

EFFECTO DE VARIABLES AMBIENTALES Y ABUNDANCIA POBLACIONAL SOBRE EL DESARROLLO DE POLLUELOS DEL PINGÜINO DE HUMBOLDT (*SPHENISCUS HUMBOLDTI*)

Effect of environmental variables and population density on the development of Humboldt Penguin (*Spheniscus humboldti*) chicks

GALAXIA CORTÉS-HINOJOSA¹, BERNARDO BROITMAN^{2, 3}, MARCELO RIVADENEIRA^{2, 3} & GUILLERMO LUNA-JORQUERA^{2, 3, 4}

¹Department of Biology, College of Liberal Arts and Sciences, University of Florida, Gainesville, Florida 32611, USA.

²Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas (CEAZA), Ossandón 877, Coquimbo, Chile.

³Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Larrondo 1281, Coquimbo, Chile.

⁴ICM Nucleus for Ecology and Sustainable Management of Oceanic Islands (ESMOI).

Correspondencia: Galaxia Cortés-Hinojosa e-mail: galaxiacortes@gmail.com / galy2010@ufl.edu

RESUMEN.- La distribución de aves en el mar se puede ver afectada por diversos factores, entre ellos, la distribución de sus presas, la época reproductiva y la densidad de aves en las colonias. La hipótesis de Ashmole (Vacío de Ashmole), indica que la regulación poblacional se debe a factores denso-dependientes que ocurren en la época reproductiva. La productividad primaria, como la abundancia de congéneres causan alteraciones en la sobrevida y condición corporal de las crías de aves marinas. Es por este motivo que evaluamos el efecto de la productividad primaria del Sistema Costero de Coquimbo y la abundancia de aves sobre el índice de condición corporal (ICC) de los polluelos de pingüinos de Humboldt (*Spheniscus humboldti*). Los resultados indican que la productividad primaria a escala local tiene un efecto sobre el ICC de los polluelos. En islas con menor productividad del entorno marino a la colonia, los polluelos presentaron un ICC más bajo que en las con mayor productividad. También se detectaron efectos de la abundancia de aves sobre el ICC de los polluelos. En colonias con mayor abundancia de individuos el ICC fue menor, lo que coincide con lo que se esperaría en el caso de la hipótesis del Vacío de Ashmole.

PALABRAS CLAVE.- denso-dependencia, índice de condición corporal, pingüino de Humboldt, productividad primaria, Sistema Costero de Coquimbo.

ABSTRACT.- The distribution of birds at sea may be affected by various factors, including the distribution of their prey, breeding timing, and population density in the colonies. One of the main assumptions of population regulation in seabirds as proposed by Ashmole (Ashmole's halo) indicates that population regulation is related to density-dependent factors, which occur mainly during the breeding season. Studies have shown that both primary productivity and density of conspecifics cause changes in survival and body condition of seabirds chicks, especially in *Spheniscus* penguins. We evaluated the effect of primary productivity of the Coquimbo Coastal System and the abundance of birds on the Body Condition Index (BCI) of Humboldt Penguins' (*Spheniscus humboldti*) chicks. Results indicate that primary productivity at local level influences the BCI, where islands surrounded with waters of lower productivity resulted in chicks with lower BCI. Effects of penguin population density on the BCI were also detected; colonies with larger abundance of birds presented a lower BCI. The results found support for the Ashmole's halo hypothesis.

KEYWORDS.- body condition index, Coquimbo Coastal System, density-dependence, Humboldt Penguin, primary productivity.

Manuscrito recibido el 4 de abril de 2017, aceptado el 31 de mayo de 2017.

INTRODUCCIÓN

Distintos estudios han demostrado que el desarrollo de los juveniles de aves marinas se ven afectados por diferencias en la productividad primaria del mar (Hennike & Culik 2005) y/o efectos denso-dependientes (Tella *et al.* 2001, Forero *et al.* 2002). Ashmole (1963) postula que la competencia por los recursos cercanos a la colonia durante la época de crianza agota progresivamente su disponibilidad (Vacío de Ashmole), convirtiéndose en el factor más importante que limita las poblaciones de aves tropicales. Esta hipótesis plantea que colonias numerosas agotan los recursos locales y obligan a los individuos a realizar excursiones de forrajeo más largas. En pingüinos se ha encontrado que este comportamiento puede llevar a que las crías se debiliten por la falta de alimento (Tella *et al.* 2001) o la mortalidad de éstas cuando el balance energético de los padres les impide seguir alimentándolas. Esto puede ocurrir cuando el gasto energético de alimentarse en zonas distantes y volver a la colonia excede el costo energético de quedarse en el mar durante la noche (Luna-Jorquera & Culik 2000).

El Sistema Costero de Coquimbo (SCC) se extiende desde isla Chañaral hasta Punta Lengua de Vaca. En general, éste se caracteriza por poseer una alta productividad primaria, siendo los sectores más productivos ubicados alrededor de Punta Lengua de Vaca por el sur y de Isla Choros por el norte (Acuña *et al.* 1989). Dentro de este sistema se encuentran las islas Chañaral de Aceituno, Choros, Pájaros y Tilgo. Las especies de aves residentes varían en composición y abundancia entre las islas (Tabla 1). Una de las especies emblemáticas del SCC, y de la corriente de Humboldt en general, es el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) que tiene un rango de distribución ente la isla Foca, Perú a isla Guafo, Chile (BirdLife 2017). Los datos más recientes indican que esta especie es considerada Vulnerable y que su población alcanza los 33.384 ± 2.372 individuos en Chile (Wallace & Araya, 2015) y los 10.855 ± 6.851 individuos en Perú (BirdLife 2017). Algunos de los principales recursos alimenticios de los pingüinos de Humboldt incluyen la agujilla (*Scomberesox saurus*), anchoveta (*Engraulis ringens*) y jurel (*Trachurus murphyi*) (Wilson & Wilson 1988, Herling *et al.* 2005), presas que también son consu-

midas por otras aves que habitan la misma área como el piquero (*Sula variegata*, Jahncke & Goya 1998, Ludinya *et al.* 2010) y el yeco (*Phalacrocorax brasilianus*, Tovar & Guillén 1989). Por lo tanto, es probable que estas aves piscívoras compitan con el pingüino de Humboldt tanto por espacio para nidificar como también por presas. En el trabajo realizado por Weichler *et al.* (2004) se detectó que el piquero (*S. variegata*), el cormorán (*P. brasilianus*) y el pingüino de Humboldt forman grupos de alimentación junto a otras aves como el guanay (*P. bougainvillii*) y la gaviota garuma (*Larus modestus*).

Existen antecedentes de competencia por el alimento en el mar entre especies muy diferentes (*e.g.*, Ainley *et al.* 2006). Si consideramos que las especies de aves marinas mencionadas anteriormente capturan las mismas especies de peces y habitan en las mismas islas (Tabla 1), es posible esperar que ocurra competencia por el alimento entre ellas. Considerando los rangos de forrajeo alrededor de una colonia, que en el caso de *S. humboldti* es de un área de 35 km alrededor de la colonia (Culik & Luna-Jorquera 1997, Culik *et al.* 1998) y que para el piquero $17,1 \pm 3,5$ km (Ludinya *et al.* 2010), es posible inferir que la actividad de forrajeo de ambas especies en las cercanías de las islas generaría una disminución más importante de presas que si se consideraran a estas especies individualmente. Este vacío de Ashmole se podría reflejar en un efecto negativo en el desarrollo de los polluelos.

Hennike y Culik (2005) compararon la ecología de forrajeo y el éxito reproductivo del pingüino de Humboldt en dos islas de Chile separadas por *ca.* 15° de latitud, isla Pan de Azúcar ($26^\circ 09' S$) e islotes de Puñihuil ($41^\circ 55' S$). Ellos determinaron que la profundidad y duración del buceo no se diferenciaban significativamente entre ambas colonias. Sin embargo, ante escenarios de baja productividad, los adultos en tareas de cría en el sistema costero alrededor de la isla Pan de Azúcar realizaron viajes de forrajeo más extensos en tiempo y distancia. Así, la eficiencia de forrajeo por viaje descendió bajo un umbral óptimo, lo cual implicó un menor crecimiento de los polluelos y una baja sobrevivencia de éstos (40%) en comparación con isla Puñihuil, en un área donde la productividad se considera más alta y estable. Allí un 100% de las crías sobrevivió. La enorme distancia entre las localidades no permite extrapolar estos resultados a una escala local o a una mesoescala. Para ello es necesario realizar un estudio bajo condiciones climáticas y oceanográficas similares, comparando poblaciones separadas por escalas espaciales que no conlleven cambios ambientales regionales. Esto implica comparaciones al nivel de mesoescala (10 km – 100 km), que permitan aislar el efecto de variaciones en la productividad local sobre la alimentación de los adultos y sus consecuencias en la condición de las crías.

Tabla 1. Abundancia de aves marinas en islas del Sistema Costero de Coquimbo (datos de Informe Final Proyecto FIP 2006-56).

Especie / abundancia	Isla Chañaral	Isla Choros	Isla Pájaros	Isla Tilgo
<i>Spheniscus humboldti</i>	25.000	1.911	256	2.640
<i>Sula variegata</i>	1.565	1.444	15.578	60
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	185	440	----	21

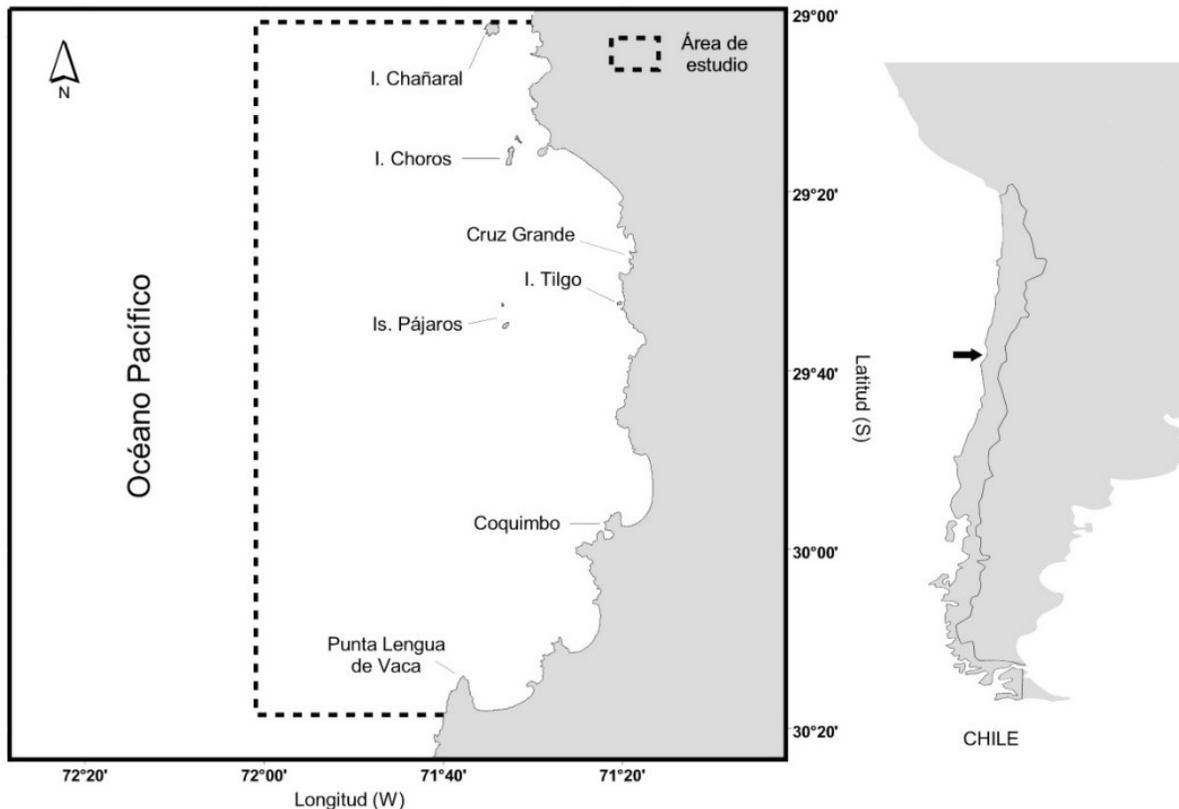


Figura 1. Ubicación del Sistema Costero Coquimbo que muestra las islas del estudio (tomado de Villablanca *et al.* 2007).

Basándose en la hipótesis de Ashmole (1963), Vacío de Ashmole, en la cual los efectos denso-dependientes sobre la distancia de forrajeo regulan la dinámica poblacional de la colonia, nuestra hipótesis es que en el SCC las colonias más grandes agotarán los recursos en el rango de forrajeo, teniendo que realizar viajes más largos en busca de alimento, afectando el desarrollo óptimo de los polluelos. Por otro lado, áreas más productivas permiten viajes de menor duración a los padres, lo que conlleva a una mejor alimentación para los polluelos. De este modo, planteamos la hipótesis que el índice de condición corporal (ICC) de los polluelos es afectado de manera inversa al tamaño de la colonia y predecimos que el ICC de los polluelos será menor en colonias de mayor tamaño. A su vez, en una colonia de tamaño similar, el ICC será mayor en colonias donde la productividad primaria alrededor de la isla sea más alta.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Sistema Costero de Coquimbo se extiende desde la isla Chañaral de Aceituno (29°01'S) hasta Punta Lengua de Vaca (30°17'S) (Fig.1). Este es parte del sistema

de surgencias asociado a la Corriente de Humboldt, considerado como uno de los sistemas más productivos del mundo (Arntz & Fahrbach 1991). Dentro de este sistema se encuentran las cuatro islas en las que se desarrolló este estudio. Entre éstas se encuentra la isla con mayor abundancia de pingüinos de Humboldt, isla Chañaral de Aceituno (Mattern *et al.* 2004), como también tres islas con importantes colonias de aves en la zona de estudio, isla Choros, isla Pájaros e isla Tilgo (Simeone *et al.* 2003, Hertel *et al.* 2005).

Recolección de datos

Durante diciembre de 2005, en un plazo de dos a cuatro días, en cada una de las cuatro islas capturamos manualmente, al azar, al menos 50 individuos juveniles de pingüino de Humboldt en diferentes estados de desarrollo. Cada ejemplar fue muestreado en una única ocasión con el fin de minimizar el estrés causado por la manipulación, ya que la especie es sensible a esta perturbación (Ellenberg *et al.* 2006). De todos los ejemplares capturados obtuvimos medidas morfométricas (largo y ancho de la ranfoteca medida con un pie de metro) y sus pesos corporales (con un dinamómetro). Luego, fueron devueltos al mismo nido de donde fueron colectados. Datos de abundancia de

todas las aves piscívoras que ocupaban las islas durante este mismo período fueron obtenidos del Informe Final Proyecto FIP 2006–56.

Condición corporal de los polluelos de pingüino de Humboldt

Para evaluar la condición corporal de los polluelos de pingüino de Humboldt usamos el ICC. Esta medida considera los valores de largo del ala y peso del animal para estimar la variación residual en masa corporal, a través de un ajuste lineal del peso en función del largo del ala (Benson *et al.* 2003). Los residuos del ajuste lineal expresan el porcentaje del valor de peso corporal no predicho por el modelo de regresión. Este índice, con modificaciones, ha sido utilizado en estudios en pingüinos de Magallanes y es considerado un indicador válido de la condición corporal de los polluelos y del éxito reproductivo de la colonia (Tella *et al.* 2001). Benson *et al.* (2003) han demostrado que el ICC medido en una sola visita es un buen predictor de la condición corporal de los polluelos y sus valores se correlacionan significativamente con los resultados obtenidos a través de múltiples mediciones en el tiempo

Dado que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, realizamos un análisis no paramétrico de Kruskal–Wallis para determinar si existieron diferencias significativas en el ICC entre las cuatro islas.

Productividad primaria

Como indicador de la productividad primaria utilizamos la Temperatura Superficial del Mar (TSM) obteniéndose los valores a través del sistema de imágenes satelitales. En una zona de surgencia como el SCC, los sectores con una menor TSM son indicadores de una alta productividad primaria, ya que aguas profundas, ricas en nutrientes y de baja temperatura, suben y generan un aumento de la productividad primaria al emerger en la zona eufótica (Strub *et al.* 1998, Nielsen & Navarrete 2004, Blanchette *et al.* 2006).

El período de tiempo considerado para la obtención de las imágenes satelitales fue entre octubre y diciembre del año 2005, que comprendió las etapas de apareamiento e incubación (*ca.* 40–42 días), así como también al período cuando obtuvimos los datos de medidas morfométricas de los polluelos. Como indicador de la intensidad de la surgencia costera en la superficie del océano, utilizamos la anomalía de TSM (ATSM), que enfatiza las desviaciones de la TSM con respecto a la media. ATSM fue calculada como la diferencia de la TSM entre las semanas analizadas con un retardo de dos semanas (retardo temporal). Esta variable permite evaluar las diferencias de la TSM dando un valor más tangible de las variaciones en la TSM en el tiempo.

Las imágenes fueron obtenidas desde un satélite con un instrumento radiométrico avanzado de alta resolución (AVHRR) (Casey & Cornillon 1999). Las imágenes satelitales se encontraban disponibles semanalmente y con una resolución de 4 km. La información obtenida desde el satélite fue procesada con algoritmos internos de la NASA (www.pfeg.noaa.gov). Desde el set de datos obtenidos seleccionamos píxeles alrededor de las islas considerando el rango de forrajeo de 35 km para los pingüinos de Humboldt con crías, es decir 9 píxeles aproximadamente (Culik & Luna–Jorquera 1997, Culik *et al.* 1998).

Considerando que los recursos alrededor de las islas son consumidos por varias especies piscívoras, y que otros estudios indican que las especies piscívoras más abundantes son el pingüino de Humboldt y el piquero (Tabla I, FIP 2006–56), evaluamos si existía una relación entre las abundancias de ambas especies (variables independientes) y el ICC de los polluelos (variable dependiente). Con el fin de establecer si la productividad del sistema puede ser distinta entre las islas, y considerando que una de las predicciones de este estudio es que a mayor productividad el ICC de los polluelos será mayor, realizamos un análisis de correlación no paramétrica (τ de Kendall) entre la ATSM y el ICC en las cuatro islas. Para reducir el error de tipo II de este análisis, se utilizó el método de remuestreo con reemplazo de Monte Carlo (100.000 iteraciones) para calcular la correlación entre las variables. Estos análisis fueron realizados con el programa MatLab usando códigos adaptados para este estudio.

RESULTADOS

Obtuvimos valores de TSM promedio para el período comprendido entre octubre y diciembre de 2005, encontrándose dos sectores con menor temperatura que el resto del área, el sector de Punta Lengua de Vaca y el sector de isla Choros (Fig. 2). Tanto la TSM como la ATSM acumulada fueron diferentes entre las islas. La isla con mayor anomalía acumulada, es decir, con aguas más cálidas fue la isla Chañaral de Aceituno (4,10°C) y la isla con aguas más frías fue la isla Tilgo (3,07°C). No hubo diferencias significativas entre las anomalías alrededor de las islas ($p > 0,05$). La TSM presentó fluctuaciones en el tiempo con el máximo de temperatura observado hacia diciembre.

Índice de condición corporal (ICC). Hubo diferencias significativas en el ICC de los polluelos de pingüinos de Humboldt entre las islas (Kruskal–Wallis $X^2 = 98,575$, $p \leq 0,001$, Fig. 3). Los polluelos de isla Tilgo presentaron un mayor ICC que los de las islas Chañaral de Aceituno y Pájaros. Los polluelos de isla Choros presentaron un mayor ICC que los de las islas Chañaral de Aceituno y Pájaros. Los polluelos de isla Pájaros presentaron mayor ICC que los de la isla Chañaral de Aceituno y los polluelos

de islas Tilgo y Choros no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre sí.

La correlación entre estas variables resultó ser negativa y estadísticamente significativa ($\tau = -0,378$, $p \leq 0,05$) (Fig. 4). Este análisis muestra que en la isla con un valor de ATSM mayor (*i.e.*, menor productividad primaria), los polluelos presentaron un ICC más bajo y vice versa. La correlación entre la abundancia de pingüinos de Humboldt y el ICC de los polluelos a través de las islas mostró una relación negativa significativa ($\tau = -0,5670$, $p \leq 0,05$) entre las variables (Fig. 5).

Encontramos una correlación negativa significativa entre las abundancias de los pingüinos y los piqueros y el ICC de los polluelos variables ($\tau = -0,684$, $p \leq 0,05$) (Fig. 6), encontrándose que en las islas con altas abundancias de aves piscívoras (considerando únicamente piqueros y pingüinos), los valores de ICC de los polluelos fueron más bajos.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados, obtenidos durante una estación reproductiva, son indicativos de que existen factores endógenos (denso-dependientes) y/o exógenos (factores ambientales) que afectan el desarrollo de los pingüinos de Humboldt que anidan en las distintas islas del SCC. Al evaluar el ICC de los polluelos de cada colonia observamos diferencias entre islas, las que estaban asociadas a diferencias locales en la productividad. Estas diferencias en productividad implicarían que en algunas islas el forrajeo de los padres sea bajo el umbral óptimo, tal como encontraron Hennike y Culik (2005). Sin embargo, estas diferencias pueden deberse a efectos denso-dependientes que regularían las poblaciones de aves, como sugiere Ashmole (1963) y como han encontrado otros autores para varias especies de aves marinas (Gastón *et al.* 1983, 2007, Hunt *et al.* 1986, Tella *et al.* 2001, Forero *et al.* 2002). Esta regulación actuaría mediante el agotamiento más rápido de las presas alrededor de colonias más grandes, lo que posiblemente fuerza a las aves a realizar excursiones de forrajeo cada vez más largas y con un mayor costo/beneficio (Forero *et al.* 2002).

El análisis del efecto de la productividad primaria mediante las anomalías en TSM mostró una relación negativa entre ATSM e ICC, consistente con publicaciones anteriores. Estas indican que en áreas con menor productividad primaria los recursos son menos abundantes y que por lo tanto los padres tendrían menos recursos para alimentar a sus crías (Hennike & Culik 2005). Estudios realizados en el pingüino africano (*S. demersus*) han demostrado que en los años con baja densidad de presas, la supervivencia de los polluelos es menor (Crawford *et al.* 2006). Estudios

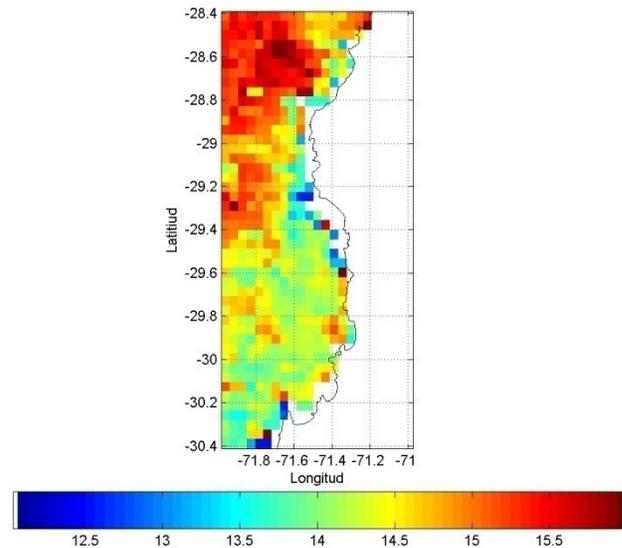


Figura 2. Promedio de TSM de las imágenes satelitales en el área del SCC entre octubre y diciembre de 2005.

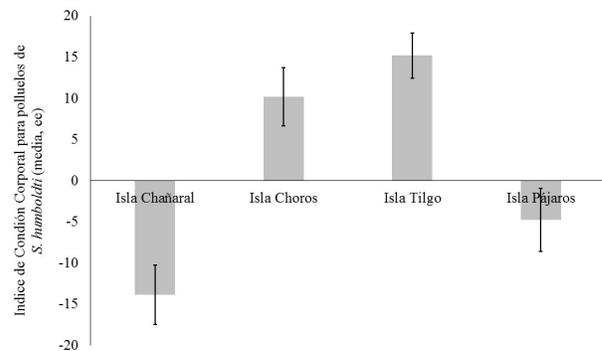


Figura 3. Índice de condición de los polluelos de pingüinos de Humboldt en las cuatro islas del Sistema Costero Coquimbo (SCC). Valores negativos de ICC indican una baja condición y los positivos una alta condición.

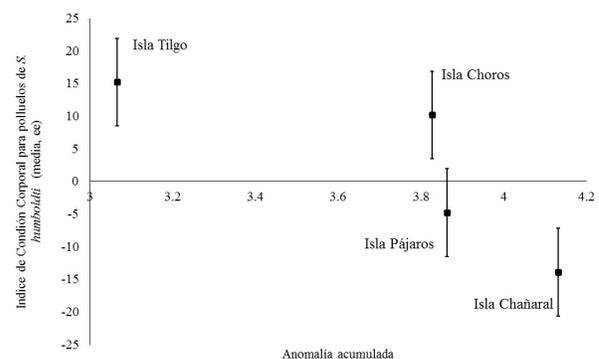


Figura 4. Correlación entre la anomalía acumulada y el ICC para las cuatro islas en 2005. Se aprecia que, a mayor anomalía acumulada, se registró un menor ICC (valores negativos).

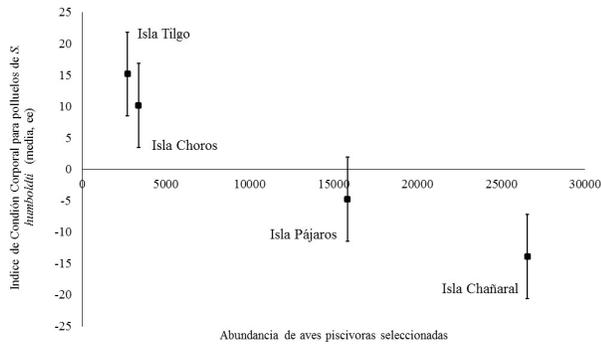


Figura 5. Correlación entre la abundancia de pingüinos de Humboldt y el ICC para las cuatro islas en 2005 (abundancia obtenida de Wallace & Araya 2005).

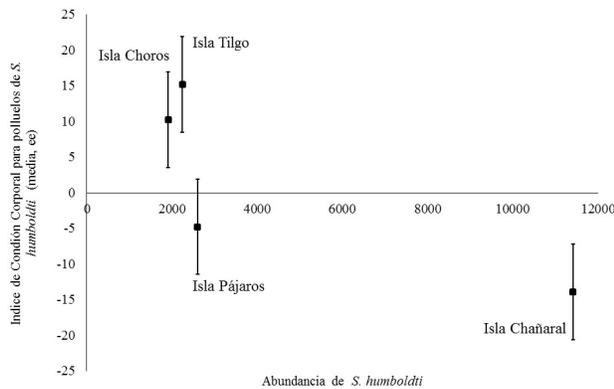


Figura 6. Correlación entre la abundancia de las aves piscívoras más abundantes (pingüinos y piqueros) y el ICC para las cuatro islas (datos de abundancias obtenidos de Informe Final Proyecto FIP 2006-56).

realizados en Chile en pingüinos de Humboldt indican una correlación entre ATSM y el número de parejas reproductivas, aunque no necesariamente se asocian con el éxito reproductivo (Simeone *et al.* 2002). Algunos autores han demostrado en otras especies de aves marinas, que en colonias más antiguas, generalmente las más grandes, pueden existir diversas estrategias de forrajeo cuando existe una baja productividad del sistema. Estas incluyen viajes más largos que su rango de forrajeo normal en busca de presas (Lewis *et al.* 2001, Garther *et al.* 2007). Otros trabajos señalan que la respuesta de los adultos frente a la baja concentración de alimento es el consumo de presas de menor calidad nutricional (Forero *et al.* 2002). De esta forma podemos inferir que ambas medidas de emergencia comprometen la supervivencia de las crías al disminuir la cantidad o calidad del alimento.

Los resultados de este estudio muestran evidencia que apoya a la hipótesis de Ashmole (1963), en el sentido que la regulación poblacional podría ocurrir al momento de la reproducción, mediada por la mortalidad de los reclu-

tas. Esto se produciría dado que la regulación poblacional ocurre principalmente por factores endógenos. Al analizar el efecto de la abundancia de aves sobre el desarrollo de los juveniles de pingüinos de Humboldt, detectamos que a mayor número de aves en la colonias, el ICC de los polluelos fue menor. Estudios que han considerado otras especies de aves marinas (Hunt *et al.* 1986) como para otras especies del género *Spheniscus* (Tella *et al.* 2001) han demostrado que a una mayor abundancia de individuos de la misma especie el ICC de las crías fue inferior. Un menor ICC se traduce en una alteración en la inmuno-competencia y una menor supervivencia (Tella *et al.* 2001). De esta forma, el éxito reproductivo de la colonia será más bajo en aquellas colonias que cuenten con mayor número de individuos reproductivos. Sin embargo, Petersen *et al.* (2006) indican que esta hipótesis depende de que la distribución de los recursos sea homogénea. Así, a una menor concentración de presas, se incrementa el largo de los viajes y el tiempo en el mar de pingüinos africanos, aun cuando las colonias sean pequeñas (Petersen *et al.* 2006).

El análisis entre la abundancia de aves piscívoras y el ICC también mostró una relación significativa. Es importante considerar que, aunque pingüinos y piqueros cazan a distintas profundidades, las dos especies consumen presas similares. Las presas principales para ambas especies son la agujilla, la anchoveta, y el jurel (Wilson & Wilson 1988, Jahnce & Goya 1998, Herling *et al.* 2005, Ludynia *et al.* 2010). Aunque la distribución en la importancia de los ítems alimenticios varía entre las dos especies, siendo para los piqueros el jurel el ítem más importante (Ludynia *et al.* 2010), mientras que este tiene menor importancia para los pingüinos (Herling *et al.* 2005). Aun así, podría existir competencia interespecífica por recursos.

En conclusión, encontramos una correlación positiva entre la productividad primaria y la abundancia de los adultos reproductivos sobre el Índice de Condición Corporal de los polluelos de pingüinos de Humboldt. No pudimos determinar si el efecto de uno o del otro factor es el que explica mejor el comportamiento de la variable de interés, ya que no demostramos que existe causalidad entre las variables. Sin embargo, al evaluar estos resultados en conjunto con otros estudios (Cortés-Hinojosa comunicación personal), encontramos indicios de que el factor más importante en la regulación de la población de pingüinos de Humboldt es la abundancia de pingüinos en cada isla. Por lo tanto, este trabajo es una aproximación que apoya y expande la hipótesis de Ashmole a un sistema temperado con poblaciones de pingüinos de Humboldt.

AGRADECIMIENTOS. - Agradecemos a Maritza Cortés Labra por su apoyo logístico y a la Dra. Celine Le-Bohec

por su apoyo en terreno. Este estudio fue parcialmente financiado por FONDECYT 7010250 a GL-J. Adicionalmente, queremos agradecer a los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias al escrito.

LITERATURA CITADA

- AINLEY, D.G., G. BALLARD & K.M. DUGGER. 2006. Competition among penguins and cetaceans reveals trophic cascades in the western Ross Sea, Antarctica. *Ecology* 687: 2080–2093.
- ARNTZ, W.E. & E. FAHRBACH. 1991. *El Niño –Klima experiment der Natur*. Basel, Switzerland: Birkhäuser Verlag. 254 pp.
- ASHMOLE, N.P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458–473.
- BENSON J., R.M. SURYAN & J.F. PIATT. 2003. Assessing chick growth from a single visit to a seabird colony. *Marine Ornithology* 31:181–184.
- BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2016. *Spheniscus humboldti*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22697817A93641822. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20163.RLTS.T22697817A93641822.en>. Consultado 15 junio 2016.
- BLANCHETTE, C.A., B.R. BROITMAN & S.D. GAINES. 2006. Intertidal community structure and oceanographic patterns around Santa Cruz Island, CA, USA. *Marine Biology* 149: 689–701.
- CASEY, K.S. & P. CORNILLON. 1999. A comparison of satellite and *in situ* based sea surface temperature climatology. *Journal of Climate* 12: 1848–1863.
- CRAWFORD, R.J., P.J. BARHAM, L.G. UNDERHILL, L.J. SHANNON, J.C. COETZEE, B.M. DYER, T.M. LESHORO & L. UPPOLD. 2006. The influence of food availability on breeding success of African Penguins *Spheniscus demersus* at Robben Island, South Africa. *Biological Conservation* 132: 119–125.
- CULIK, B.M. & G. LUNA-JORQUERA. 1997. Satellite-tracking of Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) in northern Chile. *Marine Biology* 128: 547–556.
- CULIK, B.M., G., LUNA, H.V. CORREA & H. OYARZO. 1998. Humboldt Penguins monitored via VHF-telemetry. *Marine Ecology Progress Series* 162: 279–288.
- ELLENBERG, U., T. MATTERN, P.J. SEDDON & G. LUNA-JORQUERA. 2006. Physiological and reproductive consequences of human disturbance in Humboldt penguins: The need for species-specific visitor management. *Biological Conservation* 133: 95–106.
- FIP 2006–56. 2008. Evaluación de línea base de las reservas marinas Isla Chañaral e Islas Choros–Damas. 532 pp.
- FORERO, M.G., J.L. TELLA, K.A. HOBSON, M. BERTELOTTI & G. BLANCO. 2002. Conspecific food competition explains variability in colony size: a test in Magellanic Penguins. *Ecology* 83: 3466–3475.
- GARTHER S., W.A. MONTEVECCHI, G. CHAPDELAINE, J.F. RAIL & A. HEDD. 2007. Contrasting foraging tactics by Northern Gannets (*Sula bassana*) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Marine Biology* 151: 687–694.
- GASTÓN, A.J., G. CHAPDELAINE & D.G. NOBLE. 1983. The growth of Thick-billed Murre chicks at colonies in Hudson Strait: inter and intra-colony variation. *Canadian Journal of Zoology* 61: 2465–2475.
- GASTÓN, A.J., R.C. YDENBERG & G.C. SMIT. 2007. Ashmore's halo and population regulation in seabirds. *Marine Ecology* 35: 119–127.
- HENNIKE, J.C. & B. CULIK. 2005. Foraging performance and reproductive success of Humboldt Penguins in relation to prey availability. *Marine Ecology Progress Series* 296: 173–181.
- 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.
- HERTEL, F., D. MARTINEZ, M. LEMUS & J.C. TORRES-MURA. 2005. Birds from Chungungo, Tilgo, and Pájaros islands in north-central Chile. *Journal of Field Ornithology* 76: 197–203.
- 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.
- JAHNCKE, J. & E. GOYA. 1998. Las dietas del guanay y del piquero peruano como indicadores de la abundancia y distribución de anchoveta. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 17: 15–33.
- LEWIS, S., T.N. SHERRATT, K.C. HAMER & S. WANLESS. 2001. Evidence of intraspecific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412: 816–819.
- LUDYNIA, K., S. GARTHE & G. LUNA-JORQUERA. 2010. Distribution and foraging behaviour of the Peruvian Booby (*Sula variegata*) off northern Chile. *Journal of Ornithology* 151: 103–111.
- LUNA-JORQUERA, G. & B.M. CULIK. 2000. Metabolic rates of swimming Humboldt Penguins. *Marine Ecology Progress Series* 203: 301–309.
- MATTERN, T., U. ELLENBERG, G. LUNA-JORQUERA & L.S. DAVIS. 2004. Humboldt Penguin census on Isla Chañaral, Chile: Recent increase or past underestimate of penguin numbers? *Waterbirds* 27: 368–376.
- NIELSEN, K. & S.A. NAVARRETE. 2004. Mesoscale regulation comes from the bottom-up: Intertidal interactions between consumers and upwelling. *Ecology Letters* 7: 31–41.
- PETERSEN, S.L., P.G. RYAN & G. DAVID. 2006. Is food availability limiting African Penguins *Spheniscus demersus* at boulders? A comparison of foraging effort at mainland and island colonies. *Ibis* 148: 14–26.
- 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, 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.
- STRUB, P.T., J.M. MESÍAS, V. MONTECINO, J. RUTLLANT & S. SALINAS. 1998. Coastal ocean circulation off western South America. *The Sea* 11: 273–313.
- TELLA, J.L., M.G. FORERO, M. BERTELOTTI, J.A. DONÁZAR, G. BLANCO & O. CEBALLOS. 2001. Offspring body condition and immunocompetence are negatively affected by high breeding densities in a colonial seabird: A multiscale approach. *Proceedings of the Royal Society of London* 268: 1455–1461.
- TOVAR, H. & V. GUILLEN. 1989. Species composition of the stomach content of the Cormorant (*Phalacrocorax bougainvillii* Lesson). *Revista de la Comisión Permanente del Pacífico Sur* (Bogotá) Pp. 307–312.
- VILLABLANCA, R., G. LUNA-JORQUERA, V.H. MARÍN, S. GARTHE & A. SIMEONE. 2007. How does a generalist seabird species use its marine habitat? The case of the Kelp Gull in a coastal upwelling area of the Humboldt Current. *ICES Journal Marine Sciences* 64: 1348–1355.
- WALLACE, R.S. & B. ARAYA. 2015. Humboldt Penguin *Spheniscus humboldti* population in Chile: Counts of moulting birds, February 1999–2008. *Marine Ornithology* 43: 107–112.
- WEICHLER, T., S. GARTHE, G. LUNA-JORQUERA & J. MORAGA. 2004. Seabird distribution in the Humboldt Current in Northern Chile in relation to hydrography, productivity and fisheries. *ICES Journal Marine Sciences* 61: 148–164.
- WILSON, R. & M.P. WILSON. 1988. The foraging ecology of Spheniscid penguins. *Cormorant* 16: 137.