



**UNIVERSIDAD VERACRUZANA**

---

---

**INSTITUTO DE CIENCIAS MARINAS Y PESQUERÍAS  
MAESTRÍA EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS**

**Estrategias reproductivas individuales de la Gaviota Ploma (*Larus  
heermanni*) en Isla Rasa, Golfo de California**

**TESIS**

**QUE PRESENTA:**

**Biól. Gabriela Jacqueline De la Cruz Pino**

**DIRECTORA:**

**Dra. María Enriqueta Velarde González**



Universidad Veracruzana  
Dirección General de Investigaciones  
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías

**BIOL.GABRIELA JACQUELINE DE LA CRUZ PINO  
ESTUDIANTE DELA MAESTRIA EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS  
UNIVERSIDAD VERACRUZANA  
P R E S E N T E.**

**INSTITUTO DE  
CIENCIAS  
MARINAS Y  
PESQUERÍAS,  
U.V.**

Calle Hidalgo No.  
617  
Colonia Río Jamapa,  
C P 94290,  
Boca del Río,  
Veracruz,  
México

**Teléfonos**  
(229) 956 70 70  
956 72 27

**COORDINACION  
DE POSGRADO EN  
ECOLOGIA Y  
PESQUERIAS, U.V.**

Mar Mediterráneo  
No. 314  
Fracc. Costa Verde  
CP 94294  
Boca del Río,  
Veracruz,  
México

**Teléfono**  
(229) 202 28 28

Habiendo sido debidamente revisado y aceptado el trabajo escrito de su tesis denominada "Estrategias reproductivas individuales de la Gaviota Ploma (*Larus heermanni*) en Isla Rasa, Golfo de California" y habiendo conseguido los votos necesarios por parte de su jurado coincidiendo en cuanto a que tanto el contenido, como el formato de este trabajo es satisfactorio como prueba escrita para sustentar su examen final de posgrado de MAESTRIA EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS se le autoriza a usted presentar la versión electrónica final de su trabajo.

Sin otro particular, me es grato reiterarle la seguridad de mi más distinguida consideración.

ATENTAMENTE

"LIS DE VERACRUZ: ARTE, CIENCIA, LUZ"  
Boca del Río, Ver. Noviembre 11 del 2020

**Dr. Javier Bello Pineda  
Director  
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías  
Universidad Veracruzana**

INSTITUTO DE  
CIENCIAS MARINAS  
Y PESQUERIAS  
BOCA DEL RIO, VER.



UNIVERSIDAD VERACRUZANA

COORDINACIÓN DEL  
POSGRADO EN  
ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS

## **Dedicatoria**

*A mis padres, Javier De la Cruz García y Mábel Catalina Pino Morales por todo su amor, comprensión y apoyo. Los amo.*

*A Chubi, mi pedacito de cielo, y a mis demás hermanos; Marisol, Martha, Lupe, Kati, Javi y Marbella. Ustedes son la ayuda de mi vida y les amo enteramente.*

*A mi compañero y amor, Leonardo. Te agradezco tanto.*

## **Agradecimientos**

A mi directora, Enriqueta Velarde, quien hizo posible esta investigación compartiéndome sus conocimientos, críticas, amistad y confianza. Infinitas gracias por darme la oportunidad de vivir tantas aventuras marinas.

A mi comité tutorial; Dr. Mark Marín Hernández y Dr. Ernesto Ruelas Inzunza, por todas sus aportaciones, tiempo y consejos que ayudaron a pulir este estudio.

Al Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP) de la Universidad Veracruzana por recibirme, apoyarme y contribuir a mi formación como profesionista.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de Maestría.

Los permisos para el trabajo de campo y anillamiento de las aves fueron otorgados por la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Secretaría de Gobernación y el U.S. Fish and Wildlife Service.

Durante las temporadas de campo las siguientes instituciones aportaron apoyo logístico al proyecto: Secretaría de Marina Armada de México, Oficinas regionales de CONANP Baja California y Sonora, Pronatura Noreste, A. C., Decenas de estudiantes apoyaron en las actividades de anillamiento de los polluelos. Por el apoyo en el transporte marino local y trabajo de campo también se agradece a Jesús Cárdenas Pantoja y José Arce Smith “El Güero”.

El apoyo económico al proyecto fue aportado por el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, Lindblad Expeditions/National Geographic y Packard Foundation durante los últimos 15 años. En diversos años o años anteriores el trabajo de campo también recibió apoyo de: CONACYT, CONABIO, PROMEP, UC-MEXUS, San Diego Natural History Museum (SDNHM), National Geographic Buffet Award, The Nature Conservancy International, Conservation International, WWF-US y México, Comunidad y Biodiversidad, A.C., Unidos para la Conservación, Programa Volkswagen PAP, The Living Desert, San Francisco State University, Baja Expeditions, CEMEX, Friends of Pronatura y Friends of the Sonoran Desert, y donadores individuales, particularmente Sue Adams, Ruth Applegarth y una donante anónima a través del SDNHM. A Terra Peninsular, A.C. y Conservación del Territorio Insular Mexicano, A.C. se agradece la administración de los fondos.

A quienes dieron apoyo extra en este trabajo, principalmente al Dr. Exequiel Ezcurra y al M. en C. Osvaldo Gutiérrez por sus valiosas aportaciones.

A mis amigos y familiares, por todo el amor y apoyo que me dan durante estas travesías.

## Contenido

1. RESUMEN .....	7
2. INTRODUCCIÓN.....	9
3. ANTECEDENTES .....	15
<b>3.1 Aspectos histórico-demográficos de la Gaviota Ploma en Isla Rasa</b> .....	18
4. HIPÓTESIS .....	19
5. OBJETIVOS.....	20
<b>5.1 Objetivo general</b> .....	20
<b>5.2 Objetivos particulares</b> .....	20
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	21
<b>6.1 Área de estudio</b> .....	21
<b>6.2 Descripción de la especie</b> .....	23
<b>6.3 Obtención de datos</b> .....	24
6.3.1 Anillado y monitoreo de individuos.....	24
6.3.2 Variables reproductivas.....	27
6.3.3 Temperatura superficial del mar .....	27
<b>6.4 Análisis de datos</b> .....	28
6.4.1 Efecto de la temperatura superficial del mar en la reproducción.....	28
6.4.2 Clasificación de las hembras de acuerdo a su estrategia reproductiva.....	28
6.4.3 Estimación de huevos y polluelos .....	29
6.4.4 Diferencias entre estrategias reproductivas.....	30
7. RESULTADOS .....	30
<b>7.1 Efecto de la temperatura superficial del mar en la reproducción</b> .....	30

<b>7.2 Clasificación de las hembras de acuerdo a su estrategia reproductiva y estimación de huevos y polluelos.....</b>	<b>33</b>
<b>7.3 Diferencias entre estrategias reproductivas .....</b>	<b>35</b>
<b>8. DISCUSIÓN.....</b>	<b>36</b>
<b>8.1 Efecto de la temperatura superficial del mar en la reproducción.....</b>	<b>37</b>
8.1.1 Huevos puestos.....	37
8.1.2 Polluelos sobrevivientes .....	38
8.1.3 Éxito reproductivo.....	39
<b>8.2 Clasificación de las hembras de acuerdo a su estrategia reproductiva .....</b>	<b>40</b>
<b>8.3 Diferencias entre estrategias reproductivas .....</b>	<b>41</b>
<b>9. CONCLUSIONES.....</b>	<b>43</b>
<b>10. RECOMENDACIONES .....</b>	<b>45</b>
<b>11. LITERATURA CITADA.....</b>	<b>45</b>

## 1. RESUMEN

En especies longevas, con maduración sexual tardía, alta sobrevivencia de adultos y producción de pocas crías por evento reproductivo como las aves marinas, la disponibilidad de alimento, edad y longevidad, son variables de gran importancia para entender su desempeño reproductivo. En Isla Rasa, Golfo de California, anida el 95% de la población mundial de la Gaviota Ploma (*Larus heermanni*). Esta población ha demostrado estrategias reproductivas como evitar la anidación cuando existen condiciones de alimento desfavorables, maduración sexual tardía, baja tasa reproductiva y longevidad alta. Las anomalías positivas de temperatura superficial del mar (TSM) y la presión pesquera tienen efectos en el rendimiento reproductivo a corto plazo. Sin embargo, sus efectos en la reproducción aún no se habían caracterizado individualmente. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la longevidad y la TSM en años normales y anómalos en el número total de huevos y polluelos producidos por hembras a lo largo de su vida. Se analizaron los huevos puestos, polluelos sobrevivientes y longevidad de 39 hembras anilladas como volantonas entre 1984–1993, y recapturadas en años subsecuentes a su maduración sexual hasta 2013. Se identificaron dos tipos de estrategias: hembras que siempre pusieron huevos y generalmente criaron polluelos en años anómalos (audaces) y hembras que generalmente pusieron huevos pero no criaron polluelos en años anómalos (conservadoras). Se construyeron modelos lineales mixtos generalizados para estimar datos reproductivos que no se obtuvieron en campo, desde los cuatro años de edad (edad de madurez sexual) hasta la edad máxima registrada (longevidad) de cada hembra. Los resultados demuestran una relación inversa entre la TSM y el número de huevos puestos, número de polluelos sobrevivientes y éxito reproductivo. Las hembras audaces son la estrategia menos común y a través de modelos lineales se observó que ponen significativamente menos huevos y son menos longevas que las hembras conservadoras, pero, no hubo diferencia significativa en el número total de polluelos sobrevivientes. La mayoría de las hembras adoptan la estrategia reproductiva conservadora en la cual se prioriza la mayor sobrevivencia de las adultas, pues el esfuerzo reproductivo es menor en años con poco alimento. Sin embargo, ambas estrategias reproductivas coexisten y son exitosas resultando en un equilibrio poblacional frente a anomalías ambientales. Si los años anómalos se vuelven más frecuentes en el futuro, como parece estar sucediendo, las hembras audaces pudieran tener una ventaja selectiva sobre las conservadoras.

**Palabras clave:** esfuerzo reproductivo, éxito reproductivo, *Larus heermanni*, longevidad, temperatura superficial del mar.

## ABSTRACT

In long lived species, with delayed sexual maturation, high adult's survival, and low reproductive rate such as seabirds, food availability, food availability, age and longevity are important variables to understand their reproductive performance. Isla Rasa, Gulf of California, is the nesting site of 95% of the world's Heermann's Gull (*Larus heermanni*) population. This population has demonstrated reproductive strategies such as avoid breeding when unfavorable feeding conditions exist, late sexual maturation, low reproductive rate, and high longevity. Sea surface temperature (SST) positive anomalies and fisheries pressure close to the nesting colony have short-term effects during the nesting season. However, the effects in breeding females have not yet been characterized individually. The main objective of this study was to evaluate the effect of longevity and SST in normal and anomalous years on the total number of eggs laid and surviving chicks by females throughout its life. The total number of eggs laid, surviving chicks, and longevity of 39 females, banded as fledglings, between 1984–1993, and recaptured in subsequent years to their sexual maturation, until 2013, were analyzed. Two types of strategies were identified: females that always laid eggs and generally raised chicks in some anomalous years (bold females), and females that generally, do laid eggs but don't raised chicks in anomalous years (conservative females). Generalized mixed linear models were constructed to estimate the reproductive data that were not obtained in the field, from four years of age (age of sexual maturity) to the maximum age recorded (longevity) of each female. The results show an inverse relationship between SST and number of eggs laid, surviving chicks and reproductive success. Bold females are the less common strategy, and linear models show that bold females lay significantly less eggs and are shorter-lived than the conservative ones, but, no significant differences were found in the total number of surviving chicks. The majority of the females present the conservative reproductive strategy in which the survival of the adults is prioritized, since the reproductive effort is less in years with low food. However, both reproductive strategies coexist and are successful resulting in a population balance against environmental anomalies. If the anomalous years become more frequent in the future, as it seems to be happening, the bold females could have a selective advantage over the conservative ones.

**Key words:** reproductive effort, reproductive success, *Larus heermanni*, longevity, sea surface temperature.

## 2. INTRODUCCIÓN

Estudiar los organismos vivos y su estilo de vida han sido temas de gran interés para las ciencias biológicas (Griesser *et al.*, 2017). En su centro está la teoría de la evolución y la selección natural, que se basa en el concepto de adecuación; es decir, la habilidad de cada organismo de contribuir para las generaciones siguientes con descendencia que alcance la edad reproductiva y sea fértil (Darwin, 1859). Este concepto lo denomina Spencer (1866) como “sobrevivencia del más apto”.

Con esta teoría, se explica la diversidad de vida, es decir, que entre los organismos se da una variación natural de adaptaciones, estrategias y rasgos sobre la cual actuará la selección natural (Darwin, 1859; Losos, 2014). Por tanto, entender que existe dicha variación es crítico para comprender la evolución de los organismos, tanto en sus características anatómicas y fisiológicas, como en las estrategias reproductivas y estrategias de historias de vida (Roff, 1992).

Las estrategias de historia de vida de un organismo se definen como el complejo de tácticas y variables que determinan su relación con el entorno y contribuyen a su propagación para el mantenimiento de las poblaciones (Roff, 1992; Roff, 1993; Mourocq, 2017). Dichas estrategias dependen de la estructura genética y fenotípica que varía conforme a la edad, tamaño, sexo y estado de desarrollo del organismo, y tiene influencia en eventos y características como la edad a la independencia, edad a la maduración sexual, número de crías producidas, inversión parental, longevidad, edad de senescencia y muerte (Williams, 1966; Lack, 1968; Roff, 1992; Weimerskirch, 2001; Reznick, 2014).

La teoría de estrategias de historias de vida está fundamentada en el principio de asignación o distribución balanceada de energía y recursos, que podríamos llamar principio de compensación. En este principio, un aumento de la energía o recursos invertidos en un proceso puede resultar en la disminución de energía o recursos dedicados a otro (Williams, 1966; Lescroël *et al.*, 2009). Dicha teoría busca explicar cómo la historia de vida de los organismos es moldeada por la selección natural (Darwin, 1859; Roff, 1992; Stearns, 1992), es decir, cómo es que el organismo es capaz de maximizar u optimizar su adecuación, asignando recursos a una serie de demandas diferentes a lo largo de su vida (Williams, 1966; Stearns, 1977).

Sin compensaciones ni restricciones de energía y recursos, la selección natural favorecería organismos inmortales que comienzan a reproducirse al nacer y producen un número infinito de descendientes de buena calidad (Darwin, 1859; Roff, 1992). Sin embargo, en la realidad existe una cantidad finita de recursos y energía que se distribuyen en diversas funciones como el crecimiento, reproducción, supervivencia y longevidad (este último comúnmente usado como aproximación a la máxima sobrevivencia en adultos) (Williams, 1957; Mourocq, 2017).

Dado que la reproducción es la función más importante en la adecuación de los individuos, todo gasto de energía o recursos que se asignen a ella se ha llamado “costo de la reproducción” (Williams, 1966). Algunos ejemplos son: la producción de prole, defensa, cortejo, alimentación y cuidado de crías (Velarde, 1989; Stearns, 1992). Para ello, diferentes especies han desarrollado las llamadas estrategias reproductivas, que se definen como el conjunto de tácticas para maximizar la adecuación. Por ejemplo, existen especies que en un solo evento reproductivo generan miles de huevecillos, después de lo cual mueren (estrategia reproductiva semélpara), así como especies que producen una o pocas crías por evento reproductivo y lo hacen de manera repetida durante un periodo de varios años o décadas (estrategia iterópara) también conocida como la teoría de la selección r/K (MacArthur y Wilson, 1967; Roff, 1992; Mourocq, 2017).

Los costos de la reproducción (o compensaciones) conectan los rasgos propios de las historias de vida (Roff, 1992; Stearns, 1992), como por ejemplo la reproducción y la sobrevivencia, donde actúan las estrategias reproductivas; esto se refiere a que los organismos asignan energía y recursos y pueden generar un costo (aumento-disminución) en la reproducción futura y la sobrevivencia adulta (Williams, 1966).

Cada individuo tiene un valor reproductivo, que se refiere a la cantidad media del éxito reproductivo futuro (por ejemplo, número de polluelos sobrevivientes a edad de volar por huevo puesto) para individuos de cierta edad y sexo en la población (Fisher, 1930; Williams, 1966) y donde la selección favorece a los individuos que producen más crías sobrevivientes a la edad reproductiva (Mourocq, 2017) que contribuyen de manera importante al valor reproductivo total de la población (Curio, 1983; Cam y Monnat, 2000; Sæther *et al.*, 2013).

En especies de vida larga como las aves marinas, las compensaciones y estrategias reproductivas pueden referirse a la capacidad para poner nidadas de tamaño pequeño y mantener el éxito reproductivo constante durante su vida (Ashmole, 1971; Ancona y Drummond, 2013). Para este grupo de aves, intervienen factores importantes como la disponibilidad de alimento suficiente para la reproducción (Anderson *et al.*, 1989), el cual puede variar debido a anomalías ambientales (Ainley *et al.*, 1995; Velarde *et al.*, 2015b), que son fenómenos de escala global o local donde las temperaturas del océano, la atmósfera, las corrientes oceánicas y la precipitación se alteran (Hoefler, 2000; Lara-Lara *et al.*, 2008).

En ecosistemas marinos, la entrada y salida de energía solar, la energía de mezcla de aguas superficiales, las surgencias de nutrientes de fondo y la concentración de oxígeno disuelto en superficie fomentan la productividad primaria marina (PPM). La PPM propicia las condiciones adecuadas para organismos fotosintéticos (fitoplacton) y, posteriormente, alimento para zooplancton (Hoefler, 2000; Robayo, 2015). Éstos a su vez son consumidos por especies de tamaños mayores y que se alimentan por filtración, como los peces pelágicos menores (sardinas, anchovetas, etc., Manrique, 2000), que generan, a su vez, alimento para los niveles más altos de la cadena trófica como peces pelágicos mayores, tortugas, mamíferos y aves marinas (Vieyra *et al.*, 2009; Pacheco *et al.*, 2001; Catry *et al.*, 2013; Velarde *et al.*, 2015b).

Sin embargo, existen fenómenos climáticos que afectan las condiciones normales del flujo de energía y de las cadenas tróficas. Por ejemplo, El Niño Oscilación del Sur (ENOS) es uno de los fenómenos que más afectan el clima en escalas interanuales en todo el mundo debido a las interacciones entre atmósfera, océano y ambiente. En el fenómeno se identifican cuatro fases: la fase neutra, la fase cálida (conocida como El Niño), la fase fría (conocida como La Niña) y la fase de transición (Quinn y Neal, 1992; Magaña *et al.*, 2001; Tereshchenko *et al.*, 2001).

En condiciones normales en el Pacífico oriental, existe una presión atmosférica alta con disminución del nivel del mar donde los vientos alisios arrastran las aguas superficiales hacia el oeste, alejándolas de la costa y creando una sustitución de aguas frías ricas en nutrientes que van desde el fondo a la superficie. Esto ocurre principalmente a lo largo de las costas occidentales de los continentes, afectando, por ejemplo, la Corriente de California, de Humboldt y de Benguela (Carr, 2002; Hernández *et al.*, 2004).

La fase cálida o de El Niño se caracteriza por una disminución en la fuerza de los vientos alisios tropicales. Tal disminución cambia la corriente oceánica superficial, que en condiciones normales va de este a oeste a lo largo del ecuador, creando una acumulación de agua caliente, es decir, la termoclina se vuelve más profunda en el Pacífico oriental y elevada en el Pacífico occidental. Esto genera un aumento de la evaporación de agua hacia la atmósfera, lo que se traduce en mayor intensidad de lluvias en zonas como Perú y sequías en Australia e Indonesia (Camacho-Mondragón, 2009; Jiménez, 2015). Asimismo, el cambio de régimen de vientos y presión atmosférica generan estratificación de la columna de agua y aumento en la temperatura superficial del mar (TSM) de alrededor de 1°C por encima del registro medio histórico, lo que disminuye las surgencias y la PPM (Escalante *et al.*, 2013).

A pesar de que se desconocen muchos detalles de las causas que gobiernan el patrón y frecuencia de ENOS, existe una relación directa en la cadena trófica desde los niveles más bajos hasta los niveles superiores, creando un efecto cascada de impactos significativos en todo el ecosistema (Magaña *et al.*, 2001; Catry *et al.*, 2013). Las especies de peces pelágicos menores e invertebrados cambian los patrones de distribución y reproducción en búsqueda de condiciones más óptimas, disminuyendo la disponibilidad de este recurso alimenticio para los niveles más altos como peces pelágicos mayores, tortugas, mamíferos y aves marinas (Viera *et al.*, 2009; Pacheco *et al.*, 2001; Catry *et al.*, 2013; Velarde *et al.*, 2015b). Como consecuencia, ENOS provoca fracasos reproductivos y mortalidad masiva en los diversos niveles de consumidores, así como impactos negativos en las pesquerías (Álvarez *et al.*, 2001; Jiménez, 2015).

Toda esta serie de fenómenos rompen los procesos normales de flujo de materia y energía y pueden ser evidentes a corto plazo (Ancona *et al.*, 2011) o suceder a la inversa cuando las anomalías son negativas, también conocidas como eventos La Niña, en donde la presión atmosférica del Pacífico oriental incrementa, el nivel del mar y la TSM disminuyen y se generan intensas surgencias de aguas ricas en nutrientes (Camacho, 2009; Jiménez, 2015). El fenómeno ENOS se considera la variación interanual más importante dentro del Golfo de California (Soto-Mardones *et al.*, 1998) y puede ocurrir cada tres a siete años (White *et al.*, 2003).

La Región de las Grandes Islas (RGI) dentro del Golfo de California es la zona con TSM más baja, respecto a las zonas norte, centro y boca del Golfo de California (Soto-Mardones *et al.*,

1998), y en donde el efecto de ENOS puede ser menos intenso tanto en los eventos fríos como en los cálidos (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994; Kahru *et al.*, 2004). Se ha observado que en esta región, los cambios de TSM pueden ser intensos a nivel local y ser independientes de los eventos ENOS, lo que da particularidad a esta zona en su productividad local y sus procesos biológicos (Soto-Mardones *et al.*, 1998; Velarde *et al.*, 2015b).

Para llevar a cabo con éxito la reproducción aún bajo las condiciones de la variabilidad climática y los procesos oceanográficos imperantes en el medio que habitan, las especies de aves marinas han desarrollado diversas estrategias reproductivas. Estas consisten en diferencias en el número y tamaño de huevos puestos por evento reproductivo, diferencias en el tiempo de desarrollo embrionario (y por tanto en el tiempo de incubación) y el tiempo de desarrollo de las crías (Schreiber y Burguer, 2001; Barbraud y Weimerskirch, 2005; Catry *et al.*, 2013). Sin embargo, algunas especies no muestran tal plasticidad ante eventos demandantes, lo cual puede ocurrir cuando dependen de una dieta específica (Kowalczyk *et al.*, 2015), cuando no son capaces de ampliar el área de forrajeo (Ainley *et al.*, 1995; Kowalczyk *et al.*, 2015), o cuando tienen un sitio de anidación limitado (Ainley *et al.*, 1995). Esto da por resultado que se generen esfuerzos reproductivos que pueden ser nulos al no resultar en la generación de crías (Anderson, 1989; Ancona y Drummond, 2011; Wingfield *et al.*, 2018).

En Isla Rasa, un área natural protegida (DOF, 1964) situada en la RGI (28° 49' 24'' N y 112° 59' 03'' O), anida alrededor del 95% de la población total mundial de la Gaviota Ploma (Velarde, 1989). Durante la primera descripción detallada de la biología reproductiva de esta población, se demostró la estrecha relación entre la disponibilidad de alimento con el tamaño de nidada (número de huevos puestos) y las tasas de crecimiento en polluelos. Un resultado destacable fue la variación en el tamaño de la nidada de un año al otro, indicando que la especie es, fisiológicamente, capaz de predecir la disponibilidad de alimento y, en consecuencia, modificar el esfuerzo de reproducción como una ventaja adaptativa (Velarde, 1989).

Asimismo, se ha analizado el efecto de la frecuencia de las anomalías positivas de TSM en la dinámica demográfica de la Gaviota Ploma en Isla Rasa. En ésta, se encontraron diferencias significativas en la fecundidad entre años normales y años anómalos, mientras que las tasas de

sobrevivencia de adultos no difirieron entre años normales y anómalos, ni mostraron relación con la cohorte (i.e. generación del año de nacimiento; Velarde y Ezcurra, 2018). En años anómalos, la sobrevivencia en adultos contribuyó en mayor medida que la fecundidad al crecimiento poblacional, mientras que en años normales la reproducción fue el principal factor en contribuir al crecimiento poblacional. Estos hechos demuestran la ventaja de la longevidad en la especie para resistir fallas reproductivas en años con poca disponibilidad de alimento y recuperarse cuando la productividad marina y la abundancia del alimento son altos. Esta alternancia de decisiones reproductivas permitiría a la gaviota ploma conservar su tamaño poblacional de manera indefinida. Sin embargo, la frecuencia de tales anomalías locales de TSM han ido aumentando durante la última década y esto podría llevar a un colapso poblacional, por lo cual es muy importante detallar cuáles son las estrategias y capacidades de adaptación que tiene la especie.

A pesar de la importancia de dichas compensaciones, y el papel que juegan las estrategias reproductivas para comprender cómo la evolución y la selección natural afectan el orden y duración de eventos en la historia de vida de los organismos, ha sido un tema difícil de documentar (Lescröel *et al.*, 2009; Mourocq, 2017). Para esta especie no se han caracterizado las estrategias reproductivas a nivel individual, es decir, la variabilidad en el desempeño reproductivo de cada organismo ya que en trabajos a nivel poblacional no es posible detallarlas (Mills, 1989; Cam y Monnat, 2000; Lescröel *et al.*, 2009; Vindenes y Øystein, 2015).

Por tanto, el principal objetivo es evaluar el efecto de las anomalías positivas locales de TSM en las decisiones reproductivas de las hembras de Gaviota Ploma y esclarecer cómo la interacción de tres variables, (1) el número de huevos puestos, (2) número de polluelos sobrevivientes que se han emancipado del nido y (3) la longevidad adulta, determinan las estrategias de historias de vida de las hembras a nivel individual.

### 3. ANTECEDENTES

En ecología, la selección de rasgos de historia de vida de un organismo para encontrar el equilibrio entre la cantidad y calidad de descendencia e inversión parental se explica con la teoría de la selección  $r/K$  (MacArthur y Wilson, 1967). Un organismo que presenta una estrategia  $r$  se caracteriza por tener de manera general una tasa de fecundidad alta, poca inversión parental por cría, talla reducida, edad de madurez temprana, tiempo de generación corto y poca longevidad (Mourocq, 2017). Por el contrario, los estrategias  $K$  se caracterizan por una fecundidad baja, mayor inversión parental y de recursos por cría, talla mayor, madurez tardía, tiempo más largo de generación y longevidad alta. Sin embargo estas características pueden variar ampliamente entre individuos (Lack, 1968; Furness y Monaghan, 1987), lo que ha llevado a ser estudiado más bien como un punto de vista para el estudio de la historia de vida de los organismos, donde se incorporan algunos principios de las estrategias de historia de vida individual (Stearns, 1992; Roff, 1992; Roff, 1993).

En aves, estos principios fueron propuestos inicialmente por David Lack (1947, 1968). Su idea central consiste en que las respuestas evolutivas a la selección natural maximizan la adecuación individual y se reflejan en variables como el tamaño de nidada y el éxito reproductivo. Bajo esta premisa las tasas reproductivas observadas en una población aumentan de acuerdo a la disponibilidad de los recursos y la habilidad de los padres para adquirirlos.

Lack (1947) argumentó que el tamaño de nidada promedio de una población se ajusta a través de la selección natural y, a su vez, favorece a los padres que crían tantos polluelos como puedan durante su vida, con la finalidad de maximizar el éxito reproductivo individual y tener un balance en la mortalidad adulta para mantener el tamaño poblacional (regulación poblacional denso-dependiente); todo esto de acuerdo a las características de cada especie e individuo y a las condiciones ecológicas experimentadas por ellos (Lack, 1947; Lack, 1968).

En muchas aves marinas, la reproducción sucede en islas oceánicas donde la disponibilidad de alimento para los polluelos se encuentra distribuido en amplias áreas y es variable, así pues, la anidación se desarrolla bajo diversas condiciones que afectan la producción de polluelos, como por ejemplo los depredadores nativos o introducidos a las colonias de anidación (Velarde, 1989),

la perturbación de hábitats de anidación y alimentación (Warheit, 2001), el incremento de la presión pesquera sobre recursos marinos que constituyen el alimento de las aves (Velarde *et al.*, 2013; Velarde *et al.*, 2015a, 2015b) y anomalías ambientales que pueden afectar la abundancia del alimento de las aves (Escalante *et al.*, 2013).

Estas condiciones operan también como factores selectivos y representan importantes retos para diferentes etapas de la historia de vida de las aves marinas, en especial en la reproducción (Schreiber y Burger, 2001; Barbraud y Weimerskirch, 2005; Griesser *et al.*, 2017). Por otro lado conforman una gama de efectos en los individuos, dependiendo de la flexibilidad que tengan para adaptarse conforme a su edad y experiencia (Barbraud y Weimerskirch, 2005), sexo (Ancona y Drummond, 2013), dieta, área de forrajeo (Devney *et al.*, 2010; Kowalczyk *et al.*, 2015), sitios y tipos de anidación (Ainley *et al.*, 1995), entre otros.

Catry y colaboradores (2013) analizaron dicha plasticidad ante variaciones a escala local y regional en tres temporadas de reproducción de seis especies de aves marinas que anidan en Aride Island al Oeste del Océano Índico. El análisis indicó que para la mayoría de las especies hubo un efecto negativo en la condición de los adultos, el crecimiento de polluelos y el éxito de los volantones durante los años con escasez de alimento, en particular para aquellas especies con rasgos poco flexibles en su historia de vida (por ejemplo, aquellas de hábitos de alimentación especializados y crecimiento rápido de polluelos).

Por otro lado, Kowalczyk y colaboradores (2015) realizaron un estudio de tres años en una colonia de Pingüino Azul (*Eudyptula minor*) en la Bahía Port Phillip, Australia, donde se encontró que los adultos invertían en la crianza de un solo polluelo en lugar de dos cuando las condiciones ambientales no eran favorables. Además, aumentaban su área de forrajeo ante los cambios en la distribución de su presa como consecuencia de la variación local de salinidad, temperatura y nutrientes en la bahía. Así, ampliar el área de forrajeo permitió a los individuos reproductivos una mayor diversidad de presas e incluso mayor éxito reproductivo que en condiciones normales, como estrategia para superar el agotamiento de su presa principal.

En 2013, Ancona y Drummond analizaron la historia de vida y comportamiento reproductivo de 11 cohortes de Bobos Patas Azules (*Sula nebouxii*), con relación a las anomalías de TSM en Isla

Isabel en el Océano Pacífico. Las hembras nacidas bajo condiciones cálidas tenían bajo peso al emplumar, reclutaban antes y criaban con menor frecuencia. Sin embargo, no mostraron decrementos en longevidad y éxito reproductivo con respecto a aquellas nacidas en años de condición normal. Así pues, los totales de éxito reproductivo más altos en los siguientes 10 años fueron asociados con una mayor longevidad, lo que evidencia la plasticidad y adaptación de la especie aún bajo condiciones desfavorables.

Muchos estudios han encontrado evidencias de un incremento en el esfuerzo y éxito reproductivos de los individuos después de su primera reproducción (Nelson, 1988; Lescröel *et al.*, 2009). La experiencia, como una probabilidad de incremento en el éxito reproductivo, ha sido analizada como una correlación positiva que se traduce en un desempeño alto para individuos experimentados (i.e., más longevos) (Cam y Monnat, 2000; Schreiber y Burguer, 2001).

Asimismo, las capacidades de un organismo para reproducirse a lo largo de su vida se asocian a la heterogeneidad en la calidad individual, es decir, a las diferencias en el desempeño reproductivo de cada organismo (Mills, 1989; Lescröel *et al.*, 2009; Vindenes y Øystein, 2015).

Con relación a lo anterior, Lescröel y colaboradores (2009) realizaron un análisis con el Pingüino de Adelie (*Pygoscelis adeliae*), en una colonia de la Isla de Ross en la Antártida, donde se evaluó el éxito reproductivo y la calidad reproductiva individual, esta última se calculó como la media por individuo de la diferencia entre el éxito reproductivo observado (0 para no exitosos y 1 para exitosos) y el éxito reproductivo predicho para cada año (entre 0 y 1), usando modelos lineales generalizados. Así mismo se evaluó la experiencia (reproductores con crías exitosas, sin crías exitosas y sin esfuerzo en puesta de huevos) y la sobrevivencia de adultos (medida con marcaje de captura y recaptura), durante un período de 11 años con condiciones ambientales normales y demandantes. Las condiciones demandantes se definieron de acuerdo a la media mensual de concentración de hielo marino (SIC, por sus siglas en inglés) en el área de forrajeo, donde a mayor SIC menor acceso a las presas y mayor esfuerzo de forrajeo, y los valores promediados del Índice de Oscilación Antártica (AAOI, por sus siglas en inglés), donde a mayor AAOI, mayor extensión de la capa de hielo en detrimento a las aves. En este estudio se encontró que la sobrevivencia de individuos adultos fue alta para aquellos que criaron con éxito en comparación con aquellos que no pusieron huevos o no tuvieron polluelos sobrevivientes.

Los adultos con calidad reproductiva promedio tuvieron la sobrevivencia más alta en comparación con adultos de calidad reproductiva muy baja o muy alta, por lo que la calidad reproductiva promedio conformó una estrategia de estabilización y compensación para mantener a la colonia. Las variables ambientales (normales y demandantes) no afectaron la sobrevivencia de los adultos, pero sí el éxito reproductivo, el cual fue menor en años con mayor concentración de la capa de hielo.

### **3.1 Aspectos histórico-demográficos de la Gaviota Ploma en Isla Rasa**

Diversos estudios de la colonia de Gaviota Ploma anidantes en Isla Rasa nos han acercado a conocer la biología reproductiva y el comportamiento poblacional con relación a la variabilidad ambiental y de alimento. En 1989, Velarde realizó una descripción detallada del comportamiento y la biología reproductiva de la población, analizando variables reproductivas como el tamaño de la nidada, la sincronía de nacimientos, el éxito reproductivo, y la sobrevivencia y alimentación de polluelos durante las temporadas de anidación de 1980 y 1981.

Entre los resultados destacables se demostró la alta relación que tiene la disponibilidad de sardina Monterrey (*Sardinops sagax*), uno de los peces pelágicos menores que son alimento principal de esta especie, con la variación en el tamaño de la nidada y tasa de crecimiento de los polluelos de un año al otro. Este hallazgo sugiere que la especie es fisiológicamente capaz de predecir la disponibilidad de alimento y, en consecuencia, modificar el esfuerzo de reproducción como estrategia para lograr un mayor éxito reproductivo. Cuando hay menor cantidad de alimento es preferible dedicar los recursos disponibles a un menor número de crías, estrategia que se traduce en una ventaja adaptativa.

Vieyra y colaboradores, en 2009, analizaron la relación de la Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) de la sardina Monterrey y la anchoveta (*Engraulis mordax*) de la flota pesquera de pelágicos menores del estado de Sonora, con el éxito reproductivo de la gaviota. Utilizando variables como la biomasa de adultos, número de huevos puestos, número de polluelos nacidos y número de polluelos que alcanzan la edad de volar, el estudio de Viera et al. (2009) determinó la estrecha relación entre las anomalías oceanográficas y el éxito reproductivo de la especie debido

al impacto negativo de esas en la disponibilidad de alimento (medida por CPUE), y el efecto negativo en la anidación y crianza de polluelos.

En 2018, Velarde y Ezcurra analizaron el efecto de la frecuencia de las anomalías cálidas de TSM en el declive demográfico de la población de la Gaviota Ploma. Para ello, establecieron un modelo demográfico que analizó el crecimiento poblacional de la especie en temporadas normales y cálidas de anidación (TSM de 2°C por encima del registro histórico medido en los últimos 50 años de anidación), estimando tasas de sobrevivencia, fecundidad y mortalidad para cada una de esas condiciones. Los autores encontraron diferencias significativas en la fecundidad entre años normales y años con TSM elevada, si bien las tasas de sobrevivencia no difirieron entre años normales y anómalos ni mostraron relación con la cohorte. En años normales, la fecundidad contribuyó al crecimiento poblacional en mayor medida que la sobrevivencia, mientras que en años anómalos la sobrevivencia contribuyó en mayor medida al crecimiento poblacional que la fecundidad. Por tanto, si durante años cálidos la mortalidad de los adultos reproductivos no incrementa significativamente, pero la fecundidad disminuye, esto nos indica que la especie se vale de la sobrevivencia durante años de escasez de alimento y maximiza el esfuerzo reproductivo cuando el alimento es abundante. Adicionalmente, de acuerdo al modelo demográfico de predicción que realizaron, encontraron que si las anomalías de TSM incrementan en frecuencia a una cada 4 años o menos la población tenderá a decrecer drásticamente.

#### **4. HIPÓTESIS**

Si las condiciones oceanográficas en el Golfo de California determinan la disponibilidad de alimento y ésta, a su vez, el esfuerzo y éxito reproductivos de la Gaviota Ploma, entonces la producción de huevos y polluelos sobrevivientes será menor en años anómalos que en años normales.

No habrá diferencias entre estrategias con respecto al número de huevos puestos y polluelos sobrevivientes a edad de volar producidos, bajo condiciones de años normales y anómalos en cuanto a temperatura superficial del mar.

No habrá diferencias entre la longevidad alcanzada por las hembras que críen polluelos en años anómalos y las que no lo hagan.

## **5. OBJETIVOS**

### **5.1 Objetivo general**

Evaluar el efecto de las anomalías positivas locales de temperatura superficial del mar en el número de huevos puestos, número de polluelos producidos, éxito reproductivo y longevidad de la Gaviota Ploma en Isla Rasa, Golfo de California.

### **5.2 Objetivos específicos**

- ☉ Comparar el número de huevos puestos, polluelos sobrevivientes y éxito reproductivo individual de las hembras de la Gaviota Ploma entre años con condiciones normales y con condiciones anómalas positivas de temperatura superficial del mar.
- ☉ Determinar las estrategias reproductivas utilizadas por las hembras de la Gaviota Ploma durante su vida reproductiva registrada en Isla Rasa.
- ☉ Generar modelos para la estimación del número de huevos puestos y polluelos sobrevivientes de las hembras de la Gaviota Ploma.
- ☉ Caracterizar las diferencias entre estrategias reproductivas de acuerdo al número total de huevos puestos, número total de polluelos sobrevivientes a lo largo de su vida y longevidad de las hembras de la Gaviota Ploma.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 Área de estudio

Isla Rasa se encuentra dentro de la RGI en el Golfo de California ( $28^{\circ} 49' 24''$  latitud norte y  $112^{\circ} 59' 03''$  longitud oeste), aproximadamente 60 km al sureste de Bahía de los Ángeles, municipio de Ensenada, Baja California. Se ubica 20 km al este del punto más cercano de tierra firme de la península de Baja California y tiene una superficie de  $0.68 \text{ km}^2$  (Velarde *et al.*, 2014; Fig. 1).

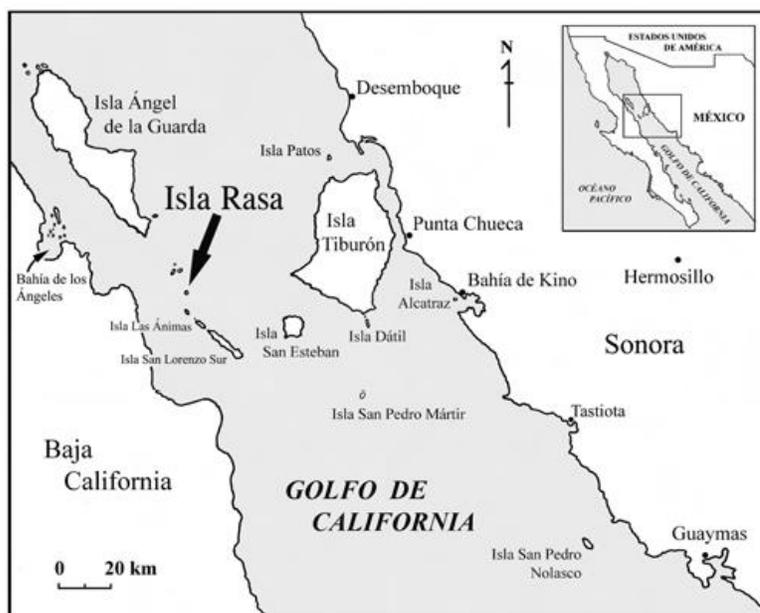


Figura 1. Ubicación del área de estudio. Mapa elaborado por Cathy Moser Marlett (Velarde *et al.*, 2015a).

La precipitación anual en la RGI es escasa y concentrada principalmente durante los meses de septiembre y diciembre (Ruiz *et al.*, 2006). Está enclavada en una zona árida del tipo de vegetación clasificada como Desierto Sonorense (Rzedowski, 1978) y su flora se conforma por 14 especies entre halófitas, xerófitas, herbáceas perennes y arbustos (Velarde *et al.*, 2014).

En la isla se han registrado alrededor de 80 especies de aves entre terrestres, acuáticas y marinas, de las cuales destacan especies anidantes como el Águila Pescadora (*Pandion haliaetus*), el Halcón Peregrino (*Falco peregrinus*), el Charrán Real (*Thalasseus maximus*), el Charrán

Elegante (*Thalasseus elegans*), la Gaviota Bajacaliforniana (*Larus livens*) y la Gaviota Ploma (Cody y Velarde, 2002; Velarde *et al.*, 2005).

Debido al gran número de aves anidantes en Isla Rasa y por consiguiente las grandes cantidades de guano depositado, se llevaron a cabo operaciones mineras para su extracción masiva a finales del siglo XIX e inicios del siglo XX. Esto conllevó disturbios sustanciales en el sustrato de la isla y la introducción de dos especies de roedores, la rata negra (*Rattus rattus*) y el ratón casero (*Mus musculus*), que tuvieron efectos negativos en el éxito reproductivo de las aves marinas anidantes y en la vegetación de la isla.

Después de que cesó la minería de guano, a finales de los años 50 y principios de los 60 del siglo XX, se comenzaron a coleccionar y comercializar los huevos de las aves marinas anidantes, generando impactos negativos en su éxito reproductivo. Por lo tanto, en 1964 la isla se designó como área protegida bajo la designación “Zona de Reserva Natural y Refugio de Aves de Isla Rasa” (DOF, 1964), y durante 1994 y 1995 se llevó a cabo con éxito la erradicación de los roedores introducidos (Donlan *et al.*, 2000; Velarde *et al.*, 2014). En 1978, 52 islas del Golfo de California se declararon como “Zona de Reserva y Refugio de Aves Migratorias y Fauna Silvestre, Islas del Golfo de California”, entre las cuales quedó incluida Isla Rasa (DOF, 1978).

En la historia de la investigación en Isla Rasa destacan los trabajos de Velarde (1989) y Danemann y Ezcurra (2008). A partir de 1979 se han monitoreado anualmente y de manera constante las poblaciones de las principales especies de aves marinas (Gaviota Ploma, Charrán Elegante y Charrán Real) que se reproducen en la isla durante las temporadas de anidación (Velarde, 1989; Velarde *et al.*, 2015b; Velarde y Ezcurra, 2018).

Actualmente la isla está incluida dentro del “Área de Protección de Flora y Fauna Islas del Golfo de California” junto con más de 900 islas, islotes e isletas (DOF, 2000). En 2005 las aguas circundantes a Isla Rasa fueron protegidas bajo la designación oficial de “Parque Nacional exclusivamente la zona marina que circunda al complejo insular conocido como Archipiélago de San Lorenzo” (DOF, 2005), en 2006 Isla Rasa se declaró Humedal de Importancia Internacional (no. 1603) de acuerdo a la Convención Ramsar (Danemann *et al.*, 2008) y en 2007 las aguas circundantes comprendidas en Bahía de los Ángeles, Canal de Ballenas y Canal de Salsipuedes

fueron declaradas Reserva de la Biosfera Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y Salsipuedes (DOF, 2007).

## 6.2 Descripción de la especie

La Gaviota Ploma es una especie de ave marina del orden Charadriiformes, de la familia Laridae, pertenece al grupo de gaviotas de cabeza blanca (23 especies) junto a la Gaviota Cana (*L. canus*), como especie más cercanamente emparentada (Pons *et al.*, 2005). Se le considera un ave marina costera, de tamaño mediano, con una longitud total de 460–500 mm y peso promedio de 470 g. Las hembras son aproximadamente 15% más ligeras que los machos y presentan un leve dimorfismo sexual en el tamaño del pico, así como diferencias en el plumaje dependiendo la edad y la temporada del año. El plumaje alterno de los adultos de manera general presenta una coloración dorsal gris oscuro y gris claro en el área ventral, pélvica y en las plumas cobertoras caudales. La cabeza es blanca, la cola negra, el pico y anillo ocular rojos y las patas negras (Velarde-González, 2008).

Se calcula que su área de forrajeo, durante la temporada de anidación, abarca un radio de hasta 70 km alrededor de Isla Rasa y se alimenta principalmente de peces pelágicos menores como la sardina Monterrey, anchoveta y macarela (*Scomber japonicus*) (Velarde *et al.*, 1994).

Durante la temporada no reproductiva (julio a febrero) se distribuye a lo largo del Pacífico Norteamericano, en el centro de California y en menor número desde el sur de la Columbia Británica en Canadá hasta el sur de Guatemala (Howell y Webb, 1995; Velarde, 2000; Velarde-González, 2008; Birdlife, 2017).

Se reproduce casi exclusivamente en islas mexicanas, principalmente dentro del Golfo de California, donde el 95% (~260,000 individuos adultos) de la población total mundial de la especie anidan en Isla Rasa (Vieyra *et al.*, 2009; Velarde y Ezcurra, 2018) y en mucho menor cantidad en Isla Cardonosa, San Ildefonso, Cholluda, San Jorge, Salsipuedes, Monserrat, Isabela, las Tres Marietas, Pajarera y en los islotes La Peña y Cerotero, y en el Pacífico Mexicano anida en las islas San Benito, Del Centro y San Roque (Velarde, 2000; Mellik, 2001).

Es una especie monógama y altamente gregaria que presenta filopatría al sitio de anidación (Velarde, 1989). Alcanza la madurez sexual a los cuatro años y pone entre 1–3 huevos, generalmente durante los primeros días de abril. El tiempo de incubación es de aproximadamente 27 días, los polluelos comienzan a nacer en mayo, los polluelos pasan entre 6–7 semanas en el territorio de anidación mientras desarrollan la capacidad de vuelo (Vieyra *et al.*, 2009). Los padres los alimentan a base de regurgitaciones de peces pelágicos menores o invertebrados que capturan en las aguas circundantes. También regurgitan agua a los polluelos hasta que éstos pueden tener acceso al mar, una vez que comienzan a volar (Velarde, 1989; Velarde-González, 2008). La edad máxima registrada para la especie con base en individuos anillados en Isla Rasa es de 27 años (Velarde y Excurra, 2018).

La especie se encuentra clasificada bajo la categoría de “protección especial” dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Velarde *et al.*, 2014) y por la IUCN bajo la categoría “Casi amenazada” (Birdlife, 2018).

### 6.3 Obtención de datos

#### 6.3.1 Anillado y monitoreo de individuos

Los datos para este trabajo fueron recabados de individuos anillados a la etapa de pre-volantones (en el momento anterior a que comienzan a volar) entre 1984–1993 (excepto 1988 y 1992 debido a que el éxito reproductivo fue extremadamente bajo y el proceso de anillamiento podía causar disturbios en los pocos pollos sobrevivientes) y recapturados en los años subsecuentes a su maduración sexual hasta 2013 (Tabla 1).

Tabla 1. Años de anillamiento de individuos de *L. heermanni* y monitoreo de las temporadas de anidación en Isla Rasa.

Años de anillamiento	Años de monitoreo
1984	1989
1985	1990
1986	1991
1987	1992
1989	1995

1990	1996
1991	1997
1993	1998
	1999
	2000
	2001
	2002
	2004
	2005
	2006
	2007
	2008
	2009
	2010
	2011
	2012
	2013

---

A continuación se explica a detalle el procedimiento del anillado y monitoreo de individuos de acuerdo a Vieyra y colaboradores (2009) y Velarde y Ezcurra (2018).

Para el marcaje de individuos se utilizaron anillos de aluminio provistos por el U.S. Fish and Wildlife Service, los cuales están numerados con series preestablecidas. Con base en la fecha y lugar en que se utilizó cada serie se pudo identificar, posteriormente, el año y lugar de nacimiento del polluelo (valle dentro de la isla) en que el anillo fue colocado. Luego de la primer recaptura, los anillos de aluminio se reemplazaron por anillos de acero inoxidable, también provistos por el U.S. Fish and Wildlife Service, debido a que los anillos de aluminio presentan un rápido deterioro y no permitirían dar seguimiento a los individuos por décadas, como era el objetivo del proyecto.

El marcaje de nidos de los adultos anillados se realizó durante las primeras dos semanas de abril entre 1989 y 2013 con excepción de los años 1993, 1994, y 2003, años en que no hubo anidación ( $n = 22$  años, Tabla 1). Esto consistió en realizar búsquedas diarias en las zonas de anidación de los valles de la isla en donde se habían realizado anillamientos de polluelos. Al localizar un individuo anillado se colocó una estaca numerada a 5 cm de distancia del lado izquierdo de su

nido y se hizo un seguimiento diario durante la etapa de puesta de huevos para marcar y pesar cada huevo y diferenciar entre el primero, segundo y tercer huevo.

Durante los últimos 10 días de incubación en las primeras horas del día y últimas horas de la tarde (para no exponer los huevos a altas horas de calor) se colocaron trampas de alambre de gallinero con entrada en embudo (malla de 3 cm) para capturar a las gaviotas adultas de los nidos marcados. Una vez capturadas se les colocó una capucha de algodón sobre su cabeza con el fin de relajar al individuo, pesarlo y medir el pico para determinar su sexo.

Posterior al inicio del nacimiento de los polluelos se suspendió el acceso a los valles para prevenir la perturbación de la colonia y posible muerte de los polluelos por ataques de individuos vecinos. De esta forma, los polluelos nacidos se monitorearon diariamente desde un punto estratégico de observación utilizando binoculares para evitar la perturbación de la colonia de anidación. El monitoreo se llevó a cabo hasta mediados de junio, fecha aproximada en que la totalidad de los nidos monitoreados tenían polluelos que ya habían alcanzado la edad de 20 días. Después de esa edad, los polluelos comienzan a moverse fuera de su territorio, por lo cual ya no es posible seguirlos y continuar monitoreando su sobrevivencia de manera precisa, por tal motivo se definió su sobrevivencia hasta esa edad.

Para este estudio sólo se tomó en cuenta a las hembras. Esto permite, por un lado, evitar pseudoreplicación de datos provenientes de parejas en las cuales ambos individuos (macho y hembra) estén anillados y, por otro, porque las hembras son quienes generan las crías, por lo que son la base de todos estudios demográficos (Mousseau y Fox, 1998).

Con la finalidad de mantener una mayor confiabilidad en los resultados de los análisis sólo se incluyeron aquellas hembras que contaron con cuatro o más recapturas en años normales y con una o más recapturas durante años anómalos (definidos en la sección 6.3.3). Por lo tanto, de un total de 974 individuos de ambos sexos capturados, sólo 283 fueron hembras, de las cuales se seleccionaron 39 hembras, porque estas fueron las que contaron con el número de recapturas antes estipulado.

### 6.3.2 Variables reproductivas

Las variables reproductivas que se tomaron en cuenta para este estudio fueron:

Huevos puestos: Número total de huevos puestos durante la vida de la hembra.

Polluelos sobrevivientes: Número total de polluelos sobrevivientes hasta los 20 días de edad, o polluelos que se han emancipado del nido.

Éxito reproductivo: Número de polluelos sobrevivientes en relación al número de huevos puestos por hembra a lo largo de su vida.

Como sobrevivencia adulta se tomó en cuenta:

Longevidad: Edad máxima alcanzada hasta el último registro de observación de cada hembra o cuando habían pasado  $\geq 5$  años sin ser registrada de nuevo anidando en la isla.

### 6.3.3 Temperatura superficial del mar

Debido a que se ha demostrado que la TSM local es el principal predictor del éxito reproductivo en las colonias reproductivas de aves marinas de Isla Rasa (Velarde *et al.*, 2015b; Velarde y Ezcurra, 2018), se obtuvieron los valores promedio de la anomalía de TSM en °C entre los meses de enero y abril, desde 1989 hasta 2013 dentro de un cuadrante cartográfico de 1° lat. × 1° long. (~111 km<sup>2</sup>), ubicado dentro de la RGI en el Golfo de California (29 – 30°N, 113 – 114°O a partir de datos de satélite del “ENSO Monitor” provistos por el Instituto Internacional de Investigación para el Clima y la Sociedad de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA por sus siglas en inglés) y la Universidad de Columbia.

Se diferenciaron dos condiciones ambientales: para el propósito de este estudio, los “años anómalos” son aquellos con temperaturas  $>1^{\circ}\text{C}$  por encima del registro promedio histórico de los últimos 50 años (anomalía positiva de TSM) y como “años normales” aquellos con la TSM con  $<1^{\circ}\text{C}$  por encima del registro promedio histórico de los últimos 50 años de acuerdo al método de Velarde y colaboradores (2015b; Fig. 2).

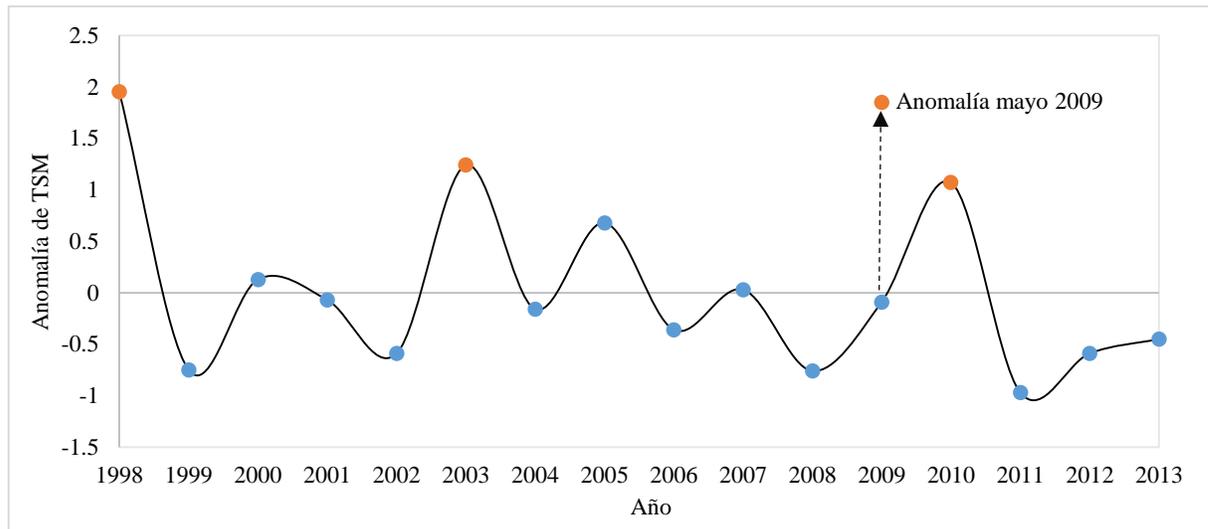


Figura 2. Serie de tiempo de la anomalía de TSM en la RGI dentro del Golfo de California entre los meses de enero y abril dentro de un cuadrante cartográfico de  $1^\circ$  lat.  $\times$   $1^\circ$  long., ubicado entre  $29 - 30^\circ\text{N}$  y  $113 - 114^\circ\text{O}$ . Los círculos en azul representan los años “normales” y los círculos en naranja representan los años “anómalos” tomados para este estudio. (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.Indices/.ensomonitor.html>).

## 6.4 Análisis de datos

### 6.4.1 Efecto de la temperatura superficial del mar en la reproducción

Se calculó la media de huevos puestos, polluelos sobrevivientes y éxito reproductivo de cada una de las hembras estudiadas, separado los valores de años normales y años anómalos.

Para saber si las tres variables reproductivas presentaban una distribución normal o no, se llevó a cabo la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk. Dado que ninguno de los grupos de datos presentó una distribución normal, y con el fin de comparar los promedios de cada variable reproductiva en años normales y anómalos, se realizó la prueba  $U$  de Mann-Whitney.

### 6.4.2 Clasificación de las hembras de acuerdo a su estrategia reproductiva

Con la finalidad de agrupar a las hembras de acuerdo a la puesta de huevos y sobrevivencia de polluelos en años anómalos, se clasificaron de manera cuantitativa dos tipos de estrategias reproductivas:

Estrategia A (audaces): Hembras que pusieron huevos en el 100% de los años anómalos en que fueron registradas y criaron polluelos en al menos 50% de estos años.

Estrategia B (conservadoras): Hembras que pusieron huevos en el 67% de los años anómalos en que fueron registradas, y criaron polluelos en el 2% de estos años.

Para conocer si las estrategias son diferentes entre sí en cuanto a la cantidad de huevos puestos y polluelos sobrevivientes de los datos obtenidos en campo se realizaron pruebas *U* de Mann-Whitney.

#### 6.4.3 Estimación de huevos y polluelos

Debido a que las hembras no fueron avistadas y registradas en todos y cada uno de los años de estudio hasta su último año de observación, se estimó el número de huevos puesto y polluelos sobrevivientes (variables dependientes) para los años carentes de dato con base en los datos disponibles, como se explica a continuación.

De acuerdo al método descrito por Lescröel y colaboradores (2009), Ancona y Drummond (2013) y Griesser y colaboradores (2017), se construyeron modelos lineales generales mixtos (GLMM) con enlace logit y distribución de error de Poisson. En todos los modelos se incluyeron como variables independientes a cada hembra, identificándola por el número de su anillo (efecto aleatorio anidado), la edad que tenía en cada año de estudio (como término lineal y término cuadrático), el tipo de año de estudio en cuanto a la TSM como factor “normal” y “anómalo”, y la estrategia reproductiva de cada hembra como factor “A” y “B”.

Se seleccionaron los modelos adecuados más parsimoniosos y con mejor ajuste de las variables de acuerdo a aquel que tuviera el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés), el cual es una medida de la pérdida de información de cada modelo evaluado y busca un balance entre la precisión y el ajuste del modelo a los datos de acuerdo al número de variables utilizadas (Akaike, 1973, Burnham y Anderson, 2002).

Con base en los modelos seleccionados para cada variable dependiente (huevos puestos y polluelos sobrevivientes) se estimaron los huevos puestos y polluelos sobrevivientes para cada

hembra, desde los cuatro años de edad (edad de madurez sexual) hasta la edad máxima registrada (longevidad) pero únicamente se tomó el dato estimado con los modelos para los años en que no hubiera registro de campo, es decir, cuando la hembra no se observó.

#### 6.4.4 Diferencias entre estrategias reproductivas

Para conocer si existen diferencias entre estrategias reproductivas, en cuanto al número total de huevos puestos a lo largo de la vida de la hembra (suma de observados y estimados), el número total de polluelos sobrevivientes a lo largo la vida de la hembra (suma de observados y estimados), y la longevidad alcanzada por la hembra, se hicieron pruebas de regresión lineal. En todos los casos la estrategia se utilizó como variable independiente, mientras que huevos, polluelos y longevidad como variables dependientes.

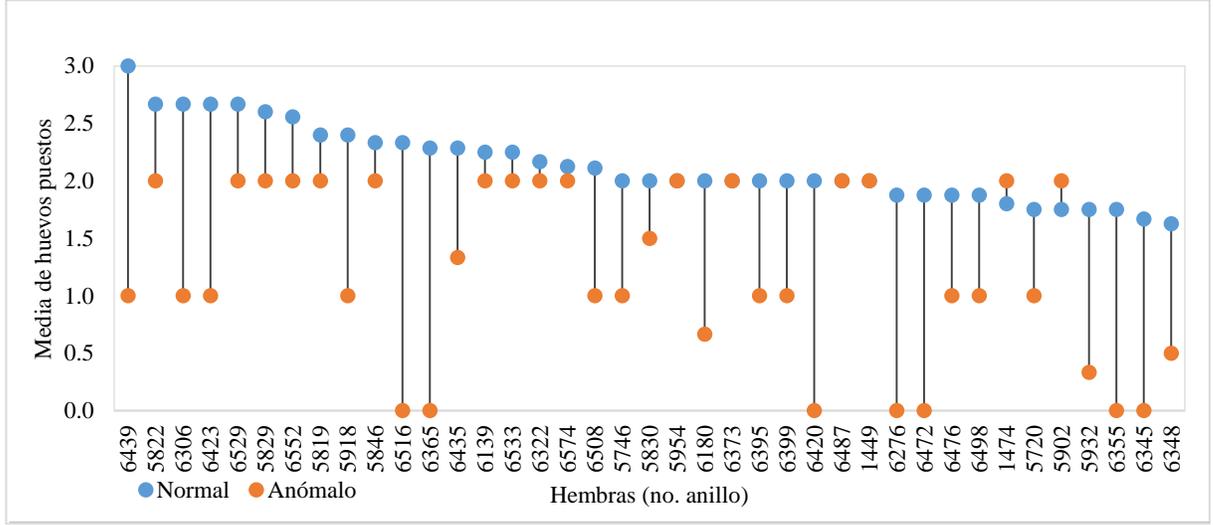
Todos los análisis se llevaron a cabo en el programa RStudio (RStudio, Inc. 2009-2019, versión 3.6.0).

## 7. RESULTADOS

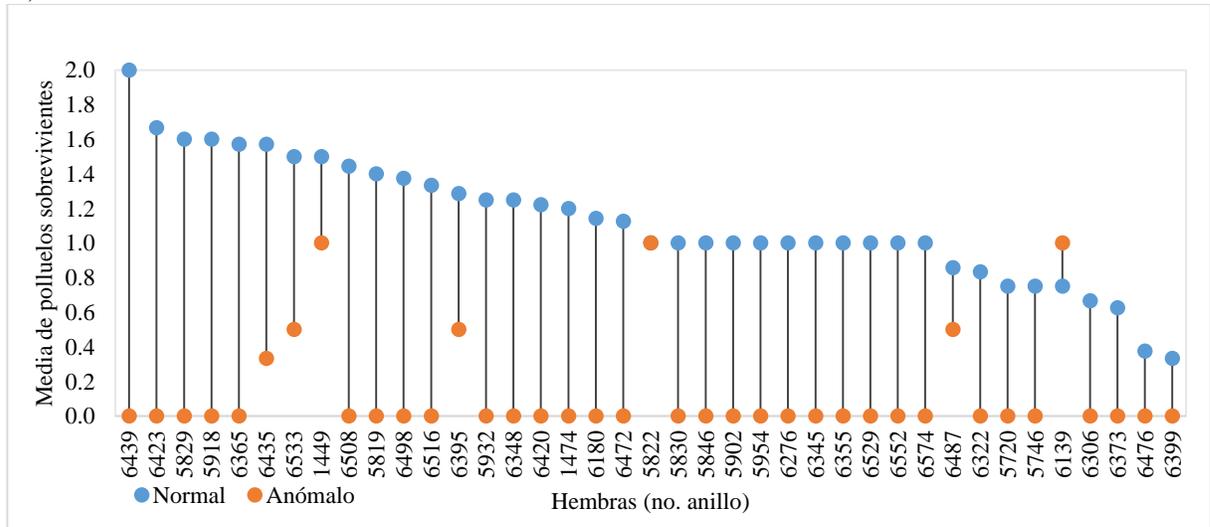
### 7.1 Efecto de la temperatura superficial del mar en la reproducción

Cada una de las tres variables reproductivas obtenidas en campo (huevos puestos, polluelos sobrevivientes y éxito reproductivo) fue significativamente diferente entre años normales y anómalos siendo, a nivel poblacional, mayor en los años normales (Fig. 3 a - c, Prueba  $U$  de Mann-Whitney, todos los valores  $P < 0.05$ ).

(3a)



(3b)



(3c)

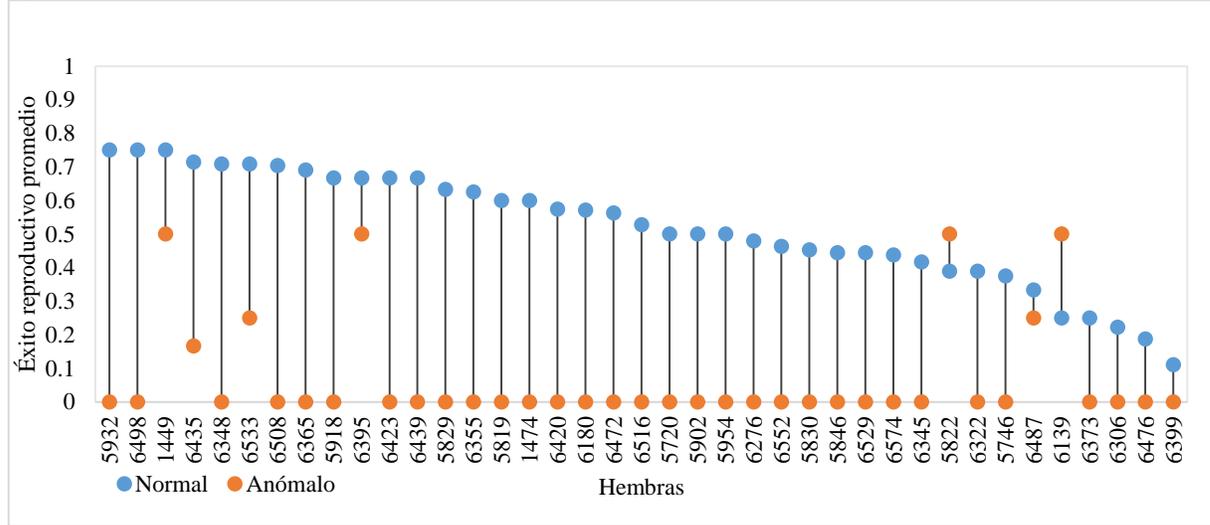


Figura 3. Promedio de variables reproductivas en la vida de cada hembra durante años normales y anómalos de TSM. (a) Huevos puestos ( $U = 256$ ,  $n = 39$ ), (b) Polluelos sobrevivientes ( $U = 50$ ,  $n = 39$ ) y (c) Éxito reproductivo ( $U = 1587$ ,  $n = 39$ ). El eje de las X indica los últimos cuatro dígitos del anillo de acero de cada una de las hembras estudiadas. Datos ordenados de mayor a menor de acuerdo a los años normales.

La media del número de huevos puestos por las 39 hembras en cada evento reproductivo fue 2.09 huevos en años normales y 1.13 huevos en años anómalos, con una diferencia de 0.96 huevos entre las medias de cada tipo de año (Tabla 2).

La media del número de polluelos sobrevivientes de las 39 hembras por cada evento reproductivo fue 1.12 polluelos en años normales y 0.12 polluelos en años anómalos, con una diferencia de 1 polluelo entre las medias de cada tipo de año (Tabla 2).

La media del éxito reproductivo de las 39 hembras por evento reproductivo en años normales fue 0.52 y 0.068 en años anómalos, con una diferencia de 0.452 entre las medias de cada tipo de año (Tabla 2).

Tabla 2. Media y error estándar de huevos puestos, polluelos sobrevivientes y éxito reproductivo de las 39 hembras de Gaviota Ploma durante años normales y anómalos de TSM.

	Huevos puestos	Polluelos sobrevivientes	Éxito reproductivo
Años normales	$2.09 \pm 0.044$	$1.12 \pm 0.052$	$0.53 \pm 0.024$
Años anómalos	$1.13 \pm 0.108$	$0.12 \pm 0.043$	$0.068 \pm 0.025$

## 7.2 Clasificación de las hembras de acuerdo a su estrategia reproductiva y estimación de huevos y polluelos

Con base en la definición cualitativa de las estrategias reproductivas, de las 39 hembras de la muestra, sólo 6 de ellas quedaron ubicadas dentro de la estrategia A (15%) y 33 dentro de la estrategia B (85%). De acuerdo a la prueba  $U$  de Mann-Whitney, existen diferencias significativas entre las dos estrategias reproductivas, de acuerdo a los huevos puestos ( $U = 152.2$ ,  $P < 0.05$ ) y polluelos sobrevivientes ( $U = 198$ ,  $P < 0.05$ ).

Se obtuvieron cuatro modelos lineales mixtos generalizados para la estimación del número de huevos puestos y cuatro para la estimación del número de polluelos sobrevivientes. De los cuales, se seleccionó el mejor modelo para la estimación de cada variable de acuerdo a lo indicado en la Tabla 3, en donde para la estimación de huevos puestos el mejor modelo resultaron las variables: edad cuadrática, condición de TSM del año (normal o anómalo) y la estrategia de la hembra, y para la estimación de polluelos sobrevivientes el mejor modelo resultó con las variables edad, edad cuadrática, condición de TSM del año (normal o anómalo) y la estrategia de la hembra (Tabla 3).

Tabla 3. Modelos lineales mixtos generalizados con enlace logístico generados para la estimación del número de huevos puestos y polluelos sobrevivientes para los huecos existentes en la serie de datos de cada hembra, y las variables independientes que intervienen. En negrita se indica el modelo que resultó más adecuado y significativo ( $P$ ) para cada parámetro reproductivo.

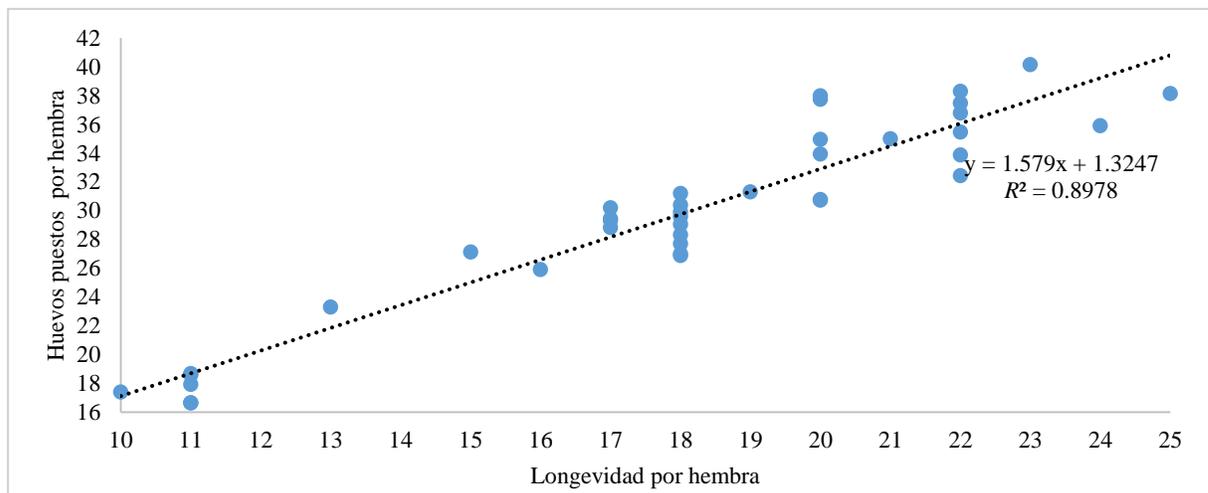
Modelo	Huevos puestos	Log	EE	$s$	$P$	AIC	$z$
<b>1</b>	<b>edad<sup>2</sup>+año*estrategia</b>	<b>-379.7</b>	<b>0.259</b>	<b>759.4</b>	<b>0.002</b>	<b>771.4</b>	<b>2.974</b>
2	edad+edad <sup>2</sup> +año*estrategia	-378.8	0.408	757.5	0.391	771.5	0.856
3	edad+edad <sup>2</sup> +año+estrategia	-380.2	0.346	760.4	0.871	772.4	-0.162
4	edad <sup>2</sup> +año+estrategia	-381.3	0.169	762.6	0.028	772.6	2.197
Modelos	Polluelos sobrevivientes	Log	EE	$s$	$P$	AIC	$z$
<b>5</b>	<b>edad+edad<sup>2</sup>+año*estrategia</b>	<b>-284.3</b>	<b>0.665</b>	<b>568.59</b>	<b>0.02674</b>	<b>582.6</b>	<b>-2.215</b>
6	edad <sup>2</sup> +año*estrategia	-286.8	0.422	573.68	0.36701	585.7	-0.902
7	edad+edad <sup>2</sup> +año+estrategia	-292.1	0.644	584.11	1.94E-06	596.1	-4.76
8	edad <sup>2</sup> +año+estrategia	-294.9	4.13E-01	589.8	1.89E-06	599.8	-4.765

hp: huevos puestos, edad<sup>2</sup>: edad como término cuadrático, año: condición de TSM (normal/anómalo) representado como factor, ps: polluelos sobrevivientes, estrategia: estrategia (A / B) representado como factor, + indica las variables agregadas en el modelo, \* interacción entre variables, Log: Función de enlace logístico, EE: Error estándar,

s: Desviación estándar,  $P$ : valor de significancia del modelo, AIC: Criterio de Información de Akaike,  $z$  = estadístico de prueba.

Las pruebas de regresión realizadas con los valores del número total de huevos puestos y polluelos sobrevivientes durante la vida de cada hembra, con base en los datos de campo y los generados en los modelos seleccionados, mostraron una relación positiva significativa con la longevidad de cada hembra (huevos puestos:  $R^2 = 0.89$ ,  $P < 0.001$ , polluelos sobrevivientes  $R^2 = 0.68$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 4a y 4b).

(4a)



(4b)

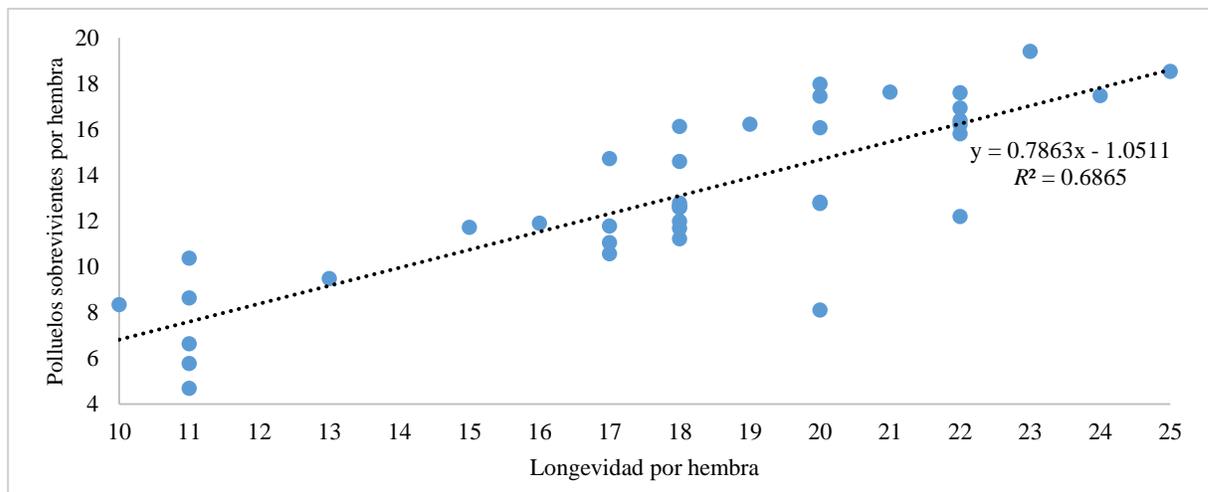
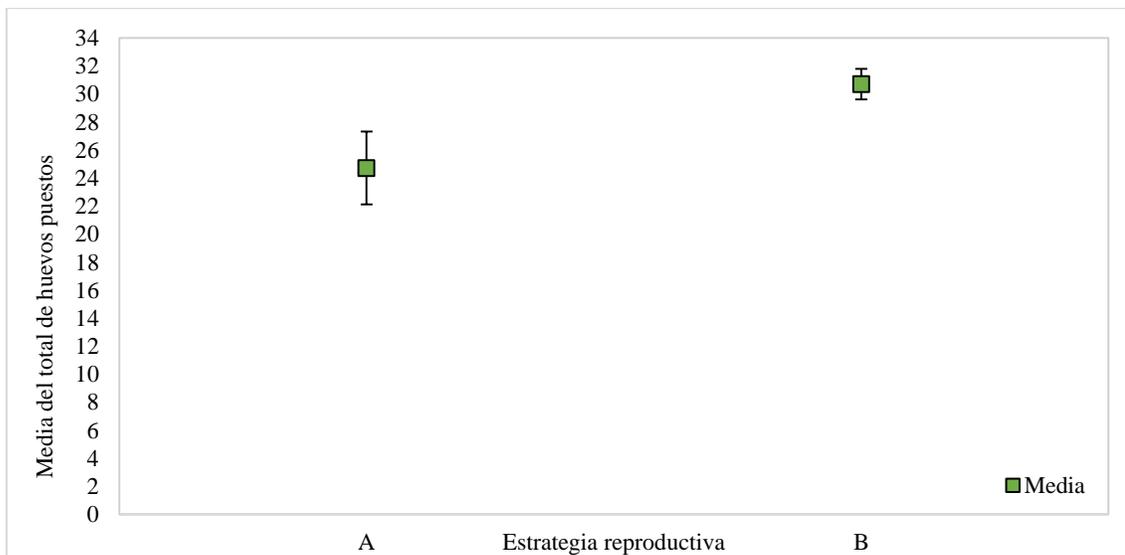


Figura 4. Relación entre la longevidad de cada hembra y el desempeño reproductivo durante su vida. a) Total de huevos puestos (observados y estimados) ( $R^2 = 0.89$ ,  $P < 0.001$ ), b) Total de polluelos sobrevivientes (observados y estimados) ( $R^2 = 0.68$ ,  $P < 0.001$ ).

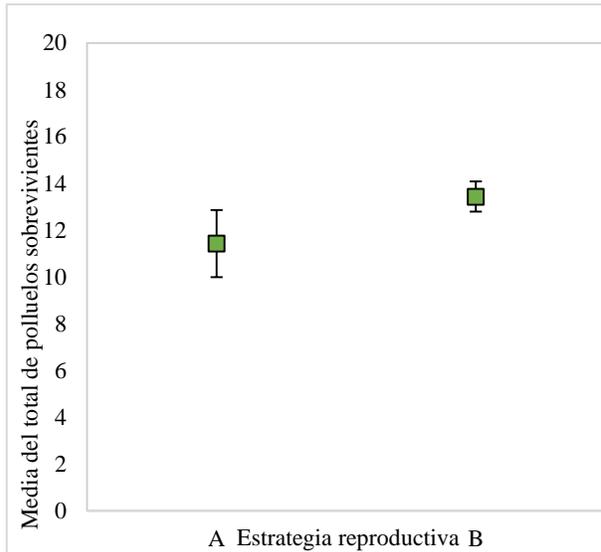
### 7.3 Diferencias entre estrategias reproductivas

Las hembras de estrategia A ponen en promedio, a lo largo de su vida, 6 huevos menos que las hembras de la estrategia B, diferencia que es significativa (estadístico,  $P = 0.037$ ). Las hembras de estrategia A producen en promedio, a lo largo de su vida, 2 polluelos sobrevivientes menos que las hembras de la estrategia B. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para este último parámetro entre hembras con estrategias A y B ( $P = 0.22$ ). De acuerdo a la longevidad, las hembras de la estrategia A viven en promedio 4 años menos que las hembras de la estrategia B, diferencia que es significativa (estadístico,  $P = 0.021$ ) de acuerdo al modelo de regresión lineal (Fig. 5a - 5c, Tabla 4).

(5a)



(5b)



(5c)

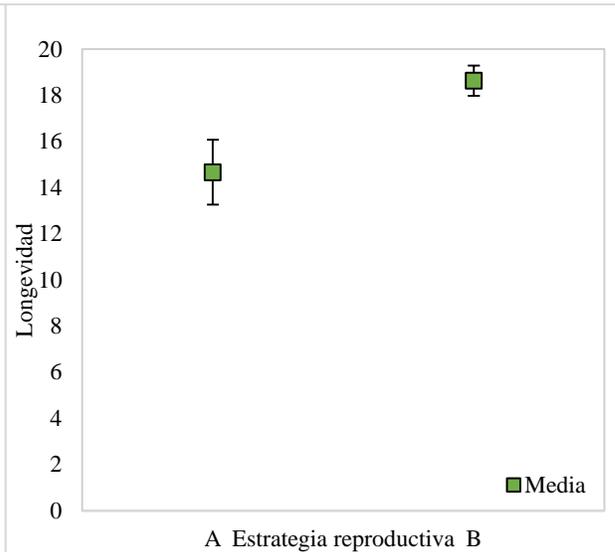


Figura 5. Media y error estándar de a) Total de huevos puestos (observados y estimados), b) Total de polluelos sobrevivientes (observados y estimados) y c) Longevidad por estrategia reproductiva.

Tabla 4. Modelos lineales con la relación entre huevos puestos, polluelos sobrevivientes y longevidad de acuerdo al tipo de estrategia (A / B) en la vida reproductiva de hembras de Gaviota Ploma en Isla Rasa ( $n = 39$ ,  $gl = 37$ ).

	Media A	Media B	Diferencia	EE	$R^2$	$P$	$F$
	$n = 6$	$n = 33$					
número de huevos	24.72	30.71	5.98	6.26	0.11	<b>0.037</b>	4.63
número de polluelos	11.42	13.43	2.01	3.69	0.04	0.227	1.50
longevidad (años)	14.66	18.63	3.96	3.71	0.13	<b>0.021</b>	5.79

Media A: valor promedio para hembras de la estrategia A, Media B: valor promedio para hembras de la estrategia B, EE: error estándar.  $R^2$ : coeficiente de correlación,  $P$ : significancia,  $F$ : estadístico de la prueba de regresión lineal.

## 8. DISCUSIÓN

Las condiciones normales y anómalas de TSM determinan claramente la cantidad de huevos puestos, polluelos sobrevivientes y éxito reproductivo por evento reproductivo y a lo largo de la vida de las hembras de Gaviota Ploma. La relación inversa que existe entre la TSM y cualquiera de las tres estimaciones de reproducción agrupa a las hembras en dos tipos diferentes de estrategias reproductivas: A) hembras que hicieron un esfuerzo reproductivo alto al poner huevos y criar polluelos en algunos años anómalos, es decir, con una estrategia reproductiva audaz, y B)

hembras que a veces pusieron huevos y no criaron polluelos en años anómalos, es decir, con una estrategia reproductiva conservadora. Lo anterior, en complemento con la longevidad de cada hembra, es clave para discernir entre las ventajas de participar con una estrategia reproductiva audaz o conservadora como parte de la historia de vida de cada una de las hembras.

Los resultados apoyan la primera parte de la hipótesis de este trabajo; existen diferencias significativas en la producción promedio de huevos y polluelos sobrevivientes a nivel global de nuestra muestra, entre condiciones oceanográficas, ya que esta producción es significativamente menor en años anómalos en comparación con los años normales de TSM.

De acuerdo a la segunda parte de la hipótesis, el número de huevos producidos a lo largo de la vida de las hembras difirió significativamente entre las dos estrategias reproductivas, siendo mayor en el caso de la estrategia conservadora, pero la producción de polluelos a lo largo de la vida de cada hembra no difirió significativamente entre estrategias.

Por último, se rechaza la hipótesis en cuanto a la longevidad ya que existen diferencias significativas entre estrategias; las hembras conservadoras vivieron más años, pero esto no significó una ventaja en cuanto a su adecuación, debido a que la producción de polluelos sobrevivientes no fue significativamente diferente. A continuación se discuten a detalle los resultados obtenidos.

## **8.1 Efecto de la temperatura superficial del mar en la reproducción**

### **8.1.1 Huevos puestos**

Del total de la muestra estudiada, se encontró una diferencia significativa en el promedio de huevos puestos por hembra entre años normales y años con anomalía positiva de TSM, siendo mayor para años normales. Debido a que se ha encontrado que la disponibilidad de alimento en el medio marino tiene una relación inversa con la TSM en el Pacífico y Golfo de California (Hoefler, 2000; Lara-Lara *et al.*, 2008), los resultados de este trabajo sugieren que el incremento anómalo

de la TSM disminuyó la cantidad de alimento para los adultos de Gaviota Ploma y afectó negativamente el esfuerzo para la puesta de huevos en los años con anomalías positivas de TSM. Esto podría indicar que la cantidad de huevos producidos guarda una relación a la cantidad de alimento obtenido, ya que la energía disponible del alimento es distribuida en funciones como la defensa del territorio de anidación, el cortejo, establecimiento de parejas, cópula, construcción del nido y formación de huevos en el tracto reproductivo de las hembras (Velarde, 1989), por lo que un mayor esfuerzo de forrajeo, asociado a anomalías ambientales positivas, afectará negativamente el esfuerzo reproductivo (Kowalczyk *et al.*, 2015).

Otro factor que puede afectar la cantidad de alimento disponible para las aves es la presión pesquera. Ésta puede disminuir, o incluso agotar, la población de sus presas, ya sea durante la misma temporada reproductiva o durante la temporada pesquera previa a la anidación, como ya se ha observado que sucede con la Gaviota Ploma y el Charrán Elegante en Isla Rasa (Vieyra *et al.*, 2009; Velarde *et al.*, 2015b).

Varios trabajos con diferentes especies de aves marinas coinciden con lo obtenido en este estudio en donde el esfuerzo reproductivo puede ser muy bajo o nulo debido a la disminución de alimento por anomalías positivas de TSM. Esto es observable en varias especies desde el inicio de la temporada reproductiva, con la puesta de un menor número de huevos que en años normales (Bobo Patas Azules en Ancona *et al.*, 2011; Charrán Café (*Anous stolidus*), Charrán Blanco (*Gygis alba*), Charrán Rosado (*S. dougallii*) y Charrán Albinegro (*Onychoprion fuscatus*) en Catry *et al.*, 2013).

#### 8.1.2 Polluelos sobrevivientes

A nivel global de la muestra de hembras estudiadas, la sobrevivencia de polluelos por cada evento reproductivo y a lo largo de la vida de cada hembra se desploma durante años con anomalías positivas de la TSM. En esta especie, como en la mayoría de las aves marinas, tanto machos como hembras invierten en la incubación y crianza de los polluelos con la búsqueda de alimento y agua, protección contra el frío y calor, protección contra depredadores y ataques de

vecinos (Schreiber y Burger, 2001). Dicha inversión parental se puede ver afectada si las condiciones no son adecuadas, como se evaluó en el Charrán Corona Blanca (*Anous minutus*) que anida en las islas Heron, Australia, y donde a mayor TSM la frecuencia de alimentación y masa total de alimento provista por los padres disminuyó (Devney *et al.*, 2010).

En el caso del presente estudio, fue evidente que la energía que las hembras invirtieron en la puesta de huevos fue menor durante los años anómalos y, posteriormente, la cantidad de alimento no fue suficiente para criar exitosamente a los pocos polluelos nacidos. En consecuencia, su sobrevivencia fue menor que en años normales. Por tanto, las hembras adultas conservan la energía del alimento obtenido en la sobrevivencia de ellas mismas, en lugar de invertirla en la crianza de polluelos con poca probabilidad de sobrevivencia en esa temporada (Velarde y Ezcurra, 2018). La Gaviota Ploma, al ser una especie longeva, enfrenta múltiples eventos de alta o baja disponibilidad de alimento durante su vida reproductiva (Velarde *et al.*, 2004). Por tanto, la especie muestra flexibilidad dependiendo de qué tipo de condición ambiental experimenta durante cada temporada de anidación.

Los resultados son congruentes con lo reportado para otras especies como el Charrán Corona Blanca, en el cual se encontró que las anomalías positivas de TSM afectan negativamente la condición de los polluelos únicamente durante la temporada reproductiva en curso (Devney *et al.*, 2010). También son similares al trabajo de Vieyra y colaboradores (2009) para la Gaviota Ploma, donde encontraron que el número de eclosiones y sobrevivencia de polluelos tuvo una alta relación positiva con la abundancia del alimento estimada con base en la CPUE de sardina Monterrey.

### 8.1.3 Éxito reproductivo

Debido a que el éxito reproductivo está en función del número de polluelos sobrevivientes por huevo puesto, nuevamente se observa que las mismas siete hembras (18%) tuvieron valores de éxito reproductivo  $> 0$  en años anómalos. Aunque las hembras están reduciendo su inversión en la puesta de huevos, una minoría de ellas lleva a cabo la reproducción con éxito. Sin embargo, en

la mayoría de los casos (83%) el éxito reproductivo es nulo bajo condiciones anómalas positivas de TSM.

En la Gaviota Ploma, Vieyra y colaboradores (2009) han reportado que un éxito reproductivo bajo puede ser independiente de la edad de los padres y estar relacionado a una condición corporal inferior en los adultos. Éstos podrían invertir más tiempo en adquirir el alimento durante las temporadas con anomalías positivas de la TSM, incrementando los lapsos en que el nido se queda desprotegido y, por ende, aumentar la probabilidad de mortalidad de los polluelos (Vieyra *et al.*, 2009).

## **8.2 Clasificación de las hembras de acuerdo a su estrategia reproductiva**

En este trabajo se encontró que las hembras a lo largo de su vida están utilizando dos patrones de estrategias reproductivas claramente diferenciados entre sí. La mayoría de las hembras (estrategas tipo B o conservadoras) responde omitiendo llevar a cabo esfuerzo reproductivo en años con escasas de alimento. Sólo un 15% de ellas (estrategas A o audaces) se arriesga invertir en la reproducción durante estos años.

En estudios previos de Gaviota Ploma en Isla Rasa se ha registrado que la tendencia poblacional es evitar la reproducción en años de anomalías positivas de la TSM y llevar a cabo la reproducción durante las temporadas cuando las condiciones de TSM son normales y favorables (Velarde, 1989).

Esta es la estrategia que en este trabajo llamamos B y representa la alternativa reproductiva típica observada generalmente en las aves marinas (Schreiber y Burger, 2001). Es posible que esa sea la razón por lo cual esta estrategia fue más frecuente en la población de Gaviota Ploma estudiada en este trabajo. También se ha observado que en años con anomalías positivas de la TSM no se incrementa la mortalidad de los individuos adultos de esta especie, sino que la energía se invierte en la sobrevivencia de los adultos por sobre su reproducción (Velarde y Ezcurra, 2018). Estos mismos patrones han sido encontrados en múltiples especies de aves marinas como el Petrel Azulado (*Halobaena caerulea*; Barbraud y Weimerskirch, 2005), el Pingüino de Adelie (Lescröel *et al.*, 2009) y el Bobo Patas Azules (Ancona y Drummond, 2013), entre otras especies.

### 8.3 Diferencias entre estrategias reproductivas

Las hembras conservadoras alcanzaron una mayor producción de huevos totales a lo largo de su vida en comparación a las hembras audaces. Esto se debió a que las hembras conservadoras vivieron 4 años más, lo cual les permitió vivir un mayor número de eventos reproductivos. En este sentido las hembras conservadoras pudieran presentar una mayor longevidad a costa de disminuir su esfuerzo reproductivo en la producción de huevos en años con poca disponibilidad de alimento. Por otro lado, las hembras audaces produjeron huevos aún en años con anomalías positivas de TSM, pero su longevidad fue menor que la de las hembras conservadoras. Todo ello va en acuerdo con el principio de compensación (Williams, 1966, Stearns, 1977), donde se menciona que un aumento de energía en un proceso (como lo es la producción de huevos en años anómalos) puede disminuir la energía designada para otro (como la longevidad).

Aunque las hembras conservadoras produjeron un número significativamente mayor de huevos que las hembras audaces a lo largo de su vida, no hubo una diferencia significativa en el número de polluelos sobrevivientes producidos a lo largo de toda la vida entre las hembras de ambas estrategias, resultando que no hay una ventaja adaptativa evidente entre estrategias.

Algunos autores mencionan que la mortalidad de polluelos puede ser causada por efectos climático-meteorológicos como la exposición al calor y sol extremo durante el día, o al frío durante la noche, particularmente en polluelos pequeños con capacidad termorreguladora limitada (Dawson *et al.*, 1976; Dawson y Bennett, 1981). Otros factores de mortalidad en polluelos es la competencia intra e interespecífica por alimento, sitios de anidación y por la depredación en las colonias, característico de la gran mayoría de las aves marinas como el caso de la Gaviota Ploma (Schreiber y Burguer, 2001). También se ha visto que la cría exitosa de polluelos puede estar influenciada por la calidad individual de los padres (Lescröel *et al.*, 2009; Mourocq, 2017). Es posible que dentro de una población hay individuos que constantemente superan a otros en éxito reproductivo debido a sus características fisiológicas, conductuales, etc., que les otorgan ventajas, aún bajo las mismas condiciones y en la misma temporada reproductiva, factores que podrían tomarse en cuenta para estudios futuros (Lescröel *et al.*, 2009).

La longevidad también varió significativamente entre las estrategias, siendo las hembras conservadoras más longevas que las audaces. En este sentido se debe tomar en cuenta que la mortalidad adulta varía sustancialmente dentro y entre las especies debido a diversos factores como los genéticos y fenotípicos o por factores extrínsecos (Mourocq, 2017) y es considerada como principal impulsor en la evolución de la longevidad (Williams, 1957; Dowling, 2012), por lo que es de gran interés incluir las causas de mortandad de los adultos en los modelos de historia de vida individual en estudios futuros.

Por otro lado, la edad parental ha sido tomada en cuenta en otros estudios de esta especie. En este estudio se encontró que fue una variable significativa, al quedar incluida en los modelos de predicción de número de huevos puestos y polluelos sobrevivientes generados en este trabajo. Esta variable podría indicar la relación que tiene la experiencia de anidación en el éxito reproductivo (suponiendo que la experiencia de anidación también se incrementa con el incremento en la edad) y que es de beneficio para la crianza tanto durante los años normales, como para sobrellevar los años con anomalía positiva en la TSM y, por tanto, con baja disponibilidad de alimento. Vieyra y colaboradores (2009) encontraron que la edad parental juega un papel importante en la reproducción de la Gaviota Ploma, ya que en su estudio todos los parámetros reproductivos incrementaron conforme a la edad, alcanzando sus picos máximos entre los 10 y 12 años con un declive después de los 13 años, aspecto que concuerda con la significancia obtenida en este estudio, que justificó la inclusión de esta variable en los modelos utilizados.

En un sentido evolutivo, no hay una clara ventaja de una estrategia sobre la otra. Ambas estrategias coexisten y la recompensa de que la población presente dos estrategias parece ser una ventaja en términos de supervivencia y producción reproductiva. Aunque la estrategia audaz aparece con menor frecuencia en la muestra, puede representar una estrategia alternativa para la población. Esta estrategia parece que se ha mantenido por un equilibrio entre las fuerzas selectivas que favorecen a hembras que tienden a disminuir la inversión en la reproducción durante años desfavorables y alcanzan mayor longevidad, para reproducirse en el próximo año favorable (conservadoras), versus hembras que tienden a reproducirse aún en años no tan buenos,

a expensas de su longevidad (audaces). Esta última estrategia podría resultar favorable bajo las condiciones imperantes en el presente siglo, de incremento en la ocurrencia de años con anomalía positiva en la TSM y menor disponibilidad de alimento.

## 9. CONCLUSIONES

- ☉ La TSM local en las inmediaciones de Isla Rasa tuvo un efecto inverso en el número de huevos durante la misma temporada de anidación de la Gaviota Ploma. Los años con anomalías positivas de la TSM presumiblemente disminuyen la disponibilidad de alimento para las hembras y afectan negativamente el esfuerzo reproductivo, resultando en un menor número de huevos puestos en el año de anidación en curso.
- ☉ La TSM local de Isla Rasa tuvo un efecto inverso en el número de polluelos sobrevivientes durante la misma temporada de anidación de la Gaviota Ploma.
- ☉ La TSM local de Isla Rasa tuvo un efecto inverso en el éxito reproductivo durante la misma temporada de anidación de la Gaviota Ploma.
- ☉ El 15% de las hembras estudiadas presentaron la estrategia reproductiva A (hembras audaces) y se caracterizaron por poner huevos tanto en años normales como aquellos con anomalías positivas de la TSM, ya sea que terminaran o no de criar a sus polluelos, así como por una longevidad significativamente menor que las hembras que siguieron la estrategia B.
- ☉ La estrategia reproductiva B (hembras conservadoras) representó el 85% de las hembras estudiadas, las cuales pusieron huevos en algunos años con anomalías positivas de la TSM, no tuvieron sobrevivencia de polluelos en esos años y alcanzaron una longevidad significativamente mayor que las hembras que siguieron la estrategia A.

- ☯ Durante los años con anomalías positivas de la TSM la mayoría de las hembras adultas (estrategia B) conservan la energía del alimento obtenido para priorizar la sobrevivencia de sí mismas en lugar de invertirla en la puesta de huevos y crianza de polluelos ante poca probabilidad de éxito reproductivo, mientras que una pequeña proporción de hembras (estrategia A) invierten en la reproducción en años con anomalías positivas de la TSM.
  
- ☯ La edad parental, la condición de TSM del año (normal o anómalo) y las estrategias reproductivas de cada hembra son componentes significativos en los modelos para la estimación de huevos puestos y polluelos sobrevivientes durante la misma temporada reproductiva de la Gaviota Ploma.
  
- ☯ Las hembras conservadoras vivieron en total 4 años más que las hembras audaces, lo que resultó en que tuvieran un mayor número de eventos reproductivos y alcanzaron mayor producción de huevos a lo largo de su vida que las hembras audaces. Esta estrategia representa la alternativa reproductiva típica encontrada generalmente en las aves marinas.
  
- ☯ La cantidad de polluelos sobrevivientes entre ambos grupos de estrategias no fue estadísticamente diferente e indica que no hay una clara ventaja de una estrategia sobre la otra en cuanto a producción de crías totales a lo largo de la vida de las hembras que muestran la estrategia A o B.
  
- ☯ La estrategia audaz, a pesar de aparecer con menor frecuencia en la población, puede representar una estrategia alternativa favorable para la población bajo las presentes condiciones de incremento en la frecuencia de ocurrencia de años con anomalía positiva de TSM y, por consiguiente, mayor frecuencia en los años con baja disponibilidad de alimento.

- ☉ La población de Gaviota Ploma de Isla Rasa muestra flexibilidad en sus estrategias reproductivas de acuerdo a las condiciones de TSM experimentadas durante las temporadas de anidación, ya que existen hembras con diferentes estrategias.
- ☉ Las dos estrategias reproductivas encontradas para la Gaviota Ploma coexisten, lo que puede representar una ventaja evolutiva en términos de supervivencia y producción de progenie para la población de Isla Rasa.

## 10. RECOMENDACIONES

La presente investigación establece una línea base para futuras proyecciones sobre la dinámica de la población de Gaviota Ploma bajo diferentes escenarios de la frecuencia con que surgen las anomalías positivas de TSM en la región marina donde se localiza Isla Rasa, y cómo se reflejaría esta variación en la longevidad de los individuos, la producción de huevos y de polluelos sobrevivientes. Por tanto se recomienda dar continuidad al estudio integrando variables como los gradientes de las anomalías negativas y positivas de TSM, variables fisiológicas y anatómicas de los adultos reproductores como la talla, el peso y otras, el tipo de año experimentado en su nacimiento, y la cantidad energética del alimento obtenido para la anidación.

## 11. LITERATURA CITADA

- Ainley, D.G., Sydeman, W.J. y Norton, J. 1995. Upper trophic level predators indicate interannual negative and positive anomalies in the California Current food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 118: 69-79.
- Akaike, H. 1973. Information Theory and an extension of the Maximum Likelihood Principle. En: Petrov, B.N. y Csaki, F. (eds.). Second International Symposium on Information Theory. Akademiai Kiado, Budapest, HU. Pp. 267-281.
- Ancona, S. y Drummond, H. 2013. Life history plasticity of a tropical seabird in response to El Niño anomalies during early life. *PLoS ONE*, 8(9): 1-11.
- 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. *J. Mar. Ecol.*, 80: 799-808.

- Anderson, D. 1989. Differential responses of boobies and other seabirds in the Galapagos to the 1986-87 El Niño Southern Oscillation event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 52: 209-216.
- Ashmole, P. 1971. Seabird ecology and the marine environment. En: Farner, D.S y King, J.R. (eds.). *Avian Ecology*. Academic Press, New York, USA y London, UK. Pp. 223-286.
- Barbraud, C. y Weimerskirch, H. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology*, 86(3): 682-692.
- BBL (Bird Banding Laboratory). 2019. Longevity Records of North American Birds. Último reporte: diciembre de 2019. [https://www.pwrc.usgs.gov/bbl/longevity/Longevity\\_main.cfm](https://www.pwrc.usgs.gov/bbl/longevity/Longevity_main.cfm) (consultado el 13 de noviembre de 2019).
- BirdLife International. 2018. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: *Larus heermanni*. <https://www.iucnredlist.org/species/22694296/132539371> (consultado el 18 de enero de 2020).
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference a Practical Information-Theoretic Approach. 2nd ed. Springer, New York, USA. 488 pp.
- Cam, E. y Monnat, J. 2000. Apparent inferiority of first-time breeders in the kittiwake: the role of heterogeneity among age class. *J. Anim. Ecol.*, 69: 380-394.
- Camacho-Mondragón, M.A. 2009. Efecto de los fenómenos de “El Niño” y “La Niña” en la reproducción del hacha china *Atrina maura* (Sowerby, 1835) (Bivalvia: Pinnidae) en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Maestro en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S., México. 100 pp.
- Carr, M.E. 2002. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep-Sea Res.*, II, 49: 59-80.
- Catry, T., Ramos, J.A., Catry, I., Monticelli, D. y Granadeiro, J.P. 2013. Inter-annual variability in the breeding performance of six tropical seabird species: influence of life-history traits and relationship with oceanographic parameters. *Mar. Biol.*, 160: 1189-1201.
- Ceia, F.R., Paiva, V., Fidalgo, V., Morais, L., Baeta, A., Crisóstomo, P., Mourato, E., Garthe, S., Marques, J. y Ramos, J. 2014. Annual and seasonal consistency in the feeding ecology of an opportunistic species, the yellow-legged gull *Larus michahellis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 497: 273-284.
- Cody, M.L., y Velarde, E. 2002. Land Birds. En: Case, T.J., Cody, M.L. y Ezcurra, E. (eds.). *A new biogeography of the sea of Cortés*. Oxford University Press, New York, USA. Pp. 271-312.
- Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, 125: 400-404.
- Danemann, G.D. y Ezcurra, E. 2008. Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad Línea base 2007. 1ra ed. Pronatura Noroeste A. C., Secretaría de Medio Ambiente y Recursos

- Naturales, Instituto Nacional de Ecología, San Diego Natural History Museum. Ciudad de México, MEX. 740 pp.
- Danemann, G.D., Ezcurra, E. y Velarde, E. 2008. Conservación ecológica. En: Danemann, G. D. y Ezcurra, E. (eds.). Bahía de los Ángeles: Recursos naturales y comunidad. Pronatura Noroeste A.C., Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología y San Diego Natural History Museum, Ciudad de México, MEX. Pp. 695-729.
- Darwin, C. 1859. On the Origins of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. 1ra ed. John Murray, London, UK. 502 pp.
- Dawson, W. y Bennett, A. 1981. Field and Laboratory Studies of the Thermal Relations of Hatchling Western Gulls. *Physiol. Zool.*, 54(1): 155-164.
- Dawson, W., Bennett, A. y Hudson, J. 1976. Metabolism and thermoregulation in hatchling ring-billed gulls. *Condor*, 78(1): 49-60.
- 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(7): 1-10.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 1964. Decreto del 30 de mayo. Declara la Zona de Reserva Natural y Refugio de Aves de Isla Rasa. Ciudad de México, MEX.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 1978. Decreto del 2 de agosto. Declara la Zona de Reserva y Refugio de Aves Migratorias y Fauna Silvestre, en las islas que se relacionan, situadas en el Golfo de California. Ciudad de México, MEX.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2000. Decreto del 7 de junio. Declara el Área de Protección de Flora y Fauna Islas del Golfo de California. Ciudad de México, MEX.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2005. Decreto del 25 de abril. Declara el Parque Nacional exclusivamente la zona marina que circunda al complejo insular conocido como Archipiélago de San Lorenzo, ubicada en el Golfo de California, frente a las costas del Municipio de Ensenada, Estado de Baja California, con una superficie total de 58,442-80-45,40 hectáreas. Ciudad de México, MEX.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2007. Decreto del 5 de junio. Declara la Reserva de la Biosfera la zona marina conocida como Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y Salsipuedes, comprendiendo la zona federal marítimo terrestre correspondiente a la porción de la costa oriental de la península de Baja California, ubicada frente al Municipio de Ensenada, en el estado de Baja California. México, D.F.
- Donlan, J., Tershy, B., Keitt, B., Wodd, B., Sánchez, J., Weinstein, A., Croll, D., Hermosillo, M. y Aguilar, J. 2000. Island Conservation Action in Northwest México. En: Browne, D.H., Chaney, H y Mitchell, K. (eds.). Proceedings of the Fifth California Islands Symposium. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, USA. Pp. 330-338.
- Dowling, D.K. 2012. Aging: Evolution of Life Span Revisited. *Curr. Biol.*, 22(22), 947-949.

- Escalante, F., Valdéz-Holguín, J.E., Álvarez-Borrego, S. y Lara-Lara, J.R. 2013. Variación temporal y espacial de temperatura superficial del mar, clorofila *a* y productividad primaria en el Golfo de California. *Cienc. Mar.*, 39(2): 203-215.
- Fisher, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. 1ra ed. Oxford University Press, New York, USA. 272 pp.
- Furness, R.W. y Monaghan, P. 1987. Seabird ecology. 1ra ed. Chapman y Hall, New York, USA. 164 pp.
- Gill, V., Hatch, S. y Lanctot, R. 2002. Sensitivity of breeding parameters to food supply in Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 144, 268-283.
- Griesser, M., Wagner, G.F., Drobnik, S.M. y Ekman, J. 2017. Reproductive trade-offs in a long lived bird species: condition dependent reproductive allocation maintains female survival and offspring quality. *J. Evol. Biol.*, 30: 782-795.
- Hernández, B., Gaxiola-Castro, G. y Nájera-Martínez, S. 2004. Efectos del ENSO en la producción primaria frente a Baja California. *Cienc. Mar.*, 30(3): 427-441.
- Hoefler, C. 2000. Marine bird attraction to thermal fronts in the California Current System. *Condor*, 102: 423-427.
- Howell, S.N. y Webb, S. 1995. A Guide to the Birds of México and Northern Central America. 1ra ed. Oxford University Press, New York, USA. 851 pp.
- Jiménez, Q.M. 2015. Anexo del Informe Técnico: Elaboración de un boletín con información hidroclimática de los mares de México; Indicadores climáticos, una manera para identificar la variabilidad climática a escala global. México, D.F. 27 pp.
- Kahru, M., Marinone, S.G., Lluch-Cota, S.E., Parés-Sierra, A. y Greg, M.B. 2004. Ocean-color variability in the Gulf of California: scales from days to ENSO. *Deep-Sea Res. Pt. II.*, 51: 139-146.
- Kowalczyk, N.D., Reina, R.D. Preston, T.J. y Chiaradia, A. 2015. Environmental variability drives shifts in the foraging behavior and reproductive success of an inshore seabird. *Oecologia*, 178: 967-979.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis*, 89: 302-352.
- Lack, D. 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. 1ra ed. Methuen & Co. London, UK. 409 pp.
- Lara-Lara, J.R., Arenas, V., Bazán, C., Díaz, V., Escobar, E., García, M., Gaxiola, G., Robles, G., Sosa, R., Soto, L.A., Tapia, M., Valdez-Holguín, J.E. y Bezaury, J. 2008. Los ecosistemas marinos. En: Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, MEX. Pp. 135-159.

- Lescröel, A., Dugger, K., Ballard, G., y Ainley, D. 2009. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *J. Anim. Ecol.*, 78(4), 798-806.
- Losos, J. 2014. What is evolution? En: Losos, J.B., Baum, D.A., Futuyma, D.J., Hoekstra, H.E., Lenski, R.E., Moore, A.J., Peichel, C.L., Schluter, D. y Whitlock, M.C. (eds.). *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton University Press, New Jersey, USA. Pp. 3-9.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. 1ra ed. Princeton University Press, New Jersey, USA. 203 pp.
- Magaña, V.O., Vázquez, J.L., Pérez, J.B. y Pérez, J.L. 2001. El fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) y sus impactos en México. En: Escobar-Briones, E., Bonilla, M., Badán, A., Caballero, M. y Winckell, A. (comps.). *Los efectos del fenómeno El Niño en México 1997-1998*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Distrito Federal, MEX. Pp. 17-24.
- Manrique, F.A. 2000. Ecología alimenticia de los pelágicos menores del Golfo de California, México. <http://www.mty.itesm.mx/die/ddre/transferecia/Transferencia50/eli-02.htm> (Consultado el 26 de mayo de 2018).
- Mellink, E. 2001. History and status of colonies of Hermann's Gull in Mexico. *Waterbirds*, 24(2): 188-194.
- Mills, J.A. 1989. Red-billed gull. En: Newton, I. (ed.). *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press, London, UK. Pp. 387-404.
- Mourocq, E. 2017. *Evolution of life histories in birds: Reproductive strategies and survival relationship with ecology, social system and life histories*. Tesis de Doctor en Ciencias. University of Zurich, Faculty of Science, Zurich, Suiza. 308 pp.
- Mousseau, T.A. y Fox, C. W. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *TREE.*, 13(10): 403-407.
- Nelson, J.B. 1988. Age and breeding in seabirds. *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 19, 1081-1097.
- Pacheco, R.I., Becerril, B.F., Zertuche, J.A., Chee, B.A., Gálvez, T.A. y Blanco B.R. 2001. El Niño 1997-1998 y sus efectos sobre grandes volúmenes de la lechuga de mar del Golfo de California. En: Escobar-Briones, E., Bonilla, M., Badán, A., Caballero, M. y Winckell, A. (comps.). *Los efectos del fenómeno El Niño en México 1997-1998*. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Distrito Federal, MEX. Pp. 127-130.
- Pons, J.M., Hassanin, A. y Crochet, P.A. 2005. Phylogenetic relationships within the *Laridae* (Charadriiformes: Aves) inferred from mitochondrial markers. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 37: 686-699.
- Quinn, W.H. y Neal V.T. 1992. The historical record of El Niño events. En: Bradley R.S. y Jones P.D. (eds.). *Climate since A.D. 1500*. Routledge, Boston, USA. Pp. 623-648.

- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing, Vienna, Austria. Versión 1.2.1335.
- Reznick, D. 2014. Evolution of life histories. En: Losos, J.B., Baum, D.A., Futuyma, D.J., Hoekstra, H.E., Lenski, R.E., Moore, A.J., Peichel, C.L., Schluter, D. y Whitlock, M.C. (eds.). *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton University Press, New Jersey, USA. 268-275 pp.
- Robayo-Martínez, L.X. 2015. Evaluación de la productividad primaria fitoplanctónica a partir de la medición de oxígeno disuelto en tres lagunas del Sistema Lacustre de Chingaza. Tesis de Ingeniería Ambiental. Universidad Santo Tomás, Bogotá, Colombia. 100 pp.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories*. 1ra ed. Chapman & Hall, New York, USA. 535 pp.
- Roff, D.A. 1993. *Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. 1ra ed. Springer, New York, USA. 548 pp.
- Ruíz, J.A., Diaz, G., Guzmán, S.D., Medina, G. y Silva, M. 2006. Estadísticas climatológicas básicas del estado de Baja California (Período 1961-2003). 1era ed. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Centro de Investigación Regional del Noroeste (CIRNO), Cd. Obregón, Sonora, México. 165 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. 1era ed. Limusa, Ciudad de México, MEX. 432 pp.
- Sæther, B.E., Coulson, T., Grøtan, V., Engen, S., Altwegg, R., Armitage, K.B., Barbraud, C., Becker, P.H., Blumstein, D.T., Dobson, F.S., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., Jenkins, A., Jones, C., Nicoll, M.A., Norris, K., Oli, M.K., Ozgul, A. y Weimerskirch, H. 2013. How Life History Influences Population Dynamics in Fluctuating Environments. *Am. Nat.*, 182(6): 743-759.
- Santamaría-del-Ángel, E., Alvarez-Borrego, S. y Muller-Karger, F.E., 1994. The 1982–1984 El Niño in the Gulf of California as seen in the coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 99(4): 7423-7431.
- Schreiber, E.A. y Burguer, J. 2001. Seabirds in the marine environment. En: Schreiber, E.A. y Burguer, J. (eds.). *Biology of marine birds*. CRC Press, Florida, USA. Pp. 1-15.
- Spencer, H. 1866. *Principles of Biology*. 2da ed. D. Appleton & Company, New York USA, London, UK. 444 pp.
- Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and review of data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 145-171.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. 1era ed. Oxford University Press, New York, USA. 249 pp.
- Tereshchenko, I.E., Filonov, A.E., Monzón, C.O. y Figueroa, A. 2001. Investigación sobre la manifestación de la señal de El Niño en el occidente de México. En: Escobar-Briones, E.,

- Bonilla, M., Badán, A., Caballero, M. y Winckell, A. (comps.). Los efectos del fenómeno El Niño en México 1997-1998. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), Distrito Federal, MEX. Pp. 40-44.
- Velarde-González, E. 2008. Ficha técnica de *Larus heermanni*. En: Escalante-Pliego, P. (comp.). Fichas sobre las especies de Aves incluidas en el Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-ECOL-2000. Parte 2. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México, MEX. Pp. 1-7.
- Velarde, G., M.E. 1989. Conducta y ecología de la reproducción de la Gaviota Parda (*Larus heermanni*) en Isla Rasa, Baja California. Tesis de Doctor en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 129 pp.
- Velarde, E. 1993. Predation of nesting larids by Peregrine Falcons at Rasa Island, Gulf of California, Mexico. *Condor*, 95: 706-708.
- Velarde, E. 1999. Breeding biology of the Heermann's Gull (*Larus heermanni*) in Isla Rasa, Gulf of California, Mexico. *Auk*, 116(2): 513-519.
- Velarde, E. 2000. *Larus heermanni*. En: Ceballos, G. y Márquez, V.L. (eds.). Las aves de México en peligro de extinción. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, MEX. Pp. 163-164.
- Velarde, E., Cartron, J.L., Drummond, H., Anderson, D.W., Rebón-Gallardo, F., Palacios, E. y Rodríguez, C. 2005. Nesting seabirds of the Gulf of California's Offshore islands: Diversity, ecology and conservation. En: Cartron, J.E., Ceballos, G. y Felger, R.S. (eds.). Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico. Oxford University Press, New York, USA. Pp. 452-470
- Velarde, E. y Ezcurra, E. 2018. Are seabirds' life history traits maladaptive under present oceanographic variability? The case of Heermann's Gull (*Larus heermanni*). *Condor*, 120: 388-401.
- Velarde, E., Ezcurra, E. y Anderson, D.W. 2013. Seabird diets provide early warning of sardine fishery declines in the Gulf of California. *Sci. Rep.*, 3: 1332.
- Velarde, E., Ezcurra, E. y Anderson, D.W. 2015a. Seabird diet predicts following-season commercial catch of Gulf of California Pacific Sardine and Northern Anchovy. *J. Marine Syst.*, 146: 82-88.
- Velarde, E., Ezcurra, E., Cisneros-Mata, M.A. y Lavin, M.F. 2004. Seabird ecology, El Niño anomalies, and prediction of sardine fisheries in the Gulf of California. *Ecol. Appl.*, 14: 607-615.
- Velarde, E., Ezcurra, E., Horn, M.H. y Patton, R.T. 2015b. Warm oceanographic anomalies and fishing pressure drive seabird nesting north. *Sci. Adv.*, 1: 1-7.
- Velarde, E., Tordesillas, M., Vieyra, L. y Esquivel, R. 1994. Seabirds as indicators of important fish populations in the Gulf of California. *CalCOFI Rep.*, 35: 137-143.

- Velarde, E., Wilder, B., Felger, R. y Ezcurra, E. 2014. Floristic diversity and dynamics of Isla Rasa, Gulf of California – a globally important seabird island. *Bot. Sci.*, 92(1): 89-101.
- Vieyra, L., Velarde, E. y Ezcurra, E. 2009. Effects of parental age and food availability on the reproductive success of Heermann's Gulls in the Gulf of California. *Ecology*, 90(4): 1084-1094.
- Vindenes, Y. y Øystein, L. 2015. Individual heterogeneity in life histories and eco-evolutionary dynamics. *Ecol. Lett.*, 18: 417-432.
- Warheit, K.I. 2001. The Seabird Fossil Record and the Role of Paleontology in Understanding Seabird Community Structure. En: Schreiber, E.A. y Burguer, J. (eds.). *Biology of marine birds*. CRC Press, USA. Pp. 1-15.
- Weimerskirch, H. 2001. Seabird demography and its relationship with the marine environment. En: Schreiber, E.A. y Burguer, J. (eds.). *Biology of marine birds*. CRC Press, USA. Pp. 115-135.
- White, W.B. y Tourre, Y.M. 2003. Global SST/SLP waves during the 20th century. *Geophys. Res. Lett.*, 30(12): 1651.
- Williams, G.C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 11: 398-411.
- Williams, G.C. 1966. Natural selection, costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.*, 100(916): 687-690.
- Wingfield, J.C., Hau, M., Boersma, P.D., Romero, L.M., Hillgarth, N., Ramenofsky, M., Wrege, P., Scheibling, R., Kelley, J.P., Walker, B. y Wikelski, M. 2018. Effects of El Niño and La Niña Southern Oscillation events on the adrenocortical responses to stress in birds of the Galapagos Islands. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 259: 20-30.