



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Ensuciamiento de los huevos del bobo de patas azules
(*Sula nebouxii*) como mecanismo de camuflaje ante
depredadores.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

FERNANDO MAYANI PARÁS

DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Hugh Drummond

2014





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno

Mayani
Parás
Fernando
56170946
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
306508668

2. Datos del tutor

Dr.
Hugh
Drummond

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Katherine
Renton

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Carlos Rafael
Cordero
Macedo

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Raúl
Cueva del Castillo
Mendoza

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Fausto René
Beamonte
Barrientos

7. Datos del trabajo escrito

Ensuciamiento de los huevos del bobo de patas azules (*Sula nebouxii*)
como mecanismo de camuflaje ante depredadores.

57 p
2014

A mis papás,
Héctor y Maite,
mis modelos a seguir.

Agradecimientos/

"Happiness only real when shared"
-Chris McCandless

Primero que nada quiero agradecerle a mis papás, **Héctor** y **Maite**, por su apoyo incondicional en todo momento, por todo lo que me han enseñado durante estos 23 años y encaminarme en la mejor dirección, la de las ciencias biológicas. Sin ustedes, no sería la persona que soy ahora y nunca hubiera logrado lo que estoy logrando en este momento.

A mis hermanos, **Daniel** y **Rafa**, por ser los mejores hermanos y tan buenos ejemplos de que el éxito se puede alcanzar desde temprano en la vida si uno se lo propone. A mis **abuelos, tíos** y **primos**, por siempre estar interesados en mis aventuras y proyectos e impulsarme a querer seguir haciendo lo que hago. A **Duma**, por ser la mejor compañera.

Especialmente quiero agradecer a mi asesor, **Hugh Drummond**, por darme la oportunidad de realizar este proyecto y de entrar a este gran grupo de trabajo. Por tu paciencia y por guiarme en este proceso, impulsándome a pensar y buscar soluciones por mi cuenta y a sacarle el mayor provecho posible a este trabajo. Fue un placer aprender de ti.

Gracias al **Laboratorio de Conducta Animal**. **Lynna**, **Cheko**, y **Ale**, gracias por sus opiniones tan valiosas, retroalimentar mi trabajo con su experiencia y siempre estar listos para aconsejarme. De manera especial quiero agradecer a: 1) **Óscar**, por apoyarme, sentarte conmigo para discutir y alentarme a buscar alternativas cuando las cosas no me salían en el campo, y por todo tu apoyo en el ABS; y a 2) **Cristina**, por siempre estar atenta conmigo y tener la disposición e intención de ayudarme, en especial en el análisis de resultados. Aprendí mucho de todos ustedes, no pude haber entrado a un mejor laboratorio y hecho amistades tan buenas y valiosas como las que hice.

Le quiero agradecer enormemente a **Laura** por su gran apoyo en el campo. Tu ayuda fue esencial para que este trabajo pudiera salir adelante.

Vitza "Ay Shortsitos" y **David "El Tuercas"** por su trabajo de revisión en la temporada 2012 que hizo posible la colecta de datos y el análisis de mis resultados, y que, junto con **Laurita "Botitas"**, **Juan "Sin Miedo"** y **Óscar "El Primo del Clavo"**, estuvieron conmigo compartiendo el campamento y me hicieron pasar un excelente tiempo en la isla y disfrutar cada momento al máximo.

A los pescadores de Nayarit: **Yamaha, Mimo, Parker**, etc., por su amistad y siempre estar al pendiente de nosotros.

A todos los **voluntarios** que han participado a lo largo de estos 30 años del proyecto, ayudando a generar una gran cantidad de proyectos e investigaciones tan bonitas e importantes.

A la **Secretaría de Marina, Armada de México** y al personal del **Parque Nacional Isla Isabel** por apoyo logístico, a la **Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales** y a la **Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas** por apoyo logístico y autorizar el trabajo en Isla Isabel.

El financiamiento fue proporcionado por la **Universidad Nacional Autónoma de México** (DGAPA; PAPIIT, número de proyecto: IN206610-3), el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACYT, número de proyecto: 31973H y 104313) y la **National Geographic Society**.

A mi hermano **Rafa** por ayudarme en los carteles para los congresos a los que asistí.

A mis sinodales: **Katherine, Carlos, Raúl y René**, por aceptar ser parte de mi jurado, por todos sus comentarios y su interés en ayudarme a mejorar.

A la **UNAM**, por darme la mejor educación. A todos los **amigos** que conocí y **maestros** que tuve en el transcurso de la carrera, que de una u otra manera marcaron un momento en mi camino por esta hermosa etapa que fue la universidad. Sobre todo muchísimas gracias a **Alonso "Lupano"**, **Ana, Erika, Inari, Fer, Jessie** y **Pau** por siempre apoyarme y estar a mi lado durante estos años, viviendo momentos padrísimos. Sin ustedes la universidad no hubiera sido lo mismo. De ustedes aprendí y gané más de lo que podría haberme imaginado.

Finalmente, quiero agradecer de una manera muy especial a los **bobos** por dejarme jugar con sus huevos.

Índice/

11 Resumen

12 Introducción

18 Métodos

- 20 Diferencia de color entre huevo y sustrato
- 22 Depredación y destrucción de huevos de gallina
- 25 Pérdida de huevos de bobos a diferentes edades

26 Resultados

- 26 Diferencia de color entre huevo y sustrato
- 29 Depredación y destrucción de huevos de gallina
- 34 Pérdida de huevos de bobos a diferentes edades

Discusión 36

- Coloración de los huevos a través del tiempo 36
- Reducción de depredación de huevos por ensuciamiento de cascarón 39
- Pérdida de huevos de bobos a diferentes edades 41

Conclusiones 44

Literatura Citada 46

Apéndices 53

Resumen/

Para aves con nidos expuestos, el emparejamiento del color de los huevos con el del nido podría reducir su detección y depredación. El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es un ave marina que anida en el suelo. Sus huevos recién puestos son de color azul claro y con el tiempo se ensucian con la tierra que conforma el sustrato del nido, por lo que nos preguntamos si este cambio de color disminuye la tasa de depredación por la gaviota parda (*Larus heermanni*) en Isla Isabel, México. Para analizar si el ensuciamiento aumenta con el tiempo, reduciendo progresivamente el contraste con el fondo, comparamos el color de 109 huevos de diferentes edades con el color del sustrato, usando una cámara digital y el sistema de color RGB. Además, ensuciamos con tierra 100 huevos de gallina (similares en tamaño a los huevos de bobo) y comparamos la depredación sobre ellos contra la depredación sobre 100 huevos de gallina limpios en nidos artificiales. Finalmente, utilizando 7, 247 puestas de un estudio poblacional de 30 años, determinamos si la probabilidad de pérdida de huevos disminuye con la edad. Demostramos que: i) con el tiempo, el color de los huevos de bobo se parece más al del sustrato del nido, ii) que huevos de gallina sucios sufren menor depredación que huevos limpios y iii) que huevos viejos de bobo se pierden con menor frecuencia que huevos jóvenes. Por lo tanto, sugerimos que el ensuciamiento de huevos en el bobo de patas azules funciona como mecanismo de camuflaje contra depredadores.

Introducción/

La depredación de nidos es una de las causas principales de fracaso en la reproducción de aves, siendo el riesgo mayor al 50% en la mayoría de las especies (Ricklefs 1969). Esto ha favorecido la evolución de estrategias de defensa, como: la conducta agresiva de los padres contra depredadores y la atracción de los depredadores lejos del nido (Sálek *et al.* 2006), modificación de los nidos por los padres, por ejemplo con vegetación, para volverlos más crípticos (Kreisinger & Albrecht 2008) y los colores crípticos en el plumaje de los padres (Haskell 1996), en pollos (Kilner 2006a), y en los huevos para camuflarse con el entorno (Underwood & Sealy 2002).

La coloración de los huevos puede ayudar en la termorregulación, intercambio de gases, protección contra la radiación (Montovecchi 1976, Bertram & Burger 1981), como protección anti-microbial (Ishikawa *et al.* 2010) y contra parasitismo (Davis 2000, Spottiswoode & Stevens 2010). Además, el color de los huevos posiblemente puede funcionar como señal sexual de la calidad de la hembra (Moreno *et al.* 2005, 2006). La coloración ancestral de los huevos de las aves posiblemente fue blanca (Kilner 2006b), color que se ha mantenido en especies que anidan en cavidades y agujeros que están a salvo de ataques, por los que se ha sugerido que el color funciona como mecanismo de camuflaje para reducir el riesgo de depredación (Tinbergen *et al.* 1962, Nguyen *et al.* 2003, Lee *et al.* 2010).



En el camuflaje o cripsis, el objeto se pierde con el fondo y se reduce su detección o reconocimiento por un depredador (Stoddard *et al.* 2011). El camuflaje de los huevos se puede conseguir de diversas maneras: por *emparejamiento de color con el fondo*, al tener un color, brillo y patrones similares a los del sustrato, conocido en inglés como *background matching* (Stevens & Marilaita 2009a); por *coloración disruptiva*, teniendo marcas que originen la apariencia de bordes falsos y así dificulten la percepción de la forma del objeto (Stevens & Marilaita 2009b); o *variando el color y patrón de marcas dentro de la puesta*, ya que puestas más diversas tienen menor riesgo de depredación que puestas uniformes (Hockey 1982; Lloyd *et al.* 2000). En especies que anidan en el suelo es sumamente importante que el color del huevo se asemeje al color del sustrato (Tinbergen *et al.* 1962, Nguyen *et al.* 2003).

En estudios de camuflaje en huevos, el método más utilizado para observar diferencias en la tasa de depredación entre huevos crípticos y conspicuos ha sido pintando huevos, generalmente de gallina (i.e. Tinbergen *et al.* 1962, Montovecchi 1976). Aunque no todos los estudios han encontrado diferencias (Götmark 1993, Weidinger 2001), posiblemente porque los huevos que parecen crípticos para nosotros podrían no serlo para los depredadores, otros estudios han encontrado un efecto sobre la tasa de depredación. Cuando Westmoreland y Best (1986) interrumpieron la incubación de la paloma huilota (*Zenaida macroura*) al alejar a los padres de los nidos, incrementando la vulnerabilidad de los huevos a depredadores, los huevos que habían pintado con color café sufrieron menos depredación que los huevos naturales de color blanco. De manera similar, Bertram y Burger (1981) redujeron la incidencia de ataques sobre los huevos de avestruz (*Struthio camelus*) al pintar de café su cascarón blanco.

El bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) es un ave marina tropical que anida en islas del Océano Pacífico oriental (Nelson 1978). Esta especie anida en el suelo, en terrenos planos o en laderas moderadas, sobre sustratos como tierra, arena o terrenos con piedras, los cuales pueden ser abiertos o cubiertos de árboles,

arbustos, pastos o vegetación xerófita (Nelson 1978, Castillo-Álvarez & Chávez-Peón 1983). No construyen un nido, sino que rascan en la tierra con sus picos hasta cavar una depresión somera. Anderson (1995) observó que a la hora de la puesta la depresión tiene una inclinación de aproximadamente 24.8°, pero aumenta a aproximadamente 29.5° de inclinación al momento de la eclosión, llegando a una profundidad de 44.7 mm. Propuso que esta depresión reduce la incidencia de siblicidio. Esta depresión no se forra, pero alrededor de algunos nidos se forma un anillo de guano (Castillo-Álvarez y Chávez-Peón 1983) que posiblemente los hace más visibles (Gould 1982). El bobo de patas azules anida en colonias, en las cuales la densidad local de nidos es variable. En Isla Isabel se registró una densidad promedio de 0.032 nidos/m² (Castillo-Álvarez & Chávez-Peón 1983).

Ambos padres participan en la incubación de los huevos por un periodo promedio de 41 días (Nelson 1978, Drummond *et al.* 1986) y cuidan y alimentan a las crías hasta que alcanzan la independencia a la edad aproximada de 120 días (Nelson 1978, Guerra & Drummond 1995). Durante el periodo de incubación los huevos están cubiertos por uno de los dos padres, excepto brevemente durante sus cambios de guardia. Adicionalmente, los huevos se exponen temporalmente cuando el individuo que incuba se levanta para amenazar o agredir a un bobo vecino, un bobo que invade su territorio, o a un depredador. Los bobos huyen del nido con mayor facilidad en etapa de incubación que en etapa de empollamiento y pueden dejar los huevos expuestos durante varios minutos (H. Drummond, observación personal).

El éxito de eclosión en isla Isabel es aproximadamente del 66% en puestas tempranas de la época reproductiva (entre el 26 de diciembre y el 4 de marzo, D'Alba & Torres 2007), y del 29.5% en puestas tardías (del 4 de marzo al 10 de junio, Peña-Álvarez 2009). Las principales causas de pérdida de huevos son: la depredación por gaviotas (*Larus heermanni*), el abandono del nido por parte de los padres, la destrucción de los huevos por vecinos, la expulsión o destrucción de los huevos por los propios padres cuando su paternidad está en duda (Osorio-Beristain & Drummond 2001; Osorio-Beristain *et al.* 2006) y la perturbación humana (la presencia de humanos cerca del nido puede generar que el bobo huya, dejando

los huevos expuestos y vulnerables a ser depredados por gaviotas; observación personal).

El tamaño de nidada modal es de dos huevos, los cuales son puestos con un intervalo promedio de cinco días (Drummond *et al.* 1986). Los huevos son de forma casi elíptica (Palmer 1962), de aproximadamente 60 mm de largo y 41 mm de ancho, y tienen un peso aproximado de 57 g (Nelson 1978). Los huevos recién puestos son de color azul muy claro debido a que poseen una base de biliverdina. Morales *et al.* (2010) sugieren que esta coloración podría mostrar la calidad de las hembras y, mientras más azules sean los huevos, el esfuerzo de incubación entre ambos padres es más similar. En parejas en las que los machos incuban entre el 50% y 64% del tiempo, la probabilidad de eclosión es mayor (García-Peña 2005). Además, el conflicto por el cuidado de la nidada es menor en especies donde hay un cuidado de incubación similar entre ambos padres (Jones *et al.* 2002), permitiendo que ambos padres puedan pasar tiempos similares forrajeando, en actividades de cuidado individual y que las hembras se puedan recuperar del esfuerzo de poner huevos (Öst *et al.* 2002). Podría ser que las bobas hembras permiten a los machos ver los huevos recién puestos, a veces incluyendo conductas de cortejo como desfiles y movimientos de construcción de nidos, para que reciban la señal de calidad (Morales *et al.* 2010).

Durante la incubación, las aves periódicamente rotan los huevos para prevenir la adhesión del embrión con la membrana interna del huevo (Deeming 2002), ayudar a la orientación correcta del embrión en el huevo antes de eclosionar (Robertson 1961) y estimular el desarrollo óptimo de las membranas extraembrionarias (New 1957). El cascarón de los huevos funciona para proteger al embrión y conservar el agua, para la comunicación química entre embrión y el ambiente, y como reservorio de calcio y magnesio (Board & Sparks 1991). En el bobo de patas azules, el cascarón está conformado de una delgada cutícula orgánica resistente al agua. Por debajo de ésta se encuentra una gruesa capa microglobular de carbonato de calcio (Stoddard, datos no publicados), la cual le da un aspecto de tiza al huevo y es muy absorbente. Esta capa, originalmente azul claro, al poco tiempo de ser puesto el huevo se raspa con el suelo y se le pega material del sustrato (Nelson 2005) hasta parecerse al color de este.

En la Isla Isabel, el depredador sobre los huevos del bobo de patas azules es la gaviota parda (*Larus heermanni*), un ave que se reproduce en costas e islas rocosas o con escasa vegetación entre marzo y mayo (del Hoyo *et al.* 1996), fechas donde la temporada reproductiva se sobrelapa con la del bobo de patas azules.

Sus técnicas de forrajeo son variadas. Forrajea a pie en campos y en la zona intermareal recogiendo alimento del sustrato; nada, zambulléndose desde la superficie o buceando para atrapar a presas que se encuentren dentro del agua (Hunt *et al.* 1973); y persigue pelicanos, fragatas y bobos en el aire para robar la comida que dejan caer o regurgitan (Ashmole 1971). Se alimenta de una gran variedad de organismos, siendo peces y moluscos los más comunes, aunque también puede comer animales terrestres como lagartijas, insectos, crías de otras aves y huevos (Baltz & Morejohn 1977). En la Isla Isabel, estas gaviotas sobrevuelan la colonia del bobo de patas azules y en ocasiones caminan individualmente o en grupos en la colonia, provocando que los bobos se levanten de su nido y dejen expuestos a sus huevos o crías. Cuando una puesta queda temporalmente expuesta, la gaviota depreda uno de los huevos, agarrándolo con las mandíbulas, volando y, finalmente, aterrizando para romper y consumirlo. No comen crías de bobos. Sin embargo, depredan los huevos y agarran el pescado que los bobos regurgitan cuando se sienten amenazados.

La depredación de huevos por gaviotas es un componente importante que afecta la adecuación de los bobos, por lo tanto se esperaría que evolucionaran mecanismos antidepredación, tales como la cripsis de los huevos.

Nuestra hipótesis de camuflaje de huevos por ensuciamiento propone que el cambio progresivo de color de los huevos del bobo de patas azules disminuye el riesgo de depredación por gaviotas.

Para ponerla a prueba se generaron tres predicciones: 1) los huevos de edades avanzadas tienen un color más similar al sustrato que huevos recién puestos; 2) los huevos de gallina, similares a los huevos de bobo, sufren menor depredación al estar sucios que estando limpios; y 3) la pérdida de huevos de bobo se reduce con la edad.

Métodos/

El estudio se llevó a cabo del 29 de febrero al 3 de abril del año 2012 en la colonia reproductiva del bobo de patas azules del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México (21° 52' N, 105° 54' W).

La isla Isabel es una isla volcánica en la cual se encuentran principalmente dos tipos de vegetación que abarcan casi en su totalidad la superficie de la isla: un bosque y manchones de pastizal (Gaviño & Uribe 1978). El bosque es extenso y continuo de tipo tropical decido (Rzedowski & Mc Vaugh 1966, en Ruíz 1977), abarcando aproximadamente el 70% de la superficie de la isla (Gaviño & Uribe 1978). Está conformado por dos especies arbóreas: el ruache (*Crataeva tapia*) y la Euphorbiacea (*Euphorbia schlechtendalii*), con una altura que llega hasta los 9 metros. El sustrato es de tierra o arena y puede estar cubierto por hojarasca o grava. El resto de la isla se encuentra cubierto de pastizal (*Trichachne insularis*, *Cyperus ligularis*, y *Cenchrus viridis*), el cual se encuentra por manchones en distintas zonas de la isla y son áreas abiertas prácticamente sin árboles (Gaviño & Uribe 1978).

En esta isla, el bobo de patas azules anida en el suelo en zonas de bosque, pastizal, roca y playa. Para este estudio se utilizaron solamente zonas de bosque y pastizal, donde se encuentran la mayoría de los nidos.



Diferencia de color entre huevo y sustrato

Este estudio de campo se llevó a cabo del 29 de febrero al 5 de marzo en dos áreas tradicionales de estudio poblacional de los bobos: Zona de Trabajo y Costa Fragatas (ver Apéndice I, Drummond *et al.* 2003).

Con el monitoreo rutinario cada 3 días de todos los nidos de las dos áreas se identificaron 79 nidos con huevos. Con una cámara digital (CANON Power Shot G7 de 3,648 x 2,736 pixeles de resolución, y 256³ colores) se tomó una fotografía de cada puesta sobre el sustrato del nido desde una altura de aproximadamente 45 cm con un ángulo vertical. Las fotografías se tomaron de las 9:00 hrs a las 17:00 hrs bajo luz natural y a la sombra del fotógrafo.

De cada uno de los huevos de cada puesta se midió el peso con una balanza Ohaus Navigator (capacidad 1200 gr x 0.1) y el largo y ancho con un vernier. Se calculó el volumen de cada huevo en mm³, usando la fórmula: volumen=0.51 * Largo * Ancho² (Hoyt 1979).

La edad (en días) de los 109 huevos al momento de fotografiarse se estimó con base en las fechas de puesta de los huevos, las cuales se conocieron a través del monitoreo realizado cada tres días, del 23 de febrero al 16 de julio de 2013, de las dos áreas de estudio (Drummond *et al.* 2003), o se infirieron de las fechas de eclosión, con base en el período de incubación promedio de 41 días observado en esta colonia (Drummond *et al.* 1986).

De la base de datos se extrajeron las edades de los progenitores y, por inspección visual, se clasificó el sustrato de cada nido como: *tierra* (42 nidos/ 55 huevos), *tierra con grava fina* (23 nidos/ 31 huevos) o *tierra con hojarasca* (15 nidos/ 23 huevos). Los nidos con sustrato de arena se excluyeron porque la muestra fue pequeña (2 huevos).

Cuantificación de color

El color se cuantificó con el modelo RGB (rojo, verde y azul por sus siglas en inglés, colores primarios en el medio digital) para análisis de fotografías digitales (Villafructe & Negro 1998; Blanco & Bertellotti 2002). El modelo RGB asigna un valor de intensidad de 0-255 a cada

color. La mezcla de estos tres colores puede producir hasta 16,7 millones de colores. Si el valor de cada uno de los tres componentes es de 255, el color resultante será blanco puro, mientras que será negro si el valor de cada componente es 0. Utilizando este modelo y con el software Adobe Photoshop CS5, se analizó la diferencia de color entre todos los huevos de cada puesta y el sustrato del nido.

Se seleccionaron tres muestras de 100 x 100 píxeles de cada huevo (aproximadamente el 5% de la superficie visible del huevo) formando un triángulo y separados entre sí por aproximadamente 1 cm, y tres muestras de 100 x 100 píxeles del sustrato del nido, representando los vértices de un triángulo alrededor del huevo. Luego, de manera independiente para cada color, se promediaron los valores de las tres muestras para cada huevo y cada sustrato (Villafuerte & Negro 1998) y se calculó la diferencia entre el color del huevo y el color del sustrato de su nido.

Al usar la diferencia de color dentro de la misma fotografía, se minimizó el problema de la variación temporal y espacial en la iluminación de las diferentes puestas (Lee *et al.* 2010). Durante este proceso se desconocía la edad de los huevos.

Este método de cuantificación de color se ha usado en estudios sobre la influencia del color de los huevos en la sobrevivencia del huevo (Blanco y Bertelotti 2002), la selección sexual (Moreno & Osorno 2003), y la filopatría (Sánchez *et al.* 2004).

Análisis de datos

Para conocer la influencia de la edad del huevo sobre la diferencia de color entre el huevo y el sustrato, se realizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM por sus siglas en inglés) con distribución normal, usando identidad como función de enlace. Se realizó un modelo independiente para cada color de RGB, incluyendo la identidad del nido como factor aleatorio. Entre las variables independientes se incluyeron el volumen del huevo, el área de estudio donde se ubicaba el nido (Zona de Trabajo o Costa Fraguas), el tipo de sustrato, el tamaño de puesta y las edades lineales y cuadráticas de los progenitores, ya que la edad y experiencia de los padres podría influir en el grado de ensuciamiento, y se incorporó la interacción entre edad de huevo y tipo de sustrato.

Los modelos iniciales se simplificaron eliminando secuencialmente las variables e interacciones que no fueran significativas ($P > 0.05$) hasta obtener el modelo mínimo adecuado, incluyendo sólo las interacciones y las variables que fueran significativas. Los modelos se realizaron con el programa R v2.15.0 (R Development Core Team 2012).

Depredación y destrucción de huevos de gallina

Entre el 25 de marzo y el 3 de abril, cerca de nidos naturales de bobos (a más de 5 metros de los nidos de gaviotas y de otros bobos), se crearon nidos artificiales en zonas de bosque y pastizal fuera de las áreas de estudio poblacional (ver Apéndice I). En bosque, se colocaron a una distancia máxima de 30 metros del borde del bosque, área donde las gaviotas suelen sobrevolar. Los nidos se crearon rascando y moldeando la tierra con los dedos en forma de un nido natural de bobo.

En cada nido artificial se colocó un huevo de gallina (*Gallus g. domesticus*). A diferencia de los 109 huevos de bobos descritos arriba, los 10 huevos de gallina medidos fueron menos largos ([media \pm DE] *bobo*: 60.86 ± 3.55 mm; *gallina*: 57.39 ± 2.04 mm; $t_{117} = 3.04$, $P = 0.00$, prueba de t independiente), y más anchos (*bobo*: 41.33 ± 1.34 mm; *gallina*: 43.45 ± 0.98 mm; $t_{117} = 4.87$, $P = 0.00$, prueba de t independiente), pero parecidos en volumen (*bobo*: $53.00 \pm 5.25 \text{ mm}^3$; *gallina*: $55.33 \pm 3.21 \text{ mm}^3$; $t_{117} = 1.37$, $P = 0.17$, prueba de t independiente).

La muestra experimental consistió de huevos de gallina ensuciados con tierra de la colonia cerca de los nidos de bobos, denominados *huevos sucios*; la muestra control consistió de huevos de gallina no sucios denominados *huevos limpios* (Figura 1). Los huevos experimentales se ensuciaron un día antes del experimento, frotando tierra húmeda en los cascarones hasta darles una coloración semejante para el ojo humano al de los huevos de bobo y dejándolos secar. Probablemente por la manipulación manual, los huevos y el sustrato de los nidos artificiales fueron impregnados con olor humano de manera parecida.



Huevo de bobo 0 días y Huevo de gallina limpio

Huevo de bobo 30 días y Huevo de gallina sucio

Figura 1

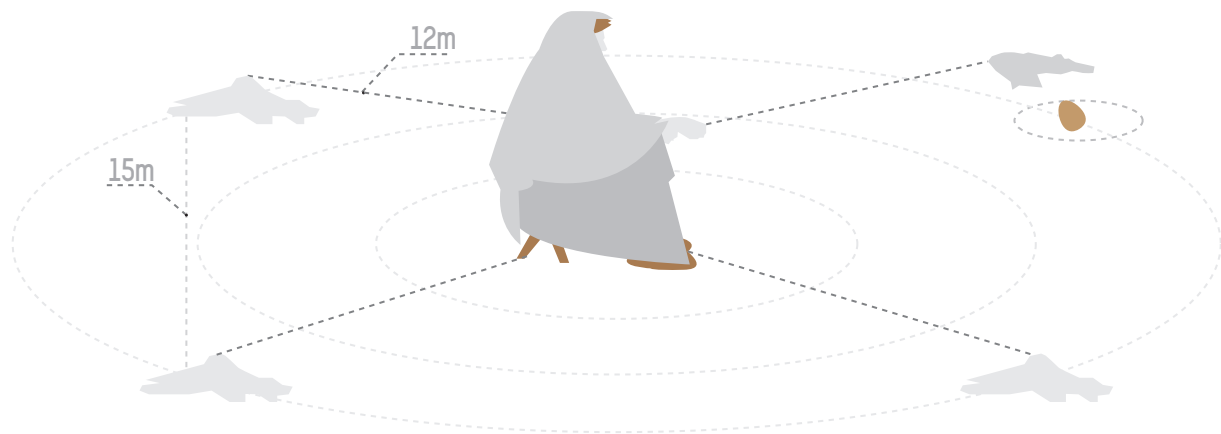
Comparación de huevos de bobo con huevos experimentales.

Los huevos de gallina sucios eran visualmente parecidos a los huevos de bobo sucios de aproximadamente 30 días de edad en los tres colores (rojo, verde y azul), mientras que los huevos limpios de gallina tuvieron diferencias de color mayores en los tres colores que los huevos recién puestos de bobo (Apéndice II).

En 25 pruebas (13 en bosque y 12 en pastizal) se expusieron un total de 100 huevos de gallina limpios y 100 huevos sucios en los nidos artificiales por un periodo de dos horas. Para cada prueba se crearon 8 nidos artificiales separados entre sí por aproximadamente 15 metros y se les asignaron aleatoriamente 4 huevos limpios y 4 huevos sucios, un huevo por nido.

Las pruebas se llevaron a cabo la mañana (07:00-10:30 horas), mediodía (10:30-13:30 horas) o tarde (15:00-18:00 horas). En cada prueba dos observadores se sentaron en bancos, cada uno a aproximadamente 12 metros de dos nidos con huevos limpios y dos con huevos sucios (Figura 2). Luego de colocar los huevos y cubrirlos con trapos para esconderlos, los observadores se taparon con ponchos camuflados e iniciaron la prueba jalando hilos para los retirar los trapos. Durante dos horas, mientras minimizaban sus movimientos, registraron si los huevos fueron atacados y la hora a la que sucedió.

Algunos huevos fueron atacados por bobos. Los observadores registraron el sexo de cada atacante así como si era solitario, si estaba en cortejo o criando huevos(s) o cría(s). Los sexos se identificaron por su voz: fuerte y gruesa en las hembras, un silbido de baja intensidad en los machos.



Análisis de datos

Se analizó, con dos modelos independientes, la incidencia de depredación por gaviotas de los huevos que no fueron atacados por bobos y la incidencia de destrucción por bobos de los huevos que no fueron depredados por gaviotas.

Para determinar si la probabilidad de ser depredados por gaviotas o destruido por bobos se veía afectada por el color del huevo, el hábitat (bosque o pastizal) y la hora del día, así como la interacción entre el color del huevo y hábitat, se generaron GLMMs con distribución binomial y una función de enlace logarítmica (Crawley 2003). Prueba se incluyó en cada modelo como variable aleatoria.

Adicionalmente, para ver si la latencia de depredación por gaviotas fue diferente entre huevos limpios y sucios, se ejecutó otro GLMM con distribución de error normal y con función identidad de enlace, tomando en cuenta solamente los huevos que fueron depredados. Las variables independientes y la variable aleatoria fueron las mismas que en el modelo anterior.

Los modelos iniciales se simplificaron hacia atrás (*backward model simplification*), eliminando secuencialmente los términos no significativos, empezando por las interacciones y siguiendo con los factores individuales, hasta obtener el modelo mínimo adecuado en el que la eliminación de cualquier término ocasiona un aumento significativo en la devianza del modelo (Crawley 2007).

Figura 2

Prueba de depredación, con observador en poncho camuflado rodeado por cuatro nidos artificiales tapados con telas camufladas.

Pérdida de huevos de bobo a diferentes edades

De la base de datos del Laboratorio de Conducta Animal, se obtuvo la sobrevivencia hasta la eclosión de todas las puestas de un solo huevo (para evitar confundir huevos en la puesta y asegurarnos que la edad es correcta) entre 1981 y 2011 (30 años). Se incluyeron sólo las puestas tardías, del 4 de marzo al 10 de junio (Peña-Álvarez 2009) durante el periodo de monitoreo cada 3-6 días. De los 7,247 huevos puestos, se perdieron por diversas causas 3,506. Se dividieron los 40 días de incubación en intervalos de cinco días y se calculó la proporción de huevos que se perdió en cada uno de los ocho intervalos, tomando en cuenta solo los huevos presentes al inicio de cada intervalo. Se compararon las proporciones de huevos perdidos en los 8 intervalos, utilizando una prueba de G.

Resultados/

Diferencia de color entre huevo y sustrato

Para los tres colores, la diferencia entre huevo y sustrato fue menor en nidos con tierra y tierra con hojarasca que en nidos con tierra y grava fina (R: $P= 0.05$; G: $P=0.05$; B: $P= 0.04$; Tabla 1, Figura 4) y disminuyó con la edad del huevo ($P= <0001$, Tabla 1, Figuras 3 y 4).

La diferencia entre huevo y sustrato no varió con la edad de los padres, el volumen del huevo o la zona (Tabla 1).



Figura 3

Huevos de bobos a diferentes edades

Variables	<u>R (rojo)</u>			<u>G (verde)</u>			<u>B (azul)</u>		
	F	gl	p	F	gl	p	F	gl	p
Modelo Inicial									
Edad huevo	12.08	1	0.003	19.20	1	0.0005	21.05	1	0.0004
Puesta	0.10	1	0.75	0.09	1	0.75	0.00	1	0.99
Sustrato	5.89	2	0.01	4.90	2	0.02	4.72	2	0.02
Edad Madre	0.08	1	0.78	0.53	1	0.47	0.65	1	0.42
Edad ² Madre	3.82	1	0.06	4.31	1	0.04	4.21	1	0.05
Edad Padre	0.50	1	0.48	0.63	1	0.43	0.68	1	0.41
Edad ² Padre	0.08	1	0.77	0.63	1	0.43	0.81	1	0.37
Volumen de huevo	2.05	1	0.17	1.83	1	0.19	0.96	1	0.34
Zona de la colonia	0.00	1	0.98	0.42	1	0.52	0.38	1	0.54
Edad Huevo: Sustrato	0.04	2	0.96	0.11	2	0.89	0.16	2	0.85
Modelo Final									
Edad huevo	29.54	1	<0.0001	44.79	1	<0.0001	50.29	1	<0.0001
Sustrato	3.34	2	0.05	3.29	2	0.05	3.61	2	0.04

GLMM del efecto de varias variables sobre la diferencia de color entre huevo y sustrato. Se analizaron tres colores y se incluyó nido como factor aleatorio (N=109 huevos/ 80 nidos).

Tabla 1

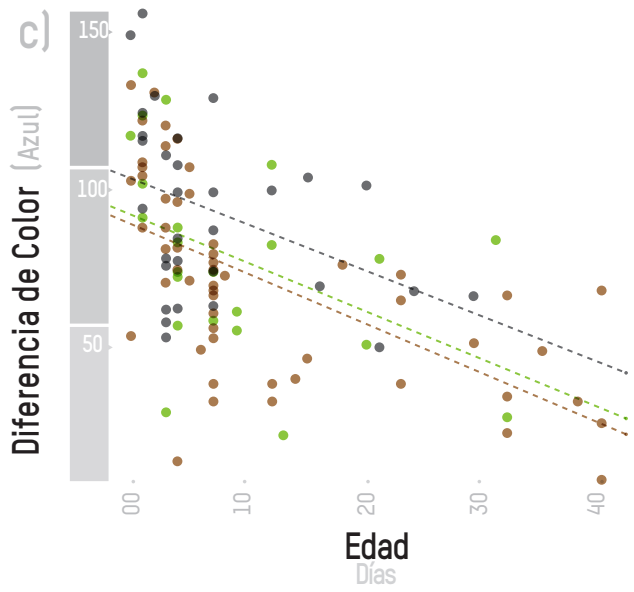
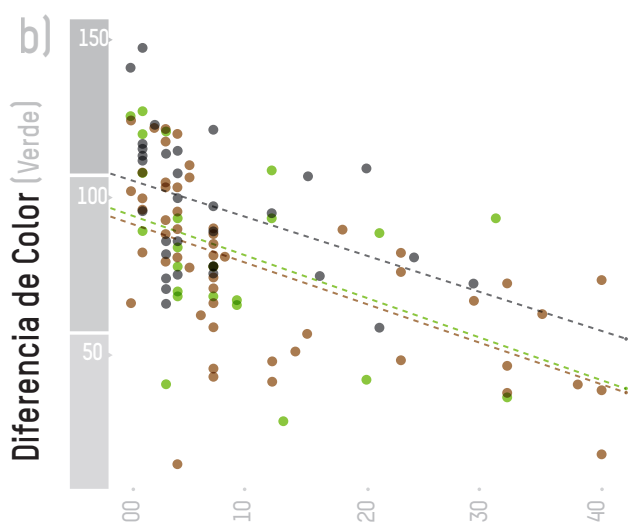
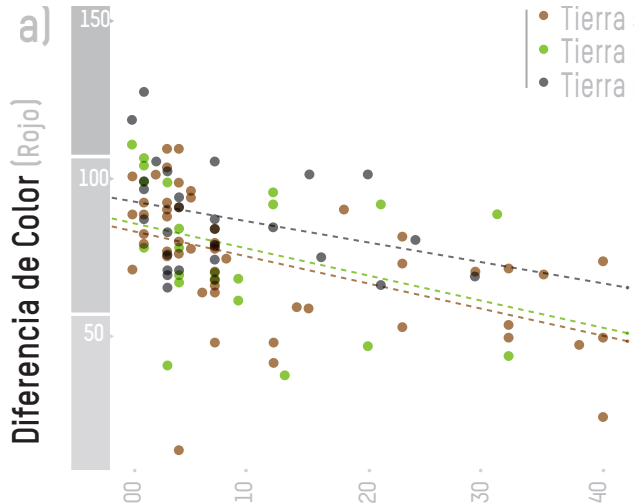


Figura 4

Diferencia de color entre huevo y sustrato a diferentes edades. En el eje Y, valores cercanos a cero significan un color muy similar y valores altos una diferencia de color alta. Se consideran tres sustratos y tres colores. a) Rojo, b) Verde y c) Azul. N=109 huevos.

Depredación y destrucción de huevos de gallina

Las gaviotas sobrevolando la colonia detectaban los huevos y, o agarraban un huevo mientras volaban, o aterrizaban a unos metros del nido, caminaban hacia él y tomaban el huevo con el pico. En el segundo caso se lo llevaban caminando o volando, o lo rompían picoteándolo o estrellándolo contra el piso antes de comérselo. En dos ocasiones, una gaviota, después de depredar un huevo, caminó a otro y lo depredó. Es posible que algunas gaviotas hayan regresado a depredar más huevos en el mismo sitio experimental, o depredaron en más de un sitio experimental; no pudimos detectar tales casos ya que no distinguíamos a gaviotas individuales.

Los bobos, cuando salían de sus nidos a pescar o regresaban de la pesca, caminaban junto a los nidos artificiales y generalmente no les hacían caso. Sin embargo, en 17 ocasiones, bobos que salían o regresaban, o los que se encontraban en un nido cercano, caminaron hacia el nido artificial, picotearon el huevo hasta romperlo o lo agarraron y tiraron fuera del nido. Después, seguían su camino o caminaban a sus nidos. En dos ocasiones los huevos experimentales fueron incubados por parejas de bobos en cortejo que se encontraban cerca del nido (pero unas horas después los huevos ya no estaban).

Las gaviotas depredaron 56 de los 183 huevos (30%) que no fueron destruidos por bobos. De estos, 34 fueron limpios y 22 fueron sucios, siendo significativa la depredación diferencial sobre huevos limpios ($\chi^2_1 = 8.984$, $P = 0.003$, Figura 5) independientemente del hábitat (*Color:Hábitat*: $\chi^2_1 = 0.608$, $P = 0.435$). Además, la depredación por las gaviotas fue mayor en el pastizal que en el bosque (*Hábitat*: $\chi^2_1 = 0.4831$, $P = 0.028$) pero no se detectó un efecto de la hora del día ($\chi^2_2 = 0.971$, $P = 0.647$).

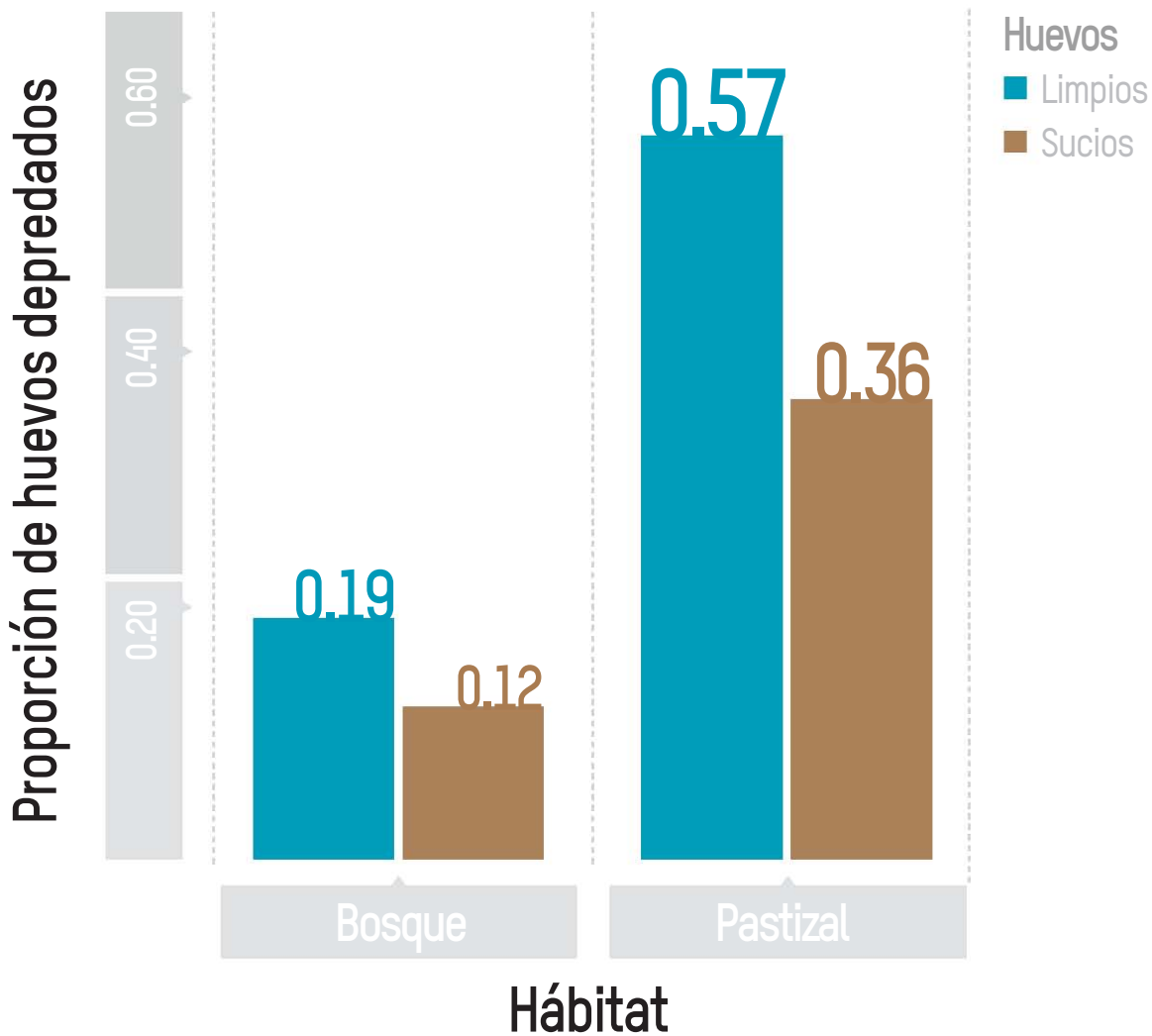


Figura 5

Proporción de huevos de gallina limpios y sucios depredados por gaviotas en bosque o pastizal (N=183).

La latencia de depredación fue similar para huevos limpios y sucios ($\chi^2_2 = 3.736$, $P=0.154$). Aunque en promedio los huevos de la muestra fueron depredados más rápido en el pastizal ([media \pm DE] 43.41 \pm 31.41 minutos) que en el bosque (63.69 \pm 41.11 minutos), esta diferencia no fue significativa ($\chi^2_2 = 2.243$, $P=0.326$). De igual manera, no se encontró un efecto de la hora del día ($\chi^2_1 = 0.000$, $P=1$) ni la interacción entre color del huevo y hábitat ($\chi^2_1 = 0.448$, $P=0.503$) sobre la latencia de depredación.

De los 144 huevos que no fueron depredados por gaviotas, 17 fueron destruidos por los bobos, incluyendo 14 huevos limpios y 3 huevos sucios. Se destruyeron más huevos limpios que sucios ($\chi^2_1 = 10.053$, $P=0.001$; Figura 6) independientemente del hábitat (*Color: Hábitat*: $\chi^2_1 = 0.1$, $P=0.752$). La probabilidad de destrucción no varió entre hábitat ($\chi^2_2 = 1.33$, $P=0.514$), ni con la hora del día ($\chi^2_1 = 0.234$, $P=0.923$).

En las vecindades donde se llevaron a cabo las pruebas, aunque no se hizo un conteo, se pudo apreciar un mayor número de bobos machos que de hembras, así como un mayor número de bobos con cría o con huevo que bobos solos o cortejando. **De los 17 huevos atacados, 82% fueron atacados por machos (70% por machos solos o en cortejo, Figura 7).** Pocos bobos que tenían crías se alejaron de ésta para ir a atacar los huevos.

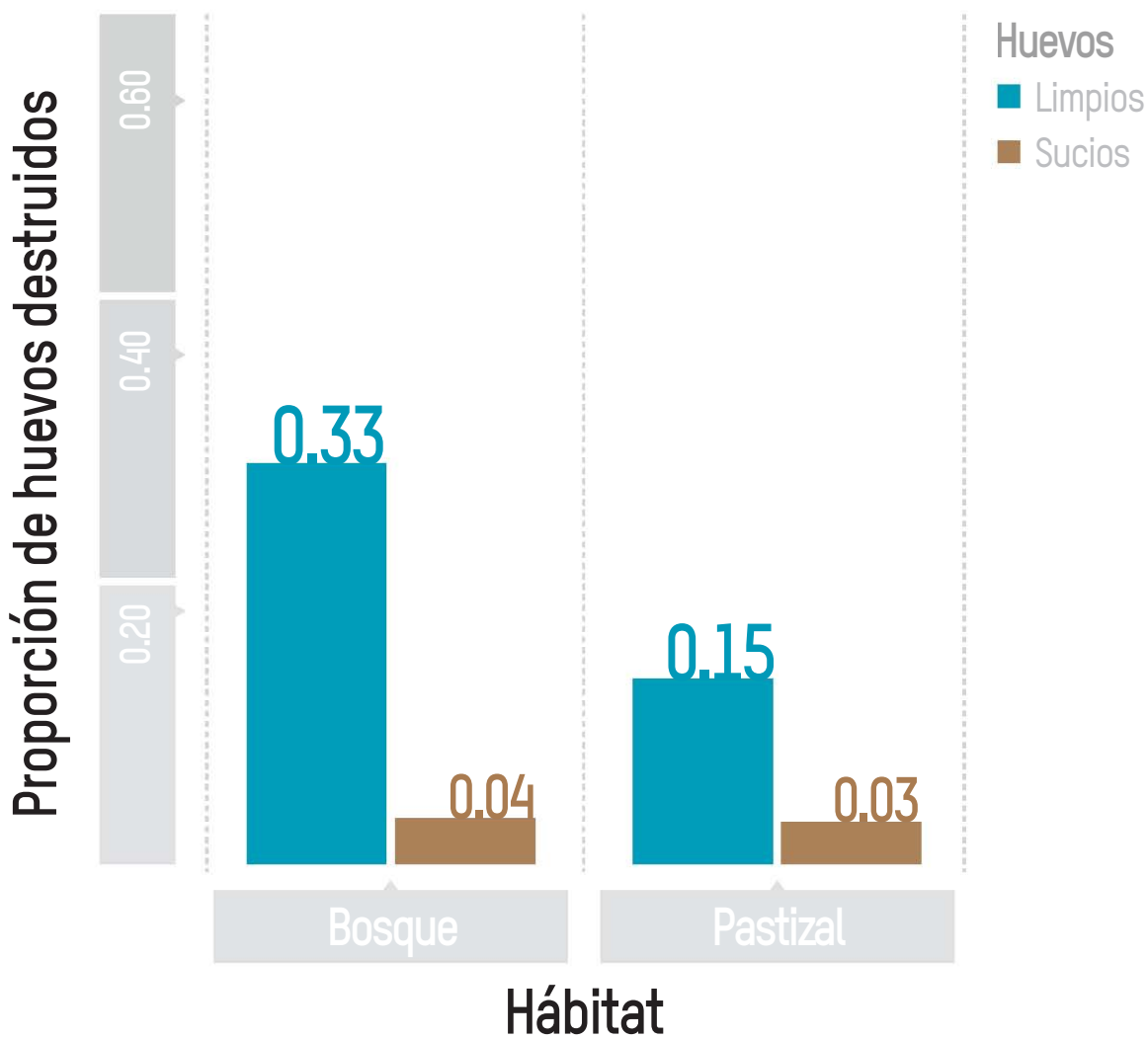
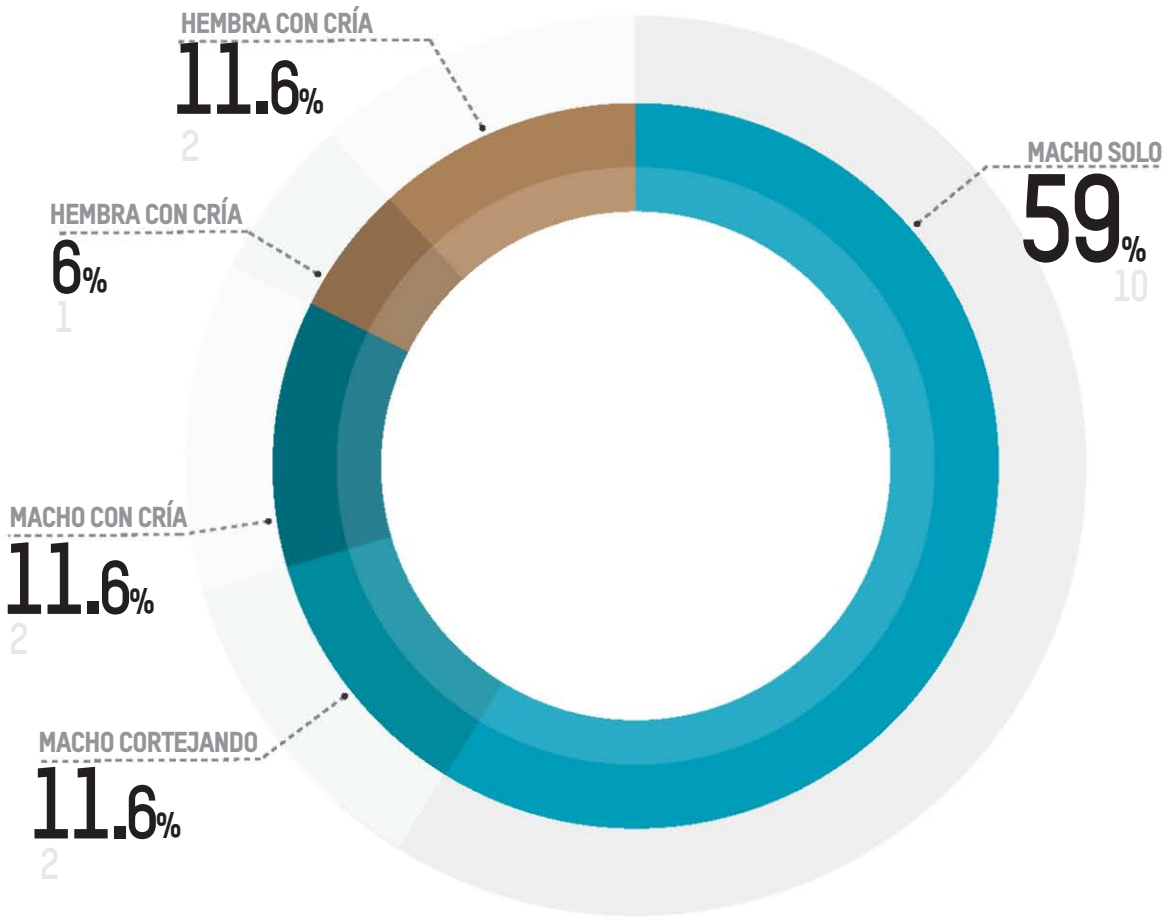


Figura 6

Proporción de huevos de gallina limpios y sucios destruidos por los bobos en bosque o pastizal (N=144).

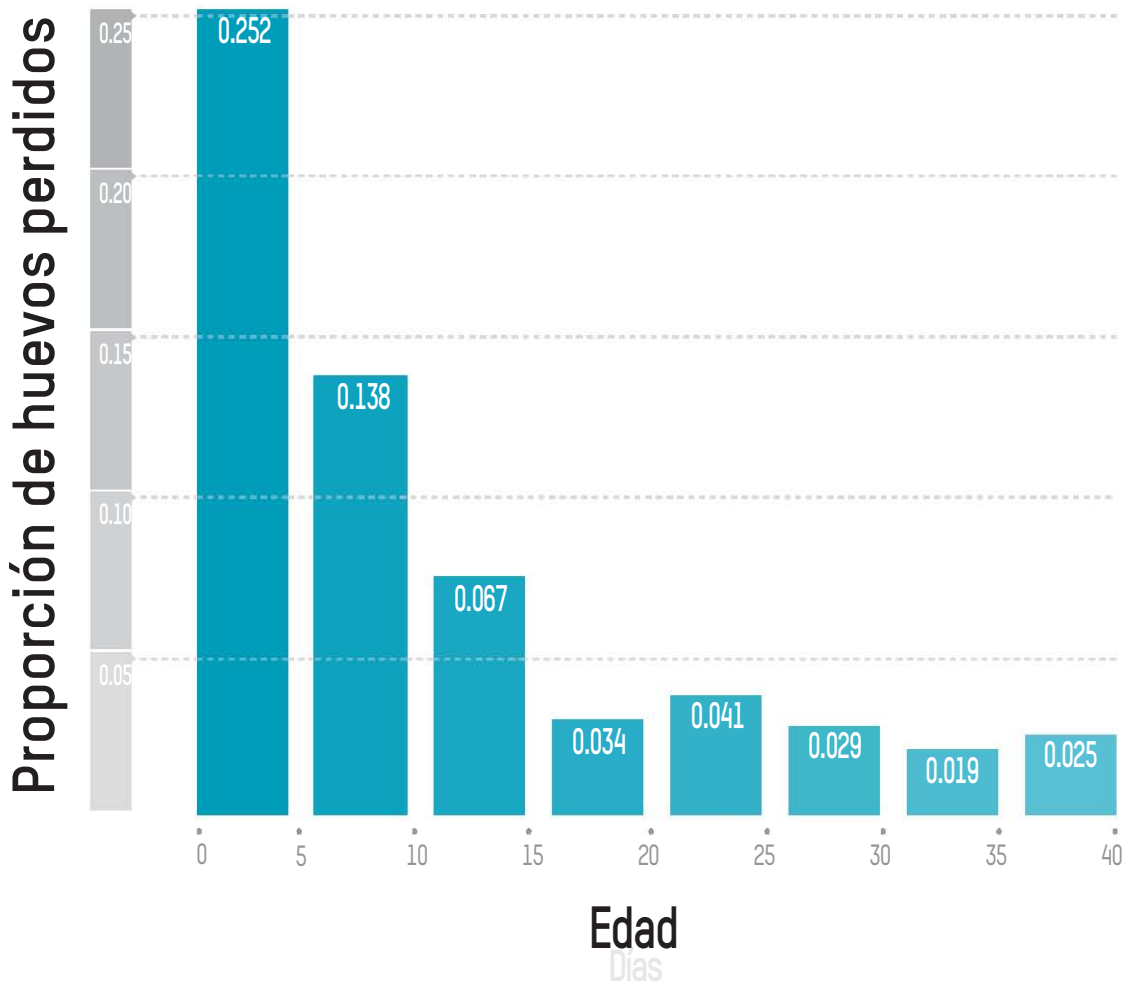


Porcentaje de huevos destruidos por bobos de diferente sexo y estatus (N=17).

Figura 7

Pérdida de huevos de bobo a diferentes edades

En los primeros 5 días se perdió una proporción de 0.25 de los 7,248 huevos. Luego, la proporción perdida en cada intervalo de 5 días de edad disminuyó hasta la edad de 15 días (Figura 8), a partir de la cual se perdió una proporción menor de 0.05 en cualquier intervalo ($G_7=3054.52$, $P < 0.000$; ver Apéndice III).



Proporción de huevos únicos que se perdió a diferentes edades de huevo. N=7,248 huevos entre 1981-2011. Prueba de G: $G = 3054.52$, $gl = 7$, $p < 0.000$

Figura 8

Discusión/

Coloración de los huevos a través del tiempo

Nuestros resultados demuestran que con la edad el color de los huevos del bobo de patas azules en la Isla Isabel se va pareciendo cada vez más al color del sustrato del nido debido al ensuciamiento. Esta reducción progresiva de la diferencia de color entre el huevo y el sustrato se dio para los tres colores que componen el modelo RGB, aunque pareció ser mayor en verde y azul que en rojo.

La reducción de la diferencia de color con la edad se observó en los tres tipos de sustrato. Además, la cripsis también parece adquirirse en nidos con sustrato de arena (observaciones personales), aunque estos se excluyeron del estudio. El ensuciamiento, por lo tanto, podría reducir la detección visual de los huevos adquiriendo camuflaje por *emparejamiento de color con el fondo* en cualquier tipo de sustrato, siendo un mecanismo de camuflaje flexible. Esto resultaría ventajoso para los bobos ya que les estaría permitiendo anidar en todo tipo de sustrato, asegurando que los huevos se parezcan al color del sustrato de su nido en cuestión de días.



Recientemente se ha probado que algunas aves tienen receptores de color ultravioleta en la retina (Honkavaara et al 2002) y parece ser una propiedad general de las aves, probablemente sólo ausente en algunas especies nocturnas (Goldsmith 1991; Jacobs 1992). Las especies que se sumergen y bucean aparentemente no dependen de los conos UV para localizar peces. Sin embargo, las gaviotas (familia Laridae) mantienen la sensibilidad UV, probablemente porque también poseen hábitos de forrajeo terrestres (Hastad *et al.* 2005) y esto podría facilitar la detección de los huevos de bobos a diferentes edades, los cuales se ha visto que relejan el rango UV (Morales *et al.* 2010). Nuestro estudio utilizó los componentes RGB a través de fotografías digitales, pero estas no nos proporcionaron información en el rango UV. Aunque el componente ultravioleta es un estímulo que podría ser redundante, o encontrarse correlacionado con los colores que se ven en el rango de luz visible (Withgott 2000, Kevan *et al.* 2001), hacer un análisis de color tomando en cuenta el rango UV podría apoyar los resultados obtenidos, esperando que con el tiempo, debido al ensuciamiento, los huevos dejen de reflejar el UV ya que el sustrato no lo refleja.

La edad/experiencia de los padres no influyó en el *emparejamiento de color con el fondo*. Padres de mayor calidad y con mayor experiencia reproductiva deberían seleccionar sitios con factores físicos que favorezcan el éxito reproductivo (Lack 1968; Cezilly & Quenette 1988), influyendo en el grado de similitud entre el color del huevo con el sustrato del nido (Lee *et al.* 2010). Posiblemente, en el bobo de patas azules, la experiencia y calidad de los padres no afectan en el *emparejamiento de color con el fondo* porque la selección del sustrato y la conducta de incubación tienen efectos mínimos sobre el ensuciamiento, siendo posiblemente la estructura del cascarón la que está siendo favorecida para ensuciarse con facilidad.

Apesar de que el ensuciamiento parece reducir la depredación, podría opacar el color azul del huevo y esconder un posible indicador de calidad de la hembra, provocando una disminución en la inversión del macho (Morales *et al.* 2010). Sin embargo, para esta función, la exposición del color azul del cascarón al macho durante unas horas

o días podría ser suficiente para que reciba la señal de calidad. Por lo tanto, el ensuciamiento en los huevos podría proporcionar camuflaje sin sacrificar la señalización de calidad de las hembras por el pigmento biliverdina.

Reducción de depredación de huevos por ensuciamiento de cascarón

Los huevos de gallina sucios sufrieron menos depredación por gaviotas que los huevos limpios, posiblemente porque los huevos sucios tienen un menor contraste con el sustrato del nido artificial y por lo tanto son detectados con menor facilidad. No hubo evidencia de que los huevos limpios fueron depredados más rápido, pero las muestras fueron pequeñas. Además, otros factores que posiblemente influyen en la latencia de depredación, como la cantidad de gaviotas cerca o su interés por encontrar comida, podrían dificultar que se encuentre un efecto, aumentando la varianza en la latencia.

La mayor depredación sobre huevos de gallina en pastizal podría haber resultado de la tendencia de las gaviotas de anidar en las orillas de la isla cerca del pastizal y, por lo tanto, sobrevolar los pastizales con mayor frecuencia. Otra posibilidad es que la detección visual de los huevos en el bosque podría ser más difícil debido a las sombras en el suelo o porque el dosel esconde los huevos y obliga a las gaviotas a volar a mayor altura.

Los huevos de gallina sucios tuvieron un contraste con el sustrato similar al de los huevos de bobo de aproximadamente 30 días, pero los huevos de gallina limpios tuvieron mayor contraste con el fondo que los huevos recién puestos de bobo, por lo que podrían ser más visibles y fáciles de detectar por las gaviotas. Sin embargo, se demostró que la suciedad en los huevos de gallina disminuye su depredación y, dado que los huevos de bobo de patas azules son

similares en tamaño y en el color de los huevos sucios, es razonable suponer que la suciedad protege los huevos de bobo de manera similar, aunque el efecto podría ser menor.

Probablemente el camuflaje es importante para disminuir el riesgo de ataque cuando los bobos se levantan para amenazar o agredir a otro bobo o a un depredador, o cuando huyen temporalmente del nido para escapar de un depredador terrestre. Sería de esperarse que los bobos fueran más cuidadosos en cubrir los huevos recién puestos que los huevos sucios, excepto cuando el color de su cascarón tiene importancia como señal social.

Nuestros resultados coinciden con otros estudios donde los huevos que son crípticos de origen por emparejamiento de color con el fondo sufren menos depredación que los huevos conspicuos (ej. Castilla *et al.* 2007, Westmoreland & Best 1986). Sin embargo, el ensuciamiento de los huevos del bobo de patas azules representa un mecanismo alternativo de crípsis en huevos de aves para disminuir su depredación. Este mecanismo no ha sido estudiado en otras especies, pero posiblemente podría encontrarse en especies con huevos que tengan capas externas del cascarón gruesas y porosas, como por ejemplo en otros bobos y alcatraces (Suliformes), somormujos (Podicipediformes) o pelicanos (Pelecaniformes) (Schmidt 1958; Board *et al.* 1984).

Una explicación alternativa a que los huevos limpios puedan ser más depredados que los huevos de color es porque podrían ser preferidos por las gaviotas posiblemente por ser más frágiles. Los huevos blancos de la perdiz roja (*Alectoris rufa*) sufren más depredación que los huevos con manchas cafés y necesitan una fuerza de sólo 24 N para romperse, mientras que los huevos con manchas cafés necesitan 30 N (Castilla *et al.* 2006). Sin embargo, las gaviotas aparentemente rompen los huevos de bobo con facilidad y es poco probable que el ensuciamiento vuelva más resistentes a los huevos de bobo.

Los bobos también destruyeron huevos de gallina, generalmente machos sin pareja o que estaban cortejando. Un huevo ajeno o cerca del territorio podría traer costos como mayor competencia por espacio o mayor competencia intrasexual. Además,

los machos destruyen huevos cuando su paternidad está en duda (Osorio-Beristain & Drummond 2001) o cuando su nido es parasitado por otra hembra que no sea su pareja social, aun cuando haya tenido cópula extra-pareja con la hembra parásita (Osorio-Beristain *et al.* 2006). Podría ser que los costos de la defensa territorial inadecuada son más altos para los machos, quienes generalmente necesitan obtener un territorio para atraer una pareja, y defienden la nidada con más intensidad que las hembras (Sánchez-Macouzet & Drummond 2011). El hecho de que los bobos atracaron más los huevos de gallina limpios que los huevos sucios implica que la cripsis por ensuciamiento potencialmente disminuye el riesgo de ataques por conspecíficos hacia huevos descubiertos. Sin embargo, parece poco probable que esta sea una función del ensuciamiento ya que huevos sucios de bobo son huevos que llevan varios días de incubación por una pareja, los cuales raras veces son atacados por otros bobos (Drummond, observaciones no publicadas).

Pérdida de huevos de bobo a diferentes edades

Una proporción del 0.25 de los huevos de bobo en puestas tardías de un solo huevo de 30 temporadas, entre 1981 y 2011, se perdieron durante los primeros 5 días de edad. Con la edad, esta proporción de pérdida disminuyó hasta que se mantuvo por debajo del 0.05 a partir de los 15 días de edad. Lo observado en puestas de un solo huevo podría ser parecido en puestas mayores. Peña-Álvarez (2009) reporta un porcentaje de pérdida del 86.1% de las puestas tardías totales (puestas de 1-3 huevos) de 22 temporadas de 1981 a 2003, de las cuales el 25% se perdieron en los primeros 5 días de edad. Las tasas de pérdida tan elevadas implican selección fuerte sobre los huevos y posiblemente sobre la coloración.

La pérdida de huevos puede darse por infertilidad de los huevos; abandono del nido por parte de los padres; la expulsión o destrucción de los huevos por los propios padres cuando su paternidad está en duda (Osorio-Beristain & Drummond 2001; Osorio-Beristain *et al.* 2006); el aumento en las interacciones agresivas con vecinos y la destrucción de los huevos por estos debido a una baja disponibilidad de sitios; o por perturbación humana. Además, es probable que la tasa de pérdida es elevada en puestas tardías porque los progenitores son aves de baja calidad o que cambiaron de pareja (Peña-Álvarez 2009) o porque las condiciones ecológicas se deterioran tarde en la época de reproducción. Sin embargo, la depredación por gaviotas podría ser una causa importante de fracaso en la reproducción. En puestas tempranas se observó una pérdida de 29% de los huevos por depredación (Osorio-Beristain, datos no publicados) y este porcentaje podría aumentar conforme avanza la temporada reproductiva debido a que las gaviotas aumentan su depredación entre marzo y mayo, su época de reproducción (del Hoyo 1996). Por lo que, la observada disminución en la pérdida de huevos a edades avanzadas, posiblemente podría explicarse como resultado del aumento en el emparejamiento de color con el fondo.

Conclusiones/

- Los huevos del bobo de patas azules adquieren el color del sustrato del nido volviéndose progresivamente más crípticos. Debido a que los huevos de gallina sucios tuvieron menores tasas de depredación por la gaviota parda que los huevos limpios, podemos suponer que lo mismo ocurre en los huevos de bobos por ser similares. Por lo tanto, sugerimos que el ensuciamiento de huevos podría funcionar como mecanismo de camuflaje por emparejamiento de color con el fondo para reducir la depredación.
- La pérdida de huevos es más frecuente cuando los huevos están recién puestos, menos sucios y menos crípticos, sugiriendo que el ensuciamiento de los huevos en el transcurso de la incubación contribuye a disminuir su tasa de depredación (aunque otros factores podrían también estar involucrados).
- En los tres sustratos incluidos en el estudio, el ensuciamiento de los huevos reduce la diferencia de color entre huevos y el sustrato del nido, lo que resultaría ventajoso para los bobos ya que les estaría permitiendo lograr cripsis de sus huevos en una gran variedad de sustratos, siendo un mecanismo de camuflaje flexible.
- El ensuciamiento de los huevos disminuye la tasa de ataques por conspecíficos. Por lo tanto, la cripsis en huevos podría funcionar no solo para reducir la depredación sino también el riesgo de ataques por vecinos que luchan por un territorio y recursos.



- En el bobo de patas azules, el ensuciamiento de los huevos disminuye su detección por depredadores y vecinos de la misma manera que lo hacen los pigmentos de coloración críptica en otras especies. Es probable que esto ocurra sin sacrificar la posible señalización de calidad de las hembras por el pigmento biliverdina en huevos recién puestos.
- Está por verse si la selección por ensuciamiento ha conducido a la evolución de características conductuales o fisiológicas que lo propician, por ejemplo en relación a la selección del sitio de anidación, la manipulación de los huevos durante la incubación, o la estructura de los cascarones.

Literatura citada/

- Anderson, D. J.** 1995. The role of parents in siblicidal brood reduction of two booby species. *The Auk*, 860-869.
- Ashmole, N. P.** 1971. Seabird ecology and the marine environment. pp. 223-286 in *Avian Biology*. Vol. 1. (D.S. Farner and J.B. King, Eds.). New York USA: Academic Press, New York.
- Baltz, D. M., & Morejohn, G. V.** 1977. Food habits and niche overlap of seabirds wintering on Monterey Bay, California. *The Auk*, 526-543.
- Bertram, B. C. R. & Burger, A. E.** 1981. Are ostrich (*Struthio camelus*) eggs the wrong colour? *Ibis*, 123, 207-210.
- Blanco, G., & Bertellotti, M.** 2002. Differential predation by mammals and birds: implications for egg-colour polymorphism in a nomadic breeding seabird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75(2), 137-146.
- Board, R. G., Perrot, H. R., Love, G., & Scott, V. D.** 1984. The phosphate-rich cover on the eggshells of grebes. *J. Zool.* 203, 329-343.
- Board, R. G., & Sparks, N. H.** 1991. Shell structure and formation in avian eggs. En *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge, 71-86.
- Castilla, A. M., Dhondt, A. A., Díaz-Uriarte, R. & Westmoreland, D.** 2007. Predation in ground-nesting birds: an experimental study using natural egg-color variation. *Avian Conserv. Ecol.* 2, 2-13.

- Castillo-Álvarez, A. & Chávez-Peón, M.** 1983. Ecología reproductiva e influencia del comportamiento en el control del número de crías en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*) en la Isla Isabel, Nayarit. *Tesis de licenciatura*, Fac. de ciencias, UNAM. pp. 118.
- Cezilly, F. & Quenette, P. Y.** 1988. Role des écrans naturels attendant au nid chez le Goeland leucophee (*Larus cachinaans michahellis*). *Alauda*, **56**, 41–50.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP).** 2005. Programa de Manejo del Área Natural Protegida con el carácter de Parque Nacional Isla Isabel. Disponible en: [http://www.conanp.gob.mx/que.../pdf/programas_manejo/Isla_Isabel_ok.pdf]
- Crawley, M. J.** 2003. *Statistical Computing: An Introduction to Data Analysis Using S-Plus*. Chichester, UK: John Wiley.
- Crawley, M. J.** 2007. *The R Book*. Chichester, UK: John Wiley and Sons.
- D’Alba, L., & Torres, R.** 2007. Seasonal egg-mass variation and laying sequence in a bird with facultative brood reduction. *The Auk*, **124**(2), 643-652.
- Davies, N.B.** 2000. Cuckoos, cowbirds and other cheats. T & AD Poyser, London.
- Deeming, D. C.** 2002. The role of egg turning during incubation. En: *Practical aspects of commercial incubation in poultry*. Ed. Deeming D. C. Ratite conference books. pp 27 - 31.
- Del Hoyo, J., Elliot, A., & Sargatal, J.** 1996. *The Handbook of the Birds of the World. Vol. 3 Hoatzin to Auks*. Barcelona: Lynx Editions.
- Drummond, H., González, E., & Osorno J. L.** 1986. Parent-offspring cooperation in the Blue-footed Booby (*Sula nebouxii*): Social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 365-372.
- Drummond, H., Torres, R. & Krishnan, V. V.** 2003. Buffered Development: resilience after aggressive subordination in infancy. *The American Naturalist*. **161**, 794-807.
- García, M. A., & Saavedra, M. T.** 1997. Variación interanual en el éxito reproductivo del Bobo de Patas Azules (*Sula nebouxii*) y sus implicaciones en la reducción facultativa de la nidada. *Tesis de Licenciatura*, Fac. de Ciencias, UNAM.

- García-Peña, G. E.** 2005. Efectos y costos de la termorregulación durante la incubación del ave *Sula nebouxii*. *Tesis de Maestría*. Instituto de Ecología, UNAM.
- Gaviño, G. & Uribe, Z.** 1978. Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit, con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. Instituto de Biología, UNAM.
- Gould, S. J.** 1982. The guano ring. *Nat. Hist.* **91**, 12-19
- Götmark, F.** 1993. Conspicuous nests may select for noncryptic eggs: a comparative study of avian families. *Ornis Fennica*, **70**, 102-105.
- Guerra, M. & Drummond, H.** 1995. Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labor in the Blue-foot Booby. *Behavior*, **132**, 479-496.
- Haskell, D.G.** 1996. Do bright colors at nests incur a cost due to predation? *Evol. Ecol.*, **10**, 285-288.
- Hockey, P. A. R.** 1982. Adaptiveness of nest site selection and egg coloration in the African black oystercatcher *Haematopus moquini*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **11**, 117-123.
- Hoyt, D. F.** 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *The Auk*, 73-77.
- Hunt, G. L., & Hunt, M. W.** 1973. Habitat partitioning by foraging gulls in Maine and northwestern Europe. *The Auk*, **90**(4), 827-839.
- Ishikawa, S., Suzuki, K., Fukuda, E., Arihara, K., Yamamoto, Y., Mukai, T. & Itoh, M.** 2010. Photodynamic antimicrobial activity of avian eggshell pigments. *FEBS Lett.*, **584**, 770- 774.
- Jones K. M., Ruxton G. D., & Monaghan P.** 2002. Model parents: is full compensation for reduced partner nest attendance compatible with stable biparental care? *Behav Ecol*, **13**, 838-843.
- Kilner, R. M.** 2006a Function and evolution of color in young birds. En: Hill, G. and McGraw, K. (eds), *Bird coloration*, pp. 201- 232. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Kilner, R. M.** 2006b. The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biol. Rev.*, **81**, 383- 406.
- Kreisinger, J. & Albrecht, T.** 2008. Nest protection in mallards *Anas platyrhynchos*: untangling the role of crypsis and parental behaviour. *Funct. Ecol.*, **22**, 872- 879.

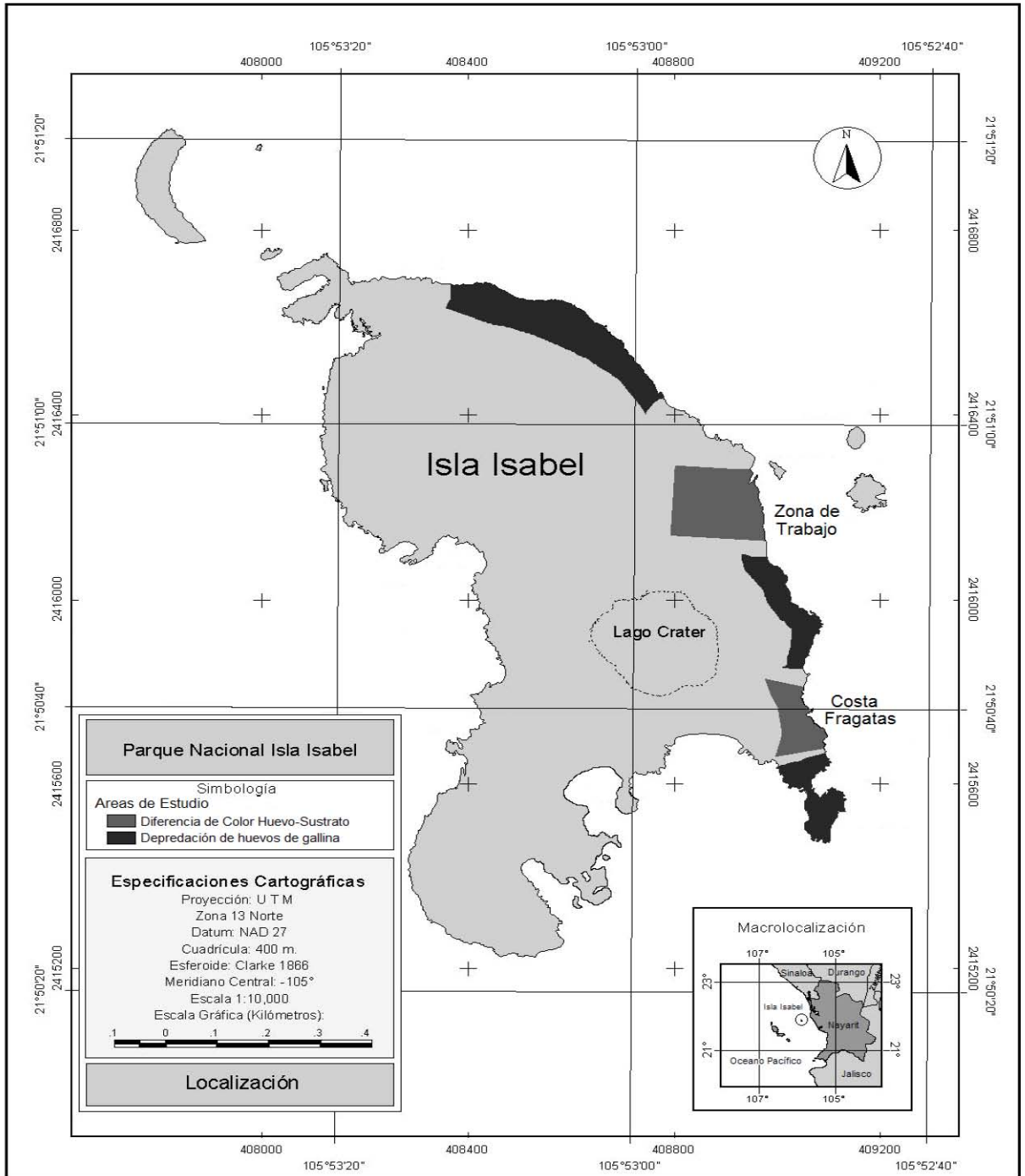
- Lack, D.** 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lee, W. S., Kwon, Y. S. & Yoo, J. C.** 2010. Egg survival is related to the colour matching of eggs to nest background in Blacktailed Gulls. *J. Ornith.*, **151**, 765– 770.
- Lloyd, P., É. Plagányi, D. Lepage, R. M. Little, & T. M. Crowe.** 2000. Nest-site selection, egg pigmentation and clutch predation in the groundnesting Namaqua sandgrouse *Pterocles namaqua*. *Ibis*, **142**, 123–131.
- Montes-Medina, A. C., Drummond, H., & Kim, S. Y.** 2009. Distance from the forest edge matters in habitat selection of the Blue-footed Booby *Sula nebouxii*. *Journal of Ornithology*, **150**(4), 845–852.
- Montevicchi, W. A.** 1976. Field experiments on the adaptive significance of avian eggshell pigmentation. *Behaviour*, **58**, 26– 39.
- Morales, J., Torres, R., & Velando, A.,** 2010. Parental conflict and blue egg coloration in a seabird. *Naturwissenschaften*, **97**, 173–180.
- Moreno, J., & Osorno, J. L.** 2003. Avian egg colour and sexual selection: does eggshell pigmentation reflect female condition and genetic quality?. *Ecology Letters*, **6**(9), 803–806.
- Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., Merino, S., Tomás, G, & Martínez-de la Puente, J.** 2005. Evidence for the signaling function of egg color in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology*, **16**, 931–937.
- Moreno, J., Lobato, E., Morales, J., Merino, S., Tomás, G., Martínez-de la Puente, J., Sanz, J. J., Mateo, R. & Soler, J. J.** 2006. Experimental evidence that egg color indicates female condition at laying in a songbird. *Behavioral Ecology*, **17**, 651–655.
- Nelson, J. B.** 1978. *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Nelson, J. B.** 2005. *Pelicans, cormorants and their allies*. Oxford University Press, New York.
- New, D. A. T.** 1957. A critical period for the turning of hen's eggs. *J. Embryol. Exp. Morphol.* **5**, 293–299.

- Nguyen, L. P., Nol, E., & Abraham, K. F.** 2003. Nest success and habitat selection of the semipalmated plover on Akimiski Island, Nunavut. *Wilson Bull*, **115**, 285-291.
- Osorio-Beristain, M., & Drummond, H.** 2001. Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioral Ecology*, **12** (1), 16-21.
- Osorio-Beristain, M., Pèrez-Staples, D., & Drummond, H.** 2006. Does Booby Egg Dumping Amount to Quasi-Parasitism?. *Ethology*, **112** (7), 625-630.
- Öst, M., Mantila, L., & Kilpi, M.** 2002. Shared care provides time budgeting advantages of female aiders. *Anim. Behav.*, **64**, 223-231.
- Peña-Álvarez, B.** 2009. Variación de la fecha de puesta del bobo de patas azules. *Tesis de Licenciatura*, Fac. de Ciencias, UNAM. pp.100.
- Palmer R. S.** 1962. *Handbook of North American Birds. Vol. I. New Haven*: Yale Univ. Press.
- R Development Core Team.** 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Ricklefs, R. E.** 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, **9**, 1-48.
- Robertson, I. S.** 1961. The influence of turning on the hatchability of hens' eggs. *J. Agric. Sci*, **57**, 57.
- Rodriguez, M. C, & H. Drummond.** 2000. Exploitation of avian nestlings and lizards by insular milksnakes, *Lampropeltis triangulum*. *Journal of Herpetology*, **34**, 139-142.
- Ruiz, A.** 1977. Algunos aspectos ecológicos de la Isla Isabel, Nayarit. *Tesis de licenciatura*. Fac. de Ciencias, UNAM.
- Sálek, M. & Cepáková, E.** 2006. Do northern lapwings *Vanellus vanellus* and little ringed plovers *Charadrius dubius* rely on egg crypsis during incubation? *Folia Zool.*, **55**, 43– 51.
- Sánchez, J. M., Corbacho, C., Muñoz del Viejo, A., & Parejo, D.** 2004. Colony-site tenacity and egg color crypsis in the gull-billed tern. *Waterbirds*, **27**(1), 21-30.
- Sánchez-Macouzet, O., & Drummond, H.** 2011. Sibling bullying during infancy does not make wimpy adults. *Biology letters*, **7**(6),

869-871.

- Schmidt, W. J.** 1958. Schleim-, Kalk- und Farbstoff-Ablagerungen auf der Kalkschale von Vogeleiern. *Cell and Tissue Research*, **47**(3), 251-268.
- Spottiswoode, C.N. and Stevens, M.** 2010. Visual modeling shows that avian host parents use multiple visual cues in rejecting parasitic eggs. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, **107**, 8672- 8676.
- Stevens, M. & Merilaita, S.** 2009a. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philos. T. R. Soc. B. Biol. Sci.*, **364**, 423-427.
- Stevens, M. & Merilaita, S.** 2009b. Defining disruptive colouration and distinguishing its functions. *Philos. T. R. Soc. B, Biol. Sci.*, **364**, 481- 488.
- Stoddard, M. C., Marshall, K. L. A., & Kilner, R. M.** 2011. Imperfectly camouflaged avian eggs: artifact or adaptation? *Avian Biology Research*, **4** (4), 196-213.
- Tinbergen, N., Broekhuysen, G. J., Feekes, F., Houghton, J. C. W., Kruuk, H., & Szulc, E.** 1962. Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus* L.; a behaviour component of camouflage. *Behaviour*, **19**, 74-117.
- Underwood, T. J., & Sealy, S. G.** 2002. Adaptive significance of egg colouration. En: Deeming DC (ed) *Avian incubation, behaviour, environment and evolution*, pp 280-298. Oxford University Press, Oxford.
- Villafuerte, R. & Negro, J. J.** 1998. Digital imaging for colour measurement in ecological research. *Ecol Lett.* **1**, 151-154.
- Weidinger, K.** 2001. Does egg color affect predation rate on open passerine nests? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **49**, 456-464.
- Westmoreland, D., & Best, L. B.** 1986. Incubation continuity and the advantage of cryptic egg coloration to mourning doves. *Wilson Bulletin*. **98**, 297-300.

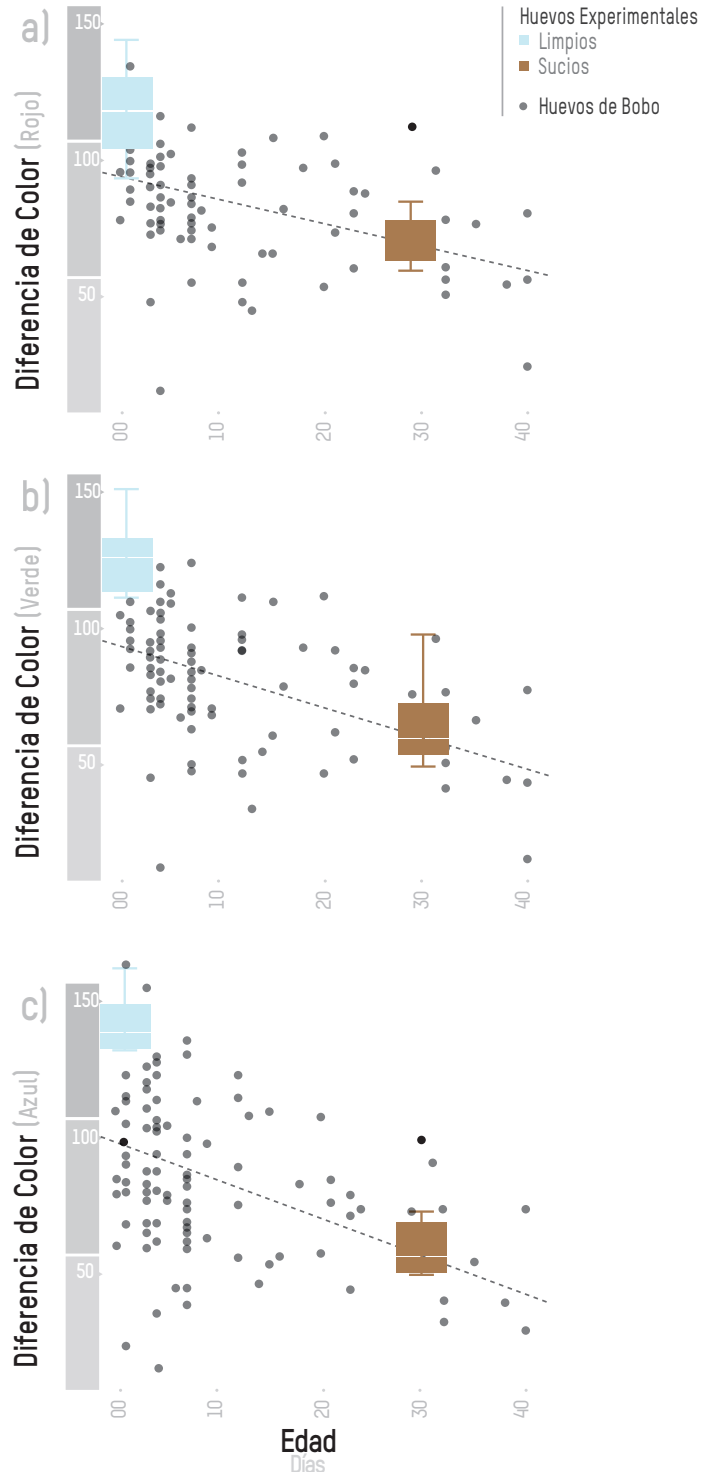
APENDICE I



Adaptado de CONANP 2005

APENDICE II

Comparación visual entre, por un lado, huevos de gallina limpios y sucios (cajas) y, por el otro, huevos de bobo de diferentes edades (puntos). La gráfica de cada color (rojo, verde y azul, respectivamente) muestra cómo la diferencia entre el color del huevo de bobo y el sustrato disminuye con la edad del huevo. Sobrepuestos a cada gráfica, los valores (media \pm DE) de diferencia del color de huevos con el color del sustrato (del nido artificial) de dos muestras de huevos de gallina: (1) 8 huevos limpios, sobrepuesta a la altura de huevos de bobo recién puestos; (2) 8 huevos sucios, sobrepuesta a la altura de huevos de bobo a 30 días de edad. Los huevos de gallina limpios tuvieron diferencias de color mayores a las que se observaron en los huevos recién puestos de bobos, mientras que los huevos de gallina sucios tuvieron diferencias parecidas a las de los huevos de bobo de 30 días de edad aproximadamente, para los tres colores (R, G y B).



APENDICE III

	Edad del huevo (días)								
	0-5	6-10	11-15	16-20	21-25	26-30	31-35	36-40	Total
Perdidos	1828	751	315	150	171	118	78	95	3506
No Perdidos	5420	4669	4354	4204	4033	3915	3837	3742	34174
Total	7248	5420	4669	4354	4204	4033	3915	3837	37680

G= 3054.52, gl= 7, p <0.000

Proporción de huevos perdidos a diferentes edades del huevo en puestas de un solo huevo (N=7 248 huevos entre 1981 y 2011).