

DIFERENCIAS EN EL PERÍODO DE NIDIFICACIÓN Y LA CO-UTILIZACIÓN DE UNA COLONIA DE AVES MARINAS EN CHILE CENTRAL

Differences in the breeding period and the co-use of a seabirds breeding colony in central Chile

ALEJANDRO SIMEONE

Departamento de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello. República 440, piso 2, Santiago

Correspondencia: Alejandro Simeone, asimeone@unab.cl

RESUMEN.- Para evitar competencia las especies habitualmente se segregan en alguna variable de nicho (alimento, espacio, tiempo, parejas) que permita su coexistencia. De estas variables, el tiempo (expresado como el período de nidificación) parece ser la menos probable de repartir ya que, al menos en ambientes estacionales, los recursos están disponibles por un tiempo breve. En este trabajo evalué si el período de nidificación es una variable de nicho relevante en la coexistencia de tres aves marinas que se reproducen simpátricamente en un islote de la zona central de Chile. Durante tres temporadas consecutivas, el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) y la gaviota dominicana (*Larus dominicanus*) presentaron la sobreposición más alta en sus fechas de nidificación (84-95% del tiempo de observación); gaviotas y pelícanos (*Pelecanus thagus*) presentaron sobreposiciones bajas a intermedias (0 a 51%), mientras que pingüinos y pelícanos presentaron las sobreposiciones más bajas (0 a 36%). Estos desfases en las fechas de reproducción pueden interpretarse como mecanismos de segregación temporal, a la vez que también permiten que la gaviota dominicana, que al nidificar más temprano en la temporada, depreda sobre huevos y polluelos pequeños de las especies que anidan más tarde. La segregación de los tiempos de nidificación parece ser importante en algunas especies como mecanismo que facilita la coexistencia y esta importancia fluctúa en el tiempo y con la ocurrencia de eventos oceanográficos como El Niño.

PALABRAS CLAVE: coexistencia, nicho, partición de recursos, período reproductivo, segregación temporal.

ABSTRACT.- To avoid competition bird species regularly segregate along several niche variables (food, space, pairs) to allow coexistence. Among these variables, time (expressed as the breeding season) seems to be the less likely to be partitioned, at least in seasonal environments, where suitable environmental conditions and resources are available for a limited time. In this study, I examined whether the breeding season is a relevant niche variable in allowing the coexistence in three seabird species breeding sympatrically at an islet in the coast of central Chile. During three consecutive seasons, Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) and Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) exhibited the highest overlap in their breeding dates (84-95% of total observation time); Kelp Gulls and Peruvian Pelicans (*Pelecanus thagus*) showed low to intermediate overlaps (0 to 51%), while penguins and pelicans consistently showed the lowest overlaps (0 to 36%). These shifts in the breeding season could be interpreted as a mechanism of temporal segregation, but at the same time, they allow; Kelp Gulls, by breeding earlier in the season, prey on eggs and chicks of late-breeding species. Segregation of breeding times seems to be relevant for certain species as a mechanism allowing coexistence, and it also fluctuates in time and during the occurrence of oceanographic events such as El Niño.

KEYS WORDS: coexistence, niche, resource partitioning, breeding season, temporal segregation.

Manuscrito recibido el 17 de septiembre 2018 y aceptado el 26 de octubre 2018.

INTRODUCCIÓN

Hábitat, alimento y tiempo han sido considerados tradicionalmente los principales ejes de nicho a lo largo de los cuáles las especies se segregan para evitar competencia interespecífica. Esta última ha sido inferida como el proceso ecológico más probable que ha generado desplazamientos de nicho conducentes al uso diferencial de los recursos y, por tanto, a permitir la coexistencia entre especies (Schoener 1974, Carothers & Jaksic 1984, Putman 1994). Tales diferencias, sin embargo, pueden haberse originado incluso antes de existir la coexistencia y no necesariamente ser el resultado de ésta (Connell 1980).

El periodo de reproducción en las aves parece ser una de las variables de nicho menos probables de ser repartido, ya que el período durante el cual las condiciones ambientales (*e.g.*, alimento, refugio, clima) son óptimas para anidar es generalmente breve (Lack 1954, Drent 2006). Esto es particularmente marcado en ambientes marinos de latitudes templadas, lo que obliga a una reproducción altamente estacional y sincrónica de las especies (Lack 1967, Furness & Monaghan 1987, Gaston 2004).

Numerosos investigadores han propuesto que la coexistencia en los ensambles de aves marinas que nidifican sincrónicamente se logra principalmente por el uso diferencial de las áreas de alimentación (*e.g.*, Adams & Brown 1989, Hindell *et al.* 1995, Waugh *et al.* 1999, Hull 2000, Raya Rey 2013), hábitat reproductivo (Duffy 1983a, Duffy & La Cock 1985, Lazo *et al.* 1992), tipos y tamaños de presas consumidas (Ashmole 1968, White & Conroy 1975, Hull 1999, 2000), tiempo del uso de las áreas reproductivas (Trivelpiece *et al.* 1987) o por medio de la repartición de varios de estos recursos (Trivelpiece *et al.* 1987, Garthe *et al.* 1999).

Aunque el alimento puede ser el recurso limitante más importante durante la época reproductiva para las poblaciones de aves marinas (Furness & Birkhead 1984, Hunt *et al.* 1986, Birt *et al.* 1987, Gaston 2004), en zonas de surgencias costeras con alta productividad primaria que sustenta una alta disponibilidad de alimento, especialmente peces pelágicos (*e.g.*, Clupeidae, Engraulidae), el espacio para nidificar puede también limitar de manera importante el crecimiento poblacional (Duffy 1983a, Burger & Cooper 1984, Duffy & Siegfried 1987). Así, en la década de 1930 y 1940 (antes de que se iniciaran pesquerías de gran escala) las poblaciones de aves marinas de los ecosistemas de surgencia de Humboldt y de Benguela experimentaron aumentos considerables luego de la provisión artificial de sitios de nidificación (Rand 1952, Crawford & Shelton 1978, Duffy 1983a, Duffy & Siegfried 1987). Aquello demostró que en estas regiones la coexistencia de los ensambles reproductivos de aves marinas era posible principalmente por la segregación del hábitat más que

por la divergencia de los tiempos de nidificación o de los tipos de dietas (Duffy 1983a, b, Duffy & La Cock 1985). Actualmente, sin embargo, la disminución en la disponibilidad de alimento causada por la explotación pesquera en ambos ecosistemas marinos ha contribuido probablemente a mantener limitadas las poblaciones de aves marinas (Crawford & Jahncke 1999, Jahncke *et al.* 2004, Sydeman *et al.* 2017).

A lo largo de las costas de Perú y Chile, entre los 4° y 40° S, nidifican cerca de 22 especies de aves marinas, muchas de ellas endémicas (Murphy 1936, Tovar 1968, Schlatter 1984, Simeone *et al.* 2003). Al menos tres especies, el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*), el pelicano (*Pelecanus thagus*) y la gaviota dominicana (*Larus dominicanus*) se reproducen de manera simpátrica en el islote Pájaro Niño (33° S), Algarrobo, Chile central (Simeone & Bernal 2000, Simeone *et al.* 2003). Esta situación ofrece una oportunidad para examinar los mecanismos a través de los cuáles estas aves logran coexistir en sus áreas reproductivas. En este estudio evaluo la hipótesis clásica que no existe segregación en el período reproductivo, lo que produciría un uso intensivo del espacio para nidificar en la colonia. Alternativamente, evaluo si estas tres especies muestran alguna segregación en sus periodos de nidificación y si este desfase podría facilitar su coexistencia. Los objetivos principales de este estudio fueron: a) determinar la cronología y sobreposición de los periodos reproductivos de las tres especies, y b) determinar si el período de nidificación juega algún rol en la utilización diferencial de la colonia.

MATERIALES Y MÉTODOS

El islote Pájaro Niño (33°21'S; 71°41'O) se ubica en la localidad costera de Algarrobo, región de Valparaíso, Chile central. Tiene una superficie de 3 ha y una forma circular con un diámetro máximo de 300 m y una altura máxima de 35 m (ver Figura 1 en Simeone & Bernal 2000). El islote fue unido a tierra firme en 1977 a través de un piedraplén con el fin de construir un club de yates (para una descripción más completa ver Simeone & Bernal 2000).

Entre octubre de 1995 y julio de 1998 visité el islote a intervalos de 15 días para monitorear la actividad reproductiva de gaviotas y pingüinos en tres sectores de la colonia, cada uno dividido en cuadrantes de 10 x 10 m (total 75 cuadrantes = 7.500 m²). Cada uno de los cuadrantes fue revisado individualmente en busca de nidos, los que fueron clasificados siguiendo la propuesta de Simeone & Bernal (2000) en (i) cuevas de tierra, (ii) cuevas de roca, (iii) cubiertos por vegetación, (iv) cubiertos por roca, o (v) expuestos. Debido a que los pelicanos anidan en colonias

muy compactas y construyen siempre nidos expuestos en la superficie, éstos fueron contados desde la cima de la isla utilizando binoculares (10 x 50) y telescopio (60X). En cada visita contabilicé sólo los nidos activos, definidos como aquellos bien construidos (*i.e.*, con presencia de ramas, plumas, vegetación seca) y con la presencia de al menos un individuo adulto (Bibby *et al.* 2000). Clasifiqué los nidos activos en tres tipos: i) nidos sólo con individuos adultos, ii) nidos con individuos adultos y huevos, y iii) nidos con individuos adultos y polluelos. Los nidos con presencia simultánea de individuos adultos, huevos y polluelos fueron incluidos en esta última categoría. La información fue agrupada en dos bloques mensuales: a) del 1 al 15 y b) del 16 al 30 de cada mes.

Para estimar el grado de sobreposición en los tiempos de nidificación, los valores observados de nidos activos los transformé a proporciones para calcular el índice de

Pianka entre pares de especies por temporada reproductiva (Krebs 2001). Para efectos del cálculo de este índice cada mes fue considerado un estado del recurso. El índice de Pianka varía entre 0, cuando no hay sobreposición, y 1, cuando hay sobreposición total. Consideraré como baja una sobreposición entre 0 y 0,33, intermedia entre 0,34 y 0,66 y alta entre 0,67 y 1.

RESULTADOS

El pingüino de Humboldt se reprodujo a lo largo de todo el año (Fig. 1a), distinguiéndose dos temporadas de mayor actividad reproductiva: otoño (abril-mayo) y primavera (octubre-diciembre). Las gaviotas (Fig. 1b) y pelícanos (Fig. 1c) presentaron nidificación marcadamente estacional con máximos en primavera y verano, respectivamente.

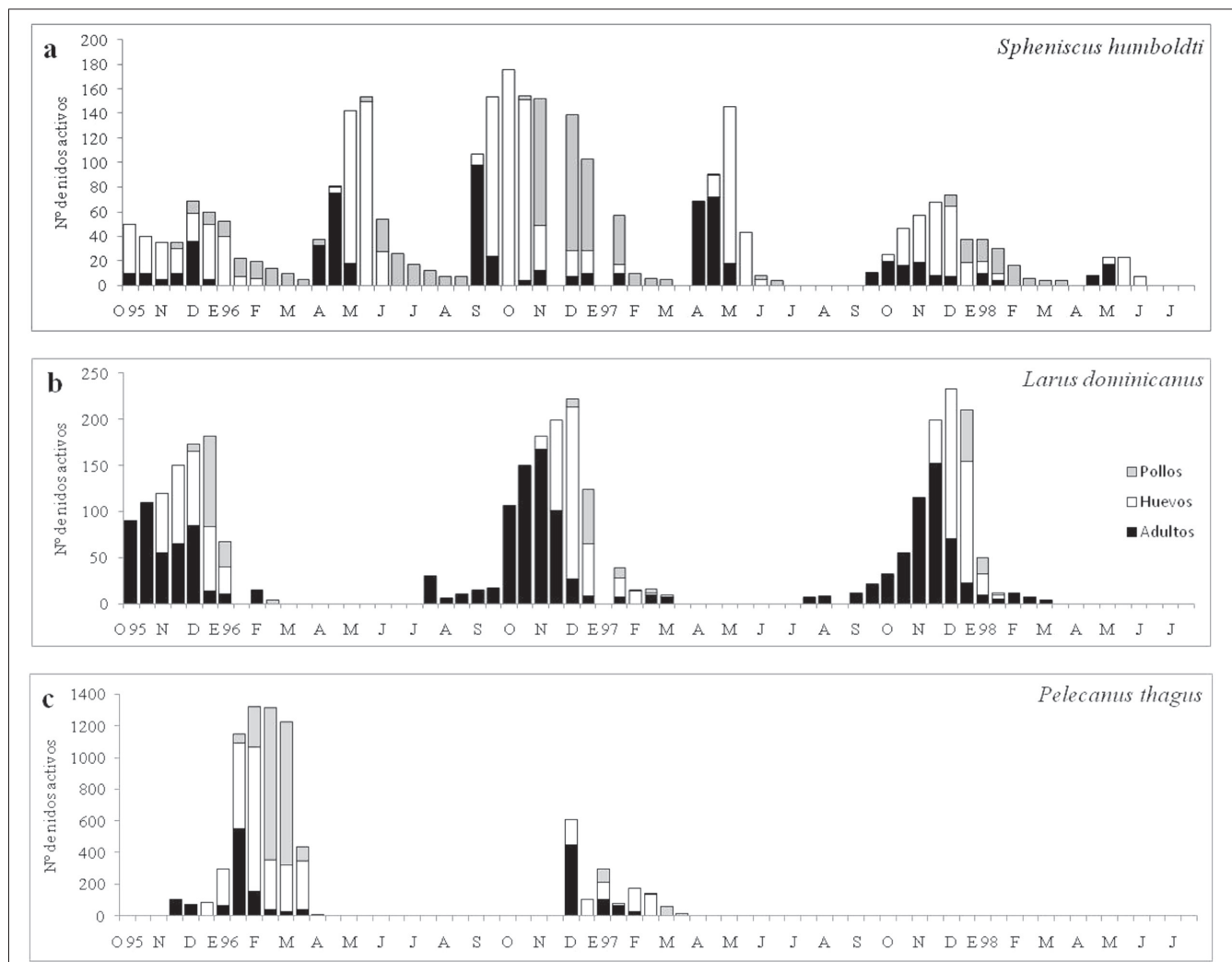


Figura 1. Variación temporal en los periodos de nidificación de tres especies de aves marinas entre octubre 1995 y julio 1998 en el islote Pájaro Niño, región de Valparaíso, Chile central: a) Pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*), b) Gaviota dominicana (*Larus dominicanus*) y c) pelícano (*Pelecanus thagus*).

Pingüino de Humboldt

El primer período reproductivo de esta especie ocurrió entre otoño e invierno, comenzando la ocupación de nidos en abril. Los primeros huevos fueron registrados entre fines de abril y comienzos de mayo (Fig. 1a). Los primeros polluelos eclosionaron a comienzos de junio. Cabe señalar que en el otoño-invierno de 1998 ninguno de los nidos estudiados produjo pollos debido a la inundación de los nidos por lluvias. El segundo período reproductivo (primavera-verano) comenzó entre fines de agosto y fines de septiembre; los primeros huevos fueron registrados entre comienzos de septiembre y comienzos de octubre. Los primeros pollos fueron registrados entre noviembre y comienzos de diciembre (Fig. 1a).

Gaviota dominicana

Esta especie mostró una reproducción estacional, entre primavera y verano. Si bien las gaviotas construyeron sus primeros nidos en invierno (fines de julio) los primeros huevos aparecieron sólo en noviembre y los pollos en diciembre (Fig. 1b). Hacia fines de febrero ya no observamos pollos en los nidos.

Pelícano

La nidificación de esta especie fue bastante fluctuante y comenzó más tarde que las otras especies, construyendo sus primeros nidos a fines de noviembre y comienzos de diciembre. Los primeros huevos se observaron en diciembre y los polluelos en enero (Fig. 1c). Durante la temporada primavera 97-verano 98 no hubo nidificación de esta especie en el islote.

Sobreposición de los tiempos de reproducción

La gaviota dominicana y el pingüino de Humboldt tuvieron la mayor sobreposición en sus periodos de nidificación, con un valor promedio cercano a 0,9 (Tabla 1). Entre el pingüino de Humboldt y el pelícano hubo niveles intermedios de sobreposición. Entre la gaviota dominicana y el pelícano la sobreposición fue más variable, fluctuando de baja a intermedia, según el año (Tabla 1).

DISCUSIÓN

En general las aves marinas tienden a converger en sus tiempos de nidificación, ya que el tiempo en que las condiciones ambientales, principalmente alimento y clima, son adecuadas para anidar en el medio marino son muy breves, sobre todo en latitudes templadas y altas. Esto es aún más necesario si consideramos que los sitios de nidificación (e.g., acantilados, islas, islotes, puntas) son escasos y están, por lo tanto, sujetos a un intensivo co-uso (Lack 1967, Furness & Monaghan 1987, Gaston 2004). Así, el eje temporal del período de nidificación parece difícil de ser repartido y su importancia como eje de nicho tendería a disminuir a medida que aumenta el número de especies dentro del sistema (Schoener 1974). Sin embargo, una segregación de los tiempos de ocurrencia en un mismo sitio puede resultar particularmente importante para evitar competencia por interferencia (Carothers & Jaksic 1984). En este estudio encontré altos grados de sobreposición temporal entre algunos pares de especies (e.g., gaviota-pingüino) y bajos a intermedios en otros (e.g., gaviota-pelícano, pingüino-pelícano).

La alta sobreposición en los tiempos de nidificación entre la gaviota dominicana y el pingüino de Humboldt durante la época de primavera-verano sustentan la hipótesis clásica de ausencia de segregación en el tiempo de nidificación. Sin embargo, esto es sólo válido para la nidificación estival, pues durante la nidificación invernal sólo el pingüino nidifica en el islote (Simeone *et al.* 2002).

El pelícano fue la especie que tuvo la menor sobreposición con gaviotas y pingüinos en los tiempos de nidificación. Esto se debe a la nidificación algo más tardía que presenta el pelícano, lo que provoca un desfase temporal evidente con relación a la nidificación de las otras dos especies.

Los diferentes patrones de uso temporal observados en esta colonia permiten la existencia de interacciones tróficas entre las especies involucradas. La gaviota dominicana es una reconocida depredadora de huevos y pollos de numerosas aves marinas, incluyendo gaviotines (Yorio & Quintana 1997), cormoranes (Quintana & Yo-

Tabla 1. Sobreposición temporal en la nidificación de la gaviota dominicana (*Larus dominicanus*), pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) y pelícano (*Pelecanus thagus*) entre octubre 1995 y julio 1998 en el islote Pájaro Niño, región de Valparaíso, Chile central. El grado de sobreposición fue calculado utilizando el índice de Pianka. Los valores fluctúan entre 0 (sin sobreposición) a 1 (sobreposición total).

	Gaviota-Pingüino	Pelícano-Gaviota	Pingüino-Pelícano
Primavera 95-verano 96	0,94	0,08	0,31
Otoño-invierno 96	0	-	0
Primavera 96-verano 97	0,85	0,51	0,36
Otoño-invierno 97	0	-	0
Primavera 97-verano 98	0,90	0	0
Otoño-invierno 98	0	-	0

rio 1998), pelícanos (Murphy 1936, Daigre *et al.* 2012) y pingüinos (Zavalaga & Paredes 1997, Simeone & Luna-Jorquera 2012). Así, la alta sobreposición observada entre pingüinos y gaviotas podría beneficiar a estas últimas ofreciéndoles un recurso alimenticio (huevos y polluelos pequeños) en la misma colonia durante la ocupación de nidos e incubación a lo largo de la primavera (septiembre a diciembre). Por otra parte, el notorio desfase temporal entre la nidificación de pelícanos y gaviotas le ofrecería a estas últimas un recurso alimenticio (principalmente huevos) durante el resto del verano (diciembre a febrero) con la oferta de huevos y polluelos pequeños de pelícanos. Aunque no lo cuantificamos, fue frecuente observar a las gaviotas consumiendo huevos y polluelos pequeños de pingüinos y pelícanos. De esta manera, huevos y polluelos pueden constituir una importante fuente de alimento para las gaviotas durante la época reproductiva (Daigre *et al.* 2012, Simeone & Luna-Jorquera 2012)

La ocurrencia de un evento El Niño alteró los patrones de sobreposición temporal de las tres especies durante la temporada 1997-1998, ya que durante ese periodo no hubo nidificación de pelícanos, y la cantidad de pingüinos que nidificó fue notoriamente más baja que en años anteriores (Simeone & Bernal 2000, Simeone *et al.* 2002). Esta situación benefició a la gaviota dominicana, la cual aparte de no disminuir su población reproductiva esa temporada, “compartió” la colonia con menos parejas de pingüinos.

Además del período de nidificación, es probable que las aves marinas de esta colonia disminuyan su sobreposición en el uso de recursos segregándose a lo largo de otros ejes de nicho. Por ejemplo, Simeone & Bernal (2000) demostraron que estas tres especies hacen un uso diferencial del hábitat de nidificación, lo que puede funcionar para evitar interacciones o disputas entre especies, aun cuando éstas concurren al mismo tiempo a nidificar. En los tipos de alimento también habría diferencias, sobre todo con las gaviotas que son capaces de explotar una gran diversidad de tipos de presas y fuentes de alimentación (*e.g.*, Ludyntia *et al.* 2005). Entre pingüinos y pelícanos, sin embargo, podrían existir mayores similitudes en la dieta por el alto consumo común de anchovetas (*Engraulis ringens*) (Muck & Pauly 1987, Herling *et al.* 2005). No obstante, la sobreposición podría relativizarse si consideramos que los métodos de captura de presas difieren entre las tres especies (Duffy 1983b).

La sobreposición variable entre las especies durante los años estudiados es esperable en ambientes marinos en que se alternan períodos de alta abundancia de recursos con períodos de baja abundancia (ambientes tipo “boom-and-bust”). El alza y caída de los recursos alimenticios afectan las relaciones ecológicas de las especies temporalmente a temporada, incluyendo los patrones de competencia

por recursos (Camus 2001). Esto ha sido advertido también en ecosistemas terrestres de Chile Mediterráneo (Messerly *et al.* 2003, Jaksic 2004). La coexistencia de pingüinos de Humboldt, gaviotas dominicanas y pelícanos podría facilitarse por medio de la repartición del espacio. En este mismo islote las especies estudiadas tienen diferentes hábitats de nidificación, lo que puede evitar interacciones o disputas entre ellas, aun cuando nidifiquen de manera simultánea (Simeone 1998, Simeone & Bernal 2000). La coexistencia entre especies que utilizan una misma colonia (con o sin desfases temporales) es un fenómeno que debe ser abordado desde una perspectiva multifactorial (*i.e.*, varias variables de nicho) y a escalas temporales y espaciales adecuadas para dimensionar la relevancia de la sobreposición en los tiempos de nidificación como mecanismo de coexistencia.

AGRADECIMIENTOS.- Este trabajo fue posible gracias a los aportes financieros de la Sociedad Zoológica del Condado de Milwaukee y del Zoológico de Milwaukee (Wisconsin, Estados Unidos). Este estudio contó con los permisos del Consejo de Monumentos Nacionales para el ingreso al islote (extendidos al Prof. Braulio Araya) y de la Subsecretaría de Pesca (Resoluciones de Pesca de Investigación N° 1288, 1599, 2187, 3087 y 3309). Agradezco al equipo de investigadores del proyecto “Ecology of the Humboldt Penguin in Chile”: Roberta Wallace, Braulio Araya, Ed Diebold, Margaret Michaels, Andrew Teare, Karez Grzybowski y Mary Jo Willies. Hago un reconocimiento especial a mi colega Mariano Bernal por su apoyo, inspiración y ayuda durante tantos años de trabajo en Algarrobo. Los comentarios de dos revisores anónimos ayudaron a mejorar este manuscrito. Dedico este trabajo a la memoria de mi querido maestro Roberto Schlatter Vollmann (1944-2016), impulsor del estudio de las aves marinas en Chile y formador de varias generaciones de ornitólogos nacionales. Agradezco también a Daniel González-Acuña por su empuje y paciencia en la “resucitación” de este manuscrito. A mi querido Camilo, por ser mi inspiración.

LITERATURA CITADA

- ADAMS, N.J. & C.R. BROWN. 1989. Dietary differentiation and trophic relationships in the sub-Antarctic penguin community at Marion Island. *Marine Ecology Progress Series* 57: 249-258.
- ASHMOLE, N.P. 1968. Body size, prey size, and ecological segregation in five sympatric tropical terns (Aves: Laridae). *Systematic Zoology* 17: 292-304.
- BIBBY, C.J., N.D. BURGESS, D.A. HILL & S.H. MUSTOE. 2000. *Bird census techniques*. Second edition. Academic Press, London.

- 302 pp.
- BIRT, V.L., T.P. BIRT, D. GOULET, D.K. CAIRNS & W.A. MONTEVECHI. 1987. Ashmoles halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Marine Ecology Progress Series* 40: 205-208.
- BURGER, A.E. & J. COOPER. 1984. The effects of fisheries on seabirds in South Africa and Namibia. Pp. 150-160, in Nettleship, D.N., G.A. Sanger & P.F. Springer (eds.) *Marine Birds: their feeding ecology and commercial fisheries relationships*. Special publications Canadian Wildlife Service, Ottawa.
- CAMUS, P.A. 2001. Biogeografía marina de Chile continental. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 587-617.
- CAROTHERS, J.H. & F.M. JAKSIC. 1984. Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos* 42: 403-406.
- CONNELL, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- CRAWFORD, R.J.M. & J. JAHNCKE. 1999. Comparison of trends in abundance of guano-producing seabirds in Perú and southern Africa. *South African Journal of Marine Science* 21: 145-156.
- CRAWFORD, R.J.M. & P.A. SHELTON. 1978. Pelagic fish and seabird inter-relationships off the coasts of South West and South Africa. *Biological Conservation* 14: 85-109.
- DAIGRE, M., P. ARCE & A. SIMEONE. 2012. Fledgling Peruvian pelicans (*Pelecanus thagus*) attack and consume younger unrelated conspecifics. *Wilson Journal of Ornithology* 124: 603-607.
- DRENT, R.H. 2006. The timing of bird's breeding season: the Perrins hypothesis revisited specially for migrants. *Ardea* 94: 305-322.
- DUFFY, D.C. 1983a. Competition for nesting space among Peruvian guano birds. *Auk* 100: 680-688.
- DUFFY, D.C. 1983b. The foraging ecology of Peruvian seabirds. *Auk* 100: 800-810.
- DUFFY, D.C. & G.D. LA COCK. 1985. Partitioning of nesting space among seabirds of the Benguela upwelling region. *Ostrich* 56: 186-201.
- DUFFY, D.C. & W.R. SIEGFRIED. 1987. Historical variations in food consumption by breeding seabirds of the Humboldt and Benguela upwelling regions. Pp. 327-346, in Croxall, J.P. (ed.) *Seabirds, feeding ecology and role in marine ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FURNESS, R.W. & T.R. BIRKHEAD. 1984. Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311: 655-656.
- FURNESS, R.W. & P. MONAGHAN. 1987. *Seabird ecology*. Chapman & Hall, New York. 164 pp.
- GARTHE, S., T. FREYER, O. HÜPPOP & D. WÖLKE. 1999. Breeding Lesser black-backed Gulls *Larus graellsii* and Herring Gulls *Larus argentatus*: coexistence or competition? *Ardea* 87: 227-236.
- GASTON, A.J. 2004. *Seabirds, a natural history*. T. & A. D. Poyser, London. 222 pp.
- HERLING, C., B.M. CULIK & J.C. HENNICKE. 2005. Diet of the Humboldt Penguin (*Spheniscus humboldti*) in northern and southern Chile. *Marine Biology* 147: 13-25.
- HINDELL, M.A., G.G. ROBERTSON & R. WILLIAMS. 1995. Resource partitioning in four species of sympatrically breeding penguins. Pp. 196-215, in Dann, P., I. Norman & P. Reilly (eds.) *The penguins: ecology and management*. Surrey Beatty and Sons.
- HUNT, G.L., Z.A. EPPLEY & D.C. SCHNEIDER. 1986. Reproductive performance of seabirds: the importance of population and colony size. *Auk* 103: 306-317.
- HULL, C.L. 1999. Comparison of the diets of breeding Royal (*Eudyptes schlegeli*) and Rockhopper (*Eudyptes chrysocome*) penguins on Macquarie Island over three years. *Journal of Zoology* 247: 507-529.
- HULL, C.L. 2000. Comparative diving behaviour and segregation of the marine habitat by breeding Royal Penguins, *Eudyptes schlegeli*, and Eastern Rockhopper Penguins, *Eudyptes chrysocome filholi*, at Macquarie Island. *Canadian Journal of Zoology* 78: 333-345.
- JAHNCKE, J., D.M. CHECKLEY, JR. & G.L. HUNT, JR. 2004. Trends in carbon flux to seabirds in the Peruvian upwelling system: effects of wind and fisheries on population regulation. *Fisheries Oceanography* 13: 208-223.
- JAKSIC, F. 2004. El Niño effects on avian ecology: lessons learned from the southeastern Pacific. *Ornitología Neotropical* 15 (S): 61-72.
- KREBS, C.J. 2001. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. 4th edition. Harper Collins College Publishers. 801 pp.
- LACK, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press, Oxford. 343 pp.
- LACK, D. 1967. Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds. Pp 3-42, in Snow, D.W. (ed.) *Proceedings of the XIV International Ornithological Congress*. Blackwell Scientific Publications.
- LAZO, I., H. NÚÑEZ & J. YÁÑEZ. 1992. Áreas libres de hielo y su relación con ensambles de aves nidificantes antárticas, isla Livingston, Antártica. *Serie Científica INACH* 42: 69-75.
- LUDYNIA, K., S. GARTHE & G. LUNA-JORQUERA. 2005. Seasonal and regional variation in the diet of the Kelp Gull *Larus dominicanus* in northern Chile. *Waterbirds* 28: 359-365.
- MESERVE, P.L., D.A. KELT, W.B. MILSTEAD & J.R. GUTIÉRREZ. 2003. Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control. *BioScience* 53: 633-646.
- MUCK, P. & D. PAULY. 1987. Monthly anchoveta consumption of guano birds, 1953 to 1982. Pp. 219-233, in Pauly, D. & I. Tsukayama (eds.) *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of changes*. ICLARM Studies & Review 15. Manila, Filipinas.
- MURPHY, R.C. 1936. *Oceanic birds of South America*. Vols. I and II. American Museum of Natural History, New York. 1245 pp.
- PUTMAN, R.J. 1994. *Community Ecology*. Chapman and Hall, London. 178 pp.

- QUINTANA, F. & P. YORIO. 1998. Kelp Gull *Larus dominicanus* predation on an Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps* colony in Patagonia. *Marine Ornithology* 26: 84-85.
- RAND, R.W. 1952. Guano enterprise in Southwest Africa. *Ostrich* 23: 169-185.
- RAYA REY, A., K. PÜTZ, A. SIMEONE, L. HIRIART-BERTRAND, R. REYES-ARRIAGADA, V. RIQUELME & B. LÜTHI. 2013. Comparative foraging behaviour of sympatric Humboldt and Magellanic Penguins reveals species-specific and sex-specific strategies. *Emu* 113: 145-153.
- SCHLATTER, R.P. 1984. The status and conservation of the seabirds in Chile. Pp. 261-269, in Croxall, J.P., P.G.H. Evans & R.W. Schreiber (eds.) *Status and conservation of the world's seabirds*. ICBP Technical Publication No 2, Cambridge.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SIMEONE, A. 1998. *Estrategias reproductivas de Spheniscus humboldti Meyen 1834, Pelecanus thagus Molina 1782 y Larus dominicanus Lichtenstein 1823 en islote Pájaro Niño Island, Chile central*. Tesis de Magister en Ciencias, mención en Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- SIMEONE, A. & M. BERNAL. 2000. Effects of habitat modification on breeding seabirds: a case study in central Chile. *Waterbirds* 23: 449-456.
- SIMEONE, A., B. ARAYA, M. BERNAL, E.N. DIEBOLD, K. GRZYBOWSKI, M. MICHAELS, J.A. TEARE, R.S. WALLACE & M.J. WILLIS. 2002. Oceanographic and climatic factors influencing breeding and colony attendance patterns of Humboldt penguins *Spheniscus humboldti* in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 227: 43-50.
- SIMEONE, A. & G. LUNA-JORQUERA. 2012. Estimating rat predation on Humboldt Penguin colonies in north-central Chile. *Journal of Ornithology* 153: 1079-1085.
- SIMEONE, A., G. LUNA-JORQUERA, M. BERNAL, S. GARTHE, F. SEPÚLVEDA, R. VILLABLANCA, U. ELLENBERG, M. CONTRERAS, J. MUÑOZ & T. PONCE. 2003. Breeding distribution and abundance of seabirds on islands off north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 323-333.
- SYDEMAN, W.J., S.A. THOMPSON, T. ANKER-NILSSEN, M. ARIMITSU, A. BENNISON, S. BERTRAND, P. BOERSCH-SUPAN, C. BOYD, N.C. BRANSOME, R.J.M. CRAWFORD, F. DAUNT, R.W. FURNESS, D. GIANUCA, A. GLADICS, L. KOEHN, J.W. LANG, E. LOGERWELL, T.L. MORRIS, E.M. PHILLIPS, J. PROVENCHER, A.E. PUNT, C. SARAUX, L. SHANNON, R.B. SHERLEY, A. SIMEONE, R.M. WANLESS, S. WANLESS & S. ZADOR. 2017. Best practices for assessing forage fish fisheries-seabird resource competition. *Fisheries Research* 194: 209-221.
- TOVAR, H. 1968. Áreas de reproducción y distribución de las aves marinas en el litoral peruano. *Boletín IMARPE* 1: 523-546.
- TRIVELPIECE, W.Z., S.G. TRIVELPIECE & N.J. VOLKMAN. 1987. Ecological segregation of Adelie, Gentoo, and Chinstrap Penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68: 351-361
- WAUGH, S.M., H. WEIMERSKIRCH, Y. CHEREL, U. SHANKAR, P.A. PRINCE & P.M. SAGAR. 1999. Exploitation of the marine environment by two sympatric albatrosses in the Pacific Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 177: 243-254.
- WHITE, M.G. & J.H.W. CONROY. 1975. Aspects of competition between Pygoscelid penguins at Signy Island, South Orkney Islands. *Ibis* 117: 371-373.
- YORIO, P. & F. QUINTANA. 1997. Predation by Kelp Gulls *Larus dominicanus* at a mixed-species colony of Royal Terns *Sterna maxima* and Cayenne Terns *Sterna eurygnatha* in Patagonia. *Ibis* 139: 536-541.
- ZAVALAGA, C.B. & R. PAREDES. 1997. Humboldt Penguins at Punta San Juan. *Penguin Conservation* 10: 6-8.