares con relación a la masa, envergadura, carga alar (Q) y relación de aspecto (RA), esto les confieren a los individuos diversos desempeños aerodinámicos, como el planeo, y estrategias de alimentación desde diferentes alturas en picada al océano, al ras del océano, tal como lo propone Löfgren, 1984 (Fig.13). Ya que nuestros resultados obtenidos apoyan a este índice mostrando que las especies de mayores características morfológicas, tienden a usar más el planeo como estrategia de vuelo y a requerir de mayor elevación que las especies de menores tamaños morfológicos como los "storm petrels" de la familia Hydrobatidae, que tienden a volar a mayores velocidades con mayores aleteos y a alimentarse al ras del océano (Spear y Ainley, 1998; Pennycuick, 2008; Jakubas *et al.*, 2014).

5.2 Asimetría alar

La distribución de los datos de la longitud de las alas derechas e izquierdas (D-I) en la especie *O. melania* muestra una tendencia asimétrica en los graficos de cajas, ya que las alas D son menos variables que las alas I. En la especie *O. microsoma* se presenta la misma tendencia, siendo las alas I más variables en longitud, asi como también para la especie *O. leucorhoa*, en la cual es recomendable ampliar la muestra ya que no son datos suficientes para analizar la variabilidad de las alas izquierdas de esta especie. La mayor variabilidad de longitudes alares la presentan las alas I lo que se puede sugerir que es originado por presiones selectivas como las fuerzas de los vientos y la latitud a la que se distribuye esta especie. Aunque los estadísticos cumplan con el supuesto de normalidad de Shapiro-Wilk a excepción del grupo de alas D de la especies *O. leucorhoa* no se encontró una varianza significativa en la prueba *F* y en la prueba de *t*

pareada, las medias fueron iguales, entre las alas de cada grupo de especies, se sugieren dos cosas: podemos estar cometiendo un error tipo 1 (rechazando la Ho, cuando esta puede ser verdadera) y otra, analizar estos datos con estadística bayesiana para una mayor veracidad.

Aunado a lo anterior, se observan diferencias en el gráfico de puntos de las varianzas de entre las alas I y D de los tres grupos de especies, mostrando que la varianza de las medias de los datos no es exactamente igual, con una mayor varianza para las alas derechas. Esto nos indica que pudiera existir una mayor presión selectiva sobre el ala derecha que, sobre el ala izquierda, probablemente generada por la fuerza de los vientos y la rotación de la tierra. Según Thomas (1993) indica que la asimetría del a la D-I es compensada por la generación de movimientos circulares de la cola incrementando el arrastre de esta, redistribuyendo, pero no eliminado el costo de la asimetría.

5.2.1 Costo energético

Las longitudes de *O. melania* presentan diferencias en relación con el MQa, con una mayor diferencia en el MQa para los valores de las longitudes de las alas derechas. En los datos de las longitudes de *O. microsoma* también se presentan diferencias en relación con el MQa, con una mayor diferencia en el MQa para los valores de las longitudes de las alas derechas así como para el caso de la especie *O. leucorhoa*. Esto nos sugiere que las alas derechas de los tres grupos de aves pelágicas, están sometidas a una mayor presión selectiva durante el vuelo.

Las diferencias de costo energético son proporcionales al tamaño de los tres grupos de aves pelágicas ya que los datos se distribuyen con relación al tamaño pero no necesariamente a la Q y al MQa. Aunque para la especie de mayor tamaño *O. melania* la Q es más elevada que en las demás especies, la MQa se distribuye independientemente de Q para los tres grupos de especies. Esto nos indica que la

inversión del MQa no es dependiente de Q, sino de la longitud de las alas. Apoyando nuestros análisis anteriores. Según Pennycuick (2008), la Q tiene una conexión con la circulación del aire que atraviesa por las alas del ave mientras estas van aleteando, lo que puede hacernos sugerir que los vientos y la baja y alta presión de estos tanto en el hemisferio norte, como en el hemisferio sur, pueden afectar la longitud alar, asi como la varianza de las medias de las longitudes alares.

5.2.2 Q y R para las tres especies del océano Pacífico

La Q N/m² y la RA de la especie *O. melania* presentan valores mayores que no son inversamente proporcionales, pero si son proporcionales al tamaño de la especie, en promedio la Q de *O.melania*, nos indica que de las tres especies, ésta, es la más apta para realizar vuelos de mayor velocidad y de menores tiempos de viaje cuando se eleva. Sin embargo, requiere de un mayor costo energético en comparación con las otras dos especies de menor Q. La especie *O.microsoma* presenta una Q un poco menor a la Q de *O.leucorhoa.* Pero, en general la Q de las tres especies es pequeña lo que nos indica una alta maniobrabilidad y con un reducido costo de vuelo dando lugar a vuelos más elevados. Aunado a un RA medianamente alto, que nos indica que estas aves pelágicas tienden a tener medianas elevaciones, utilizando la velocidad media de vientos sobre los océanos como estrategia de vuelo. Por lo que estas aves dependen regularmente del aleteo para maniobrar exitosamente en el medio oceánico como resultado de diferentes métodos de vuelo (Pennycuick, 2008).

Capítulo 6. Conclusiones

- La morfología alar (cm), la carga alar (Q N/m⁻²) y la relación de aspecto (RA) está más relacionada con la distribución de un índice pelágico de las especies estudiadas del orden Procellariiforme que por tamaños (g).
- Las especies estudiadas presentan una distribución dentro de la escala espacial del sistema pelágico de acuerdo a su morfología alar.
- 3. La morfología alar (cm), la carga alar (Q N/m⁻²) y la relación de aspecto (RA) de las especies estudiadas del orden Procellariiforme presenta una relación con las latitudes a las que se distribuyen las especies del Océano Atlántico y Océano Pacífico.
- 4. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas para la asimetría alar de la familia Hydrobatidae del Océano Pacífico mexicano, pero si una tendencia gráfica de asimetría alar, con una mayor longitud y menor varianza en las alas izquierdas de las tres especies simpátricas: *O. melania, O.leucorhoa y O. microsoma*.
- 5. No se presenta una diferencia de costo energético estadísticamente significativa, pero si una tendencia gráfica de diferencia de costo energético entre las alas derechas y las alas izquierdas de los tres grupos de especies de *Oceanodorma* del Océano Pacífico, proponiendo que la relación entre la fuerza de sustentación y el brazo de palanca que si representa la longitud de cada ala (D-I) estima una diferencia de costo energético al batir de las alas.

6.1 Recomendaciones

- Complementar el estudio de la propuesta del índice pelágico trabajando con otros órdenes de aves oceánicas y emplear el uso de geolocalizadores.
- Aumentar el número de muestra de las especies trabajadas, como de especímenes, para el análisis de asimetría, así como incrementar la toma de mediciones del ave: longitud del pico, tarso y cabeza de ambos lados del individuo.
- El análisis de asimetría de las alas de las aves pelágicas, requiere de un mayor estudio por medio de análisis bayesianos, para probar la significancia de una hipótesis que explique las diferencias.
- 4. El análisis de costo energético requiere de la toma de más mediciones de longitudes alares de las aves pelágicas, asi como el uso de análisis bayesiano.

El estudio de las morfologías alares y su relación con su tipo de distribución es fundamental para entender la ecología y la evolución de las aves pelágicas, así como para conocer sus riesgos ante al cambio climático y los posibles peligros a los que estas se enfrentarán las aves pelágicas con el paso del tiempo y proponer medidas de conservación, manejo y conocer su perspectiva evolutiva.

La aplicación de este trabajo para el conocimiento de los avances modernos como el de los aviones es fundamental para entender las diferentes aplicaciones que estas conllevan a la aeronáutica.

Lista de referencias

- Adler, J. (2010). R in a nutshell: A desktop quick reference."O'Reilly Media, Inc." Recuperado http://web.udl.es/Biomath/Bioestadistica/R/Manuals/r_in_a_nutshell.pdf
- Ainley, D. G., Spear, L. B., Tynan, C. T., Barth, J. A., Pierce, S. D., Glenn Ford, R., y Cowles, T. J. (2005). Physical and biological variables affecting seabird distributions during the upwelling season of the northern California Current. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 52(1), 123-143.
- Albores-Barajas, Y. V., Riccato, F., Fiorin, R., Massa, B., Torricelli, P., y Soldatini, C. (2011). Diet and diving behaviour of European storm petrels Hydrobates pelagicus in the Mediterranean (ssp. melitensis). Bird Study, 58(2), 208-212.
- Alexander, R. (1980). Optimum walking techniques for quadrupeds and bipeds. Journal of Zoology, 192(1), 97-117.
- Bock, W. J. (1994). Concepts and methods in ecomorphology. Journal of Biosciences, 19(4), 403-413.
- Brewer, M. L., y Hertel, F. (2007). Wing morphology and flight behavior of pelecaniform seabirds. Journal of morphology, 268(10), 866-877.
- Bried, J. (2005). Diving ability of the Madeiran storm petrel. Waterbirds, 28(2), 162-166.
- Calder, W. A. (1996). Size, function, and life history. Courier Dover Publications.
- Cook, T. R., Kato, A., Tanaka, H., Ropert-Coudert, Y., y Bost, C. A. (2010). Buoyancy under control: underwater locomotor performance in a deep diving seabird suggests respiratory strategies for reducing foraging effort. PloS one, 5(3), e9839.
- Croxall, J. P. (Ed.). (1987). Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press.
- Cruz, F., y Cruz, J. B. (1990). Breeding, morphology, and growth of the endangered Darkrumped Petrel. The Auk, 317-326.

Cuervo, J. J. (2000). El estudio de la asimetría fluctuante. Etologuía, 18, 27-60.

- De Los Reyes González, J.M. (2010). Patrones de actividad en migración e invernada en aves y su relación con la morfología: la familia Procellariidae como caso de estudio. (Tesina de master). Facultad de Biología Universidad de Barcelona. España.
- De los Reyes-González, J. M. y González-Solís, J. (2012). Pardela cenicienta– Calonectris diomedea. Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Recuperado: <u>http://www.vertebradosibericos.org/</u>
- Entrambasaguas Monsell, L. D. (2008). Estudio faunístico y ecológico de los equinodermos del archipiélago de Cabo Verde. (Tesis de Maestría). Departamento de Ecología e Hidrología, Facultad de Biología Universidad de Murcia, España.
- Erickson, J. G. (1955). Flight behavior of the Procellariiformes. The Auk, 415-420.
- Friesen, V. L., Smith, A. L., Gomez-Diaz, E., Bolton, M., Furness, R. W., González-Solís, J., y Monteiro, L. R. (2007). Sympatric speciation by allochrony in a seabird. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(47), 18589-18594.
- Gómez-Díaz, E., y González-Solís, J. (2007). Geographic assignment of seabirds to their origin: combining morphologic, genetic, and biogeochemical analyses. Ecological Applications, 17(5), 1484-1498.
- Gómez-Díaz, E., González-Solís, J., y Peinado, M. A. (2009). Population structure in a highly pelagic seabird, the Cory's shearwater Calonectris diomedea: an examination of genetics, morphology and ecology. Marine Ecology Progress Series, 382, 197-209.
- González-Jaramillo, M., y Cueva, H. D. L. (2012). Influencia de la asimetría de las rectrices exteriores en la eficiencia de vuelo del Rabihorcado (Fregata magnificens). Huitzil, 13(1), 6-16.
- González-Solís, J., & Croxall, J. P. (2000). Estrategias de búsqueda de alimentos en los Petreles Gigantes de la isla subantártica de Bird Island.Quercus, (171), 18-23.
- González-Solís, J., Felicísimo, Á. M., Fox, J. W., Afanasyev, V., Kolbeinsson, Y., y Muñoz, J. (2009). Influence of sea surface winds on shearwater migration detours. Marine Ecology Progress Series, 391, 221-230.
- Greenewalt, C. H. (1962). Dimensional relationships for flying animals.Smithsonian miscellaneous collections, 144, 1-46.

- Greenewalt, C. H. (1975). The flight of birds: the significant dimensions, their departure from the requirements for dimensional similarity, and the effect on flight aerodynamics of that departure. Transactions of the American philosophical society, 1-67.
- Harrison, P., Sallaberry, M., Gaskin, C. P., Baird, K. A., Jaramillo, A., Metz, S. M., y Lillie, G. (2013). A new storm-petrel species from Chile. The Auk, 130(1), 180-191.
- Hertel, F., y Ballance, L. T. (1999). Wing ecomorphology of seabirds from Johnston Atoll. Condor, 549-556.
- Holt R.D. (2001) Species Coexistence. Museum of Natural History and center for Biodiversity Research, University of Kansas. Recuperado en http://people.biology.ufl.edu/rdholt/holtpublications/105.PDF
- Hoyo, J. D., Elliott, A., Sargatal, J., y Cabot, J. (1992). Handbook of the birds of the world. Lynx Edicions, Barcelona, 1.
- Huston, M.A. (1994). Biological Diversity: The Coexistence of Species (1ra ed.).Recuperado de <u>http://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=VA7Ct-SCU1kC&oi=fnd&pg=PR15&dq=The+coexistence+of+species+on+changing+land</u> scapes&ots=gNDx1j_K7h&sig=zeBpTJFxclXNjW8oq4QKzwGnFEo#v=onepage&q =The%20coexistence%20of%20species%20on%20changing%20landscapes&f=fal se
- Hutchison, L. V. y Wenzel, B. M. (1980). Olfactory guidance in foraging by procellariiforms. Condor, 82, 314-319.
- Jakubas D., Wojczulanis-Jakubas K., y Jensen J.K. (2014). Body Size Variation of European Storm Petrels Hydrobates pelagicus in Relation to Environmental Variables. Acta Ornitologica, 49(1),71-82.
- Johansson, L. C., y Aldrin, B. S. W. (2002). Kinematics of diving Atlantic puffins (Fratercula arctica L.): evidence for an active upstroke. Journal of experimental biology, 205(3), 371-378.
- Junak, S. A. y Philbrick, R. (2000). Flowering plants of the San Benitos Islands, Baja California, Mexico. In: Proceedings of the Fifth California Islands Symposium (pp. 235-246). Santa Barbara Museum of Natural History
- King, W. B. (1974). Pelagic studies of seabirds in the central and eastern Pacific Ocean. Smithsonian Institution Press.
- Knudsen, E. I., y Konishi, M. (1979). Mechanisms of sound localization in the barn owl (Tyto alba). Journal of Comparative Physiology, 133(1), 13-21.
- La Hoz, F. V. O. (2012). Wing morphology and foraging ecology of pacific boobies: ecomorphology and (Doctoral dissertation, California State University, Northridge). Recuperado en <u>http://scholarworks.csun.edu/handle/10211.2/2549</u>
- Lockwood, R., Swaddle, J. P. y Rayner, J. M. (1998). Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. Journal of Avian Biology, 29, 273-292.
- Löfgren, L. (1984). Ocean birds. Ed Alfred A. Knopf. New York.
- Lovvorn, J. R., y Jones, D. R. (1994). Biomechanical conflicts between adaptations for diving and aerial flight in estuarine birds. Estuaries, 17(1), 62-75.
- Moller, A. P. (1995). Patterns of fluctuating asymmetry in sexual ornaments of birds from marginal and central populations. American Naturalist, 316-327.
- Møller, A. P. y Swaddle, J. P. (1997). Asymmetry, developmental stability and evolution. Oxford University Press.
- Monteiro, L. R., Ramos, J. A., Furness, R. W., y del Nevo, A. J. (1996). Movements, morphology, breeding, molt, diet and feeding of seabirds in the Azores. Colonial Waterbirds, 82-97.
- Milá, B., Wayne, R. K., y Smith, T. B. (2008). Ecomorphology of migratory and sedentary populations of the Yellow-rumped Warbler (Dendroica coronata). The Condor, 110(2), 335-344.
- Nahle, N. 2006. Artículo Didáctico: Concepto de Simetría en Biología. Biology Cabinet Organization. New Braunfels, TX. Recuperado de http://www.biocab.org/Simetria_Asimetria.html. No. 262
- Navarro, J., Forero, M. G., González-Solís, J., Igual, J. M., Bécares, J. y Hobson, K. A. (2009). Foraging segregation between two closely related shearwaters breeding in sympatry. Biology letters, 5 (4), 545-548.
- Palmer, A. R. (1994). Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In Developmental instability: its origins and evolutionary implications (pp. 335-364). Springer Netherlands.

- Palmer, A. R., y Strobeck, C. (1986). Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. Annual review of Ecology and Systematics, 391-421.
- Pennycuick, C. J. (1982). The flight of petrels and albatrosses (Procellariiformes), observed in South Georgia and its vicinity. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences, 300(1098), 75-106.
- Pennycuick, C. J. (1990). Predicting wingbeat frequency and wavelength of birds. Journal of experimental biology, 150 (1), 171-185
- Pennycuick, C. J. (2002). Gust soaring as a basis for the flight of petrels and albatrosses (Procellariiformes). Avian Science, 2(1), 1-12.

Pennycuick, CC J. (2008) Modelling the flying bird. (Vol. 5). Elsevier.

- Rayner, J. M. (1988). Form and function in avian flight. In Current ornithology (pp. 1-66). Springer US.
- Reyes-González, J. M., González-Solís, J. (2011). Pardela cenicienta Calonectris diomedea. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Morales, M. B. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Recuperado en <u>http://www.vertebradosibericos.org/</u>
- Sarrías, A. M., Blanco, D., y De Casenave, J. L. (1996). Estructura en gremios de un ensamble de aves acuáticas durante la estación reproductiva. Ecología Austral, 6(2), 106-114
- Savile, D. B. O. (1957). Adaptive evolution in the avian wing. Evolution, 11, 212-224.
- Schreiber, E. A., y Burger, J. (Eds.). (2001). Biology of marine birds. Estados Unidos de America: CRC Press.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M. A. X., y Robertson, J. (2007). Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. BioScience, 57(7), 573-583.
- Spear, L. B., y Ainley, D. G. (1997). Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. Ibis, 139 (2), 221-233.
- Spear, L. B. y Ainley, D. G. (1998). Morphological differences relative to ecological segregation in petrels (Family: Procellariidae) of the Southern Ocean and tropical Pacific. The Auk, 115, 1017-1033.

- Spear, L. B. y Ainley, D. G. (2007). Storm-petrels of the eastern Pacific Ocean: species assembly and diversity along marine habitat gradients. Ornithological Monographs, (62), 1-77.
- StatSoft, I. N. C. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6. Tulsa, USA, 150.
- Thomas, A. L. (1993). The aerodynamic costs of asymmetry in the wings and tail of birds: asymmetric birds can't fly round tight corners. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 254(1341), 181-189.

Torchio, M (1979). La vida en el mar. Barcelona; Teide.

- Tosco B.R. (2005). Las aves endémicas de las islas Cabo Verde. Recuperado el 20 de octubre del 2014, de <u>http://www.africanbirdclub.org/sites/default/files/CV_endemics.pdf</u>
- Ventura, J. (1962). La asimetría bilateral como indicador de inestabilidad del desarrollo. Recuperado en <u>http://www.encuentros.uma.es/encuentros93/asimetria.html</u>
- Wainwright, P.C. y S. M. Reilly, eds. (1994) Ecological morphology: integrative organismal biology. University of Chicago
- Warham, J. (1977). Wing loadings, wing shapes, and flight capabilities of Procellariiformes. New Zealand Journal of Zoology, 4(1), 73-83.
- Withers, P. C. (1979). Aerodynamics and hydrodynamics of the 'hovering'flight of Wilson's Storm Petrel. Journal of Experimental Biology, 80(1), 83-91.
- Wolf, S. H. A. Y. E., Phillips, C. H. E. L. S. E. A., Zepeda-Dominguez, J. A., Albores-Barajas, Y., & Martin, P. (2005). Breeding biology of Xantus's Murrelet at the San Benito Islands, Baja California, México. Marine Ornithology, 33, 123-129.
- Yong, W., y Moore, F. R. (1994). Flight morphology, energetic condition, and the stopover biology of migrating thrushes. The Auk, 111(3): 683-692.
- Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis. (3a. ed.). India. Pearson Education.