



Decline of one of the southernmost northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) colonies and its relationship with a warm sea environment

Declive de una de las colonias más sureñas de elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) y su relación con un ambiente marino cálido

[Eunice Donají Rodríguez-Rafael](#)¹, [María de la Concepción García-Aguilar](#)², [Felipe Galván-Magaña](#)¹, [Fernando R. Elorriaga-Verplancken](#)^{1*}

¹ Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 23096 La Paz, Baja California Sur, Mexico.

² Departamento de Oceanología Biológica, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: felorriaga@ipn.mx

ABSTRACT. Over several decades, air temperature and sea surface temperature (SST) have increased in the northeastern Pacific, as has the frequency of large-scale warm anomalies in SST. The objective of this study was to evaluate the impact of these warm anomalies on the production of northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*; NES) pups from the colony of the San Benito Archipelago, located in the central-western region of the Baja California Peninsula. Pup and adult female counts from the 2002 to 2019 breeding seasons were compiled to determine the trend in the abundance of the colony and its current state. In addition, birth rate variations during the study period were assessed. Likewise, the presence of warm anomaly events in the SST in the potential foraging area of adult females (PFA) was analyzed. The San Benito colony decreased at an average annual rate of 3.6% from 2002 to 2019, with an estimated abundance of 4,723 individuals (95% CI: 3,821–5,615) in 2019. However, the birth rate remained constant (mean 0.68 ± 0.08), even though several warm anomaly events associated with El Niño and The Blob phenomena were detected in the PFA. Our results suggest that large-scale warm anomalies in the SST do not severely impact NES pup production, thus the decline of the San Benito colony since the late 1900s could be due to other environmental factors, such as the increase in air temperature associated with climate change.

Key words: climate change, pinnipeds, population trend, pup production, sea surface temperature anomalies.

RESUMEN. Desde hace varias décadas, tanto la temperatura del aire como la temperatura superficial del mar (TSM) han incrementado en el Pacífico Nororiental, al igual que la frecuencia de anomalías cálidas de gran escala en la TSM. El objetivo del presente estudio fue evaluar el impacto de estas anomalías cálidas en la producción de crías de elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*; EMN) de la colonia del archipiélago San Benito, ubicada en la región centro-occidental de la península de Baja California. Se compilieron los conteos de crías y hembras adultas de las temporadas reproductivas de 2002 a 2019 para determinar la tendencia y la abundancia actual de la colonia, así como para evaluar las variaciones en la tasa de nacimientos durante el periodo de estudio. Asimismo, se analizó la presencia de eventos de anomalías cálidas en la TSM en la zona potencial de alimentación de las hembras adultas (ZPA). La colonia de San Benito decreció a una tasa anual promedio de 3.6% de 2002 a 2019, y para 2019 se estimó la abundancia en 4,723 individuos (IC 95%: 3,821-5,615). Sin embargo, la tasa de nacimientos se mantuvo constante (media 0.68 ± 0.08), a pesar de que se detectaron varios eventos de anomalías cálidas asociadas a los fenómenos de El Niño y La Mancha. Nuestros resultados sugieren que las anomalías cálidas de gran escala en la TSM no impactaron severamente la producción de crías del EMN, por lo que el declive de la colonia de San Benito desde finales de la década de 1990 podría deberse a otros factores ambientales, como el incremento en la temperatura del aire asociado al cambio climático.

Palabras clave: cambio climático, pinnípedos, tendencia poblacional, producción de crías, anomalías de temperatura superficial del mar.



©Eunice Donají Rodríguez-Rafael, María de la Concepción García-Aguilar, Felipe Galván-Magaña, Fernando R. Elorriaga-Verplancken.

This is an Open Access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](#), which allows you to share and adapt the work, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. Figures, tables, and other elements in the article are included in the article's CC BY 4.0 license, unless otherwise indicated. You must seek permission from the copyright holder for use of material not covered by this license. The journal title is protected by copyrights owned by Universidad Autónoma de Baja California, and the journal title and logo are not subject to this license.

INTRODUCTION

Marine mammals are sentinel species that allow monitoring changes in the structure and function of marine ecosystems due to their conspicuous nature, longevity, fat reserves, and high trophic position (Bossart 2006, Hazen et al. 2019). They incorporate and reflect long-term spatial and temporal scale variations (Moore 2008) and reveal the response of ecosystems to environmental variability (Hazen et al. 2019). Within this group are the pinnipeds, which respond rapidly to changes in prey availability due to climatic oscillations (Le Boeuf and Crocker 2005, Robinson et al. 2012, Páez-Rosas et al. 2020).

The northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*; NES) is distributed in the northeastern Pacific with breeding and haul-out sites located on islands and some continental beaches of Baja California, Mexico, and California, USA (Le Boeuf and Laws 1994). During their annual cycle, adults of both sexes migrate twice from breeding colonies to their main foraging areas located in high-latitude coastal and oceanic waters of the northeastern Pacific (Le Boeuf et al. 2000). The first migration (post-breeding migration) occurs at the end of the breeding season in winter (December–February), and the second (post-molt migration) after molting, which occurs in spring for females and in summer for males (Le Boeuf et al. 2000, Hückstädt 2015). During both migrations, females forage in areas between 40° and 45° N, but their longitudinal movements vary; females remain east of 160° W in the post-breeding migration, whereas, in the post-molting migration, they travel near 180° E (Robinson et al. 2012). In contrast, both male migrations are similar; they reach the Gulf of Alaska and the Aleutian Islands (Stewart and DeLong 1995, Le Boeuf et al. 2000).

During the last decade, large-scale oceanographic events impacted marine environments where NES forage. Since the early 2000s, there have been several El Niño events, which is the warm phase of the climatic and oceanographic phenomenon of El Niño/Southern Oscillation (ENSO), and the 2015–2016 event is one of the strongest on record (Kintisch 2016, L'Heureux 2016). In addition, from late 2013 to mid-2016, the marine heatwave called The Blob developed in the northeastern Pacific, with positive anomalies of up to 4 °C in the sea surface temperature (SST; Kintisch 2015, Peterson et al. 2016). The Blob originated in the southern Gulf of Alaska, extended to the west coast of the Baja California Peninsula, and reached an amplitude of around 2,000 km and 100 m depth (Bond et al. 2015, Kintisch 2015, Peterson et al. 2016). The combination of El Niño and The Blob produced unusual conditions in the northeastern Pacific (Bond et al. 2015, Cavole et al. 2016, Gentemann et al. 2016): anomalously low chlorophyll *a* concentrations reflected by low primary productivity, tropical and subtropical species found in mid-latitudes, and increased frequency and intensity of harmful algal blooms (Cavole et al. 2016). As a result of these changes, there were mass mortality events of seabirds

INTRODUCCIÓN

Los mamíferos marinos son especies centinela que permiten monitorear cambios en la estructura y función de los ecosistemas marinos por su naturaleza conspicua, longevidad, reservas de grasa y posición trófica alta (Bossart 2006, Hazen et al. 2019). Además, incorporan y reflejan variaciones de escala espacial y temporal a largo plazo (Moore 2008), revelando la respuesta del ecosistema a la variabilidad ambiental (Hazen et al. 2019). Dentro de este grupo se encuentran los pinnípedos, los cuales responden de forma rápida a los cambios en la disponibilidad de presas debido a oscilaciones climáticas (Le Boeuf y Crocker 2005, Robinson et al. 2012, Páez-Rosas et al. 2020).

El elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*; EMN) se distribuye en el Pacífico nororiental con zonas de reproducción y descanso en islas y algunas playas continentales de Baja California, México, y California, Estados Unidos (Le Boeuf y Laws 1994). Durante su ciclo anual, los adultos de ambos sexos migran 2 veces desde las colonias reproductivas hacia sus principales áreas de alimentación en aguas costeras y oceánicas de latitudes altas del Pacífico nororiental (Le Boeuf et al. 2000). La primera migración (migración post-reproductiva) ocurre al final de la temporada reproductiva en invierno (diciembre-febrero), mientras que la segunda (migración post-muda) después de la muda, la cual se presenta en primavera para las hembras y en verano para los machos (Le Boeuf et al. 2000, Hückstädt 2015). En ambas migraciones, las hembras se alimentan en zonas entre los 40° y 45° N; sin embargo, sus movimientos longitudinales varían. Esto es, permanecen al este de los 160° O en la migración post-reproductiva, mientras que se desplazan cerca de los 180° E en la migración post-muda (Robinson et al. 2012). En cambio, las 2 migraciones de los machos son similares, llegando hasta el golfo de Alaska e islas Aleutianas (Stewart y DeLong 1995, Le Boeuf et al. 2000).

Durante la última década, los fenómenos oceanográficos a gran escala han afectado el entorno en el que se alimenta el EMN. Desde principios de la primera década del siglo XXI, se han presentado varios episodios de la fase cálida del fenómeno climático y oceanográfico de El Niño/Oscilación del Sur (ENOS), y el evento de El Niño 2015-2016 es uno de los más fuertes registrados (Kintisch 2016, L'Heureux 2016). Además, desde finales de 2013 hasta mediados de 2016, se desarrolló en el Pacífico nororiental la onda marina cálida denominada La Mancha, con anomalías positivas de hasta 4 °C en la temperatura superficial del mar (TSM; Kintisch 2015, Peterson et al. 2016). La Mancha se originó al sur del golfo de Alaska y se extendió hasta la costa occidental de la península de Baja California, y alcanzó una amplitud de unos 2,000 km y 100 m de profundidad (Bond et al. 2015, Kintisch 2015, Peterson et al. 2016). La combinación de El Niño y La Mancha dio lugar a condiciones inusuales en el Pacífico nororiental (Bond et al. 2015, Cavole et al. 2016, Gentemann et al. 2016): concentraciones anómalamente

and marine mammals (Leising et al. 2015, Cavole et al. 2016, Gentenmann et al. 2016). By the summer of 2019, another marine heatwave referred to as The Blob 2.0 was recorded in the Gulf of Alaska, which had SST anomalies up to 2.5 °C above average (Amaya et al. 2020).

The effect of warm SST anomalies on the body condition of NES females and on pup production has been widely documented in California colonies (Le Boeuf and Crocker 2005, Crocker et al. 2006, Robinson et al. 2012). During strong El Niño events, the weight gain of females from the Año Nuevo colony in northern California has decreased due to an increased foraging effort. That is, females spend more time searching for prey patches but reduced periods on them, decreasing their foraging success compared to “normal” years (Crocker et al. 2006). Changes in the foraging strategy and a depleted female body condition appear not to severely impact the birth rate in the Año Nuevo colony (Le Boeuf and Reiter 1991, Crocker et al. 2006, Robinson et al. 2012). However, the weaning weight of pups born during or after El Niño years is lower, which may decrease the probability of juvenile survival (Le Boeuf and Crocker 2005).

Currently, there are 5 breeding colonies in Baja California (García-Aguilar et al. 2018). The main colonies are those of Guadalupe Island and San Benito Archipelago (Arias-del-Razo et al. 2017). The population size in Baja California for 2009 was estimated at 22,300 individuals (range: 18,600–26,000); however, numbers had declined at an average annual rate of 0.7% between 1970–2009 (García-Aguilar et al. 2018). To date, no information exists on the magnitude of the impact of warm SST events on the NES population of Baja California. Thus, in this paper, we analyze the pup production and birth rate of the San Benito colony over the last 2 decades, a period in which several events of large-scale warm SST anomalies occurred in the northeastern Pacific.

MATERIALS AND METHODS

Study area and data collection

The San Benito Archipelago is composed of 3 volcanic islands, namely East, Middle, and West, and a group of islets (Fig. 1). The archipelago, which is part of the Baja California Pacific Islands Biosphere Reserve, is located in the Pacific off Mexico (28°18' N, 115°32' W), 31.5 km west of Cedros Island and 130.0 km from the Baja California Peninsula. The climate is arid with an average annual rainfall of 65.1 to 121.3 mm, and the most amount of rain falls between December through February. The average annual air temperature varies between 19 to 20 °C (Junak and Philbrick 1999).

NES aggregate on all 3 islands during the breeding season in winter, but since there is a constant exchange of seals between the 3 islands (García-Aguilar 2005), we considered San Benito as a single reproductive unit, so the analyses were done at the colony level, not at the island

bajas de clorofila *a* que se reflejaron en una reducción de la productividad primaria, especies tropicales y subtropicales en latitudes medias y un aumento en la frecuencia e intensidad de las floraciones algales nocivas (Cavole et al. 2016). Como consecuencia de estos cambios, se produjeron eventos de mortandad masiva de aves y mamíferos marinos (Leising et al. 2015, Cavole et al. 2016, Gentenmann et al. 2016). Para el verano de 2019, se registró otra onda marina cálida denominada La Mancha 2.0 en el golfo de Alaska, la cual presentó anomalías de la TSM de hasta 2.5 °C por encima del promedio (Amaya et al. 2020).

El efecto de anomalías cálidas de TSM en la condición corporal de hembras de EMN y en la producción de crías ha sido ampliamente documentado en las colonias de California (Le Boeuf y Crocker 2005, Crocker et al. 2006, Robinson et al. 2012). Durante eventos fuertes de El Niño, la ganancia de peso en las hembras de la colonia de Año Nuevo, al norte de California, es más baja debido al incremento en el esfuerzo de alimentación. Es decir, las hembras pasan más tiempo buscando parches de presas, pero menos tiempo en ellos, lo que disminuye su éxito en la búsqueda de alimento en comparación con años “normales” (Crocker et al. 2006). Los cambios en la estrategia de alimentación y la disminución de la condición corporal de las hembras parecen no afectar gravemente la tasa de natalidad en la colonia de Año Nuevo (Le Boeuf y Reiter 1991, Crocker et al. 2006, Robinson et al. 2012). Sin embargo, el peso de crías destetadas nacidas durante o después de años con eventos de El Niño es menor, lo que puede disminuir la probabilidad de supervivencia en los juveniles (Le Boeuf y Crocker 2005).

Actualmente existen 5 colonias reproductivas en Baja California (García-Aguilar et al. 2018). Las colonias principales son las de isla Guadalupe y el archipiélago San Benito (Arias-del-Razo et al. 2017). El tamaño poblacional en Baja California para 2009 se estimó en 22,300 individuos (intervalo: 18,600-26,000); sin embargo, la abundancia disminuyó a una tasa anual promedio de 0.7% entre 1970-2009 (García-Aguilar et al. 2018). Hasta ahora, no existe información sobre la magnitud del impacto de los eventos cálidos de TSM en la población de EMN de Baja California. Por ello, en este trabajo analizamos tanto la producción de crías como la tasa de natalidad de la colonia de San Benito durante las últimas 2 décadas, un periodo en el que ocurrieron varios eventos de anomalías cálidas de TSM a gran escala en el Pacífico nororiental.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y recolección de datos

El archipiélago San Benito está conformado por 3 islas volcánicas, llamadas Este, Centro y Oeste, y un grupo de islotes (Fig. 1). El archipiélago forma parte de la Reserva de la Biosfera Islas del Pacífico de la península de Baja California y se encuentra en el Pacífico frente a México (28°18' N, 115°32' O),

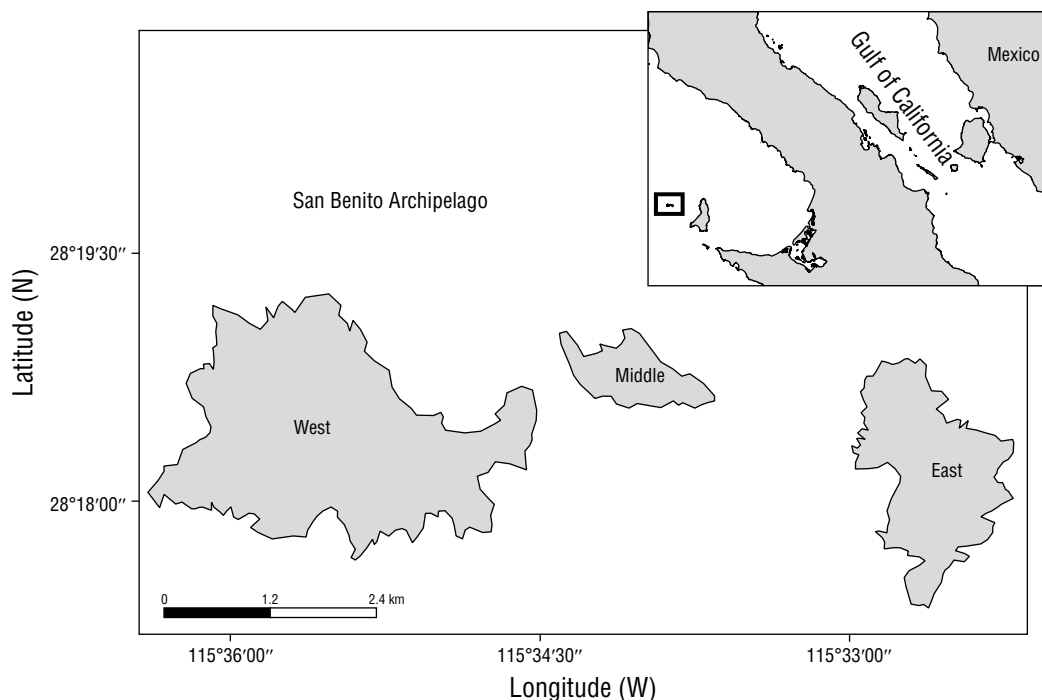


Figure 1. Location of the San Benito Archipelago, Baja California, Mexico.

Figura 1. Localización del archipiélago San Benito, Baja California, México.

level. Births occur from early December to early February (García-Aguilar 2004), and lactation lasts about 27 days (Le Boeuf 1972).

We compiled published and unpublished counts of live pups (suckling and weaned) and adult females for the period 2002–2019 (Table 1). Since pups remain on land up to ~2.5 months of age (Reiter et al. 1978), counts of this age class were carried out after the end of the birth season, assuming that all living pups were detected during counts. On the other hand, since NES females are asynchronous, they are not simultaneously found on land at any time during the breeding season; therefore, they cannot be counted in a single survey. The temporal distribution of females in the San Benito colony was described by García-Aguilar (2004) using the Rothery and McCann (1987) model, which allowed us to obtain correction factors based on the count date to estimate the total number of females that arrived each season to the colony (Table 1).

Colony trend and birth rate

The instantaneous rate of change (r) was obtained through a linear regression, in which the natural logarithm (\ln) of the number of animals was the dependent variable and the time (years) was the independent variable. The annual rate of increase was calculated as $\lambda = e^r$, where r is the slope of the linear regression (Caughley 1977). An analysis of variance (ANOVA) was performed to test the null hypothesis $r = 0$. The average annual rate of increase was

31.5 km al oeste de la isla de Cedros y a 130.0 km de la península de Baja California. El clima es árido con una precipitación anual media de 65.1 a 121.3 mm, y los meses de diciembre a febrero son los más lluviosos. La temperatura anual promedio varía entre 19 y 20 °C (Junak y Philbrick 1999).

Los EMN se agrupan en las 3 islas durante la temporada reproductiva en invierno, pero debido a que hay un intercambio constante de animales entre las 3 islas (García-Aguilar 2005), consideramos San Benito como una única unidad reproductiva, por lo que los análisis se hicieron a nivel de colonia, no de isla. Los nacimientos ocurren desde principios de diciembre hasta principios de febrero (García-Aguilar 2004), y la lactancia dura unos 27 días (Le Boeuf 1972).

Recopilamos conteos publicados y no publicados de cachorros vivos (lactantes y destetados) y hembras adultas para el periodo 2002–2019 (Tabla 1). Dado que las crías permanecen en tierra hasta los 2.5 meses de edad aproximadamente (Reiter et al. 1978), los recuentos de esta clase de edad se llevaron a cabo una vez finalizada la temporada de nacimientos, asumiendo que todas las crías vivas fueron detectadas durante los conteos. Por otro lado, dado que las hembras de EMN son asincrónicas, no se encuentran en tierra simultáneamente en ningún momento de la temporada reproductiva, por lo que no pueden contarse en un único muestreo. La distribución temporal de las hembras en la colonia de San Benito fue descrita por García-Aguilar (2004) utilizando el modelo de Rothery y McCann (1987), lo que nos permitió obtener factores de corrección basados en la fecha

Table 1. Counts of northern elephant seal pups and adult female in the San Benito Archipelago, 2002–2019, and total number of adult females estimated based on correction factors.

Tabla 1. Conteos de crías y hembras adultas de elefante marino del norte en el archipiélago San Benito, 2002-2019, y el número total de hembras adultas estimado con base en los factores de corrección.

Season	Pups		Adult females			Total
	Date	Count	Date	Count	Correction factor	
2001–2002	February 16–18, 2002 ^a	2,024	January 19–25, 2002 ^a	2,944	0.795	2,341
2002–2003	February 17–20, 2003 ^a	2,050	January 18–21, 2003 ^a	3,009	0.808	2,430
2003–2004	February 8–10, 2004 ^b	1,771	January 15–18, 2004 ^b	3,016	0.791	2,387
2008–2009	January 22–24, 2009 ^c	1,689	January 22–24, 2009 ^c	2,352	0.792	1,862
2012–2013	February 8–12, 2013 ^d	1,504	February 8–12, 2013 ^d	2,061	0.315	650
2013–2014	February 6–11, 2014 ^d	1,097	February 6–11, 2014 ^d	1,907	0.361	688
2014–2015	February 18–20, 2015 ^d	1,205	February 18–20, 2015 ^d	1,964	0.140	275
2016–2016	February 12–15, 2016 ^e	1,317	February 12–15, 2016 ^e	1,579	0.283	447
2018–2019	February 13–14, 2019	1,114	February 13–14, 2019	1,713	0.278	476

^aGarcía-Aguilar (2005), ^bGarcía-Aguilar (unpublished data), ^cFranco-Ortiz (2012), ^dElorriaga-Verplancken et al. (2015), ^eElorriaga-Verplancken and García-Aguilar (2018).

obtained as $(\lambda - 1) \times 100$ and expressed as a percentage. This analysis was performed separately for adult females and for pups.

The colony size was estimated for 2019 multiplying the number of pups produced by the factor M calculated for the NES population in California (Lowry et al. 2014), which reflects the population:pup ratio and varies according to λ_{pups} .

The birth rate, which represents the proportion of adult females that give birth in a single year (Croxall and Hiby 1983), was calculated for each season dividing the number of pups produced by the total number of adult females. A Z-test was performed to analyze variations in the birth rate over the study period.

Sea surface temperature anomalies

The potential foraging area for NES adult females of the San Benito colony, delimited by Auriolles et al. (2006) based on stable isotope analyses, is located $\sim 8^\circ$ south of those in California, between 31° and 43° N, and 126° to 175° W (Fig. 2). Monthly SST values with a 1-degree spatial resolution within this polygon were downloaded from the climate data library of the International Research Institute for Climate and Society (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA>, accessed 2022 September 01) for the period 1986–2020. Since SST trends are positive across the global ocean (L'Heureux et al. 2013), we first analyzed the trend in our study area. Quarterly average values (December-January-February, January-February-March, and so on) were calculated, which in turn were averaged to obtain annual estimates. The trend for SST

de recuento para estimar el número total de hembras que llegaba cada temporada a la colonia (Tabla 1).

Tendencia de la colonia y tasa de natalidad

La tasa instantánea de cambio (r) se obtuvo mediante una regresión lineal, en la que el logaritmo natural (\ln) del número de animales fue la variable dependiente y el tiempo (años) fue la variable independiente. La tasa anual de incremento se calculó como $\lambda = e^r$, donde r es la pendiente de la regresión lineal (Caughley 1977). Se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para probar la hipótesis nula $r = 0$. La tasa promedio de incremento anual se obtuvo como $(\lambda - 1) \times 100$ y se expresó como porcentaje. Este análisis se realizó por separado para las hembras adultas y para las crías.

El tamaño de la colonia para 2019 se estimó multiplicando el número de crías producidas por el factor M calculado para la población de EMN en California (Lowry et al. 2014), el cual refleja la relación población:cría y que varía según $\lambda_{\text{crías}}$.

La tasa de natalidad, que representa la proporción de hembras adultas que dan a luz en un año (Croxall and Hiby 1983), se calculó para cada temporada dividiendo el número de crías producidas por el número total de hembras adultas. Se realizó una prueba Z para analizar las variaciones de la tasa de natalidad a lo largo del periodo de estudio.

Anomalías de la temperatura superficial del mar

El área potencial de alimentación de las hembras adultas de EMN de la colonia de San Benito, delimitada por

for the period 1986–2020 was determined using the Mann-Kendall test (MK test) at a significant level of 0.05.

Given that the SST had a positive and significant trend in the study area (see below), we calculated the monthly anomalies for the period 2001–2019 following the methodology of the Climate Prediction Center for the Oceanic Niño Index (<http://cpc.ncep.noaa.gov>, accessed 2022 September 10), which consists of using 30-year base periods to detect anomalies in successive periods of 5 years. Thus, for the years 2001–2004 we used the base period 1986–2015; for 2005–2009, the base period 1991–2020. However, for the last two 5-year periods (2010–2014 and 2015–2019), since the time series corresponding to the base periods 1996–2025 and 2001–2030 are not complete, we used the base period 1991–2020.

RESULTS

Between 2002 and 2019, the number of pups and adult females decreased, with average annual rates of 3.58% and 3.78%, respectively (Table 2, Fig. 3). Since $\lambda_{\text{pups}} = 0.964$, the colony size for 2019 was estimated by multiplying the number of pups produced in that year by 4.24 (the multiplicative factor M). Thus, an abundance of 4,723 individuals (95% CI: 3,821–5,615) was estimated. The West Island congregated the largest number of seals (56% of the total), followed by the Middle (33%) and East (11%) islands.

Aurioles-Gamboa et al. (2006) basándose en análisis de isótopos estables, se sitúa $\sim 8^\circ$ al sur de las de California, entre los 31° y 43° N, y 126° a 175° O (Fig. 2). A partir de esta se obtuvieron valores mensuales de TSM para el periodo 1986–2020, con una resolución espacial de 1 grado, de la biblioteca de datos climáticos del International Research Institute for Climate and Society (<http://iridl.ldeo.columbia.edu/SOURCES/NOAA>, revisado el 01 de septiembre de 2022). Dado que las tendencias de la TSM son positivas a nivel global (L’Heureux et al. 2013), primero analizamos la tendencia en nuestra zona de estudio. Se calcularon valores promedios trimestrales (diciembre-enero-febrero, enero-febrero-marzo, etc.) que a su vez se promediaron para obtener estimaciones anuales. La tendencia de la TSM para el periodo 1986–2020 se determinó mediante la prueba de Mann-Kendall (prueba MK) a un nivel de significancia de 0.05.

Dado que la TSM presentaba una tendencia positiva y significativa en la zona de estudio (ver más adelante), calculamos las anomalías mensuales para el periodo 2001–2019 siguiendo la metodología del Climate Prediction Center for the Oceanic Niño Index (<http://cpc.ncep.noaa.gov>, revisado el 10 de septiembre de 2022), la cual consiste en utilizar periodos base de 30 años para detectar anomalías en periodos sucesivos de 5 años. Así, para los años 2001–2004 se utilizó el periodo base 1986–2015, y para 2005–2009 el periodo base 1991–2020. No obstante, dado que para los 2 últimos periodos de 5 años (2010–2014 y 2015–2019) las series temporales

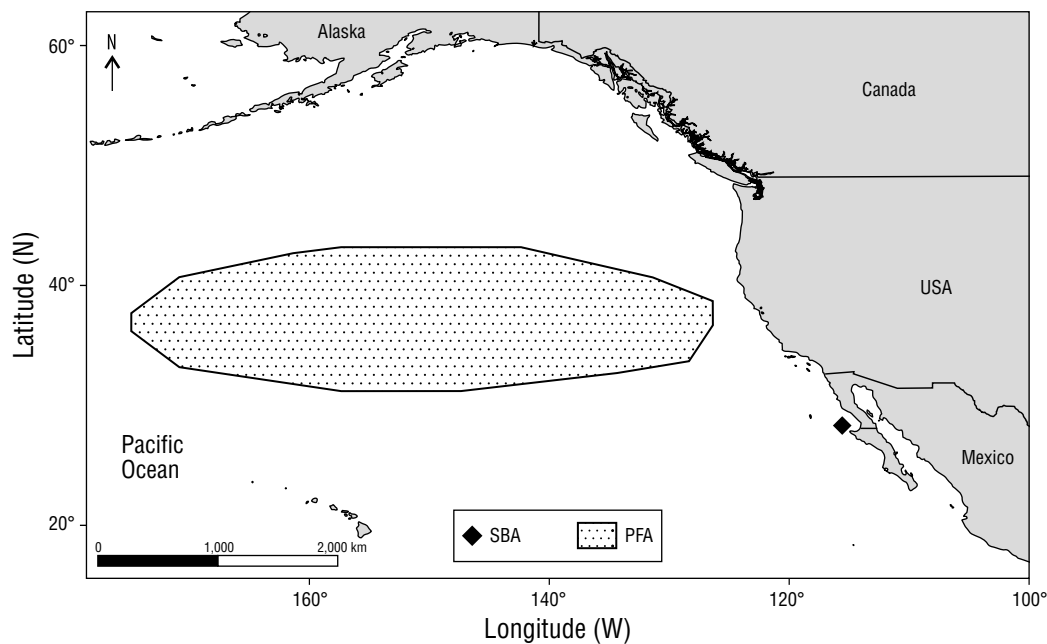


Figure 2. Potential foraging area (PFA) of northern elephant seal adult females of the San Benito colony (SBA). Based on Aurioles-Gamboa et al. (2006).

Figura 2. Área potencial de alimentación (PFA, por sus siglas en inglés) de hembras adultas de elefante marino del norte de la colonia del archipiélago San Benito (SBA, por sus siglas en inglés). Polígono basado en Aurioles-Gamboa et al. (2006).

The birth rate remained stable throughout the study period, with a mean of 0.68 ± 0.08 , varying from 0.58 in 2014 to 0.83 in 2016 (Fig. 4). Z -scores were not significant ($P > 0.05$), except for the 2016 season, which was slightly above average ($Z = 1.96$, $P = 0.049$).

The MK test revealed positive and significant SST trends in the potential foraging area of San Benito females for the period 1986–2020 ($Z = 3.18$, $P < 0.01$; Fig. 5), with a mean increment of $0.18 \text{ }^\circ\text{C}$ per decade. SST anomalies revealed that 2003, 2006–2007, 2009–2010, and 2016 were years in which cold conditions (SST anomaly less than or equal to $-0.25 \text{ }^\circ\text{C}$) prevailed, whereas in 2001, 2004, 2008–2009, 2011–2015, and 2019 warm conditions (SST anomaly $\geq 0.25 \text{ }^\circ\text{C}$) predominated (Fig. 6).

DISCUSSION

The reproductive success of a species is strongly related with the success of its foraging strategies, which can be affected by anomalous environmental conditions (Crocker et al. 2006). NES females consume wide-ranging epi- and mesopelagic prey (Riofrío-Lazo et al. 2012), mainly squid and myctophid fish (Antonelis et al. 1994, Goetsch 2018), and environmental stress conditions could impact their foraging success, which may reduce pup production. Nevertheless, our results suggest that, as observed in the Año Nuevo colony, this was not the case for females from the San Benito colony. However, there is a sustained negative trend in pup production since the late 1990s (García-Aguilar et al. 2018, present study), which appears to be unrelated to the presence of large-scale events of warm SST anomalies, in contrast to what has been observed for other pinnipeds from the California Current ecosystem, such as the California sea lion (*Zalophus californianus*) or the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*) (Elorriaga-Verplancken et al. 2016, Delong et al. 2017). In fact, the stable NES birth rates observed in our study period (2002–2019) indicate that there was no impact despite the occurrence of several El Niño events and The Blob.

The persistent decrease of the San Benito colony, like that observed in the Guadalupe Island colony, could be due

correspondientes a los periodos base 1996–2025 y 2001–2030 no están completas, se utilizó el periodo base de 1991–2020.

RESULTADOS

Entre 2002 y 2019, tanto el número de crías como el de hembras adultas de EMN disminuyó, con tasas anuales promedio de 3.58% y 3.78%, respectivamente (Tabla 2, Fig. 3). Dado que $\lambda_{\text{crías}} = 0.964$, el tamaño de la colonia para 2019 se obtuvo multiplicando el número de crías producidas en ese año por 4.24 (el factor multiplicativo M). Así, se estimó una abundancia de 4,723 individuos (95% IC: 3,821–5,615). La isla Oeste congregó el mayor número de individuos (56% del total), seguida de la isla Centro (33%) y la Este (11%).

La tasa de natalidad se mantuvo estable durante todo el periodo de estudio, con una media de 0.68 ± 0.08 , variando de 0.58 en 2014 a 0.83 en 2016 (Fig. 4). Las puntuaciones Z no fueron significativas ($P > 0.05$), excepto en la temporada de 2016, la cual fue ligeramente superior al promedio ($Z = 1.96$, $P = 0.049$).

La prueba MK reveló tendencias positivas y significativas de la TSM en el área potencial de alimentación de las hembras de San Benito para el periodo 1986–2020 ($Z = 3.18$, $P < 0.01$; Fig. 5), con un incremento promedio de $0.18 \text{ }^\circ\text{C}$ por década. Las anomalías de TSM revelaron que 2003, 2006–2007, 2009–2010 y 2016 fueron años en los que predominaron las condiciones frías (anomalía de TSM menor que o igual a $-0.25 \text{ }^\circ\text{C}$), mientras que 2001, 2004, 2008–2009, 2011–2015 y 2019 predominaron las condiciones cálidas (anomalía de TSM $\geq 0.25 \text{ }^\circ\text{C}$; Fig. 6).

DISCUSIÓN

El éxito reproductivo de una especie está estrechamente relacionado con el éxito de sus estrategias de alimentación, las cuales pueden verse afectadas por condiciones ambientales anómalas (Crocker et al. 2006). Las hembras de EMN consumen presas epipelágicas y mesopelágicas de amplia distribución (Riofrío-Lazo et al. 2012), principalmente calamares y peces mictófidios (Antonelis et al. 1994, Goetsch 2018), por lo que las condiciones de estrés ambiental

Table 2. Average annual rate of increase (λ) of pups and adult females of northern elephant seals in the San Benito Archipelago, 2002–2019. N = number of counts, r = instantaneous rate of change, R^2 = coefficient of determination.

Tabla 2. Tasa anual de incremento promedio (λ) de crías y hembras adultas de elefante marino del norte del archipiélago San Benito, 2002–2019. N = número de conteos, r = tasa instantánea de cambio, R^2 = coeficiente de determinación.

	N	r	R^2	λ
Pups	9	−0.036	0.87	0.964
Adult females	9	−0.039	0.94	0.962

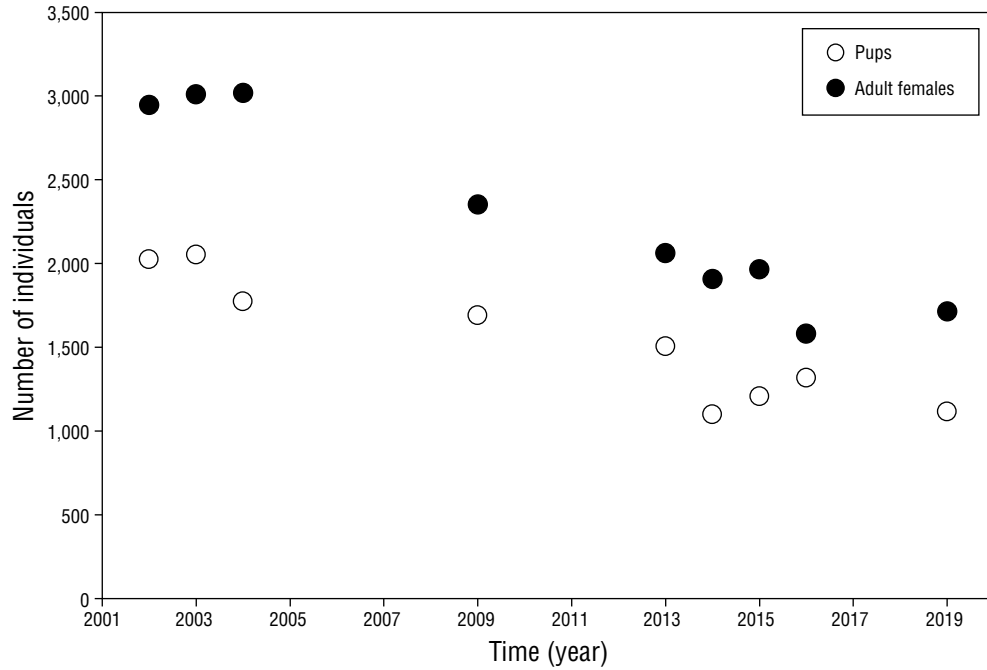


Figure 3. Number of northern elephant seal pups and females in the San Benito colony in 2002–2019.

Figura 3. Número de crías y hembras de elefante marino del norte en la colonia de San Benito en 2002-2019.

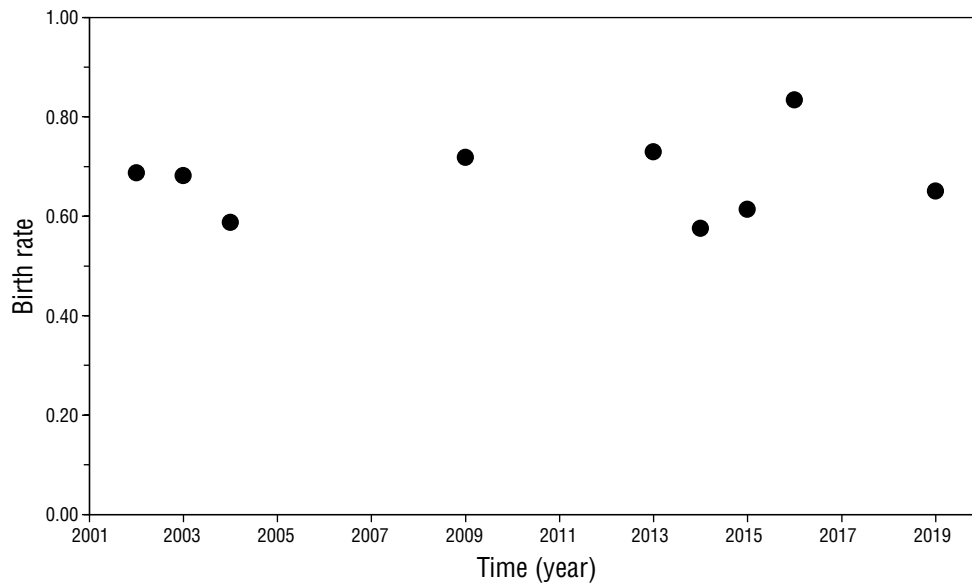


Figure 4. Estimated birth rate of the northern elephant seal in the San Benito colony in 2002–2019.

Figura 4. Tasa de natalidad estimada para la colonia de elefantes marinos del norte en la colonia de San Benito en 2002-2019.

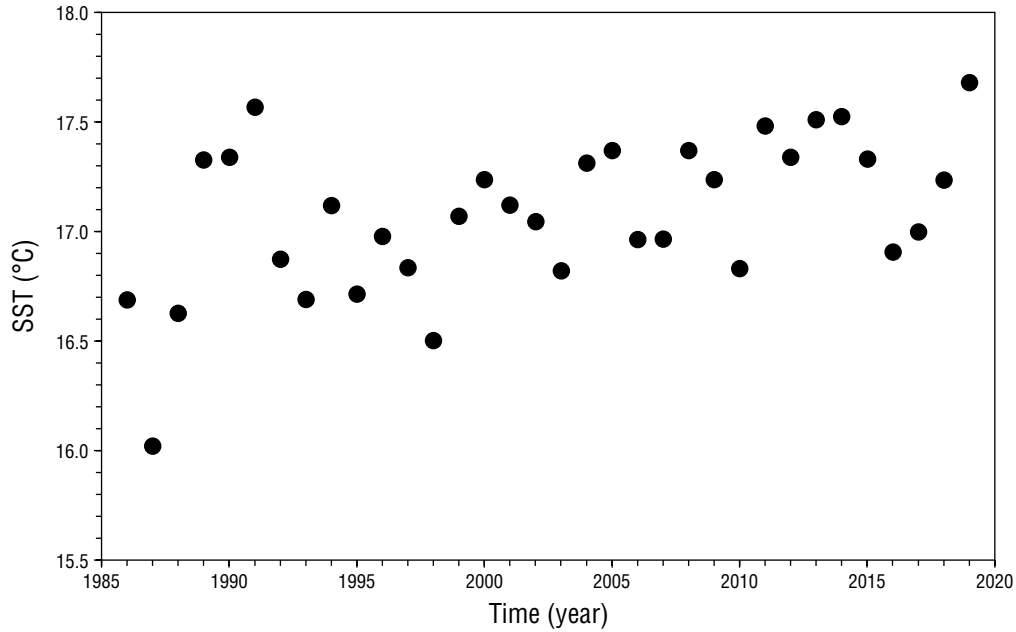


Figure 5. Mean annual sea surface temperature (SST; 1986–2020) in the potential foraging area of northern elephant seal adult females from the San Benito colony.

Figura 5. Promedio de la temperatura superficial del mar (SST; 1986-2020) en el área potencial de alimentación de hembras adultas de la colonia de elefantes marinos del norte de la colonia de San Benito.

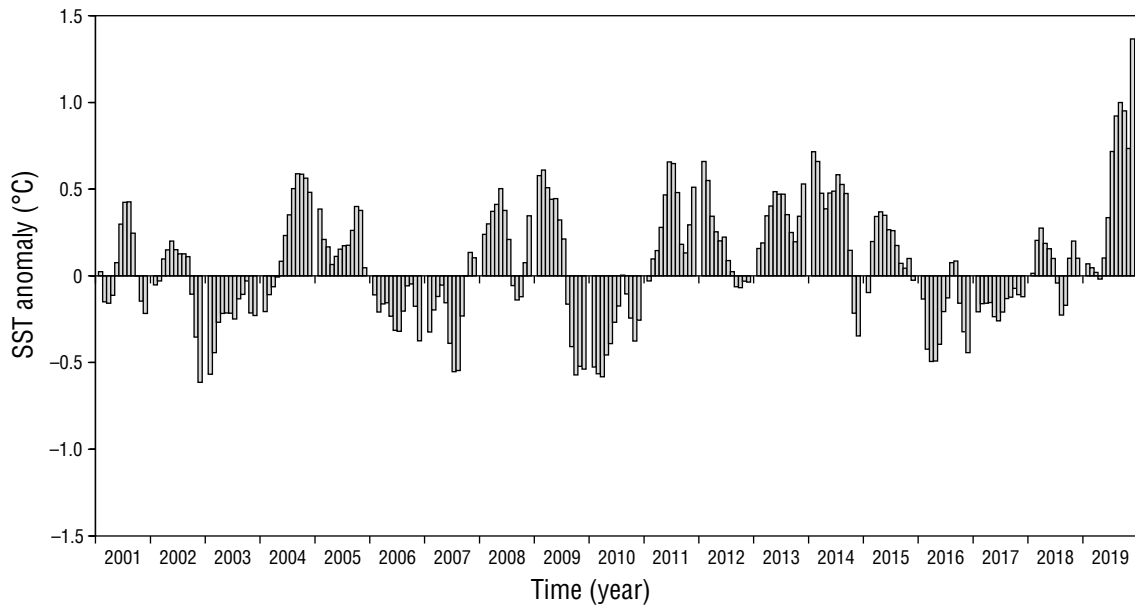


Figure 6. Monthly anomaly (January 2001–December 2019) of the sea surface temperature (SST) in the potential foraging area of northern elephant seal adult females from the San Benito colony.

Figura 6. Anomalías mensuales (enero 2001-diciembre 2019) de la temperatura superficial del mar (SST) en el área potencial de alimentación de hembras adultas de la colonia de elefantes marinos del norte de la colonia San Benito.

to the movements of seals towards the colonies in southern California in response to the sustained increase in air temperature in the region, as proposed by García-Aguilar et al. (2018). The fact that both the number of adult females and the number of pups has decreased at a similar average annual rate (~3.6%) during the last 2 decades with a birth rate that has not declined, suggests that the reproductive success of females (expressed exclusively in terms of pup production) has been constant over this period. Therefore, the negative trend could be explained by the proposed migration to the north. Nevertheless, further research is needed to expand our knowledge on this regard.

How the distribution of animals in the San Benito Archipelago has changed over time is noteworthy. East Island was apparently the first to be occupied in the late 1910s, and for several decades the largest number of NES congregated there (Williams 1941). By the mid-1960s, animals were observed moving to the West and Middle islands (Rice et al. 1965). In the early 2000s, the largest number of animals congregated on the Middle Island, followed by the West Island and East Island (García-Aguilar 2005). The recent distribution is different: in 2019 most of the NES congregated on the West Island. The gradual abandonment of the Middle Island in recent years could be associated with increasingly frequent heatwaves (i.e., days with an average maximum air temperature >25 °C) during winter and spring (García-Aguilar et al. 2018) that severely impact pup survival in harems without access to the sea (Salogni et al. 2016), which were common 20 years ago but now no longer exist.

Two non-exclusive explanations were proposed regarding why birth rates are not severely impacted by large-scale warm anomaly events (Crocker et al. 2006). The first concerns the foraging strategy of NES females, which forage for prolonged periods in deep (up to ~700 m) oceanic waters, where the effect of these events is weaker than in coastal waters. The second explanation concerns the lagged effect of warm anomalies along the food web, hence the lagged impact on top predators. Considering these 2 explanations, it is unsurprising that the reduction observed in the birth rate was not drastic in the San Benito colony during the strong El Niño event of 2015–2016 or The Blob in 2013–2016. In fact, stable isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analyses showed that NES females from the San Benito colony did not change their habitat use throughout these events, except towards the end of the 2014 and 2018 post-molting migration, when they apparently expanded their foraging range (Rodríguez-Rafael 2021).

Our results confirm the persistent decline of the San Benito colony since the end of the 20th century. However, there was no evidence that this decline was caused by a decrease in female reproductive success associated with anomalous warming events in the northeast Pacific. Instead, the results support the scenario in which animals are migrating from colonies of Baja California to colonies of California. These types of assessments must continue over time, complemented by additional approaches such as stable

podrían afectar su éxito de alimentación y reducir la producción de crías. Los resultados obtenidos sugieren que, como se observó en la colonia de EMN de Año Nuevo, este no fue el caso de las hembras de la colonia de San Benito. Sin embargo, existe una sostenida tendencia negativa en la producción de crías desde finales de la década de 1990 (García-Aguilar et al. 2018, presente estudio) que parece no estar relacionada con la presencia de anomalías positivas de la TSM a gran escala, en contraste con otros pinnípedos que habitan en el ecosistema de la corriente de California, tales como el lobo marino de California (*Zalophus californianus*) o el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) (Elorriaga-Verplancken et al. 2016, DeLong et al. 2017). De hecho, la estabilidad en las tasas de natalidad de los EMN observadas en nuestro periodo de estudio (2002-2019) indica que no hubo impacto a pesar de la ocurrencia de varios eventos de El Niño y La Mancha.

La disminución persistente de la colonia de San Benito, al igual que la observada en la colonia de la isla Guadalupe, podría deberse a los movimientos de individuos hacia las colonias del sur de California en respuesta al aumento persistente de la temperatura del aire en la región, como proponen García-Aguilar et al. (2018). El hecho de que tanto el número de hembras adultas como el de cachorros se hayan reducido a una tasa media anual similar (~3.6%) durante las 2 últimas décadas, con una tasa de natalidad que no ha disminuido, sugiere que el éxito reproductivo de las hembras (expresado exclusivamente en términos de producción de crías) ha sido constante durante este periodo. Por lo tanto, la tendencia negativa podría explicarse por el desplazamiento hacia el norte. No obstante, es necesario seguir investigando para ampliar nuestro conocimiento al respecto.

Es interesante observar cómo ha cambiado la distribución de individuos en las islas del archipiélago San Benito a lo largo del tiempo. La isla Este fue, aparentemente, la primera en ser ocupada a finales de la década de 1910 y ahí se congregó el mayor número de EMN durante varias décadas (Williams 1941). A mediados de los años 60, se observó el desplazamiento de animales a las islas Oeste y Centro (Rice et al. 1965). A principios de la primera década del siglo XXI, el mayor número de EMN se congregaba en la isla Centro, seguida de la isla Oeste y la isla Este (García-Aguilar 2005). La distribución reciente es diferente: en 2019 la mayoría de los EMN se localizaban en la isla Oeste. El abandono gradual de la isla Centro en los últimos años podría estar relacionado con las olas de calor cada vez más frecuentes. Es decir, días con una temperatura máxima media del aire >25 °C durante invierno y primavera (García-Aguilar et al. 2018) que impactan gravemente la supervivencia de las crías en harems sin acceso al mar (Salogni et al. 2016), los cuales eran comunes hace 20 años, pero ya no existen.

Se han propuesto 2 explicaciones no excluyentes del por qué las tasas de natalidad no se ven gravemente afectadas por eventos de anomalías cálidas a gran escala (Crocker et al. 2006). La primera refiere a la estrategia de alimentación

isotope analyses or telemetry, to strengthen our knowledge of how NES use marine and terrestrial habitats, especially given the recent increase in the frequency of warm anomalies in the Pacific Ocean (Freund et al. 2019) and the positive trend in air temperature in the region (Cayan et al. 2008).

This study provides information exclusively on the current status of the San Benito NES colony. However, the present study is part of the comprehensive effort of different Mexican academic institutions to understand the ecological processes that determine the population dynamics of this and other pinniped species that inhabit the Baja California Pacific Islands Biosphere Reserve, such as the California sea lion, the Guadalupe fur seal, and the Pacific harbor seal (*Phoca vitulina*). The conjunction of the information generated is an essential tool to create a program aimed at the management and conservation of these species in the region.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was financially supported by the Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT, Mexico, grant number CB-181876) and Proyectos Internos of the Instituto Politécnico Nacional (20130944, 20140277, 20150326, 20160164, 20170526, and 20181645, 20195860). FREV and FGM thank the Instituto Politécnico Nacional for the scholarships (COFAA and EDI). EDRR thanks to Instituto Politécnico Nacional and CONAHCYT for the BEIFI and Posgrado Nacional scholarships, respectively. Likewise, we are grateful to the Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT, Mexico) for the research permits SGPA/DGVS/11309/12, 11744/13, 00195/15, 00050/16, 00091/17, 002460/18 and /01643/19 granted through the Dirección General de Vida Silvestre. We thank the Cooperativa Pesquera “Pescadores Nacionales de Abulón” of Cedros Island for their support in the field.

Conflict of interest

The authors state that there is no conflict of interest.

REFERENCES

- Amaya DJ, Miller AJ, Xie SP, Kosaka Y. 2020. Physical drivers of the summer 2019 North Pacific marine heatwave. *Nat Commun.* 11:1903. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15820-w>
- Antonelis GA, Lowry MS, Fiscus CH, Stewart BS, DeLong RL. 1994. Diet of the northern elephant seal. In: Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.), *Elephant Seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology*. Berkeley (CA): University of California Press. p. 211-223.
- Arias-Del-Razo A, Schramm Y, Heckel G, Milanés-Salinas Á, García-Capitanachi B, Lubinsky-Jinich D. 2017. Distribution of four pinnipeds (*Zalophus californianus*, *Arctocephalus philippii townsendii*, *Phoca vitulina richardii*, and *Mirounga angustirostris*) on islands off the west coast of the Baja California Peninsula, Mexico. *Aquat Mamm.* 43(1):40-51. <https://doi.org/10.1578/AM.43.1.2017.40>

de las hembras de EMN, la cual consiste en buscar alimento durante periodos prolongados en aguas oceánicas profundas (hasta ~700 m), donde el efecto de estos fenómenos es más débil que en las aguas costeras. En segundo lugar, el efecto de las anomalías cálidas se retrasa en el tiempo a lo largo de la cadena trófica, por lo que el impacto sobre los depredadores superiores también se retrasa. Teniendo en cuenta estas 2 explicaciones, no es sorprendente la falta de una reducción drástica en la tasa de natalidad en la colonia de San Benito durante el fuerte evento de El Niño 2015-2016 o La Mancha en 2013-2016. De hecho, los análisis de isótopos estables ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) mostraron que las hembras de la colonia de San Benito no cambiaron su uso de hábitat en el Pacífico Norte a lo largo de estos eventos, excepto hacia el final de la migración post-muda de 2014 y 2018, cuando aparentemente expandieron su área de alimentación (Rodríguez-Rafael 2021).

Nuestros resultados confirman el declive persistente de la colonia de San Benito desde finales del siglo XX. Sin embargo, no hay pruebas de que este declive se deba a una disminución del éxito reproductivo de las hembras asociada a eventos de calentamiento anómalo en el Pacífico nororiental. En cambio, los resultados respaldan el escenario en el que los animales están migrando de las colonias de Baja California a las colonias de California. Es por ello que este tipo de estudios debe continuar, complementados con enfoques adicionales como el análisis de isótopos estables o telemetría, con el fin de fortalecer nuestro conocimiento sobre cómo los EMN utilizan hábitats marinos y terrestres, especialmente si se toma en cuenta el aumento en la frecuencia de anomalías cálidas en el océano Pacífico (Freund et al. 2019) y la tendencia positiva en la temperatura del aire en la región (Cayan et al. 2008).

Este estudio aporta información exclusivamente sobre el estado actual de la colonia de EMN de San Benito. Sin embargo, debe tomarse como parte del esfuerzo integral de diferentes instituciones académicas mexicanas para entender los procesos ecológicos que determinan la dinámica poblacional de ésta y otras especies de pinnípedos que habitan la Reserva de la Biosfera Islas del Pacífico de la Península de Baja California, como el lobo marino de California, el lobo fino de Guadalupe y la foca de puerto del Pacífico (*Phoca vitulina*). La conjunción de información generada es una herramienta esencial para crear un programa orientado al manejo y conservación de estas especies en la región.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT, México, proyecto número CB-181876) y Proyectos Internos del Instituto Politécnico Nacional (20130944, 20140277, 20150326, 20160164, 20170526 y 20181645, 20195860). FREV y FGM agradecen al Instituto Politécnico Nacional por las becas (COFAA y EDI). EDRR agradece al Instituto

- Aurioles D, Koch PL, Le Boeuf BJ. 2006. Differences in foraging location of Mexican and California elephant seals: evidence from stable isotopes in pups. *Mar Mam Sci.* 22(2):326-338. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00023.x>
- Bond NA, Cronin MF, Freeland H, Mantua N. 2015. Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific. *Geophys Res Lett.* 42(9):3414-3420. <https://doi.org/10.1002/2015GL063306>
- Bossart GD. 2006. Marine mammals as sentinel species for oceans and human health. *Ocean.* 19(2):134-137. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2006.77>
- Caughley G. 1977. *Analysis of Vertebrate Populations.* London: John Wiley & Sons, Inc. 244 p.
- Cavole LM, Demko AM, Diner RE, Giddings A, Koester I, Pagniello CMLS, Paulsen ML, Ramirez-Valdez A, Schwenck SM, Yen NK, et al. 2016. Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: Winners, losers, and the future. *Ocean.* 29(2):273-285. <http://doi.org/10.5670/oceanog.2016.32>
- Cayan DR, Maurer EP, Dettinger MD, Tyree M, Hayhoe K. 2008. Climate change scenarios for the California region. *Clim Change* 87(1):21-42. <http://doi.org/10.1007/s10584-007-9377-6>
- Crocker DE, Costa DP, Le Boeuf BJ, Webb PM, Houser DS. 2006. Impact of El Niño on the foraging behavior of female northern elephant seals. *Mar Ecol Prog Ser.* 309:1-10. <http://doi.org/10.3354/meps309001>
- Croxall JP, Hiby L. 1983. Fecundity, survival and site fidelity in Weddell seals, *Leptonychotes weddelli.* *J Appl Ecol.* 20(1):19-32. <https://doi.org/10.2307/2403373>
- DeLong RL, Melin SR, Laake JL, Morris P, Orr AJ, Harris JD. 2017. Age- and sex-specific survival of California sea lions (*Zalophus californianus*) at San Miguel Island, California. *Mar Mammal Sci.* 33(4):1097-1125. <https://doi.org/10.1111/mms.12427>
- Elorriaga-Verplancken FR, Ferretton G, Angell OC. 2015. Current status of the California sea lion (*Zalophus californianus*) and the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) at the San Benito Archipelago, Mexico = Estado actual del lobo marino de California (*Zalophus californianus*) y el elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) en el archipiélago San Benito, México. *Cienc Mar.* 41(4):269-281. <http://doi.org/10.7773/cm.v41i4.2545>
- Elorriaga-Verplancken FR, García-Aguilar MC. 2018. Interannual (2002–2016) variation in the natality rate of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) at the San Benito colony, Baja California, Mexico. *Mar Mam Sci.* 34(3):823-828. <http://doi.org/10.1111/mms.12486>
- Elorriaga-Verplancken FR, Sierra-Rodríguez GE, Rosales-Nanduca H, Acevedo-Whitehouse K, Sandoval-Sierra J. 2016. Impact of the 2015 El Niño-Southern Oscillation on the abundance and foraging habits of Guadalupe fur seals and California sea lions from the San Benito Archipelago, Mexico. *PLoS One.* 11(5):e0155034. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0155034>
- Franco-Ortiz M. 2012. Distribución y abundancia del elefante marino del norte, *Mirounga angustirostris*, en México [Distribution and abundance of the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*, in Mexico] [MSc thesis]. [Ensenada, (Mexico)]: Universidad Autónoma de Baja California. 209 p.
- Freund MB, Henley BJ, Karoly DJ, McGregor HV, Abram NJ, Dommengat D. 2019. Higher frequency of Central Pacific El Niño events in recent decades relative to past centuries. *Nat Geosci.* 12:450-455. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0353-3>
- García-Aguilar MC. 2004. Breeding biology of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) at the Isla San Benito del Oeste, Politécnico Nacional y al CONAHCYT por las becas BEIFI y de Posgrado Nacional, respectivamente. Asimismo, agradecemos a la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT, México) el otorgamiento de los permisos de investigación SGPA/DGVS/11309/12, 11744/13, 00195/15, 00050/16, 00091/17, 002460/18 y /01643/19, a través de la Dirección General de Vida Silvestre. También agradecemos a la Cooperativa Pesquera “Pescadores Nacionales de Abulón” de la isla de Cedros por su apoyo en el campo.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses de ningún tipo.

Traducido al español por los autores.

Eastern Pacific, Mexico. *Aquat Mamm.* 30(2):289-295. <http://doi.org/10.1578/AM.30.2.2004.289>

García-Aguilar MC. 2005. Demografía y ecología de la conducta del elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) en las islas San Benito, México. [Demography and behavioral ecology of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) in the San Benito Islands, Mexico] [dissertation]. [Ensenada (Mexico)]: Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 147 p.

García-Aguilar MC, Turrent C, Elorriaga-Verplancken FR, Arias-Del-Razo A, Schramm Y. 2018. Climate change and the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) population in Baja California, Mexico. *PLoS One.* 13(2):ee0193211. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193211>

Gentemann CL, Fewings MR, García-Reyes M. 2016. Satellite sea surface temperatures along the west coast of the United States during the 2014–2016 northeast pacific marine heat wave. *Geophys Res Lett.* 44(1):312-319. <http://doi.org/10.1002/2016GL071039>

Goetsch C. 2018. Illuminating the twilight zone: diet and foraging strategies of a deep-sea predator, the northern elephant seal [dissertation]. [Santa Cruz (CA)]: University of California Santa Cruz. 207 p.

Hazen EL, Abrahms B, Brodie S, Carroll G, Jacox MG, Savoca MS, Scales KL, Sydeman WJ, Bograd SJ. 2019. Marine top predators as climate and ecosystem sentinels. *Front Ecol Environ.* 17(10):565-574. <http://doi.org/10.1002/fee.2125>

Hückstädt L. 2015. *Mirounga angustirostris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015:e.T13581A45227116. <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.R.LTS.T13581A45227116.en>

Junak SA, Philbrick R. 1999. Flowering plants of the San Benito Islands, Baja California, Mexico. In: Browne DR, Mitchell KL, Chaney HW (eds.), *Proceedings of the 5th California Islands Symposium*; 29 Mar–1 Apr 1999, vol. 1. Santa Barbara (CA): Santa Barbara Museum of the Natural History. p. 235-246.

Kintisch E. 2015. “The Blob” invades Pacific, flummoxing climate experts. *Science.* 348(6230):17-18. <http://doi.org/10.1126/science.348.6230.17>

- Kintisch E. 2016. How a “Godzilla” El Niño shook up weather forecasts. *Science*. 352(6293):1501-1502.
<http://doi.org/10.1126/science.352.6293.1501>
- L’Heureux M. 2016. The 2015-16 El Niño. In: NOAA’s National Weather Service (eds.), 41st NOAA Annual Climate Diagnostics and Prediction Workshop; 03–06 Oct 2016. Orono (ME, USA): [NWS] National Weather Service. p. 4-7.
<https://doi.org/10.7289/v5js9nh0>
- L’Heureux ML, Lee S, Lyon B. 2013. Recent multidecadal strengthening of the Walker circulation across the tropical Pacific. *Nat Clim Change*. 3:571-576.
<http://doi.org/10.1038/nclimate1840>
- Le Boeuf BJ. 1972. Sexual behavior in the northern elephant seal *Mirounga angustirostris*. *Behaviour*. 41(1):1-26.
<http://doi.org/10.1163/156853972x00167>
- Le Boeuf BJ, Crocker DE. 2005. Ocean climate and seal condition. *BMC Biol*. 3:9.
<https://doi.org/10.1186/1741-7007-3-9>
- Le Boeuf BJ, Crocker DE, Costa DP, Blackwell SB, Webb PM, Houser DS. 2000. Foraging ecology of northern elephant seals. *Ecol Monogr*. 70(3):353-382.
<https://doi.org/10.2307/2657207>
- Le Boeuf BJ, Laws RM. 1994. Elephant seals: An introduction to the genus. In: Le Boeuf BJ, Laws RM (eds.), *Elephant Seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology*. Berkeley (CA): University of California Press. p. 1-26.
- Le Boeuf BJ, Reiter J. 1991. Biological effects associated with El Niño, Southern Oscillation 1982-83, on northern elephant seals breeding at Año Nuevo, California. In: Trillmich F, Ono KA (eds.), *Pinnipeds and El Niño: Responses to Environmental Stress*. New York (NY): Springer-Verlag. p. 206-218.
- Leising AW, Schroeder ID, Bograd SJ, Abell J, Durazo R, Gaxiola-Castro G, Bjorkstedt EP, Field J, Sakuma K, Robertson RR, et al. 2015. State of the California Current 2014-15: Impacts of the warm-water “Blob”. *CalCOFI Rep*. 56:31-68.
- Lowry MS, Condit R, Hatfield B, Allen SG, Berger R, Morris PA, Le Boeuf BJ, Reiter J. 2014. Abundance, distribution, and population growth of the Northern Elephant Seal (*Mirounga angustirostris*) in the United States from 1991 to 2010. *Aquat Mamm*. 40(1):20-31.
<https://doi.org/10.1578/AM.40.1.2014.20>
- Moore SE. 2008. Marine mammals as ecosystem sentinels. *J Mammal*. 89(3):534-540.
<https://doi.org/10.1644/07-MAMM-S-312R1.1>
- Páez-Rosas D, Moreno-Sánchez X, Tripp-Valdez A, Elorriaga-Verplancken FR, Carranco-Narváez S. 2020. Changes in the Galapagos sea lion diet as a response to El Niño-Southern Oscillation. *Reg Stud Mar Sci*. 40:101485.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101485>
- Peterson W, Bond N, Robert M. 2016. The Blob (Part Three): Going, going, gone? *PICES Press*. 24(1):46-49.
- Reiter J, Stinson NL, Le Boeuf BJ. 1978. Northern elephant seal development: The transition from weaning to nutritional independence. *Behav Ecol Sociobiol*. 3(4):337-367.
<https://doi.org/10.1007/BF00303199>
- Rice DW, Kenyon KW, Luch-Blenda D. 1965. Pinniped populations at Islas Guadalupe, San Benito, and Cedros, Baja California, in 1965. *Trans San Diego Soc Nat Hist*. 14:73-84.
- Riofrío-Lazo M, Auriolos-Gamboa D, Le Boeuf BJ. 2012. Ontogenetic changes in feeding habits of northern elephant seals revealed by $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ analysis of growth layers in teeth. *Mar Ecol Prog Ser*. 450:229-241.
<https://doi.org/10.3354/meps09562>
- Robinson PW, Costa DP, Crocker DE, Gallo-Reynoso JP, Champagne CD, Fowler MA, Goetsch C, Goetz KT, Hassrick JL, Hückstädt LA, et al. 2012. Foraging behavior and success of a mesopelagic predator in the northeast Pacific Ocean: insights from a data-rich species, the northern elephant seal. *PLoS ONE*. 7:e36728.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036728>
- Rodríguez-Rafael ED. 2021. Caracterización isotópica y de abundancia de elefantes marinos del norte (*Mirounga angustirostris*) del Archipiélago San Benito, México, y su relación con anomalías ambientales del Pacífico Nororiental. [Isotopic and abundance characterization of northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*) from the San Benito Archipelago, Mexico, and its relationship with environmental anomalies of the Northeast Pacific] [MSc thesis]. [La Paz (Mexico)]: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 62 p.
- Rothery P, McCann TS. 1987. Estimating pup production of elephant seals at South Georgia. In: Harris S (ed.), *Mammal population studies. The proceedings of a symposium held at the Zoological Society of London; 28–29 Nov 1986*. vol. 58. Oxford (UK): Zoological Society of London. p. 211-223.
- Salogni E, Sanvito S, Galimberti F. 2016. Postmortem examination and causes of death of northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) pups of the San Benito Islands, Baja California, Mexico. *Mar Mam Sci*. 32(2):743-752.
<https://doi.org/10.1111/mms.12273>
- Stewart BS, DeLong RL. 1995. Double migrations of the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *J Mammal*. 76(1):196-205.
<https://doi.org/10.2307/1382328>
- Williams W. 1941. Jumbo of the deep. *Nat Hist*. 48:145-149.