

Efectos de El Niño en el desarrollo, el fenotipo adulto y la reproducción del bobo de patas azules

Tesis

que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

presenta

Sergio Iván Ancona Martínez

Director de tesis: Dr. Hugh Drummond



Universidad Nacional Autónoma de México
Doctorado en Ciencias Biomédicas
Instituto de Ecología

Ciudad Universitaria, México, D.F.

2012



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A Leo...

Agradecimientos

Agradezco especialmente a mi mentor y amigo Hugh Drummond, cuya capacidad analítica, profesionalismo y compromiso con la enseñanza siempre serán un referente para mí. Gracias Hugh por tu energía, amistad y confianza. De forma similar, mi trabajo y proceso de formación encontraron una guía y un apoyo fundamental en las doctoras Teresa Valverde y Robyn Hudson y en el doctor Salvador Sánchez Colón, miembros de mi comité tutor con quienes disfruté enormemente cada una de las discusiones que sostuvimos en conjunto y por separado. Gracias por su entusiasmo, sus comentarios críticos y enseñanzas.

Esta tesis se benefició de las críticas y comentarios de los miembros de mi jurado para examen de candidatura entre los que se cuentan las doctoras Carolina Escobar, Robyn Hudson, Guadalupe de la Lanza y Patricia Escalante, así como el doctor Víctor Magaña. Asimismo, la doctora Karina Boege y los doctores Rudolf Buijs, Víctor Magaña y Jaime Zúñiga, miembros de mi jurado para examen de grado, aportaron valiosos comentarios a la tesis.

Durante el desarrollo de las ideas y procedimientos plasmados en esta tesis tuve a bien contar con las correcciones y comentarios siempre oportunos y acertados de René Beamonte, Cristina Carmona, Lynna Kiere, Sin-Yeon Kim, Loeske Kruuk, Sue Lewis, Natalia Lifshitz, Alejandra Núñez, Alejandra Ramos, Cristina Rodríguez, Oscar Sánchez, Roxana Torres y Alberto Velando. Sin embargo, debe eximirse a este destacado elenco de cualquiera de las posibles omisiones e imprecisiones que pudieran suscitarse en este trabajo, las cuales, por supuesto, son responsabilidad mía.

La realización de esta tesis hubiera sido imposible sin el esfuerzo de José Luis Osorno† y Cristina Rodríguez, así como de numerosos voluntarios que han colaborado de manera entusiasta en la colecta de datos en Isla Isabel y la captura de los mismos desde hace poco más de tres décadas. A cada uno de ellos, mi más profundo agradecimiento. De entre estos numerosos voluntarios quiero agradecer particularmente a Luca, Marchi, Brend, Juan Carlos, Mónica y Adriana por su enorme apoyo y los buenos momentos que me brindaron en aquella temporada de campo de 2008.

Igualmente, la realización de esta tesis hubiera sido imposible sin el apoyo financiero de la Universidad Nacional Autónoma de México y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). Con igual gratitud reconozco el apoyo financiero otorgado por el CONACYT para mi manutención durante el desarrollo de la tesis y para mi estancia de investigación en la Universidad de Edimburgo.

El apoyo logístico continuo por parte de la Secretaría de Marina Armada de México y de la Administración del Parque Nacional Isla Isabel, así como los permisos para investigación otorgados por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales y por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, fueron esenciales para poder llevar

a cabo esta tesis. Igualmente importante ha resultado el apoyo otorgado por la National Geographic Society en años anteriores.

Me es preciso agradecer el apoyo logístico incondicional de los pescadores de San Blas y de Boca de Camichín, Nayarit, con quienes he forjado una entrañable amistad a lo largo de los años. En particular, agradezco el apoyo y amistad de mi compadre Yamaha, biólogo honorario que me ha abierto las puertas de su casa en innumerables ocasiones y me ha hecho parte de su familia.

Completamente chapeado en “azul y oro”, quiero agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), mi casa de siempre. Especialmente, agradezco al Programa de Doctorado en Ciencias Biomédicas y al Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de esta misma casa de estudios. Asimismo, agradezco los apoyos otorgados por el Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado de la UNAM.

Finalmente, quisiera agradecer a los que en diferentes formas contribuyeron y participaron de esta aventura. A mis queridos padres, Carlos y Lupita, a mi hermanita Nancy y mis hermanos Carlos, Juan Carlos, Luis y Fer. Gracias por siempre ponerme una mano en el hombro. A mi querida Cris, mi compañera de vida, quien siempre me ha brindado un apoyo que no es equiparable a ninguno. Te amo. A Ale, Cristina y Eduardo por adoptarme con tanto cariño. A mis entrañables amigos-hermanos, mis cómplices de tantos momentos (ojalá también venideros): Fabro, Nat, Ren, Tulio, Iván, Edgar, Pablo y Pau. Sin ustedes, este camino no hubiera el mismo. A Rafa por tantas risas y discusiones. A mis amigos y colegas, María Clara, Esmé, Ireri, Oscar, Ale, Alondra, Ilu, Nata G., Paty y todos aquellos que forman parte de Conducta del este. A todos los Lunáticos. A Oana y Jaime, mis amigos y apoyo de siempre.



Bobos de patas azules en Isla Isabel, Nayarit, México. Cortesía de Andrés Almitán.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Capítulo 1. Introducción:	
El clima y su asociación con El Niño Oscilación Sur	3
Cambios en la actividad de ENSO en el largo plazo	7
Efectos de ENSO en la reproducción de las aves marinas	8
Efectos permanentes de las condiciones durante la vida temprana	17
Variación en la dieta y su relación con ENSO	19
El bobo de patas azules como modelo de estudio	20
Objetivos y estructura general de la tesis	23
Isla Isabel y su ubicación en el Pacífico tropical oriental	27
Capítulo 2. Efectos de ENSO en el crecimiento y la reproducción del bobo de patas azules	
El Niño in the Warm Tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies	36
Capítulo 3. Efectos permanentes de las condiciones de ENSO experimentadas durante la vida temprana	
Life history plasticity of a tropical seabird in response to El Niño anomalies during early life	37
Capítulo 4. Variación en la dieta y su relación con ENSO en el Pacífico tropical oriental	
Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, <i>Sula nebouxii</i> , in the warm eastern tropical Pacific	81
Capítulo 5. Discusión y conclusiones	82

Resumen

Varios estudios han documentado cambios en la dieta, retrasos en la anidación y el crecimiento y reducciones en el éxito reproductivo de las aves marinas en relación con incrementos en la temperatura del mar y disminuciones en la disponibilidad de presas asociadas a El Niño Oscilación Sur (ENSO). Sin embargo, los estudios de esta naturaleza en los trópicos son relativamente escasos y ningún estudio similar ha tenido lugar en el Pacífico tropical oriental. Además, mientras los efectos de ENSO en la adecuación que llegan a ser evidentes en el curso de algunos pocos meses o años son relativamente bien conocidos, aquellos efectos permanentes que podrían resultar de un impacto de ENSO en etapas tempranas del desarrollo y que llegan a ser evidentes en la etapa adulta son prácticamente desconocidos. En esta tesis analicé datos de dieta, crecimiento y reproducción colectados desde 1988 hasta la fecha en una colonia de pájaros bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) en isla Isabel, Nayarit, una isla situada en el Pacífico tropical oriental. Mis análisis revelaron que las condiciones asociadas a ENSO inducen cambios en la dieta y perjudican el crecimiento y diferentes parámetros de reproducción de estas aves marinas. Estos impactos parecen deberse principalmente a una reducción en la disponibilidad de presas y en la productividad primaria en el océano. Además, encontré que las hembras y los machos que experimentan condiciones asociadas a ENSO en su año natal inician más jóvenes la reproducción y se reproducen en menos ocasiones, pero no ven afectada ni su supervivencia ni su éxito reproductivo hasta la edad de 10 años. Más sorprendentes fueron los efectos positivos transgeneracionales de ENSO en hembras: las hijas de hembras que experimentan condiciones asociadas a ENSO en su año natal ponen sus huevos más temprano en cada temporada y ven incrementado su éxito reproductivo en 10 años. Estos últimos resultados sugieren que los bobos de patas azules pueden experimentar ciertos ajustes que les permiten mitigar los efectos negativos de haber experimentado condiciones climáticas adversas durante fases tempranas de su desarrollo. Sugiero además que la sensibilidad a los cambios asociados a ENSO podría hacer del bobo de patas azules un indicador confiable de las condiciones ambientales en el Pacífico tropical oriental.

Abstract

Studies documenting effects of El Niño Southern Oscillation (ENSO) on diet, growth and reproduction of seabirds in the warm tropics are scarce, and long-term fitness consequences arising from effects of ENSO on the development of individuals have not been explored to date. Analyses of several years of data from a colony of blue-footed boobies (*Sula nebouxii*) in the warm eastern tropical Pacific showed that ENSO conditions induce dietary changes and produce declines in chick growth and reproduction. Apparently, these effects are due to reductions in ocean productivity and food availability associated with warming of local waters. I also found that female and male boobies facing ENSO conditions in the natal year recruit earlier and breed less frequently, but show no deficit in survival and breeding success up to age 10 years. Most surprising were positive transgenerational impacts of ENSO in females: daughters of females that experience ENSO conditions in their natal year lay their eggs slightly earlier in the season and show improved annual and total breeding success. These findings suggest that developmental plasticity of boobies enables them to largely neutralize potential long-term impacts of a severe environment. I conclude that sensitivity to ENSO-related anomalies can make these seabirds robust indicators of environmental fluctuations in the warm eastern tropical Pacific.

CAPÍTULO 1

Introducción

El clima y su asociación con El Niño Oscilación Sur

El clima tiene una importante influencia sobre varios procesos ecológicos (Sæther 1997), tanto a nivel de una especie particular, como a nivel de comunidades biológicas (Walther *et al.* 2002). Los efectos del clima sobre la biota son mediados por variaciones en parámetros locales y regionales de temperatura, vientos, precipitación, patrones de corrientes oceánicas y temperatura del mar (Ottersen *et al.* 2001; Fiedler 2002). Estas variaciones pueden tener efectos directos sobre las poblaciones a través de cambios en la fisiología y el metabolismo de los organismos (Helmuth *et al.* 2005), o efectos indirectos, mediante cambios en la abundancia de presas, depredadores o competidores (Sæther *et al.* 2000; Ottersen *et al.* 2001; Stenseth *et al.* 2002). Entre las fluctuaciones naturales que surgen de la interacción entre la atmósfera y el océano y que rigen la variación interanual en el clima a nivel global con una influencia notable en los ecosistemas marinos y terrestres, se encuentra El Niño Oscilación Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) (Stenseth *et al.* 2002).

ENSO es una de las fluctuaciones climáticas naturales más importantes de nuestro tiempo (Caviedes 2001). ENSO forma parte de un sistema oscilante de cambios en la presión atmosférica que ocurren de manera acoplada entre dos celdas de presión localizadas en el Océano Pacífico, una de alta presión en la región central del Pacífico Sur, en Tahití, y otra de baja presión en el extremo occidental, en Darwin, Australia (Trenberth 1997). Este sistema acoplado de cambios de presión en la región sur de los trópicos, conocido como la Oscilación del Sur, contribuye al mantenimiento de la diferencia de presión y de patrones opuestos de clima entre los dos extremos del Pacífico Ecuatorial: la costa de Perú en el Este, y la región de Indonesia en el Oeste (Brosnan y Becker 1998).

Bajo condiciones normales, cuando la presión es mayor en Tahití que en Australia, el Océano Pacífico tropical es recorrido por vientos dominantes que vienen del Este, denominados alisios (Magaña y Morales 2004). Estos vientos arrastran consigo las aguas superficiales más cálidas del océano y tienden a acumularlas en la región de Indonesia, donde el nivel del mar llega a ser hasta un metro más elevado y la termoclina (i.e., el límite inferior de la capa superficial del mar que es

calentada directamente por el sol y que alrededor de los 20° C marca el inicio de las aguas más frías del océano) hasta 80 m más profunda que en el extremo oriental del Pacífico (Cane 1983; Mann y Lazier 2009). En la región de Indonesia, la temperatura de la superficie del mar llega a ser más elevada (> 28° C), haciendo el aire más ligero y generando una atmósfera inestable con un alto grado de humedad y nubosidad que da lugar a lluvias tropicales intensas en la zona (Webster 1994). El aire caliente y ligero en esta región sube hasta alcanzar niveles muy altos en la atmósfera y regresa hacia el Este cada vez más frío y seco, para finalmente descender en la zona de alta presión situada en el extremo oriental del Pacífico y volcarse sobre las costas de Perú y Chile, dando lugar a condiciones muy secas y a extensas zonas áridas en esta parte de Sudamérica (Mann y Lazier 2009). La persistencia de condiciones de aridez en esta región es favorecida también por la presencia de aguas relativamente más frías (21-26° C) en el extremo oriental del Pacífico, lo cual propicia la formación de nubes bajas frente a las costas que van desde Ecuador hasta Chile que producen lluvias escasas (Magaña y Morales 2004) (Cuadro 1).

Cada 4-5 años en promedio (rango: 2-7 años) suelen ocurrir disminuciones o inversiones en la diferencia de presión atmosférica entre Tahití y Darwin, dando lugar al debilitamiento de los vientos alisios y al retorno de las aguas cálidas acumuladas en la región de Indonesia hacia el extremo oriental del Pacífico (Brosnan y Becker 1998; Gemmill 2005). Esta fase negativa de la Oscilación del Sur es conocida como El Niño, y varias alteraciones oceanográficas y climáticas tienen lugar como resultado de este cambio (Bjerknes 1969). Con el retorno de las aguas cálidas acumuladas en la región de Indonesia, el nivel del mar se eleva en el extremo oriental del Pacífico Ecuatorial y la termoclina se hunde hasta alcanzar los 80 m de profundidad, 40 m más abajo de lo que suele situarse bajo condiciones normales. Al esparcirse a lo largo del Ecuador, las aguas cálidas provenientes del Oeste provocan un incremento promedio en la temperatura superficial del mar de aproximadamente 2-3 ° C en el Pacífico central y oriental, incremento que comienza a ser evidente hacia el final del otoño y el inicio de la primavera propios de cada zona (Cane y Zebiak 1985). Eventualmente, esta masa de agua cálida alcanza el continente americano y comienza a esparcirse a lo largo de su línea de costa, dando lugar a anomalías positivas en la temperatura superficial del mar (i.e., temperaturas mayores a la temperatura promedio calculada a partir de varios años y considerada estándar para un lugar dado) en las costas del Pacífico de Sur, Centro y Norteamérica (Schreiber 2002). Aunque el incremento en la

temperatura superficial del mar no parece ser muy grande, la cantidad de energía en forma de calor asociada a este incremento si lo es, tanto que es capaz de alterar los patrones de intercambio de calor y agua entre el océano y la atmósfera, provocando la formación de nubes de gran altura cuyo desplazamiento da lugar a cambios en los patrones de clima en el Pacífico Ecuatorial y otras regiones del mundo (Dai y Wigley 2000; Diaz *et al.* 2001).

En principio, la aparición de una zona de agua caliente en el Pacífico central y oriental da lugar a un alto grado de nubosidad, provocando lluvias muy intensas e incluso inundaciones en Perú y Ecuador, donde antes llovía poco; mientras que la nubosidad y la precipitación disminuyen significativamente en el extremo occidental del Pacífico, algunas veces dando lugar a sequías severas en Indonesia y el norte de Australia (Brosnan y Becker, 1998; Magaña y Morales 2004). Conforme las condiciones de El Niño se desarrollan, los patrones de presión y la dinámica de los vientos se ven alterados a una escala global debido a la existencia de conexiones entre celdas de circulación atmosférica alrededor del globo (Crawford y Shelton 1978; Ropelewski y Halpert 1989; Diaz *et al.* 2001). Por ejemplo, el incremento en la temperatura superficial del mar en el Pacífico Norte asociado a El Niño provoca cambios en el patrón de clima y sequías en las grandes praderas de Estados Unidos y Canadá (Bonsal *et al.* 1993). El noreste brasileño, Etiopía y el norte de la India también experimentan sequías (Beltrando y Camberlin 1993); mientras que en el sur de la India, las lluvias monzónicas se intensifican, causando inundaciones en varias zonas (Ropelewski y Halpert 1987). Varias partes de Europa experimentan inviernos más fríos durante esta fase negativa de la Oscilación del Sur, aparentemente por una disminución en la temperatura superficial en la región norte del Océano Atlántico (Fraedrich y Müller 1992). La propagación de las condiciones de El Niño a lo largo del Pacífico Ecuatorial suele ser paulatina y sus efectos subsecuentes en los patrones de clima en regiones distantes a su origen pueden tener lugar después de algunos meses o años (Tourre y White 1997; Wang 2000; Pozo-Vázquez *et al.* 2001).

Los episodios calientes de El Niño suelen diferir entre sí en intensidad, duración y la forma en la que se propagan. Los incrementos en la temperatura superficial del mar y otros cambios en la oceanografía y el clima asociados a El Niño duran entre 3 y 18 meses y varían en magnitud (Gemmill 2005). Esta variación puede deberse a un comportamiento caótico natural o a procesos que actúan a una escala mucho menor y que aún no han sido esclarecidos del todo, los cuales le confieren

irregularidad al fenómeno (Dijkstra 2006; McPhaden *et al.* 2006). Además, la propagación de las masas de agua caliente que caracterizan a El Niño puede verse alterada por factores como la forma de la costa, los patrones de corrientes y el flujo vertical de las aguas oceánicas (Messié y Radenac 2006); mientras que el alcance de sus efectos en los patrones de clima en zonas remotas a su origen puede variar en relación con fluctuaciones temporales intrínsecas de los patrones de circulación atmosférica (Gergis *et al.* 2006).

La Oscilación del Sur involucra una fase negativa, una fase neutral y una fase positiva (Gemmill 2005). La fase positiva o normal de esta oscilación implica que la diferencia de presión entre Tahití y Darwin toma valores positivos que persisten por varios meses, dando lugar a un arrastre prolongado de las aguas superficiales en dirección Este-Oeste por acción de los vientos alisios. Cuando la diferencia de presión entre Tahití y Darwin es excepcionalmente grande, los vientos alisios son más fuertes de lo normal y provocan un arrastre mayor y más prolongado de las aguas superficiales en dirección Este-Oeste. Esto último propicia la aparición de aguas más frías que lo habitual no sólo en el Pacífico central y oriental, sino también en el Océano Atlántico, hasta donde estas condiciones se propagan por efecto de los patrones de circulación atmosférica. Esta fase positiva fuerte de la Oscilación del Sur, opuesta a la fase negativa de El Niño, es conocida como La Niña (Philander 1990). Eventos fríos de la Niña pueden durar de uno hasta tres años y sus efectos climáticos, al menos en los trópicos, suelen ser contrarios a los experimentados durante El Niño (Magaña y Morales 2004). Por ejemplo, en la región de Australia e Indonesia, contrario a las sequías que suelen ocurrir durante El Niño, llueve más de lo normal (Allan *et al.* 1996). Fuera de los trópicos los efectos suelen ser muy variables entre un evento de La Niña y otro, y no es claro que los efectos en el clima de otras latitudes sean simétricos entre eventos de El Niño y la Niña, (Magaña y Morales 2004, Gemmill 2005). Aún más, la ocurrencia de las fases negativa y positiva de la Oscilación del Sur no es periódica, y a un evento de El Niño no sigue necesariamente un evento de la Niña o viceversa (Kleeman y Moore 1997).

Los impactos más comunes en la biota, o al menos los más conocidos, son aquellos asociados a la fase negativa de la Oscilación del Sur que da lugar a eventos calientes de El Niño. En lo sucesivo me referiré a esta fase negativa de la Oscilación del Sur como ENSO o simplemente como El Niño.

La intensidad de ENSO es una variable continua que puede expresarse numéricamente por índices oceanográficos globales como el Índice de la Oscilación del Sur (SOI, por sus siglas en inglés), una

medida de la diferencia de presión (hPa) entre Tahití y Darwin, o por índices que miden cambios en las condiciones oceanográficas en una escala menor y que están correlacionados con el SOI, como la anomalía local en la temperatura superficial del mar (SSTA, °C) (Stenseth *et al.* 2003). Valores grandes o positivos de SOI indican una presión mayor en Tahití que en Darwin y, por lo tanto, la ocurrencia de vientos dominantes que soplan del Este y condiciones de agua fría (anomalías negativas en la temperatura superficial del mar) en el Pacífico central y oriental. Valores bajos o negativos de SOI indican una inversión en la diferencia de presión entre Tahití y Darwin que conduce al debilitamiento o ausencia de los vientos del Este, un alto grado de humedad y condiciones de agua caliente (anomalías positivas de temperatura) en el Pacífico central y oriental, condiciones características de los eventos de El Niño. Si bien existen otros índices para medir la intensidad de ENSO (e.g., el Índice Multivariado de El Niño, MEI), el SOI y la SSTA constituyen los más aceptados y usados por la comunidad científica debido a su simplicidad y disponibilidad en series de tiempo muy extensas (Caviedes 2001; Stenseth *et al.* 2003; NOAA Climate Prediction Center, información disponible en <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/MJO/enso.shtml#composite>).

Cambios en la actividad de ENSO en el largo plazo

En general, la forma en la que se desarrolla ENSO es bien conocida, al grado que es posible hacer pronósticos sobre la evolución de cada evento y sus repercusiones en el clima a nivel local y global con hasta seis meses de antelación (Cobb *et al.* 2003). Sin embargo, la manera en que la frecuencia, duración y magnitud de ENSO han variado y seguirán variando en el largo plazo sigue siendo un área de investigación en desarrollo (Gergis *et al.* 2006). El registro paleoclimático indica que la intensidad de ENSO ha variado significativamente durante los últimos 130 000 años, desde la persistencia de eventos moderados a débiles a lo largo del Holoceno temprano y medio, hasta grandes variaciones en su intensidad cada diez años o más durante los últimos 1000 años (Tudhope *et al.* 2001; Cane 2005). Más atrás en la historia de la Tierra, la evidencia sugiere la persistencia de condiciones similares a las de El Niño en el Pacífico tropical durante un periodo muy cálido en el Pleistoceno, cerca de 3 a 5 millones de años atrás, cuando los niveles de dióxido de carbono (CO₂) en la atmósfera eran comparables a los actuales (Fedorov *et al.* 2006). La evidencia también sugiere una mayor energía (calor) asociada a ENSO durante un periodo particularmente cálido en el Eoceno, entre 35 y 55

millones de años atrás, cuando los niveles de CO₂ en la atmósfera llegaron a ser del doble de los observados en la era pre-industrial (Huber y Caballero 2003).

Como es de suponerse, varios estudios han indagado si el incremento progresivo en la temperatura atmosférica, aparentemente inducido por la actividad humana, podría influir en la actividad de ENSO. Registros paleoclimáticos de entre 1525 y 2002 indican que durante este periodo de 478 años han ocurrido 92 eventos de El Niño y 82 eventos de La Niña y que del total de eventos de El Niño más intensos, 43% han tenido lugar durante el siglo XX; mientras que del total de eventos de El Niño y la Niña registrados, 28% han ocurrido a partir de 1940. Todo esto sugiere que la actividad reciente de la Oscilación del Sur podría ser anómala en el contexto de los últimos cinco siglos (Gergis y Fowler 2009). De forma similar, algunos modelos han pronosticado incrementos en la frecuencia e intensidad de ENSO en relación con el incremento en la temperatura de la atmósfera asociado a la emisión de gases de efecto invernadero (Timmermann *et al.* 1999; Tsonis *et al.* 2003). Sin embargo, otras proyecciones concluyen que la probabilidad de un cambio en la actividad de ENSO es muy baja (Collins 2000, 2005) y que en caso de ocurrir, este cambio podría ser intrínseco de ENSO (Cobb *et al.* 2003). Quizás el único consenso que se tiene hoy en día a este respecto es que no puede excluirse del todo una relación entre la actividad de ENSO y la emisión de gases de efecto invernadero a la atmósfera (Fedorov y Philander 2000), pero que cualquier cambio derivado de esta relación en la actividad de ENSO podría ser muy pequeño, y por lo tanto, podría no ser evidente (Cane 2005).

Efectos de ENSO en la reproducción de las aves marinas

La influencia de ENSO en el clima se ha hecho sentir en gran parte del mundo desde por lo menos hace varias decenas de miles de años (Nicholls 1989; McPhaden *et al.* 2006), y es de esperarse que su influencia en los ecosistemas marinos y terrestres haya dado lugar a la aparición de diferentes respuestas en los organismos que hasta cierto punto les permitan evadir o mitigar sus impactos (Nicholls 1989; Baker *et al.* 2004; Cubaynes *et al.* 2011), e incluso es posible que haya dado lugar a procesos de evolución (Schreiber y Schreiber 1984; Gibbs y Grant 1987; Nicholls 1989; Grant y Grant 1996). En general, los impactos más conocidos y dramáticos de ENSO en los ecosistemas marinos y terrestres son aquellos derivados de su influencia en la productividad primaria y la disponibilidad de alimento para diferentes niveles de la red trófica (Holmgren *et al.* 2001; Stenseth *et al.* 2002), efectos

que pueden llegar a ser muy complejos, e incluso contraintuitivos, debido a procesos de regulación poblacional mediados por diferentes interacciones entre especies (Holmgren *et al.* 2006). Aunados a estos efectos indirectos, los cambios en los patrones de vientos, temperatura atmosférica y precipitación asociados a ENSO pueden tener un impacto directo en la adecuación si, por ejemplo, estos cambios impiden a los organismos o a su progenie mantener la temperatura corporal u otras funciones en niveles adecuados, o si imponen riesgos a su integridad física por la modificación de su hábitat (Helmuth *et al.* 2005).

Para fines de esta tesis me centraré en revisar los efectos de ENSO en la adecuación de las aves marinas, así como las posibles causas de tales efectos. Las aves marinas son depredadores apicales que se alimentan de organismos marinos situados en diferentes niveles tróficos (e.g., plancton, peces, calamares o crustáceos), los cuales capturan cerca de la costa o lejos de esta, en el ambiente pelágico. (Furness y Monaghan 1987). Este grupo de aves comprende a todas las especies de los órdenes Sphenisciformes (pingüinos), Procellariiformes (albatros, petreles, pardelas, fulmares) y Pelecaniformes (pelícanos, fragatas, alcatraces, bobos, cormoranes), así como algunas especies pertenecientes al orden de los Charadriiformes como gaviotas, araos, golondrinas marinas, salteadores, alcas y frailecillos (Schreiber y Burger 2002).

Las aves marinas pasan gran parte de su vida en el océano pero se reproducen en tierra, generalmente en colonias asentadas en la costa o en islas oceánicas (Schreiber y Burger 2002). Esta aves comienzan a reproducirse a edades avanzadas (2-9 años de edad), son longevas (12-60 años), el tamaño de sus puestas suele ser pequeño (1-5 huevos) y su desarrollo es lento durante la incubación (20-69 días) y la crianza (hasta seies meses) (revisado en Schreiber y Burger 2002), características que las hacen especialmente vulnerables a variaciones en las condiciones ambientales, ya que alguna perturbación durante su prolongado desarrollo o una pequeña reducción en su supervivencia podría tener grandes impactos en su éxito reproductivo de por vida (Wooller *et al.* 1992) y, por ende, en el mantenimiento y la dinámica de sus poblaciones (Sandvik y Erikstad 2008).

Aunque las diferentes especies de aves marinas tienen rasgos de historia de vida similares (Bennet y Owens 2002) sus relaciones tróficas pueden ser muy diferentes, aun entre especies que comparten un mismo ambiente marino (Piatt *et al.* 2007b). Asimismo, las especies de aves marinas suelen diferir entre sí en varios aspectos de su comportamiento y en sus estrategias de historia de vida, así como

también exhiben una gran variación en su distribución geográfica y los ambientes que ocupan alrededor del mundo, desde las frías zonas polares y templadas hasta los cálidos trópicos (Weimerskirch 2002). A lo largo de su vida, las aves marinas experimentan importantes variaciones en el estado del tiempo día a día, así como variaciones en el clima a lo largo de un año, entre años y a lo largo de escalas de tiempo mayores, cambios que pueden afectar su hábitat, la disponibilidad de sus alimentos o sus capacidades para salir en busca de éstos, y que por lo tanto pueden influir en su adecuación (Sandvik y Erikstad 2008).

ENSO es uno de las principales patrones de variación en las condiciones oceanográficas y climáticas que las aves marinas experimentan año con año en sus distintos ambientes y que tiene una influencia notable en sus historias de vida. A este respecto, los efectos negativos de ENSO en diferentes parámetros de reproducción son los efectos más conocidos y más ampliamente documentados en las aves marinas alrededor del mundo. Esto último parece deberse a que la gran mayoría de las aves marinas son organismos de vida larga (Schreiber y Burger 2002) que pueden darle prioridad a su propio mantenimiento a costa de su reproducción si los recursos son limitados o enfrentan otros retos ambientales y tienen buenas posibilidades de reproducirse después, durante periodos más favorables (Stearns 1992; Weimerskirch 1992). A continuación, haré una breve revisión de los diferentes mecanismos por los cuales ENSO afecta diferentes atributos de historia de vida de las aves marinas, principalmente su reproducción.

a) Impactos por cambios en los sitios de anidación

El estrés asociado a una mayor exposición al aire seco y a temperaturas más altas en tierra durante eventos calientes de El Niño puede dar lugar a la mortalidad de huevos, crías y adultos de diferentes aves marinas en Australia, especialmente en aquellas especies que anidan en el suelo (Cullen *et al.* 2009; Chambers *et al.* 2011). En otras regiones, el incremento en la precipitación y la actividad de los vientos asociado a ENSO puede causar estrés térmico en los huevos y crías de varias aves marinas, haciendo necesaria una mayor transferencia de calor por parte de los adultos e incrementando con ello los costos energéticos asociados a la termoregulación durante la incubación y la crianza (Schreiber 2002). Si estas condiciones llegan a ser muy severas, el desarrollo normal de huevos y crías puede verse afectado, y tanto éstos como los adultos pueden sufrir mortalidad por hipotermia

(Chambers *et al.* 2011; Draycott 2012). Otro de los impactos directos de ENSO en el éxito reproductivo de las aves marinas se da a través del ahogamiento de huevos y crías por la inundación de los sitios de anidación como resultado de un incremento en la precipitación, la actividad de los vientos y el nivel del mar (Schreiber 2002; Chambers 2004; Chambers *et al.* 2011). Por otro lado, tanto las sequías como las tormentas asociadas a eventos calientes de El Niño pueden inducir cambios en la vegetación, el terreno y otros aspectos físicos que afectan la calidad de los sitios de anidación o bien, reducen su disponibilidad, afectando con ello tanto las fechas de inicio de la reproducción como la participación en la reproducción en las colonias de aves marinas (Clark *et al.* 1990).

b) Impactos por cambios en las condiciones de alimentación

Aunque los efectos de ENSO en la reproducción de las aves marinas pueden ocurrir por una alteración del ambiente físico donde estas anidan y sus crías se desarrollan, en la gran mayoría de los casos estos efectos han sido atribuidos a un detrimento en la capacidad de los adultos para conseguir el alimento requerido por ellos y su progenie. La capacidad de las aves marinas para alimentarse y alimentar a sus crías durante episodios calientes de El Niño puede verse perjudicada por a) una reducción en la abundancia de sus presas debido a un colapso en la productividad primaria en el océano, b) cambios en la distribución de sus presas como resultado de variaciones en el mar (e.g., incrementos en la temperatura y la salinidad) que alteran su comportamiento y su fisiología, c) una mayor dificultad para trasladarse a los sitios de alimentación debido a cambios en la velocidad y dirección de los vientos y en los patrones de precipitación o d) una mayor dificultad para detectar y capturar a sus presas debido a un incremento en la nubosidad, precipitación y turbidez del agua (Schreiber 2002). Adicionalmente, los efectos negativos de ENSO en la reproducción de las aves marinas podrían ser atribuidos a una nutrición deficiente debido a la reducción en la disponibilidad de presas con más alto contenido energético (Österblom *et al.* 2008) o una reducción en el contenido energético de las presas usualmente más ricas nutricionalmente cuya disponibilidad no se ve necesariamente afectada (Wanless *et al.* 2005; Sorensen *et al.* 2009).

De todos los posibles mecanismos antes mencionados, la reducción en la abundancia de presas derivada de un colapso en la productividad primaria en el océano parece ser la causa principal de los impactos de ENSO en las aves marinas y otras especies (Ainley *et al.* 1995; McGowan *et al.* 1998;

Ramos *et al.* 2005). Para entender cómo se dan estos impactos es necesario recapitular el proceso a partir del cual ENSO se origina y la manera en cómo este se propaga.

Durante condiciones normales, es decir cuando la diferencia de presión entre Tahití y Darwin toma valores positivos, los vientos se desplazan en dirección Este-Oeste en el Pacífico Ecuatorial (y el Atlántico), arrastrando consigo las aguas superficiales y más cálidas del mar en esa misma dirección. Este desplazamiento continuo de las aguas superficiales hacia la región de Indonesia y Australia promueve la surgencia de aguas frías en el extremo oriental del Pacífico, las cuales traen nutrientes del fondo del océano (e.g., nitrógeno, fósforo, silicio, hierro, entre otros) hacia la superficie, donde estos son utilizados por el fitoplancton en la productividad primaria (Barber y Chavez 1986; Doney 2006). Esta continua surgencia de aguas frías y ricas en nutrientes propicia una alta proliferación de organismos planctónicos que dan sustento a una vasta diversidad de formas de vida en el mar así como a enormes poblaciones de aves y mamíferos marinos en la costa occidental de Sudamérica. Esta zona de surgencias altamente productiva se conoce como la Corriente de Humboldt (Barber y Chavez 1983).

Con el retorno de las aguas cálidas desde el extremo occidental del Pacífico durante la fase negativa de la Oscilación del Sur, la surgencia de aguas frías y ricas en nutrientes hacia la superficie se ve disminuida drásticamente, reduciendo de forma significativa la biomasa del fitoplancton y propiciando cambios en su distribución (Behrenfeld *et al.* 2001; Doney 2006). Además, el incremento en la temperatura del océano y el hundimiento de la termoclina asociados al retorno de estas masas de agua más caliente hacia el Pacífico central y oriental implica un incremento en la salinidad y una reducción en la disponibilidad de oxígeno y carbono, un cambio que afecta negativamente la supervivencia de organismos fitoplanctónicos y zooplanctónicos de los cuales depende el sustento de una vasta diversidad de peces e invertebrados (Crawford y Shelton 1978; Mysak 1986; Arntz y Tarazona 1990; Mann 1993). El decaimiento en la supervivencia y el reclutamiento en las poblaciones de peces e invertebrados, así como cambios en su distribución derivados de estas alteraciones en el océano, tienen repercusiones en escaños superiores de la red trófica marina. De tal suerte que los depredadores que nunca salen del agua, así como las numerosas especies de aves y mamíferos marinos (focas, nutrias y pequeños cetáceos) que se alimentan de peces y otros animales como

calamares y crustáceos, sufren inanición y sus poblaciones se ven severamente afectadas (Ballance *et al.* 2006) .

En el caso de las aves marinas, existen numerosos ejemplos de grandes colapsos en su éxito reproductivo, así como de cambios en su distribución y abundancia durante episodios de El Niño muy intensos (Ballance *et al.* 2006). En los casos más severos puede observarse incluso una alta mortalidad de adultos cuando sus fuentes de alimentación escasean y no logran encontrar alimento durante un tiempo determinado aun después de desplazarse a otros sitios (Schreiber y Schreiber 1984). Efectos menos dramáticos y más comunes de ENSO incluyen a) una menor participación de los adultos en la reproducción, b) retrasos en el inicio de la temporada reproductiva, c) una menor producción de huevos y crías en los nidos, d) tasas de crecimiento más lentas y e) una alta mortalidad de pollos (revisado en Schreiber 2002).

Los impactos de la fase negativa de la Oscilación del Sur en las poblaciones de peces y aves marinas son bien conocidos por las comunidades costeras del norte de Perú desde la época precolombina, comunidades cuya subsistencia ha dependido prioritariamente de los recursos marinos (Caviedes 2001). Los pescadores peruanos observaban que en diciembre, al inicio del verano austral, aparecían aguas cada vez más cálidas entre el Golfo de Guayaquil y Punta Pariñas. Esta invasión de aguas más cálidas que las habituales se relacionaba con una menor abundancia de los peces afines al agua fría que usualmente capturaban y la aparición de peces de afinidad más tropical, pero además con una mayor humedad en la árida costa en la que estos pescadores habitaban que daba lugar a fuertes chubascos en el verano. En clara asociación con estos cambios, una extensa mortalidad de crías y adultos de diferentes aves marinas podía observarse en las costas peruanas. Debido a que este conjunto de eventos ocurría cerca de la celebración de Navidad, los pescadores le llamaron El Niño, en alusión a la llegada de el niño Jesús (Caviedes 2001). Sin embargo, no fue hasta la ocurrencia del fuerte evento de 1957-1958 que se reconoció la relación entre El Niño y la Oscilación del Sur (Bjerknes 1966).

c) Variación en los efectos de ENSO

Hasta antes del evento severo de 1982-1983, se creía que las únicas aves marinas que eran afectadas por ENSO eran aquellas asentadas en el Archipiélago de las Galápagos y a lo largo de las costas de

Perú y Ecuador. Hoy en día es bien sabido por ornitólogos y ecólogos que el impacto de ENSO en la productividad primaria y la red trófica en el océano, así como su repercusión en las poblaciones de aves marinas, puede observarse en una escala global (Behrenfeld *et al.* 2001). Los efectos de ENSO en las aves marinas se hacen evidentes primero en islas del Pacífico central, donde se observan los primeros indicios de las masas de agua caliente que regresan desde Indonesia y donde los impactos suelen ser más severos (Schreiber y Schreiber 1984). Una vez que esta masa de agua caliente choca con la costa de América se extiende hacia el norte y hacia el sur, y las aguas frías altamente productivas que sostienen diferentes fuentes de alimento para las aves marinas y otras especies en los sistemas de corrientes de Humboldt y de California desaparecen bajo estas aguas cálidas y pobres en nutrientes provenientes del oeste (Brosnan y Becker 1998; Schreiber 2002).

La señal de ENSO también se propaga hacia latitudes subtropicales a través de las conexiones de circulación atmosférica entre puntos remotos en el Pacífico que son mantenidas gracias a las diferencias de presión que persisten entre éstos. (Lluch-Cota *et al.* 2004). De igual manera, la aparición de las masas de agua cálida y el incremento en el nivel del mar en el Pacífico tropical inducen cambios en los patrones de presión y circulación atmosférica en casi todo el planeta. Por esta razón, la señal de ENSO se propaga hacia zonas tan remotas como el Golfo de Alaska, los océanos Atlántico e Índico y la región Antártica, donde los patrones de vientos, precipitación y temperatura del mar se ven modificados, afectando sustancialmente los patrones regionales de corrientes y de productividad en el océano (Cole 2001).

Los impactos de ENSO en las poblaciones de aves marinas pueden hacerse evidentes apenas se dan los primeros cambios en el océano asociados a esta fluctuación o bien, con una demora de algunos meses o años (White 2008). El tiempo que transcurre desde que se origina un evento de ENSO hasta que sus impactos se hacen evidentes depende de la distancia a la que la población focal se encuentra del Pacífico Ecuatorial (Crocker *et al.* 2006), donde ENSO se origina (Duffy 1990), así como del tiempo requerido para que los patrones locales de clima se vean alterados y para que los impactos en los niveles basales de la cadena trófica se hagan sentir en niveles superiores (Monticelli *et al.* 2007).

Los impactos de ENSO en las poblaciones de aves marinas pueden ser distintos en cada región como resultado de la variación en los patrones de corrientes y en la dinámica de surgencias (Messié y

Radenac 2006). Además, las respuestas a los impactos de ENSO pueden diferir mucho entre las especies de aves marinas debido a las diferencias en sus métodos de obtención de alimento (Congdon *et al.* 2007), presupuestos de tiempo y energía en diversas actividades (Schreiber 2002), o en su fisiología y sus estrategias de historia de vida (Furness y Monaghan 1987).

Asimismo, los parámetros reproductivos de las aves marinas pueden ser heterogéneamente sensibles a las variaciones asociadas a ENSO (Einoder 2009). Por ejemplo, en diversas poblaciones de aves marinas pueden observarse pocos adultos reproduciéndose y poniendo pocos huevos y crías que crecen lentamente sin que el éxito reproductivo (i.e., el número de crías que empluman y hacen la transición a la independencia) se vea afectado. Este patrón se ha atribuido a la flexibilidad en las tasas de solicitud de alimento y crecimiento de las crías, así como en la tasas de aprovisionamiento por parte de los padres (Linden y Møller 1989; Erikstad *et al.* 1998; Quillfeldt *et al.* 2007). En claro contraste a este patrón, en varias aves marinas se ha observado que parámetros como el éxito de eclosión de huevos, el número de crías producidas y la proporción de éstas que logra llegar a la independencia pueden ser muy sensibles a la variación en la disponibilidad de alimento; mientras que las fechas de inicio de la reproducción y las tasas de crecimiento y de aprovisionamiento de las crías se mantienen constantes (Monaghan *et al.* 1989; Wernham y Bryant 1998; Gill *et al.* 2002). Aunado a esto, los parámetros reproductivos de especies que se alimentan en sitios muy distantes a sus colonias o que migran grandes distancias fuera de la temporada reproductiva (e.g., albatros y aves paserinas migratorias) suelen estar asociados a índices globales de la intensidad de ENSO como el SOI; mientras que los parámetros de aquellas especies que forrajean y se dispersan localmente (e.g., cormoranes, gaviotas y bobos) se relacionan más con índices locales como las anomalías en la temperatura superficial del mar (Oro *et al.* 2010).

Hasta ahora, sigue siendo de gran interés para muchos ecólogos y ornitólogos reconocer hasta qué punto las aves marinas y otras especies mantienen fijos sus niveles de inversión en la reproducción sin comprometer su supervivencia, o si muestran cierta flexibilidad en respuesta a las variaciones ambientales, principalmente a cambios en la disponibilidad de alimento. Además, en los casos donde se observa cierta flexibilidad en las respuestas a las variaciones en la disponibilidad de alimento no es del todo claro si esta flexibilidad podría ser suficiente para lidiar con las grandes variaciones climáticas que estas aves enfrentan en el océano (Devney *et al.* 2010).

Documentar la variación en la vulnerabilidad de diferentes parámetros reproductivos y otros atributos de historia de vida de las aves marinas ante los cambios asociados a ENSO puede ser crucial para entender la capacidad de respuesta de sus poblaciones a esta y otras fluctuaciones climáticas, así como a la degradación de sus ambientes inducida por la actividad humana (e.g., por la explotación de especies que sirven de alimento a estas aves). Además, dado que estas respuestas pueden variar enormemente entre especies y regiones, el desarrollo de una perspectiva general de tales respuestas requiere de datos provenientes de diferentes sistemas alrededor del mundo. Para tales efectos, el monitoreo de poblaciones de aves marinas en el largo plazo resulta indispensable (Schreiber 2002).

Antes del inicio de esta tesis, varios estudios de largo plazo habían documentado disminuciones en el número de parejas reproductivas, en las tasas de crecimiento de las crías y una alta mortalidad de las mismas en relación con incrementos en la temperatura superficial del mar y una baja disponibilidad de presas en regiones templadas y subtropicales, así como en poblaciones de aves marinas en la región Antártica. Efectos similares habían sido documentados también en el Océano Atlántico y el Océano Austral, al igual que en la región tropical del Océano Índico y del Pacífico Occidental. Sin embargo, la literatura existente sobre impactos de ENSO en poblaciones de aves marinas en los trópicos seguía siendo limitada hasta entonces y carecía de estudios de largo plazo en el Pacífico tropical oriental, una región muy productiva localizada entre los giros subtropicales del Pacífico Norte y Sur que comprende la demarcación oriental de la Corriente Ecuatorial y de la alberca de agua caliente del Pacífico (Cuadro. 2). (Fiedler y Talley 2006). Por el Pacífico tropical oriental transitan las aguas frías y productivas de las corrientes de California y de Humboldt y se mezclan con las aguas cálidas de la alberca de agua caliente del Pacífico y del sur del Golfo de California, haciendo de esta una región muy dinámica y variable (Aguirre 2002). Esta región tropical es además de gran importancia para la producción pesquera y juega un papel fundamental en el mantenimiento del ciclo del carbono y en la dinámica del clima a nivel global, donde la influencia de ENSO resulta particularmente importante (Fiedler *et al.* 2006).

En esta tesis me propuse investigar si las condiciones asociadas a ENSO antes o durante la temporada reproductiva influyen en el crecimiento y diferentes parámetros de reproducción del pájaro bobo de patas azules en el Pacífico tropical oriental, investigando si estos parámetros difieren entre sí en su sensibilidad a dichas condiciones y si responden de manera distinta a un índice global

(SOI) y a un índice local (SSTA) de la intensidad de ENSO. También indagué si las condiciones asociadas a ENSO (e.g., escasez de alimento y cambios en diferentes variables físicas) experimentadas por hembras y machos durante fases tempranas del desarrollo pueden tener efectos que perduran hasta su vida adulta, afectando su desempeño reproductivo o el desempeño reproductivo de su descendencia. Adicionalmente, examiné si estas aves marinas modifican algunos aspectos de su dieta en relación con variaciones en el Pacífico asociadas a ENSO, las cuales parecen inducir cambios en la abundancia o disponibilidad de las presas que consumen habitualmente.

Efectos permanentes de las condiciones durante la vida temprana

Desde hace poco más de una década ha habido un interés creciente en las repercusiones de haber experimentado condiciones adversas durante fases tempranas del desarrollo en las características y capacidades de los individuos al llegar a la etapa adulta (Monaghan 2008). Estudios en condiciones controladas y naturales sugieren que los déficit nutricionales y otros retos ambientales que los individuos experimentan durante periodos sensibles de su desarrollo prenatal o postnatal influyen profundamente en su metabolismo y su fisiología, afectando su tamaño corporal y otras características que afectan su adecuación (Lindström 1999). Cuando las condiciones mejoran, pueden ocurrir procesos de compensación que permiten a los individuos afectados adquirir un tamaño corporal normal; sin embargo, la adecuación de estos individuos puede verse afectada debido a que los costos asociados a las adversidades iniciales o a los propios procesos de compensación pueden aparecer en etapas posteriores de la vida (Metcalf y Monaghan 2001). Estos costos pueden verse reflejados en una alta mortalidad durante el primer año de vida o una baja probabilidad de establecerse en la población como individuo reproductor, pero también pueden perdurar más tarde en la vida y forzar a los individuos a iniciar la reproducción a edades más avanzadas, o bien, traducirse en disminuciones en su éxito reproductivo de por vida o su longevidad, o en tasas de senescencia más aceleradas (Metcalf y Monaghan 2003; Nussey *et al.* 2007; Cam y Aubry 2011).

Los programas de desarrollo suelen dar prioridad a ciertas funciones y estructuras a expensas de otras a fin de que los individuos logren superar un periodo crítico durante la vida temprana, de manera que diferentes compromisos (trade-offs) entre los recursos asignados a ciertas estructuras o funciones o a ciertos atributos de historia de vida pueden resultar de haber experimentado

condiciones adversas en el desarrollo (Monaghan 2008). Los efectos de las condiciones adversas durante el desarrollo suelen diferir entre los sexos y, aparentemente, cuanto más temprano en la vida se experimenta una condición desfavorable, más profundas y permanentes son sus repercusiones (Lindström 1999). Además, se ha documentado que las adversidades que los progenitores (particularmente la madre) experimentan durante cualquier fase de su desarrollo pueden perjudicar las características y la adecuación de sus descendientes (Mousseau y Fox 1998; Lummaa y Clutton-Brock 2002; Naguib *et al.* 2006). Estos efectos transgeneracionales parecen ser ocasionados por alteraciones del fenotipo de la madre o del padre durante su propio desarrollo (e.g., tamaño corporal) que perjudican sus capacidades para criar de forma óptima a la progenie, así como por mecanismos epigenéticos regulados por el sistema endocrino (Monaghan 2008; Skinner *et al.* 2010).

ENSO da lugar a condiciones de escasez de alimento y cambios en diferentes variables físicas que podrían perjudicar el desarrollo prenatal o postnatal de la progenie de varias especies animales, por lo que es de esperarse que su influencia durante estas fases tempranas de la vida tenga repercusiones en la adecuación de los individuos que logran sobrevivir hasta la edad reproductiva. Por supuesto, si las alteraciones asociadas a ENSO no son muy severas como para eliminar a toda una cohorte.

Aunque los efectos de ENSO que llegan a ser evidentes en el corto plazo, es decir, en una misma temporada reproductiva o con una demora de algunos pocos meses o años (White 2008), son relativamente bien conocidos (Stenseth *et al.* 2002), aquellos efectos persistentes en la reproducción y otros atributos de historia de vida que resultan de un impacto de ENSO en el desarrollo prenatal o postnatal de los individuos son prácticamente desconocidos. Además, los impactos de ENSO y otras fluctuaciones climáticas en el desarrollo temprano podrían tener efectos transgeneracionales que tampoco han sido examinados hasta ahora.

En esta tesis examiné la relación entre las anomalías en la temperatura superficial del mar durante el año prenatal y los tres primeros años de vida y diferentes atributos de historia de vida (i.e., edad a la primera reproducción, fecha de puesta, número de intentos reproductivos, éxito reproductivo anual y total y supervivencia) de hembras y machos del bobo de patas azules. Además, investigué si las condiciones asociadas a ENSO experimentadas por una madre durante su año natal pueden afectar algunos atributos de historia de vida de su descendencia.

Variación en la dieta y su relación con ENSO

Los cambios en la disponibilidad y abundancia de las presas y su consecuente impacto en la capacidad de los adultos para alimentarse y alimentar a sus crías son los principales mecanismos por los cuales las grandes fluctuaciones climáticas afectan a las poblaciones de aves marinas, principalmente su reproducción (Cury *et al.* 2011). Además de los cambios en la disponibilidad y abundancia de las fuentes de alimentación, la variación en la calidad del alimento puede ser un factor determinante para la adecuación de las aves marinas (Wanless *et al.* 2005) y otras especies en el océano (Österblom *et al.* 2008). Por ejemplo, en muchas especies de aves marinas, la variación en la composición de su dieta a lo largo de una misma temporada y entre temporadas explica en gran medida la variación en su fenología reproductiva, crecimiento y éxito reproductivo (Sydeman *et al.* 2001; Kitaysky *et al.* 2006).

Los cambios en la composición de la dieta y sus repercusiones en la adecuación pueden deberse a reducciones en la disponibilidad de las presas que se consumen habitualmente y que tienen un valor energético alto. Con frecuencia, estas reducciones en la disponibilidad de presas de buena calidad son resultado de fluctuaciones climáticas como ENSO, y pueden forzar a las aves marinas y otros depredadores a consumir presas de menor calidad o presas de menor tamaño (Österblom *et al.* 2008). Sin embargo, los cambios en la composición de la dieta han sido interpretados como un mecanismo que permiten a las aves marinas lidiar con variaciones en la abundancia y disponibilidad de sus fuentes de alimentación (Furness 1996), aunque la eficiencia de este mecanismo para amortiguar los impactos en la adecuación parece depender de los métodos de alimentación particulares de cada especie (Cairns 1987).

La relación entre la variación interanual en la intensidad de ENSO, la disponibilidad y abundancia de presas, aspectos de la dieta (e.g., composición, tamaño de presas consumidas) y la adecuación de las aves marinas ha sido estudiada extensamente en regiones templadas de los océanos Atlántico y Pacífico, así como en las aguas gélidas de la región Antártica. Asociaciones similares han sido documentadas en regiones subtropicales en el Golfo de Bengala y el Golfo de California; mientras que en regiones tropicales, el estudio de estas asociaciones se limita a las regiones occidentales del Océano Pacífico y el Océano Índico (revisado por Cury *et al.* 2011). Sin embargo, ningún estudio similar se ha llevado a cabo en el Pacífico tropical oriental.

Examinar la posible relación entre diferentes aspectos de la dieta de las aves marinas y ENSO en el Pacífico tropical oriental podría extender nuestro conocimiento acerca de la influencia del clima en el ecosistema marino y en las poblaciones de peces y otras especies explotadas comercialmente (Piatt *et al.* 2007a) en los mares trópicos, regiones que parecen ser particularmente variables (Weimerskirch 2007). Además, podría proveer indicios sobre otro posible mecanismo por el cual ENSO podría influir en la reproducción y otros atributos de historia de vida de las aves marinas de esta región. En esta tesis investigué si las condiciones asociadas a ENSO durante la temporada reproductiva influyen en diferentes aspectos de la dieta de hembras y machos del pájaro bobo de patas azules en el Pacífico tropical oriental.

El bobo de patas azules como modelo de estudio

El bobo de patas azules es un ave marina colonial que se reproduce anualmente en islas del Pacífico tropical oriental (Nelson 2005). Dos subespecies son reconocidas actualmente: *Sula nebouxii excisa*, la cual es endémica del Archipiélago de las Galápagos; y *Sula nebouxii nebouxii*, la cual se encuentra desde México hasta el norte de Perú (Nelson 1978).

A lo largo de su distribución, los bobos de patas azules se reproducen exclusivamente en sitios cercanos a zonas de surgencia de agua fría, alrededor de los cuales suelen encontrarse altas concentraciones de clorofila *a* y temperaturas superficiales bajas (Taylor *et al.* 2011), condiciones asociadas con la ocurrencia de sus presas principales: anchovetas, sardinas y arenques (Zavalaga *et al.* 2008; Castillo-Guerrero y Mellink 2011). Ambos sexos realizan clavados y persiguen a sus presas debajo del agua (Nelson 2005). Las hembras, las cuales son más grandes y más pesadas que los machos (Torres y Drummond 1999), son capaces de hacer buceos más profundos (Zavalaga *et al.* 2007), hacer viajes más largos, recorrer mayores distancias y áreas más grandes que los machos cuando buscan su alimento (Weimerskirch *et al.* 2009).

Los bobos de patas azules son aves de vida larga que en casos excepcionales pueden llegar a vivir hasta 20 años o más (Drummond *et al.* 2011); suelen reproducirse varias veces en su vida y parecen iniciar la reproducción en una mejor condición nutricional cuando sus eventos reproductivos son discontinuos, es decir, cuando no participan en algunas temporadas reproductivas (Velandó *et al.*

2010). Sin embargo, ambos sexos presentan una disminución progresiva en su éxito reproductivo con la edad después de los 8-10 años (Velando *et al.* 2006; Beamonte-Barrientos *et al.* 2010).

Estas aves son monógamas sociales, es decir, mantienen una misma pareja a lo largo de la temporada de reproducción pero pueden tener cópulas con otros individuos en la colonia (Osorio-Beristain y Drummond 1998). Además, pueden permanecer con la misma pareja durante varios años consecutivos o cambiar de pareja cada año (Kim *et al.* 2007b). Ponen de 1-3 huevos en el suelo y logran sacar adelante de 0-3 crías después de 41-49 días de incubación y más de 3 meses de cuidado y alimentación por parte de ambos padres (Nelson 1978). En cada puesta, los huevos eclosionan en el orden en que fueron puestos, separados por un intervalo promedio de 4.0 días (Drummond *et al.* 1986). Las primeras crías en eclosionar suelen crecer más rápido que sus hermanos menores, aun cuando las tasas de crecimiento de las crías varían entre años (Drummond *et al.* 1986). La mortalidad parcial o total de la puesta o la nidada es común en estas aves (Nelson 1978) y en algunos casos, la mortalidad de las crías puede deberse a la agresión y la expulsión de las crías menores del nido por parte de sus hermanos mayores en respuesta a un bajo aprovisionamiento de alimento por parte de los padres (Drummond *et al.* 1986). Aunque en términos generales ambos padres comparten equitativamente el cuidado de la progenie, las hembras pueden proveer una cantidad mayor de alimento a las crías que los machos, posiblemente porque los machos tienden a ocuparse más en mantener y defender el territorio de reproducción (Guerra y Drummond 1995).

Evidencia previa sugiere que los bobos de patas azules podrían ser susceptibles a variaciones asociadas a ENSO. Por ejemplo, en un estudio en las islas Galápagos en 1981 se observaron tasas de crecimiento corporal más lentas en colonias que suelen estar rodeadas por aguas más cálidas y menos productivas que en colonias rodeadas por aguas más frías y más productivas (Ricklefs *et al.* 1984). Además, en estas mismas colonias, el abandono de nidos por parte de los adultos y la mortalidad de crías resultaron más frecuentes durante el evento severo de 1982-1983 que durante el evento de 1986-1987, cuando el incremento en la temperatura superficial del mar fue más moderado (Anderson 1989). Por otra parte, en la colonia de bobos de patas azules de Isla Isabel, Nayarit, se observó un incremento en la concentración de corticosterona (la hormona del estrés) circulante en sangre en hembras y machos reproductores durante el evento severo de El Niño de 1992, año en el que ninguna cría sobrevivió, aparentemente porque estos bobos experimentaron un alto grado de inanición

(Wingfield *et al.* 1999). Análisis más recientes en la colonia de Isla Isabel usando índices que denotan la naturaleza continua de la variación en la intensidad de ENSO (SOI y SSTA) a lo largo de 17 años indican que la supervivencia anual de los adultos en este periodo, especialmente de los más jóvenes, se reduce drásticamente cuando se presentan anomalías positivas en la temperatura superficial del mar en el invierno asociadas a la fase negativa de la Oscilación del Sur (Oro *et al.* 2010). Esta línea de evidencia, sumada al hecho de que los bobos de patas azules anidan en tierra y sus colonias son de fácil acceso como para realizar un monitoreo continuo de su demografía, hace de estas aves un excelente modelo de estudio para investigar si la variación en la reproducción y otros atributos de historia se relaciona con las condiciones asociadas a ENSO que los individuos experimentan en sus primeros años de vida o en cada temporada reproductiva durante la etapa adulta.

Los datos utilizados en esta tesis provienen de la colonia reproductiva de bobos de patas azules de Isla Isabel, una pequeña isla volcánica de 82.16 Ha localizada al sur del Golfo de California, a 28 km al noroeste de la costa de Nayarit, en México (Cuadro 2). Esta isla de aproximadamente 3.5 millones de años (Casas-Andreu 1992) de antigüedad se encuentra enclavada en una zona bajo la influencia de la corriente de California y de las aguas cálidas de la alberca de agua caliente del Pacífico y del sur del Golfo de California (CONANP 2005), en el Pacífico tropical oriental.

En esta isla, desde 1988 hasta la fecha, el Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM hace un registro año con año del número de parejas, huevos y crías en dos áreas de estudio que en conjunto comprenden un área total de cerca de 27,000 m². En el área de estudio se registran las identidades de cada consorte y las fechas de puesta de los huevos, y se monitorea el contenido de los nidos (sitios con huevos o crías) cada 3-6 días durante 5 meses (febrero a julio). Los pollos son marcados con anillos de plástico, pesados y medidos (longitud del pico y la ulna) al eclosionar o al momento en que se les encuentra por primera vez. El monitoreo de cada nido se suspende hasta que las crías llegan al emplumado (~ 70 días de edad), momento en el que son medidas y pesadas nuevamente y se les coloca un anillo de acero con una identidad individual en una de sus patas (Drummond *et al.* 2003).

El porcentaje de crías emplumadas que se reproducen por primera vez en su colonia natal (i.e., reclutas) es de aproximadamente 37% (Oro *et al.* 2010), pero este porcentaje puede variar entre cohortes (Kim *et al.* 2011) y puede ser ligeramente distinto entre los sexos: aproximadamente 51% de

los machos y 49% de las hembras logran reclutar (datos basados en 17 años de monitoreo; Oro *et al.* 2010). La gran mayoría de las hembras y los machos reclutan entre los 2 y 6 años de edad y las hembras suelen reclutar casi medio año más jóvenes que los machos (Drummond *et al.* 2003). Ambos sexos son fieles a sus sitios de anidación y muy rara vez se dispersan grandes distancias de su colonia natal (Osorio-Beristain y Drummond 1993; Kim *et al.* 2007a), lo que hace posible tener un registro completo de la historia de vida de cada individuo.

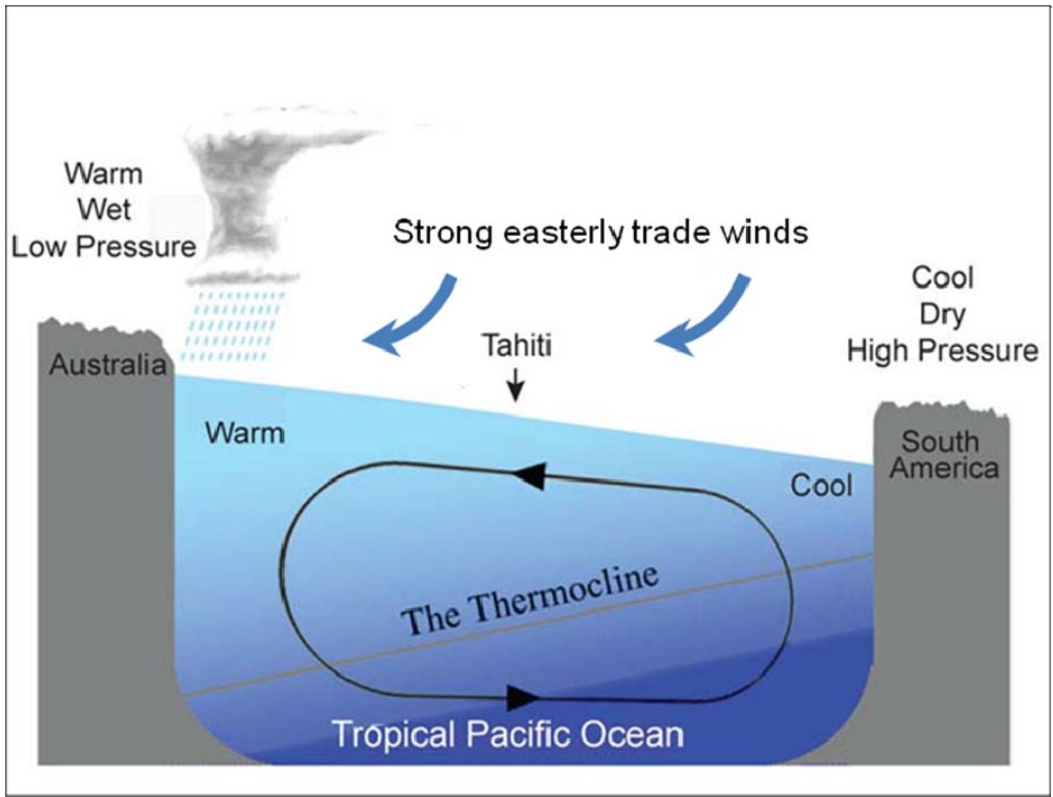
Objetivos y estructura general de la tesis

El objetivo general de este trabajo fue examinar de qué manera las condiciones asociadas a ENSO pueden influir en la reproducción y otros atributos de historia de vida del bobo de patas azules en el Pacífico tropical oriental, utilizando por primera vez para esta región datos colectados a lo largo de varios años e índices que reflejan la naturaleza continua de la intensidad de ENSO en una escala global (SOI) y local (SSTA). En el segundo capítulo de esta tesis, presento los resultados de una serie de análisis que examinan la relación entre la variación en diferentes parámetros reproductivos y la variación en la intensidad de ENSO a lo largo de 18 años consecutivos (1989-2006). Dado que los bobos de patas azules son animales de vida larga que podrían darle prioridad a su mantenimiento a costa de su reproducción durante periodos de escasez de alimento si tienen buenas expectativas de reproducirse después en periodos más favorables (Stearns 1992), esperaba que los bobos de Isla Isabel: 1) cancelaran o iniciaran más tarde la reproducción, 2) pusieran un menor número de huevos, 3) produjeran un menor número de crías o 4) que la proporción de huevos que lograban eclosionar o 5) la proporción y el número total de crías que lograban llevar al emplumado fuera menor conforme el SOI tomara valores negativos o la superficie del mar fuera más caliente (valores positivos de las SSTA). En este capítulo también analicé si la variación en cada uno de estos parámetros es explicada mejor por el SOI o por la SSTA e indentifiqué los meses del año en los cuales los valores de SOI y SSTA tienen una influencia mayor en cada parámetro. Adicionalmente, puse a prueba la hipótesis de que el peso o el volumen de los huevos y el crecimiento de las crías serían menores en años en los que los índices de ENSO denotan condiciones de agua caliente (y posiblemente una menor disponibilidad de alimento) en el Pacífico. Los resultados derivados de estos análisis fueron publicados en la revista *Journal of Animal Ecology* en marzo de 2011.

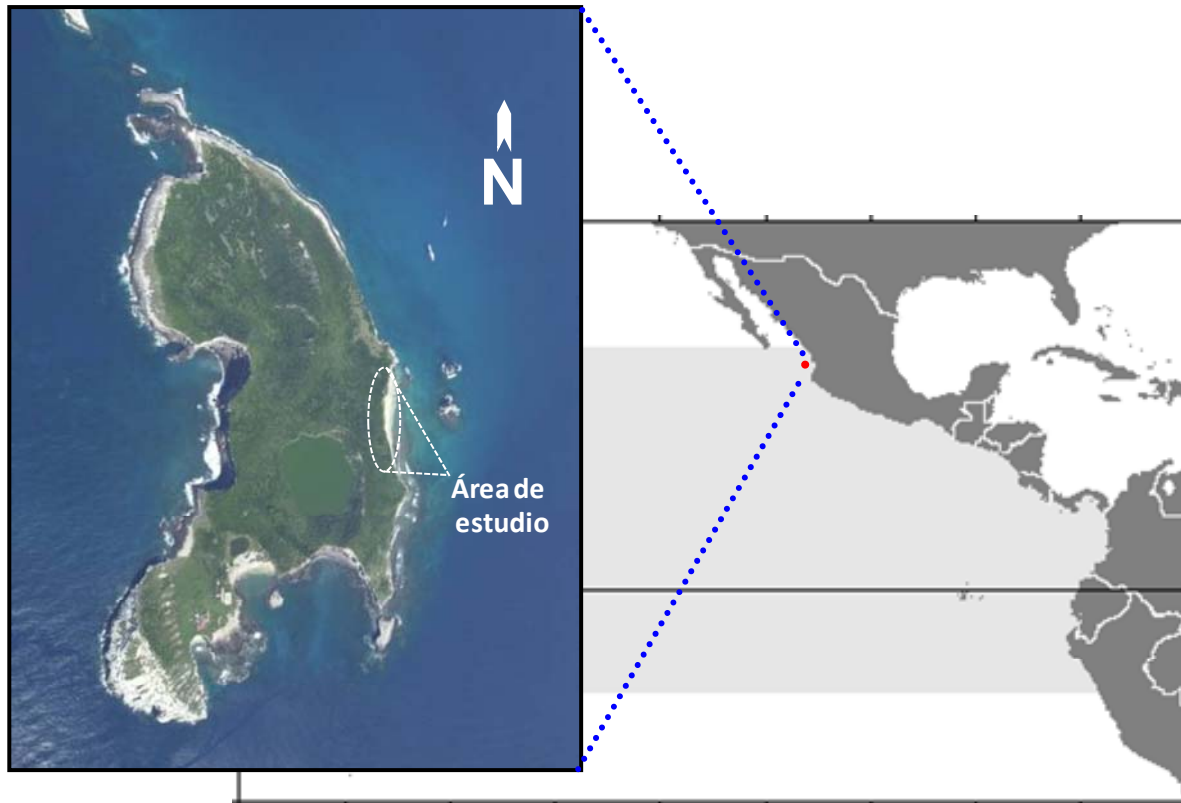
El tercer capítulo de esta tesis tuvo como objetivo investigar si las condiciones asociadas a ENSO que hembras y machos experimentan durante su desarrollo temprano (prenatal o postnatal) pueden tener efectos en varios de sus atributos de historia de vida en la etapa adulta, o en atributos de historia de vida de sus descendientes. Para este estudio, hice un estudio longitudinal de hembras y machos provenientes de 11 cohortes hasta la edad de 10 años. Considerando que la fase negativa de la Oscilación del Sur se asocia con una baja disponibilidad de presas en el océano y otras condiciones desfavorables para el desarrollo de las crías de diversas aves marinas, esperaba que machos y hembras del bobo de patas azules se reprodujeran por primera vez a edades más avanzadas, establecieran sus puestas más tarde en cada temporada, intentaran reproducirse en menos ocasiones, tuvieran un éxito reproductivo menor y murieran a edades más tempranas cuanto más caliente fuera el agua superficial del mar durante 1) el año previo a su nacimiento o durante cada uno de sus primeros tres años de vida antes de reclutar y 2) durante el año natal de sus madres (i.e., efectos transgeneracionales de las condiciones de ENSO experimentadas en la vida temprana). Esperaba además que estos efectos difirieran entre los sexos y que los efectos de las condiciones asociadas a ENSO durante el año previo al nacimiento (i.e., condiciones experimentadas por los padres antes de la puesta) o el año natal fueran más fuertes que los efectos de las condiciones durante el segundo o tercer año de vida, poco antes de que la mayoría de estos bobos se reproduzcan por primera vez (Drummond *et al.* 2003). Los resultados de estos análisis figuran en un manuscrito que se encuentra en revisión en la revista *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*.

Finalmente, el cuarto capítulo de esta tesis tuvo como objetivo examinar de qué manera las condiciones asociadas a ENSO durante la temporada de reproducción influyen en la dieta de hembras y machos del bobo de patas azules, mecanismo por el cual ENSO podría influir en el desarrollo y reproducción de estas aves (Österblom *et al.* 2008). Para este estudio, utilicé datos extraídos de regurgitaciones que fueron colectadas de forma casual en Isla Isabel entre 1981 y 1985 y examiné si hembras y machos 1) modifican su dieta o 2) tienen una dieta menos variada cuando el SOI toma valores negativos, los cuales están asociados con condiciones de agua caliente, una baja productividad en el Pacífico y colapsos en diversas poblaciones de peces (Ballance *et al.* 2006). Tras encontrar que los especímenes más consumidos por los bobos de Isla Isabel pertenecen a las familias Engraulidae (anchovetas) y Clupeidae (sardinias y arenques), indagué si 3) la abundancia relativa de

estas familias en la dieta o 4) el tamaño de los especímenes capturados pertenecientes a estas familias varían en relación con el SOI. Los engráulidos y clupeídos sostienen la pesquería de peces pelágicos menores en la región de estudio, y sus abundancias relativas parecen alternar en relación con ENSO: las anchovetas predominan en las capturas comerciales durante episodios de agua caliente; mientras los arenques son más abundantes en condiciones de agua fría (Jacob-Cervantes et al. 2005). Con base en esto, predije una alternancia similar en la dieta del bobo de patas azules, esperando que las anchovetas predominen en años donde el SOI toma valores negativos y que las sardinas y arenques predominen cuando los valores de SOI son positivos. Los resultados de este estudio son presentados en un manuscrito, actualmente en prensa, que ha sido aceptado para su publicación en la revista *Marine Ecology Progress Series*.



Cuadro 1. Fase positiva de la Oscilación del Sur. Cortesía de Smithsonian Institution.



Cuadro 2. Isla Isabel y su ubicación en el Pacífico tropical oriental. Esta isla volcánica de 82.16 Ha fue declarada Parque Nacional en 1980 y actualmente su conservación y manejo está a cargo de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). La isla tiene forma y relieve irregular, una orientación general noroeste-sureste y presenta un clima cálido con lluvias de mayo a septiembre. Aproximadamente, el 70% de la isla está cubierto por un bosque tropical deceduo conformado por las especies arbóreas *Crataeva tapia* y *Euphorbia schlechtendalli*, y por manchones de pastizal con especies pertenecientes a las familias Graminae y Cyperaceae. De las 92 especies de aves que se han registrado en Isla Isabel, 9 establecen colonias de reproducción en esta isla. En el área de estudio que mide 26,889 m², ubicada al noreste, anidan en promedio 992 parejas de bobos de patas azules (*Sula nebouxii*) cada año (intervalo = 218 - 1375 parejas, datos basados en 22 temporadas reproductivas), aproximadamente el 65% del total de parejas que conforman la colonia reproductiva de Isla Isabel.

Fuentes: CONANP (2005). Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Isla Isabel. México. pp. 9-27 y Ancona S. *et al.* 2011. *Journal of Animal Ecology*, 80, 799-808.

Literatura citada

- Aguirre G.R. (2002). Los Mares Mexicanos a través de la Percepción Remota. Temas Selectos de Geografía, Instituto de Geografía, UNAM. Plaza y Valdés Ed, México, pp. 95.
- Ainley G. D., Sydeman J. W. y Norton J. (1995). Upper trophic level predators indicate interannual negative and positive anomalies in the California Current food web. *Marine Ecology Progress Series*, 118, 69-79.
- Allan R., Lindesay, J. y Parker D. (1996). *El Niño southern oscillation & climatic variability*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Anderson D.J. (1989). Differential responses of boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986-87 El Niño Southern Oscillation event. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 52, 209-216.
- Arntz W.E. y Tarazona J. (1990). Effects of El Niño 1982-83 on Benthos, Fish and Fisheries off the South American Pacific Coast. In: *Elsevier Oceanography Series* (ed. Glynn PW). Elsevier, pp. 323-360.
- Baker A.C., Starger C.J., McClanahan T.R. y Glynn P.W. (2004). Coral reefs: Corals' adaptive response to climate change. *Nature*, 430, 741-741.
- Ballance L.T., Pitman R.L. y Fiedler P.C. (2006). Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress In Oceanography*, 69, 360-390.
- Barber R.T. y Chavez F.P. (1983). Biological Consequences of El Niño. *Science*, 222, 1203-1210.
- Barber R.T. y Chavez F.P. (1986). Ocean variability in relation to living resources during the 1982-83 El Niño. *Nature*, 319, 279-285.
- Beamonte-Barrientos R., Velando A., Drummond H. y Torres R. (2010). Senescence of Maternal Effects: Aging Influences Egg Quality and Rearing Capacities of a Long-Lived Bird. *The American Naturalist*, 175, 469-480.
- Behrenfeld M.J., Randerson J.T., McClain C.R., Feldman G.C., Los S.O., Tucker C.J., Falkowski P.G., Field C.B., Frouin R., Esaias W.E., Kolber D.D. y Pollack N.H. (2001). Biospheric Primary Production During an ENSO Transition. *Science*, 291, 2594-2597.
- Beltrando G. y Camberlin P. (1993). Interannual variability of rainfall in the eastern horn of Africa and indicators of atmospheric circulation. *International Journal of Climatology*, 13, 533-546.
- Bennet, P.M. y Owens I.P.F. (2002). *Evolutionary Ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction*. Oxford University Press.
- Bjerknes J. (1966). A possible response of the atmospheric Hadley circulation to equatorial anomalies of ocean temperature. *Tellus*, 18, 820-829.
- Bjerknes J. (1969). Atmospheric teleconnections from the Equatorial Pacific. *Monthly Weather Review*, 97, 163-172.
- Bonsal B.R., Chakravarti A.K. y Lawford R.G. (1993). Teleconnections between North Pacific SST anomalies and growing season extended dry spells on the Canadian prairies. *International Journal of Climatology*, 13, 865-878.
- Brosnan D.M. y Becker C.J. (1998). PALCO SYP/HCP Volume IV. Draft Habitat Conservation Plan/Sustained Yield Plan of July, 1998. In: resources.ca.gov/headwaters/hcp/.
- Cairns D.K. (1987). Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biological Oceanography*, 5, 261-271.

- Cam E. y Aubry L. (2011). Early development, recruitment and life history trajectory in long-lived birds. *Journal of Ornithology*, 152, 187-201.
- Cane M.A. (1983). Oceanographic events during El Niño. *Science*, 222, 1189-1195.
- Cane M.A. (2005). The evolution of El Niño, past and future. *Earth and Planetary Science Letters*, 230, 227-240.
- Cane M.A. y Zebiak S.E. (1985). A Theory for El Niño and the Southern Oscillation. *Science*, 228, 1085-1087.
- Casas-Andreau. G. (1992). Anfibios y reptiles de las Islas Marías y otras islas adyacentes a la costa de Nayarit, México. Aspectos sobre su biogeografía y conservación. *Anales, Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología* 63(1): 95-112.
- Castillo-Guerrero J. y Mellink E. (2011). Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the Blue-footed Booby: maximizing chick rearing in a variable environment? *Journal of Ornithology*, 152, 269-277.
- Caviedes C.N. (2001). El Niño In History: Storming through the Ages. University Press of Florida. USA. pp. 1-59.
- Chambers L. E. (2004). The impact of climate on Little Penguin breeding success. BMRC Research Report. Bureau of Meteorology Research Centre, Melbourne.
- Clark L., Schreiber R.W. y Schreiber E.A. (1990). Pre-El Niño and post-El Niño Southern Oscillation comparison of nest sites for red-tailed tropic birds breeding in the Central Pacific Ocean. *Condor*, 92, 886-896.
- Cobb K.M., Charles C.D., Cheng H. y Edwards R.L. (2003). El Niño/Southern Oscillation and tropical Pacific climate during the last millennium. *Nature*, 424, 271-276.
- Cole J. (2001). A Slow Dance for El Niño. *Science*, 291, 1496-1497.
- Collins M. (2000). Understanding uncertainties in the response of ENSO to greenhouse warming. *Geophys. Res. Lett.*, 27, 3509-3512.
- Collins M. (2005). El Niño- or La Niña-like climate change? *Climate Dynamics*, 24, 89-104.
- CONANP (2005). Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Isla Isabel. México. pp. 9-27.
- Congdon B.C., Erwin C.A., Peck D.R. *et al.* (2007). Vulnerability of seabirds on the Great Barrier Reef to climate change. J.E. Johnson, P.A. Marshall (Eds.), *Climate Change and the Great Barrier Reef: A Vulnerability Assessment*, Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville, Australia (2007), pp. 427-464.
- Crawford R.J.M. y Shelton P.A. (1978). Pelagic fish and seabird interrelationships off the coasts of South West and South Africa. *Biological Conservation*, 14, 85-109.
- Crocker D.E., Costa D.P., Boeuf B.J.L., Webb P.M. y Houser D.S. (2006). Impact of El Niño on the foraging behavior of female northern elephant seals. *Marine Ecology Progress Series*, 309, 1-10.
- Cubaynes S., Doherty P.F., Schreiber E.A. y Gimenez O. (2011). To breed or not to breed: a seabird's response to extreme climatic events. *Biology Letters*, 7, 303-306.
- Cullen J., Chambers L., Coutin P. y Dann P. (2009). Predicting onset and success of breeding in little penguins *Eudyptula minor* from ocean temperatures. *Marine Ecology Progress Series*, 378, 269-278.

- Cury P.M., Boyd I.L., Bonhommeau S., Anker-Nilssen T., Crawford R.J.M., Furness R.W., Mills J.A., Murphy E.J., Österblom H., Paleczny M., Piatt J.F., Roux J.-P., Shannon L. y Sydeman W.J. (2011). Global Seabird Response to Forage Fish Depletion—One-Third for the Birds. *Science*, 334, 1703-1706.
- Chambers L.E., Devney C.A., Congdon B.C., Dunlop N., Woehler E.J. y Dann P. (2011). Observed and predicted effects of climate on Australian seabirds. *Emu*, 111, 235-251.
- Dai A. y Wigley T.M.L. (2000). Global patterns of ENSO-induced precipitation. *Geophysical Research Letters*, 27, 1283-1286.
- Devney C.A., Caley M.J. y Congdon B.C. (2010). Plasticity of Noddy Parents and Offspring to Sea-Surface Temperature Anomalies. *PLoS ONE*, 5, e11891.
- Diaz H.F., Hoerling M.P. y Eischeid J.K. (2001). ENSO variability, teleconnections and climate change. *International Journal of Climatology*, 21, 1845-1862.
- Dijkstra H.A. (2006). The ENSO phenomenon: theory and mechanisms. In.
- Doney S.C. (2006). Oceanography: Plankton in a warmer world. *Nature*, 444, 695-696.
- Draycott L. (2012). Climatic variation: effects on global seabird populations. *The Plymouth Student Scientist*, 2012, 269-282.
- Drummond H., Gonzalez E. y Osorno J.L. (1986). Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxii*): Social roles in infanticidal brood reduction. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19, 365-372.
- Drummond H., Rodríguez C. y Oro D. (2011). Natural 'poor start' does not increase mortality over the lifetime. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 3421-3427.
- Drummond H., Torres R. y Krishnan V.V. (2003). Buffered Development: Resilience after Aggressive Subordination in Infancy. *The American Naturalist*, 161, 794-807.
- Doney, S.C. 2006. Plankton in a warmer world. *Nature*. 444:695-696.
- Duffy, D.C. 1990. Seabirds and the 1982-84 El Niño Southern Oscillation. In: *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation* (P. W. Glynn, Ed.). Elsevier, Amsterdam. pp. 395-415.
- Einoder L.D. (2009). A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fisheries Research*, 95, 6-13.
- Erikstad K.E., Fauchald P., Tveraa T. y Steen H. (1998). On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology*, 79, 1781-1788.
- Fedorov A.V., Dekens P.S., McCarthy M., Ravelo A.C., deMenocal P.B., Barreiro M., Pacanowski R.C. y Philander S.G. (2006). The Pliocene Paradox (Mechanisms for a Permanent El Niño). *Science*, 312, 1485-1489.
- Fedorov A.V. y Philander S.G. (2000). Is El Niño Changing? *Science*, 288, 1997-2002.
- Fiedler P., Bohm S., Kulhanek J. y Exner O. (2006). Acidity of ortho-substituted benzoic acids: an infrared and theoretical study of the intramolecular hydrogen bonds. *Organic & Biomolecular Chemistry*, 4, 2003-2011.
- Fiedler P.C. (2002). Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 265-283.
- Fiedler P.C. y Talley L.D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress In Oceanography*, 69, 143-180.

- Fraedrich K. y Müller K. (1992). Climate anomalies in Europe associated with ENSO extremes. *International Journal of Climatology*, 12, 25-31.
- Furness R.W. (1996). A review of seabird responses to natural and fisheries-induced changes in food supply. In: Greenstreet SPR, Tasker ML (eds) Aquatic predators and their prey. Fishing News Books, Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, pp. 166-173.
- Furness R.W. y Monaghan P. (1987). Seabird Ecology. Blackie & Son Ltd., London, UK.
- Gemmill D. 2005. Climate Resources for Field Ornithologists: What Is Climate, What Do We Know and Why Should You Care? USDA Forest General Technical Report, PSW-GTR-191, 1110–1114. Berkeley, CA: United States Department of Agriculture.
- Gergis J., Braganza K., Fowler A., Mooney S. y Risbey J. (2006). Reconstructing El Niño–Southern Oscillation (ENSO) from high-resolution palaeoarchives. *Journal of Quaternary Science*, 21, 707-722.
- Gergis J.L. y Fowler A.M. (2009). A history of ENSO events since AD 1525: implications for future climate change. *Clim. Change*, 92, 343-387.
- Gibbs H.L. y Grant P.R. (1987). Oscillating selection on Darwin's finches. *Nature*, 327, 511-513.
- Gill V.A., Hatch S.A. y Lanctot R.B. (2002). Sensitivity of breeding parameters to food supply in Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 144, 268-283.
- Grant B.R. y Grant P.R. (1996). High Survival of Darwin's Finch Hybrids: Effects of Beak Morphology and Diets. *Ecology*, 77, 500-509.
- Guerra M. y Drummond H. (1995). Reversed Sexual Size Dimorphism and Parental Care: Minimal Division of Labour in the Blue-footed Booby. *Behaviour*, 132, 479-496.
- Helmuth B., Kingsolver J.G. y Carrington E. (2005). Biophysics, physiological ecology, and climate change: does mechanism matter? *Annual review of physiology*, 67, 177-201.
- Holmgren M., Scheffer M., Ezcurra E., Gutiérrez J.R. y Mohren G.M.J. (2001). El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 89-94.
- Holmgren M., Stapp P., Dickman C.R., Gracia C., Graham S., Gutiérrez J.R., Hice C., Jaksic F., Kelt D.A., Letnic M., Lima M., López B.C., Meserve P.L., Milstead W.B., Polis G.A., Previtali M.A., Richter M., Sabaté S. y Squeo F.A. (2006). Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 87-95.
- Huber M. y Caballero R. (2003). Eocene El Niño: Evidence for Robust Tropical Dynamics in the "Hothouse". *Science*, 299, 877-881.
- Jacob-Cervantes M.L., Valdez-Ornelas M.A., Gastelum-Villareal R.E., López-Nuño I., Valdez-Ledón P. (2005). Desarrollo de la pesquería de pelágicos menores en el sur del Golfo de California durante 2004. Informe de Investigación (documento interno), CRIP- Mazatlán, INAPESCA, SAGARPA, pp. 24.
- Kim S.-Y., Torres R., Domínguez C.A. y Drummond H. (2007a). Lifetime philopatry in the blue-footed booby: a longitudinal study. *Behavioral Ecology*, 18, 1132-1138.
- Kim S.-Y., Torres R., Rodríguez C. y Drummond H. (2007b). Effects of breeding success, mate fidelity and senescence on breeding dispersal of male and female blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology*, 76, 471-479.
- Kim S.-Y., Velando A., Torres R. y Drummond H. (2011). Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Oecologia*, 166, 615-626.

- Kitaysky A.S., Kitaiskaia E.V., Piatt J.F. y Wingfield J.C. (2006). A mechanistic link between chick diet and decline in seabirds? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 445-450.
- Kleeman R. y Moore A.M. (1997). A Theory for the Limitation of ENSO Predictability Due to Stochastic Atmospheric Transients. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 54, 753-767.
- Linden M. y Møller A.P. (1989). Cost of reproduction and covariation of life history traits in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 4, 367-371.
- Lindström J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 343-348.
- Lluch-Cota D., Lluch-Belda D., Lluch-Cota S. et al. (2004). Las pesquerías y El Niño. En: Los impactos de El Niño en México. (Magaña V., ed.). Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México, Secretaría de Gobernación. México, pp. 137-178.
- Lummaa V. y Clutton-Brock T. (2002). Early development, survival and reproduction in humans. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 141-147.
- Magaña V. y Morales C. (2004). El clima y la sociedad. En: Los impactos de El Niño en México. (Magaña V., ed.). Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México, Secretaría de Gobernación. México, pp. 1-22.
- Mann K. y Lazier J. (2009). *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans*. John Wiley & Sons.
- Mann K.H. (1993). Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 50, 105-119.
- McGowan J.A., Cayan D.R. y Dorman L.M. (1998). Climate-Ocean Variability and Ecosystem Response in the Northeast Pacific. *Science*, 281, 210-217.
- McPhaden M.J., Zebiak S.E. y Glantz M.H. (2006). ENSO as an Integrating Concept in Earth Science. *Science*, 314, 1740-1745.
- Messié M. y Radenac M.-H. (2006). Seasonal variability of the surface chlorophyll in the western tropical Pacific from SeaWiFS data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53, 1581-1600.
- Metcalfe N.B. y Monaghan P. (2001). Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 254-260.
- Metcalfe N.B. y Monaghan P. (2003). Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Experimental Gerontology*, 38, 935-940.
- Monaghan P. (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 1635-1645.
- Monaghan P., Uttley J.D., Burns M.D., Thaine C. y Blackwood J. (1989). The relationship between food-supply, reproductive effort and breeding success in arctic terns *Sterna paradisaea*. *Journal of Animal Ecology*, 58, 261-274.
- Monticelli D., Ramos J. y Quartly G. (2007). Effects of annual changes in primary productivity and ocean indices on breeding performance of tropical roseate terns in the western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 351, 273-286.
- Mousseau T.A. y Fox C.W. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 403-407.
- Mysak L.A. (1986). El Niño, Interannual Variability and Fisheries in the Northeast Pacific Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 464-497.

- Naguib M., Nemitz A. y Gil D. (2006). Maternal developmental stress reduces reproductive success of female offspring in zebra finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1901-1905.
- Nelson J.B. (1978). The Sulidae: Gannets and Boobies. Oxford University Press. UK. pp. 1012.
- Nelson J.B. (2005). Pelicans, Cormorants and Their Relatives: The Pelecaniformes. Oxford University Press. UK. pp.665.
- Nicholls N. (1989). How old is ENSO? *Clim. Change*, 14, 111-115.
- Nussey D.H., Kruuk L.E.B., Morris A. y Clutton-Brock T.H. (2007). Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology*, 17, R1000-R1001.
- Oro D., Torres R., Rodríguez C. y Drummond H. (2010). Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology*, 91, 1205-1214.
- Osorio-Beristain M. y Drummond H. (1993). Natal dispersal and deferred breeding in the blue-footed booby. *Auk*, 110, 234-239.
- Osorio-Beristain M. y Drummond H. (1998). Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 43, 307-315.
- Österblom H., Olsson O., Blenckner T. y Furness R.W. (2008). Junk-food in marine ecosystems. *Oikos*, 117, 967-977.
- Ottersen G., Planque B., Belgrano A., Post E., Reid P. y Stenseth N. (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, 128, 1-14.
- Philander S.G. (1990). El Niño, La Niña and the Southern Oscillation. Academic Press. USA. pp. 293.
- Piatt J., Sydeman W. y Wiese F. (2007a). Introduction: seabirds as indicators of marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 199-204.
- Piatt J.F., Sydeman W.J. y Wiese F. (2007b). Introduction: seabirds as indicators of marine ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 199-204.
- Pozo-Vázquez D., Esteban-Parra M.J., Rodrigo F.S. y Castro-Díez Y. (2001). The Association between ENSO and Winter Atmospheric Circulation and Temperature in the North Atlantic Region. *Journal of Climate*, 14, 3408-3420.
- Quillfeldt P., J. Strange I. y F. Masello J. (2007). Sea surface temperatures and behavioural buffering capacity in thin-billed prions *Pachyptila belcheri*: breeding success, provisioning and chick begging. *Journal of Avian Biology*, 38, 298-308.
- Ramos J.A., Bowler J., Betts M., Pacheco C., Agombar J., Bullock I. y Monticelli D. (2005). Productivity of White-Tailed Tropicbird on Aride Island, Seychelles. *Waterbirds*, 28, 405-410.
- Ricklefs R.E., Duffy D. y Coulter M. (1984). Weight-gain of blue-footed booby chicks: An indicator of marine resources. *Ornis Scandinavica*, 15, 162-166.
- Ropelewski C.F. y Halpert M.S. (1987). Global and Regional Scale Precipitation Patterns Associated with the El Niño/Southern Oscillation. *Monthly Weather Review*, 115, 1606-1626.
- Ropelewski C.F. y Halpert M.S. (1989). Precipitation Patterns Associated with the High Index Phase of the Southern Oscillation. *Journal of Climate*, 2, 268-284.
- Sæther B.-E. (1997). Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 143-149.
- Sæther B.-E., Tufto J., Engen S., Jerstad K., Røstad O.W. y Skåtán J.E. (2000). Population Dynamical Consequences of Climate Change for a Small Temperate Songbird. *Science*, 287, 854-856.

- Sandvik H. y Erikstad E.K. (2008). Seabird life histories and climatic fluctuations: a phylogenetic-comparative time series analysis of North Atlantic seabirds. *Ecography*, 31, 73-83.
- Schreiber E.A. (2002). Climate and Weather Effects on Seabirds In: *Biology of marine birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 179-216.
- Schreiber R.W. y Schreiber E.A. (1984). Central Pacific Seabirds and the El Niño Southern Oscillation: 1982 to 1983 Perspectives. *Science*, 225, 713-716.
- Schreiber E.A. y Burger J. (2002). Seabirds in the Marine Environment In: *Biology of marine birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 1-12.
- Skinner M.K., Manikkam M. y Guerrero-Bosagna C. (2010). Epigenetic transgenerational actions of environmental factors in disease etiology. *Trends in Endocrinology and Metabolism*, 21, 214-222.
- Sorensen M.C., Hipfner J.M., Kyser T.K. y Norris D.R. (2009). Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 78, 460-467.
- Stenseth N.C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K.-S. y Lima M. (2002). Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science*, 297, 1292-1296.
- Stenseth N.C., Ottersen G., Hurrell J.W., Mysterud A., Lima M., Chan K.S., Yoccoz N.G. y Ådlandsvik B. (2003). Review article. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 2087-2096.
- Stearns S.C. (1992). *The evolution of Life Histories*. Oxford University Press. USA. pp. 249.
- Sydeman W.J., Hester M.M., Thayer J.A., Gress F., Martin P. y Buffa J. (2001). Climate change, reproductive performance and diet composition of marine birds in the southern California Current system, 1969–1997. *Progress In Oceanography*, 49, 309-329.
- Taylor S.A., Maclagan L., Anderson D.J. y Friesen V.L. (2011). Could specialization to cold-water upwelling systems influence gene flow and population differentiation in marine organisms? A case study using the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Journal of Biogeography*, 38, 883-893.
- Timmermann A., Oberhuber J., Bacher A., Esch M., Latif M. y Roeckner E. (1999). Increased El Nino frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature*, 398, 694-697.
- Torres R. y Drummond H. (1999). Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia*, 118, 16-22.
- Tourre Y.M. y White W.B. (1997). Evolution of the ENSO Signal over the Indo–Pacific Domain*. *Journal of Physical Oceanography*, 27, 683-696.
- Trenberth K.E. (1997). The Definition of El Niño. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 78, 2771-2777.
- Tsonis A.A., Hunt A.G. y Elsner J.B. (2003). On the relation between ENSO and global climate change. *Meteorology and Atmospheric Physics*, 84, 229-242.
- Tudhope A.W., Chilcott C.P., McCulloch M.T., Cook E.R., Chappell J., Ellam R.M., Lea D.W., Lough J.M. y Shimmield G.B. (2001). Variability in the El Niño-Southern Oscillation Through a Glacial-Interglacial Cycle. *Science*, 291, 1511-1517.
- Velando A., Drummond H. y Torres R. (2006). Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1443-1448.

- Velando A., Drummond H. y Torres R. (2010). Senescing sexual ornaments recover after a sabbatical. *Biology Letters*, 6, 194-196.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O. y Bairlein F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Wang B. (2000). Pacific-East Asian teleconnection : how does ENSO affect East Asian climate? *J. Climate*, 13, 1517-1536.
- Wanless S., Harris M.P., Redman P. y Speakman J.R. (2005). Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 294, 1-8.
- Webster P.J. (1994). The role of hydrological processes in ocean-atmosphere interactions. *Rev. Geophys.*, 32, 427-476.
- Weimerskirch H. (1992). Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* 64, 464-473.
- Weimerskirch H. (2002). Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: *Biology of marine birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 115-132.
- Weimerskirch H. (2007). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54, 211-223.
- Weimerskirch H., Shaffer S., Tremblay Y., Costa D., Gadenne H., Kato A., Ropert-Coudert Y., Sato K. y Aurioules D. (2009). Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 267-278.
- Wernham C.V. y Bryant D.M. (1998). An Experimental study of reduced parental effort and future reproductive success in the puffin, *Fratercula arctica*. *Journal of Animal Ecology*, 67, 25-40.
- White T.C.R. (2008). The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews*, 83, 227-248.
- Wingfield J.C., Ramos-Fernandez G., Nuñez-de la Mora A. y Drummond H. (1999). The Effects of an "El Niño" Southern Oscillation Event on Reproduction in Male and Female Blue-Footed Boobies, *Sula nebouxii*. *General and Comparative Endocrinology*, 114, 163-172.
- Wooler R.D., Bradley J.S. y Croxall J.P. (1992). Long-term population studies of seabirds. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 111-114.
- Zavalaga C.B., Benvenuti S., Dall'Antonia L. y Emslie S.D. (2008). Foraging areas of breeding blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru, as determined by direction recorders. *Journal of Avian Biology*, 39, 405-412.
- Zavalaga C.B., Benvenuti S., Dall'Antonia L. y Emslie S.D. (2007). Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series*, 336, 291-303.

CAPÍTULO 2

Efectos de ENSO en el crecimiento y la reproducción del bobo de patas azules

Ancona S., Sánchez-Colón S., Rodríguez C. y Drummond H. (2011) El Niño in the Warm Tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology* 80, 799-808.

El Niño in the Warm Tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies

Sergio Ancona^{1*}, Salvador Sánchez-Colón², Cristina Rodríguez¹ and Hugh Drummond¹

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275, México D.F. 04510, México; and ²Consultoría Ambiental y Estadística, Cerrada de Cortés 43, México D.F. 01049, México

Summary

1. There is increasing interest in the impacts of El Niño Southern Oscillation (ENSO) on reproduction of apical predators such as seabirds and marine mammals. Long-term studies documenting ENSO effects on reproduction of seabirds in the warm tropics are scarce, and differential sensitivity of breeding parameters to ENSO has rarely been explored.

2. Analysis of 18 years of breeding data from a colony of the blue-footed booby *Sula nebouxi* (Milne-Edwards) showed a delay in onset of breeding when the global Southern Oscillation Index was negative; each unit of the atmospheric pressure differential (hPa) across the Pacific Ocean meant a delay of 7 days.

3. ENSO conditions also produced declines in breeding participation, clutch size, brood size, hatching success and fledging success, especially when surface waters surrounding the colony were warmer during winter and spring. Each additional degree (°C) of water temperature produced a reduction of 0.45 fledglings per nest. Different breeding parameters were sensitive to ENSO indices in different blocks of months.

4. Warming of local waters during the winter was associated with decline in ocean productivity in the current year and the following year, consistent with ENSO impacts on breeding parameters being mediated by effects on local productivity and prey availability. However, there was no evidence of lagged effects of ENSO on any breeding parameter.

5. Comparison of 5 years revealed that when local surface waters were warm, chicks grew more slowly, but no effects of ENSO on weight and size of eggs were evident in data of 9 and 7 years, respectively.

6. Our findings extend evidence of impacts of ENSO on seabird reproduction to the eastern tropical Pacific and indicate that several breeding parameters of blue-footed boobies (but not egg size) are affected in the short term by ENSO conditions, particularly by local anomalies in sea surface temperature associated with decline in ocean productivity.

Key-words: breeding effort, breeding success, chick growth, ocean productivity, sea surface temperature, Southern Oscillation, tropical Pacific

Introduction

Climate can greatly impact biological systems (Stenseth *et al.* 2002), and El Niño Southern Oscillation (ENSO), a major pattern of climate variability, influences oceanic trophic webs (Barber & Chavez 1983), with notorious consequences for survival and fecundity of animal populations (Stenseth *et al.* 2002) and for community dynamics (Ballance, Pitman & Fiedler 2006).

El Niño Southern Oscillation shapes global climate and mediates variation in sea surface temperature (Fiedler 2002).

During warm El Niño events nutrient upwelling ceases, with consequent decline in ocean productivity and decreases in the fish populations on which top predators such as seabirds and marine mammals depend (Schreiber 2002; Ballance, Pitman & Fiedler 2006). ENSO impacts on breeding parameters and population dynamics of seabirds (Oro *et al.* 2010). In temperate and cold tropical regions, deferred reproduction, lowered growth rates and high mortality of chicks are associated with increases in sea surface temperature and low availability of seabird prey (Bertram, Mackas & McKinnell 2001; Schreiber 2002; Ballance, Pitman & Fiedler 2006). Similar impacts have recently been revealed by long-term observations of seabirds in the Antarctic (Jenouvrier *et al.* 2005; Le Bohec *et al.*

*Correspondence author. E-mail: ancona.s@gmail.com

2008), the Indian Ocean (Monticelli, Ramos & Quartly 2007), the North Atlantic (Durant, Anker-Nilssen & Stenseth 2003) and the Southern Ocean (Guinet *et al.* 1998). Similar effects of ENSO have been detected in the warm western tropical Pacific (Ramos *et al.* 2002; Devney, Short & Congdon 2009; but see Cullen *et al.* 2009) but no long-term study has been made of species in the warm eastern tropical Pacific (but see Velarde *et al.* 2004 for the Gulf of California).

Impacts of ENSO on reproduction of seabird populations often occur after a lag of few months or years (Ainley, Sydeman & Norton 1995; Guinet *et al.* 1998; Chambers 2004; Quillfeldt, Strange & Masello 2007; White 2008), depending on the distance of the population from the equatorial Pacific (Crocker *et al.* 2006; Monticelli, Ramos & Quartly 2007), where ENSO initially develops (Duffy 1990; Schreiber 2002), and on the time required for bottom-up processes to cascade to upper trophic levels (Monticelli, Ramos & Quartly 2007; Saba *et al.* 2008). Whether effects of ENSO on breeding and population parameters of seabirds are immediate or lagged may provide clues to the mechanisms involved.

The impact of ENSO on seabird populations apparently differs by region (Dandonneau *et al.* 2004), and differences are associated with patterns of ocean currents and the dynamics of regional upwelling (Messié & Radenac 2006). Ecological responses to ENSO vary among seabird species, probably due to differences in their foraging methods (Devney, Short & Congdon 2009) or energy budgets (Furness & Monaghan 1987; Schreiber 2002). Furthermore, increasing evidence suggests that breeding parameters of seabirds could be differentially sensitive to ENSO-related fluctuations (Kalmbach *et al.* 2001; Peck *et al.* 2004; Quillfeldt, Strange & Masello 2007). For instance, during seasons when sea surface temperature is warm (signifying delayed effects of ENSO in the southern Atlantic), few adult thin-billed prions *Pachyptila belcheri* breed and their chicks grow slowly, but fledging success is unaffected. This pattern was attributed to buffering by flexibility in begging rates, food provisioning and chick growth schedules (Quillfeldt, Strange & Masello 2007). In contrast, although clutch size and the hatching, fledging and nest success of black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla* in Alaska are sensitive to natural variation in food availability and supplementary food provisioning, rates of courtship feeding and chick provisioning are insensitive to similar fluctuations (Gill, Hatch & Lanctot 2002). Differential sensitivity of breeding parameters to environmental variability could be key to understanding how seabird populations deal with drivers of global climate. And because the impacts of ENSO differ between species and regions, a broad perspective on the responsiveness of seabirds to ENSO requires more long-term data from around the globe (as well as comparative analyses such as Sandvik, Coulson & Sæther 2008).

El Niño Southern Oscillation is a multivariate phenomenon whose duration and intensity vary continuously (Gergis & Fowler 2006). Intensity is denoted numerically by global oceanographic indices such as the Southern Oscillation Index (SOI) and by fine-scale correlates such as anomalies in local sea surface temperature (SSTA). SOI appears to be

strongly related to demographic parameters of seabirds that forage over a wide range around their colonies or migrate over great distances during the non-breeding season (e.g. albatrosses and migratory passerines; Sillett, Holmes & Sherry 2000; Nevoux, Weimerskirch & Barbraud 2007; Votier *et al.* 2008), whereas SSTA may be more related to demographic parameters of species that forage and disperse locally (e.g. shags, gulls and boobies; Frederiksen *et al.* 2004; Velarde *et al.* 2004; Oro *et al.* 2010).

Using data spanning 18 years, we asked how ENSO conditions of the current year and the previous year influence various breeding parameters of the blue-footed booby, a long-lived, locally foraging seabird that breeds asynchronously (laying spans early winter through early summer) in warm tropical waters (Nelson 2005; Peña 2009). Long-lived animals (including most seabirds; Schreiber 2002) should prioritize self-maintenance over reproduction during periods of resource limitation, reducing or cancelling breeding if they have good prospects of breeding later during more favourable periods (Stearns 1992). We expected blue-footed boobies to start reproduction later, lay fewer eggs, produce smaller broods or experience lower hatching, fledging or nest success when SOI values are negative or when surface waters around the breeding colony are warm (when SSTA values are positive), responding to these conditions in the same season or the following season. We also asked whether variation in each breeding parameter is better predicted by SOI or SSTA and identified the blocks of months whose SOI or SSTA values were most influential. After finding that breeding parameters are strongly related to SOI and especially to SSTA, we tested whether SSTA is associated with local primary productivity of the ocean. Such an association could indicate that boobies adjust their breeding to local productivity, possibly to the abundance of their prey.

In addition, we used available data to test for effects of ENSO on other breeding parameters: egg mass (9 years of data) and volume (7 years of data) in relation to SOI and growth of young nestlings in relation to SSTA (5 years of data). Although SSTA was marginally better related to breeding parameters than SOI, we examined the effect of SOI on egg size because SSTA data were not available for some of the years when eggs were measured.

Materials and methods

SPECIES AND STUDY SITE

We studied the blue-footed booby colony on Isla Isabel, an island 28 km off the west coast of Mexico and 420 km south of the Baja California peninsula (21°52'N, 105°54'W). This island lies in the Pacific warm pool at the southern limit of the California cold current (Magaña & Caetano 2005). Blue-footed boobies are socially monogamous (Osorio-Beristain & Drummond 1998) ground-nesting seabirds that breed colonially on islands in the eastern tropical Pacific (Nelson 2005). The two sexes plunge-dive for small pelagic fishes (Nelson 2005) in a radius of up to 30 km around their colonies (Anderson & Ricklefs 1987), varying their foraging radius during the season (Zavalaga *et al.* 2007). Isla Isabel boobies mainly feed on

Pacific anchovetas (*Cetengraulis mysticetus*) and Pacific thread herrings (*Ophistonema libertate*), as well as eight other fish families (S. Ancona, I. Calixto, J. C. Camacho & H. Drummond, unpublished paper).

Blue-footed boobies on Isla Isabel are highly philopatric (Osorio-Beristain & Drummond 1998; Kim *et al.* 2007). After courtship and pair formation, which start in November and December, these boobies lay 1–3 eggs on the ground and fledge 0–3 chicks after 41- to 49-days incubation and >3 months of nestling care (Nelson 1978). Within a clutch, eggs hatch in the order laid, separated by a mean interval of 4.0 days (Drummond, González & Osorno 1986). Senior (first-hatched) chicks grow faster than their sibs, even though growth varies among seasons (Drummond, González & Osorno 1986; this study). Partial clutch and brood failure are common (Nelson 1978; Drummond, González & Osorno 1986), and dominant chicks sometimes kill their broodmates in response to poor parental food provisioning (Drummond, González & Osorno 1986; Drummond & García-Chavelas 1989). Reproduction of the colony is only loosely synchronous, and the last fledglings reach independence at roughly the end of July (Peña 2009). The annual adult survival probability of roughly 91% is depressed when local surface water warms during the winter in the course of El Niño events (Oro *et al.* 2010).

REPRODUCTIVE PARAMETERS, EGG SIZE AND CHICK GROWTH

Every season from 1989 to 2006, during 5 months (roughly February 20 to July 20), observers recorded the numbers of breeding pairs, eggs, chicks and fledglings in a study area comprising two plots measuring a total 26 889 m² and containing up to 65% of all breeding pairs on the island. Between the onset of hatching and the end of fledging, they recorded the contents of all nests (numbered sites with clutch or brood) every 3 or 6 days. Fledging was deemed to occur at age 70 days, when chicks are nearly fully feathered; after 70 days, mortality is negligible (details of methods in Drummond, Torres & Krishnan 2003).

Laying dates of clutches were observed or estimated from hatching dates or sizes of chicks (using growth curves, Drummond *et al.* 1991). Rather than allowing individuals that bred exceptionally early to characterize the population, we took onset of breeding in every season to be the Julian laying date of the last pair of the first decile of breeding pairs. A hypothetical breeding season based on the earliest laying date ever recorded in our study area was used to standardize date of onset of breeding in each season. Inspection of laying dates in 22 seasons revealed an asynchronous bimodal seasonal pattern, with two laying periods occurring on average (\pm standard deviation) from December 26 (\pm 26 days) to March 4 (\pm 17 days) and from March 4 (\pm 17 days) to June 10 (\pm 20 days), respectively (Peña 2009). The proportion of late clutches in each season was the number of clutches in the second laying period divided by the total number of clutches. Average clutch size, brood size and nest success were obtained for each season by dividing the total numbers of eggs, chicks and fledglings, respectively, by the total number of breeding pairs in that season. Average hatching success and fledging success in each season were the total numbers of chicks and fledglings divided by the total numbers of eggs and chicks, respectively.

For the analysis of egg size, we measured the mass and volume of freshly laid first and second eggs during December–March. Egg mass was measured with an electronic balance (\pm 0.1 g) during nine seasons (equal numbers of first and second eggs were sampled in each season: 1981, $n = 69$; 1998, 11; 1999, 78; 2002, 44; 2003, 51; 2004, 19; 2005, 11; 2006, 76; and 2007, 149). The maximum length and width

of every egg were measured with a calliper (\pm 0.1 mm) during seven seasons (equal numbers of first and second eggs were sampled in each season: 1981, $n = 69$; 1999, 78; 2002, 44; 2004, 40; 2005, 11; 2006, 76; and 2007, 149). Egg volume (cm³) was calculated as $(0.51 \times \text{length} \times \text{width}^2)/1000$, following Hoyt (1979).

For the analysis of growth, we weighed senior and junior chicks in broods of two at age 34 days (roughly half way to age of maximum mass, Drummond *et al.* 1991) in 1982 ($n = 15$, 15, respectively), 1984 (10, 10), 1987 (38, 26), 2007 (50, 49) and 2008 (42, 42), using 2000-g Pesola spring balances.

INDICES OF ENSO CONDITIONS AND PRIMARY PRODUCTIVITY

We used two indices of climatic conditions at different scales. For the whole 18-year study period, we obtained monthly average values of SOI from the NOAA Climate Prediction Center, available at <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices>, and monthly average SSTA at 21.5°N, 105.5°W (55 km south-east of Isla Isabel, the closest station) from the International Research Institute for Climate Prediction, available at http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/Reyn_SmithOIv2/.monthly/.ssta.

Additionally, we used net primary productivity (mg C m⁻² day⁻¹) in the 32 km² of ocean surrounding Isla Isabel as a proxy for availability of local prey to breeders. We obtained monthly net primary productivity values for the seasons 1998–2006 from the Oregon State University, available at <http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity>; following Behrenfeld & Falkowski (1997).

DATA ANALYSES

First, we analysed the relationship between SOI and local SSTA across the 18 years of the study. Next, we computed average annual values of SOI and SSTA for two periods: the cold months of December–February (winter values) and this cold period plus the warm months of March–May (winter–spring values). Then, we built linear models to examine the association between winter values of SOI and SSTA (independent variables) and two parameters that reflect the annual earliness/lateness of breeding: (i) onset of breeding and (ii) proportion of pairs breeding late (dependent variables). Similarly, we built linear models to examine the associations between winter–spring values of SOI and SSTA and six parameters that reflect annual breeding participation, effort and success, (iii) total number of breeding pairs, (iv) average clutch size, (v) average brood size, (vi) average hatching success (vii) average fledging success and (viii) average nest success. We expected winter conditions to influence the start of breeding because territory establishment and pairing gain momentum during winter (Peña 2009); and conditions during the longer period of winter–spring to affect parameters reflecting breeding participation, effort and success, because laying and hatching of eggs and nestling care in the colony extend from December to early June (Peña 2009).

To further probe the temporal nature of the relationship between ENSO and reproduction, we built a linear model for each parameter to examine its relationship with the average values of SOI and SSTA in a particularly relevant block of months. The month-block for each parameter was selected on the basis of the Akaike Information Criterion adjusted for small sample size (AICc; Burnham & Anderson 2002) computed for the linear relationship between the parameter and the values of SOI and SSTA during each month between September and August, and comprised the 1–5 contiguous months whose AICc values were lower than the remainder.

All dependent variables were normally distributed (Shapiro–Wilk normality tests, all P values > 0.05). Models initially included both SOI and SSTA as fixed effect terms. We selected minimal adequate models by sequentially dropping non-significant effect terms. We used deletion tests to compare the simplified minimal adequate model with the model including a non-significant term or with the model excluding a significant term, to assess the statistical significance of the increase in variance for each model (Crawley 2005).

To detect possible lagged effects of ENSO on reproduction, we built two additional linear models examining the association between annual onset of breeding and proportion of pairs breeding late and average SSTA during winter of the previous year (December–February of year-1), after accounting for average SSTA in winter of the current year. Similarly, we built linear models examining the associations between the parameters reflecting breeding participation, effort and success and the average values of SSTA during winter–spring of the previous year (December–May of year-1), after accounting for average SSTA during winter–spring of the current year. Importantly, temporal autocorrelations between SSTA of winter and winter–spring in the previous year and the respective SSTA in the current year were not significant (Pearson correlation test: winter SSTA: $r = -0.49$, $P = 0.18$; winter–spring SSTA: $r = -0.09$, $P = 0.82$; $n = 18$ seasons).

We also investigated whether seasonal ocean productivity (and possible prey availability) in the vicinity of Isla Isabel is influenced by fluctuations in local conditions linked to ENSO occurring within the same season or 1 year in advance. We built a linear model to examine the association between average values of local net primary productivity during December–May (dependent variable) and local SSTA values averaged for both the winter of the previous year and winter of the current year (independent variables). ENSO conditions in winter have critical effects on the upwelling efficiency and phytoplankton community in the Pacific warm pool (Wilkinson *et al.* 2006), the region of our study.

We built linear models testing for a relationship between mean mass and volume (dependent variables) of first and second eggs laid during December–March and the average value of SOI during the same 4-month period (local SSTA could not be used because data were unavailable for some years). Here, we initially included SOI, laying order (i.e. first or second egg laid) and the interaction between SOI and laying order as fixed effect terms. To analyse growth, we built a linear model examining the relationship between mean body mass of chicks at age 34 days and mean SSTA during February (when most subjects were in early growth). This model initially included SSTA, hatching order (i.e. senior or junior chick) and the interaction between SSTA and hatching order as fixed effect terms.

For the analyses of lagged effects, productivity, eggs and chicks, we selected minimal adequate models as described above. We fitted only linear relationships between ENSO indices and dependent variables because exploratory analyses did not reveal relationships of any other shape.

Analyses were carried out using R (R Development Core Team 2006, version 2.9.1). We report mean \pm standard error (SE) of estimated slopes (β).

Results

INDICES OF ENSO CONDITIONS AND PRIMARY PRODUCTIVITY

Seasonal mean values (December–May) of local SSTA were strongly correlated with seasonal values of the SOI over the

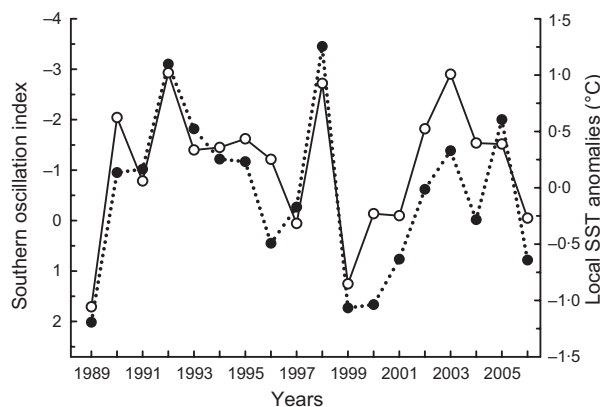


Fig. 1. Southern Oscillation Index (●) for the Pacific Ocean and sea surface temperature anomalies at a point 55 km from Isla Isabel (○), averaged for December–May over an 18-year period (SOI: $\beta = -0.32 \pm 0.05$, $F_{1,16} = 43.70$, $P = 0.000006$, $R^2 = 0.73$). We use a descending scale for SOI and an ascending scale for SSTA to better show the strength of the negative association. Large negative values of SOI and large positive values of SSTA indicate El Niño conditions.

18 seasons (LM: SOI: $\beta = -0.32 \pm 0.05$, $F_{1,16} = 43.70$, $P = 0.000006$, $R^2 = 0.73$; Fig. 1), showing that surface waters near the study population warm when the atmospheric pressure differential across the Pacific decreases.

The warmer the local surface water during winter (December–February) of both the previous year and the current year, the lower was the mean seasonal (December–May) net primary productivity in the 32 km² of ocean surrounding Isla Isabel (LM: SSTA in winter of the previous year: $\beta = -902.75 \pm 230.80$, $F_{1,6} = 15.30$, $P = 0.008$; SSTA in

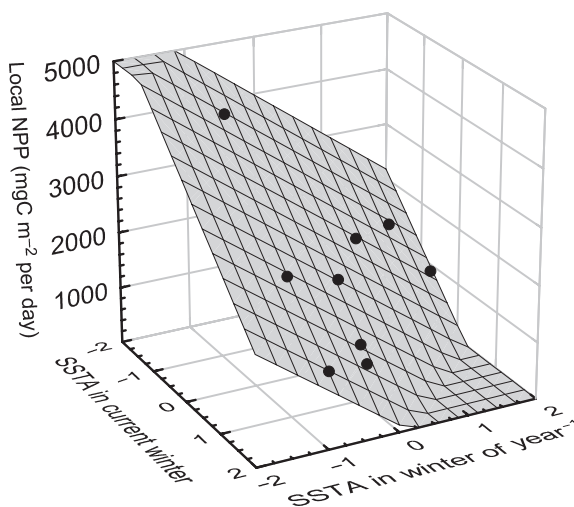


Fig. 2. Net primary productivity (NPP; z) in an area of 32 km² around Isla Isabel during December–May from 1998 to 2006 as a linear function of the mean sea surface temperature anomalies during winter of the previous year (SSTA in winter of year-1; x) and anomalies during winter of the current year (y). Linear relationships are described by a linear model ($z \sim 2051.2 - 902.75x - 962.30y$) with a normal error distribution. The grey surface defines all results predicted by this linear model, within the space defined by the axes' limits.

winter of the current year: $\beta = -962.30 \pm 223.20$, $F_{1,6} = 18.58$, $P = 0.005$, $R^2 = 0.79$; Fig. 2).

REPRODUCTIVE PARAMETERS

Breeding success in the study area varied greatly over the 18 reproductive seasons, from 0 to 1611 fledglings in 1992 and 2006, respectively. There was a significant correlation between seven of the eight breeding parameters (excepting the total number of breeding pairs) and mean values of SOI or local SSTA during the winter or the longer period of winter–spring (Table 1). SSTA was retained as the more significant term in six of the eight minimal adequate models, showing that most breeding parameters were more strongly correlated with local water temperature than with SOI. However, onset of breeding and number of pairs attempting to breed over the season were marginally better correlated with SOI than with local water temperature, although the correlation between numbers of pairs and SOI fell short of significance (Table 1).

The more negative the SOI values in winter, the later the colony started laying (Fig. 3; Table 1). Each additional unit of the atmospheric pressure differential (hPa) across the equatorial Pacific meant a delay of roughly 7 days in the colony. Delay of breeding during ENSO conditions was also manifested by an increase in the proportion of pairs breeding late when local water temperature was higher during winter, as many as 87% of pairs laying in the second period during strong El Niño events (Table 1). Warmer water in winter and spring (December–May) was associated with smaller clutches and smaller broods over the season (Table 1). Similarly, the warmer the local surface water in winter and spring, the lower the proportion of eggs that hatched, the proportion of chicks that managed to fledge and the nest success of breeding pairs over the season (Fig. 4; Table 1). Each additional degree (°C) of surface water temperature in December–May meant a reduction in average nest success of 0.45 fledglings.

Analysis of relevant blocks of months revealed strong relationships between each breeding parameter and climatic indices of the particular month-blocks that preceded or seem likely to impinge on it. Onset of breeding was strongly related to SOI in the 3-month block from September through November ($\beta = -10.08 \pm 1.77$, $F_{1,16} = 32.50$, $P = 0.000033$, $R^2 = 0.67$), whereas proportion of pairs breeding late, another measure of earliness/lateness of breeding, was predicted well by SSTA in the December–February month-block ($\beta = 0.15 \pm 0.04$, $F_{1,15} = 16.37$, $P = 0.001$, $R^2 = 0.52$). Similarly, measures of breeding effort (clutch and brood sizes) and the main measures of success (hatching and nest success) were strongly related to SSTA in particular blocks of 1–4 months. Clutch size and brood size were highly related to SSTA during December–February (clutch size: $\beta = -0.19 \pm 0.03$, $F_{1,16} = 38.85$, $P = 0.00001$, $R^2 = 0.71$; brood size: $\beta = -0.34 \pm 0.06$, $F_{1,16} = 27.37$, $P = 0.00008$, $R^2 = 0.63$), whereas both hatching and nest success were strongly related to SSTA in February (hatching success: $\beta =$

Table 1. Linear models examining the relationship between the Southern Oscillation Index (SOI) or local sea surface temperature anomalies (SSTA) and breeding parameters of the Isla Isabel blue-footed booby colony over 18 seasons. Under SOI and SSTA, we specify whether the winter (December–February) or winter–spring (December–May) values of each index were included in the model for each particular parameter. R^2 and P values in bold and the estimated slope \pm SE associated identify the explanatory variable (either SOI or SSTA) that was retained in the minimal adequate model

Breeding parameter	Mean	Standard deviation	Range	SOI	R^2	P	Slope \pm SE	SSTA	R^2	P	Slope \pm SE
Onset of breeding (days)	65.5 (Jan 8th)	19.3 days (Dec 20th–Jan 27th)	30–102 (Dec 4th–Feb 14th)	Winter	0.46	0.0019	-6.58 \pm 1.77	Winter	0.45	0.23	
Proportion of pairs breeding late	0.43	0.21	0.16–0.87	Winter	0.31	0.88		Winter	0.52	0.0011	0.15 \pm 0.04
Total number of breeding pairs ^a	977.7	275.2	218–1375	Winter–Spring	0.21	0.056	79.92 \pm 38.88	Winter–Spring	0.18	0.812	
Clutch size	1.78	0.22	1.29–2.15	Winter–Spring	0.53	0.75		Winter–Spring	0.67	0.00003	-0.31 \pm 0.05
Brood size	0.87	0.43	0.11–1.55	Winter–Spring	0.54	0.33		Winter–Spring	0.57	0.00028	-0.55 \pm 0.12
Hatching success	0.47	0.20	0.07–0.76	Winter–Spring	0.47	0.34		Winter–Spring	0.49	0.0013	-0.23 \pm 0.06
Fledging success	0.60	0.24	0.0–0.92	Winter–Spring	0.24	0.70		Winter–Spring	0.27	0.029	-0.21 \pm 0.09
Nest success	0.59	0.40	0.0–1.43	Winter–Spring	0.42	0.44		Winter–Spring	0.44	0.0027	-0.45 \pm 0.13

^aMedian = 979 breeding pairs. Variables are defined in Methods.

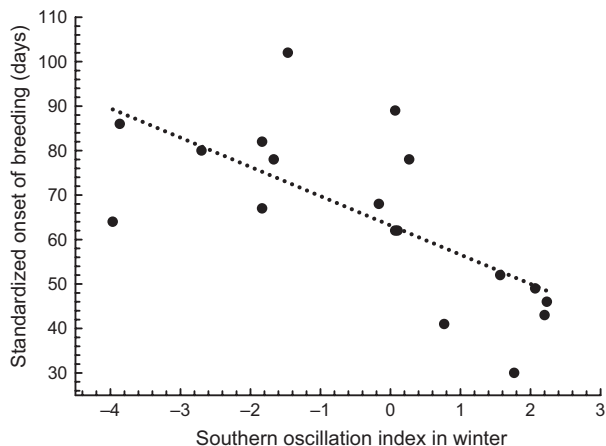


Fig. 3. Mean Southern Oscillation Index for the winter months of December–February and onset of breeding (Julian date) by the blue-footed booby colony over the 18 years from 1989 to 2006.

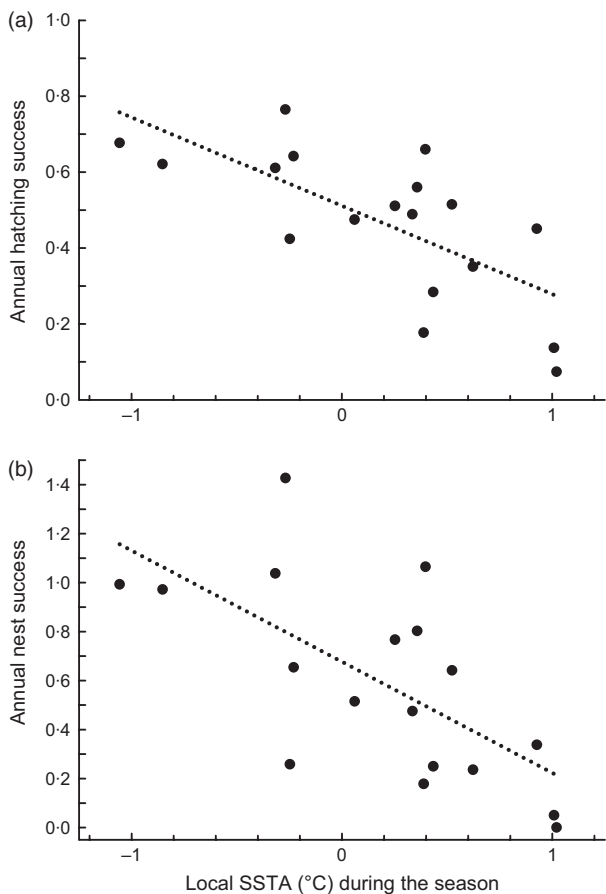


Fig. 4. Mean sea surface temperature anomalies (SSTA, °C) during the season (December–May) and annual (a) hatching success (number of chicks/number of eggs) and (b) nest success (number of fledglings/number of breeding pairs) of the blue-footed booby colony over the 18 years from 1989 to 2006.

-0.16 ± 0.03 , $F_{1,16} = 28.18$, $P = 0.00007$, $R^2 = 0.64$; nest success: $\beta = -0.32 \pm 0.06$, $F_{1,16} = 24.09$, $P = 0.00016$, $R^2 = 0.60$). The number of breeding pairs was predicted by

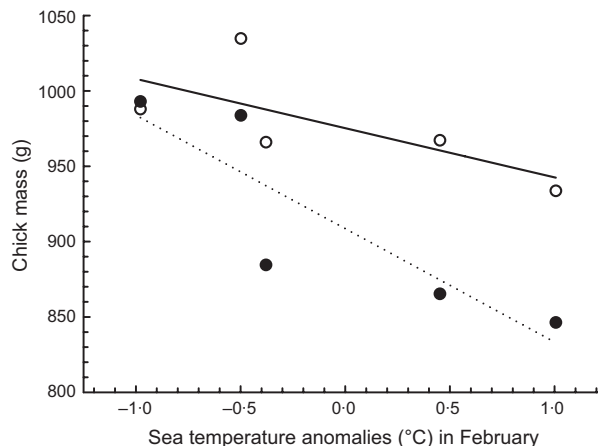


Fig. 5. Mean sea surface temperature anomalies (°C) near Isla Isabel during February and the mean body mass of senior (○) and junior (●) blue-footed booby chicks at age 34 days over 5 years (1982, 1984, 1987, 2007 and 2008). Egg volumes and masses did not vary with Southern Oscillation Index, so relative chick mass reflects relative growth.

SSTA in the 2-month block from March to April ($\beta = -263.56 \pm 81.87$, $F_{1,16} = 10.36$, $P = 0.0053$, $R^2 = 0.39$). Fledging success was related to SOI in December–March ($\beta = 0.07 \pm 0.025$, $F_{1,16} = 7.42$, $P = 0.015$, $R^2 = 0.32$), although this relationship was not strong.

There was no evidence of lagged effects of ENSO on reproduction: none of the eight breeding parameters was significantly related to SSTA of the previous year (all P values > 0.05).

EGG SIZE AND CHICK GROWTH

The mass and volume of freshly laid eggs were unrelated either to SOI values during December–March or to their within-clutch laying order, and the SOI*laying order interaction was not significant (all P values > 0.05).

Nonetheless, the body mass of chicks at age 34 days was correlated with both SSTA during February and within-clutch hatching order (LM: SSTA: $\beta = -53.98 \pm 16.53$, $F_{2,7} = 10.67$, $P = 0.014$; hatching order: $\beta = -63.31 \pm 23.54$, $F_{2,7} = 7.24$, $P = 0.031$, $R^2 = 0.72$), and the interaction between SSTA and hatching order was not significant ($F_{2,7} = 1.86$, $P = 0.22$). Thus, the warmer the local surface waters during February, the lower the growth rate of young chicks over the season (Fig. 5).

Discussion

Our analyses suggest that in the warm eastern tropical Pacific, ENSO drives inter-annual variation of the blue-footed booby in such critical parameters as breeding participation, timing of breeding, clutch and brood size, hatching success, growth and fledging success, but not egg size and volume. Similarly, breeding participation, nestling growth and fledging success of other marine birds are related to local sea tem-

peratures or variations in the atmospheric pressure differential from which ENSO develops. These relationships have been observed in species breeding in the Antarctic (Le Bohec *et al.* 2008), the Southern Ocean (Guinet *et al.* 1998), the southern and northern Pacific (Ainley *et al.* 1988; Ainley, Sydeman & Norton 1995; Kalmbach *et al.* 2001; Ballance, Pitman & Fiedler 2006), the western tropical Pacific (Cullen *et al.* 2009) and the southern Atlantic (Quillfeldt, Strange & Masello 2007).

The precise mechanisms whereby ENSO influences seabird reproduction are uncertain, but they are thought to involve prolonged reductions in prey availability linked to seasonal declines in ocean productivity, warming of surface waters (Barber & Chavez 1983; Ballance, Pitman & Fiedler 2006; Quillfeldt, Strange & Masello 2007) and sinking of the local thermocline (Devney, Short & Congdon 2009). These oceanographic anomalies may lead to diminished foraging success, reduced food intake and provisioning of offspring (Smithers *et al.* 2003) and, finally, reduced reproductive performance (Montevecchi & Myers 1996; Peck *et al.* 2004; Jenouvrier *et al.* 2005; Wanless *et al.* 2005; Frederiksen *et al.* 2006; Jodice *et al.* 2006; Erwin & Congdon 2007; Tierney, Emmerson & Hindell 2009). Similar mechanisms could drive the variation in reproduction we observed in boobies of the eastern tropical Pacific, although we have not measured booby foraging or prey availability. ENSO effects on sea temperature and nutrient stratification at the Equator propagate northward to the Pacific warm pool (Wang & Fiedler 2006), where our study colony is located (Magaña & Caetano 2005). These changes affect upwelling dynamics in our region, mostly in winter, and impact the local phytoplankton community and, consequently, the upper trophic levels (Wilkinson *et al.* 2006). Accordingly, our data show that the warmer the local surface waters in the winter of the previous year and the current year, the greater the reduction in primary productivity around our study site, possibly implying reduced availability of fish prey during ENSO events. At the proximate level, increased concentrations of circulating corticosterone observed at Isla Isabel in booby females and males during a strong El Niño event, could be part of a mechanism by which reduced food availability leads to depression of most reproductive parameters (Wingfield *et al.* 1999). Even though similar impacts of ENSO on the marine trophic web have been inferred in temperate systems (Veit, Pyle & McGowan 1996; Stenseth & Mysterud 2002; Durant, Anker-Nilssen & Stenseth 2003; Frederiksen *et al.* 2004) and some tropical systems (Cronin & Kessler 2002; Monticelli, Ramos & Quartly 2007; Devney, Short & Congdon 2009), this interpretation should be adopted cautiously because spatial mismatches between areas of high primary productivity and seabird abundance in the Benguela upwelling system indicate that the links between ocean productivity, fish abundance and seabird foraging success may be more complex than supposed (Grémillet *et al.* 2008).

Our finding that local SSTA did not affect booby breeding parameters 1 year later contrasts with observations in other regions. Lagged effects of ENSO on seabird reproduction

have been documented in species breeding in cold, temperate and tropical regions: cold Northern Pacific, temperate Atlantic, western tropical Pacific, western Indian Ocean and Southern Ocean (references in Introduction). In the eastern tropical Pacific, responses of blue-footed boobies to global and, especially, local conditions occurred within a few months, during the same breeding season, but whether this temporal pattern is typical of seabirds in the region remains to be seen. The fact that SSTA produced a 1-year lagged effect on primary productivity but not on booby reproduction could indicate that effects of surface temperature on booby reproduction are not mediated exclusively by productivity (and prey abundance). Sea surface temperature may also affect behaviour and physiology of prey and their distribution in the water column (Peck *et al.* 2004; Erwin & Congdon 2007; Ropert-Coudert, Kato & Chiaradia 2009), as well as regional patterns of air temperature, humidity, cloudiness and rainfall (Behrenfeld *et al.* 2001; Traviña *et al.* 2004), shaping the physical setting where foraging, breeding and offspring development occur (Clark, Schreiber & Schreiber 1990; Ballance, Pitman & Fiedler 2006).

In the study population, onset of reproduction and particular parameters of breeding effort and success appeared to be differentially sensitive to ENSO conditions in different months in the breeding season. In our sample, laying dates were negatively related to average values of SOI between September and November, indicating that in the eastern tropical Pacific, El Niño conditions well before the breeding season may postpone its onset. Some Isla Isabel boobies court during November–December, likely using resources acquired in the months prior to the breeding season, so low food availability during those months could result in protracted low foraging success and deferred reproduction. Breeding participation tended to decrease with warm water in March–April, suggesting that laying decisions of late breeders may depend on water temperatures during the middle of the colony's laying period. Breeding effort, as indicated by clutch and brood sizes, declined when local waters were warm during December–February (spanning the first laying period), consistent with clutch sizes being calibrated to the climate prevailing at the time of laying. Hatching success deteriorated when waters were warm in February, at the start of hatching in the colony, suggesting that warm waters negatively affect ongoing or imminent incubation. Fledging success (occurring mostly during March–June) was depressed when SOI values were negative during December–March, implying that inadequate provisioning of chicks could be attributable to a delayed effect of El Niño on fish stocks. Nest success, which is a function of clutch size, hatching success and fledging success, declined with warm water in December–May, but why nest success of the colony was most affected when water was warm in February is not clear to us.

Whereas Isla Isabel boobies respond to El Niño not only by cancelling and deferring reproduction but also by reducing their clutch and brood sizes, underfeeding chicks and suf-

fering low nestling survival; temperate Atlantic puffins (Øyan & Anker-Nilssen 1996) and thin-billed prions (Quillfeldt, Strange & Masello 2007) defer reproduction and experience diminished hatching success and slower chick growth, but do not suffer reduced survival of nestlings. Temperate species may be more efficient at buffering ENSO impacts on breeding success through flexibility in food provisioning and chick growth (Quillfeldt, Strange & Masello 2007; but see Gill, Hatch & Lanctot 2002), whereas tropical seabirds may show a limited ability to adjust adult foraging and chick development to climatic variations in the short term (Devney, Caley & Congdon 2010), possibly because they face the low or highly variable food availability of tropical oceans (Messié & Radenac 2006). Interspecific differences in sensitiveness of breeding parameters to ENSO could be related to differences in foraging methods or energy budgets (Furness & Monaghan 1987; Devney, Short & Congdon 2009). Interestingly, blue-footed boobies did not produce smaller eggs in El Niño years. Poor breeding conditions may discourage reproduction and constrain parental investment generally, but apparently do not compromise the resources allocated to each egg once breeding has started, possibly because eggs are inexpensive to produce (each represents 3.5% of female body mass; Drummond, González & Osorno 1986) or because hatching success and chick mass at hatching decline steeply with egg size (D'Alba & Torres 2007).

The finding that most reproductive parameters of the blue-footed booby were more closely related to variation in local sea temperatures than to trans-Pacific fluctuations in atmospheric pressure indexed by SOI confirms the suggestion that success of pelagic species that forage and disperse locally is more sensitive to local climatic conditions than to global climatic conditions (Frederiksen *et al.* 2004; Velarde *et al.* 2004; Oro *et al.* 2010). This interpretation is necessarily tentative because SOI and SSTA are closely associated parts of the same phenomenon (Doney 2006).

Acknowledgements

We are grateful to T. Valverde, R. Hudson, D. Oro and S. Lewis for discussion and comments on early drafts and to J.L. Osorno and numerous volunteers for their dedicated labour in the field and on the data base. Three anonymous referees provided recommendations that greatly improved the manuscript. C. Chávez, A. Castillo, R. Torres, A. Velando, J. Meraz, L. D'Alba, I. Espinosa, G. García, R. Beamonte, J. Morales and F. Dentressangle kindly provided data for the analyses of egg size. R. O'Malley provided ocean productivity data. We thank the SEMARNAT, CONANP and the staff of the Parque Nacional Isla Isabel for support and permission to work on Isla Isabel; the Secretaría de Marina for logistical support; and the fishermen of Nayarit for logistical support and friendship. Funds were provided by Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), CONACYT (81823, 47599, 34500-V, 4722-N9407, D112-903581, PCCNCNA-031528, 31973H and 104313) and the National Geographic Society. S. Ancona is supported by a PhD student scholarship provided by CONACYT (Programa de Doctorado en Ciencias Biomédicas, UNAM).

References

Ainley, D.G., Sydeman, W.J. & Norton, J. (1995) Upper trophic level predators indicate interannual negative and positive anomalies in the California Current food web. *Marine Ecology Progress Series*, **118**, 69–79.

- Ainley, D.G., Carter, H.R., Anderson, D.W., Briggs, K.T., Coulter, M.C., Cruz, F., Vallee, J.B., Vallee, C.A., Hatch, S.I., Schreiber, E.A., Schreiber, R.W. & Smith, N.G. (1988) ENSO effects on Pacific Ocean marine bird populations. *Acta 19th Congressus Internationalis Ornithologici* (ed H. Ouellette), pp. 1747–1758. University of Ottawa Press, Ottawa, Canada.
- Anderson, D.J. & Ricklefs, R.E. (1987) Radio-tracking masked and blue-footed boobies (*Sula* spp.) in the Galapagos Islands. *National Geographic Research*, **3**, 152–163.
- Ballance, L.T.B., Pitman, R.L. & Fiedler, P.C. (2006) Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress In Oceanography*, **69**, 360–390.
- Barber, R.T. & Chavez, F.P. (1983) Biological consequences of El Niño. *Science*, **222**, 1203–1210.
- Behrenfeld, M.J. & Falkowski, P.G. (1997) Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*, **42**, 1–20.
- Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., McClain, C.R., Feldman, G.C., Los, S.O., Tucker, C.J., Falkowski, P.G., Field, C.B., Frouin, R., Esaias, W.E., Kolber, D.D. & Pollack, N.H. (2001) Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, **291**, 2594–2597.
- Bertram, D.F., Mackas, D.L. & McKinnell, S.M. (2001) The seasonal cycle revisited: interannual variation and ecosystem consequences. *Progress In Oceanography*, **49**, 283–307.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edn, pp. 66–68. Springer Science + Business Media, Inc., New York, USA.
- Chambers, L.E. (2004) Delayed breeding in Little Penguins – evidence of climate change? *Australian Meteorological Magazine*, **53**, 13–19.
- Clark, L., Schreiber, R.W. & Schreiber, E.A. (1990) Pre- and post-El Niño Southern Oscillation comparison of nest sites for red-tailed tropic birds breeding in the central Pacific Ocean. *Condor*, **92**, 886–896.
- Crawley, M.J. (2005) *Statistics: An Introduction Using R*, pp. 103–124. John Wiley & Sons Ltd., West Sussex, England, UK.
- Crocker, D.E., Costa, D.P., Le Boeuf, B.J., Webb, P.M. & Houser, D.S. (2006) Impact of El Niño on the foraging behavior of female northern elephant seals. *Marine Ecology Progress Series*, **309**, 1–10.
- Cronin, M.F. & Kessler, W.S. (2002) Near surface conditions at 0°, 110°W during the onset of the 1997–98 El Niño. *Deep-Sea Research I*, **49**, 1–17.
- Cullen, J.M., Chambers, L.E., Coutin, P.C. & Dann, P. (2009) Predicting onset and success of breeding in the little penguins *Eudyptula minor* from ocean temperatures. *Marine Ecology Progress Series*, **378**, 269–278.
- D'Alba, L. & Torres, R. (2007) Seasonal egg mass variation and laying sequence in a bird with facultative brood reduction. *Auk*, **124**, 643–652.
- Dandonneau, Y., Deschamps, P.-Y., Nicolas, J.-M., Loisel, H., Blanchot, J., Montel, Y., Thieuleux, F. & Bécu, G. (2004) Seasonal and interannual variability of ocean color and composition of phytoplankton communities in the North Atlantic, equatorial Pacific and South Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **51**, 303–318.
- Devney, C.A., Caley, M.J. & Congdon, B.C. (2010) Plasticity of noddy parents and offspring to sea-surface temperature anomalies. *PLoS ONE*, **5**, e11891.
- Devney, C.A., Short, M. & Congdon, B.C. (2009) Sensitivity of tropical seabirds to El Niño precursors. *Ecology*, **90**, 1175–1183.
- Doney, S.C. (2006) Plankton in a warmer world. *Nature*, **444**, 695–696.
- Drummond, H. & García-Chavelas, C. (1989) Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. *Animal Behaviour*, **37**, 806–819.
- Drummond, H., González, E. & Osorno, J.L. (1986) Parent-offspring cooperation in the blue-footed booby (*Sula nebouxi*): social roles in infanticidal brood reduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 365–372.
- Drummond, H., Torres, R. & Krishnan, V.Á. V. (2003) Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *The American Naturalist*, **161**, 794–807.
- Drummond, H., Osorno, J.L., Torres, R., García-Chavelas, C. & Larios-Merchant, H. (1991) Sexual size dimorphism and sibling competition: implications for avian sex ratios. *The American Naturalist*, **138**, 623–641.
- Duffy, D.C. (1990) Seabirds and the 1982–84 El Niño Southern Oscillation. *Global Ecological Consequences of the 1982–83 El Niño Southern Oscillation* (ed P.W. Glynn), pp. 395–415. Elsevier, Amsterdam, NL.
- Durant, J.M., Anker-Nilssen, T. & Stenseth, N.C. (2003) Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic puffin as an example. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **270**, 1461–1466.
- Erwin, C.A. & Congdon, B.C. (2007) Day-to-day variation in sea-surface temperature negatively impacts sooty tern (*Sterna fuscata*) foraging success on

- the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, **331**, 255–266.
- Fiedler, P.C. (2002) Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*, **244**, 265–283.
- Frederiksen, M., Harris, M.P., Daunt, F., Rothery, P. & Wanless, S. (2004) Scale dependent climate signals drive breeding phenology of three seabird species. *Global Change Biology*, **10**, 1214–1221.
- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A.J., Halliday, N.C. & Wanless, S. (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1259–1268.
- Furness, R.W. & Monaghan, P. (1987) *Seabird Ecology*, pp. 164. Blackie & Son Ltd., London, UK.
- Gergis, J.L. & Fowler, A.M. (2006) How unusual was late 20th century El Niño–Southern Oscillation (ENSO)? Assessing evidence from tree-ring, coral, ice-core and documentary palaeoarchives, A.D. 1525–2002. *Advances in Geosciences*, **6**, 173–179.
- Gill, V.E., Hatch, S.A. & Lanctot, R.B. (2002) Sensitivity of breeding parameters to food supply in black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Ibis*, **144**, 268–283.
- Grémillet, D., Lewis, S., Drapeau, L., Van Der Lingen, C.D., Huggett, J.A., Coetzee, J.C., Verheye, H.M., Daunt, F., Wanless, S. & Ryan, P.G. (2008) Spatial match–mismatch in the Benguela upwelling zone: should we expect chlorophyll and sea-surface temperature to predict marine predator distributions? *Journal of Applied Ecology*, **45**, 610–621.
- Guinet, C., Chastel, O., Koudil, M., Durbec, J.P. & Jouventin, P. (1998) Effects of warm sea-surface temperature anomalies on the blue petrel at the Kerguelen Islands. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **265**, 1001–1006.
- Hoyt, D.F. (1979) Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk*, **96**, 73–77.
- Jenouvrier, S., Weimerskirch, H., Barbraud, C., Park, Y.-H. & Cazelles, B. (2005) Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate. *Proceedings. Biological sciences/The Royal Society*, **272**, 887–895.
- Jodice, P.G.R., Roby, D.D., Turco, K.R., Suryan, R.M., Irons, D.B., Piatt, J.F., Schultz, M.T., Roseaneau, D.G., Kettle, A.B. & Anthony, J.A. (2006) Assessing the nutritional stress hypothesis: relative influence of diet quantity and quality on seabird productivity. *Marine Ecology Progress Series*, **325**, 267–279.
- Kalmbach, E., Ramsay, S.C., Wendeln, H. & Becker, P.H. (2001) A study of neotropical cormorants in central Chile: possible effects of El Niño. *Waterbirds*, **24**, 345–351.
- Kim, S.-Y., Torres, R., Dominguez, C.A. & Drummond, H. (2007) Lifetime philopatry in the blue-footed booby: a longitudinal study. *Behavioral Ecology*, **18**, 1132–1138.
- Le Bohec, Cl., Durant, J.M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N.C., Park, Y.-H., Pradel, R., Grémillet, D., Gendner, J.P. & Le Maho, Y. (2008) King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **105**, 2493–2497.
- Magaña, V. & Caetano, E. (2005) Temporal evolution of summer convective activity over the Americas warm pools. *Geophysical Research Letters*, **32**, L02803.
- Messié, M. & Radenac, M.-H. (2006) Seasonal variability of the surface chlorophyll in the western tropical Pacific from SeaWiFS data. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **53**, 1581–1600.
- Montevecchi, W.A. & Myers, R.A. (1996) Dietary changes of seabirds indicate shifts in pelagic food webs. *Sarsia*, **80**, 313–322.
- Monticelli, D., Ramos, J.A. & Quartly, G.D. (2007) Effects of annual changes in primary productivity and ocean indices on the breeding performance of tropical roseate terns in the western Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **351**, 273–286.
- Nelson, J.B. (1978) *The Sulidae: Gannets and Boobies*, pp. 1012. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Nelson, J.B. (2005) *Pelicans, Cormorants, and Their Relatives: The Pelecaniformes*, pp. 655. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Nevoux, M., Weimerskirch, H. & Barbraud, C. (2007) Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 159–167.
- Oro, D., Torres, R., Rodríguez, C., Velando, A. & Drummond, H. (2010) Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology*, **91**, 1205–1214.
- Osorio-Beristain, M. & Drummond, H. (1998) Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **43**, 307–315.
- Øyan, H.S. & Anker-Nilssen, T. (1996) Allocation of growth in food-stressed Atlantic puffin chicks. *The Auk*, **113**, 830–841.
- Peck, D.R., Smithers, B.V., Krockenberger, A.K. & Congdon, B.C. (2004) Sea surface temperature constrains wedge-tailed shearwater foraging success within breeding seasons. *Marine Ecology Progress Series*, **281**, 259–266.
- Peña, B. (2009) Variación de la fecha de puesta del bobo de patas azules. B.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Quillfeldt, P., Strange, I.J. & Masello, J.F. (2007) Sea surface temperatures and behavioural buffering capacity in thin-billed prions *Pachyptila belcheri*: breeding success, provisioning and chick begging. *Journal of Avian Biology*, **38**, 298–308.
- R Development Core Team (2006) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Ramos, J.A., Maul, A.M., Ayrton, V.J., Bullock, I., Hunter, J., Bowler, J., Castle, G., Mileto, R. & Pacheco, C. (2002) Influence of local and large-scale weather events and timing of breeding on tropical roseate tern reproductive parameters. *Marine Ecology Progress Series*, **243**, 271–279.
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A. & Chiaradia, A. (2009) Impact of small-scale environmental perturbations on local marine food resources: a case study of a predator, the little penguin. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **276**, 4105–4109.
- Saba, V.S., Spotila, J.R., Chávez, F.P. & Musick, J.A. (2008) Bottom-Up and climatic forcing on the worldwide population of leatherback turtles. *Ecology*, **89**, 1414–1427.
- Sandvik, H., Coulson, T. & Sæther, B.E. (2008) A latitudinal gradient in climate effects on seabird demography: results from interspecific analyses. *Global Change Biology*, **14**, 703–713.
- Schreiber, E.A. (2002) Climate and weather effects on seabirds. *Biology of Marine Birds* (eds E.A. Schreiber & J. Burger), pp. 179–216. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Sillett, T.S., Holmes, R.T. & Sherry, T.W. (2000) Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science*, **288**, 2040–2042.
- Smithers, B.V., Peck, D.R., Krockenberger, A.K. & Congdon, B.C. (2003) Elevated sea-surface temperature, reduced provisioning and reproductive failure of wedge-tailed shearwaters (*Puffinus pacificus*) in the southern Great Barrier Reef, Australia. *Marine and Freshwater Research*, **54**, 973–977.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*, pp. 249. Oxford University Press, New York, USA.
- Stenseth, N.C. & Mysterud, A. (2002) Climate, changing phenology, and other life history and traits: nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, **99**, 13379–13381.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292–1296.
- Tierney, M., Emmerson, L. & Hindell, M. (2009) Temporal variation in Adélie penguin diet at Béchervaise Island, east Antarctica and its relationship to reproductive performance. *Marine Biology*, **156**, 1633–1645.
- Trasviña, A., Lluh-Cota, D., Filonov, A.E. & Gallegos, A. (2004) Oceanografía y El Niño. *Los Impactos de El Niño en México* (ed V. Magaña), pp. 69–102. Centro de Ciencias de la Atmósfera, UNAM, Secretaría de Gobernación, México.
- Veit, R.R., Pyle, P. & McGowan, J.A. (1996) Ocean warming and long-term change in pelagic bird abundance within the California current system. *Marine Ecology Progress Series*, **139**, 11–18.
- Velarde, E., Ezcurra, E., Cisneros-Mata, M.A. & Lavín, M.F. (2004) Seabird ecology, El Niño anomalies and prediction of sardine fisheries in the Gulf of California. *Ecological Applications*, **14**, 607–615.
- Votier, S.C., Birkhead, T.R., Oro, D., Trinder, M., Grantham, M.J., Clark, J.A., McCleery, R.H. & Hatchwell, B.J. (2008) Recruitment and survival of immature seabirds in relation to oil spills and climate variability. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 974–983.
- Wang, C. & Fiedler, P.C. (2006) ENSO variability and the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*, **69**, 239–266.
- Wanless, S., Harris, M.P., Redman, P. & Speakman, J.R. (2005) Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **294**, 1–8.
- White, T.C.R. (2008) The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews*, **83**, 227–248.

- Wilkinson, T., Bezaury-Creel, J., Hourigan, T., Wiken, E., Madden, C., Padilla, M., Agardy, T., Herrmann, H., Janishevski, L. & Morgan, L. (2006) *Spaces: Marine Ecoregions of North America*. In Report developed by the North American Marine Ecoregions project team. Commission for Environmental Cooperation, Montreal, Canada.
- Wingfield, J.C., Ramos-Fernandez, G., Nuñez-de la Mora, A. & Drummond, H. (1999) The effects of an "El Niño" Southern Oscillation event on reproduction in male and female blue-footed boobies, *Sula nebouxii*. *General and Comparative Endocrinology*, **114**, 163–172.
- Zavalaga, C.B., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L. & Emslie, S.D. (2007) Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series*, **336**, 291–303.

Received 11 June 2010; accepted 1 February 2011

Handling Editor: Jonathan Wright

CAPÍTULO 3

Efectos permanentes de las condiciones de ENSO experimentadas durante la vida temprana

Ancona S. y Drummond H. Life history plasticity of a tropical seabird in response to El Niño anomalies during early life (Sometido para su posible publicación en *PNAS*).

**Life history plasticity of a tropical seabird in response to El Niño
anomalies during early life**

Running headline: Developmental effect of El Niño

SERGIO ANCONA & HUGH DRUMMOND

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional
Autónoma de México, México, D.F. 04510, México

Author correspondence: Sergio Ancona

Email address: ancona.s@gmail.com

ABSTRACT

Fitness consequences arising from effects of major climatic variation on the development of long-lived animals are rarely studied, and we do not know how animals adjust their life histories in response to El Niño in early life. By monitoring 2558 blue-footed boobies from 11 cohorts until they were 10 years old, we showed that birds facing El Niño in the natal year recruited earlier and bred less frequently, but showed no deficit in survival, 10-year longevity, annual breeding success or total breeding success. Life history impacts of El Niño were generally substantial when experienced in the natal year, moderate when experienced in the prenatal and second years of life, and absent when experienced in the third year of life. Sexual differences in impacts depended on the age when El Niño was experienced: pre-natal experience induced early breeding only in females, natal year experience increased only male longevity, second year experience reduced only male total reproductive success. Most surprising were positive transgenerational impacts in females: daughters of females that experienced El Niño in their natal year laid their eggs slightly earlier in the season and showed improved annual and total breeding success. Developmental plasticity of boobies enables them to largely neutralize potential long-term impacts of a severe environment.

Keywords: Natal conditions; long-term effects; climate variability; El Niño Southern Oscillation; life-history; tropical Pacific

1. INTRODUCTION

Nutritional deficits and other environmental challenges (e.g., population density, parasite loads, weather) experienced during prenatal or postnatal development shape physiological and structural traits affecting body size at independence and adult characteristics (reviewed in Lindström 1999, Metcalfe & Monaghan 2001, Cam & Aubry 2011). Although affected individuals may catch up and achieve normal size when conditions improve, they can pay delayed costs of initial adversities or compensatory growth that follows (Metcalfe & Monaghan 2001, Hector & Nakagawa 2012; but see Solberg et al. 2008). Costs can be expressed early in terms of higher mortality in the first year or lower probability of recruitment (e.g., Olsson 1997, Hall et al. 2001, Reid et al. 2003, Braasch et al. 2009), but can also persist into old age (Albon et al. 1987, Cam et al. 2003, Wilkin & Sheldon 2009; but see Drummond et al. 2003, 2011), for example as delayed breeding (Curio 1983, Nussey et al. 2007), reduced longevity or lifetime reproductive success (Kruuk et al. 1999, Metcalfe & Monaghan 2001, 2003, Descamps et al. 2008a) or a higher rate of senescence (Aihie-Sayer & Cooper 2002, Nussey et al. 2007, Reed et al. 2008; but see Millon et al. 2011). Thus, early stresses can affect life-history traits by influencing breeder quality (Moyes et al. 2009) and costs of reproduction (Sedinger et al. 1995, Descamps et al. 2008b).

Effects of environmental challenges experienced early in life often differ between the sexes (Gustafsson 1989, Kruuk et al. 1999, Alonso-Alvarez et al. 2007, Wilkin & Sheldon 2009, Tilgar et al. 2010), and the earlier an environmental perturbation takes place during development the greater its potential effects (Lindström 1999). Sex-specific effects of rearing conditions can be due to sexual differences in nutritional requirements and

sensitivity to conditions during development (Mora et al. 1981, Nager et al. 1999, Lindström 1999, Gorman & Naguer 2004, Martins 2004; Spencer & Verhulst 2007), or may result from different selection on each sex (Kruuk et al. 1999, Solberg et al. 2004, Wilkin & Sheldon 2009) leading to different optima for a trait values and trade-offs (Cox & Calsbeek 2009). Challenges can be experienced through parental effects: harsh conditions experienced by a parent (particularly the mother) at any stage of development including adulthood can affect phenotypes of the next generation (transgenerational effects; Mousseau & Fox 1998, Lindström 1999, Monaghan 2008). For instance, adult daughters of female zebra finches reared in experimentally enlarged broods are undersized and show diminished reproductive success (Naguib & Gil 2005, Naguib et al. 2006). Similarly, quality of the natal territory and duration of the rearing period can affect the number or quality of future offspring in wild bird populations (Cam et al. 2003, Van de Pol et al. 2006, Tilgar et al. 2010). Transgenerational effects of rearing conditions have been documented in several species (Huck et al 1987, Lindström 1999, Taborsky 2006), including humans (Lummaa & Clutton-Brock 2002), and appear to be transmitted by epigenetic mechanisms (review in Skinner et al. 2010) likely mediated by endocrine systems (Monaghan 2008).

Costs of early stresses can trade off against each other (Blount et al. 2003, 2006, Royle et al. 2005) and developmental programmes often prioritize compensatory growth or reproduction over longevity (Birkhead et al. 1999, Metcalfe & Monaghan 2003), apparently because selection favours costs being expressed later in life (Metcalfe & Monaghan 2001, Roff 2002). For instance, captive female guppies compensate for experimental food restrictions during the juvenile stage by accelerating growth rates in the adult stage and are able to devote more resources to reproduction than unrestricted females (Auer 2010). This

flexibility allows females to mitigate impacts of early conditions on reproduction but may have detrimental effects on their survival (Auer 2010, Roff 2002). Similarly, captive zebra finches raised in experimentally enlarged broods mature faster and do not exhibit deficits in any breeding parameter (laying, clutch size and brood size) despite being undersized compared to birds raised in diminished broods (Tschirren et al. 2009). As a consequence of these compensatory responses, survival and longevity are compromised in these birds (de Kogel 1997).

In wild populations too, the absence of persistent effects of rearing conditions on subsequent reproduction has been explained by optimization of life-history trajectories enabled by developmental plasticity (e.g., Wilkin & Sheldon 2009), buffering by flexibility in parental care (Erikstad et al. 1998, Drummond et al. 2011), and social integration, learning and other behavioral skills of juveniles during the pre-breeding stage (Greig et al. 1983, Bruinzeel & Van de Pol 2004). Behavioural buffering occurring during the pre-breeding stage could mitigate the impacts of a poor start in life on subsequent reproduction, but its benefits are expected to be only evident in a few breeding attempts and disappear later in life (Cam & Aubry 2011).

Among the natural perturbations to which numerous species are exposed during different stages of their lives are the North Atlantic Oscillation (NAO) and El Niño Southern Oscillation (ENSO). These large scale patterns of climate variability affect growth, survival and fecundity in animal populations by reducing adult food intake and provisioning of the offspring (Post & Stenseth 1999, Sæter et al. 2000, Smithers et al. 2003, Devney et al. 2010) or by shaping the physical setting where breeding, foraging and offspring development occur (Clark et al. 1990, Post et al. 1997). While numerous studies have

documented the short-term impacts of NAO and ENSO that occur in the same season or after a lag of a few months or years (reviewed in Stenseth et al. 2002, 2003), the long-term fitness consequences arising from effects on prenatal or postnatal development of offspring have been seldom examined. It has been proposed that impacts of NAO and ENSO during early development may alter life-history trajectories and population dynamics (Lindström & Kokko 2002, Cam & Aubry 2011) and lead to variation among cohorts in fitness components (Stenseth et al. 2002). Furthermore, impacts of these drivers of global climate on early development could have cascading transgenerational effects that have not been explored to date.

Evidence of long-term fitness consequences of climatic conditions experienced early in life comes mainly from long-term observations of ungulates in temperate regions. Red deer (*Cervus elaphus*) that experience severe winter conditions (prolonged snow cover and low food availability) driven by NAO before or shortly after birth develop into undersized adults (Post et al. 1997) with diminished lifetime reproductive success (Clutton-Brock et al. 1982). The conditions experienced by these deer *in utero* have been attributed to changes in the nutrient allocation and energetic balance of pregnant females due to the thermal stress induced by NAO-related conditions in winter (Albon & Clutton-Brock 1988). Similarly, Soay sheep (*Ovis aries*) that encounter severe winter conditions associated with the NAO during their prenatal and postnatal development are lighter at birth and show delayed sexual maturation (Forchhammer et al. 2001). Studies of two long-lived seabirds in temperate regions have linked climatic conditions faced during the natal season to fitness components. NAO-related variations in land and sea temperatures affected recruitment rates of northern fulmars *Fulmarus glacialis*, (Thompson & Ollason 2001), and ENSO anomalies prejudiced

survival of immature (fledged chicks younger than 5 years) black-browed albatrosses (*Thalassarche melanophrys*) without affecting the timing of recruitment, possibly because the long maturation period of these birds (5-15 years) weakened the importance of natal conditions (Nevoux et al. 2010). Thus, we lack a general appreciation of the long-term fitness consequences of ENSO conditions experienced early in life and of the sorts of long-term effects that occur in tropical populations. In addition, it is not known whether long-term effects of ENSO anomalies encountered early in life differ between the sexes, and whether effects of perturbations are more severe when individuals face them during very early developmental stages (e.g., during embryonic or neonatal development) than during later stages (e.g., juvenile or pre-breeding periods).

In this study, we tested for long-term developmental effects of ENSO on the blue-footed booby, a long-lived, locally foraging seabird that breeds in warm tropical waters (Nelson 2005) and whose growth, survival and reproduction are negatively impacted by ongoing El Niño events (Anderson 1989, Oro et al. 2010, Ancona et al. 2011). Using longitudinal data on 11 cohorts up to age 10 years, we investigated whether El Niño conditions (warm water conditions) encountered by female and male boobies during their prenatal or early postnatal development have persistent effects on several life-history traits after recruitment. In addition, we explored whether the persistent effects of natal oceanographic conditions documented in females cascade to the next generation, influencing life-history traits of their recruited daughters and sons (i.e., maternal transgenerational effects). We expected female and male boobies to recruit at older ages, establish their clutches later in the season, breed fewer times and show diminished reproductive success or die younger when El Niño conditions prevailed in the year before their birth or in any of the first three years of life

before recruitment. We also expected effects of oceanographic conditions in the year before birth (experienced by parents before laying) or during the natal year to be stronger than effects of conditions in the second or third year of life, shortly before they initiate breeding (Drummond et al. 2003).

2. METHODS

(a) *Study species*

We studied the colony of blue-footed boobies on Isla Isabel, a tropical island off the Pacific coast of Mexico, at the southern boundary of the Gulf of California (21°52'N, 105°54'W). Blue-footed boobies are socially monogamous seabirds that breed colonially on islands in the eastern tropical Pacific (Nelson 2005). They plunge-dive for sardines, anchovies and herrings (Castillo-Guerrero & Mellink 2011, Ancona et al. 2012) within 30 km of their breeding colonies (Anderson & Ricklefs 1987), capturing fewer types of prey when warm El Niño conditions prevail during the breeding season (Ancona et al. 2012). They lay 1-3 eggs on the ground and fledge 0-3 chicks after 41-49 days incubation and three to four months of biparental feeding of the brood (Nelson 1978, Guerra & Drummond 1995). Females, which grow faster and become larger and 32 per cent heavier than males when adults (Drummond et al. 1991, Torres & Drummond 1997), provide a greater mass of food to chicks; whereas males assume most of the costs of establishing and defending a nesting territory (Guerra & Drummond 1995).

On Isla Isabel, the progeny sex ratio is male-biased and is similar at hatching, fledging and recruitment (Torres & Drummond 1999, 2009, Oro et al. 2010). The two sexes show long-term fidelity to their first breeding sites and rarely disperse long distances from their

natal breeding colony (Osorio-Beristain & Drummond 1993, Kim et al. 2007), making it possible to obtain complete records of individual life-histories. Most females and males recruit at age 2-6 years, females nearly half a year earlier than males (3.85 vs 4.32 years; Osorio-Beristain & Drummond 1993, Drummond et al. 2003). Exceptionally, Isla Isabel boobies can live 20 yrs or more (Drummond et al. 2011) but both sexes exhibit progressive decline in reproductive success after 8-10 years (Velando et al. 2006, Beamonte-Barrientos et al. 2010). In the study population, reproduction starts between December and February, but laying and hatching of eggs continue through early June and the last fledglings reach independence at the end of July (Peña 2009). Rarely, individuals breed twice in a single season. El Niño Southern Oscillation affects breeding participation, timing of breeding, clutch size, hatching success, nestling growth rates, nest success, recruitment and adult survivorship, apparently because warming of ocean waters depletes local productivity and prey availability (Oro et al. 2010, Ancona et al. 2011).

(b) *Population monitoring and sampling*

Every year from 1988 to 2010, reproduction was monitored in two study areas (20800 m² and 6089 m²) by inspecting the contents of all nests (sites with a clutch or brood) every 3 or 6 days during the 5-month season (roughly February 20 to July 20). Laying dates of clutches were observed or estimated from hatching dates or sizes of chicks at first encounter. Chicks were considered fledglings at age 70 days old, and each one was weighed (± 20 g), measured (ulna length ± 1.0 mm) and marked with a steel ring (details in Drummond et al. 2003). Fledglings were not sexed until they returned as breeders to the study population, when they were sexed by voice (females grunt, males whistle). Nests

within 20 m of the study areas were monitored if either of the breeders was banded. Identity of all banded breeders was confirmed by independent readings on up to 3 days.

Our sample consisted of 1189 female and 1369 male recruits from 11 cohorts between 1988 and 2000 that bred for the first time at ages 3-6 years and repeatedly up to age 10 years, just before onset of reproductive senescence. No fledglings were ringed in 1990, and no chicks fledged in 1992, due to a severe El Niño episode. We limited the sample to birds that recruited at age 3-6 years in order to analyse the effects of oceanographic conditions experienced during each of the first 3 years of life, and because most of the few boobies that recruit after age 6 years breed only once, providing insufficient data to examine longitudinal patterns of breeding performance (details in Kim et al. 2011). Some data were not available for all focal recruits, thus, some analyses must be performed with reduced sample sizes (see “RESULTS”). Strictly, our conclusions apply only to fledglings that manage to recruit at age 3-6 years and may not apply to the poorest quality individuals.

Oceanographic conditions experienced by recruits in early life were indexed by temperature anomalies in the surface waters (SSTA, °C) surrounding Isla Isabel. Positive values of SSTA denote warm El Niño conditions in the Pacific Ocean; negative values denote cold La Niña conditions. We obtained monthly average values of SSTA at 21.5° N, 105.5° W (55 km southeast of Isla Isabel, the closest station) from the International Research Institute for Climate Prediction, from http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NCEP/.EMC/.CMB/.GLOBAL/Reyn_SmithOlv2/.monthly/.ssta.

(c) *Statistical analyses*

Recruiting age (3-6 years) was when focal individuals were recorded breeding for the first time in the study site. We computed the Julian laying date (the first-egg date) of every clutch established by focal recruits up to age 10 years. For this period, we computed for each focal recruit the total number of breeding attempts, the number of fledglings in each attempt (standardized within years by the z-transformation, using the annual population-wide mean and standard deviation from all observed breeding pairs) and the total number of fledglings. Longevity of each recruit was its age at the last observed breeding record in the 10 seasons that followed its natal year (maximum age 10 years).

We averaged the 12 monthly values of local SSTA for the calendar year before birth and for each of the first 3 calendar years of life of each focal recruit. These averaged temperature anomalies of the 11 years considered were unrelated to each other (Pearson's correlation tests; all P values > 0.05) and no significant linear trends was detected in these variables during the study period ($SSTA_{(1988-2000)}$: $F_{1,9} = 0.13$, $P = 0.73$).

We analyzed females and males separately because they differ in some life history parameters (e.g., Kim et al. 2011).

To test whether recruiting age, total number of breeding attempts, total breeding success (i.e., total number of fledglings) and longevity up to age 10 years are associated with mean SSTA in the year before birth or any of the first 3 years of life (fixed effects), we built linear mixed models with Poisson error distribution (GLMM). In all of these models, we included cohort as a random effect to account for unmeasured environmental conditions in the recruits' natal years (e.g., population density or parasitism). Because cohort- and sex-specific relationships between recruiting age and the number of breeding attempts, breeding

success and longevity are expected in this species (Kim et al. 2011), we fitted recruiting age as an additional fixed effect in models for these traits. In addition, we included the total number of breeding attempts as a fixed effect in models for total breeding success and longevity up to age 10 years, and examined the association between total breeding success and longevity within 10 years.

To test whether laying date in the recruiting season and laying dates across all breeding attempts up to age 10 years are associated with mean SSTA in the year before birth or any of the first 3 years of life, we built linear mixed models with normal error distributions (LMEs). In these LMEs, we included cohort and year of reproduction as random effects. In models for laying date in the recruiting season, two-way interactions of interest were fitted: mean SSTA in the prenatal year and each of the first 3 years of life x recruiting age and x mean SSTA in the winter of the recruiting season (mean SSTA in the winter of the current season influences laying date in this species; Ancona et al. 2011). In LMEs for laying dates across all breeding attempts up to age 10 years, we included individual identity (ring number) as a random effect. In these models with repeated measures, we fitted recruiting age as a fixed effect and two-way interactions of interest: mean SSTA in the prenatal year and each of the first 3 years of life x the linear and quadratic terms of current age and x mean SSTA in the winter of each breeding season. We could not include identities and ages of breeding partners in the models because some birds in the study areas were not ringed. The duration of pair bonds is short (on average 1.7 years) and ages of mated breeders are not correlated in the study population (Beamonte-Barrientos et al. 2010, Kim et al. 2011). Thus, the degree of non-independence due to correlation of female and male identities across the duration of the pair bond and assortative mating by age was minor.

We tested for associations between breeding success in the recruiting season and across all breeding attempts up to age 10 years (standardized within years) and SSTA in the prenatal year or any of the first 3 years of life by building LMEs, with cohort included as a random effect. Laying date of each breeding attempt was fitted as a fixed effect since fledging success diminishes as the season progresses on Isla Isabel (Peña 2009). Two-way interactions of interest were included in models for breeding success in the recruiting season: mean SSTA in the prenatal year and each of the first 3 years of life x recruiting age and x the mean SSTA in winter-spring of the recruiting season (warming of local waters in winter and spring is associated with decline in nest success in these boobies; Ancona et al. 2011). In LMEs for breeding success across all breeding attempts up to age 10 years, we included individual identity as a random effect, recruiting age and laying date as fixed effects, and two-way interactions of interest: mean SSTA in the prenatal year and each of the first 3 years of life x the linear and quadratic terms of current age and x the mean SSTA in winter-spring of each breeding season. Two-way interactions between the linear and quadratic terms of current age x longevity within 10 years were also included in these models.

After finding that SSTA in the natal year was retained in all models analysing traits of females affected by conditions during development (i.e., models for recruiting age, number of breeding attempts and laying date; see “RESULTS”), we included mean SSTA during the natal year of each recruit’s mother as an additional fixed effect to test for transgenerational maternal effects of El Niño on those same traits and also on daughters’ and sons’ standardized annual breeding success in the season when they recruited and across all their breeding attempts up to age 10 years, and on their total breeding success up

to that age. We included the two-way interactions between mean SSTA in the natal maternal year and both the recruiting ages of daughters and sons and mean SSTA experienced by daughters and sons in early life (only the particular early years retained in the models described above; see “RESULTS”) and during each season when they bred. In these analyses we also included the two-way interactions between the mean SSTA in the natal maternal year and both the linear and quadratic terms for mother’s age.

We simplified models by sequentially dropping non-significant interactions and main terms. To compare the simplified minimal adequate model with the model including a non-significant term or with the model excluding a significant term, we used χ^2 tests for GLMMs and likelihood ratio tests for LMEs (Crawley 2007). All models were fitted using R (R Development Core Team 2006, Version 2.12.1). We report all significant terms and interactions ($\alpha \leq 0.05$) retained in minimal adequate models (except random terms: cohorts, individuals, year of reproduction), along with mean \pm standard error (SE) of estimated slopes (β).

3. RESULTS

Recruiting age

Contrary to expectation, the warmer the ocean during the year before birth, the natal year and the second year of life, the younger were females when they recruited into the population. Similarly, the warmer the ocean during the natal year and the second year of life, the younger were males when they recruited (Table 1, Fig. 1).

Number of breeding attempts up to age 10 years

Over the first 10 years, females and males, respectively, performed 1-8 and 1-11 breeding attempts, breeding an average 3.95 ± 2.20 and 3.98 ± 2.10 times (\pm SD). In both sexes, the warmer the ocean during the natal year, the fewer breeding attempts were made within 10 years, although in females this effect was only marginally significant (Table 1, Fig. 2).

Laying dates

In both sexes, the earlier breeders established their clutches the higher their annual breeding success, both in the season when they recruited (Females: $\beta = -1.48 \pm 0.11$, $\chi^2 = 158.45$, $P < 0.001$, $N = 1007$ females; Males: $\beta = -1.62 \pm 0.10$, $\chi^2 = 267.27$, $P < 0.001$, $N = 1155$ males) and across all breeding attempts up to age 10 years (Females: $\beta = -1.48 \pm 0.05$, $\chi^2 = 749.98$, $P < 0.001$, $N = 1132$ females and 4243 reproductions; Males: $\beta = -1.45 \pm 0.05$, $\chi^2 = 883.15$, $P < 0.001$, $N = 1315$ males and 4955 reproductions).

Ocean temperature experienced in the first four years of life had no effect on laying date in the season when males and females recruited (all P values > 0.05). However, in females (only) ocean temperature experienced in the natal year was related to laying date over the first 10 years, and the relationship depended on female age (Age: $\beta = -2.70 \pm 0.87$, $\chi^2 = 8.13$, $P = 0.004$; SSTA during the natal year: $\beta = -37.28 \pm 14.81$, $\chi^2 = 0.01$, $P = 0.93$; Age x SSTA during the natal year: $\beta = 5.44 \pm 2.12$, $\chi^2 = 6.66$, $P = 0.01$; $N = 1140$ females and 4272 attempts). Intriguingly, the warmer the ocean during a female's natal year, the earlier she established her clutches when young and the later she did so as she aged (after age 7 years) (Fig 3).

Annual breeding success up to age 10 years

We did not find any relationship between ocean temperature experienced by females and males in any of the first four years of life and their standardized annual breeding success, either in the season when they recruited or across all breeding attempts up to age 10 years (Table 2).

Total breeding success up to age 10 years

Females and males, respectively, produced 0-12 and 0-14 fledglings in their first 10 years, averaging (\pm SD) 3.44 ± 2.73 and 3.43 ± 2.68 fledglings. In females, total 10-year (unstandardized) breeding success was unrelated to oceanographic conditions experienced in any of the first four years of life; in males, total 10-year breeding success declined with warmer ocean water during the second year of life but was unrelated to temperature in the prenatal, natal, and third years (Table 1, Fig. 4).

In both sexes, higher 10-year breeding success totals were associated with greater longevity in the 10-year period (Females: $\beta = 0.16 \pm 0.01$, $\chi^2 = 109.82$, $P < 0.001$, $N = 1181$ females; Males: $\beta = 0.17 \pm 0.01$, $\chi^2 = 139.39$, $P < 0.001$, $N = 1365$ males) and more breeding attempts (Females: $\beta = 0.19 \pm 0.01$, $\chi^2 = 198.38$, $P < 0.001$; Males: $\beta = 0.20 \pm 0.01$, $\chi^2 = 251.70$, $P < 0.001$).

Longevity within 10 years

On average (\pm SD), longevity of females and males over the 10 years was similar: 7.60 ± 2.50 and 7.90 ± 2.30 years, respectively. Only male longevity was related to ocean temperature in early life: contrary to our prediction, the warmer the ocean during a male's

natal year, the longer he tended to live. (Table 1, Fig. 5). In both sexes, shorter longevity was predicted by younger recruitment (Females: $\beta = 0.11 \pm 0.01$, $\chi^2 = 91.67$, $P < 0.001$, $N = 1181$ females; Males: $\beta = 0.12 \pm 0.01$, $\chi^2 = 107.36$, $P < 0.001$, $N = 1368$ males), and fewer breeding attempts (females: $\beta = 0.14 \pm 0.005$, $\chi^2 = 756.84$, $P < 0.001$; males: $\beta = 0.13 \pm 0.005$, $\chi^2 = 754.23$, $P < 0.001$).

Transgenerational effects

Anomalies in ocean temperature experienced by mothers in their natal year did not affect their daughters' recruiting age ($\chi^2 = 0.60$, $P = 0.44$) or their 10-year breeding frequency ($\chi^2 = 0.01$, $P = 0.90$), but were related to their laying dates and breeding success. Contrary to our prediction, the warmer the ocean in a mother's natal year, the earlier did her daughters establish clutches during their first 10 years of life ($\beta = -6.31 \pm 2.43$, $\chi^2 = 6.72$, $P = 0.009$, $N = 319$ females and 1139 reproductions); and although SSTA in the mother's natal year was not related to her daughters' standardized annual breeding success at recruitment ($\chi^2 = 0.08$, $P = 0.77$; $N = 281$ females), it was related to their standardized annual breeding success over the first ten years ($\beta = 0.14 \pm 0.07$, $\chi^2 = 4.44$, $P = 0.03$; $N = 317$ females and 1137 reproductions) and to their total 10-year breeding success ($\beta = 0.16 \pm 0.08$, $\chi^2 = 3.88$, $P = 0.049$; $N = 330$ females). Contrary to expectation, the warmer the ocean in a mother's natal year, the higher were both of those 10-year measures; on average, an extra 1.5 °C in the mother's natal year meant an extra 1.5 total fledglings for her daughter (Fig. 6).

Somewhat similarly for sons, oceanographic conditions experienced by mothers in their natal year were unrelated to recruiting age ($\chi^2 = 0.80$, $P = 0.38$) but affected sons' 10-year breeding frequency and standardized annual breeding success at recruitment, depending on

the age when sons recruited (*Number of breeding attempts up to age 10 years*: Recruiting age: $\beta = -0.09 \pm 0.03$, $\chi^2 = 17.08$, $P < 0.001$; SSTA in the natal maternal year: $\beta = -0.67 \pm 0.29$, $\chi^2 = 2.59$, $P = 0.11$; Recruiting age x SSTA in the natal maternal year: $\beta = 0.14 \pm 0.07$, $\chi^2 = 3.99$, $P = 0.046$; $N = 375$ males; *Annual breeding success at recruitment*: Recruiting age: $\beta = 0.15 \pm 0.05$, $\chi^2 = 2.65$, $P = 0.10$; SSTA in the natal maternal year: $\beta = -1.50 \pm 0.50$, $\chi^2 = 0.04$, $P = 0.84$; Recruiting age x SSTA in the natal maternal year: $\beta = 0.35 \pm 0.11$, $\chi^2 = 9.14$, $P = 0.002$; $N = 321$ males). The warmer the ocean during the mothers' natal year, the fewer breeding attempts and fledglings produced at recruitment by sons that recruited younger (at ages 3-4 years) but the more breeding attempts and fledglings produced at recruitment by sons that recruited older (at ages 5-6 years) (Fig 7a,b). Yet in marked contrast with findings for daughters, SSTA in the mother's natal year did not influence sons' standardized annual breeding success over the first ten years ($\chi^2 = 0.003$, $P = 0.96$; $N = 362$ males and 1368 reproductions) or their total 10-year (unstandardized) breeding success ($\chi^2 = 1.82$, $P = 0.18$; $N = 375$ males).

4. DISCUSSION

Our analyses suggest that ENSO-related conditions experienced by blue-footed boobies during the first three (pre-reproductive) years of life, and by their parents in the year before their birth, influence the timing of recruitment and several post-recruitment life-history traits, during at least the first 10 years after birth. These effects differ between the sexes and effects on females may affect the next generation. In our analyses of annual breeding date and breeding success, none of the interactions between ocean temperature in any of the early years and temperature in the current breeding year was significant, implying that

effects of ENSO-related conditions in early life on reproduction are independent of effects of current ENSO events during particular breeding attempts. Similar independence of early developmental effects and current effects of environmental perturbations has been documented in other vertebrate species (Taborsky 2006, Nussey et al. 2007, Nevoux et al. 2010, but see Reid et al. 2003).

Male and female boobies that experienced unfavorable warm water conditions in their natal and second years of life recruited earlier into the breeding population, as did females whose parents experienced warm water in the year before the females' birth, when they were preparing to breed. The opposite was expected since long-lived animals tend to postpone breeding until they are in sufficiently good condition to face costs of reproduction (Weimerskirch 1992) and reduced body mass and size at fledging cause many birds to postpone recruitment (Curio et al. 1983, Sedinger et al. 1995, Morrison et al. 2009). Evidently, boobies can bring forward their first attempt at breeding despite food-limitation and other ENSO-related challenges constraining their parents' pre-breeding preparations, slowing nestlings' growth (Ancona et al. 2011) or constraining juveniles' preparations for recruitment (Oro et al. 2010). This implies that boobies respond to these early stresses with some combination of (1) parental buffering, for example by adjusting provisioning (Erikstad et al. 1998, Stienen & Brenninkmeijer 2002; but see Peck et al. 2004), (2) compensatory growth (Metcalf & Monaghan 2001) and (3) physiological and metabolic adjustments during development (Moe et al. 2004, Monaghan 2008).

Compensatory growth and changes in energy allocation during the late nestling period in warm-water years were attested by nestlings reaching similar skeletal size at age 70d in warm- and cold-water years (Ulna length: SSTA in the natal year: $F = 0.20$, $P = 0.65$, $N =$

1175 females; $F = 2.53$, $P = 0.11$, $N = 1352$ males) at the expense of body condition (Body mass: SSTA in the natal year: $\beta = -207.21 \pm 20.15$, $F = 105.73$, $P < 0.0001$, $N = 673$ females; $\beta = -157.82 \pm 16.20$, $F = 95.33$, $P < 0.0001$, $N = 748$ males). Similar adjustments in chick development in response to low food availability have recently been documented in the black noddy (*Anous minutes*) in the western tropical Pacific (Devney et al. 2010), suggesting that this could be a common adaptive response of long-lived seabirds to low or highly variable food availability in tropical oceans (Devney et al. 2010). Alternatively, earlier recruitment of fledglings born in warm-water years could be a result of annual variation in the quality of successful breeders and their offspring: in warm-water years the proportion of fledglings produced by high quality adults may increase if such adults are more likely to breed or more successful than other adults in such conditions. However, although it may also explain effects of warm water in the pre-natal year, this alternative explanation cannot readily account for the documented effects of warm water in the second year of life.

Bringing the recruiting age forward in response to warm water in the natal year appears to represent strategic phenotypic adjustments by both males and females to optimise fitness in the face of early stressful conditions (Monaghan 2008), at least when results are assessed over the first 10 years of life. Although early recruitment of both sexes in this population predicts a shorter life, males and females that faced warm water in the natal year lived as long as those that faced cold water (slightly longer in the case of males) and in the first ten years achieved similar standardized annual breeding success and total breeding success despite breeding less frequently than them. By recruiting earlier and spreading fewer breeding attempts over a longer period, fledglings from warm-water years managed to

breed just as early in each season and eventually produce as many offspring in each attempt and in total as fledglings from cold-water years. The benefit of this strategy probably derives from blue-footed boobies' ability to initiate breeding in better condition when their breeding attempts are more spaced out, specifically after skipping years (Velando et al. 2010). Females showed evidence of additional complexity in their strategy for responding to a warm-water natal year by breeding relatively early in the season when young and relatively late after age 7 years, although the significance of this variation is unclear to us. Thus, El Niño conditions experienced in the natal year apparently elicit phenotypic plasticity (Bateson et al. 2004) that allows individuals to mitigate impacts on fitness (Monaghan 2008), although trade-offs between traits may occur later in life (Metcalf & Monaghan 2003). Detection of potential trade-offs will require monitoring individuals beyond age 10 years and to the ends of their lives.

Warm water in early years other than the natal year triggered a more moderate advancement of recruitment in both sexes, and only in females was there evidence that this advancement was adaptive. Females brought forward their recruitment after experiencing warm water in the year before birth or the second year of life, although the average adjustments for those years (estimated slopes: -0.11 and -0.13) were more moderate than for warm water in the natal year (-0.17). Nonetheless, they achieved similar annual and total reproductive success to females that experienced cold water, while maintaining similar frequencies and dates of breeding and similar longevities. Males brought forward their recruitment after experiencing warm water in the second year of life, adjusting less (slope -0.11) than after experiencing warm water in the natal year (-0.15). Despite living as long, and breeding as frequently and early as males experiencing cold water in their second year,

they underperformed in total reproductive success although not in standardized annual reproductive success. That the delayed response to warm water was substantial when it was experienced in the natal year, moderate when experienced in the prenatal and second years of life and absent when experienced in the third year of life implies that the developmental threat posed by warm water is maximal in the natal year and declines with each succeeding year. This pattern is consistent with Lindström's (1999) suggestion that the earlier an individual's development is disturbed, the greater are the effects.

Differences between males and females in the impacts of ENSO-related conditions on subsequent life-history traits depended on the age when warm water was encountered. Warm water in the natal year induced both sexes to start breeding at an early age and breed relatively infrequently but only males, the sex less vulnerable to food shortage in the nestling period because of its smaller size (Torres & Drummond 1997), showed an increased ten-year longevity. Warm water during the second year of life induced early breeding in both sexes but only males showed diminished total reproductive success over the first ten years of life. Males recruit (and may mature) nearly half a year later than females (Fig. 1; Drummond et al. 2003), so they may show more prolonged developmental sensitivity to perturbations than females. Other possible explanations are that females, (1) being larger, mitigate the impact of second-year conditions by foraging farther and over larger areas (Weimerskirch et al. 2009), (2) being the main food providers (Guerra & Drummond 1995), make greater adjustments in food provision to chicks or (3) being the egg-makers, fine-tune egg components (Dentressangle et al. 2008) so as to favour offspring survival (Mousseau & Fox 1998, Groothuis et al. 2005). Finally, warm water in the year before birth induced early breeding only in females, suggesting that conditions experienced

by parents during their preparation for breeding (Mosseau & Fox 1998, Wolf et al. 1998) or by gravid mothers before laying may influence differently the embryonic development of female and male offspring (Young & Badyaev 2004). Sex differences in the duration of the embryonic period (Blanco et al. 2003), temperature requirements during incubation (Deeming & Ferguson 1991) or concentration of nutrients and hormones in the egg (Schwabl et al. 1997) may explain why conditions in the year before birth are related to daughters' but not to sons' age at first reproduction.

We also found evidence for sex-specific maternal transgenerational effects of El Niño. During the first ten years of life, daughters of females that experienced El Niño conditions in their natal year laid their eggs slightly earlier in the season and showed improved annual and total breeding success. By contrast, sons of females that experienced El Niño conditions in their natal year showed reduced ten-year breeding frequency and breeding success in their first attempt if they recruited young and an increase in those same traits if they recruited after age 5 years. These effects may reflect maternal and grandmaternal buffering of environmental impacts on developing offspring (Mosseau & Fox 1998), possibly mediated by epigenetic mechanisms (Skinner et al. 2010). Benefits of this proposed buffering were greater in females, the faster-growing sex that is more vulnerable to energetic stress in infancy and larger-bodied in adulthood. However, it is not clear to us why daughters should benefit from transgenerational buffering more than sons do. Possibly, sex-specific transgenerational effects result from facultative adjustments of relative maternal expenditure on daughters and sons (Trivers & Willard 1973, Kruuk et al. 1999), differential vulnerability of the sexes to environmental stresses during their embryonic development (Clutton-Brock 1991, Young & Badyaev 2004), or mediation of

transgenerational effects by sex chromosomes (Pembrey et al. 2006). Nevertheless, the causes of transgenerational effects of ENSO on the two sexes and their consequences on life-history evolution and population dynamics deserve to be analyzed with more detail in further studies.

Our findings contribute to the scarce evidence of long-term fitness consequences of natal conditions in wild populations. They demonstrate for the first time that animals can respond to ENSO-related environmental challenges during their early development by plastically adopting alternative life-history strategies, and suggest that these alternative strategies may be equally successful in some circumstances. They also show that plastic variation in life history strategies of the blue-footed booby hinges on the developmental stage when perturbation is faced (Metcalf & Monaghan 2001) and the sex of affected individuals (Kruuk et al. 1999, Wilkin & Sheldon 2009), and that the net fitness effects of alternative strategies probably depend on the extent of covariation among life-history traits (Reid et al 2003).

Acknowledgements

We are especially grateful to J.L. Osorno, C. Rodríguez and numerous volunteers for their valuable help in the field and on the database. We thank R. Hudson, T. Valverde, C. Rodríguez, C. Carmona-Isunza, S. Sánchez-Colón, O. Sánchez-Macouzet, S. Lewis and L. Kruuk for discussion and comments on early drafts. The Secretaría de Marina, Armada de México and the staff of the Parque Nacional Isla Isabel provided logistical support, and SEMARNAT and CONANP provided logistical support and authorized work on Isla Isabel. Fishermen of Nayarit provided logistical support and friendship. Essential funding

was provided by Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), CONACYT (104313) and the National Geographic Society. S. Ancona was supported by a PhD student scholarship provided by CONACYT (Programa de Doctorado en Ciencias Biomédicas, UNAM).

REFERENCES

- 1 Lindström, J. 1999 Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 343-348. (doi:10.1016/s0169-5347(99)01639-0).
- 2 Metcalfe, N.B. & Monaghan, P. 2001 Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends Ecol. Evol.* **16**, 254-260. (doi:10.1016/s0169-5347(01)02124-3).
- 3 Cam, E & Aubry, L. 2011 Early development, recruitment and life history trajectory in long-lived birds. *J. Ornithol.* **152**, 187-201. (doi:10.1007/s10336-011-0707-0).
- 4 Hector, K.L. & Nakagawa, S. 2012 Quantitative analysis of compensatory and catch-up growth in diverse taxa. *J. Anim. Ecol.* **81**, 583-593. (doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01942.x).
- 5 Solberg, E., Garel, M., Heim, M., Grøtan, V. & Sæther, B.-E. 2008 Lack of compensatory body growth in a high performance moose *Alces alces* population. *Oecologia* **158**, 485-498. (doi:10.1007/s00442-008-1158-z).
- 6 Olsson, O. 1997 Effects of food availability on fledging condition and post-fledging survival in king penguin chicks. *Polar Biol.* **18**, 161-165. (doi:10.1007/s003000050172).
- 7 Hall, A.J., McConnell, B.J. & Barker, R.J. 2001 Factors Affecting First-Year Survival in Grey Seals and Their Implications for Life History Strategy. *J. Anim. Ecol.* **70**, 138-149. (doi:10.1111/j.1365-2656.2001.00468.x).
- 8 Reid, J.M., Bignal, E.M., Bignal, S., McCracken, D.I. & Monaghan P. 2003 Environmental variability, life-history covariation and cohort effects in the red-billed chough *Pyrhcorax pyrrhcorax*. *J. Anim. Ecol.* **72**, 36-46. (doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00673.x).
- 9 Braasch, A., Schauroth, C. & Becker P. 2009 Post-fledging body mass as a determinant of subadult survival in Common Terns *Sterna hirundo*. *J. Ornithol.* **150**, 401-407. (doi:10.1007/s10336-008-0362-2).
- 10 Albon, S.D., Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. 1987 Early Development and Population Dynamics in Red Deer. II. Density-Independent Effects and Cohort Variation. *J. Anim. Ecol.* **56**, 69-81. (doi:10.2307/4800).
- 11 Cam, E., Monnat, J.-Y. & Hines, J.E. 2003 Long-term fitness consequences of early conditions in the kittiwake. *J. Anim. Ecol.* **72**, 411-424. (doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00708.x).
- 12 Wilkin, T.A. & Sheldon, B.C. 2009 Sex Differences in the Persistence of Natal Environmental Effects on Life Histories. *Curr. Biol.* **19**(23), 1998-2002. (doi:10.1016/j.cub.2009.09.065).

- 13 Drummond, H., Torres, R. & Krishnan, V.V. 2003 Buffered Development: Resilience after Aggressive Subordination in Infancy. *Am. Nat.* **161**, 794-807. (doi:10.1086/375170).
- 14 Drummond, H., Rodríguez, C., Oro, D. 2011 Natural 'poor start' does not increase mortality over the lifetime. *Proc. R. Soc. Lond. B* **278**, 3421-3427. (doi:10.1098/rspb.2010.2569).
- 15 Curio, E. 1983 Why do young birds reproduce less well? *Ibis* **125**, 400-404. (doi:10.1111/j.1474-919X.1983.tb03130.x).
- 16 Nussey, D.H., Kruuk, L.E.B., Morris, A. & Clutton-Brock T.H. 2007 Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Curr. Biol.* **17**, R1000-R1001. (doi:10.1016/j.cub.2007.10.005).
- 17 Kruuk, L.E.B., Clutton-Brock, T.H., Rose K.E. & Guinness F.E. 1999 Early Determinants of Lifetime Reproductive Success Differ between the Sexes in Red Deer. **266**(1429), *Proc. R. Soc. Lond. B* 1655-1661. (doi:10.1098/rspb.1999.0828).
- 18 Metcalfe, N.B. & Monaghan, P. 2003 Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Exp. Gerontol.* **38**, 935-940. (doi:10.1016/s0531-5565(03)00159-1).
- 19 Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D., McAdam, A.G. & Gaillard, J.-M. 2008a Cohort effects in red squirrels: the influence of density, food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *J. Anim. Ecol.* **77**, 305-314. (doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01340.x).
- 20 Aihie-Sayer, A. & Cooper C. 2002 Early diet and growth: impact on ageing. *Proc. Nutr. Soc.* **61**, 79-85. (doi:10.1079/pns2001138).
Early life effects on aging. In *Nestlé Nutrition Workshop Series: Clinical and Performance Program, Vol6* (eds. I.H. Rosenberg & A. Sastre), pp. 33-48
- 21 Reed, E.T., Kruuk, L.E.B., Wanless, S., Frederiksen, M., Cunningham, E.J.A. & Harris, M.P. 2008 Reproductive Senescence in a Long-Lived Seabird: Rates of Decline in Late-Life Performance Are Associated with Varying Costs of Early Reproduction. *Am. Nat.* **171**, E89-E101. (doi: 10.1086/524957).
- 22 Millon, A., Petty, S.J., Little, B. & Lambin X. 2011 Natal conditions alter age-specific reproduction but not survival or senescence in a long-lived bird of prey. *J. Anim. Ecol.* **80**, 968-975. (doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01842.x).
- 23 Moyes, K., Morgan, B.J.T., Morris, A., Morris, S.J., Clutton-Brock, T.H. & Coulson T. 2009 Exploring individual quality in a wild population of red deer. *J. Anim. Ecol.* **78**, 406-413. (doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01497.x).
- 24 Sedinger, J.S., Flint, P.L. & Lindberg, M.S. 1995 Environmental Influence on Life-History Traits: Growth, Survival, and Fecundity in Black Brant (*Branta bernicla*). *Ecology* **76**, 2404-2414. (doi:10.2307/2265816).
- 25 Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D. & Gaillard J.-M. 2008b Age-specific variation in survival, reproductive success and offspring quality in red squirrels: evidence of senescence. *Oikos* **117**, 1406-1416. (doi:10.1111/j.0030-1299.2008.16545.x).
- 26 Gustafsson L. 1989. Collared flycatcher. In *Lifetime reproduction in birds*, (ed. I. Newton), pp. 75–88. London, UK: Academic Press.

- 27 Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S. & Sorci, G. 2007 Sex-specific transgenerational effects of early developmental conditions in a passerine. *Biol. J. Linn. Soc.* **91**, 469-474. (doi:10.1111/j.1095-8312.2007.00811.x).
- 28 Tilgar, V., Mänd, R., Kilgas, P. & Mägi, M. 2010 Long-term consequences of early ontogeny in free-living Great Tits *Parus major*. *J. Ornithol.* **151**, 61-68. (doi:10.1007/s10336-009-0426-y).
- 29 Mora, J.O., Sánchez, R., De Paredes, B. & Herrera, M.G. 1981 Sex related effects of nutritional supplementation during pregnancy on fetal growth. *Early Hum. Dev.* **5**, 243-251. (doi:10.1016/0378-3782(81)90032-3).
- 30 Nager, R.G., Monaghan, P., Griffiths, R., Houston, D.C. & Dawson, R. 1999 Experimental demonstration that offspring sex ratio varies with maternal condition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96**, 570-573. (doi:10.1073/pnas.96.2.570).
- 31 Gorman, H.E. & Nager, R.G. 2004 Prenatal developmental conditions have long-term effects on offspring fecundity. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**, 1923-1928. (doi:10.1098/rspb.2004.2799).
- 32 Martins, T.L.F. 2004 Sex-specific growth rates in zebra finch nestlings: a possible mechanism for sex ratio adjustment. *Behav. Ecol.* **15**, 174-180. (doi:10.1093/beheco/arg094).
- 33 Spencer, K.A. & Verhulst, S. 2007 Delayed behavioral effects of postnatal exposure to corticosterone in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Horm. Behav.* **51**, 273-280. (doi:10.1016/j.yhbeh.2006.11.001).
- 34 Solberg, E.J., Loison, A., Gaillard, J.M. & Heim, M. 2004 Lasting effects of conditions at birth on moose body mass. *Ecography* **27**, 677-687. (doi:10.1111/j.0906-7590.2004.03864.x).
- 35 Cox, R.M. & Calsbeek, R. 2009 Sexually Antagonistic Selection, Sexual Dimorphism, and the Resolution of Intralocus Sexual Conflict. *Am. Nat.* **173**, 176-187. (doi: 10.1086/595841).
- 36 Mousseau, T.A. & Fox, C.W. 1998 The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.* **13**, 403-407. (doi:10.1016/s0169-5347(98)01472-4).
- 37 Monaghan, P. 2008 Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Phil. Trans. R. Soc. B* **363**, 1635-1645. (doi:10.1098/rstb.2007.0011).
- 38 Naguib, M. & Gil, D. 2005 Transgenerational body size effects caused by early developmental stress in zebra finches. *Biol. Lett.* **1**, 95-97. (doi:10.1098/rsbl.2004.0277).
- 39 Naguib, M., Nemitz, A. & Gil, D. 2006 Maternal developmental stress reduces reproductive success of female offspring in zebra finches. *Proc. R. Soc. Lond. B* **273**, 1901-1905. (doi:10.1098/rspb.2006.3526).
- 40 Van de Pol, M., Bruinzeel, L.W., Heg, D.I.K., Van der Jeugd, H.P. & Verhulst, S. 2006 A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *J. Anim. Ecol.* **75**, 616-626. (doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01079.x).
- 41 Huck, U.W., Labov, J.B. & Lisk, R.D. 1987 Food-restricting 1st generation juvenile female hamsters (*Mesocricetus auratus*) affects sex-ratio and growth of 3rd generation offspring. *Biol. Reprod.* **37**, 612-617. (doi:10.1095/biolreprod37.3.612).
- 42 Taborsky, B. 2006 The influence of juvenile and adult environments on life-history trajectories. *Proc. R. Soc. Lond. B* **273**, 741-750. (doi:10.1098/rspb.2005.3347).

- 43 Lummaa, V. & Clutton-Brock, T. 2002 Early development, survival and reproduction in humans. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 141–147. (doi:10.1016/S0169-5347(01)02414-4).
- 44 Skinner, M.K., Manikkam, M. & Guerrero-Bosagna, C. 2010 Epigenetic transgenerational actions of environmental factors in disease etiology. *Trends Endocrinol. Metab.* **21**, 214-222. (doi:10.1016/j.tem.2009.12.007).
- 45 Blount, J.D., Metcalfe, N.B., Arnold, K.E., Surai, P.F., Devevey, G.L. & Monaghan, P. 2003 Neonatal nutrition, adult antioxidant defences and sexual attractiveness in the zebra finch. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**, 1691-1696. (doi:10.1098/rspb.2003.2411).
- 46 Blount, J.D., Metcalfe, N.B., Arnold, K.E., Surai, P.F. & Monaghan, P. 2006 Effects of neonatal nutrition on adult reproduction in a passerine bird. *Ibis* **148**, 509-514. (doi:10.1111/j.1474-919X.2006.00554.x).
- 47 Royle, N.J., Lindström, J. & Metcalfe, N.B. 2005 A poor start in life negatively affects dominance status in adulthood independent of body size in green swordtails *Xiphophorus helleri*. *Proc. R. Soc. Lond. B* **272**, 1917-1922. (doi:10.1098/rspb.2005.3190).
- 48 Birkhead, T.R., Fletcher, F. & Pellatt, E.J. 1999 Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in the zebra finch. *Proc. R. Soc. Lond. B* **266**, 385-390. (doi:10.1098/rspb.1999.0649).
- 49 Roff, D.A. 2002. *Life history evolution*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- 50 Auer, S.K. 2010 Phenotypic Plasticity in Adult Life-History Strategies Compensates for a Poor Start in Life in Trinidadian Guppies (*Poecilia reticulata*). *Am. Nat.* **176**, 818-829. (doi: 10.1086/657061).
- 51 Tschirren, B., Rutstein, A.N., Postma, E., Mariette, M. & Griffith, S.C. 2009 Short- and long-term consequences of early developmental conditions: a case study on wild and domesticated zebra finches. *J. Evol. Biol.* **22**, 387-395. (doi:10.1111/j.1420-9101.2008.01656.x).
- 52 de Kogel C.H. 1997 Long-Term Effects of Brood Size Manipulation on Morphological Development and Sex-Specific Mortality of Offspring. *J. Anim. Ecol.* **66**, 167-178. (doi: 10.2307/6019).
- 53 Erikstad, K.E., Fauchald P., Tveraa, T. & Steen, H. 1998 On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* **79**, 1781-1788. (doi:10.1890/0012-9658(1998)079[1781:otcori]2.0.co;2).
- 54 Greig, S.A., Coulson, J.C. & Monaghan, P. 1983 Age-related differences in foraging success in the herring gull (*Larus argentatus*). *Anim. Behav.* **31**, 1237-1243. (doi:10.1016/s0003-3472(83)80030-x).
- 55 Bruinzeel, L.W. & Van de Pol, M. 2004 Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. *Behav. Ecol.* **15**, 290-296. (doi:10.1093/beheco/arh019).
- 56 Post, E. & Stenseth, N.C. 1999 Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* **80**, 1322-1339. (doi:10.1890/00129658(1999)080[1322:cvppan]2.0.co;2).
- 57 Sæther, B.-E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Røstad, O.W. & Skåtán, J.E. 2000 Population Dynamical Consequences of Climate Change for a Small Temperate Songbird. *Science* **287**, 854-856. (doi:10.1126/science.287.5454.854).
- 58 Smithers, B.V., Peck, D.R., Krockenberger, A.K. & Congdon, B.C. 2003 Elevated sea-surface temperature, reduced provisioning and reproductive failure of wedge-tailed

- shearwaters (*Puffinus pacificus*) in the southern Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Freshwater Res.* **54**, 973-977. (doi:http://dx.doi.org/10.1071/MF02137).
- 59 Devney, C.A., Caley, M.J. & Congdon, B.C. 2010 Plasticity of Noddy Parents and Offspring to Sea-Surface Temperature Anomalies. *PLoS ONE* **5**, e11891. (doi:10.1371/journal.pone.0011891).
- 60 Clark, L., Schreiber, R.W. & Schreiber, E.A. 1990 Pre- and post-El Niño Southern Oscillation comparison of nest sites for red-tailed tropic birds breeding in the central Pacific Ocean. *Condor* **92**, 886-896. (doi:10.2307/1368724).
- 61 Post, E., Stenseth, N.C., Langvatn, R. & Fromentin J.-M. 1997 Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. *Proc. R. Soc. Lond. B* **264**, 1317-1324. (doi:10.1098/rspb.1997.0182).
- 62 Stenseth, N.C., Myrseth, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S. & Lima, M. 2002 Ecological effects of climate fluctuations. *Science* **297**, 1292-1296. (doi:10.1126/science.1071281).
- 63 Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Myrseth, A., Lima, M., Chan, K.S., Yoccoz, N.G. & Ådlandsvik, B. 2003 Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**, 2087-2096. (doi:10.1098/rspb.2003.2415).
- 64 Lindström, J. & Kokko, H. 2002 Cohort effects and population dynamics. *Ecol. Lett.* **5**, 338-344. (doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00317.x).
- 65 Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. 1982 *Red deer: behavior and ecology of two sexes*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- 66 Albon, S.D. & Clutton-Brock, T.H. 1988 Climate and the population dynamics of red deer in Scotland. In *Ecological change in the uplands* (ed. M.B. Usher & D.B.A. Thompson), pp. 93-107. Oxford: Blackwell Scientific.
- 67 Forchhammer, M.C., Clutton-Brock, T.H., Lindstrom, J., Albon, S.D. 2001 Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *J. Anim. Ecol.* **70**, 721-729. (doi:10.1046/j.0021-8790.2001.00532.x).
- 68 Thompson, P.M. & Ollason, J.C. 2001 Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature* **413**, 417-420. (doi:10.1038/35096558).
- 69 Nevoux, M., Weimerskirch, H. & Barbraud, C. 2010 Long- and short-term influence of environment on recruitment in a species with highly delayed maturity. *Oecologia* **162**, 383-392. (doi:10.1007/s00442-009-1482-y).
- 70 Nelson, J.B. 2005 *Pelicans, Cormorants and Their Relatives: The Pelecaniformes*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- 71 Anderson, D.J. 1989 Differential responses of boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986-87 El Niño-Southern Oscillation event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **52**, 209-216. (doi: 10.3354/meps052209).
- 72 Oro, D., Torres, R., Rodríguez, C. & Drummond, H. 2010 Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology* **91**, 1205-1214. (doi:10.1890/09-0939.1).
- 73 Ancona, S., Sánchez-Colón, S., Rodríguez, C. & Drummond, H. 2011 El Niño in the Warm Tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. *J. Anim. Ecol.* **80**, 799-808. (doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01821.x).

- 74 Castillo-Guerrero, J. & Mellink, E. 2011 Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the Blue-footed Booby: maximizing chick rearing in a variable environment? *J. Ornithol.* **152**, 269-277. (doi:10.1007/s10336-010-0575-z).
- 76 Ancona, S., Calixto-Albarrán, I. & Drummond, H. 2012. Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, *Sula nebouxii*, in the warm eastern tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, in press. Available online: doi: 10.3354/meps09851.
- 75 Anderson, D.J. & Ricklefs, R.E. 1987 Radio-tracking masked and blue-footed boobies (*Sula* spp.) in the Galapagos Islands. *Natl. Geo. Res.* **3**, 152-163.
- 76 Nelson, J.B. 1978 *The Sulidae: Gannets and Boobies*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- 77 Guerra, M. & Drummond, H. 1995 Reversed Sexual Size Dimorphism and Parental Care: Minimal Division of Labour in the Blue-Footed Booby. *Behaviour* **132**, 479-496. (doi:10.1163/156853995x00162).
- 78 Drummond, H., Osorno, J.L., Torres, R., Chavelas, C.G. & Larios, H.M. 1991 Sexual Size Dimorphism and Sibling Competition: Implications for Avian Sex Ratios. *Am. Nat.* **138**, 623-641. (doi: 10.1086/285238).
- 79 Torres, R. & Drummond, H. 1997 Female-biased mortality in nestlings of a bird with size dimorphism. *J. Anim. Ecol.* **66**, 859-865. (doi:10.2307/6001).
- 80 Torres, R. & Drummond, H. 1999 Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia* **118**, 16-22. (doi:10.1007/s004420050698).
- 81 Torres, R. & Drummond, H. 2009 Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia* **161**, 447-448. [Erratum to *Oecologia* **118**, 16-22]. (doi:10.1007/s00442-009-1378-x).
- 82 Osorio-Beristain, M. & Drummond, H. 1993 Natal dispersal and deferred breeding in the blue-footed booby. *Auk* **110**, 234-239.
- 83 Kim, S.-Y., Torres, R., Domínguez, C.A. & Drummond, H. 2007 Lifetime philopatry in the blue-footed booby: a longitudinal study. *Behav. Ecol.* **18**, 1132-1138. (doi:10.1093/beheco/arm091).
- 84 Velando, A., Drummond, H. & Torres, R. 2006 Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond. B* **273**, 1443-1448. (doi:10.1098/rspb.2006.3480).
- 85 Beamonte-Barrientos, R., Velando, A., Drummond, H. & Torres, R. 2010 Senescence of Maternal Effects: Aging Influences Egg Quality and Rearing Capacities of a Long-Lived Bird. *Am. Nat.* **175**, 469-480. (doi: 10.1086/650726).
- 86 Peña, B. 2009 Variación de la fecha de puesta del bobo de patas azules. B.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- 87 Kim, S.-Y., Velando, A., Torres, R. & Drummond, H. 2011 Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Oecologia* **166**, 615-626. (doi:10.1007/s00442-011-1914-3).
- 88 Crawley, M.J. 2007 *The R Book*. West Sussex, England: John Wiley & Sons Ltd.
- 89 R Development Core Team 2006 *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.

- 90 Weimerskirch, H. 1992 Reproductive effort in long-lived birds: age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross. *Oikos* **64**, 464-473. (doi:10.2307/3545162).
- 91 Morrison, K.W., Hipfner, J.M., Gjerdrum, C. & Green, D.J. 2009 Wing Length and Mass at Fledging Predict Local Juvenile Survival and Age at First Return in Tufted Puffins. *Condor* **111**, 433-441. (doi:10.1525/cond.2009.080099).
- 92 Stienen, E.W.M. & Brenninkmeijer, A. 2002 Variation in growth in Sandwich Tern chicks *Sterna sandvicensis* and the consequences for pre- and post-fledging mortality. *Ibis* **144**, 567-576. (doi:10.1046/j.1474-919X.2002.00086.x).
- 93 Peck, D.R., Smithers, B.V., Krockenberger, A.K. & Congdon, B.C. 2004 Sea surface temperature constrains wedge-tailed shearwater foraging success within breeding seasons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **281**, 259-266. (doi:10.3354/meps281259).
- 94 Moe, B., Brunvoll, S., Mork, D., Brobakk, T.E. & Bech, C. 2004 Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J. Exp. Biol.* **207**, 4067-4076. (doi:10.1242/jeb.01226).
- 95 Velando, A., Drummond, H. & Torres, R. 2010 Senescing sexual ornaments recover after a sabbatical. *Biol. Lett.* (doi:10.1098/rsbl.2009.0759).
- 96 Bateson, P., Barker, D., Clutton-Brock, T., Deb, D., D'Udine, B., Foley, R.A., Gluckman, P., Godfrey, K., Kirkwood, T., Lahr, M.M., et al. 2004 Developmental plasticity and human health. *Nature* **430**, 419-421. (doi:10.1038/nature02725).
- 97 Weimerskirch, H., Shaffer, S.A., Tremblay, Y., Costa, D.P., Gadenne, H., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Sato, K. & Aurioules, D. 2009 Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **391**, 267-278. (doi:10.3354/meps07981).
- 98 Dentressangle, F., Boeck, L. & Torres, R. 2008 Maternal investment in eggs is affected by male feet colour and breeding conditions in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **62**, 1899-1908. (doi:10.1007/s00265-008-0620-6).
- 99 Groothuis, T.G.G., Müller, W., von Engelhardt, N., Carere, C. & Eising, C. 2005 Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **29**, 329-352. (doi:10.1016/j.neubiorev.2004.12.002).
- 100 Wolf, J.B., Brodie, E.D., Cheverud, J.M., Moore, A.J. & Wade, M.J. 1998 Evolutionary consequences of indirect genetic effects. *Trends Ecol. Evol.* **13**, 64-69. (doi:10.1016/s0169-5347(97)01233-0).
- 101 Young, R.L. & Badyaev, A.V. 2004 Evolution of sex-biased maternal effects in birds: I. Sex-specific resource allocation among simultaneously growing oocytes. *J. Evol. Biol.* **17**, 1355-1366. (doi:10.1111/j.1420-9101.2004.00762.x).
- 102 Blanco, G., Martínez-Padilla, J., Dávila, J.A., Serrano, D. & Viñuela, J. 2003 First evidence of sex differences in the duration of avian embryonic period: consequences for sibling competition in sexually dimorphic birds. *Behav. Ecol.* **14**, 702-706. (doi:10.1093/beheco/arg049).
- 103 Deeming, D.C. & Ferguson, M.W.J. 1991 *Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. pp. 147-172. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- 104 Schwabl, H., Mock, D.W. & Gieg, J.A. 1997 A hormonal mechanism for parental favouritism. *Nature* **386**, 231-231. (doi:10.1038/386231a0).

- 105 Trivers, R.L. & Willard, D.E. 1973 Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring. *Science* **179**, 90-92. (doi:10.1126/science.179.4068.90).
- 106 Clutton-Brock, T.H. 1991 *The evolution of parental care*. Monographs in Behavior and Ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- 107 Pembrey, M.E., Bygren, L.O., Kaati, G., Edvinsson, S., Northstone, K., Sjöström, M. & Golding, J. 2006 Sex-specific, male-line transgenerational responses in humans. *Eur. J. Hum. Genet.* **14**, 159-166. (doi:10.1038/sj.ejhg.5201538).

Figure legends

Fig 1. Mean recruiting age of 1189 female (····●···) and 1369 male (····●···) boobies in relation to the annual mean sea surface temperature anomalies (SSTA) during their natal years (1988-2000). To simplify visualization, values of males are laterally displaced.

Fig 2. Number of breeding attempts of 1189 female (—) and 1369 male (—) boobies up to age 10 years in relation to annual mean sea surface temperature anomalies during their natal years (1988-2000). Curves estimated from the minimal adequate model reported in Table 1.

Fig 3. Julian laying date across all breeding attempts up to age 10 years (z) of 1140 females as a linear function of their age (x) and the annual mean sea surface temperature anomalies during their natal years (y). The estimated surface was calculated from the linear mixed model: $z \sim 150.77 - 2.70x - 37.28y + 5.44xy$.

Fig 4. Mean reproductive success (i.e., number of fledglings) up to age 10 years of 1365 male boobies and the annual mean sea surface temperature anomalies during their second years of life.

Fig 5. Longevity over 10 years and the annual mean sea surface temperature anomalies in the natal years of 1368 male boobies. Estimated curve was calculated from the minimal adequate model reported in Table 1.

Fig 6. Accumulated reproductive success (number of fledglings) up to age 10 years of 330 female boobies in relation to the mean sea surface temperature anomaly during the natal years of their mothers.

Fig 7. Frequency of breeding attempts (a) and standardized breeding success in the first breeding attempt (b) of 224 and 188 males, respectively, recruiting at ages 3-4 years (---) and 151 and 133 males, respectively, recruiting at ages 5-6 years (—) in relation to annual mean sea surface temperature anomalies during the natal years of their mothers. To simplify visualization, we show conditional plots from the estimated values of the interaction male recruiting age x SSTA in the mother's natal year.

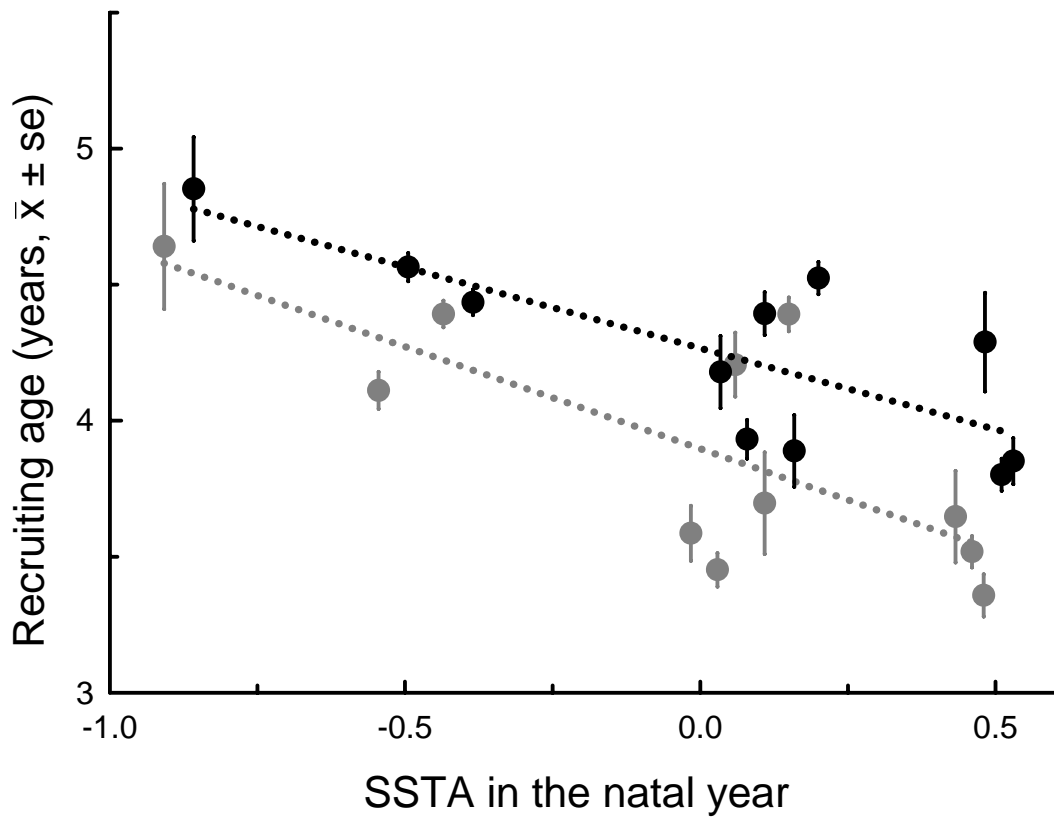


Fig 1.

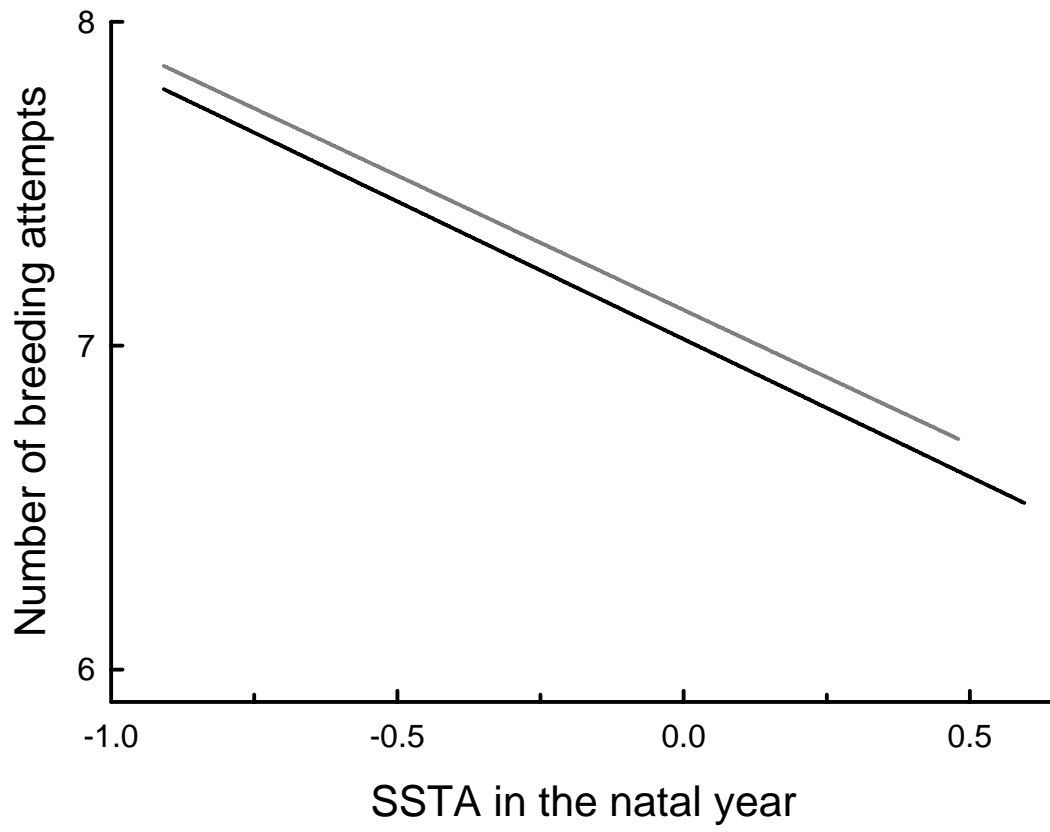


Fig 2.

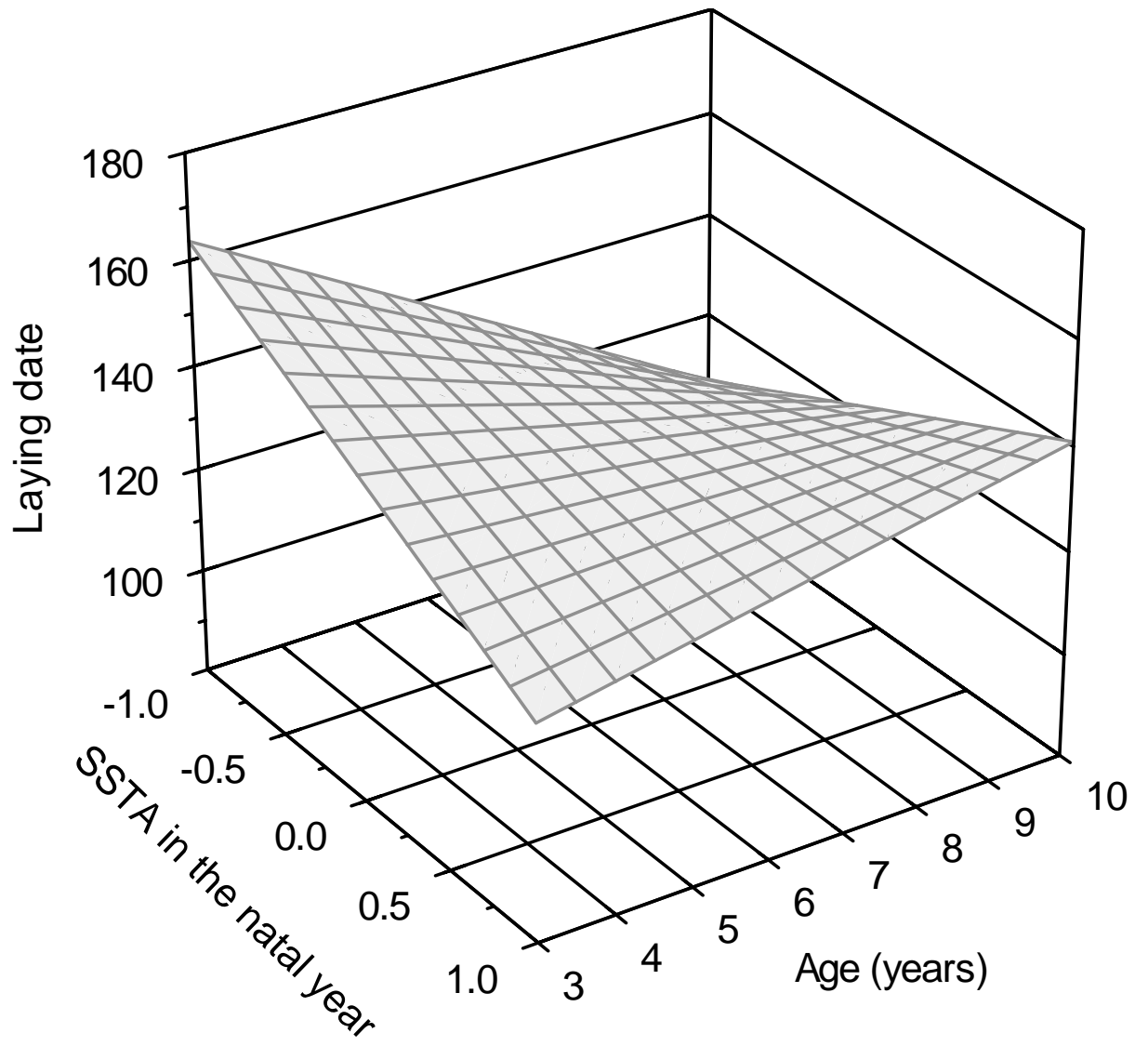


Fig 3.

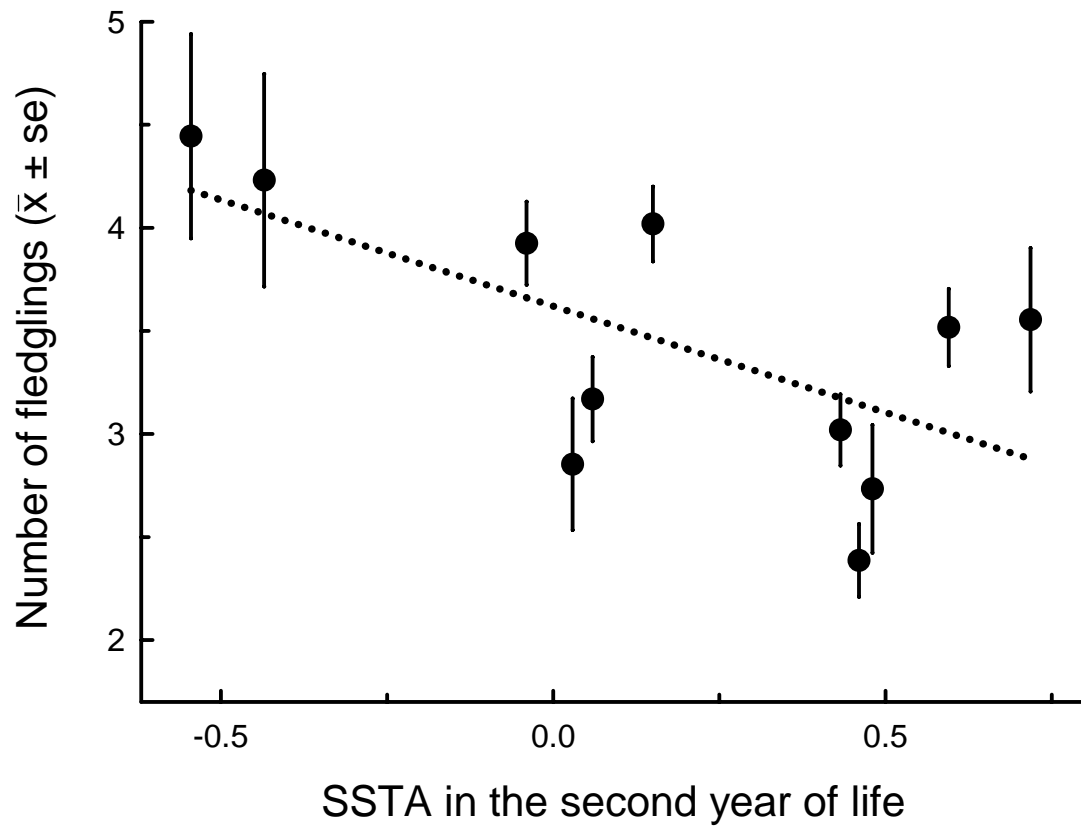


Fig 4.

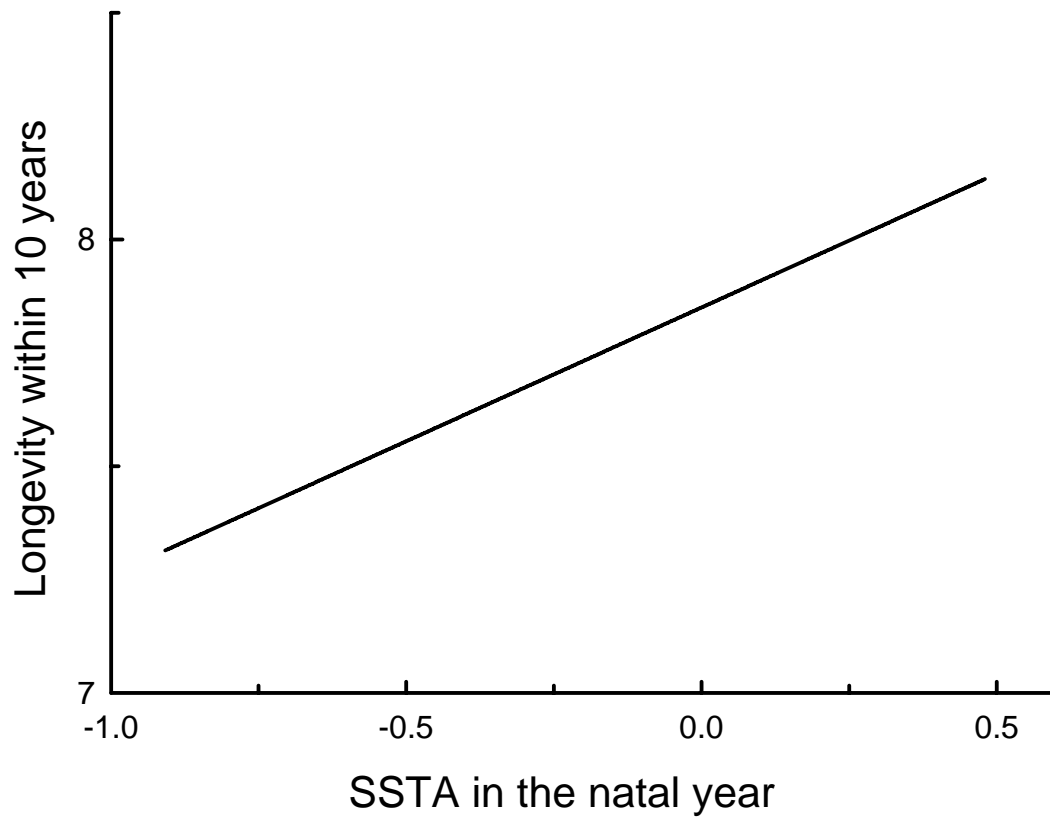


Fig 5.

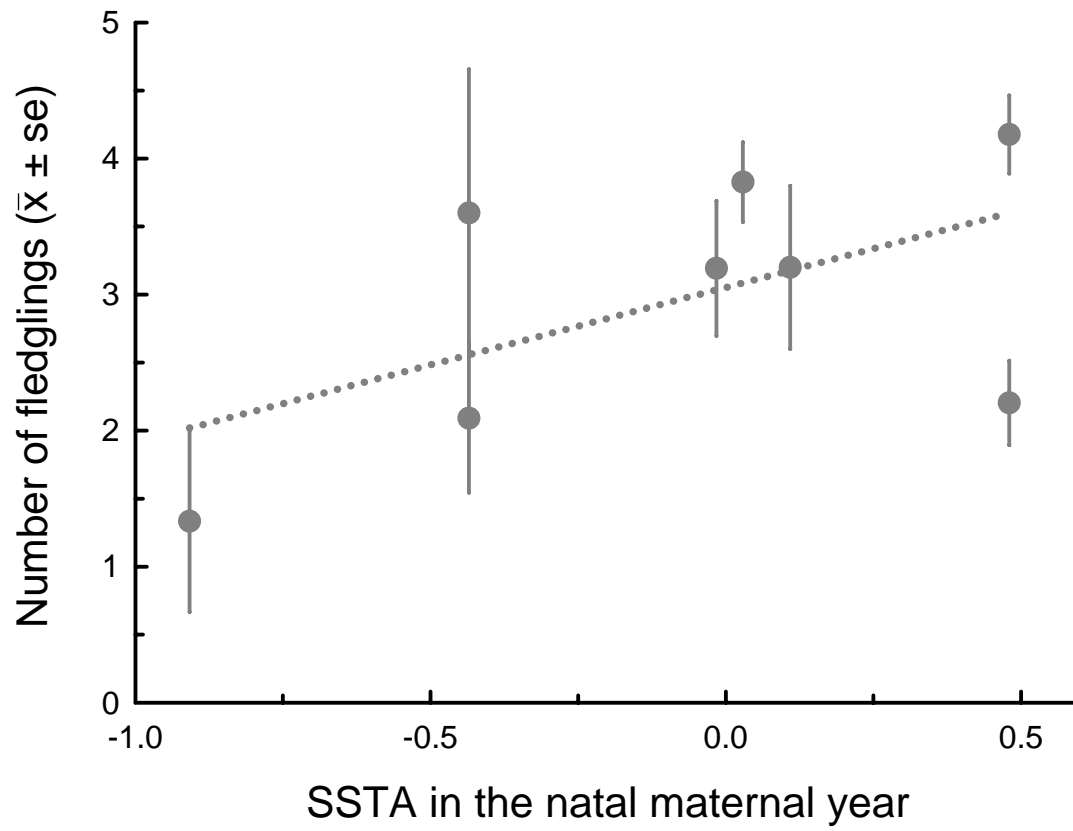


Fig 6.

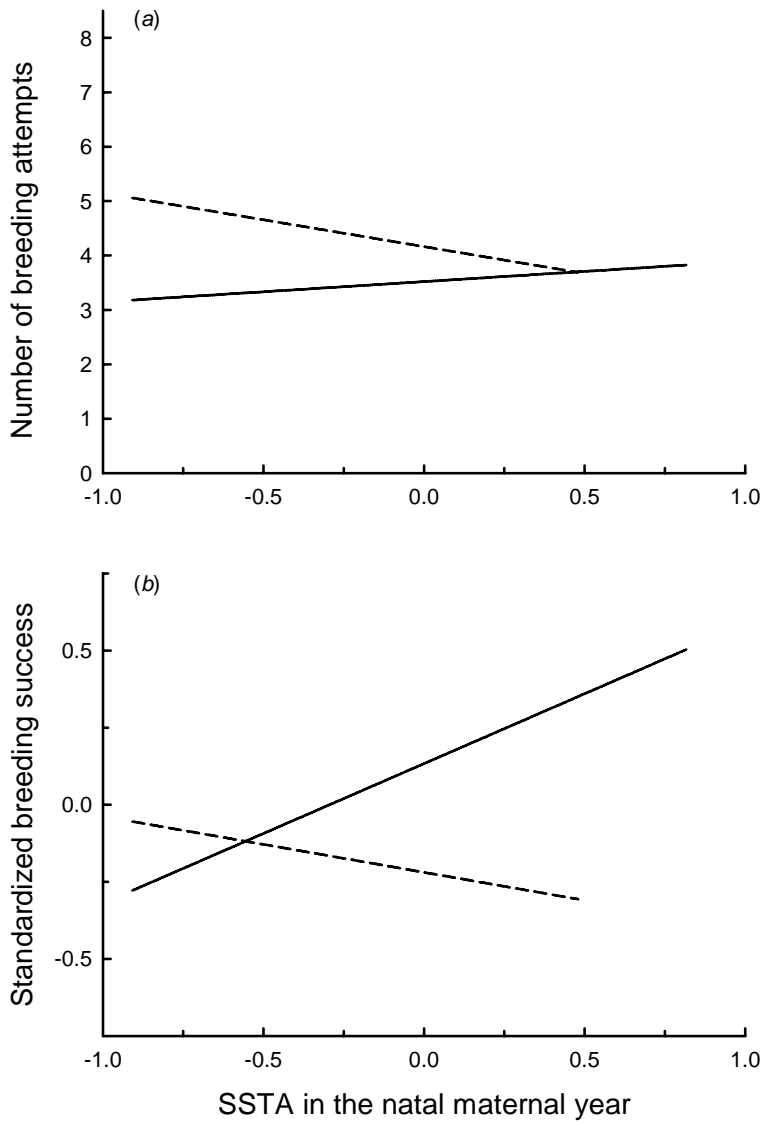


Fig 7.

Table 1. Summary of GLMMs with cohort as a random effect examining effects of mean SSTA in the year before birth and each of the first three years of life on four life history parameters measured over the first 10 years of life. Subjects were 1189 female and 1369 male booby recruits from 11 cohorts (1988-2000). Values in bold represent the significant factors retained in minimal adequate models. Full models are described in Methods.

Fixed effects	Females			Males		
	Slope ± SE	χ^2	<i>P</i>	Slope ± SE	χ^2	<i>P</i>
Recruiting age						
Intercept	1.39 ± 0.02			1.47 ± 0.02		
SSTA in the:						
a) Year before birth	-0.11 ± 0.03	7.02	0.008	NS	2.21	0.14
b) Natal year	-0.17 ± 0.03	10.94	<0.001	-0.15 ± 0.03	11.56	<0.001
c) Second year of life	-0.13 ± 0.05	4.89	0.030	-0.11 ± 0.04	5.60	0.018
d) Third year of life	NS	0.17	0.68	NS	0.57	0.45
Number of breeding attempts						
Intercept	1.96 ± 0.08			1.95 ± 0.07		
SSTA in the:						
a) Year before birth	NS	0.15	0.70	NS	0.48	0.49
b) Natal year	-0.18 ± 0.09	3.64	0.056	-0.16 ± 0.07	4.80	0.028
c) Second year of life	NS	1.49	0.22	NS	1.16	0.28
d) Third year of life	NS	0.54	0.46	NS	0.51	0.47
Total breeding success						
Intercept	-1.03 ± 0.10			-1.14 ± 0.10		
SSTA in the:						
a) Year before birth	NS	2.04	0.15	NS	0.30	0.58
b) Natal year	NS	0.002	0.97	NS	0.20	0.66
c) Second year of life	NS	2.15	0.14	-0.22 ± 0.09	4.46	0.035
d) Third year of life	NS	0.21	0.65	NS	0.12	0.73
Longevity						
Intercept	0.99 ± 0.06			0.99 ± 0.06		
SSTA in the:						
a) Year before birth	NS	1.18	0.28	NS	0.21	0.64
b) Natal year	NS	1.02	0.31	0.06 ± 0.02	5.52	0.019
c) Second year of life	NS	0.36	0.55	NS	0.13	0.72
d) Third year of life	NS	1.38	0.24	NS	0.01	0.92

Table 2. Summary of LMMs examining effects of mean SSTA in the year before birth and each of the first three years of life on the standardized annual breeding success of booby recruits in the season when they recruited ($N = 1007$ females and 1155 males) and across all their breeding attempts up to age 10 years ($N = 1132$ females and 1315 males). Cohort (11 cohorts between 1988 and 2000) and breeder identity (only in LMMs with repeated measures) were included as random effects. Full models are described in Methods.

Fixed effects	Females			Males		
	Slope \pm SE	χ^2	P	Slope \pm SE	χ^2	P
Standardized annual breeding success						
a) In the recruiting season						
Intercept	0.83 \pm 0.07			0.60 \pm 0.14		
SSTA in the:						
e) Year before birth	NS	2.05	0.15	NS	0.37	0.54
f) Natal year	NS	0.10	0.75	NS	0.30	0.58
g) Second year of life	NS	0.34	0.56	NS	1.99	0.16
h) Third year of life	NS	0.20	0.65	NS	1.36	0.24
b) Across all breeding attempts up to age 10 yrs						
Intercept	0.21 \pm 0.23			0.44 \pm 0.14		
SSTA in the:						
e) Year before birth	NS	1.64	0.20	NS	0.43	0.51
f) Natal year	NS	0.96	0.33	NS	0.10	0.75
g) Second year of life	NS	0.26	0.61	NS	1.33	0.25
h) Third year of life	NS	0.48	0.49	NS	2.53	0.11

CAPÍTULO 4

Variación en la dieta y su relación con ENSO en el Pacífico tropical oriental

Ancona S., Calixto-Albarrán I. y Drummond H. (2012) Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, *Sula nebouxii*, in the warm eastern tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series* (En prensa). doi: 10.3354/meps09851.

Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, *Sula nebouxii*, in the warm eastern tropical Pacific

Sergio Ancona^{1,*}, Itzia Calixto-Albarrán², Hugh Drummond¹

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275, México, D.F. 04510, Mexico

²Dirección General de Educación en Ciencia y Tecnología del Mar, Secretaría de Educación Pública, México, D.F. 06820, Mexico

ABSTRACT: Reductions in the availability of energetically valuable prey associated with the El Niño Southern Oscillation (ENSO) may force seabirds to switch to low-energy prey or smaller prey, with consequent effects on their fitness. Impacts of ENSO on seabird diet have been documented in several regions but remain unexplored in the warm eastern tropical Pacific. Analysis of 5 yr of data on the blue-footed booby *Sula nebouxii*, a seabird specialized on small pelagic fish, revealed that both sexes switch diet and capture fewer types of prey when warm El Niño conditions prevail during the breeding season. Moreover, ENSO-related alternations in the relative abundances of anchovies and herrings, the main prey of these boobies and important commercial fishes in the region, were associated with boobies feeding on more and larger anchovies and fewer and smaller herrings during warm El Niño events, and vice versa during cold La Niña episodes. Females consumed herrings more frequently than males across the 5 yr and consistently fed on larger anchovies and herrings than males, with these differences likely due to this booby's reversed sexual size-dimorphism. We conclude that diet composition and prey size of boobies may be sensitive to variation in relative availabilities of different prey species associated with the ENSO, making these birds robust indicators of environmental fluctuations in the warm eastern tropical Pacific. Inter-annual variations in the availability of herrings, probably the most energetically valuable prey for these boobies, may explain the large ENSO-related variations in booby reproduction documented previously.

KEY WORDS: El Niño Southern Oscillation · Seabird diet · Eastern tropical Pacific · Fish abundance · Anchovies · Herrings · Sardine fisheries

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

Several studies have documented changes in the survival and reproduction of seabirds associated with major oceanographic fluctuations such as the North Atlantic Oscillation (NAO; e.g. Wanless et al. 2005, Frederiksen et al. 2007b) and El Niño–Southern Oscillation (ENSO; e.g. Devney et al. 2009, Oro et al. 2010). These associations have been attributed to fine-scale variations in sea-surface temperature that force shifts in the abundance of prey through a bot-

tom-up process (Barber & Chavez 1983) or affect the behaviour or physiology of prey and their distribution in the water column (Peck et al. 2004). Oceanographic anomalies may influence the demography of seabirds, not only through changes in prey availability, but also through changes in the physical scenario in which foraging, breeding and offspring development occur (Clark et al. 1990), suggesting that effects of climate on seabird populations may involve multiple variables (Abraham & Sydeman 2004, Thayer & Sydeman 2007).

*Email: ancona.s@gmail.com

Changes in food availability and abundance, and their effect on foraging success, food intake and provisioning of offspring, are the most studied mechanisms by which ocean climate affects seabird demographic processes, particularly reproduction (e.g. Smithers et al. 2003, Abraham & Sydeman 2004, Frederiksen et al. 2007b). However, in addition to food availability and abundance, food quality could be a critical factor influencing the demography and dynamics of seabird populations (Wanless et al. 2005, Jodice et al. 2006). For example, intra- and inter-seasonal variation in diet composition explains variation in breeding phenology, survival and growth of chicks and reproductive success in many seabird species (e.g. Barbraud & Chastel 1999, Österblom et al. 2001, Sorensen et al. 2009). Dietary changes and their consequent effects on fitness may be due to reductions in the availability of preferred and high energy prey: oceanographic anomalies may force seabirds to switch to low energy prey or smaller prey (Davoren & Montevecchi 2003, Österblom et al. 2008). Dietary changes have been viewed as a mechanism enabling seabirds to cope with fluctuations in food availability and abundance (Furness 1996), and the efficiency of this buffering may depend on particular foraging methods of seabird species (e.g. Baird 1990). Importantly, the relationships between food availability and seabirds' foraging and demographic parameters may be evident only under extreme prey scarcity (Cairns 1987).

Furthermore, changes in diet composition and other foraging parameters (e.g. foraging success, chick provisioning) in breeding seabirds can reflect the abundance of particular prey items and shifts in the marine trophic webs that occur at different spatial and temporal scales (Montevecchi & Myers 1995, Sydeman et al. 2001). Such sensitivity to variations in the marine environment has led researchers to advocate using seabirds as indicators of marine resources (Bunce 2004, Einoder 2009) and major climatic and oceanographic fluctuations (Montevecchi 2007, Thayer & Sydeman 2007; but see Grémillet & Charmantier 2010).

Long-term associations between major climatic drivers (i.e. NAO and ENSO), food availability, foraging and fitness of seabirds have been extensively explored in temperate waters of the Atlantic (Frederiksen et al. 2007b, Montevecchi 2007, Wanless et al. 2007) and Pacific Oceans (Sydeman et al. 2001, Piatt et al. 2007b, Black et al. 2010), as well as in Antarctic waters (Bunce 2004, Jenouvrier et al. 2005, Le Bohec et al. 2008). Similar associations have been documented in the subtropical regions of Benguela

(Crawford & Shelton 1978, Crawford 2007) and the Gulf of California (Velarde et al. 2004). In the tropics, similar studies have been carried out in the warm western Pacific (e.g. Ramos et al. 2002, Devney et al. 2009) and the western Indian Ocean (e.g. Monticelli et al. 2007). In the warm eastern tropical Pacific, 2 long-term studies showed that ENSO influences seabird survival and reproduction (Oro et al. 2010, Ancona et al. 2011), but associations with foraging parameters of seabirds in this region remain virtually unexplored (but see Velarde et al. 2004 for the temperate Gulf of California).

Investigating associations between ENSO and foraging parameters of seabirds in the eastern tropical Pacific may expand our understanding about how major climatic drivers affect the marine environment and prey populations (many of them commercially exploited; Piatt et al. 2007a and references therein) in highly variable tropical oceans. The warm eastern tropical Pacific is a transitional zone where the temperate Equatorial Current mixes with the cold nutrient-rich waters of the California Current and the warm waters from the southern Gulf of California, making this a dynamic and highly productive zone where short El Niño events may occur (Aguirre 2002). In this region, warming of surface waters related to ENSO affects upwelling dynamics mostly in winter, with consequent effects on local phytoplankton communities and the upper trophic levels (Wilkinson et al. 2006).

We asked how ENSO conditions in the current year influence diet of the blue-footed booby *Sula nebouxi*, a locally foraging seabird that breeds on islands in the warm eastern tropical Pacific (Nelson 2005) and whose survival and reproduction are highly affected by El Niño events (Anderson 1989, Oro et al. 2010, Ancona et al. 2011). Using stomach contents collected over 5 seasons (1981 to 1985), we tested whether (1) switch diet or (2) capture fewer types of prey when the Southern Oscillation Index (SOI) is negative, signifying El Niño conditions in the Pacific Ocean. After finding that Engraulidae (i.e. anchovies) and Clupeidae (sardines and herrings) were the fish families most consumed by these boobies over the years, we asked whether (3) the relative abundance of these families in the diet or (4) the size of specimens of these families captured vary with the SOI. Engraulids and clupeids support the sardine fishery off Mexico's southern Pacific coast, our study region, and their relative abundances are thought to alternate in association with ENSO, anchovies predominating in commercial catches during warm El Niño episodes and

herrings during cold La Niña events (Jacob-Cervantes et al. 2005, Vallarta-Zárate 2010). Hence, we expected a similar alternation in the blue-footed booby's diet, with anchovies predominating when the SOI is negative and sardines and herrings predominating when the SOI is positive.

MATERIALS AND METHODS

Study species

Fieldwork was carried out in the blue-footed booby *Sula nebouxii* colony on Isla Isabel, a small tropical island 28 km off the northwest coast of Mexico, at the southern boundary of the Gulf of California (21° 52' N, 105° 54' W). Blue-footed boobies are socially monogamous seabirds (Osorio-Beristain & Drummond 1998) that breed on islands in the tropical Pacific (Nelson 2005). Males and females feed on small pelagic fishes such as anchovies, sardines and herrings (Anderson 1989, Zavalaga et al. 2008, Castillo-Guerrero & Mellink 2010, present study), which they catch by plunge-diving (Nelson 2005) in dispersed areas within a radius of up to 30 km around their breeding colonies at the Galápagos Archipelago (Anderson & Ricklefs 1987), off Peru (Zavalaga et al. 2008) and in the Gulf of California (Weimerskirch et al. 2009). Females, which are larger and heavier than males (Torres & Drummond 1999), dive deeper (Zavalaga et al. 2007), make longer foraging trips, forage farther from the colony, fly greater distances and forage over larger areas than males (Weimerskirch et al. 2009; but see Zavalaga et al. 2007).

Blue-footed boobies lay 1 to 3 eggs on the ground and fledge 0 to 3 chicks after 41 to 49 d of incubation and >3 mo of biparental feeding of the brood (Guerra & Drummond 1995). On Isla Isabel, reproduction starts between December and February, but laying and hatching of eggs extend until early June, and the last fledglings reach independence at the end of July (Peña 2009). Delays in the onset of breeding, as well as partial and occasional total breeding failures, in the Isla Isabel colony are associated with El Niño, apparently because warm surface waters deplete local productivity and prey availability for booby breeders (Ancona et al. 2011).

Stomach contents and dietary parameters

Between 1981 and 1985, we obtained data during the first 5 yr (only) of a long-term study of reproduc-

tion. Every 2 to 6 d between March and July of each year, observers checked all nests in a 15 000 m² study area. When their nests were approached, some adults (usually incubating or brooding) regurgitated prey onto the ground, all of which were fish. Each sample of regurgitated prey was individually fixed in 10% formalin and preserved in 70% alcohol a few weeks later. Each fish was measured with callipers (standard length \pm 0.1 cm) and identified to species, genus, or family level, using the keys and catalogs of Jordan & Evermann (1898), Hildebrand (1946), Walls (1975), Castro-Aguirre (1978), Thomson et al. (1979), Randall (1983) and Nelson (1984).

Individual fishes within a regurgitation are not independent, so we analysed frequencies of regurgitations containing each type of prey. Only 15 of 312 regurgitations contained >1 prey taxon, and these regurgitations were included in the analysis representing only the most abundant type of prey they contained. We used family level prey classification because this allowed the greatest scope for meaningful comparisons, given our generally small sample sizes at the species level. The size of the prey consumed by each bird was represented by the mean standard length of the items it regurgitated (the distance between the mouth and the tip of the caudal peduncle). Size of clupeids in 1983 could not be computed because none were consumed by males, and those consumed by females were incomplete specimens.

ENSO conditions

For the 5 yr study period, we obtained monthly average SOI values from the NOAA Climate Prediction Center (www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices). Sea-surface temperature, a more local index of the strength of ENSO (Doney 2006), could not be used because no data were available for the first year of the present study.

Data analyses

We computed the annual proportions of regurgitations containing each of the 4 most numerous fish families identified in the samples and the proportions of regurgitations containing unidentified fish families, which we lumped as 'others'. Then we calculated the Levins' index of niche breadth to quantify the annual diversity of fish families recorded in the regurgitations of male and female

boobies, an estimation of the level of dietary specialization (Krebs 1999). Annual Levins' index of niche breadth (B) was computed as the reciprocal of the sum of the squared proportions (p) of regurgitations containing each fish family (j) using the formula $B = 1/\sum(p_j^2)$. We calculated this index separately for each sex and standardized it as $B - 1/n - 1$, where n is the total number of fish families found in all regurgitations (Krebs 1999).

We computed annual average values of the SOI during the period from December to May, including 3 winter months and 3 spring months, the seasons when ENSO affects ocean productivity in the study region (Wilkinson et al. 2006).

We built a linear model to examine the association between the average SOI in December to May and boobies' sex (independent variables) and the annual standardized niche breadth (dependent variable). After finding that engraulids and clupeids were the families most consumed over the years, we built models to examine associations with additional dependent variables: annual proportions of regurgitations containing each family and the average standard length of items in each family. To examine the association between number of fishes regurgitated and the SOI and sex, we used a generalized linear model with a quasi-Poisson error distribution and a log-link function to account for over-dispersion (recommended by Crawley 2007).

Models initially included the average SOI in December to May, sex and the interaction SOI \times sex as fixed effect terms and were simplified by sequentially dropping non-significant effect terms. We used deletion tests to compare the simplified minimal adequate model with the model including a non-significant term or with the model excluding a significant term, to assess the statistical significance ($p < 0.05$) of the increase in variance and/or deviance for each model (Crawley 2005). Analyses were carried out using R (R Development Core Team 2006) Version 2.12.1.

RESULTS

Diet composition

Over the 5 reproductive seasons, we recovered 907 prey from 312 regurgitations of 98 male *Sula nebouxii* (1981 and 1984, $n = 23$; 1982 and 1983, $n = 13$; 1985, $n = 26$) and 214 females (1981, $n = 55$; 1982, $n = 31$; 1983, $n = 37$; 1984, $n = 39$; 1985, $n = 52$). All prey were fish belonging to 4 orders, 10 families and

8 genera. Engraulids (60.9% of all fish, 37.8% of all regurgitations) and clupeids (27.1% of fish, 39.7% of regurgitations) were represented most numerous by the Pacific anchoveta *Cetengraulis mysticetus* and the Pacific thread herring *Ophistonema libertate*, respectively (Table 1, Fig. 1).

The standardized niche breadth was positively correlated with the SOI in December to May, but unrelated to boobies' sex (Table 2), and the interaction between the SOI and sex was not significant ($F_{1,8} = 0.51$, $p = 0.50$). The more positive the values of the SOI (i.e. non-El Niño conditions), the more diversified were the diets of male and female boobies (Fig. 2).

More positive values of the SOI were also associated with lower proportions of regurgitations containing engraulid prey, namely anchovies (Table 2, Fig. 3a), and neither sex (Table 2) nor the interaction between the SOI and sex influenced this proportion ($F_{1,8} = 0.48$, $p = 0.51$). Only 14% of regurgitations contained anchovies in 1985, a markedly non-El Niño year, compared to 78% in 1983, a year with an extreme El Niño event (Schreiber 2002).

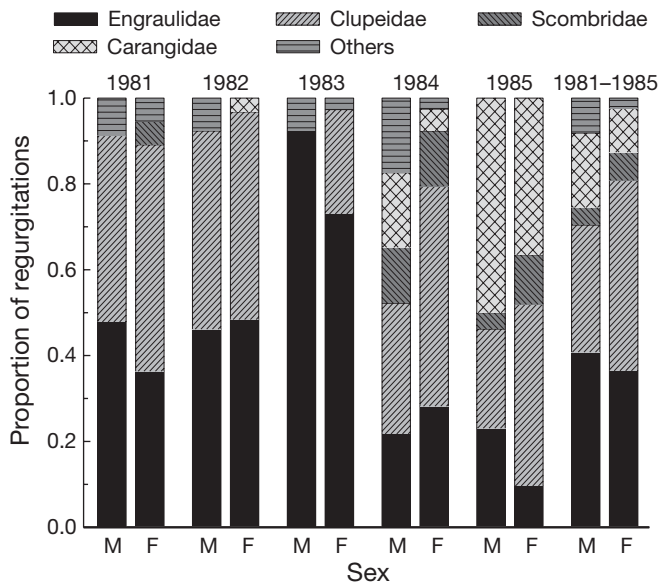
The proportion of regurgitations containing clupeid fishes, such as sardines and herrings, was strongly associated with the SOI and sex (Table 2). The interaction SOI \times sex was not significant ($F_{2,7} = 0.39$, $p = 0.55$). Positive SOI values were associated with greater consumption of sardines and herrings, and more so in females than in males across the 5 yr (Fig. 3b). During the strong El Niño event of 1983, clupeids were absent from males' regurgitations and were found in only 24% of females' regurgitations; whereas in the non-El Niño conditions of 1985, clupeid consumption rose to 23% in males and 42% in females.

Size of main prey fish

Females consumed 9.4% larger engraulids than males, both sexes taking bigger items as SOI values declined (Table 2, Fig. 4) and responding similarly to the SOI (SOI \times sex: $F_{2,131} = 1.76$, $p = 0.19$). Further, females consumed 13.4% larger clupeids than males, and both sexes consumed bigger items as SOI values increased (Table 2, Fig. 5), and this effect of the SOI did not differ between the sexes ($F_{2,88} = 0.22$, $p = 0.64$). Each additional unit of atmospheric pressure differential (hPa) across the Pacific Ocean meant a decrease of 0.6 cm in the length of engraulids and an increase of 3.0 cm in the length of clupeids taken by boobies.

Table 1. *Sula nebouxii*. Fish regurgitated by male and female boobies over 5 reproductive seasons (1981 to 1985). Frequencies of fishes and stomachs containing them

	Females		Males		Overall totals	
	Stomachs (%)	Fishes (%)	Stomachs (%)	Fishes (%)	Stomachs (%)	Fishes (%)
Clupeidae	95 (30.5)	200 (22.0)	29 (9.3)	46 (5.1)	124 (39.7)	246 (27.1)
<i>Opisthonema libertate</i>	50 (16.0)	60 (6.6)	13 (4.2)	14 (1.5)	63 (20.2)	74 (8.2)
<i>Opisthonema medirastre</i>	1 (0.3)	1 (0.1)	0	0	1 (0.3)	1 (0.1)
<i>Opisthonema</i> sp.	29 (9.4)	82 (9.0)	10 (3.2)	17 (1.9)	39 (12.5)	99 (10.9)
Genus unknown	15 (4.8)	57 (6.3)	6 (1.9)	15 (1.7)	21 (6.7)	72 (7.9)
Engraulidae	78 (25.0)	352 (38.8)	40 (12.8)	200 (22.1)	118 (37.8)	552 (60.9)
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	54 (17.3)	138 (15.2)	26 (8.3)	60 (6.6)	80 (25.6)	198 (21.8)
<i>Cetengraulis</i> sp.	8 (2.6)	112 (12.3)	4 (1.3)	37 (4.1)	12 (3.9)	149 (16.4)
Genus unknown	16 (5.1)	102 (11.3)	10 (3.2)	103 (11.4)	26 (8.3)	205 (22.6)
Scombridae	14 (4.5)	21 (2.3)	4 (1.3)	5 (0.5)	18 (5.8)	26 (2.9)
<i>Scomber japonicus</i>	7 (2.3)	7 (0.8)	2 (0.6)	2 (0.2)	9 (2.9)	9 (1.0)
<i>Scomber</i> sp.	4 (1.3)	6 (0.6)	0	0	4 (1.3)	6 (0.7)
<i>Auxis</i> sp.	1 (0.3)	1 (0.1)	0	0	1 (0.3)	1 (0.1)
Genus unknown	2 (0.6)	7 (0.8)	2 (0.6)	3 (0.3)	4 (1.3)	10 (1.1)
Carangidae	23 (7.4)	37 (4.1)	17 (5.5)	30 (3.3)	40 (12.8)	67 (7.4)
<i>Decapterus hypodus</i>	10 (3.2)	10 (1.1)	9 (2.9)	11 (1.2)	19 (6.1)	21 (2.3)
<i>Decapterus</i> sp.	11 (3.6)	20 (2.2)	7 (2.2)	13 (1.4)	18 (5.8)	33 (3.6)
<i>Selar crumenophthalmus</i>	0	0	1 (0.3)	1 (0.1)	1 (0.3)	1 (0.1)
Genus unknown	2 (0.6)	7 (0.8)	0	5 (0.6)	2 (0.6)	12 (1.3)
Stromatidae	0	0	3 (1.0)	6 (0.7)	3 (1.0)	6 (0.7)
<i>Prepilus simillimus</i>	0	0	2 (0.6)	5 (0.6)	2 (0.6)	5 (0.6)
Genus unknown	0	0	1 (0.3)	1 (0.1)	1 (0.3)	1 (0.1)
Sphyraenidae	0	0	1 (0.3)	1 (0.1)	1 (0.3)	1 (0.1)
<i>Sphyraena</i> sp.	0	0	1 (0.3)	1 (0.1)	1 (0.3)	1 (0.1)
Sciaenidae	0	0	2 (0.6)	2 (0.2)	2 (0.6)	2 (0.2)
Albulidae	1 (0.3)	1 (0.1)	0	0	1 (0.3)	1 (0.1)
Hemiramphidae	1 (0.3)	1 (0.1)	0	0	1 (0.3)	1 (0.1)
Belanidae	1 (0.3)	2 (0.2)	0	0	1 (0.3)	2 (0.2)
Unidentified	1 (0.3)	1 (0.1)	2 (0.6)	2 (0.2)	3 (1.0)	3 (0.3)



Number of prey fish

The effect of the SOI on the number of prey regurgitated depended on the sex of the booby (GLM—SOI: $\beta = -0.092 \pm 0.036$, deviance_{3,308} = 7.44, $p = 0.11$; sex: $\beta = 0.16 \pm 0.13$, deviance_{3,308} = 0.60, $p = 0.65$; SOI \times sex: $\beta = 0.15 \pm 0.08$, deviance_{3,308} = 11.70, $p = 0.04$). The more positive the SOI values in December to May, the fewer fishes regurgitated by females and the more fishes regurgitated by males (Fig. 6); females regurgitated 50 % fewer fishes than males in

Fig. 1. *Sula nebouxii*. Proportions of fish families in prey of male (M) and female (F) boobies at Isla Isabel over 5 reproductive seasons (1981, $n = 23, 55$; 1982, $n = 13, 31$; 1983, $n = 13, 37$; 1984, $n = 23, 39$ and 1985, $n = 26, 52$ male and female regurgitations, respectively)

Table 2. *Sula nebouxii*. Linear models examining the relationship between dietary parameters of Isla Isabel blue-footed boobies over 5 yr and the Southern Oscillation Index (SOI) from December to May and sex. **Bold:** explanatory variables (either SOI, sex, or both) that were retained in each minimal adequate model

Dietary parameter	SOI December–May			Sex			R ²
	Slope ± SE	F	p	Slope ± SE	F	p	
Standardized niche breadth	0.077 ± 0.033	5.40	0.049	–	0.26	0.63	0.33
Proportion of samples with Engraulidae	–0.11 ± 0.023	24.99	0.001	–	0.74	0.42	0.73
Proportion of samples with Clupeidae	0.061 ± 0.018	11.87	0.011	–0.15 ± 0.064	5.70	0.048	0.63
Mean length of engraulid prey	–0.58 ± 0.083	49.78	<0.001	–1.06 ± 0.36	8.75	0.004	0.31
Mean length of clupeid prey	3.00 ± 0.48	39.02	<0.001	–1.99 ± 0.61	10.73	0.001	0.34

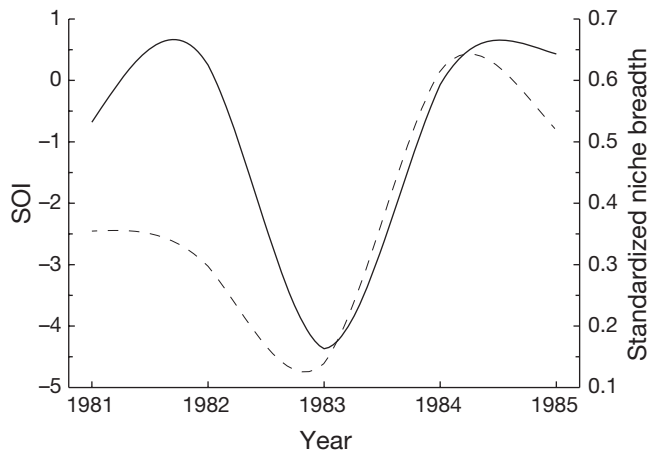


Fig. 2. *Sula nebouxii*. Mean Southern Oscillation Index (SOI) in December to May (solid line) and standardized niche breadth (dashed line) of male and female blue-footed boobies on Isla Isabel over 5 breeding seasons. Negative SOI values indicate El Niño conditions, and large values of niche breadth indicate high dietary diversification

the non-El Niño conditions of 1985 and 57% more fishes than males during the strong El Niño event of 1983.

DISCUSSION

Our findings indicate that in the warm eastern tropical Pacific, ENSO may drive inter-annual variation in diet composition, prey size and the number of prey consumed by the blue-footed booby *Sula nebouxii*, an apical predator specialized in plunge-diving for small pelagic fish. Similar associations between ENSO and seabird dietary parameters have been documented in the Antarctic and temperate waters of the Pacific and Atlantic Oceans, as well as in the warm waters of the tropical western Pacific and the western Indian Ocean (references in 'Introduction').

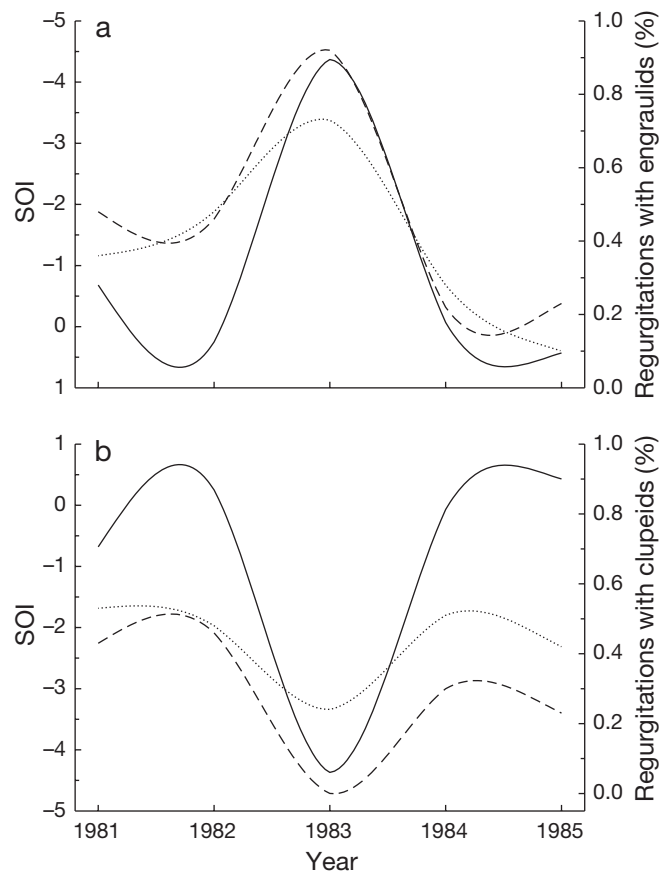


Fig. 3. *Sula nebouxii*. Mean Southern Oscillation Index (SOI) in December to May (solid line) and proportion of regurgitations of male (dashed line) and female (dotted line) boobies containing (a) engraulids (anchovies) and (b) clupeids (sardines and herrings). Panel a uses a descending scale for SOI (large negative values indicate El Niño conditions) and an ascending scale for the proportion of samples containing engraulids to better show the strength of their negative association

The diet of Isla Isabel boobies apparently reflects changes in the abundances of pelagic fishes in the waters surrounding the colony. Diet was less diverse when SOI was negative in the breeding season, indi-

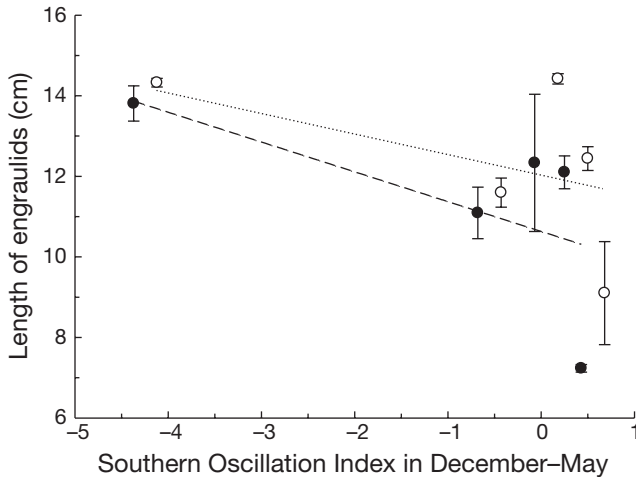


Fig. 4. *Sula neboxii*. Southern Oscillation Index in December to May and mean standard length (\pm SE) of engraulid fishes regurgitated by 43 male (dashed line, ●) and 91 female (dotted line, ○) boobies over 5 yr. To simplify visualization, we show females' values slightly displaced

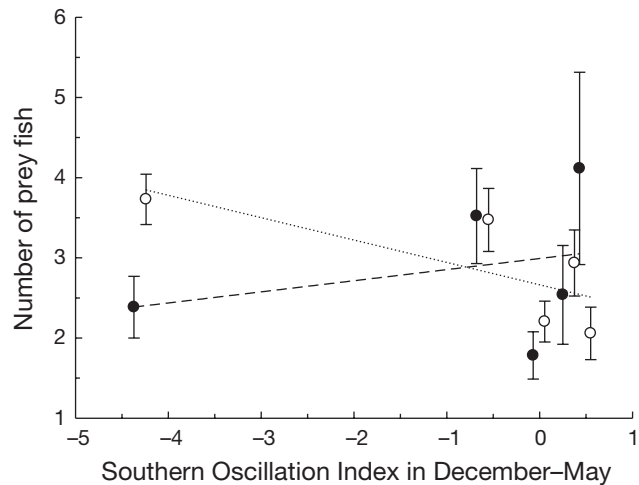


Fig. 6. *Sula neboxii*. Southern Oscillation Index in December to May and mean (\pm SE) number of fishes regurgitated by male (dashed line, ●) and female (dotted line, ○) boobies during 5 yr

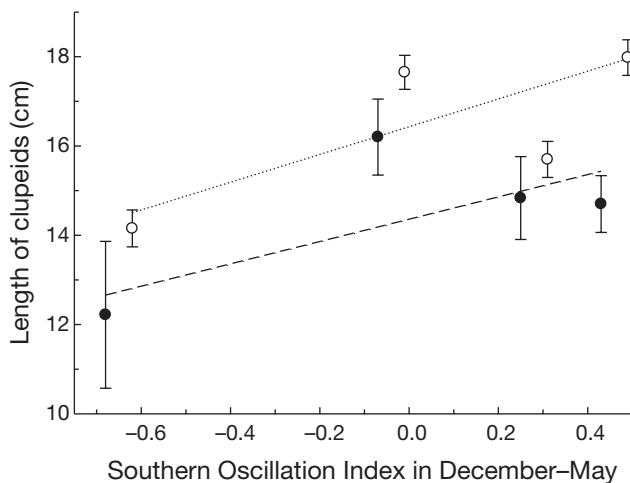


Fig. 5. *Sula neboxii*. Southern Oscillation Index in December to May and mean standard length (\pm SE) of clupeid fishes regurgitated by 16 male (dashed line, ●) and 75 female (dotted line, ○) boobies over 4 yr (data on clupeid lengths were not available in 1983). To simplify visualization, we show females' values slightly displaced

cating that prey options are reduced during El Niño events, probably because warm water conditions and reductions in ocean productivity have similar negative impacts on diverse fish populations. Reductions in dietary diversity related to El Niño have also been observed in a dietary generalist, the Peruvian petrel *Pelecanoides garnotii*, in the temperate south-eastern Pacific (García-Godos & Goya 2006); hence, decrements in prey options associated with El Niño can affect both specialist and generalist seabirds. Moreover, the proportions of regurgitations contain-

ing anchovies and herrings, the prey most consumed by these boobies over the years, reflect alternations in dominance between these fishes that are driven by ENSO-related fluctuations in sea-surface temperature (Vallarta-Zárate 2010). Anchovies are more abundant than herrings in commercial catches during warm El Niño episodes and vice versa during cold La Niña events (Vallarta-Zárate 2010), and the presence of these fishes in booby regurgitations matches this pattern in relation to ENSO. Boobies apparently track and feed on more abundant or energetically valuable prey such as anchovies and herrings (Sidwell 1981, Becker et al. 2007) according to their fluctuating relative abundances, and incorporate other less preferred or less abundant fishes (e.g. **jacks and mackerels**) into their diet when they become available in more productive years; this pattern is commonly observed in pelagic seabirds (Ainley et al. 1996, Litzow et al. 2002, Wanless et al. 2005; but see Zavalaga et al. 2007).

Fluctuations in the relative local abundance of anchovies and herrings may be due to differences in their temperature preferences (Lluch-Belda et al. 1992b) and migratory capacities (Bakun & Broad 2003). During warm El Niño events, when anchovies proliferate in the region of our study, herrings migrate northward to the colder waters of the Gulf of California (where they become more abundant in commercial catches) in order to complete their maturation and reproduction (Lluch-Belda et al. 1986, Cisneros-Mata et al. 2000), whereas during cold La Niña events, herrings dominate and anchovy stocks decline (Jacob-Cervantes et al. 2005, Vallarta-Zárate

2010). Herrings, similar to many other clupeids, are able to migrate large distances, whereas anchovies tend to **range** around a fixed geographic center and migrate less than their clupeid counterparts (Lluch-Belda et al. 1992a, Bakun & Broad 2003). Thus, reductions in the abundance of herrings around Isla Isabel during El Niño events could be partially explained by their northerly migration, whereas reductions in the abundance of anchovies during cold La Niña conditions are possibly associated to reductions in recruitment. The causes of alternations between engraulid and clupeid fishes are imperfectly understood (Bakun & Broad 2003) and are currently under scrutiny in the study region (Jacob-Cervantes 2010) and in other productive regions such as the Japanese, California, Humboldt and the Benguela Current systems (reviews by Lluch-Belda et al. 1992a, Bakun & Broad 2003).

Fluctuating relative abundance of anchovies and herrings was also confirmed by the size of specimens observed in booby regurgitations. Isla Isabel boobies fed on larger anchovies and smaller herrings when the SOI was negative, and on smaller anchovies and larger herrings when the SOI was positive, suggesting that anchovies and herrings develop optimally in different oceanographic conditions. However, only partial evidence is available for this hypothesis. El Niño conditions elicit a reduction in the number and body condition of herrings that attain sexual maturity (Vallarta-Zárate 2010), but whether anchovies develop better than herrings during these same conditions is unclear. On another note, the smallest anchovies and herrings preyed upon by Isla Isabel boobies were smaller than those recorded in commercial catches, **even smaller than those in early maturation**, whereas the largest fishes in booby regurgitations matched mature fishes in commercial catches in size (see Jacob-Cervantes et al. 2001, 2010). This result suggests that boobies feed on diverse life stages of anchovies and herrings, although consumption of juveniles (rather than adults in poor body condition) still needs to be confirmed.

While dietary diversity and the proportion of samples containing anchovies did not differ between the sexes, females consumed herrings more frequently than males did across the 5 yr and consistently fed on larger herrings and anchovies than males did. These differences are likely due to body size: females are 5 to 10% larger and 30 to 32% heavier than males (Torres & Drummond 1999). Females may reach higher flight speeds and forage farther and over larger areas than males (Weimerskirch et al. 2009), and these abilities may allow them to encounter

migratory herrings more often than males. Heavier bodies may also allow females to dive deeper than males (Ropert-Coudert et al. 2004, Zavalaga et al. 2007), increasing their chance of reaching the larger anchovies and herrings found at greater depth (Petitgas et al. 2004, Didrikas 2005). Besides these consistent differences associated with sexual size-dimorphism, occasional sexual differences may emerge in periods of low and high food availability (Castillo-Guerrero & Mellink 2010). At Isla Isabel, females captured more fishes than males during warm El Niño events, but fewer fishes than males during cold La Niña episodes, probably implying that each sex is more efficient than the other under different oceanographic conditions. Such differential flexibility, if complementary, could reduce variance in offspring provisioning in highly variable environments (Ishikawa & Watanuki 2002, Castillo-Guerrero & Mellink 2010), a mechanism analogous to the variability among cells or species within a functional group in their responsiveness to a specific stimulus that enhances resilience of biological systems to environmental changes (Elmqvist et al. 2003). Superior flexibility of either sex is not implied, and, indeed, the sexes do not differ in their annual survival (Oro et al. 2010).

Changes in dietary parameters of blue-footed boobies appear to indicate changes in oceanographic conditions associated to ENSO and may inform on the status of populations of anchovies and herrings, 2 commercially important fishes in the region. Seabird foraging parameters have been proven to be good indicators of fish stocks and major climatic and oceanographic fluctuations in many other regions (references in 'Introduction'), and our data suggest that dietary parameters of blue-footed boobies could be similarly useful in the warm eastern tropical Pacific. As in other seabirds, the reliability of these boobies as indicators of marine resources may depend on such factors as the spatial and temporal scales of environmental fluctuations and changes in fish stocks (reviewed in Piatt et al. 2007a, Einoder 2009), as well as on the diversity of the boobies' responses to these fluctuations and changes (Grémillet & Charmantier 2010). Differential responses of the sexes could be particularly relevant (Weimerskirch et al. 2009, Castillo-Guerrero & Mellink 2010), and sex-specific dietary data could be required.

Inter-annual variations in diet, including prey taxa and sizes, could mediate the negative impacts of El Niño on breeding participation, chick growth and breeding effort and success at Isla Isabel (Ancona et al. 2011). Although herrings and anchovies have simi-

lar protein contents (Ariyawansa 2000) and the energetic value of both increases with body size and mass (Hartman & Brandt 1995, Tirelli et al. 2006), herrings have a greater caloric value than anchovies (roughly 5700 versus 4900 cal g⁻¹ dry weight; Sidwell 1981, Gunderson & Dygert 1988, Becker et al. 2007) and many other fish species (Browne et al. 2011). During warm episodes, the boobies consume fewer and smaller herrings and more and larger anchovies, implying a decline in nutrition. Elsewhere, El Niño effects on seabird reproduction have been linked to reduction in the availability of high-energy prey fish (e.g. Baird 1990, Österblom et al. 2008 and references therein) or reduction in the energy content of high-energy prey whose availability was not necessarily affected (Wanless et al. 2005, Jodice et al. 2006, Sorensen et al. 2009). However, El Niño also affects regional weather patterns, **which can influence** seabird reproduction by altering foraging, breeding and developmental environments (Schreiber 2002), so further study will be required to unravel the mechanisms of booby breeding failures.

Acknowledgements. We are enormously grateful to C. Chávez-Peón and A. Castillo for collecting prey samples, J. C. Camacho for his dedicated labour in identifying preys, and numerous volunteers for their valuable help in the field. We sincerely thank R. Hudson, T. Valverde, M. A. Cisneros-Mata and S. Sánchez-Colón for discussion and comments on the manuscript. M. Jacob-Cervantes provided access to **his thesis** and other local bulletins. J. Piatt and 2 anonymous referees provided recommendations that improved the manuscript. SEMARNAT and CONANP provided logistical support and authorized work on Isla Isabel. We thank the Secretaría de Marina, Armada de México, and the staff of the Parque Nacional Isla Isabel for logistical support, and the fishermen of Nayarit for logistical support and friendship. Essential funding was provided by Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), CONACYT and the National Geographic Society. S. Ancona was supported by a PhD student scholarship provided by CONACYT (Programa de Doctorado en Ciencias Biomédicas, UNAM). We dedicate this work to the memory of Dr. J. L. Osorno.

LITERATURE CITED

- Abraham CL, Sydeman WJ (2004) Ocean climate, euphausiids and auklet nesting: inter-annual trends and variation in phenology, diet and growth of a planktivorous seabird, *Ptychoramphus aleuticus*. *Mar Ecol Prog Ser* 274: 235–250
- Aguirre GR (2002) Los Mares Mexicanos a través de la Percepción Remota. *Temas Selectos de Geografía*, Instituto de Geografía, UNAM. **Plaza y Valdés Ed**,
- Ainley DG, Spear LB, Allen SG (1996) Variation in the diet of Cassin's auklet reveals spatial, seasonal, and decadal occurrence patterns of euphausiids off California, USA. *Mar Ecol Prog Ser* 137:1–10
- Ancona S, Sánchez-Colón S, Rodríguez C, Drummond H (2011) El Niño in the warm tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. *J Anim Ecol* 80:799–808
- Anderson DJ (1989) Differential responses of boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986–87 El Niño–Southern Oscillation event. *Mar Ecol Prog Ser* 52:209–216
- Anderson DJ, Ricklefs RE (1987) Radio-tracking masked and blue-footed boobies in the Galápagos Islands. *Natl Geogr Res* 3:152–163
- Ariyawansa S (2000) The evaluation of functional properties of fish meal. Fisheries training program, Reykjavik, Iceland. The United Nations University, Tokoyo
- Baird PH (1990) Influence of abiotic factors and prey distribution on diet and reproductive success of three seabird species in Alaska. *Ornis Scand* 21:224–235
- Bakun A, Broad K (2003) Environmental 'loopholes' and fish population dynamics: comparative pattern recognition with focus on El Niño effects in the Pacific. *Fish Oceanogr* 12:458–473
- Barber RT, Chavez FP (1983) Biological consequences of El Niño. *Science* 222:1203–1210
- Barbraud C, Chastel O (1999) Early body condition and hatching success in the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Polar Biol* 21:1–4
- Becker BH, Peery MZ, Beissinger SR (2007) Ocean climate and prey availability affect the trophic level and reproductive success of the marbled murrelet, an endangered seabird. *Mar Ecol Prog Ser* 329:267–279
- Black BA, Schroeder ID, Sydeman WJ, Bograd SJ, Lawson PW (2010) Wintertime ocean conditions synchronize rockfish growth and seabird reproduction in the central California Current ecosystem. *Can J Fish Aquat Sci* 67: 1149–1158
- Browne T, Lalas C, Mattern T, Van Heezik Y (2011) Chick starvation in yellow-eyed penguins: evidence for poor diet quality and selective provisioning of chicks from conventional diet analysis and stable isotopes. *Austral Ecol* 36:99–108
- Bunce A (2004) Do dietary changes of Australasian gannets (*Morus serrator*) reflect variability in pelagic fish stocks? *Wildl Res* 31:383–387
- Cairns DK (1987) Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biol Oceanogr* 5:261–271
- Castillo-Guerrero J, Mellink E (2010) Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the blue-footed booby: Maximizing chick rearing in a variable environment? *J Ornithol* 152:269–277
- Castro-Aguirre JL (1978) Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. *Serie Científica No. 19*, Departamento de Pesca, **Instituto Nacional de Pesca**,
- Cisneros-Mata MA, Páez-Barrera F, Martínez-Zavala MA, Nevárez-Martínez MO (2000) Pelágicos. In: Cisneros-Mata MA, Beléndez L, Zárate E, Gaspar MT, López L, Saucedo C, Tovar J (eds) *Sustentabilidad y pesca responsable: evaluación y manejo*, México. , , p 73–96
- Clark L, Schreiber RW, Schreiber EA (1990) Pre- and post-El Niño Southern Oscillation comparison of nest sites for red-tailed tropicbirds breeding in the central Pacific Ocean. *Condor* 92:886–896
- Crawford RJM (2007) Food, fishing and seabirds in the Benguela upwelling system. *J Ornithol* 148(Suppl 2): 253–260

- Crawford RJM, Shelton PA (1978) Pelagic fish and seabird interrelationships off the coasts of South West and South Africa. *Biol Conserv* 14:85–109
- Crawley MJ (2005) *Statistics: an introduction using R*. John Wiley & Sons, West Sussex
- Crawley MJ (2007) *The R book*. John Wiley & Sons, West Sussex
- Davoren G, Montevecchi W (2003) Signals from seabirds indicate changing biology of capelin stocks. *Mar Ecol Prog Ser* 258:253–261
- Devney CA, Short M, Congdon BC (2009) Sensitivity of tropical seabirds to El Niño precursors. *Ecology* 90: 1175–1183
- Didrikas T (2005) Distribution and activity of pelagic fish, acoustic studies in the Baltic Sea. PhD dissertation, University of Stockholm
- Doney SC (2006) Plankton in a warmer world. *Nature* 444: 695–696
- Einoder LD (2009) A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fish Res* 95: 6–13
- Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, Walker B, Norberg J (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Front Ecol Environ* 1: 488–494
- Frederiksen M, Mavor RA, Wanless S (2007b) Seabirds as environmental indicators: the advantages of combining data sets. *Mar Ecol Prog Ser* 352:205–211
- Furness RW (1996) A review of seabird responses to natural and fisheries-induced changes in food supply. In: Greenstreet SPR, Tasker ML (eds) *Aquatic predators and their prey*. Fishing News Books, Blackwell Science, Oxford, p 166–173
- García-Godos I, Goya E (2006) Diet of the Peruvian diving petrel *Pelecanoides garnotii* at La Vieja Island, Peru, 1997–2000: potential fishery interactions and conservation implications. *Mar Ornithol* 34:33–41
- Grémillet D, Charmantier A (2010) Shifts in phenotypic plasticity constrain the value of seabirds as ecological indicators of marine ecosystems. *Ecol Appl* 20:1498–1503
- Guerra M, Drummond H (1995) Reversed sexual size dimorphism and parental care: minimal division of labour in the blue-footed booby. *Behaviour* 132:479–496
- Gunderson DR, Dygert PH (1988) Reproductive effort as a predictor of natural mortality rate. *J Cons Int Explor Mer* 44:200–209
- Hartman KJ, Brandt SB (1995) Estimating energy density of fish. *Trans Am Fish Soc* 124:347–355
- Hildebrand SF (1946) A descriptive catalogue of shore fishes of Peru. *Bull US Natl Mus* 189:29
- Ishikawa K, Watanuki Y (2002) Sex and individual differences in foraging behavior of Japanese cormorants in years of different prey availability. *J Ethol* 20:49–54
- Jacob-Cervantes ML (2010) La pesquería de peces pelágicos menores en el sur del Golfo de California. Análisis de la temporada de pesca 2008. *Cienc Pesq* 18:47–58
- Jacob-Cervantes ML, Valdez-Ornelas MA, Gastelum-Villareal RE, Chapa-Morales OR, López-Nuño I (2001) Análisis de la pesquería de sardina bocona (*Cetengraulis mysticetus*) en las costas de Sinaloa, Nayarit y Jalisco. Informe de Investigación (documento interno), CRIP-Mazatlán, **INAPESCA, SAGARPA**,
- Jacob-Cervantes ML, Valdez-Ornelas MA, Gastelum-Villareal RE, López-Nuño I, Valdez-Ledón P (2005) Desarrollo de la pesquería de pelágicos menores en el sur del Golfo de California durante 2004. Informe de Investigación (documento interno), CRIP-Mazatlán, **INAPESCA, SAGARPA**,
- Jenouvrier S, Weimerskirch H, Barbraud C, Park YH, Cazelles B (2005) Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate. *Proc Biol Sci* 272:887–895
- Jodice PGR, Roby DD, Turco KR, Suryan RM and others (2006) Assessing the nutritional stress hypothesis: relative influence of diet quantity and quality on seabird productivity. *Mar Ecol Prog Ser* 325:267–279
- Jordan DS, Evermann BW (1898) *Fishes of North and Middle America*. *Bull US Natl Mus* 1–4:3313
- Krebs CJ (1999) *Ecological methodology*, 2nd edn. Addison-Wesley Publishers, Menlo Park, CA
- Kruse GH, Livingston P, Overland JE, Jamieson GS, McKinnell S, Perry RI (eds) (2006) Report of the PICES/NPRB workshop on integration of ecological indicators of the North Pacific with emphasis on the Bering Sea. PICES Scientific Report 33, North Pacific Marine Science Organization (PICES), Sidney, BC
- Le Bohec CI, Durant JIM, Gauthier-Clerc M, Stenseth NC and others (2008) King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proc Natl Acad Sci USA* 105:2493–2497
- Litzow M, Piatt J, Prichard A, Roby D (2002) Response of pigeon guillemots to variable abundance of high-lipid and low-lipid prey. *Oecologia* 132:286–295
- Lluch-Belda D, Magallón F, Schwartzlose R (1986) Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: possible causes. *Calif Coop Ocean Fish Invest Data Rep* 27:136–140
- Lluch-Belda D, Schwartzlose RA, Serra R, Parrish R, Kawasaki T, Hedgecock D, Crawford JM (1992a) Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. *Fish Oceanogr* 1:339–347
- Lluch-Belda D, Lluch-Cota DB, Hernandez-Vasques S, Salinas-Zavala CA (1992b) Sardine population expansions in eastern boundary systems of the Pacific Ocean as related to sea surface temperature. In: Payne ALI, Brink KH, Mann KH, Hilborn R (eds) *Benguela trophic functioning*. *S Afr J Mar Sci* 12:147–155
- Montevecchi WA (2007) Binary dietary responses of northern gannets *Sula bassana* indicate changing food web and oceanographic conditions. *Mar Ecol Prog Ser* 352: 213–220
- Montevecchi WA, Myers RA (1995) Prey harvests of seabirds reflect pelagic fish and squid abundance on multiple spatial and temporal scales. *Mar Ecol Prog Ser* 117: 1–9
- Monticelli D, Ramos JA, Quartly GD (2007) Effects of annual changes in primary productivity and ocean indices on the breeding performance of tropical roseate terns in the western Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 351:273–286
- Nelson JS (1984) *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, New York, NY
- Nelson JB (2005) *Pelicans, cormorants, and their relatives: the Pelecaniformes*. Oxford University Press, Oxford. Available at: www.cpc.ncep.noaa.gov (accessed September 2010)
- Oro D, Torres R, Rodríguez C, Velando A, Drummond H (2010) Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology* 91: 1205–1214

- Osorio-Beristain M, Drummond H (1998) Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: a balance of female and male control. *Behav Ecol Sociobiol* 43: 307–315
- Österblom H, Bignert A, Fransson T, Olsson O (2001) A decrease in fledging body mass in common guillemot *Uria aalge* chicks in the Baltic Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 224:305–309
- Österblom H, Olsson O, Blenckner T, Furness RW (2008) Junk-food in marine ecosystems. *Oikos* 117:967–977
- Peck DR, Smithers BV, Krockenberger AK, Congdon BC (2004) Sea surface temperature constrains wedge-tailed shearwater foraging success within breeding seasons. *Mar Ecol Prog Ser* 281:259–266
- Peña B (2009) Variación de la fecha de puesta del bobo de patas azules. B.Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City
- Petitgas P, Beillois P, Massé J, Grellier P (2004) On the importance of adults in maintaining population habitat occupation of recruits as deduced from observed schooling behaviour of age-0 anchovy in the Bay of Biscay. *ICES CM* 2004/J:13
- Piatt JF, Sydeman WJ, Wiese F (2007a) A modern role for seabirds as indicators. *Mar Ecol Prog Ser* 352:199–204
- Piatt JF, Harding AMA, Schultz M, Speckman SG, Van Pelt TI, Drew GS, Kettle AB (2007b) Seabirds as indicators of marine food supplies: Cairns revisited. *Mar Ecol Prog Ser* 352:221–234
- R Development Core Team (2006) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: www.R-project.org
- Ramos JA, Maul AM, Ayrton VJ, Bullock I and others (2002) Influence of local and large-scale weather events and timing of breeding on tropical roseate tern reproductive parameters. *Mar Ecol Prog Ser* 243:271–279
- Randall JE (1983) Caribbean reef fishes. THF Publications, Neptune City, NJ
- Ropert-Coudert Y, Grémillet D, Ryan P, Kato A, Naito Y, Le Maho Y (2004) Between air and water: the plunge dive of the cape gannet *Morus capensis*. *Ibis* 146:281–290
- Schreiber EA (2002) Climate and weather effects on seabirds. In: Schreiber EA, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Raton, FL, p 179–216
- Sidwell VD (1981) Chemical and nutritional composition of finfishes, whales, crustaceans, mollusk, and their products. NOAA Tech Memo NMFS F/SEC-11
- Smithers BV, Peck DR, Krockenberger AK, Congdon BC (2003) Elevated sea-surface temperature, reduced provisioning and reproductive failure of wedge-tailed shearwaters (*Puffinus pacificus*) in the southern Great Barrier Reef, Australia. *Mar Freshw Res* 54:973–977
- Sorensen MC, Hipfner JM, Kyser TK, Norris DR (2009) Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *J Anim Ecol* 78:460–467
- Sydeman WJ, Hester MM, Thayer JA, Gress F, Martin P, Buffa J (2001) Climate change, reproductive performance and diet composition of marine birds in the southern California Current system, 1969–1997. *Prog Oceanogr* 49:309–329
- Thayer JA, Sydeman WJ (2007) Spatio-temporal variability in prey harvest and reproductive ecology of a piscivorous seabird, *Cerorhinca monocerata*, in an upwelling system. *Mar Ecol Prog Ser* 329:253–265
- Thomson DL, Findley LT, Kerstitch AN (1979) Reef fishes of the Sea of Cortez. The rocky-shore fishes of the Gulf of California. The University of Arizona Press, Tucson, AZ
- Tirelli V, Borme D, Tulli F, Cigar M, Fonda-Umani S, Brandt SB (2006) Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Adriatic Sea. *J Fish Biol* 68:982–989
- Torres R, Drummond H (1999) Variably male-biased sex ratio in a marine bird with reversed size dimorphism. *Oecologia* 118:16–22
- Vallarta-Zárate JRF (2010) Efectos climatológicos de la temperatura superficial del mar en la pesquería de sardina crinuda (*Opisthonema* spp.) en el sur del Golfo de California, 1996–2008. B.Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City
- Velarde E, Ezcurra E, Cisneros-Mata MA, Lavín MF (2004) Seabird ecology, El Niño anomalies, and prediction of sardine fisheries in the Gulf of California. *Ecol Appl* 14: 607–615
- Walls JG (1975) Fishes of the northern Gulf of Mexico. TFH Publications, Neptune City, NJ
- Wanless S, Harris MP, Redman P, Speakman JR (2005) Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 294:1–8
- Wanless S, Frederiksen M, Daunt F, Scott BE, Harris MP (2007) Black-legged kittiwakes as indicators of environmental change in the North Sea: evidence from long-term studies. *Prog Oceanogr* 72:30–38
- Weimerskirch H, Shaffer SA, Tremblay Y, Costa DP and others (2009) Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Mar Ecol Prog Ser* 391:267–278
- Wilkinson T, Bezaury-Creel J, Hourigan T, Wiken E and others (2006) Spaces: marine ecoregions of North America. In a report developed by the North American Marine Ecoregions project team, Commission for Environmental Cooperation, Montreal
- Zavalaga CB, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Emslie SD (2007) Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxi* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Mar Ecol Prog Ser* 336:291–303
- Zavalaga CB, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Emslie SD (2008) Foraging areas of breeding blue-footed boobies *Sula nebouxi* in northern Peru, as determined by direction recorders. *J Avian Biol* 39:405–412

CAPÍTULO 5

Discusión y conclusiones

El Niño Oscilación Sur es una fluctuación natural que surge de la interacción continua entre la atmósfera y el océano y que tiene una gran influencia en los patrones de clima y la red trófica marina en varias partes del mundo (Stenseth *et al.* 2002). Las condiciones asociadas a ENSO pueden alterar el hábitat y afectar la abundancia y disponibilidad de alimento para una infinidad de aves marinas y otras especies en el océano (Ballance *et al.* 2006). En el caso de las aves marinas, estas alteraciones generalmente afectan su reproducción, pero si son muy extremas, pueden dar lugar a una alta mortalidad de adultos o a cambios en su distribución y abundancia (Schreiber 2002).

A partir del evento severo de 1982-1983 que dio lugar a grandes colapsos en la reproducción y una extensa mortalidad de adultos en varias poblaciones de aves marinas en el Pacífico central y la costa del Pacífico sudamericano (Caviedes 2001), el interés en los impactos de ENSO en las poblaciones de aves marinas incrementó notablemente. En un principio, los estudios sobre los impactos de ENSO en las poblaciones de aves marinas se enfocaban casi exclusivamente en eventos extremos, usualmente comparando la mortalidad o el éxito reproductivo en un año considerado como “año Niño” versus un “año No-Niño” (Boersma 1998). Años más tarde, se reconoció la necesidad de incorporar en los estudios la variación natural en la intensidad de ENSO y expresarla como una variable continua que reflejara tanto la variación en la intensidad de los episodios calientes de El Niño, como la variación en la intensidad de los eventos fríos de La Niña (Gemmill 2005). Para tal propósito, resultaba indispensable tener un registro continuo de la variación en la actividad de la Oscilación del Sur y de la demografía de las aves marinas a lo largo de muchos años. Afortunadamente, varios investigadores reconocieron esta necesidad hace tiempo.

Antes del inicio de esta tesis, numerosos estudios de largo plazo en varias aves marinas habían documentado cambios en la dieta, disminuciones en el número de parejas reproductivas, retrasos en el crecimiento y reducciones en el número de crías que sobrevivían al emplumado en relación con incrementos en la temperatura superficial del mar asociados a ENSO. Sin embargo, los estudios de esta naturaleza en regiones tropicales seguían siendo escasos hasta entonces y ningún

estudio similar había tenido lugar en el Pacífico tropical oriental (Ancona *et al.* 2011; Ancona *et al.* 2012). Además, mientras los efectos de ENSO que llegan a ser evidentes en el curso de algunos pocos meses o años eran relativamente bien conocidos, aquellos efectos en la adecuación que pueden resultar de un impacto de ENSO en etapas tempranas del desarrollo y que llegan a ser evidentes en la etapa adulta eran prácticamente desconocidos.

En mi opinión, la construcción de una perspectiva más amplia sobre la sensibilidad de las aves marinas a los cambios asociados a ENSO requería de más estudios de largo plazo en zonas tropicales. Además, el estudio de los efectos persistentes en la adecuación derivados de un impacto de ENSO (u otros cambios climáticos) durante la vida temprana podría enriquecer el conocimiento general sobre el papel que juega el clima en la evolución de las historias de vida y la dinámica de las poblaciones (Beckerman *et al.* 2002).

El primer objetivo de esta tesis estuvo enfocado en investigar de qué manera las condiciones asociadas a ENSO influyen en el crecimiento y la reproducción del bobo de patas azules en el Pacífico tropical oriental (Capítulo 2). El segundo objetivo se centró en examinar si las condiciones oceanográficas experimentadas por hembras y machos durante fases tempranas de su desarrollo (i.e., en el año previo a su nacimiento y sus primeros tres años de vida) pueden influir en la edad a que la inician la reproducción y en otros componentes de su historia de vida, y si los efectos de las condiciones oceanográficas natales documentados en las hembras pueden influir en los atributos de historia de vida de la siguiente generación, tanto de los hijos como de las hijas (Capítulo 3). Finalmente, el tercer objetivo fue examinar si las condiciones asociadas a ENSO durante la temporada reproductiva pueden inducir variaciones en la dieta de hembras y machos del bobo de patas azules (Capítulo 4).

ENSO en el Pacífico tropical oriental y su influencia en el crecimiento y la reproducción del bobo de patas azules

ENSO explica gran parte de la variación que se observa año con año en la fecha de inicio de la reproducción, la participación en la reproducción, el tamaño de puesta y de nidada, el éxito de eclosión, el crecimiento y el éxito emplumado (pero no en el tamaño de los huevos) del bobo de patas azules en el Pacífico tropical oriental. El patrón observado en estos bobos es similar al documentado en las aves marinas de otras regiones donde las condiciones asociadas a la fase negativa de la Oscilación del Sur, especialmente el incremento en la temperatura superficial del

mar, se relacionan con retrasos en el inicio de la anidación, una baja participación en la reproducción, tasas de crecimiento lentas o reducciones en el éxito de emplumado (Sydeman *et al.* 2012). Como en otras aves marinas, estos impactos de ENSO en la reproducción del bobo de patas azules parecen deberse prioritariamente a una reducción en la disponibilidad de presas inducida por un colapso en la productividad primaria en el océano (Anderson 1989; Stenseth *et al.* 2002; Ancona *et al.* 2011).

Los bobos de Isla Isabel, al igual que muchas aves marinas, parecen responder a las condiciones de escasez de alimento asociadas a ENSO no sólo cancelando o retrasando su reproducción (Schreiber y Schreiber 1984), sino también produciendo menos huevos y crías (Bókony *et al.* 2009); respuestas que podrían optimizar su supervivencia y su éxito reproductivo de por vida (Weimerskirch 1992; Bókony *et al.* 2009). Sin embargo, a pesar de que estos bobos parecen ajustar sus tamaños de puesta y nidada, sus crías crecen lentamente y sufren una alta mortalidad cuando predominan condiciones de El Niño en la época reproductiva. Lo anterior sugiere que estas aves tienen una capacidad limitada para ajustar su inversión de tiempo en la búsqueda de alimento y el aprovisionamiento de su progenie en respuesta a las fluctuaciones ambientales, y que los retrasos en el crecimiento dan lugar a una mayor mortalidad o no son suficientes para mitigar los impactos de la escasez de alimento en la supervivencia de las crías (Devney *et al.* 2010). Sin embargo, esta interpretación es sólo tentativa, puesto que ENSO no sólo puede afectar la reproducción de las aves marinas a través de reducciones en la disponibilidad del alimento, sino también por cambios en los patrones de vientos, temperatura atmosférica y precipitación que pueden alterar el medio físico donde estas aves realizan sus actividades y su progenie se desarrolla (Schreiber 2002). Otros estudios serán necesarios en esta población para identificar otros mecanismos por los cuales podrían ocurrir estos impactos y para examinar qué tan flexibles pueden ser los patrones de búsqueda de alimento, de aprovisionamiento de la progenie y de desarrollo de las crías en respuesta ENSO, así como del resultado de esta posible flexibilidad en la adecuación.

Por otro lado, los resultados presentados en esta tesis también confirmaron la hipótesis de que los parámetros reproductivos de estos bobos pueden ser distintamente sensibles a los cambios asociados a ENSO durante momentos específicos de la temporada reproductiva. Este patrón observado en los bobos de patas azules parece ser común en las aves marinas (Cairns 1987; Quillfeldt *et al.* 2007). Además, los parámetros de reproducción de estos bobos parecen

relacionarse más estrechamente con las anomalías de temperatura en las aguas que rodean la colonia que con las fluctuaciones en la presión atmosférica a lo largo del Pacífico reveladas por el SOI. Esto último parece apoyar la hipótesis de que las aves marinas que se dispersan poco y se alimentan cerca de sus colonias, como es el caso del bobo de patas azules (Taylor *et al.* 2011), son más vulnerables a las condiciones climáticas locales que a las condiciones climáticas globales (Oro *et al.* 2010). Aún así, esta interpretación habrá que tomarla con cierto cuidado puesto que el SOI y las anomalías en la temperatura del mar están muy relacionados entre sí y son indicadores del mismo fenómeno (Doney 2006). Además, aun las aves que se dispersan grandes distancias suelen enfrentar grandes variaciones a nivel local en los sitios que visitan (Tøttrup *et al.* 2008); mientras que aquellas que se dispersan poco están a merced de los grandes cambios que ocurren en el clima a nivel global (Porter *et al.* 2000).

Ajustes en la historia de vida en función de las condiciones oceanográficas experimentadas durante el desarrollo

Los efectos en el fenotipo que son inducidos por las condiciones que los individuos experimentan durante su desarrollo temprano han recibido cada vez más atención en diversas disciplinas, incluyendo la biomedicina, la biología molecular y la ecología evolutiva (Bateson *et al.* 2004). Diversos estudios sobre este tópico concluyen que los déficit nutricionales y otras condiciones adversas que afectan el desarrollo de los individuos pueden llevar a éstos a reproducirse a edades más avanzadas, experimentar tasas de senescencia más aceleradas y experimentar reducciones en su longevidad y su éxito reproductivo de por vida (Metcalf y Monaghan 2001, 2003; Nussey *et al.* 2007). Los impactos en adecuación de las condiciones de desarrollo suelen diferir entre los sexos, y al parecer, cuanto más temprano ocurre una perturbación durante el desarrollo, más profundos y persistentes son sus efectos (Lindström 1999). Más aún, las condiciones adversas experimentadas por alguno de los progenitores, especialmente la madre, pueden afectar el fenotipo y las capacidades reproductivas de la siguiente generación (Lummaa y Clutton-Brock 2002; Monaghan 2008).

La escasez de alimento y otros cambios en las condiciones ambientales inducidos por los grandes patrones de variación climática como ENSO y la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, por sus siglas en inglés) afectan el desarrollo de numerosos animales marinos y terrestres (Walther *et al.* 2002). Se ha propuesto que estos impactos del clima en el desarrollo podrían ser una

importante fuente de variación fenotípica e influir en la historia de vida de los individuos (Beckerman *et al.* 2002; Stenseth *et al.* 2002). Sin embargo, los estudios que han abordado este tópico son considerablemente escasos, y hasta antes de la realización de esta tesis, aquellos estudios enfocados en los efectos permantes de ENSO eran virtualmente inexistentes. Además, los efectos en la adecuación de los individuos que podrían derivarse de un impacto del clima en el desarrollo de los progenitores (i.e., efectos transgeneracionales) no habían sido explorados hasta antes de este trabajo.

El seguimiento de 2558 individuos hasta la edad de 10 años reveló, contrario a lo esperado, que las hembras y los machos iniciaron más jóvenes la reproducción cuanto más alta fue la temperatura del mar durante su año natal, una indicación de la ocurrencia de El Niño desde que estos individuos nacen hasta que comienzan su transición a la independencia. Las condiciones de El Niño durante el año natal se relacionaron también con un menor número de intentos reproductivos en ambos sexos, pero ni la longevidad ni el éxito reproductivo anual o total hasta la edad de 10 años se vieron afectados. Los efectos del clima en los atributos de historia de vida de estos bobos fueron sustanciales cuando los individuos experimentaron condiciones de El Niño durante el año natal, moderados cuando experimentaron El Niño en el año previo al nacimiento y durante el segundo año de vida, y ausentes cuando experimentaron El Niño en el tercer año de vida. Además, estos efectos difirieron entre los sexos dependiendo de la edad a la que los individuos experimentaron condiciones asociadas a El Niño: únicamente las hembras iniciaron la reproducción más jóvenes cuando prevalecieron condiciones de El Niño en el año previo a su nacimiento; mientras que sólo los machos fueron más longevos y tuvieron un éxito reproductivo acumulado menor cuando experimentaron El Niño durante el año natal y el segundo año de vida, respectivamente. Este patrón es consistente con la hipótesis de que los efectos de las condiciones tempranas difieren entre los sexos, y que cuanto más temprano se experimentan condiciones de estrés en el desarrollo, más grandes son los efectos de dichas condiciones en la adecuación (Lindström 1999).

En conjunto, los resultados de este estudio sugieren que a pesar de que las condiciones de El Niño durante la vida temprana parecen implicar un deterioro de la condición nutricional en estos bobos (Ancona *et al.* 2011), las crías podrían experimentar ajustes en sus procesos de desarrollo que les permiten mitigar el impacto de este reto ambiental en su adecuación (Monaghan 2008). En otros vertebrados, cierto grado de flexibilidad en los programas de desarrollo permite a los

individuos adoptar estrategias de historia de vida alternativas en respuesta a condiciones adversas durante la vida temprana (Monaghan 2008). Estos ajustes suelen involucrar un incremento en la asignación de recursos al crecimiento o la reproducción en detrimento de la longevidad (Metcalf y Monaghan 2003; Brakefield *et al.* 2005), aparentemente porque la selección natural favorece estrategias cuyos costos pueden pagarse tarde en la vida (Metcalf y Monaghan 2001).

Los bobos de patas azules parecen compensar el déficit inicial que se observa en su crecimiento cuando prevalecen condiciones de El Niño en la temporada (Ancona *et al.* 2011). Probablemente, como resultado de este crecimiento compensatorio y otros ajustes en su desarrollo (Metcalf y Monaghan 2001) estos bobos pueden adoptar una estrategia que involucra un inicio temprano de la vida reproductiva y un número reducido de intentos de reproducción esparcidos a lo largo de varios años. Aparentemente, esta estrategia les permite anidar temprano cada temporada y evitar reducciones en su longevidad y su éxito reproductivo anual y total, al menos durante los 10 años posteriores a su nacimiento. El beneficio de esta estrategia parece estribar en la capacidad de estas aves para iniciar la reproducción en una mejor condición nutricional cuando sus intentos reproductivos son más espaciados entre sí, concretamente por evitar reproducirse en algunas temporadas (Velandó *et al.* 2010).

Los posibles costos de esta estrategia no fueron evidentes durante los 10 años posteriores al nacimiento. Sin embargo, podrían aparecer después de los 10 años de edad, cuando los bobos de patas azules de ambos sexos comienzan a experimentar un deterioro en sus funciones reproductivas con la edad (Velandó *et al.* 2006; Beamonte-Barrientos *et al.* 2010). Estos costos podrían resultar en tasas de senescencia más aceleradas (Nussey *et al.* 2007) o reducciones en la longevidad (Metcalf y Monaghan 2003) y el éxito reproductivo de por vida (Descamps *et al.* 2008). Sin embargo, su examinación requerirá del seguimiento de los individuos hasta el final de sus vidas.

Una explicación alternativa a este proceso de flexibilidad durante el desarrollo podría ser la variación en la calidad de los individuos que se reproducen en diferentes años. En aves marinas, se ha observado que los individuos de mayor calidad (e.g., aquellos en mejor condición nutricional o con un mayor éxito reproductivo promedio a lo largo de su vida; Lewis *et al.* 2012) son la mayoría de los individuos que intentan reproducirse o los únicos que logran sacar adelante a su prole cuando las condiciones climáticas son adversas (Lewis *et al.* 2009). Si este fuera el caso en Isla Isabel, los individuos que experimentan condiciones de El Niño durante su año natal podrían ser

prioritariamente descendientes de los individuos de mayor calidad en la colonia y, por lo tanto, ellos mismos serían individuos de alta calidad. Esto último podría permitirles iniciar la vida reproductiva más jóvenes, mantener un éxito reproductivo alto y ser más longevos (en el caso de los machos) que otros individuos aun cuando hayan experimentado condiciones de El Niño en la vida temprana. Sin embargo, aunque esta hipótesis podría explicar los efectos de las condiciones durante el año previo al nacimiento y el año natal en este estudio, no explicaría los efectos en adecuación de las condiciones experimentadas durante el segundo año de vida (Ancona y Drummond, en revisión). De cualquier manera, sería muy interesante investigar el papel que juega la calidad individual en la capacidad de respuesta de estos bobos y otras especies ante ENSO. Por ejemplo, se podría caracterizar a los individuos que suelen reproducirse bajo condiciones de El Niño y a los que evitan hacerlo bajo estas condiciones pero que se reproducen bajo condiciones distintas a las de El Niño para, posteriormente, comparar el desempeño de sus respectivos descendientes a lo largo de su vida y bajo diferentes escenarios ambientales. Los efectos en la dinámica poblacional de un posible interacción entre ENSO y esta variación individual podría ser un tema de interés general en ecología.

Por otro lado, encontré que las condiciones asociadas a ENSO que las hembras experimentan durante su año natal pueden influir en los atributos de historia de vida de la siguiente generación, tanto de sus hijas como de sus hijos. Estos efectos transgeneracionales de ENSO por vía materna son sumamente intrigantes. Contrario a lo esperado, las hembras cuyas madres experimentaron condiciones de El Niño en su año natal establecieron sus puestas más temprano en cada temporada y vieron incrementado su éxito reproductivo anual y total. En contraste, los machos cuyas madres experimentaron condiciones de El Niño en su año natal exhibieron una disminución en su frecuencia reproductiva en 10 años y en su éxito reproductivo en su primer intento de reproducción si reclutaban a la edad de 3 a 4 años, y un incremento en estos mismos atributos si reclutaban entre los 5 y los 6 años de edad. Estos efectos sugieren que las madres y las abuelas podrían ser capaces de amortiguar los impactos de El Niño en el desarrollo de su prole, posiblemente a través de una mayor transferencia de nutrientes u otros componentes a los huevos (Mousseau y Fox 1998) o a través de ciertos mecanismos epigenéticos (Skinner *et al.* 2010). Sin embargo, desconozco las razones por las cuales estos procesos de amortiguamiento podrían ser más beneficiosos para las hijas que para los hijos. Los mecanismos fisiológicos que dan

lugar a estos efectos permanentes de ENSO en ambos sexos, y sus consecuencias en la evolución de las historias de vida, son tópicos que merecen ser analizados en estudios futuros.

Todavía más importante podría ser estimar con mayor precisión el valor adaptativo de la aparente plasticidad durante el desarrollo temprano que permite a estos bobos mitigar los impactos de ENSO en su adecuación. Tal estimación requeriría de un cálculo de la longevidad más allá de los primeros 10 después del nacimiento y del éxito reproductivo de por vida de los individuos nacidos bajo condiciones de El Niño, así como de las repercusiones que su estrategia podría llegar a tener en la dinámica poblacional. Además, requeriría de una estimación de la heredabilidad de dicha plasticidad (Nussey *et al.* 2005b; Gienapp *et al.* 2008) y de los factores ecológicos que podrían restringir su expresión, tales como los cambios en la densidad poblacional (Nussey *et al.* 2005a). Esta línea de investigación no sólo se antoja prometedora, sino también necesaria dada la aparente alteración en la composición y la temperatura de la atmósfera por efecto de nuestras actividades productivas. Alteraciones que podrían dar lugar a cambios en la actividad de las grandes fluctuaciones climáticas como ENSO (Timmermann *et al.* 1999) y podrían someter a diversas poblaciones a cambios relativamente rápidos ante los cuales su capacidad de respuesta podría ser limitada (Devney *et al.* 2010). Conocer hasta qué punto estas respuestas son resultado de cambios genéticos o de respuestas plásticas que no necesariamente son heredables genéticamente, es fundamental para predecir la capacidad de adaptación de las poblaciones naturales ante los grandes cambios en el clima (Réale *et al.* 2003; Visser 2008).

La influencia de ENSO en la dieta del bobo de patas azules

En general, los efectos de las grandes fluctuaciones climáticas en las aves marinas son atribuidos a cambios en la disponibilidad o la calidad del alimento (Ottersen *et al.* 2001; Thompson y Ollason 2001; Cury *et al.* 2011). En el caso de ENSO, es bien sabido que este puede dar lugar a cambios en el océano que inducen una reducción en la disponibilidad de presas con un alto contenido energético, forzando a diversas aves marinas a consumir presas de menor calidad nutricional o de menor tamaño (Österblom *et al.* 2008). Estos cambios en la dieta de las aves marinas pueden afectar su fenología reproductiva, crecimiento y éxito reproductivo (Sydeman *et al.* 2001; Sorensen *et al.* 2009). Sin embargo, podrían ser otra forma en la que las aves marinas lidian con las fluctuaciones en la disponibilidad de sus alimentos (Furness 1996); aunque la efectividad de estas

respuestas para atemperar los impactos en adecuación podría depender de los métodos de alimentación de cada especie (Cairns 1987).

Hasta antes de la realización de esta tesis, numerosos estudios habían documentado una relación entre la variación en la intensidad de ENSO y la variación en la composición de la dieta de las aves marinas en diferentes regiones del mundo (Sydeman *et al.* 2012). Sin embargo, la literatura hasta entonces carecía de estudios similares en el Pacífico tropical oriental.

Mi análisis de 5 años de datos de dieta del bobo de patas azules en Isla Isabel reveló que tanto hembras como machos modifican su dieta y tienen una dieta menos variada cuando el SOI toma valores negativos, indicando la prevalencia de condiciones de El Niño durante la temporada reproductiva. Además, tanto las proporciones de regurgitaciones que contenían anchovetas y arenques, las presas principales de estas aves en la región, como el tamaño de los especímenes consumidos, reflejaron la alternancia en la abundancia relativa de estos peces en el océano asociada a ENSO. De acuerdo a lo esperado, estos bobos consumieron más anchovetas y anchovetas más grandes y menos arenques y arenques más pequeños durante eventos de El Niño, y viceversa durante episodios de La Niña. Estos resultados sugieren que los bobos de patas azules monitorean y consumen las presas más abundantes o más valiosas nutricionalmente como las anchovetas y los arenques (Sidwell 1981; Ariyawansa 2000) en función sus abundancias relativas en el océano, pero que incorporan en su dieta otras presas menos preferidas o usualmente menos abundantes cuando éstas llegan a estar disponibles en los años más productivos. Este patrón observado en el bobo de patas azules en el Pacífico tropical oriental es similar al observado en otras aves marinas que se alimentan en el ambiente pelágico en otras regiones (Sydeman *et al.* 2001; Surman y Nicholson 2009).

La sensibilidad del bobo de patas azules a los cambios en las abundancias relativas de sus presas, algunas de estas de gran importancia comercial como es el caso de las anchovetas y los arenques (Jacob-Cervantes 2005), podría hacer de esta especie un indicador confiable de los recursos pesqueros y de los cambios asociados a ENSO en el Pacífico tropical oriental. En este sentido, los datos colectados mediante el monitoreo anual de la biología reproductiva del bobo de patas azules en Isla Isabel podrían ser de utilidad para estimar el éxito de captura de la flota sardinera que trabaja desde hace ya varias décadas al sur del Golfo de California (Meraz *et al.* en revisión), así como para la toma de decisiones de conservación y manejo de los recursos pesqueros en la región.

Por otro lado, los análisis de dieta revelaron que las hembras consumieron más arenques que los machos durante los 5 años del estudio y que, consistentemente, las hembras consumieron anchovetas y arenques más grandes que los machos. Estas diferencias entre los sexos parecen deberse al dimorfismo sexual invertido en esta especie: las hembras son más grandes y más pesadas que los machos (Torres y Drummond 1999). Por ser más grandes, las hembras pueden hacer viajes particularmente largos y buscar su alimento en áreas especialmente extensas y lejanas (Weimerskirch *et al.* 2009), y esta capacidad quizás les permite encontrar las poblaciones migratorias de arenques con mayor frecuencia que los machos. Además, al ser más pesadas, las hembras logran zambullirse y bucear más profundamente que los machos (Zavalaga *et al.* 2007), lo que incrementa sus probabilidades de alcanzar los arenques y las anchovetas de mayor tamaño que suelen encontrarse con mayor frecuencia en la parte baja de los cardúmenes (Petitgas 2004; Didrikas 2005).

Además de estas diferencias consistentes entre los sexos asociadas al dimorfismo sexual invertido en estos bobos, los datos revelaron que las hembras capturaron un número mayor de peces que los machos cuando prevalecieron condiciones de El Niño, y un número menor de peces que los machos cuando prevalecieron condiciones de La Niña. Este resultado sugiere que un sexo puede ser más eficiente que el otro bajo diferentes condiciones, y parece apoyar la hipótesis de que algunas diferencias en la dieta pueden surgir entre los sexos durante episodios de baja y alta disponibilidad de alimento en estos bobos (Castillo-Guerrero y Mellink 2011) y otras aves marinas (Ishikawa y Watanuki 2002). Se ha propuesto que esta flexibilidad de cada sexo para responder de forma distinta a diferentes condiciones ambientales podría ser complementaria, y que posiblemente funciona como un mecanismo que reduce varianza en las tasas de aprovisionamiento de las crías en ambientes particularmente variables (Ishikawa y Watanuki 2002), como lo son los mares tropicales (Weimerskirch 2007). Sin embargo, la efectividad de este aparente mecanismo para amortiguar el impacto en adecuación de los grandes cambios en la abundancia y disponibilidad del alimento aún queda por ser confirmada.

Por último, la variación en la composición de la dieta y el tamaño de las presas podría explicar, al menos parcialmente, los impactos de ENSO en la reproducción y el desarrollo de las crías del bobo de patas azules descritos anteriormente en esta tesis. Aunque las anchovetas y los arenques tienen un contenido proteico similar (Ariyawansa 2000) y el contenido calórico de ambos tipos de peces incrementa con el tamaño y el peso corporal (Tirelli *et al.* 2006), los

arenques tienen un contenido calórico superior al de las anchovetas (Browne *et al.* 2011). Los datos presentados en este estudio indican que los bobos consumen menos arenques y arenques más pequeños, y más anchovetas y anchovetas más grandes cuando prevalecen condiciones de El Niño durante la temporada reproductiva, lo cual podría implicar un deterioro en su condición nutricional. Reducciones similares en la disponibilidad o en el contenido energético de las presas que usualmente tienen un nivel nutricional alto parecen explicar los impactos de ENSO en la adecuación de diversas aves marinas en otras partes del mundo (Grémillet *et al.* 2008; Österblom *et al.* 2008). Sin embargo, dado que los cambios asociados a ENSO no sólo pueden dar lugar a reducciones en la disponibilidad o la calidad del alimento, si no que pueden alterar el medio donde las aves marinas se alimentan, se desarrollan y se reproducen (Schreiber 2002), otros estudios podrían ser necesarios para establecer las causas de los impactos de esta fluctuación climática en la reproducción y otros atributos de historia de vida de estos bobos en el Pacífico tropical oriental. Para tal efecto, podría ser necesario desarrollar estudios que combinen el enfoque correlacional adoptado en esta tesis con un enfoque experimental en campo. Por lo pronto, los resultados reportados en esta tesis aportan evidencia sólida de que ENSO puede tener una influencia sustancial en la dieta y diferentes aspectos de la historia de vida del bobo de patas azules en el Pacífico tropical oriental, y sientan las bases para futuros estudios de interés general sobre este tópico.

Conclusiones generales

Este estudio extiende la evidencia sobre efectos de El Niño Oscilación Sur en la reproducción de las aves marinas al Pacífico tropical oriental, y demuestra que varios parámetros reproductivos del bobo de patas azules son sensibles a los cambios asociados a esta fluctuación, particularmente a los incrementos en la temperatura del mar alrededor de la colonia que afectan la productividad en el océano. Al igual que las aves marinas de otras regiones, el bobo de patas azules responde a las condiciones de escasez de alimento u otros cambios asociados a ENSO, no sólo cancelando o retrasando su reproducción, sino también produciendo menos huevos y crías. A pesar de estos ajustes, un número menor de huevos logran eclosionar y las crías crecen lentamente y sufren una alta mortalidad cuando predominan condiciones de El Niño en la época reproductiva. Esto último sugiere que los impactos de ENSO en la reproducción de estas aves no son mediados exclusivamente por reducciones en la productividad marina y la disponibilidad de presas. Una

explicación alternativa, pero no mutuamente excluyente, podría ser que estas aves tengan una capacidad limitada para ajustar sus patrones de alimentación y aprovisionamiento en respuesta a los cambios asociados a ENSO y, que en general, el retraso en el crecimiento afecta la supervivencia de las crías. Sugiero poner a prueba estas dos hipótesis en estudios futuros.

Aunque las condiciones asociadas a ENSO se relacionan con retrasos en el crecimiento y una mayor mortalidad de crías antes del emplumado, algunas crías parecen compensar el déficit inicial en su crecimiento y experimentar otros ajustes durante su desarrollo que les permiten sobrevivir a estas condiciones y mitigar los impactos posteriores en su adecuación, al menos durante los 10 posteriores a su nacimiento. A través de estos ajustes, las crías adoptan una estrategia de historia de vida alternativa que involucra un inicio temprano de la vida reproductiva y un número reducido de intentos de reproducción espaciados a lo largo de varios años. Esta estrategia les permite anidar temprano cada temporada y evitar reducciones en su longevidad y su éxito reproductivo anual y total en los 10 años que siguen a su nacimiento. El beneficio de esta estrategia quizás estriba en la capacidad de estas aves para iniciar la reproducción en una mejor condición nutricional cuando sus intentos reproductivos son más espaciados entre sí por evitar reproducirse en algunas temporadas. Sin embargo, los costos de este crecimiento compensatorio y de dicha estrategia podrían emerger después de los 10 años de edad, cuando ambos sexos comienzan a experimentar un decaimiento en su reproducción por un efecto de senescencia. Los costos, y por lo tanto el valor adaptativo global de esta estrategia, merecen ser examinados en estudios posteriores donde se siga a los individuos hasta el final de sus vidas y donde se investigue si esta respuesta ante las fluctuaciones en el clima puede ser heredable genéticamente.

Los resultados de este estudio demuestran también por primera vez que la capacidad para mitigar los impactos en adecuación de haber experimentado condiciones asociadas a ENSO en la vida temprana depende del sexo de los individuos y de la etapa del desarrollo cuando estos enfrentan dicha perturbación. Además, es el primero en aportar evidencia de que las variaciones en el clima que las madres experimentan durante su desarrollo temprano pueden influir en diferentes atributos de historia de vida de la siguiente generación, tanto de las hijas como de los hijos. Estos efectos transgeneracionales favorecen más la adecuación de las hijas que de los hijos, pero en general sugieren que las madres y las abuelas en cierta medida amortiguan los impactos de ENSO en el desarrollo de su prole. Las causas de estos efectos transgeneracionales en

ambos sexos y sus consecuencias en la evolución de las historias de vida merecen ser examinados en estudios posteriores.

Los efectos de ENSO en el desarrollo y la reproducción del bobo de patas azules en el Pacífico tropical oriental podrían ser mediados, al menos parcialmente, por variaciones en la composición de la dieta y el tamaño de las presas. Estas variaciones en la dieta reflejan la alternancia en las abundancias relativas de las presas principales de estas aves, anchovetas y arenques, la cual es mediada por ENSO. Esta sensibilidad a los cambios en las abundancias relativas de estos peces, los cuales son de gran importancia comercial en el Pacífico tropical oriental, podría hacer del bobo de patas azules un indicador confiable de los recursos pesqueros y de los cambios asociados a ENSO en la región.

Literatura citada

- Ancona S., Sánchez-Colón S., Rodríguez C. y Drummond H. (2011). El Niño in the Warm Tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. *Journal of Animal Ecology*, 80, 799-808.
- Ancona S., Calixto-Albarrán I. y Drummond H. (2012). Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, *Sula neboxii*, in the warm eastern tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. En prensa. doi: 10.3354/meps09851
- Ancona, S. y Drummond, H. Life history plasticity of a tropical seabird in response to El Niño anomalies during early life. En revisión.
- Anderson D.J. (1989). Differential responses of boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986-87 El Niño Southern Oscillation event. *Marine Ecology Progress Series*, 52, 209-216.
- Ariyawansa S. (2000). The evaluation of functional properties of fish meal. Fisheries training program, Reykjavik, Iceland, The United Nations University, pp 25.
- Ballance L.T., Pitman R.L. y Fiedler P.C. (2006). Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress In Oceanography*, 69, 360-390.
- Bateson P., Barker D., Clutton-Brock T., Deb D., D'Udine B., Foley R.A., Gluckman P., Godfrey K., Kirkwood T., Lahr M.M., McNamara J., Metcalfe N.B., Monaghan P., Spencer H.G. y Sultan S.E. (2004). Developmental plasticity and human health. *Nature*, 430, 419-421.
- Beamonte-Barrientos R., Velando A., Drummond H. y Torres R. (2010). Senescence of Maternal Effects: Aging Influences Egg Quality and Rearing Capacities of a Long-Lived Bird. *The American Naturalist*, 175, 469-480.
- Beckerman A., Benton T.G., Ranta E., Kaitala V. y Lundberg P. (2002). Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 263-269.
- Boersma P.D. (1998). Population trends of the Galapagos penguin: Impacts of El Niño and La Niña. *Condor*, 100, 245-253.
- Bókony V., Lendvai Ádám Z., Liker A., Angelier F., Wingfield John C. y Chastel O. (2009). Stress Response and the Value of Reproduction: Are Birds Prudent Parents? *The American Naturalist*, 173, 589-598.
- Brakefield P.M., Gems D., Cowen T., Christensen K., Grubeck-Loebenstein B., Keller L., Oeppen J., Rodriguez-Pena A., Stazi M.A., Tatar M. y Westendorp R.G.J. (2005). What are the effects of maternal and pre-adult environments on ageing in humans, and are there lessons from animal models? *Mechanisms of Ageing and Development*, 126, 431-438.
- Browne T., Lalas C., Mattern T. y Van Heezik Y. (2011). Chick starvation in yellow-eyed penguins: Evidence for poor diet quality and selective provisioning of chicks from conventional diet analysis and stable isotopes. *Austral Ecology*, 36, 99-108.
- Cairns D.K. (1987). Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biological Oceanography*, 5, 261-271.
- Castillo-Guerrero J. y Mellink E. (2011). Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the Blue-footed Booby: maximizing chick rearing in a variable environment? *Journal of Ornithology*, 152, 269-277.
- Caviedes C.N. (2001). El Niño In History: Storming through the Ages. University Press of Florida. USA. pp. 1-59.
- Cury P.M., Boyd I.L., Bonhommeau S., Anker-Nilssen T., Crawford R.J.M., Furness R.W., Mills J.A., Murphy E.J., Österblom H., Paleczny M., Piatt J.F., Roux J.-P., Shannon L. y Sydeman W.J. (2011). Global Seabird Response to Forage Fish Depletion—One-Third for the Birds. *Science*, 334, 1703-1706.

- Descamps S., Boutin S., Berteaux D., McAdam A.G. y Gaillard J.-M. (2008). Cohort effects in red squirrels: the influence of density, food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 77, 305-314.
- Devney C.A., Caley M.J. y Congdon B.C. (2010). Plasticity of Noddy Parents and Offspring to Sea-Surface Temperature Anomalies. *PLoS ONE*, 5, e11891.
- Didrikas T. (2005) Distribution and activity of pelagic fish, acoustic studies in the Baltic Sea. PhD Dissertation, University of Stockholm, Stockholm
- Doney S.C. (2006). Oceanography: Plankton in a warmer world. *Nature*, 444, 695-696.
- Furness R.W. (1996). A review of seabird responses to natural and fisheries-induced changes in food supply. In: Greenstreet SPR, Tasker ML (eds) Aquatic predators and their prey. Fishing News Books, Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, pp. 166-173.
- Gemmill D. 2005. Climate Resources for Field Ornithologists: What Is Climate, What Do We Know and Why Should You Care? USDA Forest General Technical Report, PSW-GTR-191, 1110–1114. Berkeley, CA: United States Department of Agriculture.
- Gienapp P., Teplitsky C., Alho J.S., Mills J.A. y Merilä J. (2008). Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular Ecology*, 17, 167-178.
- Grémillet D., Pichegru L., Kuntz G., Woakes A.G., Wilkinson S., Crawford R.J.M. y Ryan P.G. (2008). A junk-food hypothesis for gannets feeding on fishery waste. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 1149-1156.
- Ishikawa K. y Watanuki Y. (2002). Sex and individual differences in foraging behavior of Japanese cormorants in years of different prey availability. *Journal of Ethology*, 20, 49-54.
- Jacob-Cervantes M.L., Valdez-Ornelas M.A., Gastelum-Villareal R.E., López-Nuño I., Valdez-Ledón P. (2005). Desarrollo de la pesquería de pelágicos menores en el sur del Golfo de California durante 2004. Informe de Investigación (documento interno), CRIP- Mazatlán, INAPESCA, SAGARPA, pp. 24.
- Lewis S., Elston D.A., Daunt F., Cheney B. y Thompson P.M. (2009). Effects of extrinsic and intrinsic factors on breeding success in a long lived seabird. *Oikos*, 118, 521-528.
- Lewis S., Nussey D.H., Wood A.G., Croxall J.P. y Phillips R.A. (2012). Intrinsic determinants of a population trend in timing of breeding in the wandering albatross. *Oikos*, no-no.
- Lindström J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 343-348.
- Lummaa V. y Clutton-Brock T. (2002). Early development, survival and reproduction in humans. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 141-147.
- Meraz J., Ancona S., Rodríguez C. y Drummond H. Reproduction of the blue-footed booby predicts commercial fish abundance in the eastern tropical Pacific. *Journal of Avian Biology*. En revisión.
- Metcalf N.B. y Monaghan P. (2001). Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 254-260.
- Metcalf N.B. y Monaghan P. (2003). Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Experimental Gerontology*, 38, 935-940.
- Monaghan P. (2008). Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 1635-1645.
- Mousseau T.A. y Fox C.W. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 403-407.

- Nussey D.H., Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Pemberton J. y Kruuk L.E.B. (2005a). Constraints on plastic responses to climate variation in red deer. *Biology Letters*, 1, 457-460.
- Nussey D.H., Kruuk L.E.B., Morris A. y Clutton-Brock T.H. (2007). Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology*, 17, R1000-R1001.
- Nussey D.H., Postma E., Gienapp P. y Visser M.E. (2005b). Selection on Heritable Phenotypic Plasticity in a Wild Bird Population. *Science*, 310, 304-306.
- Oro D., Torres R., Rodríguez C. y Drummond H. (2010). Climatic influence on demographic parameters of a tropical seabird varies with age and sex. *Ecology*, 91, 1205-1214.
- Österblom H., Olsson O., Blenckner T. y Furness R.W. (2008). Junk-food in marine ecosystems. *Oikos*, 117, 967-977.
- Ottersen G., Planque B., Belgrano A., Post E., Reid P. y Stenseth N. (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, 128, 1-14.
- Petitgas P., Beillois P., Massé J. y Grellier P (2004) On the importance of adults in maintaining population habitat occupation of recruits as deduced from observed schooling behaviour of age-0 anchovy in the bay of Biscay. ICES CM 2004/J:13.
- Porter W.P., Budaraju S., Stewart W.E. y Ramankutty N. (2000). Calculating Climate Effects on Birds and Mammals: Impacts on Biodiversity, Conservation, Population Parameters, and Global Community Structure. *American Zoologist*, 40, 597-630.
- Quillfeldt P., J. Strange I. y F. Masello J. (2007). Sea surface temperatures and behavioural buffering capacity in thin-billed prions *Pachyptila belcheri*: breeding success, provisioning and chick begging. *Journal of Avian Biology*, 38, 298-308.
- Réale D., McAdam A.G., Boutin S. y Berteaux D. (2003). Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 591-596.
- Schreiber E.A. (2002). Climate and Weather Effects on Seabirds In: *Biology of marine birds* (eds E.A. Schreiber y J. Burger), CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 179-216.
- Schreiber R.W. y Schreiber E.A. (1984). Central Pacific Seabirds and the El Niño Southern Oscillation: 1982 to 1983 Perspectives. *Science*, 225, 713-716.
- Sidwell V.D. (1981). Chemical and nutritional composition of finfishes, whales, crustaceans, mollusk, and their products, NOAA Tech Memo NMFS F/SEC-11.
- Skinner M.K., Manikkam M. y Guerrero-Bosagna C. (2010). Epigenetic transgenerational actions of environmental factors in disease etiology. *Trends in Endocrinology and Metabolism*, 21, 214-222.
- Sorensen M.C., Hipfner J.M., Kyser T.K. y Norris D.R. (2009). Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 78, 460-467.
- Stenseth N.C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J.W., Chan K.-S. y Lima M. (2002). Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science*, 297, 1292-1296.
- Surman C.A. y Nicholson L.W. (2009). The good, the bad and the ugly: ENSO-driven oceanographic variability and its influence on seabird diet and reproductive performance at the Houtman Abrolhos, eastern Indian Ocean. *Marine Ornithology*, 37, 129-138.
- Sydeman W., Thompson S. y Kitaysky A. (2012). Seabirds and climate change: roadmap for the future. *Marine Ecology Progress Series*, 454, 107-117.

- Sydeman W.J., Hester M.M., Thayer J.A., Gress F., Martin P. y Buffa J. (2001). Climate change, reproductive performance and diet composition of marine birds in the southern California Current system, 1969–1997. *Progress In Oceanography*, 49, 309-329.
- Taylor S.A., Maclagan L., Anderson D.J. y Friesen V.L. (2011). Could specialization to cold-water upwelling systems influence gene flow and population differentiation in marine organisms? A case study using the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Journal of Biogeography*, 38, 883-893.
- Thompson P.M. y Ollason J.C. (2001). Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature*, 413, 417-420.
- Timmermann A., Oberhuber J., Bacher A., Esch M., Latif M. y Roeckner E. (1999). Increased El Nino frequency in a climate model forced by future greenhouse warming. *Nature*, 398, 694-697.
- Tirelli V., Borme D., Tulli F., Cigar M., Fonda Umani S. y Brandt S.B. (2006). Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Adriatic Sea. *Journal of Fish Biology*, 68, 982-989.
- Torres R. y Drummond H. (1999). Variably male-biased sex ratio in a marine bird with females larger than males. *Oecologia*, 118, 16-22.
- Tøttrup A.P., Thorup K., Rainio K., Yosef R., Lehikoinen E. y Rahbek C. (2008). Avian migrants adjust migration in response to environmental conditions en route. *Biology Letters*, 4, 685-688.
- Velando A., Drummond H. y Torres R. (2006). Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1443-1448.
- Velando A., Drummond H. y Torres R. (2010). Senescing sexual ornaments recover after a sabbatical. *Biology Letters*, 6, 194-196.
- Visser M.E. (2008). Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 649-659.
- Walther G., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T., Fromentin J., Guldberg O. y Bairlein F. (2002). Ecological responses to recent climate change. In, pp. 389-395.
- Weimerskirch H. (1992). Reproductive effort in long-lived birds: Age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the wandering albatross *Oikos*, 64, 464-473.
- Weimerskirch H. (2007). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54, 211-223.
- Weimerskirch H., Shaffer S., Tremblay Y., Costa D., Gadenne H., Kato A., Ropert-Coudert Y., Sato K. y Aurioules D. (2009). Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 267-278.
- Zavalaga C.B., Benvenuti S., Dall'Antonia L. y Emslie S.D. (2007). Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series*, 336, 291-303.