

## CAMBIOS EN LA INTERACCIÓN DE DEPREDACIÓN ENTRE LA GAVIOTA COCINERA (*LARUS DOMINICANUS*) Y LOS GAVIOTINES REAL (*THALASSEUS MAXIMUS*) Y PICO AMARILLO (*THALASSEUS SANDVICENSIS EUYGNATHUS*) EN PUNTA LEÓN, ARGENTINA

Laura Silva<sup>1,2</sup>, Alejandro Gatto<sup>2</sup>, Germán García<sup>3</sup>, & Pablo Yorio<sup>2,4</sup>

<sup>1</sup> Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”, Trelew, Chubut, Argentina.

<sup>2</sup> Centro Nacional Patagónico (CONICET), Boulevard Brown 2915, U9120ACV Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

<sup>3</sup> Laboratorio de Vertebrados, Departamento de Biología, FCEyN, Universidad Nacional de Mar del Plata y CONICET, Funes 3250, B7602AYJ Mar del Plata, Argentina.

<sup>4</sup> Wildlife Conservation Society, Amenabar 1595 - Piso 2 - Oficina 19, C1426AKC Ciudad de Buenos Aires, Argentina. *E-mail*: yorio@cenpat.edu.ar

**Abstract.** – Changes in the predator-prey interaction between the Kelp Gull (*Larus dominicanus*) and Royal (*Thalasseus maximus*) and Cayenne terns (*Thalasseus sandvicensis euygnathus*) in Punta León, Argentina. – We studied the predation by Kelp Gull (*Larus dominicanus*) upon Royal and Cayenne terns (*Thalasseus maximus* and *T. sandvicensis euygnathus*, respectively) at the Punta León Protected Area, Argentina, during the 2005 and 2006 breeding seasons to assess changes in the predator-prey interaction with respect to that observed at the same location in the early 1990's. Similar to previous evaluations, the Kelp Gull was responsible of all predation events on both tern species. During 2006, the predation rate on eggs was  $0.01 \pm 0.003$  eggs/hour/nest, similar to that recorded in 1991 and 1992 and slightly lower than that recorded in 1990. All cases ( $n = 71$ ) occurred on peripheral nests. In contrast to previous studies, we also recorded predation on chicks of both tern species. During 2005 and 2006 we recorded 43 and 41 predation attempts on chicks, respectively, totaling 18 and 9 successful events, respectively. In 2005, 88% of attempts were on chicks located at the periphery of nest groups, while in 2006 63.5% were on chicks at these locations and the remaining 36.5% on those at the periphery of “crèches”. None of the predation attempts on chicks in “crèches” was successful. The relationship between predation events and the location of prey within the mixed-species colony shows the importance of the spatial structure in the determination of predator-prey interactions in seabird colonies. Our results show that the Kelp Gull is the main predator of Royal and Cayenne terns' eggs at the Punta León colony, with predation rates similar to those recorded in previous studies. However, the predation impact of Kelp Gulls has extended in recent years to the chick stage of both tern species.

**Resumen.** – Se estudió la depredación por parte de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) sobre los gaviotines Real y Pico Amarillo (*Thalasseus maximus* y *Thalasseus sandvicensis euygnathus*, respectivamente) en el Área Natural Protegida Punta León, Argentina, durante el 2005 y 2006 para evaluar los cambios potenciales en dicha interacción en relación con lo registrado en la misma localidad a comienzos de la década de 1990. Al igual que en las evaluaciones previas, la Gaviota Cocinera fue responsable del total de los eventos de depredación sobre ambas especies. Durante el 2006, la tasa de depredación de huevos fue de  $0,01 \pm 0,003$  huevos/hora/nido, igual a la de 1991 y 1992 y levemente menor que la registrada en 1990. Todos las depredaciones de huevos ( $n = 71$ ) ocurrieron sobre nidos periféricos. A

diferencia de estudios previos, se registró la depredación de pichones de ambas especies de gaviotín. Durante el 2005 y 2006 se registraron 43 y 41 intentos de depredación sobre pichones, respectivamente, totalizando 18 y 9 eventos exitosos, respectivamente. En el 2005, el 88% de los intentos se realizó sobre pichones en la periferia de los grupos de nidos, mientras que en el 2006 el 63,5% fue sobre pichones en dicha ubicación y el 36,5% restante sobre aquellos en la periferia de las guarderías. Ninguno de los intentos de depredación de pichones en las guarderías fue exitoso. La relación entre los eventos de depredación y la ubicación de las presas en la colonia muestran la importancia de la estructura espacial en la determinación de las interacciones de depredación en colonias de aves marinas. Los resultados de este estudio muestran que la Gaviota Cocinera sigue siendo el principal depredador de huevos de los gaviotines Real y Pico Amarillo en la colonia de Punta León, observándose tasas de depredación de huevos similares a aquellas registradas en estudios previos. Sin embargo, el impacto de depredación por la Gaviota Cocinera se extendió en años recientes hacia la etapa de pichones de ambas especies de gaviotín. *Aceptado el 30 de agosto de 2010.*

**Key words:** *Larus dominicanus*, *Thalasseus maximus*, *Thalasseus sandvicensis euygnathus*, predation, coloniality, Patagonia, chick mortality.

## INTRODUCCIÓN

La depredación en colonias de aves marinas es una de las principales causas de mortalidad de crías, y es un factor determinante de las estrategias reproductivas de sus poblaciones (Lack 1968, Burger & Gochfeld 1994, Gaston 2004). Dentro de las ventajas antidepredatorias que confiere el colonialismo a las aves se pueden mencionar el incremento en la vigilancia y la disminución del riesgo de depredación por efecto de dilución o la ubicación dentro de la colonia (Wittenberger & Hunt 1985, Whittam & Leonard 1999). Por otro lado, la anidación conjunta de distintas aves marinas puede traer aparejada para alguna de las especies del ensamble una disminución en el éxito reproductivo si alguna otra de ellas es una especie depredadora.

Las gaviotas, particularmente las del género *Larus*, son generalistas tanto en su dieta como en sus estrategias de alimentación, pudiendo depredar sobre huevos, pichones e incluso adultos de otras especies de aves marinas (Burger & Gochfeld 1994, Hario 1994, Stempniewicz 1995, O'Connell & Beck 2003, Donehower *et al.* 2007). Uno de los grupos de aves marinas más afectados por estas interacciones son los gaviotines (Whittam & Leonard 1999, O'Connell & Beck 2003), y varios

trabajos argumentan que las gaviotas están implicadas en la deserción de sitios de cría y en la declinación numérica de sus poblaciones (Castilla 1995, Becker 1995, Guillemette & Brousseau 2001).

En el litoral marítimo patagónico, los gaviotines Real y Pico Amarillo (*Thalasseus maximus* y *Thalasseus sandvicensis euygnathus*, respectivamente) se reproducen frecuentemente en colonias mixtas con nidos entremezclados (Yorio & Efe 2008), y en muchas localidades se encuentran asociados con colonias de Gaviotas Cocineras (*Larus dominicanus*) (Yorio *et al.* 1998). Estudios previos efectuados en una colonia del norte de Patagonia (Punta León, Argentina), mostraron que la Gaviota Cocinera es el depredador principal de huevos de ambas especies de gaviotines, pudiendo tener un impacto significativo sobre su éxito reproductivo (Quintana & Yorio 1997, Yorio & Quintana 1997). El incremento actual en las poblaciones de Gaviota Cocinera en el norte de Patagonia (> 50% entre 1994 y 2008, N. Lisnizer y P. García Borboroglu no publ.) y su efecto negativo potencial sobre los gaviotines a través de la depredación (Yorio *et al.* 2005) sugirió la necesidad de monitorear la interacción entre estas especies. En el presente trabajo se cuantificó la depredación sobre huevos y pichones de los gaviotines

Real y Pico Amarillo por parte de la Gaviota Cocinera en la colonia mixta de Punta León, para evaluar los cambios potenciales en dicha interacción en relación con lo registrado en los estudios anteriores.

## MÉTODOS

*Área de estudio.* El estudio se realizó en la Área Natural Protegida Punta León (43°04'S, 64°29'O) (Fig. 1), Chubut, Argentina, donde se reproducen en una colonia mixta varias especies de aves marinas (ver detalles en Yorio *et al.* 1994). Durante las temporadas de 2005 y 2006 anidaron alrededor de 780 parejas de Gaviotín Pico Amarillo, 320 parejas de Gaviotín Real (I.S. observ. pers.) y 5800 parejas de Gaviota Cocinera (N. Lisnizer y P. García Borboroglu, datos inéditos). Para ambas especies de gaviotines, el período de puesta comienza durante la segunda y tercera semana de octubre (Yorio *et al.* 1994). El tamaño de puesta es de 1 huevo, raramente 2, por nido y el período de incubación es de 25 a 30 días. A los 15–20 días de edad los pichones comienzan a abandonar la colonia formando guarderías ("crèches"), en los que son alimentados por sus padres hasta su independencia. En Punta León, la colonia de gaviotines Real y Pico Amarillo se establece dentro de los límites de la colonia de Gaviota Cocinera (Yorio *et al.* 1994). Estas gaviotas arriban y se establecen en el sitio de la colonia a fines de agosto, unas semanas antes que los gaviotines, y la puesta de huevos comienza durante la primera o segunda semana de octubre. El período de incubación es de 26–27 días y los pichones comienzan a nacer en general en la primera o segunda semana de noviembre (Yorio *et al.* 1994).

*Observaciones de depredación sobre gaviotines.* La depredación sobre gaviotines se cuantificó durante las temporadas reproductivas de 2005 y 2006. En el 2005, la información fue reco-

lectada del 30 de noviembre al 27 de diciembre (61 h de observación, 18 días), abarcando sólo la etapa de crianza de pichones de los gaviotines. En el 2006, se recolectó información durante toda la temporada reproductiva, del 13 de octubre al 28 de diciembre (156 h de observación, 44 días). En forma oportunista, se efectuaron también observaciones en la colonia mixta cada dos días durante la etapa de asentamiento para evaluar la interacción entre las especies. En este estudio se adoptaron los mismos métodos, criterios, definiciones y variables que en el de Yorio & Quintana (1997). Las observaciones se realizaron desde un refugio fijo ubicado en un acantilado a unos 70 m de la colonia, usando un telescopio (20x) y binoculares (10x). Los datos se registraron a través de sesiones de muestreo de una hora de duración, distribuidas a lo largo del día entre las 08:00 y 20:30 h, para captar las posibles variaciones de comportamiento a lo largo del día.

Al comienzo de cada sesión de muestreo, se estimó el número de gaviotas con territorio en el área circundante a la colonia de gaviotines, el número total de nidos de gaviotines de ambas especies y, durante el período de incubación, el número de nidos periféricos de cada especie de gaviotín. Se consideró como nido periférico a todo aquel que no estuviera completamente rodeado de nidos vecinos de gaviotines y como nido central a todo aquel que se encontrara totalmente rodeado por éstos. El reconocimiento de los territorios ocupados por las gaviotas se basó en la defensa activa del nido, particularmente durante las etapas de asentamiento, incubación y de pichones pequeños.

Durante la etapa temprana de pichones, se identificaron los nidos periféricos. En la etapa tardía de pichones, en la que éstos tenían una movilidad tal que les permitía alejarse de sus nidos, se contaron los pichones ubicados en los sectores periféricos, pudiendo éstos pertenecer a nidos periféricos o provenir de nidos

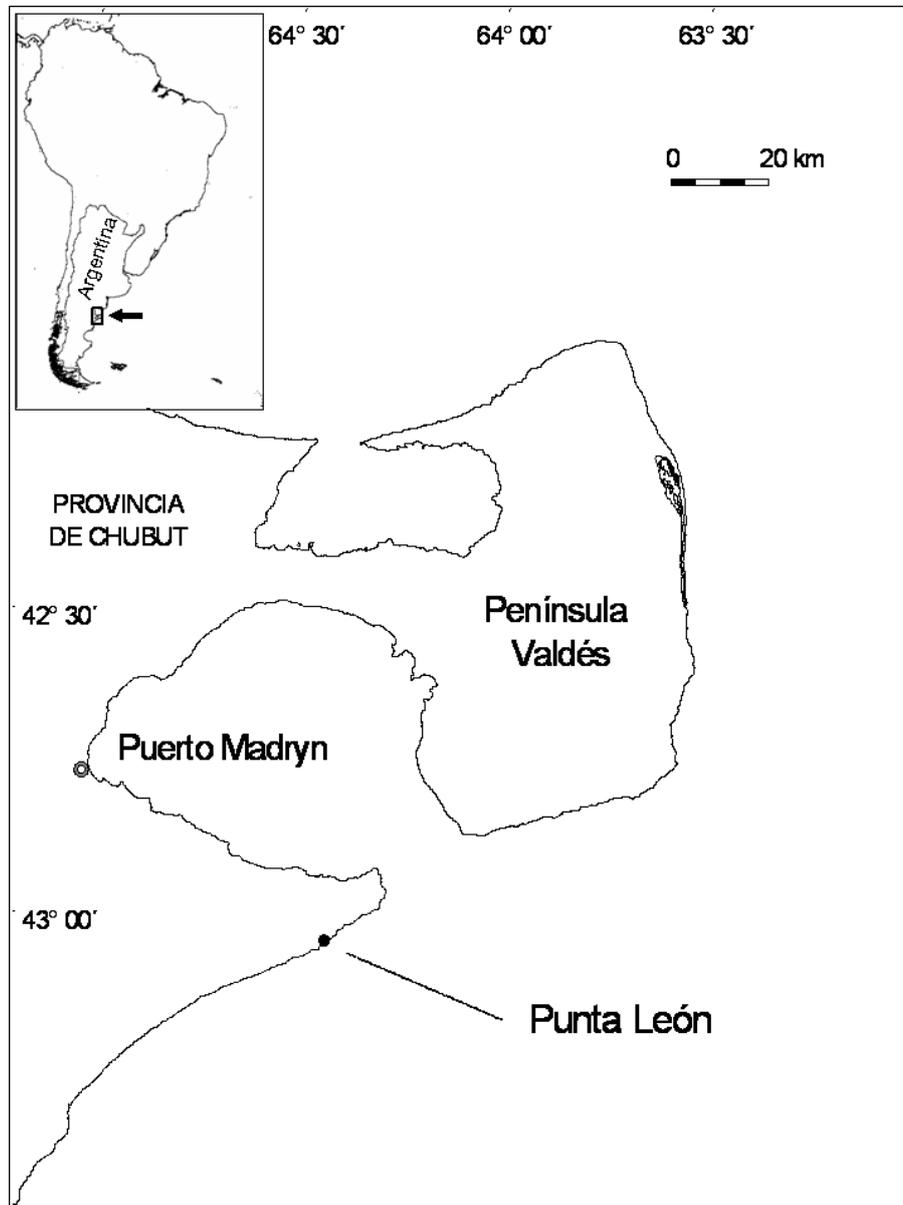


FIG. 1. Ubicación geográfica de Punta León.

centrales. A partir del comienzo de la formación de las guarderías, se contó el número total de pichones que se encontraban en las mismas. Durante cada sesión de muestreo, se

registraron los intentos de depredación y sus correspondientes resultados, el tipo de presa y su ubicación espacial en la colonia de gaviotines, y la identidad de el/los atacantes.

Complementariamente, se obtuvo información sobre la dinámica de formación de guarderías.

*Análisis de datos.* Para evaluar las interacciones de depredación, el análisis se dividió en dos periodos: período de incubación, que incluyó las observaciones de ataques durante las fechas en las que las presas potenciales eran sólo huevos (temporada 2006) y período de crianza, en el que las presas fueron mayormente pichones (temporadas 2005 y 2006).

Se definió como tasa de depredación al número de eventos de depredación exitosos por hora de observación y relativo al número de presas potenciales. Se definieron como presas potenciales en la etapa de incubación a todos aquellos huevos pertenecientes a nidos ubicados en la periferia de la colonia de gaviotines (Yorio & Quintana 1997). Se calcularon tasas de depredación totales y por especie, siendo la primera referida al número de presas potenciales incluidas las dos especies de gaviotín y la segunda al número de presas potenciales de cada especie tratada por separado. Para la comparación de los comportamientos de ataque se utilizaron análisis de frecuencias por medio de tablas de contingencia ( $\chi^2$ ). Durante la etapa de crianza de pichones se consideraron como presas potenciales a aquellos ubicados en la periferia del grupo de nidos (durante la etapa temprana de pichones) o aquellos en la periferia de las guarderías (en la etapa tardía de pichones). Los resultados se presentan como media  $\pm$  desvío estándar.

## RESULTADOS

*Depredación sobre huevos de gaviotín.* En ambas temporadas se observaron intentos de asentamiento no exitosos de los gaviotines Real y Pico Amarillo, los cuales fracasaron debido a la depredación de los huevos por parte de la Gaviota Cocinera. Con base en la evaluación del número de parejas asentadas en cada una

de ellas, se estimó en 185 el número de huevos depredados en 2005 (129 de Gaviotín Real y 56 de Gaviotín Pico Amarillo) y en 400 durante los dos intentos en 2006 (220 de Gaviotín Real y 180 de Gaviotín Pico Amarillo). Al no haberse registrado eventos individuales de depredación, esta información no se incluyó en el análisis.

Las Gaviotas Cocineras fueron responsables del total de huevos depredados en 2006 ( $n = 71$ ). La tasa de depredación total para la temporada de estudio fue de  $0,01 \pm 0,003$  huevos/hora/nido ( $n = 44$  días). El 68% de intentos de depredación sobre ambas especies fue exitoso. La tasa de depredación por parte de las gaviotas sobre el Gaviotín Pico Amarillo fue de  $0,01 \pm 0,03$  huevos/hora/nido mientras que sobre el Gaviotín Real fue de  $0,007 \pm 0,02$  huevos/hora/nido. El 99% de los intentos de depredación de huevos ( $n = 105$ ) fue efectuado sobre nidos periféricos, con un sólo intento de depredación aérea sobre nidos centrales, que fracasó.

En un 98% de los 71 eventos de depredación de huevos por parte de la Gaviota Cocinera, el atacante fue un individuo de alguno de los 82 territorios identificados en la periferia de la colonia de gaviotines. Sin embargo, sólo individuos de 44 de estos territorios depredaron huevos al menos una vez. Además, no todas las gaviotas depredadoras depredaron con la misma frecuencia: el 65% de las depredaciones fue realizada por individuos de 19 de los 44 nidos con gaviotas depredadoras. Estas gaviotas dirigieron sus ataques mayormente a los Gaviotines Pico Amarillo. El 78% de los ataques realizados por estas parejas de gaviotas fue sobre esta especie presa mientras que el 6,5% fue sobre los Gaviotines Reales, no pudiendo identificarse la víctima en el resto de los casos.

En todos los casos de depredación de huevos, la gaviota se aproximó a los nidos caminando, ya fuera que la gaviota esperó una distracción del gaviotín para tomar la presa sin

enfrentamiento alguno (42% de los casos), o que la gaviota agredió al gaviotín hostigándolo hasta que expusiera el contenido del nido o arrastrándolo fuera del nido para acceder al huevo (58% de los casos). La primera estrategia tuvo un 80% de éxito, mientras que la segunda fue exitosa en un 22% de los casos. En 12% de los ataques terrestres, ambos miembros de la pareja intervinieron en el robo del huevo; mientras que una de ellas atacó al gaviotín la otra obtuvo la presa.

*Depredación sobre pichones de gaviotín.* En 2005, los primeros pichones en eclosionar lo hicieron en sectores periféricos de la colonia debido a la dinámica de formación de la misma en dicha temporada, permaneciendo vulnerables a los depredadores durante todo su crecimiento, y en esos mismos sectores comenzaron a formarse tres guarderías a medida que los pichones avanzaron en su desarrollo. En 2006, en cambio, como los primeros huevos puestos quedaron en posición central dentro de los respectivos parches, los primeros pichones eclosionados también quedaron dispuestos en el centro y por lo tanto menos vulnerables a los depredadores. Debido a la asincronía en la eclosión en ambas temporadas, hubo una situación de transición durante parte del ciclo reproductivo en la cual se observaron pichones en guarderías y pichones aún asociados a sus nidos tanto en posición central como periférica.

Durante las etapas de pichones del 2005 y 2006 se registraron 43 y 41 intentos de depredación, respectivamente, por parte de la Gaviota Cocinera, siendo efectivos 18 (41%) y 9 (21%), respectivamente. En ambos años, las Gaviotas Cocineras fueron responsables del total de las depredaciones registradas sobre pichones.

De los intentos en los cuales pudo registrarse la modalidad de ataque ( $n = 43$  y  $37$ , en 2005 y 2006, respectivamente), el 90,7% y el

70,3% fueron terrestres. En ambas temporadas los ataques a pichones fueron llevados a cabo principalmente en sectores periféricos tanto de los grupos de nidos como de las guarderías. El 88% ( $n = 43$ ) y el 63,5% ( $n = 41$ ) de los intentos de depredación sobre pichones en 2005 y 2006, respectivamente, se realizó sobre pichones que se encontraban en la periferia. En el 2005, el 12% restante fue sobre pichones en el centro de la colonia, mientras que en el 2006 el 36,5% restante fue sobre pichones en la periferia de las guarderías, aunque solamente en la primera etapa de su formación. En 2006 se registraron intentos exitosos únicamente sobre los pichones ubicados en la periferia de los grupos de nidos de gaviotines (34,6% de éxito sobre intentos solo en esta parte). En ese año, ninguno de los intentos de depredación sobre pichones en una guardería fue exitoso.

## DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que la Gaviota Cocinera sigue siendo el principal depredador de huevos de los gaviotines Real y Pico Amarillo en la colonia de Punta León. La tasa de depredación sobre huevos de gaviotines en el 2005 y 2006 fue igual a la de 1991 y 1992 (0,01 huevos/hora/nido), y levemente menor que la registrada para el año 1990 (0,03 huevos/hora/nido) (Yorio & Quintana 1997). El presente estudio muestra además la existencia de una marcada presión de depredación temprana en la temporada reproductiva de los gaviotines. Ésta resultó en la pérdida de todos los huevos puestos durante los primeros intentos de asentamiento durante el año 2005 y 2006. Al igual que lo reportado por Yorio & Quintana (1997), los eventos de depredación de huevos por Gaviota Cocinera ocurrieron exclusivamente sobre los nidos ubicados en la periferia de la colonia de gaviotines. En este contexto, la vulnerabilidad a la depredación es mayor en colonias pequeñas o

en aquellas cuya forma resulta en una mayor proporción de nidos periféricos (Fuchs 1977, Wittenberger & Hunt 1985, Langham & Hulsman 1986). Cuando los gaviotines comienzan a arribar al sitio de su colonia, las parejas de Gaviota Cocinera ya se encuentran establecidas, por lo que los pequeños grupos de asentamiento iniciales se encuentran expuestos a la depredación desde el momento de su llegada. Dado el fuerte componente espacial de la relación depredador-presa en esta colonia, el establecimiento de la colonia de gaviotines sería posible una vez superado un número crítico de reproductores, dependiendo así de la tasa y estructura del asentamiento en el lugar. La depredación casi exclusiva en nidos periféricos estuvo asociada a ataques terrestres, seguramente debido a que la alta densidad de anidación y el comportamiento de defensa de los gaviotines dificulta el acceso de las gaviotas a los nidos desde el aire (Yorio & Quintana 1997). El hecho de que la depredación de huevos haya sido efectuado mayormente por sólo unas pocas gaviotas con territorios periféricos sugiere una especialización alimentaria o un comportamiento oportunista dada su estrecha relación espacial con los nidos de gaviotín. La depredación por parte de la Gaviota Cocinera sobre los gaviotines Real y Pico Amarillo también ha sido reportada en Uruguay, en donde los ataques por gaviotas fueron mayormente sobre nidos periféricos (Lenzi *et al.* 2010). La Gaviota Cocinera es también un importante depredador del Gaviotín Pico Amarillo en Brasil, donde depreda tanto sobre sus huevos como sus pichones (Branco 2004, Yorio & Efe 2008).

La depredación sobre pichones de ambas especies de gaviotín se observó solo raramente en los tres años del estudio previo, con solo dos robos registrados (Yorio & Quintana 1997). En ambos años del presente estudio, en cambio, se observó depredación de pichones de ambas especies de gaviotín. El número

menor de depredaciones sobre pichones en 2006 puede haber sido en parte resultado de la dinámica espacial y temporal de la colonia, ya que durante dicho año los primeros pichones en eclosionar mantuvieron una posición central durante gran parte de su desarrollo y recién comenzaron a ser vulnerables a la depredación al trasladarse más tarde hacia la periferia de la colonia de gaviotines. En el 2005, en cambio, el crecimiento de la misma fue hacia uno de los extremos, lo que expuso a una mayor proporción de pichones chicos a la depredación. Los resultados de este estudio muestran la importancia de considerar la estructuración espacial y la dinámica de asentamiento de las parejas para evaluar adecuadamente los efectos de la depredación de pichones por parte de las gaviotas.

Durante el 2006, cuando se pudo evaluar la relación espacial entre depredadores y presas, la interacción entre las gaviotas y los gaviotines varió a lo largo de la etapa de pichones. Los intentos de depredación se observaron sólo mientras los pichones todavía se encontraban en la periferia de los grupos de nidos y durante la primera etapa de formación de guarderías. Sin embargo, las depredaciones fueron exitosas solamente en el primer caso, cuando los intentos de captura fueron sobre pichones jóvenes ubicados en nidos periféricos o sobre aquellos que se habían trasladado hacia la periferia de los grupos de nidos desde sectores centrales. Por otro lado, los intentos de depredación por parte de la gaviota cesaron en la etapa avanzada de guardería, cuando los pichones ya de mayor tamaño terminaron conformando una única agregación en las adyacencias de la colonia. Estas diferencias pueden explicarse en función de la disposición espacial de los pichones a lo largo de su desarrollo, particularmente porque las gaviotas despliegan su actividad depredadora desde sus propios territorios. Durante la etapa temprana de desarrollo, los pichones se encuentran asociados a sus

nidos y mantienen la protección continua de algunos de sus padres, existiendo así una estructuración espacial en la colonia similar a la observada en la etapa de huevos. En esta etapa, aquellos pichones ubicados en nidos periféricos constituyen presas más fáciles, al igual que los pichones pequeños de sectores centrales que se entremezclan con los de estos nidos. Los pichones que conforman las guarderías, en cambio, ya poseen una movilidad tal que les permite escapar más fácilmente de un intento de depredación. A su vez, el conjunto de pichones que conforman la guardería se desplaza en forma coordinada en respuesta a cualquier intento de ataque de una gaviota, dificultando así la captura de alguno de sus integrantes. Esto explica también por qué no hay intentos de depredación sobre pichones más grandes y de mayor movilidad.

Los resultados de este estudio muestran que el impacto de depredación de la Gaviota Cocinera se extendió en años recientes hacia la etapa de pichones. Al igual que durante la etapa de huevos, los intentos de depredación por gaviotas en la etapa de pichones estuvieron dirigidos hacia presas con una ubicación periférica, ya fuera las ubicadas en los sectores de nidos en el borde de la colonia o en la periferia de las guarderías. Esto concuerda con la idea de la importancia de la estructura espacial en la determinación de las interacciones de depredación en colonias de aves marinas (Burger 1981, Wittenberger & Hunt 1985, Siegel-Causey & Karitonov 1990). Por otro lado, dada la dependencia de las interacciones de depredación con los contextos espaciales, estudios futuros deberían evaluar los efectos de la depredación teniendo en cuenta distintas conformaciones de colonia y asociación espacial entre las especies.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Dirección General de Conservación de Áreas Protegidas y a la Direc-

ción de Fauna y Flora Silvestre por los permisos concedidos para realizar el trabajo sobre aves marinas en la Área Natural Protegida Punta León. A Wildlife Conservation Society por el apoyo financiero y al Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET) por el apoyo institucional.

#### REFERENCIAS

- Becker, P. H. 1995. Effects of coloniality on gull predation on Common Tern (*Sterna hirundo*) chicks. *Colon. Waterbirds* 18: 11–22.
- Branco, J. O. 2004. Aves marinhas das Ilhas de Santa Catarina. Pp. 15–36 en Branco, J. O. (ed.). *Aves marinhas e insulares brasileiras: biocologia e conservação*. Editora da UNIVALI, Itajaí, Brazil.
- Burger, J. 1981. A model for the evolution of mixed-species colonies of Ciconiiformes. *Q. Rev. Biol.* 56: 143–167.
- Burger, J., & M. Gochfeld. 1994. Predation and effects of humans on island-nesting seabirds. Pp. 39–67 en Nettleship, D. N., J. Burger, & M. Gochfeld (eds). *Seabirds on islands. Threats, case studies and action plans*. BirdLife Conserv. Ser. No. 1. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Castilla, A. M. 1995. Intensive predation of artificial Audouin's Gull nest by Yellow legged Gull in the Columretes Islands, Spain. *Colon. Waterbirds* 18: 226–230.
- Donohower, C. E., D. M. Bird, C. S. Hall, & S. W. Kress. 2007. Effects of gull predation and predation control on tern nesting success at Eastern Egg Rock, Maine. *Waterbirds* 30: 29–39.
- Fuchs, E. 1977. Predation and anti-predator behaviour in a mixed colony of terns *Sterna* spp. and Black-headed gulls *Larus ridibundus* with special reference to the Sandwich Tern *Sterna sandvicensis*. *Ornis Scand.* 8: 17–32.
- Gaston, A. J. 2004. *Seabirds: a natural history*. T & AD Poyser, London, UK.
- Guillemette, M., & P. Brousseau. 2001. Does culling predatory gulls enhance the productivity of breeding Common terns? *J. Appl. Ecol.* 38: 1–8.

- Hario, M. 1994. Reproductive performance of the nominate Lesser Black-backed Gull under the pressure of Herring Gull predation. *Ornis Fenn.* 71: 1–10.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London, UK.
- Langham, N. P., & K. Hulsman. 1986. The breeding biology of Crested Tern *Sterna bergii*. *Emu* 86: 23–32.
- Lenzi, J., S. Jiménez, D. Caballero-Sadi, M. Alfaro, & P. Laporta. 2010. Some aspects of the breeding biology of Royal (*Thalasseus maximus*) and Cayenne terns (*T. sandvicensis eurygnathus*) on Isla Verde, Uruguay. *Ornitol. Neotrop* 21: 361–370.
- O'Connell, T. J., & R. A. Beck. 2003. Gull predation limits nesting success of terns and skimmers on the Virginia barrier islands. *J. Field Ornithol.* 74: 66–73.
- Quintana, F., & P. Yorio. 1997. Breeding biology of Royal (*Sterna maxima*) and Cayenne (*S. eurygnatha*) terns at Punta León, Chubut. *Wilson Bull.* 109: 650–662.
- Siegel-Causey, D., & S. P. Karitonov. 1990. The evolution of coloniality. Pp. 285–330 *en* Power, D. M. (ed.). *Current Ornithology*. Plenum Press, New York, New York.
- Stempniewicz, L. 1995. Predator-prey interactions between Glaucous Gull *Larus hyperboreus* and Little Auk *Alle alle* in Spitsbergen. *Acta Ornithol.* 29: 155–170.
- Whittam, R. M., & M. L. Leonard. 1999. Predation and breeding success in Roseate Terns (*Sterna dougallii*). *Can. J. Zool.* 77: 851–856.
- Wittenberger, J. F., & G. L. Hunt. 1985. The adaptative significance of coloniality in birds. Pp. 1–78 *en* Farner, D. S., King, J. R., & K. C. Parkes (eds). *Avian Biology*. Volume 8. Academic Press, New York, New York.
- Yorio, P., & M. A. Efe. 2008. Population status of Royal and Cayenne terns breeding in Argentina and Brazil. *Waterbirds* 31: 561–570.
- Yorio, P., & F. Quintana. 1997. Predation by Kelp Gull *Larus dominicanus* at a mixed species colony of Royal terns *Sterna maxima* and Cayenne terns *Sterna eurygnata* in Patagonia. *Ibis* 139: 536–541.
- Yorio, P., M. Bertellotti, & P. García Borboruglu. 2005. Estado poblacional y de conservación de gaviotas que reproducen en el litoral argentino. *Hornero* 20: 53–74.
- Yorio, P., M. Bertellotti, P. Gandini, & E. Frere. 1998. Kelp Gull *Larus dominicanus* breeding on the Argentine coast: population status and relationship with coastal management and conservation. *Mar. Ornithol.* 26: 11–17.
- Yorio, P., F. Quintana, C. Campagna, & G. Harris. 1994. Diversidad, abundancia y dinámica espacio-temporal de la colonia mixta de aves marinas den Punta León, Patagonia. *Ornitol. Neotrop.* 5: 69–77.

