



ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL BOBO CAFÉ (*SULA LEUCOGASTER*) EN TRES ISLAS DEL PACÍFICO TROPICAL MEXICANO

Salvador Hernández-Vázquez¹ · Eric Mellink² · José Alfredo Castillo-Guerrero³ · Ricardo Rodríguez-Estrella⁴ · José Ángel Hinojosa-Larios¹ · Víctor Hugo Galván-Piña¹

¹ Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zona Costera, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara. Gómez Farías No. 82, San Patricio-Melaque, Municipio de Cihuatlán, Jalisco 48980, México.

² Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C. Carretera Ensenada-Tijuana #3918, 22860 Ensenada, BC, México.

³ CONACYT-Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de la Costa Sur. Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zona Costera, Gómez Farías No. 82, San Patricio-Melaque, Municipio de Cihuatlán, Jalisco 48980, México.

⁴ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Apartado Postal 128, La Paz, B.C.S. 23000, México.

E-mail: Salvador Hernández-Vázquez · sahernan@costera.melaque.udg.mx

Resumen · El Bobo Café (*Sula leucogaster*) es un ave marina que anida en islas de mares tropicales y subtropicales. En el Pacífico mexicano ha sido objeto de varios estudios, pero, aún se conoce muy poco de la dinámica poblacional de sus colonias y la influencia de variables oceánicas sobre ellas. Estudiamos la ecología reproductiva del Bobo Café en tres islas del Pacífico mexicano: Pajarera y Cocinas, en Bahía Chamela, Jalisco y Peña Blanca, en Colima. Realizamos visitas mensuales a cada isla de enero de 2008 a diciembre de 2009. En 2008 hubo más nidos que en 2009, el número máximo estimado de parejas reproductoras en cada año (2008 y 2009 respectivamente) fue de 724 y 758 en Cocinas, 895 y 1,071 en Pajarera y 15,215 y 15,801 en Peña Blanca. Observamos nidos activos durante todo el año, pero la mayor densidad en ambos años ocurrió de abril a julio, coincidiendo con valores más altos de la temperatura superficial del mar y más bajos de concentración de clorofila *a*. El periodo reproductivo estuvo asociado con la presencia de masas de agua cálida, lo que es opuesto al patrón observado en colonias del Golfo de California, pero coincide con la presencia de peces migratorios. Así, los ajustes en la fenología reproductiva parecen asociados con condiciones locales favorables para la crianza de pollos (disponibilidad local de ciertas presas) durante el periodo cálido. Los parámetros reproductivos considerados indican que Peña Blanca, la colonia más grande, tiene las mejores condiciones para la reproducción (tamaño de puesta mayor, huevos más grandes y mejor éxito de eclosión). Las diferencias entre años y colonias parecen relacionadas con la variabilidad oceánica, la cual afecta a escala local la disponibilidad de presas. Con base en el número de individuos, que la hacen una de las colonias más grandes de la costa Pacífico mexicana, Peña Blanca califica para ser designada como un Área Importante para la Conservación de las Aves (AICA).

Abstract · Breeding ecology of the Brown Booby (*Sula leucogaster*) in three islands of the Mexican tropical Pacific Ocean

The Brown Booby (*Sula leucogaster*) is a seabird that breeds in islands of tropical and subtropical seas. In the Mexican Pacific, it has been the subject of several studies, but little was known on the dynamics of its colonies and the influence of oceanic variables on them. We studied the breeding ecology of the Brown Booby at three southern Mexico islands: Pajarera and Cocinas in Bahía Chamela, Jalisco, and Peña Blanca in Colima. We visited each island monthly from January 2008 to December 2009. There were more nests in 2008 than in 2009, estimated maximum annual colony size (2008 and 2009, respectively) was 724 and 758 breeding pairs at Cocinas, 895 and 1,071 at Pajarera, and 15,215 and 15,801 at Peña Blanca. We observed active nesting year-round, but the highest densities in both years were from April to July, when sea surface temperature was higher and levels of chlorophyll *a*, lower. The breeding period was associated with the presence of warm water masses, which is the opposite to the pattern previously recorded in Gulf of California colonies, but coincided with the presence of migratory fish. This difference in breeding phenology seems an adaptation to match local conditions (prey availability) during chick rearing. Breeding parameters (higher clutch size, egg volume, hatching success) point out that Peña Blanca, the largest colony, was superior to the other colonies in terms of breeding. Differences among years and colonies seem related to oceanic variability, which affects the local availability of prey. Based on the size of the colony, which makes it one of the largest colonies along the Mexican Pacific coast, the Peña Blanca colony qualifies to be nominated as Important Bird Area (IBA).

KEY WORDS: Breeding phenology · Colony size · Interannual changes · México · Seabirds · *Sula leucogaster*

Receipt 11 July 2016 · First decision 27 September 2016 · Acceptance 6 June 2017 · Online publication 15 June 2017

Communicated by Francisco Vilella © The Neotropical Ornithological Society

INTRODUCCIÓN

En áreas tropicales ocurren cambios estacionales en el ambiente marino, como afloramiento, cambios en temperatura superficial del mar y en la productividad primaria (clorofila *a*), que influyen los ciclos reproductivos y la ecología de aves marinas (Le Corre 2001, Le Corre et al. 2003, Jaquemet et al. 2007, Castillo-Guerrero & Mellink 2011, Castillo-Guerrero et al. 2016). Las condiciones físicas y la estructura trófica pueden variar entre años y colonias debido a anomalías tales como El Niño y a patrones locales de fluctuación de la productividad (Schreiber 2002). Aunque los factores ambientales se han asociado normalmente con componentes del desempeño reproductivo (e.g., Jaquemet et al. 2008, Castillo-Guerrero & Mellink 2011, Ancona et al. 2012), se conoce aún poco acerca del efecto que las variaciones a escala local (por ej. entre colonias y años) tienen sobre la ecología reproductiva de especies tropicales con distribución amplia.

Las aves marinas que habitan zonas tropicales se enfrentan a condiciones de menor productividad y predictibilidad de la presencia de alimento que aquellas que habitan en latitudes altas (Ainley & Boekheide 1983, Weimerskirch et al. 2005) y las aves marinas tropicales han desarrollado adaptaciones para lidiar con estas condiciones (Jaquemet et al. 2008). Por ejemplo, como parte de su especialización a ambientes tropicales, el Charrán Sombrío (*Onychoprion fuscatus*) exhibe diferencias entre colonias en cuanto a hábitos de alimentación, temporalidad en la reproducción y estrategia reproductiva (Jaquemet et al. 2008); esta plasticidad se ha indicado como la razón por la que esta especie tiene una dominancia numérica en mares tropicales (Jaquemet et al. 2008).

El Bobo Café (*Sula leucogaster*) es un ave marina que se distribuye en todos los océanos tropicales y subtropicales del mundo anidando principalmente en islas remotas sin disturbio humano ni depredadores introducidos (Shreiber & Norton 2002). A nivel mundial se le estima una población de 221,200–275,400 parejas, de las que 198,000–237,000 viven en el Océano Pacífico; con el 74–76% de estas parejas en el Pacífico oriental, 23% en el Pacífico centro y sur y 1–3% en el Pacífico occidental (Schreiber & Norton 2002). En el Pacífico oriental se han reportado colonias reproductivas desde roca Consag, en el norte del Golfo de California, hasta la isla Malpelo en Colombia. El tamaño de las colonias varía entre 50 nidos, en las Islas Marias, (Stager 1957), hasta 74,000 en San Pedro Mártir (Tershy & Breese 1997). A pesar de que su población es grande, la población global ha disminuido sustancialmente y actualmente podría ser de sólo un 10% de sus niveles históricos (Shreiber & Norton 2002).

En México, el Bobo Café se distribuye a lo largo de gran parte de ambas costas del país. En la costa Pacífico hay colonias en el Archipiélago de Revillagigedo y en islas desde el norte del Golfo de California hasta el estado de Guerrero (Howell & Webb 1995). La colonia

más grande es la de la isla San Pedro Mártir, una isla rocosa situada en el centro del Golfo de California (Tabla 1). A pesar de la abundancia de esta especie y de que se le ha estudiado más que a otras aves comunes en el Pacífico mexicano, aún se conoce muy poco de la dinámica de sus colonias y la influencia de variables oceánicas sobre ellas.

La fenología reproductiva de la especie es muy variable. En el Caribe y el Pacífico oriental el pico de puesta ocurre entre diciembre y febrero; en el Pacífico central es entre diciembre y marzo, aunque en algunas colonias no hay una estacionalidad muy marcada (Atolón Kure e islas Christmas y Phoenix); en las islas Hawaianas y en la isla Vostok el pico ocurre entre marzo y mayo; en el atolón Johnston entre diciembre y enero; y en el océano Índico, de noviembre a marzo (Nelson 1978, Shreiber & Norton 2002). No se han elucidado los factores que condicionan la fenología reproductiva de esta especie en general y a escala local. El aclararlo permitirá entender mejor no solo a esta especie, sino contribuirá a un mayor conocimiento sobre los ajustes de las aves marinas tropicales a las variaciones en las condiciones ecológicas bajo las que viven.

Esta especie ha sido objeto de pocos estudios en el Pacífico mexicano, mismos que han abordado temas como el de los efectos de El Niño sobre sus colonias reproductivas (Mellink 2000), ecología trófica y de forrajeo (Mellink et al. 2001, Castillo-Guerrero et al. 2016) y la concentración de organoclorados en huevos (Mellink et al. 2009). En el Pacífico central, hay reportes de su reproducción, conteos y estimaciones esporádicas desde 1970 de los tamaños de sus colonias en las islas de la Bahía de Chamela, Jalisco (Sánchez-Hernández & Pérez-Jiménez 1972; Gaviño de la Torre 1975, 1978; Hernández-Vázquez et al. 2012).

El estudio que aquí presentamos describe (1) el tamaño de las colonias y sus cambios temporales en el número de nidos, (2) aspectos básicos de la ecología reproductiva (densidad, tamaño de puesta, tamaño del huevo, cronología reproductiva y éxito de eclosión) y, (3) la relación entre parámetros reproductivos y variables oceanográficas (temperatura superficial y clorofila *a*) en tres islas del Pacífico central mexicano: dos dentro de la Bahía de Chamela, Jalisco (Pajarera y Cocinas) y una isla expuesta al océano abierto (Peña Blanca, Colima), durante dos años (2008 y 2009).

MÉTODOS

Área de estudio. Las islas Pajarera y Cocinas (Figura 1), junto con once islotes cercanos, están protegidas por el gobierno mexicano bajo la categoría de “Santuario” (SEMARNAT 2002). Ambas islas son usadas para anidar por el Bobo Café, otras especies de aves marinas y de garzas y por el Ibis Blanco (*Eudocimus albus*) (Hernández-Vázquez et al. 2010, 2012).

La isla Pajarera (19°33'31"N, 105°06'41"O) se encuentra a 1,4 km de la costa, tiene un área de 20,5 ha,

Tabla 1. Número de nidos y/o parejas reproductivas del Bobo Café (*Sula leucogaster*) reportadas en las colonias del océano Pacífico.

País	Isla	Año	Densidad nidos/m ²	No. estimado	Fuente
Costa Rica	Cabo Blanco		7,2	1,194	Chaves-Campos & Torres 2002
Colombia	Gorgona	2003		150	Ospino-Alvarez 2004
Francia	Clipperton	2003	?	12,500	Pitman et al. 2005
México	San Pedro Mártir	1994		74,000	Tershy & Breese 1997
México	Pajarera	1974	15	9,524	Gaviño de la Torre 1975
México	Pajarera	1979	4,1–37,8	3,100	Gabiño de la Torre 1993
México	Pajarera	1999–2000	0,04	1,700	Hernández-Vázquez et al. 2012
México	Pajarera	2008–2009		895–1,071	Este estudio
México	Cocinas	1999–2000	0,05	1,100	Hernández-Vázquez et al. 2012
México	Cocinas	2008–2009		724–758	Este estudio
México	Peña Blanca	2008–2009		15,215–15,801	Este estudio
México	Morros El Potosí		0,13–0,20		Ceyca & Mellink 2009
México	Morros El Potosí			3,000–3,250	Howell & Engel 1993
México	Morros El Potosí	2004	0,21–0,33		Mellink & Riojas-López 2005
México	Farallón de San Ignacio			1,200	González-Bernal et al. 2002
México	Farallón de San Ignacio			1,200	Guevara-Medina et al. 2008
México	San Juanito, Mariás			50	Stager 1957
México	Larga, Mariás	2001	?	550	Rebón-Gallardo 2000
México	Marietas			15,000	Velarde et al. 2005
México	San Benedicto	2000	?	300	Pitman & Balance 2002
México	Isabel			1,500–2,500	Velarde et al. 2005
México	Idelfonso			1,000–4,000	Mellink 2000
México	San Jorge			5000	Mellink 2000
Hawaii	Lehua	2003	?	1,042	VanderWerf et al. 2007
Suroeste de Hawaii	Atolón Johnston	2000	?	550	Beadell et al. 2003

una longitud máxima de 970 m y anchura máxima de 374 m. La mayor parte de la isla está rodeada por acantilados y pequeñas playas de canto rodado. En los lados noroeste y sureste, hay manchones pequeños de bosque tropical caducifolio y Cardón (*Pachycreus pecten-aboriginum*, Cactaceae), que alcanza alturas de 6–8 m. El resto de la isla está cubierta principalmente por el Zacate de Guinea (*Urochloa maxima*, Poaceae) (Sánchez-Hernández & Pérez-Jiménez 1972). Recientemente, se han extendido sobre la isla la Rama de la Cruz (*Chromolaena odorata*, Asteraceae) y el Zacate de Guinea (un exótico invasivo) (SH-V observ. pers.).

La isla Cocinas tiene una superficie de 32 ha y se encuentra a 1,9 km de la costa (19°32'49"N, 105°06'35"O). La vegetación predominante en la parte oriental es de Cuachalalate (*Amphipterygium* sp., Anacardiaceae) y, en menor proporción, cardón. También se encuentran arbustos de *Bursera excelsa* var. *favonialis* (Burseraceae), *Manihot chlorosticta* (Euphorbiaceae) y *Quadrella indica* (Capparaceae) que en la cima y en la ladera poniente de la isla son achaparrados. Durante el otoño el piso se cubre de un manto herbáceo compuesto por *Elytraria* sp.

(Acanthaceae) (Sánchez-Hernández & Pérez-Jiménez 1972).

Peña Blanca (19°06'11"N, 104°29'13"O; Figura 1) es una pequeña isla rocosa sin vegetación que se encuentra a 1,9 km de la costa, frente de la playa Peña Blanca, y a 20 km al oeste del puerto de Manzanillo. Tiene una superficie de 11 ha, con una cima a 40 m s.n.m., a partir de la cual bajan acantilados hasta el mar por toda su periferia. La isla está cubierta de grandes rocas en las orillas de los riscos, sobre todo en su parte norte y este. La cima es menos rocosa y tiene una pendiente de 20–25° que se incrementa conforme se acerca a la orilla. La colonia de Bobo Café ocupó una superficie de 37,000 m². Además del Bobo Café anidan en esta isla el Rabijunco Pico Rojo (*Phaethon aethereus*) y el Zopilote Común (*Coragyps atratus*) (SH-V observ. pers.). Además de las aves, hay solo una especie de vertebrado: la cuija de cola oscura (Reptilia: *Aspideoscelis lineattissima*) (Mellink et al. 2007).

En cada isla se establecieron dos parcelas de monitoreo de 450 m² cada una. En Peña Blanca una se ubicó en el centro y la otra en la periferia de la colonia. En Pajarera y Cocinas, se ubicaron en dife-

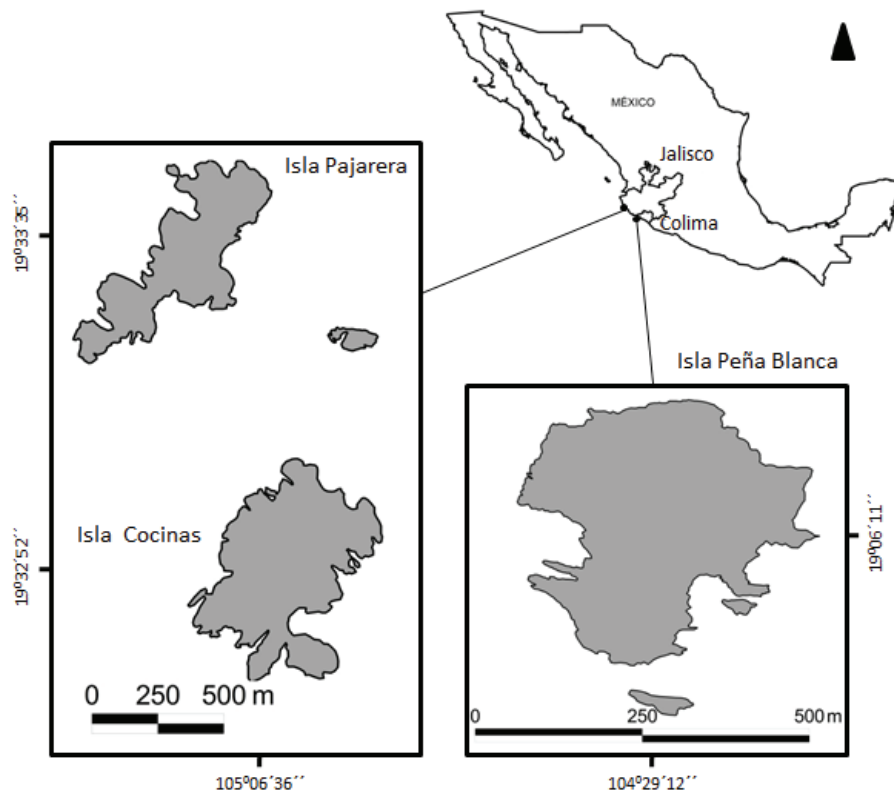


Figura 1. Ubicación de las islas Pajarera y Cocinas (Bahía de Chamela), Jalisco e isla Peña Blanca, Colima en México.

rentes zonas de cada isla. Las tres islas se visitaron mensualmente de enero de 2008 a diciembre de 2009. En cada visita se contaron y revisó el contenido de todos los nidos en las parcelas de monitoreo. Con el fin de llevar un control y evitar que un mismo nido o huevo fuera contado más de una vez, estos fueron marcados. Los nidos se marcaron con una varilla metálica y una etiqueta con un número consecutivo de acuerdo con su fecha de primer registro, mientras que los huevos fueron marcados con tinta no toxica en uno de sus extremos. Además del monitoreo de los nidos en las parcelas, en Pajarera y Cocinas se contaron y revisaron todos los nidos en cada visita.

Estimación del tamaño de colonia. Mientras que la abundancia mensual de nidos y su contenido en Pajarera y Cocinas derivó directamente de los conteos totales, para Peña Blanca se extrapoló la densidad promedio de las dos parcelas de muestreo al total del área de anidación. La diferencia en métodos entre colonias se debe a las diferencias en tamaño de colonia y en la distribución de los nidos a escala local. En Cocinas y Pajarera los nidos se distribuyeron de manera agrupada, por lo cual no consideramos pertinente extrapolar la información obtenida en parcelas (dos parcelas de 450 m² en cada isla). En Peña Blanca, por lo contrario, la densidad de anidación era muy alta, lo que dificultó el conteo directo de todos los nidos, y al mismo tiempo la densidad de nidos es relativamente homogénea en toda el área de anidación, como fue revelado por conteos de nidos en diferen-

tes puntos de la isla realizadas un año antes, lo que permite extrapolar a partir de conteos en parcelas de monitoreo.

Para estimar el total de nidos diferentes a lo largo del año, en Cocinas y Pajarera, se obtuvo la proporción entre el total de nidos marcados a lo largo del año y la suma de nidos en todos los conteos mensuales en cada parcela de muestreo. Esta proporción se aplicó a la suma de todos los conteos mensuales de nidos en toda la isla a lo largo del año para estimar el total anual de nidos diferentes. El total anual de nidos en Peña Blanca se estimó extrapolando el número total de nidos marcados en las dos parcelas de muestreo a la superficie total de la colonia.

Cronología, éxito reproductivo y tamaño de huevos.

La cronología de puesta y de eclosión se determinaron con base en los datos mensuales de nidos y pollos en las parcelas de monitoreo. A partir de esos datos se calculó también el éxito de eclosión, expresado como un porcentaje de todos los huevos puestos. Dentro de las parcelas se seleccionaron aleatoriamente 50 huevos cada año, de los que se midió su longitud y anchura con un vernier digital ($\pm 0,01$ mm). Con estas medidas se calculó el volumen de los huevos (cm³) con la fórmula: $V = (\pi/6000) LB^2$, donde V es el volumen del huevo, $\pi = 3,1416$, L es la longitud del huevo y B el diámetro máximo (Barth 1967).

Caracterización de variables oceanográficas. La temperatura superficial del agua y clorofila *a* se midieron mensualmente durante los 24 meses de monitoreo.

En la Bahía de Chamela se establecieron seis puntos a una distancia de un kilómetro uno del otro, a lo largo de una línea perpendicular a la costa que pasaba entre las islas Cocinas y Pajarera. En Peña Blanca se trazó una línea perpendicular a la costa y pasando por un extremo de la isla. En cada punto se tomó la temperatura superficial (Medidor multiparámetros digital YSI modelo 556 MPS) y se colectaron muestras de agua para la determinación posterior de la clorofila *a* por el método de extracción por acetonas (Parsons et al. 1984).

Análisis estadístico. Previo a realizar análisis estadísticos se determinó si los datos del tamaño del huevo y de puesta se distribuían normalmente con la prueba de Shapiro-Wilks. Cuando fueron normales se usó estadística paramétrica y, en caso contrario, estadística no paramétrica. Para comparar el número de huevos por nido (tamaño de puesta) entre islas y años se utilizó un análisis de varianza de dos vías, considerando las posibles interacciones entre los factores (años e islas).

Se realizó un Análisis de Varianza de tres vías considerando años, isla y secuencia de puesta como factores para determinar diferencias en el volumen de huevos. El éxito de eclosión se expresó como la proporción de huevos puestos que eclosionaron y las islas y años se compararon con una prueba Z de proporciones. La relación entre la densidad de nidos y la temperatura y clorofila *a* se determinó con pruebas de correlación de rango de Spearman. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica 7.

RESULTADOS

Tamaño de colonia. En 2008 se registró una densidad de 105 nidos/900 m² en Pajarera y de 156 nidos/900 m² en Cocinas, mientras que en Peña Blanca se registró una densidad de 388 nidos/900 m². En 2009 hubo 112 nidos/900 m² en Pajarera, 145 nidos/900 m² en Cocinas y 374 nidos/900 m² en Peña Blanca. En la Pajarera hubo 586 nidos en el conteo mensual más alto y 1071 nidos diferentes a lo largo de toda la temporada reproductiva en 2008 y 506 y 895 nidos, respectivamente en 2009. En Cocinas estos valores fueron de 448 y 758 nidos en 2008 y 540 y 724 nidos en 2009, mientras que en Peña Blanca los conteos fueron de 9,743 y 15,803 nidos respectivamente en 2008 y 9,702 y 15,212 en 2009.

Cronología y éxito reproductivo. La temporada reproductiva ocupó casi todo el año (febrero–diciembre) y fue asincrónica, en las tres islas. Los primeros nidos se observaron entre marzo y abril de 2008 y de febrero y marzo de 2009 (Figura 2A). El inicio de la puesta de huevos se presentó en abril de 2008 y marzo de 2009, en las tres islas (Figura 2B). Los huevos empezaron a eclosionar en junio 2008 y mayo 2009 en Cocinas y Pajarera y, en mayo de 2008 y abril de 2009 en Peña Blanca (Figura 2B–C). La densidad de

anidación fue mayor entre mayo y agosto, con variaciones en función del año y la isla.

En Cocinas y Pajarera el 70% y 40% de los nidos fueron establecidos en áreas planas, con pasto y arbustos pequeños, mientras que el resto se encontraban en áreas despejadas con una superficie arenosa y con pendientes < 40°, mientras que en Cocinas se concentraron en un área despejada en el lado norte de la isla. En las dos islas los nidos se construyeron con pastos y pequeñas ramas de vegetación circundante al nido. En Peña Blanca los nidos se distribuyeron en toda la isla, excepto en las orillas, donde predominan rocas grandes y acantilados. En esta isla todos los nidos se encontraban sobre sustrato rocoso, con pendientes entre 10 y 15° y, debido a la ausencia de vegetación, los nidos fueron contruidos con rocas pequeñas, plumas y huesos, principalmente de la misma especie.

El número de huevos por nido varió entre 1 y 2 en Pajarera y Cocinas, y entre 1 y 3 en Peña Blanca, lo que resultó en un tamaño de puesta promedio mayor en esta última colonia ($F_{2,1220} = 36,5$, $P < 0,001$). En 2009 el tamaño de puesta fue mayor que en 2008, en las tres islas ($F_{1,1220} = 9,2$, $P = 0,002$) (Tabla 2). Los primeros huevos puestos en cada nido tuvieron un volumen 8% mayor que los segundos ($F_{1,588} = 83,3$, $P < 0,001$). En 2008 el volumen promedio de los huevos fue mayor en Peña Blanca que en las otras islas (9% mayor el primer huevo y 4% el segundo), mientras que en 2009 no hubo diferencias entre las colonias ($F_{2,588} = 4,32$, $P = 0,01$) (Tabla 3).

En Pajarera y Cocinas el éxito de eclosión fue mayor en 2008 que en 2009 ($Z = 9,66$, $P < 0,05$, $Z = 12,5$, $P < 0,05$, respectivamente), mientras que en Peña Blanca no hubo diferencias interanuales ($Z = 4,83$, $P > 0,05$). En Pajarera, durante 2008 se registraron 96 huevos dentro de las parcelas, de los cuales el 63% eclosionó, mientras que, en 2009, de los 84 huevos en las parcelas eclosionó sólo el 38% ($Z = 9,66$, $P < 0,05$). En Cocinas hubo un patrón similar ($Z = 12,5$, $P < 0,05$), con la eclosión del 61% de los 146 huevos encontrados en las parcelas en 2008 y 44,5% de 164 huevos en 2009. En Peña Blanca el éxito de eclosión fue de 72,1% en 2008 (de un total de 716 huevos) y 70,4% en 2009 (785 huevos).

Variables oceánicas y su relación con la reproducción. En Bahía de Chamela los valores más altos de clorofila *a* se observaron entre febrero y junio de ambos años, cuando las temperaturas fueron más bajas ($r = -0,82$, $P < 0,05$, Figura 3). En 2008 los valores de clorofila *a* fueron de 0,57 mg/m³ (noviembre) a 6,67 mg/m³ (mayo), mientras que en 2009 fueron mucho mayores, con valores que llegaron a 11,40 mg/m³ (abril) y 14,84 mg/m³ (mayo) (Figura 3a). En Peña Blanca la clorofila *a* fue mayor cuando se registró la temperatura más baja ($r = -0,66$, $P < 0,05$). Los valores de clorofila *a* variaron menos que en Chamela, y presentaron incrementos modestos, de 0,57 mg/m³ en diciembre, a 2,69 en marzo y 2,74 mg/m³ en abril de 2008 y de 0,083 mg/m³

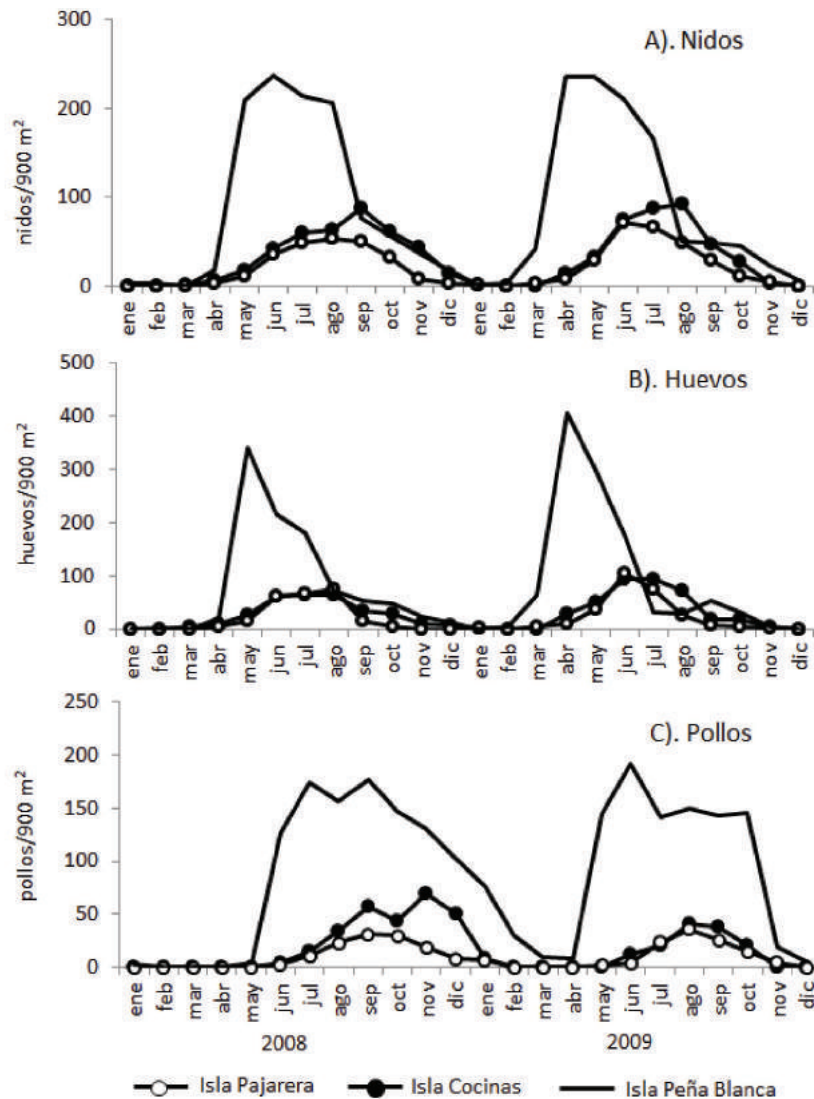


Figura 2. Número mensual de nidos (A), huevos (B) y pollos (C) de Bobo Café (*Sula leucogaster*) registrados en las parcelas de muestreo (900 m²) en las islas Pajarera, Cocinas y Peña Blanca en 2008 y 2009.

en noviembre a 4,17 mg/m³ en mayo de 2009 (Figura 3b).

La abundancia de nidos se correlacionó directamente con la temperatura superficial del agua en las tres colonias (Pajarera, $r = 0,87, P < 0,05$; Cocinas, $r = 0,78, P < 0,05$ y Peña Blanca, $r = 0,66, P < 0,05$), e inversamente con la concentración de clorofila *a* en Pajarera ($r = -0,75, P < 0,05$) y Cocinas ($r = -0,71, P < 0,05$), pero no en Peña Blanca ($r = -0,23, P > 0,05$).

DISCUSIÓN

Tamaño de colonia. En esta investigación estimamos un máximo de 1,071 nidos a lo largo de toda la temporada reproductiva en 2008 y 895 en 2009 en Pajarera; 758 y 724 en Cocinas; y 15,803 y 15,215, en Peña Blanca. Los valores de isla Pajarera están muy por debajo de los observados por Gaviño de la Torre en 1975 (9,000 parejas) y Hernández-Vázquez y colaboradores en 2012 (1,700). Las causas de esta dismi-

nución son difíciles de esclarecer, pero podrían estar relacionadas con el incremento en la cobertura del arbusto *C. odorata* y el zacate *U. maxima*, que han invadido las áreas despejadas donde anidaba el Bobo Café. El área de anidación en isla Pajarera en 1975 se estimó en 14,4 ha (Gaviño de la Torre 1975), la cual se había reducido a 3,9 ha en 2000 (Hernández-Vázquez et al. 2010). En 2009 el área de anidación disminuyó a 3,0 hectáreas y en 2015 fue de tan sólo 1,2 hectáreas (SH-V datos no publ.). Además de esta reducción en el hábitat de anidación, se han incrementado las visitas humanas (principalmente para actividades turísticas) a las islas en los últimos años, ocasionando efectos adversos en las colonias (abandono de nidos dejando expuestos los huevos y pollos al sol y algunos depredadores; Hernández-Vázquez et al. 2010).

Para Peña Blanca la información previa que permita comparar el desarrollo temporal de la colonia se limita a una observación casual, sin conteo, en 1944,

Tabla 2. Tamaño de puesta (media \pm error estándar) del Bobo Café (*Sula leucogaster*) en colonias del Pacífico tropical mexicano. Se muestran también los porcentajes de diferentes tamaños de puesta separados por año (2008 y 2009) e isla (Pajarera y Cocinas en Jalisco y Peña Blanca en Colima, México).

Año/isla	Nidos con 1 huevo (%)	Nidos con 2 huevos (%)	Nidos con 3 huevos (%)	(X \pm EE)	N
2008					
Pajarera	36	64	0	1,64 \pm 0,05	88
Cocinas	48	52	0	1,52 \pm 0,05	86
Peña Blanca	25	74	1	1,76 \pm 0,02	454
2009					
Pajarera	30	70	0	1,68 \pm 0,05	76
Cocinas	38	62	0	1,61 \pm 0,05	83
Peña Blanca	10	88	2	1,92 \pm 0,02	439

Tabla 3. Media \pm error estándar del volumen del huevo del Bobo Café (*Sula leucogaster*) en función de la secuencia de puesta (huevo 1 vs. huevo 2), y el año en las islas Pajarera y Cocinas en Jalisco y Peña Blanca en Colima, México. Hubo diferencias consistentes entre el primero y segundo huevo en 2008 y 2009 ($F_{1,588} = 83.3$, $P < 0.001$), y en 2008 el volumen de los huevos fue mayor en Peña Blanca ($F_{2,588} = 4.32$, $P = 0.01$).

Isla/año	2008		2009	
	Huevo 1	Huevo 2	Huevo 1	Huevo 2
Cocinas	51,87 \pm 0,73	48,64 \pm 1,17	52,79 \pm 0,43	48,68 \pm 0,53
Pajarera	50,91 \pm 0,86	48,89 \pm 0,82	51,68 \pm 0,73	47,87 \pm 0,61
Peña Blanca	55,97 \pm 0,66	50,50 \pm 0,70	53,33 \pm 0,80	48,18 \pm 0,69

de Osorio Tafall (1944), quien escribió “La Peña Blanca... [e]stá habitada por millares de aves pescadoras, siendo *Sulla* [SIC] *brewsteri* [sinónimo de *Sula leucogaster*], la especie predominante”. Además, en 2006 y 2007 la especie era muy abundante (EM y ME Riojas-López observ. pers.), aunque tampoco se realizó ningún conteo. De esta manera, no es posible determinar ningún patrón. Sin embargo, considerando la densidad de anidación alta y la abundancia de parejas anidantes actuales, es posible que la colonia sea similar a su estado en 1944. Debido a lo escarpado de las laderas de la isla no hay actividades turísticas, ni es usada por pescadores. En Peña Blanca no hay depredadores potenciales que afecten la colonia de *S. leucogaster*, pero durante el trabajo de campo observamos depredación de huevos y pollos pequeños por la Gaviota Ploma (*Larus heermanni*) y el Zopilote Común, sin que sepamos el impacto poblacional de ello.

Partiendo de las estimaciones poblacionales de Bobo Café en Peña Blanca, donde registramos alrededor de 15,803 nidos (31,606 individuos) este sitio reúne aproximadamente al 6% de la población mundial de Bobo Café (considerando el estimado global de 221,200–275,400 parejas; Shreiber & Norton 2002). Con base en esta información, Peña Blanca cumple con los criterios 4Aii ($\geq 20,000$ aves acuáticas o $\geq 10,000$ parejas de aves marinas de una o más especies) y 4Aiii ($\geq 1\%$ de la población mundial de una especie de ave marina o terrestre gregaria) para ser

designada como Área de Importancia para la Conservación de las Aves-AICA. De igual forma, a nivel regional, Peña Blanca alberga la colonia más grande confirmada de Bobo Café en el Pacífico sur de México (no existen estimaciones de la población total en Morros El Potosí, pero, con base en los pocos datos existentes, esta podría ser de tamaño comparable). Esto apunta a la necesidad de conservar esta colonia.

Cronología y éxito reproductivo. En las tres islas consideradas, la temporada de anidación ocurrió entre abril y diciembre, lo que no coincide con las temporadas de reproducción reportadas para la especie en otras colonias del Pacífico de México y el Golfo de California. En el Golfo de California la temporada reproductiva abarca de diciembre a mayo en la mayoría de las localidades, aunque en San Jorge puede comenzar hasta tres meses antes y continuar hasta casi final de año (Mellink 2000). En Morros El Potosí, Guerrero, los bobos cafés anidan durante todo el año, con dos picos reproductivos definidos: otoño (octubre–noviembre, inferida de los datos) y primavera (marzo–abril; Ceyca & Mellink 2009).

La cronología de anidación del Bobo Café es muy variable entre colonias de todo el mundo. Algunas colonias exhiben dos picos reproductivos anuales (Ospino-Álvarez 2004); otras, solo uno (Golfo de California, islas Hawaii, atolón de Johnston, isla Vostok e islas del océano Índico); mientras que, en otras, la reproducción se mantiene todo el año (atolón de

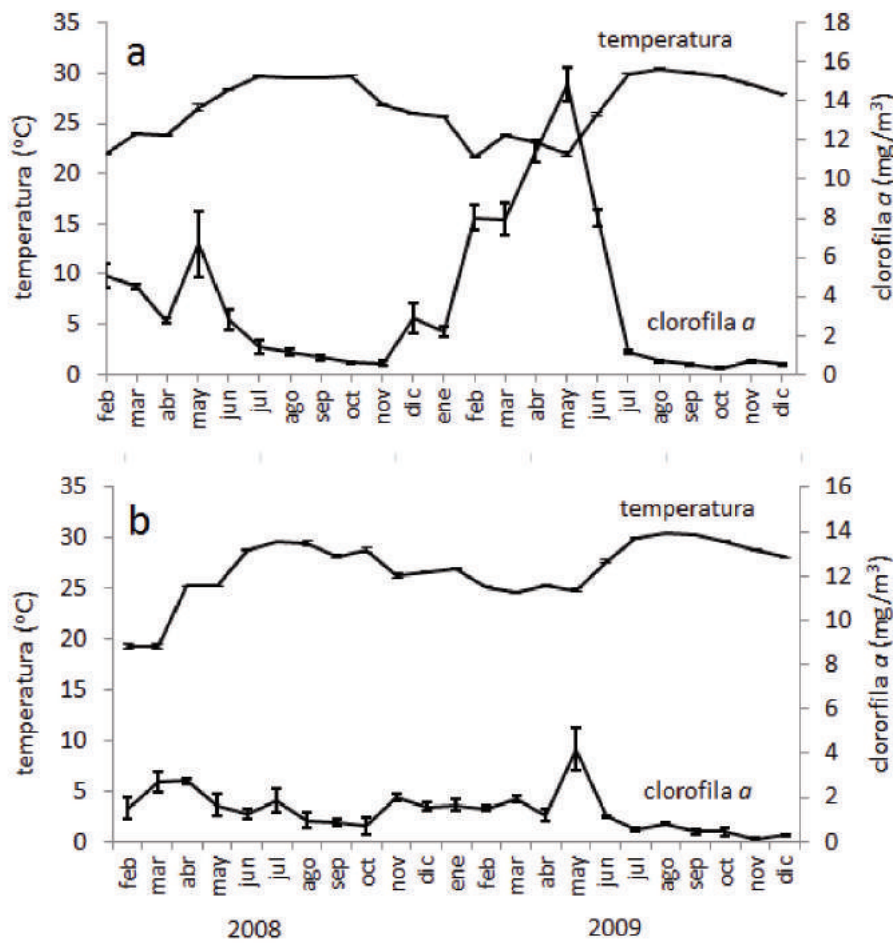


Figura 3. Temperatura superficial del mar y clorofila *a* registrada en Bahía Chamela, Jalisco (a) y área circundante a la isla Peña Blanca, Colima (b) en 2008 y 2009.

Kure, isla de Navidad, isla Fénix, islas de la costa brasileña y, posiblemente, isla Isabel, Nayarit) (Nelson 1978, Mellink 2000, Schreiber & Norton 2002). La reproducción es un proceso demandante para las aves marinas (Drent & Daan 1980), y tales diferencias muestran la capacidad de esta especie para ajustar su periodo reproductivo en respuesta a las condiciones favorables de abundancia y disponibilidad de alimento (e.g., Tershy et al. 2000, Hamer et al. 2002).

En nuestro estudio hubo un patrón claro de diferencias entre islas en varios aspectos del desempeño reproductivo. En Peña Blanca el tamaño de puesta, el volumen de los huevos y el éxito de eclosión fueron mayores que en Pajarera y Cocinas. El tamaño de puesta y el volumen del huevo se han asociado con la disponibilidad de alimento y condición corporal de la hembra (Clifford & Anderson 2001, Nager 2006), por lo que, de acuerdo con nuestros datos, las condiciones de alimentación (disponibilidad de alimento) son mejores para la colonia de Peña Blanca. Por otra parte, una vez que se ponen los huevos, la calidad de los sustratos de anidación seleccionados puede influir en el éxito reproductivo (Schreiber & Norton 2002, Borboroglu et al. 2002). De las islas estudiadas, Cocinas y Pajarera tienen sustrato arenoso y pendientes de 30–40° que durante las lluvias propician la pérdida

de nidos, huevos y pollos, especialmente en Cocinas, mientras que en Peña Blanca, aunque también hay nidos en lugares con pendiente pronunciada, en general el sustrato es compacto y protegido por rocas, lo que evita el efecto de deslave causado por las lluvias.

VARIABLES OCEÁNICAS Y SU RELACIÓN CON LA REPRODUCCIÓN. La correlación entre el número de nidos y la concentración de clorofila *a* y la temperatura superficial del mar en todos los años y colonias sugiere una fuerte relación entre el periodo reproductivo y las condiciones ambientales locales. En el área de estudio el comienzo de la anidación ocurrió durante la época de afloramiento estacional (febrero a mayo), cuando había niveles altos de clorofila *a*. Se ha documentado que bajo estas condiciones se presenta la mayor biomasa y abundancia de zooplancton en el año (Franco-Gordo et al. 2015) y, presumiblemente, lo mismo pasa con la abundancia de presas para el Bobo Café. La mayor disponibilidad de alimento permite asignar más recursos a la reproducción y por ende para la generación de huevos. Sin embargo, el resto del periodo reproductivo se desarrolló durante la época más cálida y menos productiva del año, lo que difiere del patrón documentado para colonias de

esta misma especie en el Golfo de California, donde la reproducción se concentra durante la época de afloramientos, cuando la productividad primaria es mayor y el Bobo Café se puede alimentar de pelágicos menores (Mellink 2001). Esta diferencia es una muestra más de que las aves marinas tropicales han evolucionado en un amplio intervalo de regímenes ambientales y sus periodos reproductivos y ecología de forrajeo pueden ajustarse a las condiciones de su ambiente local (Le Corre 2001, Castillo-Guerrero et al. 2016).

En otros sitios se ha indicado que las masas de agua cálida pueden incrementar la disponibilidad de presas específicas como el Dorado (*Coryphaena* spp.; Le Corre 2001). En nuestro caso, individuos jóvenes de *C. hippurus* (264–300 mm, 126–170 g) forman parte importante de la dieta del Bobo Café durante la época reproductiva (Hernández-Vázquez, datos no publicados). Estos peces migran en áreas extensas relacionados con masas de aguas cálidas (Shcherbachev 1973, Palko et al. 1982). Así, a diferencia de la mayoría de las colonias en el Golfo de California, que dependen de los pelágicos menores que ocurren en la época fría, y de la de San Jorge, en la que los adultos pueden alimentarse de peces de fondo dado lo somero del mar, cuando no hay pelágicos menores (Mellink et al. 2001), la reproducción del Bobo Café en las islas en aguas tropicales del sur de México dependería en gran medida de la disponibilidad de presas migratorias de aguas cálidas, como el Dorado, que arriban cuando los niveles de clorofila *a* son más bajos.

En resumen, tanto en Chamela como en Peña Blanca, el periodo de anidación fue anual, con un pico bien definido entre agosto y septiembre en Cocinas y Pajarera y de abril a diciembre en Peña Blanca, y con la mayor abundancia de nidos durante la época cálida del año (mayo–agosto), patrón que es contrario al observado en islas del Golfo de California y que refleja la flexibilidad de la especie que le permite modificar su temporalidad reproductiva y su dieta para aprovechar los patrones locales de disponibilidad de presas, en este caso presas migratorias asociadas con masas de agua caliente.

Las colonias de Bobo Café en la Bahía de Chamela, principalmente en isla Pajarera, están disminuyendo por causas aún no precisadas, pero que parecen incluir el deterioro de su hábitat. Por otra parte, el número de nidos registrados en Peña Blanca demuestran que es una colonia numéricamente importante en el Pacífico mexicano y debería ser incluida entre las Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Centro Universitario de la Costas Sur, Universidad de Guadalajara y el Programa de Mejoramiento del Profesorado (PRO-MEP). Agradecemos al Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zona Costera, CUC-

SUR por proporcionar el apoyo logístico. Finalmente, agradecemos a dos revisores anónimos y al equipo editorial de la revista por sus sugerencias y comentarios, que mejoraron sustancialmente este manuscrito.

REFERENCIAS

- Ainley, DG & RJ Boekelheide (1983) An ecological comparison of oceanic seabird communities of the South Pacific Ocean. *Studies in Avian Biology* 8: 2–23.
- Ancona, S, I Calixto-Albarrán & H Drummond (2012) Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, *Sula nebouxii*, in the warm eastern tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 462: 261–271.
- Barth, EK (1967) Egg dimensions and laying dates of *Larus marinus*, *L. argentatus*, *L. fuscus* and *L. canus*. *Nytt Magasin for Zoology* 15: 5–34.
- Beadell, JS, EA Schreiber, RW Schreiber, GA Schenk & PF Doherty (2003) Survival of Brown Boobies (*Sula leucogaster*) at Johnston Atoll: a long-term study. *The Auk* 120: 811–817.
- Borboroglu, PG, P Yorio, PD Boersma, H Del Valle & M Bertelotti (2002) Habitat use and breeding distribution of Magellanic Penguins in Northern San Jorge Gulf, Patagonia, Argentina. *The Auk* 119: 133–139.
- Castillo-Guerrero, JA & E Mellink (2011) Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the Blue-footed Booby: maximizing chick rearing in a variable environment? *Journal of Ornithology* 152: 269–277.
- Castillo-Guerrero, JA, M Lerma, E Mellink, E Suazo-Guillén & EA Peñaloza-Padilla (2016) Environmentally-mediated flexible foraging strategies in Brown Boobies in the Gulf of California. *Ardea* 104: 33–47.
- Ceyca, JP & E Mellink (2009) Ecología reproductiva del Bobo Café (*Sula leucogaster*) en Morros El Potosí, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 793–800.
- Chaves-Campos, J & J Torres (2002) Distribution of nests of the Brown Booby (*Sula leucogaster*) in relation to the inclination of terrain. *Ornitología Neotropical* 13: 205–208.
- Clifford, LD & DJ Anderson (2001) Food limitation explains most clutch size variation in the Nazca Booby. *Journal of Animal Ecology* 70: 539–545.
- Drent, RH & S Daan (1980) The prudent parent adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- Franco-Gordo, C, I Ambriz-Arreola, ER Kozak, J Gómez-Gutierrez, V Plascencia-Palomera, E Godínez-Domínguez & A Hinojosa-Larios (2015) Seasonal succession of zooplankton taxonomic group assemblages in surface waters of Bahía de Navidad, Mexico (November 2010 – December 2011). *Hidrobiológica* 25: 335–345.
- Gaviño de La Torre, G (1975) Algunas observaciones sobre la biología de *Sula leucogaster nesiotus* (Aves: Sulidae), en la Bahía de Chamela, Jalisco, México. Univ. Autónoma de Morelos, Escuela de Ciencia Biológicas, Morelos, México.
- Gaviño de La Torre, G (1978) Notas sobre algunas aves de la región de Chamela, Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología* 1: 195–302.
- Gaviño de la Torre, G (1993) Reproducción de la *Sula* Cuellioscura *Sula leucogaster* en la isla Pajarera, Bahía de Chamela, Jalisco, México. *Universidad, Ciencia y Tecnología* 3: 1–19.
- Guevara-Medina, MA, JA Castillo-Guerrero & MA González-Bernal (2008) Presencia y abundancia de aves de la isla Farallón de San Ignacio, Sinaloa. *Huitzil* 9: 20–28.

- González-Bernal, MA, E Mellink & JR Fong-Mendoza (2002) Nesting birds of Farallón de San Ignacio, Sinaloa, México. *Western Birds* 33: 254–257.
- Hamer, KC, EA Schreiber & J Burger (2002) Breeding biology, life histories, and life history–environment interactions in seabirds. Pp 217–262 en Schreiber, EA & J Burger (eds). *Biology of marine birds*. CRC PRESS, Boca Ratón, Florida, USA.
- Hernández-Vázquez, S, R Rodríguez-Estrella, JV Vega-Rivera, F Hernández-Vázquez, JA Rojo-Vázquez & VH Galván-Piña (2010) Estructura, dinámica y reproducción de las asociaciones de aves acuáticas de la costa de Jalisco, México. Pp 151–188 en Godínez-Domínguez, E, C Franco-Gordo, JA Rojo-Vázquez, F Silva-Bátiz & G González-Sansón (eds). *Ecosistemas marinos de la Costa Sur de Jalisco y Colima*. Univ. de Guadalajara, Guadalajara, México.
- Hernández-Vázquez, S, R Rodríguez-Estrella, C Valadez-González & JA Rojo-Vázquez (2012) Abundancia, distribución y reproducción de aves marinas costeras de Jalisco, México. *Revista Latinoamericana de Conservación* 2: 1–18.
- Howell, SNG & S Engel (1993) Seabirds observations off Western Mexico. *Western Birds* 24: 167–181.
- Howell, SNG & S Webb (1995) *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford Univ., New York, New York, USA.
- Jaquemet, S, M Le Corre & GD Quartly (2007) Ocean control of the breeding regime of the Sooty Tern in the southwest Indian Ocean. *Deep-Sea Research* 54: 130–142.
- Jaquemet, S, M Potier, Y Chereil, J Kojadinovic, P Bustamante, P Richard, T Catry, JA Ramos & M Le Corre (2008) Comparative foraging ecology and ecological niche of a superabundant tropical seabird: the Sooty Tern *Sterna fuscata* in the southwest Indian Ocean. *Marine Biology* 155: 505–520.
- Le Corre, M (2001) Breeding seasons of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *Journal of Zoology* 254: 239–249.
- Le Corre, M, Y Chereil, F Lagarde, H Lormée & P Jouventin (2003) Seasonal and inter-annual variation in the feeding ecology of a tropical oceanic seabird, the Red-tailed Tropicbird *Phaethon rubricauda*. *Marine Ecology Progress Series* 255: 289–301.
- Mellink, E (2000) Breeding of Brown Boobies in the Gulf of California: seasonality and apparent effects of El Niño. *Waterbirds* 23: 89–99.
- Mellink, E, J Dominguez & J Luevano (2001) Diet of eastern Pacific Brown Boobies *Sula leucogaster brewsteri* on isla San Jorge, North-eastern Gulf of California, and an April comparison with diets in the middle Gulf of California. *Marine Ornithology* 29: 23–28.
- Mellink, E, J Luévano & ME Riojas-López (2007) *Aspidoscelis lineatissima* (Many-lined Whiptail), México: Colima: Peña Blanca. *Herpetological Review* 38: 482.
- Mellink, E & ME Riojas-López (2005) Breeding seabirds of Morros El Potosí, Guerrero, México. *Western Birds* 36: 59–63.
- Mellink, E, ME Riojas-López & J Luevano (2009) Organochlorine content and shell thickness in Brown Booby (*Sula leucogaster*) eggs in the Gulf of California and the southern Pacific coast of Mexico. *Environmental Pollution* 157: 2118–2188.
- Nager, RG (2006) The challenges of making eggs. *Ardea* 94: 323–346.
- Nelson, JB (1978) *The Sulidae. Gannets and boobies*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Osorio Tafall, BF (1944) *Carta a Enrique Beltrán*. Archivo Enrique Beltrán, Biblioteca del Estado de Jalisco, Guadalajara, México. Inédito.
- Ospino-Álvarez, O (2004) Coloniality of Brown Booby (*Sula leucogaster*) in Gorgona National Natural Park, Eastern Tropical Pacific. *Ornitología Neotropical* 19: 517–529.
- Palko, BJ, GL Beardsley & WJ Richards (1982) Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. NOAA Technical Report - NMFS Circular 443. *FAO Fisheries Synopsis no. 130*. National Oceanic and Atmosphere Administration & National Marine Fisheries Service, US Department of Commerce, Seattle, Washington, USA.
- Parsons, TR, Y Maita & CM Lalli (1984) *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, New York, New York, USA.
- Pitman, RL & LT Ballance (2002) The changing status of marine birds breeding at San Benedicto Island, México. *Wilson Bulletin* 114: 11–19.
- Pitman, RL, LT Balance & C Bost (2005) Clipperton Island: pig sty, rat hole and booby prize. *Marine Ornithology* 33: 193–194.
- Rebón-Gallardo, F (2000) Distribución, abundancia y conservación de la avifauna de las islas Marietas, Nayarit, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 71: 59–88.
- Sánchez-Hernández, C & LA Pérez-Jiménez (1972) Notas sobre la biología de la “Bubia de vientre blanco” (*Sula leucogaster nesiotis*; familia: Sulidae) en la Bahía de Chamela, Jalisco, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 33: 113–122.
- Schreiber, EA (2002) Climate and weather effects on seabirds. Pp 179–207 en Schreiber, EA & J Burger (eds). *Biology of marine birds*. CRC PRESS, Boca Ratón, Florida, USA.
- Schreiber, EA & RL Norton (2002) Brown Booby (*Sula leucogaster*). In Poole, A (ed). *The Birds of North America*, no. 649. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- SEMARNAT (2002) *Decreto por el que se declara área natural protegida con la categoría de santuario a las islas La Pajarrera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, y los islotes Los Anegados, Novillas, Mosca y Submarino, situadas en la bahía de Chamela*. DOF: 13/06/2002. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D.F., México. Disponible de http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=727919&fecha=13/06/2002
- Shcherbachev, YN (1973) The biology and distribution of the dolphins (Pisces, Coryphaenidae). *Journal of Ichthyology* 13: 182–191.
- Tershy, B & D Breese (1997) The birds of San Pedro Mártir Island. Gulf of California, México. *Western Birds* 28: 96–107.
- Tershy, BR, D Breese & DA Croll (2000) Insure eggs versus additional eggs: Do Brown Boobies practice obligate siblicide? *The Auk* 117: 817–820.
- Velarde, E, JE Cartron, H Drummond, DW Anderson, F Rebón Gallardo, E Palacios & C Rodríguez (2005) Nesting seabirds of the Gulf of California’s offshore islands: diversity, ecology, and conservation. Pp 452–470 en Cartron, JE, G Ceballos & RS Felger (eds). *Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico*. Oxford Univ. Press, New York, New York, USA.
- VanderWerf, EA, KR Wood, CS Swenson, M LeGrande, H Eijzenza & RL Walker (2007) Avifauna and conservation assessment of Lehua Islet, Hawaii. *Pacific Science* 61: 39–52.
- Weimerskirch, H, M Le Corre, S Jaquemet & F Marsac (2005) Foraging strategy of a tropical seabird, the Red-footed Booby, in a dynamic marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 288: 251–261.