

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA

“ALBERTO CAZORLA TALLERÍ”



Flexibilidad del comportamiento de forrajeo del cormorán guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*) bajo un ambiente marino impredecible

Autor: Diego Daniel Gonzales Del Carpio

TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

Asesora: Maria Katya Balta Abadie, Lic.

LIMA - PERÚ

2022

Aspectos éticos

El presente proyecto de investigación titulado "Flexibilidad del comportamiento de forrajeo del cormorán guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*) bajo un ambiente marino impredecible" identificado con ID 204830 fue presentado al Comité Institucional de Ética para el Uso de Animales (CIEA) de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH). Este proyecto cuenta con la CONSTANCIA 036-08-21, la cual fue emitida y aprobada por el CIEA.

El desarrollo del proyecto de investigación actual utilizó datos del cormorán guanay de mi proyecto de tesis anterior titulado "Efectos de la fecha de reproducción en el esfuerzo de forrajeo del cormorán guanay en Punta San Juan, Perú", el cual se encuentra cerrado. Los datos obtenidos en dicho proyecto contaron con los permisos emitidos y aprobados por el CIEA de la UPCH: CONSTANCIA 073-08-17, R-038-10-18 y R-030-09-19.

Agradecimiento

Mi más sincero agradecimiento a Carlos Zavalaga, por la confianza depositada en mí desde un principio, quien se convirtió en el mentor que encaminó y despertó en mí la chispa de seguir el camino de la investigación. También, agradezco a Katya Balta la ayuda brindada en el transcurso del desarrollo de este trabajo; sin su apoyo este trabajo no hubiera culminado.

Agradezco también la ayuda brindada en campo a los colaboradores e integrantes de la Unidad de Investigación de Ecosistemas Marinos – Grupo Aves Marinas (UIEM-GAM) de la Universidad Científica del Sur: Cinthia Irigoín-Lovera, Isabella Diaz-Santibañez, Maite Arangüena, Bethany Clark, Giacomo Del’Omo y a Martina Cecchetti. También a Rosana Paredes por enseñarme parte de la metodología a seguir para desenvolverse en campo. A Marco Cardeña, Daniel Torres y Lyanne Ampuero del Programa Punta San Juan-Centro para la Sostenibilidad Ambiental-Universidad Peruana Cayetano Heredia por el apoyo y las facilidades brindadas en campo. Así como también agradezco a los guardaparques del SERNANP-RNSIIPG y a los guardaislas de Agrorural: Pamela Medina (SERNANP), Juan Méndez (Agrorural), Antonio Álvarez (Agrorural) y Wilson Lozano (Agrorural).

Finalmente, agradezco los comentarios y sugerencias brindadas por parte de mi jurado evaluador: Susana Cárdenas Alayza, Agustina Gómez Laich y Javier Quiñonez Dávila. Quienes dieron importantes aportes para la culminación de mi trabajo de investigación.

Este trabajo fue cofinanciado por la Universidad Científica del Sur, el proyecto “Implementación de nuevas técnicas para el monitoreo biológico de las aves guaneras del Perú” (FONDECYT 152-2015), el subproyecto “Aves marinas como centinelas del mar: uso de video-cámaras/GPS en piqueros para monitorear actividades pesqueras ilícitas en el Perú” (PNIPA-PES-SIADE-PP-000169) y por el Programa Punta San Juan.

Dedicatoria

*A mi mamá y hermana,
sin ellas este trabajo hubiera quedado incompleto.*

*A mí mismo,
por demostrarme que tengo la capacidad de lograrlo.*

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA

"ALBERTO CAZORLA TALLER"



Flexibilidad del comportamiento de forrajeo del cormorán guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*) bajo un ambiente marino impredecible

Autor: Diego Daniel Gonzales Del Carpio

TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE

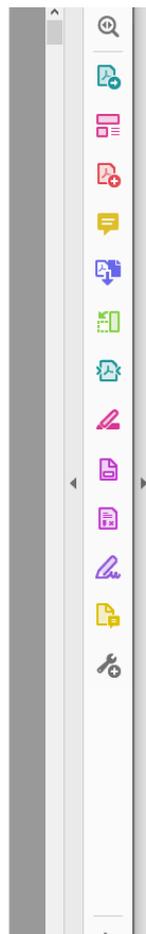
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

Asesora: Maria Katya Balta Abadie, Lic.

Coasesor: Carlos Braxtzo Phil Zavalaga Reyes, Ph.D.

LIMA - PERÚ

2022



Informe de Originalidad Turnitin

Tesis Final por Diego Gonzáles

Desde Tesis (Tesis)

Procesado el 12-sept.-2022 16:32 -05

Identificador: 1898283646

Número de palabras: 13733

Índice de similitud	Similitud según fuente
5%	Internet Sources: 4%
	Publicaciones: 2%
	Trabajos del estudiante: N/A

fuentes:

- 1% match (Internet desde 30-dic.-2021)
<https://worldseabirdconference.com/wp-content/uploads/2021/10/WSC3AbstractBookFinal.pdf>
- < 1% match (Internet desde 26-jun.-2022)
https://cdn.www.gob.pe/uploads/document/file/2868797/Informe_GTI_Diciembre%202021.pdf
- < 1% match (Internet desde 20-jun.-2022)
https://cdn.www.gob.pe/uploads/document/file/1496527/Informe_GTI_setiembre_2020.pdf
- < 1% match (Internet desde 03-abr.-2020)
http://www.imarpe.pe/imarpe/index.php?id_seccion=1017803020000000000000
- < 1% match ()
[Vélez Rubio, Gabriela Manuela. "Characterization of sea turtles aggregations in Uruguay \(Southwestern Atlantic Ocean\): the ecology of the green turtle in temperate waters." 2017.](#)
- < 1% match ()
[Campos Pena, Patricia. "Ecología trófica y análisis del grado de omnivoría de las tortugas verdes en la costa atlántica occidental = Trophic ecology and analysis of the degree of omnivory of the green turtles on the Western Atlantic Coast." Edicions de la Universitat de Barcelona. 2020.](#)
- < 1% match (Internet desde 05-dic.-2021)
https://repositorio.upch.edu.pe/bitstream/handle/20.500.12866/7252/Determinacion_RodriguezComejo_Tania.pdf?isAllowed=y&sequence=1
- < 1% match (Internet desde 18-dic.-2021)
https://repositorio.upch.edu.pe/bitstream/handle/20.500.12866/3945/Evaluacion_CamposPerez_Katherine.pdf?isAllowed=y&sequence=1

Índice de contenidos

I. Introducción	1
II. Antecedentes	
1. El cormorán guanay: generalidades	4
2. Variaciones en las condiciones de la corriente de Humboldt y sus repercusiones en las aves guaneras	5
3. Isotherma de 15°C, temperatura del mar y movimiento vertical de la anchoveta	11
4. Características de Punta San Juan	11
5. <i>Biologging</i>	15
6. Definiciones conceptuales	16
III. Hipótesis	17
IV. Objetivos	17
V. Materiales y métodos	18
1. Lugar de estudio y temporadas de colecta de datos	18
2. Captura, instrumentación y toma de medidas	20
3. Registradores de datos	22
4. Viaje de forrajeo, buceos y áreas de alimentación	24
5. Variables oceanográficas	28
6. Índices de disponibilidad de anchovetas (condición corporal y dieta).	28
7. Análisis de datos	29
8. Análisis estadístico	33
VI. Resultados	35
1. Viajes, buceos y áreas de alimentación	35
2. Variables oceanográficas	44
3. Índices de disponibilidad de anchoveta (condición corporal y dieta)	45
VII. Discusión	47
1. Viajes, buceos y áreas de alimentación	47
2. Variables oceanográficas	49
3. Índices de disponibilidad de anchoveta (condición corporal y dieta)	52

4. Limitaciones	52
VIII. Conclusiones	53
IX. Referencias bibliográficas	54

Índice de figuras

Figura 1. Localización de los cuatro mayores ecosistemas de afloramiento costero en el mundo. Extraído de Bakun and Weeks, (2008).	6
Figura 2. Captura de peces (mg/m ² /día) versus productividad primaria (mg C/m ² /día) para los 4 EBUEs entre los años 1998-2005. Extraído de Chavez et al. 2008.	6
Figura 3. Anomalía mensual de la temperatura superficial del mar (línea roja) tomada en el Puerto de Chicama (7.7°S, 79.4°O), La Libertad, Perú. Adaptado y extraído de Takahashi and Martínez, 2019.	7
Figura 4. Anomalía de la TSM durante: marzo 1998 (EN Canónico), b) enero 2010 (EN Modoki), c) marzo 2017 (EN Costero 2017). Recuadros azules delimitan la región En Niño 3.4 y el gris la región El Niño 1+2. Imagen extraída de Espinoza-Morriberón et al. 2021.	9
Figura 5. Representación visual de tendencias en tamaño de colonias de guanay, Temperatura Superficial del Mar (TSM) y disponibilidad de anchoveta según Jahncke (1998) ocurridas en el Evento El Niño 1997-98.	10
Figura 6. Variación mensual del Índice LABCOS (puntos con línea continua color azul). Índice LABCOS calculado como la media móvil corrido cada tres meses de las anomalías térmicas de la TSM obtenidas en Paita, Chicama, Chimbote, Callao, Pisco e Ilo del IMARPE y la estación costera San Juan de la Dirección de Hidrografía y Navegación de la Marina (DHNM). En círculo rojo el Índice LABCOS para enero de 2017, 2019 y 2020. Valores de Índice LABCOS: IMARPE.	13

Figura 7. TSM para la primera quincena del mes de enero 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C) entre la latitud 11°S y 16°S. Fuente: NAVOCEAN/NAVO, Procesamiento: IMARPE/AFSR. En Estrella amarilla PSJ. 14

Figura 8. Localización de Punta San Juan. Lugar de estudio donde se instrumentaron con registradores a guanajes reproductivos en tres temporadas (2017, 2019 y 2020). 19

Figura 9. Ejemplo de diseño de caseta móvil. A. Vista frontal. B. Vista lateral y posterior. Modelo de Marco Cardeña. 21

Figura 10. Registradores GPS y de buceo. A. IgotU 120 encapsulado en resina epóxica, foto: Daniel Torres. B. Cefas-TDR G5 (en círculo rojo). C. Axytrek-6g (pequeño) junto a moneda de 10 centavos de Euro, foto extraída de <https://www.technosmart.eu/>. D. Axytrek-25g (grande). 23

Figura 11. Representación visual de un viaje de forrajeo. P_{nido} : Punto GPS del nido. P_{inicial} : Punto de tiempo inicial de primera posición sobre el mar al salir del nido. P_{final} : Punto de tiempo final de primera posición en tierra al regresar al nido. $P_{\text{máximo}}$: Punto de mayor distancia en línea recta, en el viaje de forrajeo, con respecto a la colonia. t_i : tiempo de inicio de inmersión. t_f : tiempo final de inmersión. 26

Figura 12. Representación visual de generación de eventos de buceo como de contornos de densidad Kernel en base a la georreferenciación de buceos. $y_{1,2,3,4}, x_{1,2,3,4}$: corresponden a latitud y longitud, respectivamente. 27

Figura 13. Logaritmo de curva de sobrevivencia de intervalos de distancia entre buceos para enero de 2017, 2019 y 2020. Umbral de 1200 m para establecer un *diving bout*. 31

Figura 14. Representación visual de pasos para obtener la profundidad de la isoterma de 15°C como la temperatura a 10 m de profundidad.	32
Figura 15. Viajes de forrajeo del cormorán guanay en temporada reproductiva para enero de 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C). La estrella amarilla indica la localización de Punta San Juan.	38
Figura 16. Gráfico de cajas acompañado de gráfico de medio violín para los movimientos en el mar (distancia total recorrida (km) (A), duración del viaje (h) (B) y rango de forrajeo (km) (C)) para enero de 2017, 2019 y 2020.	39
Figura 17. Gráfico de cajas acompañado de gráfico de medio violín para el comportamiento de buceo (número de eventos de buceo por viaje (A), número de buceos por viaje (B), profundidad máxima de buceo (m) (C) y duración del buceo (s) (D)) del guanay para enero de 2017, 2019 y 2020.	40
Figura 18. Histograma de máxima profundidad de buceo para enero de 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C). Línea roja discontinua vertical indica el promedio.	41
Figura 19. Histograma de duración de buceo para enero de 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C). Línea roja discontinua vertical indica el promedio.	41
Figura 20. Rangos de extensión de áreas de alimentación del guanay. Se toma como punto de referencia a Punta San Juan para medir el rango de extensión de las áreas de uso principal (UD 50%) como general (UD 95%) para enero de 2017, 2019 y 2020.	42
Figura 21. Mapas de contornos de densidad de Kernel generados con buceos georreferenciados para enero de 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C). Los contornos de densidad están basados según la distribución de utilización (UD) al 95% (uso general) y 50% (uso central o principal). Punta San Juan ubicada en la estrella amarilla.	43

Figura 22. Gráfico de cajas y mitad de gráfico de violín para variables oceanográficas (profundidad de la isoterma 15°C (m) (A) y temperatura a 10 m de profundidad (°C) (B)) para enero de 2017, 2019 y 2020. 45

Figura 23. Gráfico de cajas y mitad de gráfico de violín para índices de disponibilidad de anchoveta (condición corporal (g/cm) (A) y porcentaje numérico de anchoveta (B)) para enero de 2017, 2019 y 2020. 46

Índice de tablas

Tabla 1. Desembarque de anchoveta (TM) por principales puertos cercanos a Punta San Juan (15°22'S) como para todos los puertos juntos desde Paita hasta Ilo para enero de 2017, 2019 y 2020. Los paréntesis contienen el porcentaje de desembarque para los puertos cercanos a PSJ con respecto al total desembarcado para todos los puertos en enero de 2017, 2019 y 2020. Datos de Anuario Pesca 2017⁶⁴, 2019⁶⁵ y 2020⁶⁶. 13

Tabla 2. Definiciones conceptuales. 16

Tabla 3. Diferencia interanual en el comportamiento de forrajeo para adultos reproductores de guanay criadores de pichones en Punta San Juan. Media \pm desviación estándar, rango entre paréntesis y n (cantidad de datos) en *itálica*. 36
Cantidad de viajes únicos, dobles o triples por día en *itálica*.

Tabla 4. Variables oceanográficas obtenidas en zonas de alimentación de guanayes reproductores en Punta San Juan (PSJ) durante el periodo de estudio. Media \pm desviación estándar, rangos en paréntesis y n en *itálica* es la cantidad de datos. 44

Tabla 5. Índices de disponibilidad de anchoveta en Punta San Juan (PSJ) durante el periodo de estudio. Media \pm desviación estándar, rangos en paréntesis y n en *itálica* es la cantidad de datos. 46

Resumen

El Sistema Norte de la Corriente de Humboldt es altamente productivo, pero impredecible. Las aves marinas endémicas en esta región, las cuales evolucionaron bajo condiciones ambientales cambiantes, exhiben estrategias flexibles de reproducción y alimentación. En este estudio, se investigó cómo el comportamiento de alimentación de los cormoranes guanay en Punta San Juan, Perú, cambió interanualmente bajo diferentes condiciones oceanográficas como según índices de disponibilidad de anchoveta. Se colocaron registradores GPS-TDR a 40, 40 y 50 aves criadoras de pichones en enero de 2017, 2019 y 2020, respectivamente. En 2019 y 2020, los guanayes hicieron viajes de mayor recorrido, duración, alejamiento de la colonia, número de eventos de buceo y número de buceos por viaje que en 2017 (distancia total recorrida=75.9 y 82.3 vs 47.7 km, duración del viaje= 3.7 y 3.9 vs. 2.8 h, rango de forrajeo=24.1 y 27.1 vs 16.5 km, número de eventos de buceo/viaje= 4.5 y 3.56 vs. 3, número de buceos /viaje= 117.13 y 127.1 vs. 72.12). Se registró también mayores áreas de forrajeo en 2019 y 2020 que en 2017 (2092 y 2488 vs. 1133 km²). Sin embargo, los guanayes bucearon más profundo y más tiempo en 2017 y 2019 a comparación de 2020 (máxima profundidad de buceo=12.4 y 11.4 vs. 8 m, duración del buceo= 29.2 y 26.6 vs. 21 s). En 2017, la isoterma de 15°C se localizó a 19.6 m de profundidad (intermedia entre 2019 y 2020), las aves se alimentaron en aguas más frías (\bar{X} = 16.8 °C) y presentaron una condición corporal alta (\bar{X} = 67 g/cm), comparado con 2019 y 2020. Mientras que, en 2019, la isoterma de 15°C se localizó a 25 m de profundidad, las aves se alimentaron en aguas más cálidas (\bar{X} = 18.7°C) y presentaron una baja condición corporal (\bar{X} = 62.7 g/cm); la cual fue similar a la de 2020 (\bar{X} = 64.4 g/cm). Este estudio muestra que bajo diferentes condiciones oceanográficas como de disponibilidad de anchoveta el comportamiento de alimentación del cormorán guanay es flexible, haciendo mayor esfuerzo para encontrar su alimento en condiciones cálidas. Es probable que el mayor esfuerzo de forrajeo durante condiciones cálidas esté relacionado a que los cardúmenes de anchoveta se encuentren en aguas más profundas y de manera más dispersa.

Palabras clave: *Phalacrocorax bougainvillii*, cormorán guanay, comportamiento de forrajeo, variación interanual, corriente de Humboldt, flexibilidad, TDR, GPS.

Abstract

The Northern Humboldt Current System is highly productive, but unpredictable. Endemic seabirds in this region evolved under changing conditions by exhibiting flexible breeding and feeding strategies. In this study, we investigated how the foraging behavior of Guanay cormorants at Punta San Juan, Perú, changed inter-annually under different oceanographic conditions as well as indices of anchoveta availability. GPS-TDR loggers were placed on 40, 40 and 50 chick rearing birds in January 2017, 2019 and 2020, respectively. During the years 2019 and 2020, the Guanay made longer foraging trips, spent more time at sea, reached more distant areas, more diving bouts and more number of dives per trip than in 2017 (total distance traveled = 75.9 and 82.3 vs 47.7 km, trip duration = 3.7 and 3.9 vs 2.8 h, foraging range = 24.1 and 27.1 vs 16.5 km, number of diving bouts/trip = 4.5 and 3.56 vs. 3, N ° dives/trip = 117.13 and 127.1 vs. 72.12). Greater foraging areas were also recorded in years 2019 and 2020 than in 2017 (2,092 and 2,488 vs. 1,133 km²). However, the Guanay dived deeper and longer in years 2017 and 2019 compared to 2020 (maximum dive depth = 12.4 and 11.4 vs. 8 m, dive duration = 29.2 and 26.6 vs. 21 s). In 2017, the 15°C isotherm, was located at a depth of 19.6 m (intermediate between 2019 and 2020), the birds foraged in colder waters (\bar{X} = 16.8 °C) and presented a high body condition (\bar{X} = 67 g/cm), compared to 2019 and 2020. While, in 2019, the 15°C isotherm was located at a depth of 25 m, the birds foraged in warmer waters (\bar{X} = 18.7°C) and presented a low body condition (\bar{X} = 62.7 g/cm); which was similar to that of 2020 (\bar{X} = 64.4 g/cm). This study shows that Guanay adjust their feeding behavior according to the oceanographic conditions, making more effort to find food under warm conditions. The higher foraging effort registered during the warmest year is likely related to the fact that under this condition schools of anchovy are more dispersed and at deeper water.

Keywords: *Phalacrocorax bougainvillii*, Guanay cormorant, foraging behavior, inter-annual variation, Humboldt Current, flexibility, TDR, GPS

I. Introducción

Las aves marinas son depredadores tope sensibles a fluctuaciones en la distribución, abundancia y accesibilidad de sus presas¹⁻⁴, las cuales a su vez responden a cambios temporales de las características físico-químicas del ambiente marino^{5, 6}. La respuesta en el comportamiento de forrajeo de las aves marinas ante estos cambios es diversa^{7,8}. Por ejemplo, en años de baja disponibilidad de alimento, algunas especies realizan mayores desplazamientos, ausentándose por periodos más largos de sus colonias^{9, 10}. Asimismo, en especies buceadoras, las inmersiones son por lo general más profundas, prolongadas y en una mayor frecuencia^{11,12}. El incremento en el esfuerzo de forrajeo de los adultos ante condiciones pobres repercute en la composición de su dieta¹³, performance reproductiva¹⁴ y condición física¹². En ambientes altamente productivos, pero con una alta imprevisibilidad interanual en las condiciones oceanográficas, la flexibilidad en el comportamiento de forrajeo de las aves marinas es mucho más notorio^{15,16}.

La corriente de Humboldt es uno de los ecosistemas de afloramiento costero que se caracteriza no solo por una alta productividad marina, sino también por una alta biodiversidad¹⁷. Gran parte de la energía capturada por los productores primarios en este ecosistema converge en la anchoveta (*Engraulis ringens*). Este pez de forraje sostiene al mismo tiempo a la pesquería monoespecífica más grande del mundo¹⁸⁻²¹ y a un diverso número de depredadores que incluyen otros peces²², mamíferos^{23, 24} y aves marinas²⁵⁻²⁷. Se describen 21 especies de aves marinas que se reproducen dentro de la extensión norte de la corriente de Humboldt²⁸ y otras 40-43 especies visitantes la visitan con frecuencia durante sus migraciones²⁹. Dentro de las especies residentes y endémicas de la Corriente de Humboldt destacan por su abundancia las aves guaneras: guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*), piquero peruano (*Sula variegata*) y pelícano peruano (*Pelecanus thagus*)^{30,31}.

La productividad marina de la Corriente de Humboldt está sujeta a fluctuaciones anuales y decadales que oscilan entre eventos muy cálidos El Niño³²⁻³⁵ y años muy fríos La Niña³⁶⁻³⁹. Estas fluctuaciones provocan que la abundancia y distribución tanto vertical como

horizontal de la anchoveta varíe^{4, 40-44}, provocando fluctuaciones en el número de las tres especies de aves guaneras^{32, 45}, las cuales se han acentuado en las últimas décadas con el efecto de la competencia directa con la pesquería comercial⁴. Estos cambios impredecibles en el ambiente marino han ejercido una fuerte presión de selección sobre las aves guaneras reflejada en algunas características de sus historias de vida dentro de las que destaca la estrategia de *bet-hedging*. Consistiendo esta estrategia en que un individuo minimiza los riesgos en su fitness en un ambiente altamente variable al reproducirse incluso en condiciones adversas sin poder predecir el éxito reproductivo⁴⁶. Por ejemplo, la reproducción de las aves guaneras es usualmente asincrónica tanto dentro como entre localidades, coincidiendo por lo general con el tiempo en que los volantones encuentren las condiciones más favorables de disponibilidad de anchoveta⁴⁷. El tamaño de nidada es similar a la de otros cormoranes^{48,49}, encontrándose nidos hasta con 4 pichones tanto en piqueros como en guanayes en épocas de abundancia de alimento^{50,51}, pero en tiempos de escasez los nidos y pichones son completamente abandonados^{45, 52, 53}. Asimismo, si bien la anchoveta es la principal presa consumida por los cormoranes guanayes y piqueros⁵⁴, la composición de su dieta puede extenderse a más de 30 especies entre peces y calamares^{25,55}. Algunos estudios en piqueros muestran que existen variaciones interanuales en la ubicación de las zonas de alimentación, estando éstas relacionadas a la batimetría, cambios en las condiciones oceanográficas o el esfuerzo pesquero^{3, 15, 56, 57}, siendo este tipo de información más escasa para guanayes⁵⁸⁻⁶¹.

Los guanayes se alimentan en agregaciones numerosas, cerca de sus colonias reproductivas (promedio <19km) teniendo viajes de alimentación de hasta 2 h en promedio^{58, 62}. Son buceadores pelágicos diurnos llegando a bucear hasta 74 m de profundidad²⁶, aunque la mayoría de buceos ocurre entre los 2 y 8 m⁵⁸. Boyd et al., (2017) por medio de modelos y simulaciones del comportamiento de forrajeo del guanay en Isla Pescadores (11°46'S, 77°15') (costa central de Perú), sugiere que en temporadas de baja disponibilidad de alimento los adultos reproductores tendrán un mayor rango y duración de los viajes de forrajeo. Hasta la fecha, los pocos estudios sobre comportamiento de forrajeo de los guanayes se han desarrollado en una sola

temporada, llevados a cabo principalmente en las zonas centro-norte del Perú, donde la intensidad de pesca es mucho mayor que en la costa sur^{41,44,63}.

En este estudio se examinará las variaciones interanuales (2017-2020) del comportamiento de forrajeo de los guanayes con el uso de *dataloggers* en la colonia de Punta San Juan (sur de Perú). En esta zona la actividad pesquera de anchoveta es inexistente o más baja que en el norte-centro de Perú^{36, 64-66}, lo que permitiría conocer cambios en sus comportamientos ante la ausencia o baja competencia por alimento con la pesquería comercial. Asimismo, Punta San Juan presenta una plataforma continental muy estrecha (< 15 km)⁶⁷ como permanentes temperaturas frías y una alta surgencia a lo largo del año⁶⁸. Permitiendo esta estrecha plataforma continental medir las capacidades máximas de buceo de los guanayes. Esto quiere decir que no habría un impedimento para que los guanayes alcancen profundidades de buceo máximas mayores que en otras localidades con plataformas más someras cuando el alimento está muy profundo.

II. Antecedentes

1. El cormorán guanay: generalidades

El cormorán guanay pertenece al orden Suliformes, familia Phalacrocoracidae, la cual cuenta con 42 especies registradas de cormoranes⁶⁹. El cormorán guanay o comúnmente llamado en Perú como “guanay” pertenece a uno de los tres cormoranes que se reproducen en la costa del Perú, siendo endémico de la corriente de Humboldt²⁸. Dicho cormorán se reproduce en islas y puntas rocosas cubiertas de guano con ausencia de vegetación^{30, 70}. Esta ave marina buceadora pelágica tiene las plumas del pecho, vientre y garganta de color blanco, mientras que el dorso, alas y cabeza tiene plumas de color negro. El contorno del ojo no tiene plumas y es de color rojo, como también las patas varían entre rosado y negro^{30,71} (Anexo 1).

Tradicionalmente, su distribución de anidamiento se había registrado desde Isla Lobos de Tierra al norte de Perú hasta Isla Mocha en la zona centro de Chile³⁰. Sin embargo, Simeone et al., (2003) sugiere que es incierta su distribución hasta dicha isla en Chile, sí teniendo colonias reproductivas registradas en Isla Concón, que está ubicada a aproximadamente 640 km al norte de Isla Mocha. En la costa atlántica de Argentina se han registrado algunas parejas reproductivas aisladas; sin embargo, se predice que el número de cormoranes guanay que ahí habitan desaparecerá por la hibridación con otras especies de cormoranes⁷³.

La población del guanay en la costa del Perú disminuyó de aproximadamente 22 millones de individuos en los años 50s³¹ a menos de 3 millones de individuos según el censo realizado por guardaislas de Agrorural en septiembre de 2021⁷⁴. Según la IUCN el guanay está en categoría “casi amenazado” y está protegido por D.S. 004-2014-MINAGRI en Perú, donde se prohíbe su caza, captura, tenencia, transporte y comercialización.

2. Variaciones en las condiciones de la corriente de Humboldt y sus repercusiones en las aves guaneras

La corriente de Humboldt forma parte de los 4 principales ecosistemas de mayor afloramiento costero de límite oriental (EBUE – *Eastern Boundary Upwelling Ecosystems*) del mundo³⁷ (figura 1), siendo caracterizado por su gran variabilidad interanual y por la gran biomasa de anchoveta que produce^{34, 37, 75-77}. Si bien puede producir hasta 20 veces más peces que la corriente de Benguela o Canarias, su productividad primaria no necesariamente es la mayor^{37, 76, 78} (figura 2), siendo la anchoveta la que predomina en abundancia en la corriente de Humboldt^{21, 76, 77}.

Bakun and Weeks, (2008) atribuyen esta alta abundancia de la anchoveta, para el caso del ecosistema marino peruano, a la combinación de factores físicos (sin turbulencia, vientos débiles, alta tasa de afloramiento) que enriquecen constantemente las capas superiores del océano. También, añadiendo Bakun and Weeks, (2008) que estos factores físicos causan un transporte promedio mar adentro de larvas y alimento larvario que se mueve de forma lenta lo que mantendría el *stock*. Este escenario sería beneficioso para peces larvarios como adultos, alimentándose la anchoveta tanto de fitoplancton (e.g. diatomeas y dinoflagelados) como de zooplancton (e.g. eufásidos y copépodos)^{79, 80} por encima de la oxiclina⁸¹.

Las variaciones en la corriente de Humboldt abarcan cambios en la profundidad de la oxiclina³⁹, profundidad de la zona mínima de oxígeno⁸² e isoterma de 15°C^{38, 39}, salinidad⁸³, accesibilidad a la anchoveta⁴, temperatura superficial del mar (TSM)^{34, 35} (figura 3), cambios interanuales en la abundancia de la anchoveta⁴², variaciones interdecadales entre el régimen de anchoveta y sardina (*Sardinops sagax*) como también en la concentración de clorofila de organismos fotosintetizadores³⁴. A pesar de ser muy fluctuante, la corriente de Humboldt produce una gran biomasa de anchoveta que sostiene a una de las pesquerías

monoespecífica más grande del mundo^{76, 77}, como también a los depredadores naturales que se alimentan principalmente de ella, como las aves guaneras (piquero peruano, pelicano y guanay)^{25, 26, 54, 55, 84-86}.

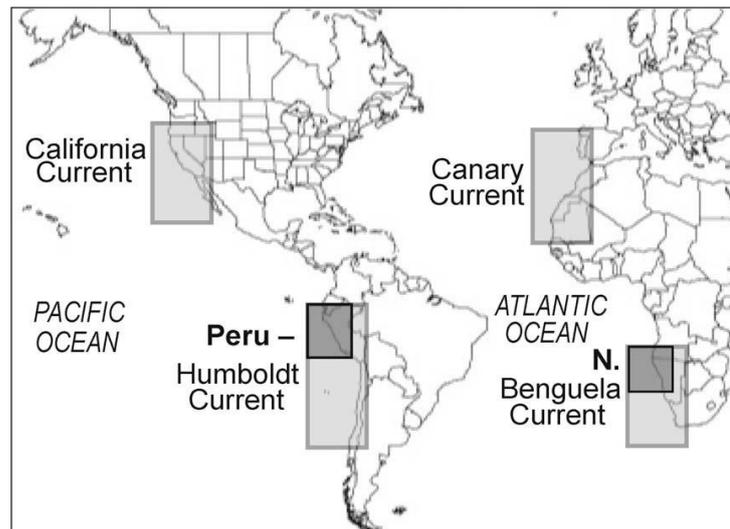


Figura 1. Localización de los cuatro mayores ecosistemas de afloramiento costero en el mundo. Extraído de Bakun and Weeks, (2008).

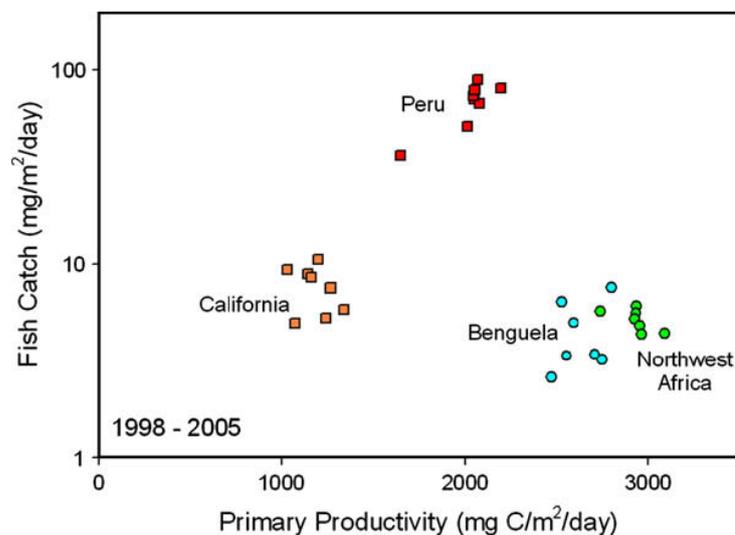


Figura 2. Captura de peces (mg/m²/día) versus productividad primaria (mg C/m²/día) para los 4 EBUEs entre los años 1998-2005. Extraído de Chavez et al., (2008).

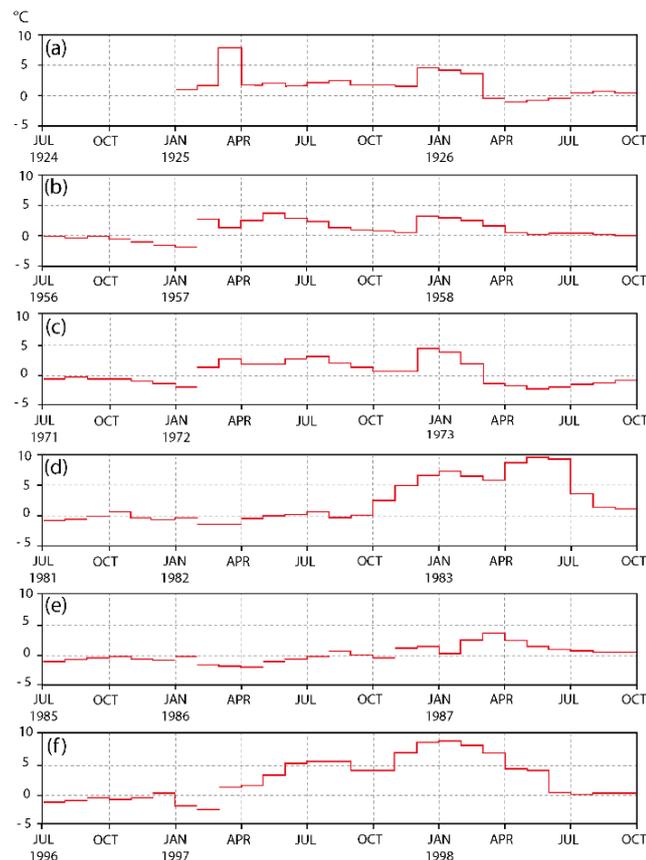


Figura 3. Anomalía mensual de la temperatura superficial del mar (línea roja) tomada en el Puerto de Chicama (7.7°S , 79.4°O), La Libertad, Perú. Adaptado y extraído de Takahashi and Martínez, (2019).

En los últimos 100 años el número combinado de las tres especies de aves guaneras han variado estando esto relacionado a las fluctuaciones ambientales y al creciente desarrollo de la pesca industrial de anchoveta a partir de los años 50s^{4, 32, 53}. Las aves guaneras compiten por alimento con dicha actividad antrópica, siendo una de las causas de su gran disminución poblacional. Dicha disminución llevó de 28 millones de aves guaneras a mitad de los años 50s a que la población no supere los 7.5 millones hasta la actualidad^{53, 74}. Otra de las causas de las fluctuaciones poblacionales incluye procesos naturales como los eventos El Niño que reducen el éxito reproductivo y aumentan la mortalidad, provocando disminución de sus poblaciones^{31, 45, 53, 87, 88}.

Los eventos El Niño suelen darse de forma irregular en intervalos de 2, 5 a 7 años y los eventos muy fuertes en intervalos de 12 años, durando dichos eventos entre 6 y 18 meses^{32, 89, 90}. Donde usualmente en un Niño canónico ocurre un debilitamiento o reversión de los vientos que se mueven de este a oeste en el Pacífico central y occidental provocando la aparición de paquetes de ondas Kelvin ecuatoriales que llevan energía hacia el este. Esto profundiza la termoclina y provoca que el agua mixta de la capa superficial sea más cálida en el Pacífico oriental^{91, 92}. Dichas condiciones cálidas en un El Niño canónico se dan en el Pacífico Central-oriental como en el Pacífico este (costa peruana)⁹³ (figura 4) disminuyen la disponibilidad a los cardúmenes de anchoveta^{42, 43, 53}, provocando también que los cardúmenes se fraccionen muy cerca de la costa, se profundicen y se dirijan al sur^{42, 53, 94} buscando aguas costeras frías de surgencia⁹⁵.

Sin embargo, puede haber variaciones en las zonas de calentamiento en las aguas del Pacífico (figura 4). Siendo El Niño Modoki cuando las mayores temperaturas del mar se presentan en el Pacífico Central y se presentan aguas frías en el oeste y este del Pacífico (figura 4) mientras que al solo presentar aguas cálidas en el Pacífico este y neutras o frías en el Pacífico Central caracterizaría a un El Niño Costero^{35, 96} (figura 4). No causando este último un impacto importante en la biomasa de anchoveta para el verano austral de 2017, sin embargo, sí hubo una ausencia de este recurso al norte de la latitud 8°S, manteniéndose continua su densidad desde 8°S al sur como replegada hacia la costa⁹⁷.

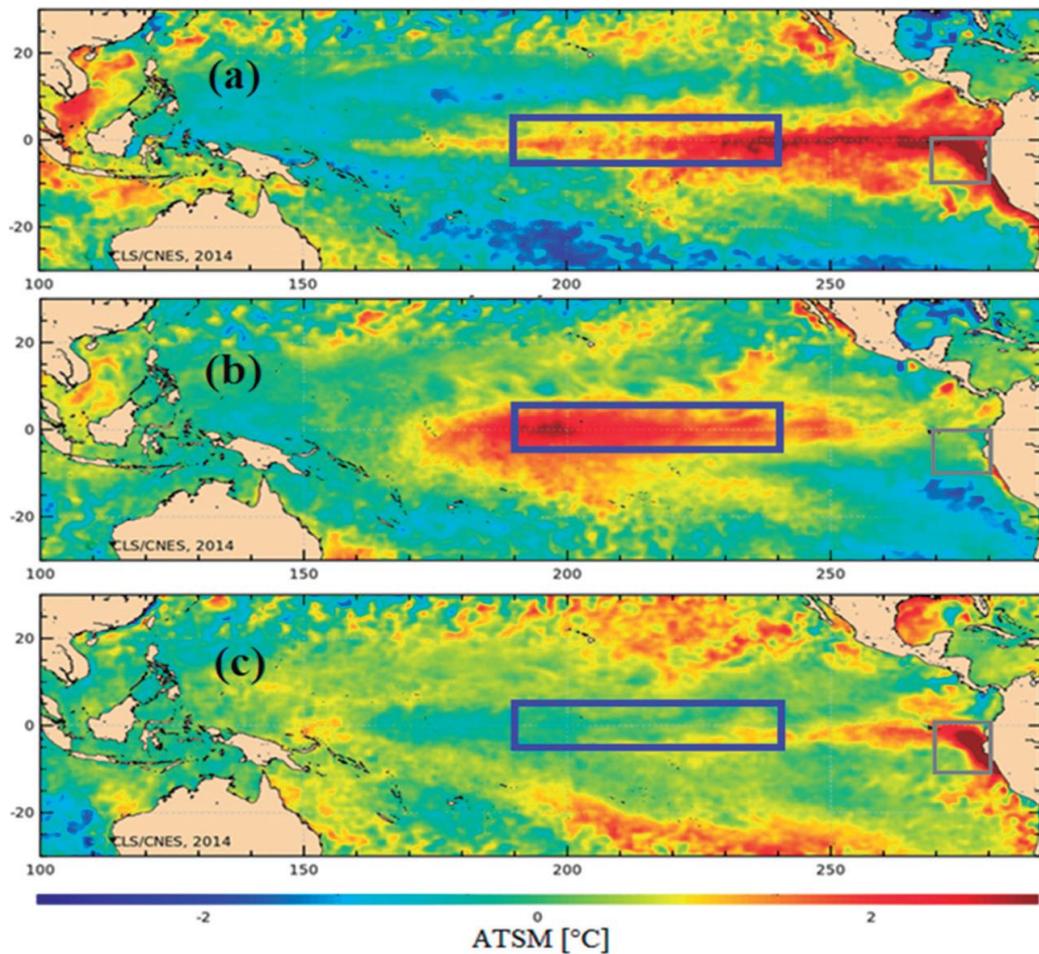


Figura 4. Anomalía de la TSM durante: marzo 1998 (EN Canónico), b) enero 2010 (EN Modoki), c) marzo 2017 (EN Costero 2017). Recuadros azules delimitan la región En Niño 3.4 y el gris la región El Niño 1+2. Extraído de Espinoza-Morriberón et al., (2021).

Estas variaciones entre años en la distribución, abundancia y accesibilidad a la anchoveta provocada por cambios en las condiciones oceanográficas se sabe que no solo causan cambios en la dieta del guanay^{26, 98}, sino también en el desplazamiento de sus colonias a lo largo de la costa peruana^{31, 45}. Jahncke, (1998) registró que al disminuir el tamaño de las colonias de guanayes en Isla Macabí (07°48'S, 79°29'O) e Isla Guañape (08°32'S, 79°29'O) (norte de Perú) cuando aumentaba la TSM en dicha zona, el tamaño de la colonia de aves como la disponibilidad a la anchoveta en Punta Coles (sur de Perú) aumentaba (figura 5). Aquello nos sugiere que la distribución de los guanayes se encuentra directamente relacionada a la distribución y accesibilidad a la anchoveta⁴⁵. Siendo el desplazamiento de estas aves guaneras influenciado por variaciones en la abundancia de anchoveta cerca de su colonia reproductiva³.

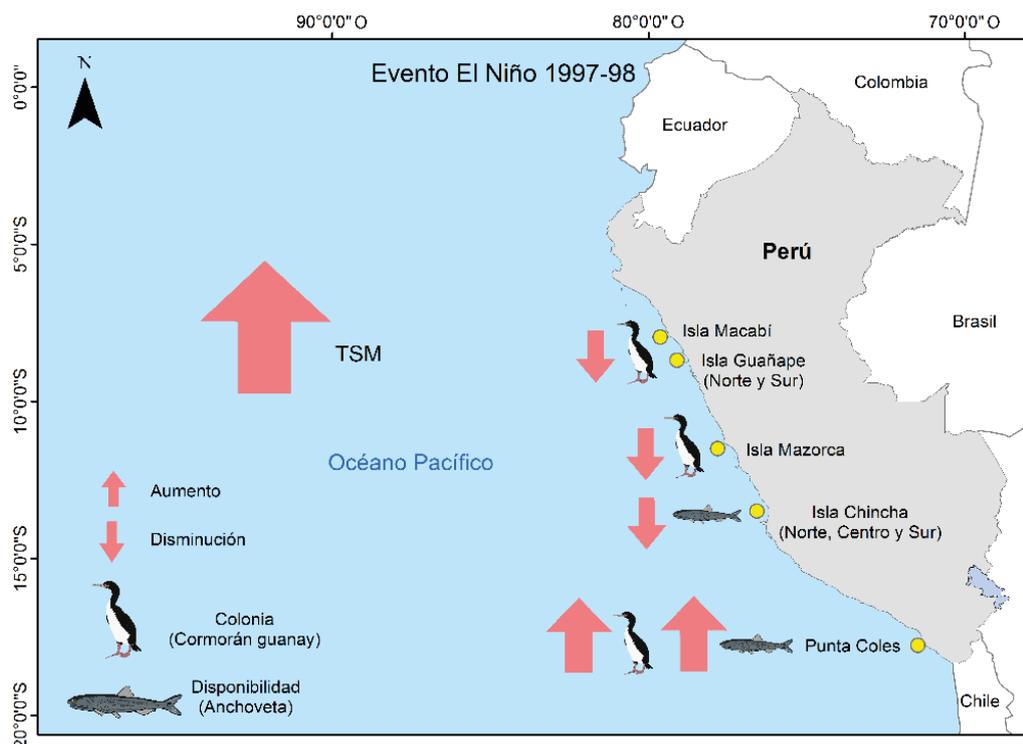


Figura 5. Representación visual de tendencias en tamaño de colonias de guanay, Temperatura Superficial del Mar (TSM) y disponibilidad de anchoveta según Jahncke, (1998) ocurridas en el Evento El Niño 1997-98.

3. Isotherma de 15°C, temperatura del mar y movimiento vertical de la anchoveta

La isoterma de 15°C es un indicador de la profundidad de la termoclina^{38, 39, 99-102} y, por lo tanto, de la accesibilidad a la anchoveta^{34, 53, 102-105}. Por ejemplo, en El Niño canónico de 1982/83, cuando aumentó la TSM a 29°C en el transecto transecuatorial a 95°O la termoclina se profundizó, junto con la capa mixta y hubo un agotamiento de nutrientes¹⁰⁶. Provocando estos eventos cálidos de El Niño canónico, una profundización como migración de la anchoveta hacia el sur de Perú⁴³. La cual estaría menos accesible para depredadores que se alimentan en la zona epipelágica como las aves guaneras^{56, 58}.

Temperaturas cálidas, incluso en eventos focalizados en la costa de Perú (este del Pacífico), como El Niño Costero, provocan un ambiente heterogéneo, movimiento de la anchoveta hacia el sur como que esté restringida a las primeras millas de la costa en la zona norte de Perú⁹⁷. Como también este aumento en la TSM puede causar que las anchovetas adultas se profundicen y que queden en la superficie las anchovetas juveniles por baja resistencia biológica⁴⁰. Estas variaciones en la temperatura del mar podrían variar la distribución de la anchoveta y, en consecuencia, los movimientos de las aves guaneras que se alimentan principalmente de ella²⁵.

4. Características de Punta San Juan

Entre Bahía Independencia y Punta San Juan (14 – 15°S) se encuentra la zona de mayor y permanente afloramiento costero como las menores temperaturas a lo largo del año en la costa de Perú⁶⁸. Siendo considerada las aguas circundantes a Punta San Juan como el núcleo de afloramiento costero más fuerte en el Perú⁶⁸. Incluso, a nivel mundial la alta intensidad de surgencia en Punta San Juan es comparada con la zona de mayor surgencia en el mundo ubicada en Lüderitz, Namibia en la corriente de Benguela⁷⁶.

Punta San Juan cuenta con una plataforma continental muy estrecha (<15 km)⁶⁷ donde la alta surgencia y condiciones permanentemente frías dispersarían la anchoveta⁴². Este escenario, posiblemente también provoque que exista baja abundancia para la pesquería comercial cerca a Punta San Juan, siendo menor al 15% del total capturado para los meses del periodo de estudio en los puertos de desembarque cercanos a Punta San Juan (tabla 1). También, para el periodo de estudio se evidenció que las aguas circundantes a aproximadamente 40 km al norte y sur de Punta San Juan eran generalmente más frías en enero de 2017 (norte: 18-18.5°C, sur: 19-19.5°C; figura 7.A) que en enero 2019 (norte:20-20.5°C, sur: 20.5-21°C; figura 7.B) y enero 2020 (norte PSJ: 19.5-20 °C, sur PSJ: 20.5-21°C; figura 7.C). Condiciones que no necesariamente coinciden con anomalías de la TSM dados en el Índice LABCOS, donde se incluye a Punta San Juan (figura 6).

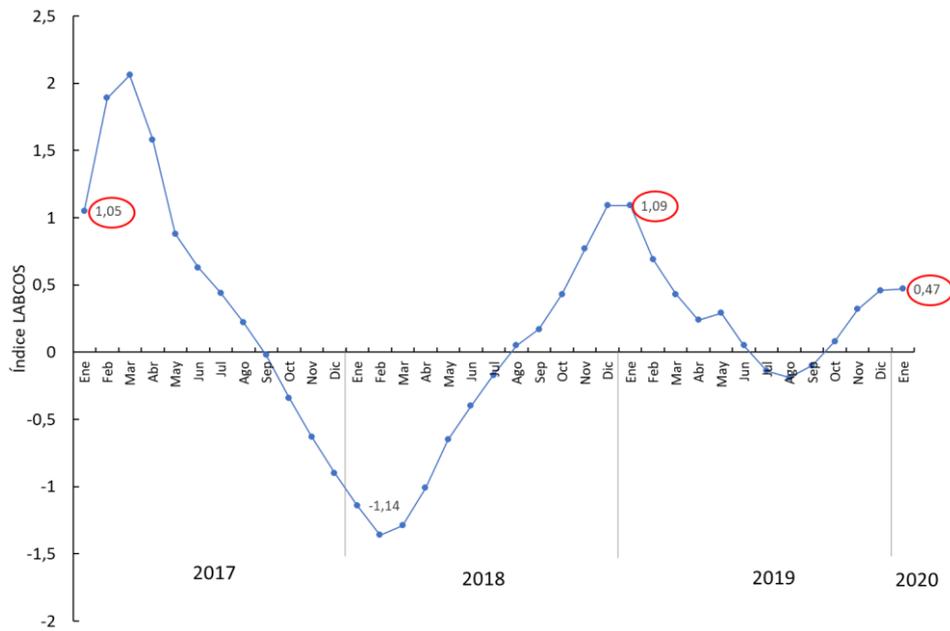


Figura 6. Variación mensual del Índice LABCOS (puntos con línea continua color azul). Índice LABCOS calculado como la media móvil corrido cada tres meses de las anomalías térmicas de la TSM obtenidas en Paita, Chicama, Chimbote, Callao, Pisco e Ilo del IMARPE y la estación costera San Juan de la Dirección de Hidrografía y Navegación de la Marina (DHNM). En círculo rojo el Índice LABCOS para enero de 2017, 2019 y 2020. Valores de Índice LABCOS: IMARPE.

Tabla 1. Desembarque de anchoveta (TM) por principales puertos cercanos a Punta San Juan (15°22'S) como para todos los puertos juntos desde Paita hasta Ilo para enero de 2017, 2019 y 2020. Los paréntesis contienen el porcentaje de desembarque para los puertos cercanos a PSJ con respecto al total desembarcado para todos los puertos en enero de 2017, 2019 y 2020. Datos de Anuario Pesca 2017⁶⁴, 2019⁶⁵ y 2020⁶⁶.

Puerto	Enero 2017	Enero 2019	Enero 2020
Pisco (13°48')	71,878 (11.5 %)	10,908 (3.6%)	0 (0%)
Atico (16°13')	4,608 (0.7%)	33,214 (11%)	0 (0%)
Todos los puertos	625,415	302,446	5,220
Paita (05°04') – Ilo (17°38')			

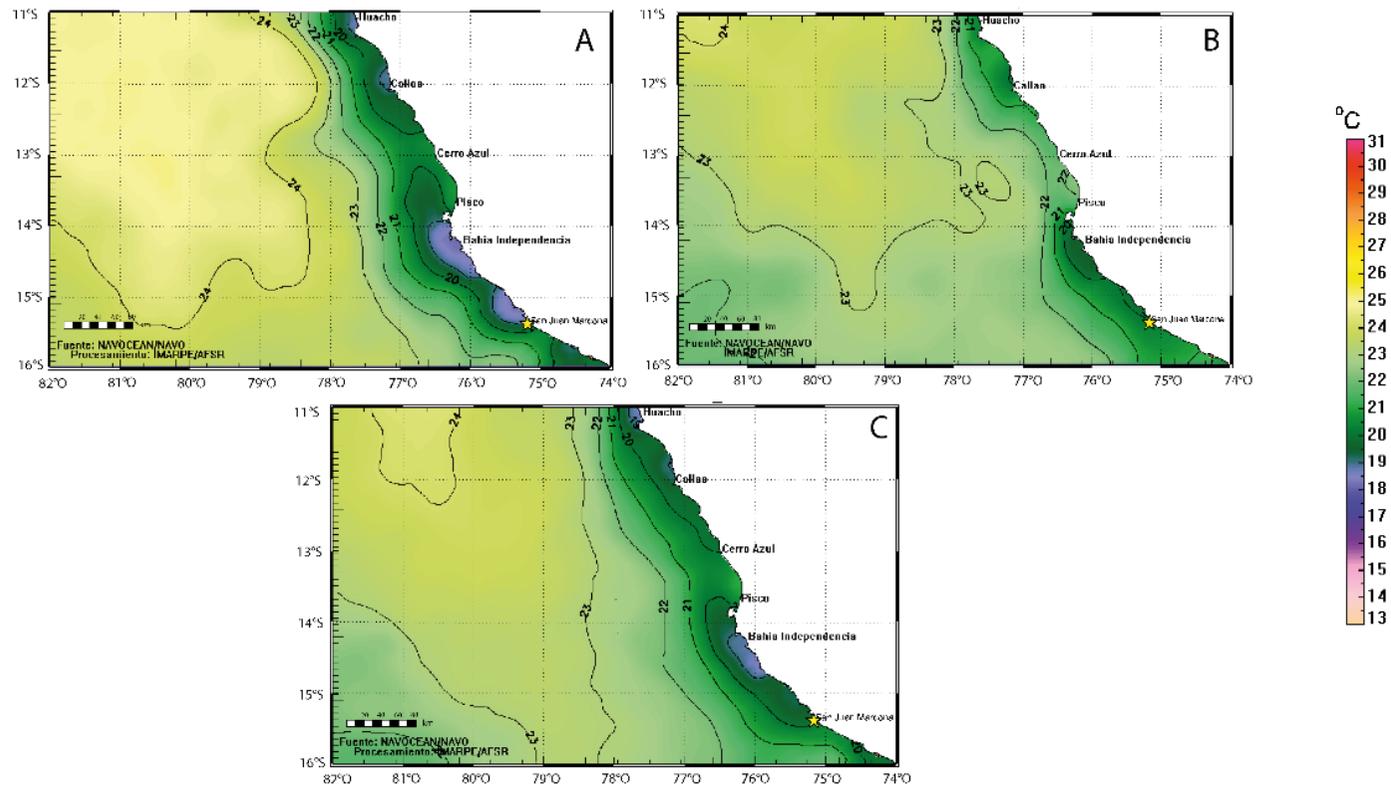


Figura 7. TSM para la primera quincena del mes de enero 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C) entre la latitud 11°S y 16°S. Fuente: NAVOCEAN/NAVO, Procesamiento: IMARPE/AFSR. En Estrella amarilla PSJ.

5. *Biologging*

Es una técnica que hace referencia al uso de aparatos electrónicos miniaturizados en animales para el registro o retransmisión de datos sobre sus movimientos, comportamiento, fisiología y/o entorno¹⁰⁷. Esta técnica ha sido utilizada en mayor medida en Norte América y poco usada en Sudamérica¹⁰⁸, desarrollando distintos artefactos para el estudio del comportamiento animal. Los aparatos incluyen GPS (*Global Positioning System*) para registrar geográficamente la ubicación de un animal, profundímetros para medir la profundidad de buceo, acelerómetros que permiten estimar el gasto energético derivado de cada actividad (vuelo, buceo y descanso)¹⁰⁹ como también registradores de video, entre otros^{110, 111}. En los últimos años el *biologging* ha servido para el estudio de diferentes taxa de animales, desde abejas para determinar presupuestos de tiempo-actividad según su desarrollo¹¹² hasta cachalotes para determinar su comportamiento de caza¹¹³. Otros trabajos incluyen descripciones de comportamientos migratorios y determinación de condiciones de incubación en cangrejos¹¹⁴ como estudios de tiburones blancos¹¹⁵. Sin embargo, uno de los grupos taxonómicos en el que el uso del *biologging* ha sido ampliamente extendido es el de las aves marinas¹⁰⁸, permitiendo abrir nuevas líneas de investigación¹¹⁰ y ampliar el conocimiento ecológico relacionado al movimiento de los animales en relación a su entorno¹¹⁶. También abrió una nueva ventana para explorar el uso de energía en relación a diferentes actividades¹¹⁷ y evaluar las interacciones que tienen las aves con diferentes actividades humanas^{3, 118-120}. Por ejemplo, el uso de acelerómetros, profundímetros, GPS y videocámaras, ha permitido descifrar en detalle el comportamiento de forrajeo en pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*)¹²¹ y cormoranes imperiales (*Phalacrocorax atriceps*)¹²². El *biologging* ha sido también utilizado para el estudio del comportamiento de forrajeo de especies de aves marinas en el Perú. Por ejemplo, en el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*)^{123, 124}, pelícano peruano¹²⁵, fragatas magníficas (*Fregata*

magnificens)¹²⁶, piquero peruano^{3, 56-58}, el camanay (*Sula nebouxii*)¹⁵ y en el cormorán guanay^{58, 59, 62, 118}.

6. Definiciones conceptuales

Tabla 2. Definiciones conceptuales.

Ave marina:	Agrupación a las aves de diferentes taxas y origen filogenético que obtienen al menos una parte de su alimento del mar, recorriendo una cierta distancia sobre su superficie. Estas aves, se reproducen normalmente, pero no exclusivamente, en islas o áreas costeras presentando poco dimorfismo sexual y a diferencia de las aves terrestres tienen un tamaño mayor y menor colorido ¹²⁷ .
Pellets:	Bolos alimenticios de textura mucosa que expulsan oralmente los guanayes cada día y que contienen partes duras no digeridas de sus presas.
Termoclina:	Es una capa dentro de un cuerpo de agua donde la temperatura cambia rápidamente con la profundidad ¹²⁸ .
Isoterma	Línea en un mapa que une puntos con la misma temperatura ¹²⁹ .
Flexibilidad del comportamiento:	Es el cambio adaptativo en el comportamiento de un animal, en respuesta a cambios en el entorno externo o interno ¹³⁰ .

III. Hipótesis

El comportamiento de forrajeo del cormorán guanay durante la temporada reproductiva varía entre años y esta variación está relacionada a condiciones oceanográficas como de disponibilidad de anchoveta de la zona circundante a la colonia.

IV. Objetivos

1. General

Evaluar la variación en el comportamiento de forrajeo del cormorán guanay en Punta San Juan durante tres temporadas reproductivas (2017, 2019 y 2020) y asociar si las variaciones en este comportamiento están vinculadas a las condiciones oceanográficas circundantes a la colonia en el periodo de estudio; como a índices de disponibilidad de anchoveta.

2. Específicos

2.1. Determinar la variación interanual de los movimientos en el mar por medio de la comparación entre años de la máxima distancia de forrajeo, la distancia total recorrida y la duración total del viaje de alimentación.

2.2. Determinar la variación interanual en el comportamiento de buceo. Para ello se comparará entre años el número total de buceos, el número de eventos de buceo (*diving bouts*)¹³¹, la profundidad máxima y duración de cada buceo por viaje de forrajeo.

2.3. Analizar la variación interanual en la distribución de las áreas de alimentación. Para ello, se realizará un análisis de Kernel anual que integre las zonas de alimentación del cormorán guanay en base a la ubicación de sus zonas

de buceo. Con ello describir las áreas de alimentación de uso principal (50% UD) como de uso general (95% UD) para cada año.

2.4. Determinar las condiciones oceanográficas (profundidad de la isoterma 15°C y temperatura del mar a 10 m de profundidad) entre años en las zonas de alimentación del guanay. Como también indicadores de disponibilidad de anchoveta (condición corporal de adultos y porcentaje numérico de anchoveta en la dieta) para cada año.

V. Materiales y métodos

Para desarrollar esta investigación se cuentan con datos de registradores GPS, TDR (registrador tiempo-profundidad) y temperatura; como información de dieta, peso y medida del ala del cormorán guanay de cada enero de 2017, 2019 y 2020. Estos datos se obtuvieron bajo los permisos emitidos por el Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SERNANP) a través de la Reserva Nacional Sistema de Islas, Islotes y Puntas Guaneras (RNSIIPG): R.J. N°011-2016-SERNANP-RNSIIPG, R.J. N°004-2019-SERNANP-RNSIIPG, R.J. N°01-2020-SERNANP-RNSIIPG. A su vez, se cuentan con los permisos emitidos por el Comité Institucional de Ética para el uso de Animales (CIEA) de la Universidad Peruana Cayetano Heredia mencionados en la primera sección de “Aspectos éticos”.

1. Lugar de estudio y temporadas de colecta de datos

Este estudio se llevó a cabo en Punta San Juan (PSJ) (15°22'00" S, 75°11'28" O; figura 8) (sur de Perú) del 09 al 19 de enero de 2017, del 07 al 20 de enero de 2019 y del 11 al 20 de enero de 2020. En estas tres temporadas se registraron aproximadamente 137 000, 46 000 y 20 000 parejas reproductivas de guanay (Agrorural, datos no publicados) para enero de 2017, 2019 y 2020, respectivamente. PSJ es una punta de 54 hectáreas que pertenece a la Reserva Nacional Sistema de Islas, Islotes y Puntas Guaneras (RNSIIPG) y está separada

del continente por un muro de 1.2 km de largo con aproximadamente 2.5 m de altura. El mar circundante a PSJ es considerado uno de los más productivos en Perú debido a zonas de mayor y permanente afloramiento costero^{68, 76, 132}. Esta punta no tiene vegetación y el paisaje está dominado por una pampa cubierta de guano, bordeada por acantilados de 30 m de altura. En Punta San Juan también se reproducen otros animales como lobos marinos (*Arctocephalus australis* y *Otaria byronia*), piqueros peruanos, pelícanos peruanos, zarcillos (*Larosterna inca*), gaviota peruana (*Larus belcheri*) y pingüinos de Humboldt.

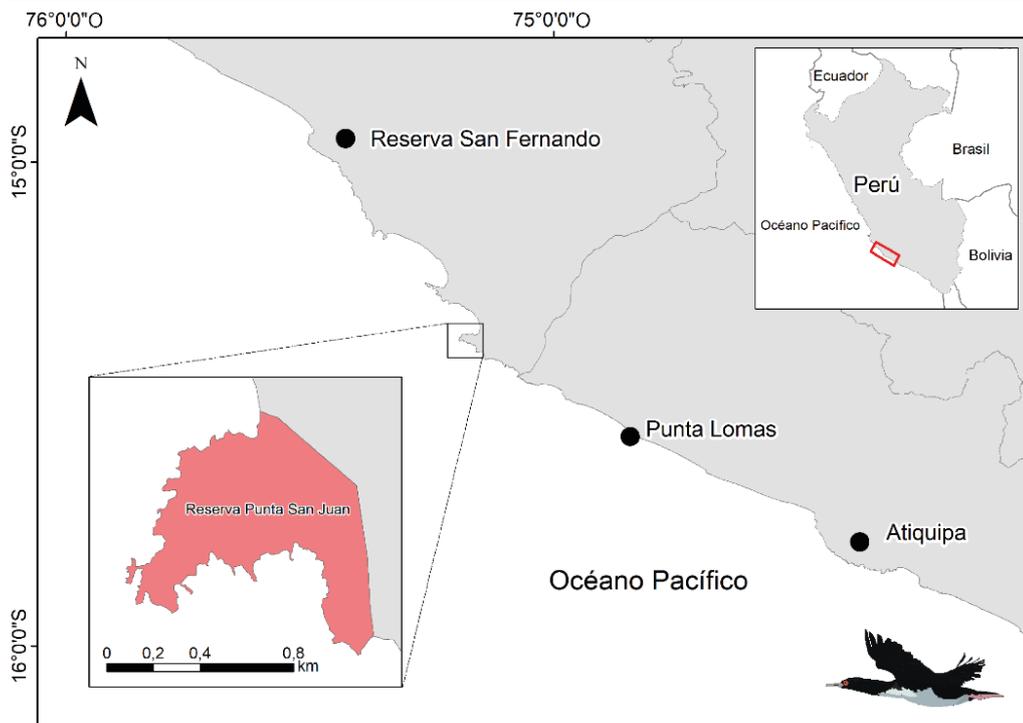


Figura 8. Localización de Punta San Juan. Lugar de estudio donde se instrumentaron con registradores a guanayes reproductivos en tres temporadas (2017, 2019 y 2020).

2. Captura, instrumentación y toma de medidas

Se capturaron e instrumentaron un total de 130 adultos reproductivos de guanay en los tres años de estudio (40 en 2017, 40 en 2019 y 50 en 2020) con distintos modelos de registradores de datos. Para las tres temporadas de trabajo con los guanayes, la gran mayoría de aves (n=102) fueron capturadas por la mañana (0545 h – 1000 h), y un grupo reducido de éstas (n=28) entre las 1000 – 1400 h, antes del inicio de los viajes de alimentación. De preferencia se eligieron nidos con los 2 adultos presentes y que estuvieran criando pichones de entre 1 a 4 semanas de edad (igual selección para los 3 años). Debido a que los guanayes son sensibles al acercamiento de personas, se utilizó una caseta móvil camuflada (alto x ancho x largo = 1.75 x 1.25 x 1.8 m; figura 9) para aproximarnos y causar el menor disturbio posible a la colonia. Desde dentro de la caseta, se desplegó una varilla telescópica, de hasta 8 m de largo, que contó en su parte final con un lazo hecho de acero galvanizado de 1.5 mm recubierto con PVC. Una vez insertado el lazo alrededor del cuello del ave, se retrajo la varilla jalando al ave suavemente hasta dentro de la caseta.

Los registradores de datos (*dataloggers*) se colocaron en la espalda baja del ave, por arriba de la glándula uropígia siendo adheridos a las plumas del ave con cinta Tesa (producto 4651)^{58, 133}; durando dicho proceso un promedio de 10 min por ave hasta su liberación. No se identificó el sexo de las aves; sin embargo, se sabe que no existen diferencias en el comportamiento de forrajeo entre hembras y machos de guanay⁵⁸.

Para medir su condición física, las aves fueron pesadas en la captura y recaptura con una balanza Pesola[®] de 5000 g (precisión: +/- 0.3%). La longitud de la cuerda alar (desde la articulación carpal hasta la punta de la pluma primaria más larga) fue medida con una regla metálica de 60 cm (precisión \pm 1 mm). Para facilitar la identificación y recaptura de cada individuo dentro de la colonia, se marcaron tanto las plumas negras como blancas de las aves capturadas. Las plumas negras

del dorso y cabeza se marcaron con una pequeña mancha con corrector Liquid Paper™ blanco, mientras que las plumas blancas del pecho con lápiz de cera de ganado vacuno de diferentes colores (Raidex®). Para la recaptura se realizó el mismo procedimiento de aproximación que en la captura. Las recapturas fueron programadas por la tarde (1400 h – 1800 h), inmediatamente después de concluido uno o dos viajes de alimentación por cada ave instrumentada. Para esto, se esperó dentro de la caseta a que el ave retornara al nido. En aquellos casos, en los cuales el ave no pudo ser recapturada el mismo día, se esperó a la mañana siguiente o a que retornara del viaje de alimentación por la tarde. Este procedimiento se repitió en los días sucesivos en caso el ave no fuera recapturada.

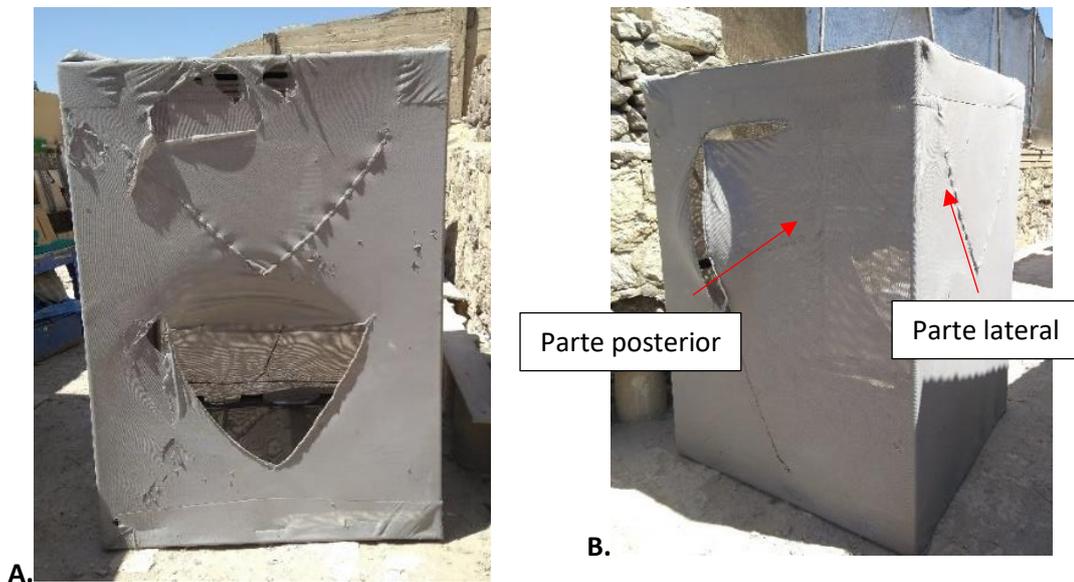


Figura 9. Ejemplo de diseño de caseta móvil. A. Vista frontal. B. Vista lateral y posterior. Modelo de Marco Cardeña.

3. Registradores de datos

En 2017, se utilizaron cuatro tipos de registradores (figura 10): (1) GPS MobileAction IgotU modelo 120 (44 x 27 x 12 mm, 21 g) de (<http://global.mobileaction.com>) que fueron encapsulados en resina epóxica para hacerlos impermeables al agua, (2) TDR (*Time-depth recorders*) CEFAS modelo DST G5 (8 mm diámetro x 31 mm largo, 2.7 g) (<https://www.cefastechnology.co.uk>), (3) GPS-TDR-Acelerómetro-Termómetro Technosmart modelo Axy-Trek (www.technosmart.eu) de tamaño pequeño (28 x 15 x 0.9 mm, 5 g) y (4) GPS-TDR-Acelerómetro-Termómetro Technosmart modelo Axy-Trek (www.technosmart.eu) de tamaño grande (45 x 24 x 17 mm, 25 g). Los TDR Cefas como los AxyTregs no necesitaron un encapsulamiento extra, ya que tienen una estructura que lo aislaba del medio exterior.

Para 2017 tanto el GPS IgotU y DST G5 se utilizaron juntos en 15 aves para obtener datos de localización y buceo. Mientras que 9 y 16 aves fueron instrumentadas con Axytreks chicos y grandes, respectivamente, siendo los Axytreks colocados solos por cada ave, ya que tenían incorporados sensores GPS, de profundidad como termómetros en un solo registrador.

En 2019 y 2020 solo se utilizaron registradores Axytreks, tanto chicos como grandes, siendo colocados también solo un Axytrek por ave. Todos los registradores que portaron las aves no superaron el 3% de su peso¹³⁴.

Para las 130 aves instrumentadas, los GPS IgotU 120 fueron programados en modo 1 fix/30s (15 aves), mientras que los registradores GPS de Axytreks pequeños fueron programados a 1 fix/30s (18 aves) o 1 fix/60s (8 aves) y los registradores GPS de Axytrek grandes programados en modo 1 fix/10s (4 aves) o 1 fix/1s (85 aves). Por otro lado, todos los registradores de profundidad (TDR Cefas, AxyTrek pequeños como grandes) fueron programados en modo 1fix/1s.

La diferencia entre años en el tipo de registradores utilizados se debió a la disponibilidad de éstos, los cuales provienen de diferentes proyectos de investigación.

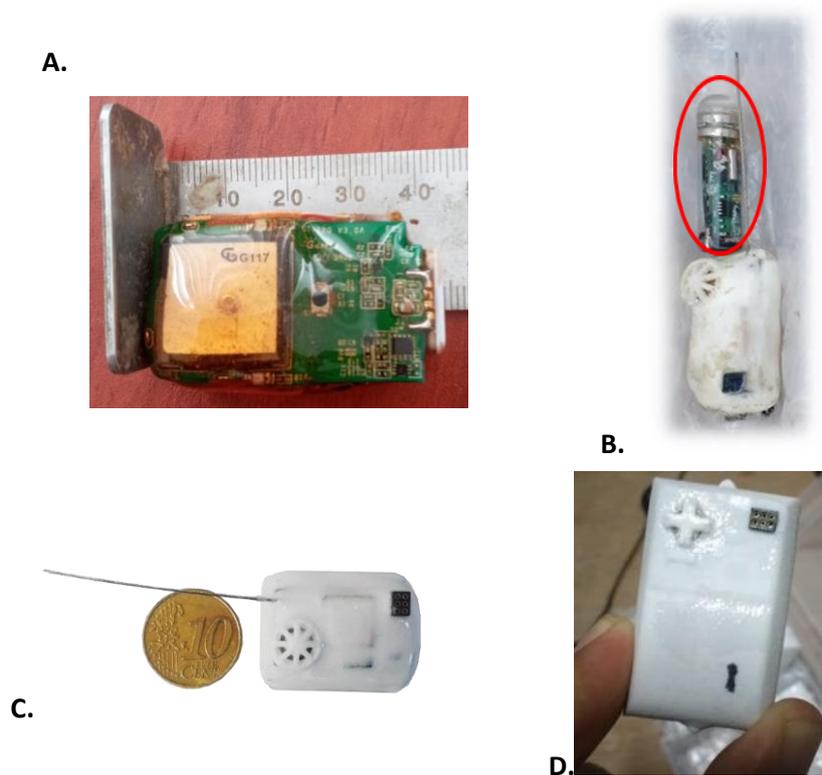


Figura 10. Registradores GPS y de buceo. A. IgotU 120 encapsulado en resina epóxica, foto: Daniel Torres. B. Cefas-TDR G5 (en círculo rojo). C. Axytrek-6g (pequeño) junto a moneda de 10 centavos de Euro, foto extraída de <https://www.technosmart.eu/>. D. Axytrek-25g (grande).

4. Viaje de forrajeo, buceos y áreas de alimentación

Un viaje de forrajeo es el lapso de tiempo entre la salida y regreso a la colonia de aves marinas que se encuentra en estado productivo¹²⁶, siendo considerado un viaje de forrajeo para este estudio cuando se registren uno o más buceos mayores a 0.5 m de profundidad. Teniendo como primer punto de inicio del viaje sobre el mar una vez que el ave sale del nido y como punto final al primer punto en tierra una vez que el ave regresa al nido (figura 11), obteniendo con ello también el número de viajes de forrajeo por día. Considerando la posición del nido con el primer punto de los registradores GPS. Para el conteo de la cantidad de viajes por día que realizaron los guanayes se consideraron aves que fueron capturadas entre las 0600 – 0700 h y recapturadas entre las 1800-1830 h. El cálculo de la proporción de 1 a 3 viajes/día se realizó con la cantidad total de viajes únicos, dobles o triples por día para cada año.

Para calcular la distancia total recorrida en los viajes de forrajeo se sumaron las distancias generadas por los puntos consecutivos en un viaje de forrajeo. Por ejemplo, en la figura 11 sería la suma desde la recta “a” hasta la “l”. El rango de forrajeo correspondía a la distancia en línea recta desde el punto más alejado en un viaje de forrajeo con respecto a la colonia (“D” en la figura 11). La duración del viaje de forrajeo correspondió al intervalo de tiempo comprendido entre el primer punto en mar (es decir cuando el ave abandona la colonia) y el primer punto en tierra (es decir cuando el ave regresa a la colonia) (en la figura 11 sería $P_{\text{final}} - P_{\text{inicial}}$).

Por otro lado, la profundidad máxima de buceo fue el registro más profundo alcanzado en un buceo mayor a 0.5 m de profundidad (figura 11). La duración del buceo se obtuvo con la diferencia entre el tiempo de salida a la superficie en una inmersión con respecto al tiempo de inicio de la inmersión cuando se alcanzaban profundidades mayores a 0.5 m (En la figura 11. sería $t_f - t_i$).

Los GPS durante la inmersión no registran datos¹¹⁰ debido a la pérdida de señal de los satélites. En estos casos, para georreferenciar los buceos, el inicio del buceo fue asignado al último dato de GPS registrado antes de la inmersión. A partir de la georreferenciación de buceos se midieron los intervalos de distancia entre buceos con la cual se calculó el número de eventos de buceo por viaje (figura 12) en base a la metodología de Gentry and Kooyman, (1986). Dicha metodología fija como el umbral de un evento de buceo (*diving bout*) al segundo punto de inflexión en una curva de sobrevivencia. Siendo los intervalos menores a dicho umbral los que pertenecen a un mismo *diving bout*. El establecer un umbral de distancia entre buceos permitirá tener mayor certeza que el ave se ha movilizado de un área a otra para alimentarse. Y finalmente, también con la georreferenciación de los buceos se calcularon las áreas de alimentación por medio del análisis de densidad de Kernel (figura 12). Con los cuales se busca definir áreas de forrajeo núcleo o principal con 50% UD y áreas de uso general de alimentación con 95% UD.

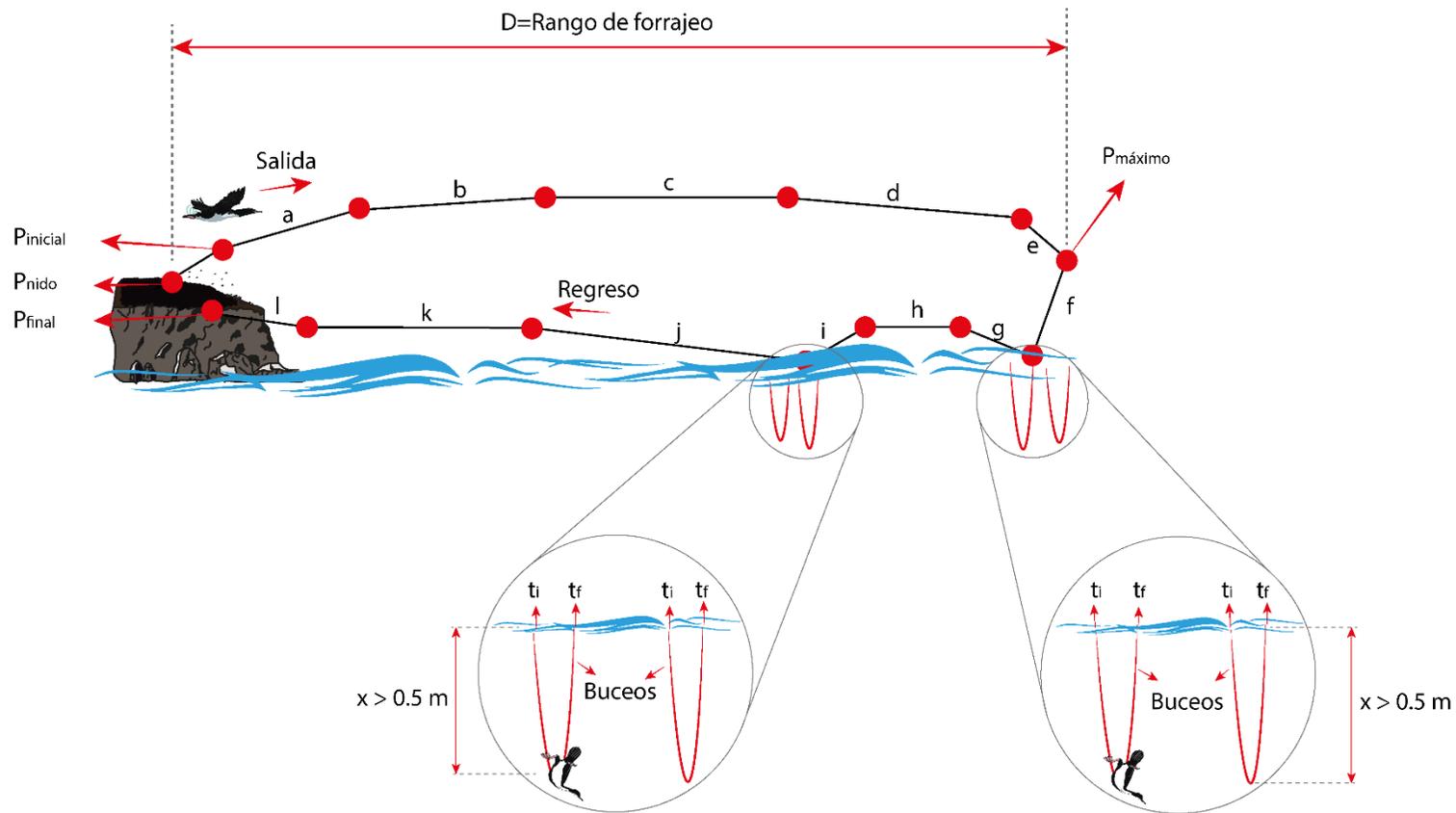


Figura 11. Representación visual de un viaje de forrajeo. P_{nido} : Punto GPS del nido. $P_{inicial}$: Punto de tiempo inicial de primera posición sobre el mar al salir del nido. P_{final} : Punto de tiempo final de primera posición en tierra al regresar al nido. $P_{máximo}$: Punto de mayor distancia en línea recta, en el viaje de forrajeo, con respecto a la colonia. t_i : tiempo de inicio de inmersión. t_f : tiempo final de inmersión.

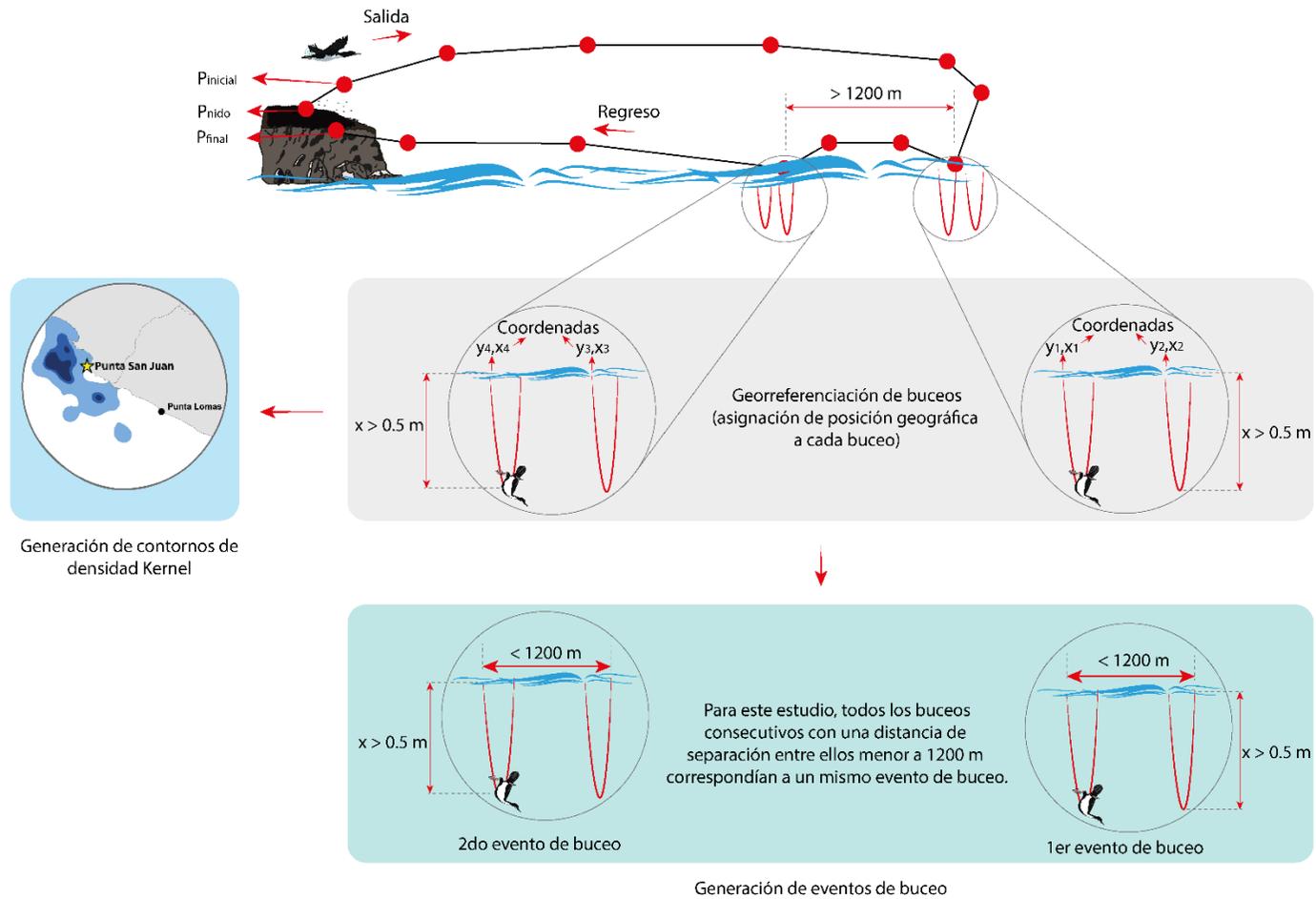


Figura 12. Representación visual de generación de eventos de buceo como de contornos de densidad Kernel en base a la georreferenciación de buceos. $y_{1,2,3,4}, x_{1,2,3,4}$: corresponden a latitud y longitud, respectivamente.

5. Variables oceanográficas

Para conocer las condiciones oceanográficas circundantes a la colonia reproductiva de guanayes para enero de 2017, 2019 y 2020 se determinó la profundidad de la isoterma de 15°C como la temperatura del mar a 10 m de profundidad. Estas dos variables se extrajeron de los registradores de temperatura y profundidad (TDR Cefas y Axytreks) cuando el guanay buceaba en sus áreas de alimentación. Únicamente se consideró un registro de temperatura como de profundidad por buceo para reducir la redundancia en los datos. Siendo finalmente promediados todos los datos de profundidad de isoterma 15°C como de temperatura a 10 m de profundidad para cada año.

6. Índices de disponibilidad de anchoveta (condición corporal y dieta)

Para tener un índice de disponibilidad de anchoveta entre 2017, 2019 y 2020 se determinó la condición corporal como la dieta del guanay. La condición corporal se obtuvo por medio del coeficiente entre el peso corporal (peso en captura) y la longitud de la cuerda alar¹³⁵. La dieta fue determinada por medio de la recolección de regúrgitos espontáneos de las aves instrumentadas, principalmente en el momento de la recaptura. Cada regúrgito fue pesado con una balanza Pesola[®] de 300 g (0.3% de precisión). En la mayoría de los casos, el contenido estomacal estuvo poco digerido por lo que fue posible separar las presas, identificarlas a nivel de especie y medir el largo total de los peces (punta del hocico hasta la punta de la cola). Adicionalmente, en 2019 se recolectaron *pellets* frescos (tabla 2) de guanay para el análisis de la composición de la dieta debido a que el número de regúrgitos para este año fue muy bajo. Los *pellets* se analizaron individualmente, obteniéndose las partes duras no digeridas (otolitos de peces y picos de calamar), las cuales fueron separadas, contadas e identificadas a nivel de especie en peces¹³⁶. Siendo la composición de la dieta

expresada por el % numérico^{137, 138}, específicamente, siendo el % numérico de anchoveta (adulta + juvenil), ya que es la principal presa de la cual se alimenta el guanay.

7. Análisis de datos

Solo se trabajó con datos de 31, 36 y 36 aves para 2017, 2019 y 2020, respectivamente, para los análisis de viajes de alimentación, comportamiento de buceo como de análisis de áreas de alimentación. Y para el cálculo del porcentaje de viajes por día que realizaron los guanayes se seleccionó una muestra de 13, 28 y 18 aves para 2017, 2019 y 2020, respectivamente. La diferencia entre la cantidad de aves instrumentadas (n=130) y el número de aves con datos para análisis (n=103) fue debido a que se descartaron aves que tenían datos incompletos. Los viajes de forrajeo y los datos de buceo se seleccionaron cuando se tenían profundidades de inmersión $> 0.5 \text{ m}$ ^{57, 58}.

7.1. Viajes de alimentación

Los datos espaciales del GPS fueron visualizados en ArcGIS 10.3 *Geographic Information System software* (ESRI 2014) en coordenadas UTM 18S. El conteo del número de viajes de forrajeo por día, la máxima distancia de forrajeo, distancia total recorrida, duración de los viajes de alimentación se calcularon utilizando el paquete *geosphere*¹³⁹ del software estadístico R versión 3.6.1.

7.2. Comportamiento de buceo

El umbral de $> 0.5 \text{ m}$ de profundidad para identificar los buceos como la extracción de cada buceo para cada viaje de forrajeo se hizo en *Multitrace MT-dive software* (Jensen Software System). Las variables determinadas en dicho software fueron: máxima profundidad de cada buceo, duración de cada buceo y número de buceos por viaje.

7.3 Georreferenciación de buceos y eventos de buceo (*diving bouts*)

La georreferenciación de buceos se hizo uniendo los *dataframe* de buceos como de coordenadas provistos por los registradores de profundidad como GPS, respectivamente. Estos dos *dataframe* se unieron utilizando la columna *TimeStamp*, la cual era común para los dos *dataframe* y contenía la fecha y hora. Esta unión de los dos *dataframe* se hizo con el paquete *dplyr* del software R.

Según la metodología de Gentry and Kooyman, (1986) el segundo punto de inflexión en la curva de sobrevivencia de los intervalos entre buceos se ubicó en 1200 m como umbral para un *diving bout* (figura 12 y 13). Es decir, todo intervalo de distancia entre buceos consecutivos menor a 1200 m correspondió a un solo *diving bout* (figura 12).

7.4. Análisis de las áreas de alimentación

Los buceos georreferenciados se utilizaron también para establecer las áreas de alimentación mediante la estimación de polígonos de 95 % (áreas de uso general) y 50% (áreas de uso principal) de distribución de utilización (UD) usando el análisis fijo de densidad de Kernel (figura 12) con ancho de banda predeterminado o de referencia (href). Los *shapefile* de densidad de Kernel fueron generados utilizando el paquete "*adehabitatHR*"¹⁴⁰ con el software R versión 3.6.1 y luego importados a ArcGIS 10.3 para la elaboración de mapas.

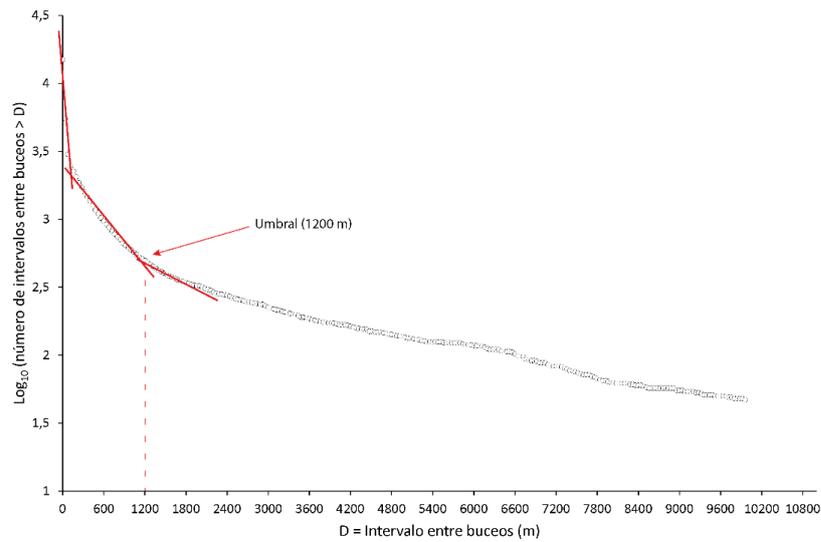


Figura 13. Logaritmo de curva de sobrevivencia de intervalos de distancia entre buceos para enero de 2017, 2019 y 2020. Umbral de 1200 m para establecer un *diving bout*.

7.5. Análisis de variables oceanográficas

Se aplicaron 3 filtros para obtener la profundidad de la isoterma de 15°C como la temperatura del mar a 10 m de profundidad. Los dos primeros filtros aplicados fueron comunes para las dos variables oceanográficas, siendo el primer filtro profundidades de buceos > 0.5 m y el segundo filtro que se tenga un intervalo de tiempo entre puntos consecutivos de buceo >124 s. Esto último debido a que es el mayor tiempo en que el guanay está bajo el agua (para este estudio). Con ello se daba seguridad que se estaba extrayendo solo 1 dato de temperatura como de profundidad por buceo. El tercer filtro para la profundidad de la isoterma de 15°C se estableció para temperaturas en el rango de 15.5-16 °C, esto porque para enero de 2019 la temperatura registrada estuvo por encima de 15.7°C. Finalmente, el tercer filtro para la temperatura del mar a 10 m se estableció con un intervalo de ± 0.1 m, para reducir el error lo más que se pueda (figura 14). Y eligiendo 10 m de profundidad por ser el promedio de profundidad máxima de buceo para los tres años (ver Resultados).

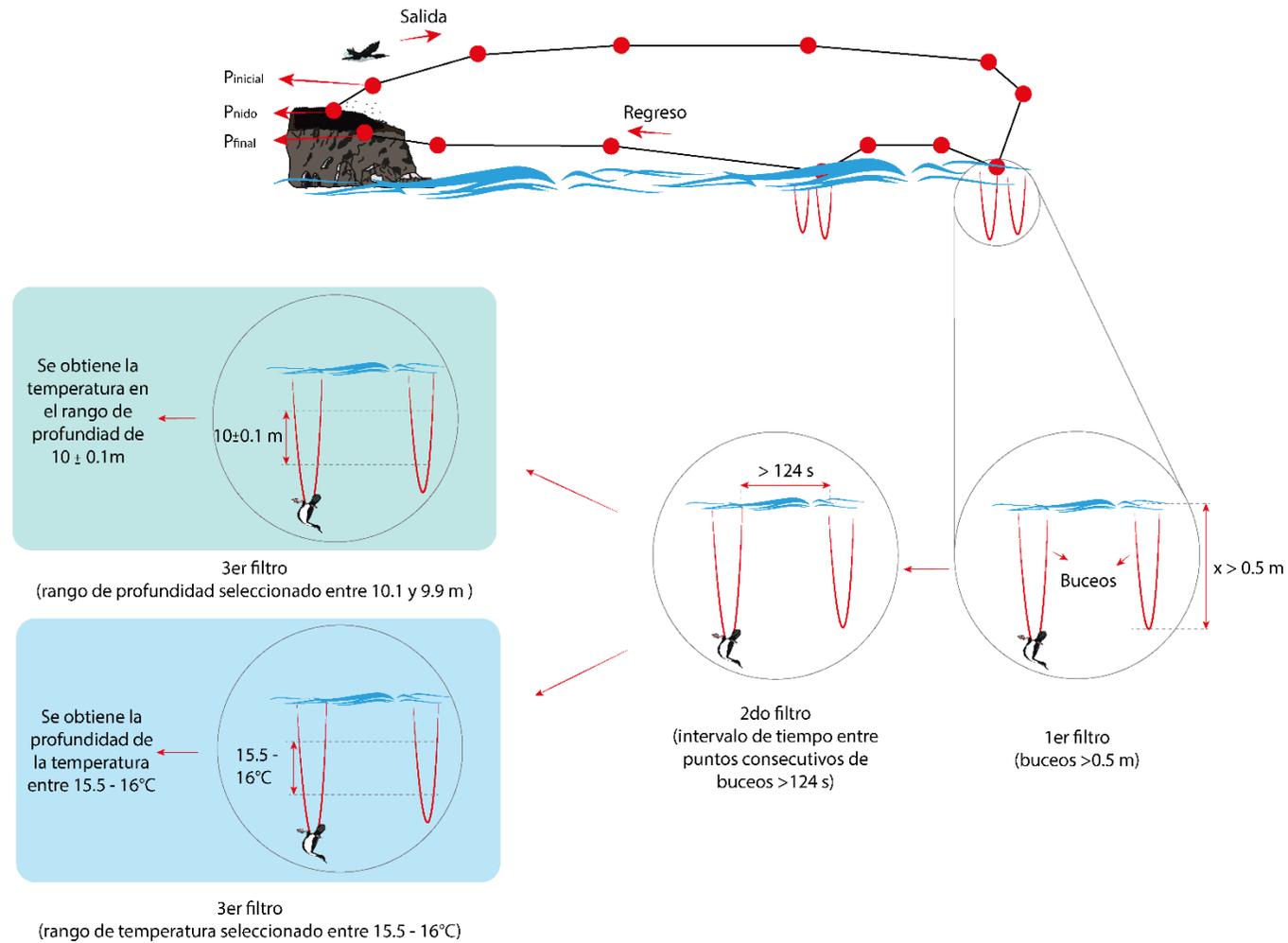


Figura 14. Representación visual de pasos para obtener la profundidad de la isoterma de 15°C como la temperatura a 10 m de profundidad.

7.6. Análisis de índices de disponibilidad de anchoveta

El análisis e identificación de otolitos se realizó con la guía de García-Godos 2001 y las presas enteras o parcialmente enteras identificables se determinaron a nivel de especie con el Catálogo Digital de la Biodiversidad Acuática del Perú del IMARPE (https://biodiversidadacuatica.imarpe.gob.pe/Catalogo/Grupos_Biologicos?id=127).

8. Análisis estadístico

8.1. Viajes de forrajeo y buceos

El conjunto de datos compilado para cada ave incluyó múltiples valores de datos secuenciales dentro de un viaje de alimentación y usualmente más de un viaje durante el tiempo de instrumentación, por lo tanto, no se pueden considerar independientes. Para evitar la pseudoreplicación de datos a nivel de aves, se aplicaron modelos lineales mixtos generalizados (GLMMs) con estimaciones de máxima probabilidad restringida (REML) para comparación de variables de forrajeo entre diferentes años. En este modelo, la identificación del ave fue la variable aleatoria, el año la variable fija (predictora) y las variables respuesta fueron los comportamientos de forrajeo (distancia total recorrida, duración del viaje, rango de forrajeo, número y eventos de buceo por viaje, profundidad máxima y duración del buceo). Cada variable respuesta se hace por separado y cada una de ella solo tiene una variable predictora que es el año. Para identificar diferencias entre años en el porcentaje de viajes por día se utilizó la prueba de Chi cuadrado.

8.2. Condiciones oceanográficas e índices de disponibilidad de anchoveta

Para comparaciones estadísticas entre años para las variables oceanográficas (profundidad de la isoterma de 15°C y temperatura del mar a 10 m de profundidad) e índices de disponibilidad de anchoveta (condición corporal y dieta de guanayes) se utilizó modelos lineales generalizados (GLM). A dichas variables también se le aplicaron pruebas *post hoc* de comparación de medias Ryan-Einot-Gabriel-Welsch and Quiot (REGWQ). Finalmente, se utilizó la prueba de Chi cuadrado para determinar diferencias entre años en el porcentaje de juveniles de anchoveta hallados en la dieta. Las pruebas se realizaron con el paquete estadístico SAS 9.4 (SAS Institute, Cary NC, USA). Las medias se expresaron ± 1 d.s. y se consideraron las diferencias significativas a $P < 0.05$.

VI. Resultados

1. Viajes, buceos y áreas de alimentación

Hubo diferencias entre años en la distancia total recorrida, duración del viaje de alimentación y rango de forrajeo (tabla 2). Los viajes fueron de menor recorrido, duración y alejamiento de la colonia reproductiva en 2017 (figura 15, figura 16, tabla 3). En 2017, los guanayes viajaron al sureste, noroeste y oeste; mientras que en 2019 mayoritariamente al sureste y en 2020 al sureste y al oeste (figura 15). En 2017 hubo mayor proporción de viajes dobles/día en comparación a 2019 y 2020; sin embargo, no hubo diferencias entre años (tabla 3).

La mayor profundidad máxima de buceo fue de 69 m y el mayor tiempo bajo el agua fue de 124 s (tabla 3), siendo sus promedios 10.46 m y 26.26 s, respectivamente para los tres años juntos. Sin embargo, la mayoría de buceos fueron más someros, con 39%, 63% y 85% del total de buceos a profundidades menores a 5 m, 10 m y 20 m, respectivamente. Asimismo, el 35%, 71% y 88% de los buceos tuvieron una duración menor a 15 s, 30 s y 45 s, respectivamente.

Para cada año los buceos también fueron someros; con 79%, 83% y 91% de los buceos de 2017, 2019 y 2020, respectivamente, menores a 20 m (figura 18). La mayor cantidad de inmersiones duraron menos de un minuto, siendo el 80.5%, 86% y 92.5% de las inmersiones para 2017, 2019 y 2020, respectivamente, menores a 45s (figura 19).

Hubo diferencias entre años en el comportamiento de buceo (figura 17, tabla 3). Los buceos de los guanayes en un viaje se agrupan en uno o varios eventos de buceo (rango 1 – 15, tabla 3). Hubo diferencias interanuales en el número de eventos de buceo por viaje, teniendo el 2019 un mayor número de eventos de buceo que los otros años (figura 17A, tabla 3). Asimismo, el número de buceos por viaje de alimentación fue significativamente mayor en 2019-2020 que en el 2017 (figura 17, tabla 3). Hubo una correlación significativa entre la duración y la máxima profundidad de buceo (Pearson, $r^2 = 0.88$, $P < 0.0001$).

Tabla 3. Diferencia interanual en el comportamiento de forrajeo para adultos reproductores de guanay criadores de pichones en Punta San Juan. Media \pm desviación estándar, rango entre paréntesis y n (cantidad de datos) en *itálica*. Cantidad de viajes únicos, dobles o triples por día en *itálica*.

	2017	2019	2020	Estadísticas	P
Movimientos en el mar					
Distancia total recorrida (km)	47.7 \pm 18.44 (15.91 - 99.85) <i>68</i>	75.9 \pm 47.17 (17.19 - 219.61) <i>64</i>	82.3 \pm 39.2 (24.41 - 180.34) <i>53</i>	REML, $F_{2,100}=16.02$	<0.0001
Duración del viaje (h)	2.8 \pm 1.12 (1.04 - 6.35) <i>68</i>	3.7 \pm 1.87 (1.18 - 8.35) <i>64</i>	3.9 \pm 2.22 (0.95 - 9.28) <i>53</i>	REML, $F_{2,100}=7.40$	0.001
Rango de forrajeo (km)	16.5 \pm 6.34 (5.06 - 40.21) <i>68</i>	24.1 \pm 18.67 (4.62 - 92.23) <i>64</i>	27.1 \pm 12.23 (4.97 - 53.95) <i>53</i>	REML, $F_{2,100}=10.39$	<0.0001
% 1 viaje/día	17.6 <i>3</i>	45.2 <i>8</i>	42.1 <i>14</i>		
% 2 viajes/día	76.5 <i>13</i>	54.8 <i>11</i>	57.9 <i>17</i>	$\chi^2=3.81$	0.148
% 3 viajes/día	5.9 <i>1</i>				

Tabla 3. Continuación.

	2017	2019	2020	Estadísticas	P
Comportamiento de buceo					
Número de eventos de buceo/viaje	3.01 ± 1.89 (1 - 8) 68	4.48 ± 3.14 (1 - 15) 64	3.56 ± 2.45 (1 - 12) 53	REML F _{2,100} =5.34	0.0071
Número de buceos/viaje	72.12 ± 41.15 (11 - 211) 68	117.13 ± 78.39 (12 - 346) 64	127.1 ± 99.50 (20 - 556) 53	REML F _{2,100} =9.71	0.0001
Profundidad máxima de buceo (m)	12.44 ± 10.41 (0.51 - 63.64) 4904	11.4 ± 10.82 (0.51 - 68.86) 7497	8 ± 8.48 (0.53 - 60.99) 6732	REML F _{2,100} =342.6	<0.000 1
Duración del buceo (s)	29.2 ± 19.27 (2 - 124) 4904	26.6 ± 17.86 (2 - 124) 7497	21 ± 14.62 (2 - 117) 6732	REML F _{2,100} =366.72	<0.000 1

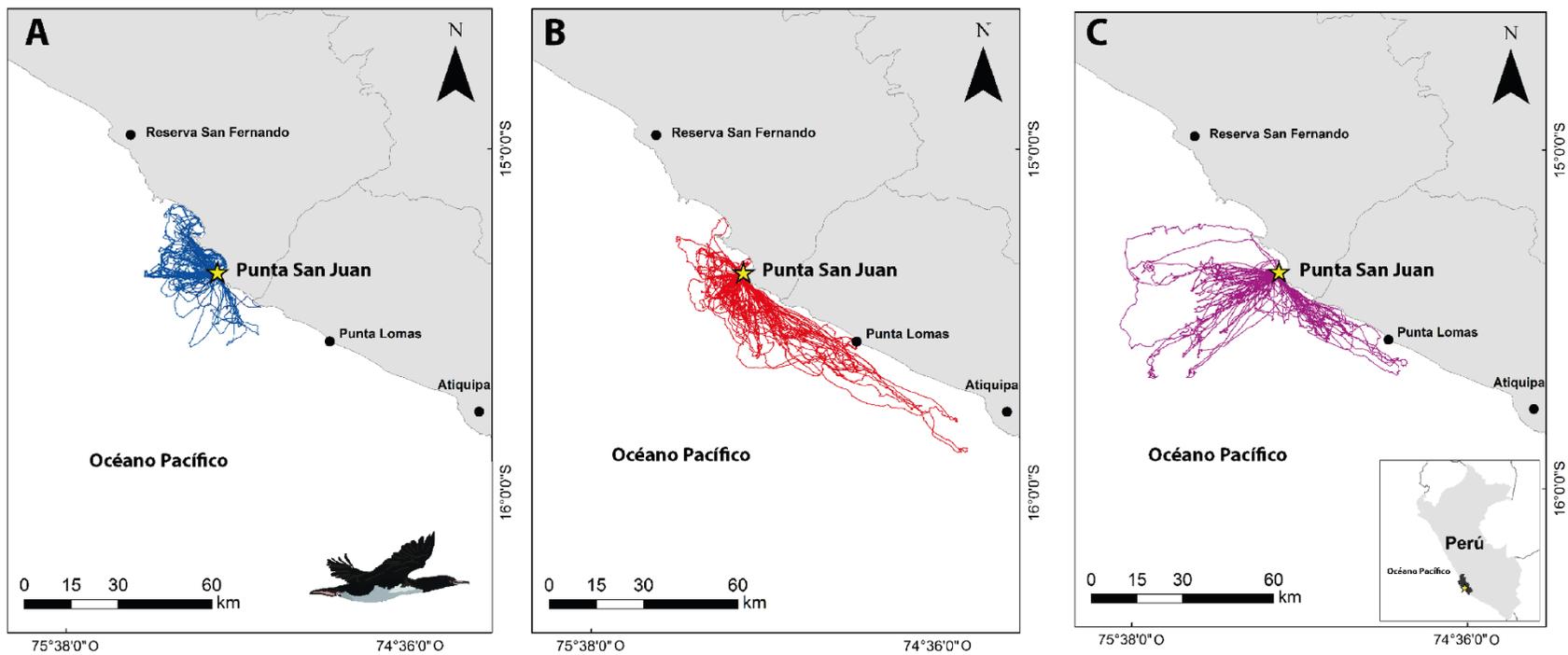


Figura 15. Viajes de forrajeo del cormorán guanay en temporada reproductiva para enero de 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C). La estrella amarilla indica la localización de Punta San Juan.

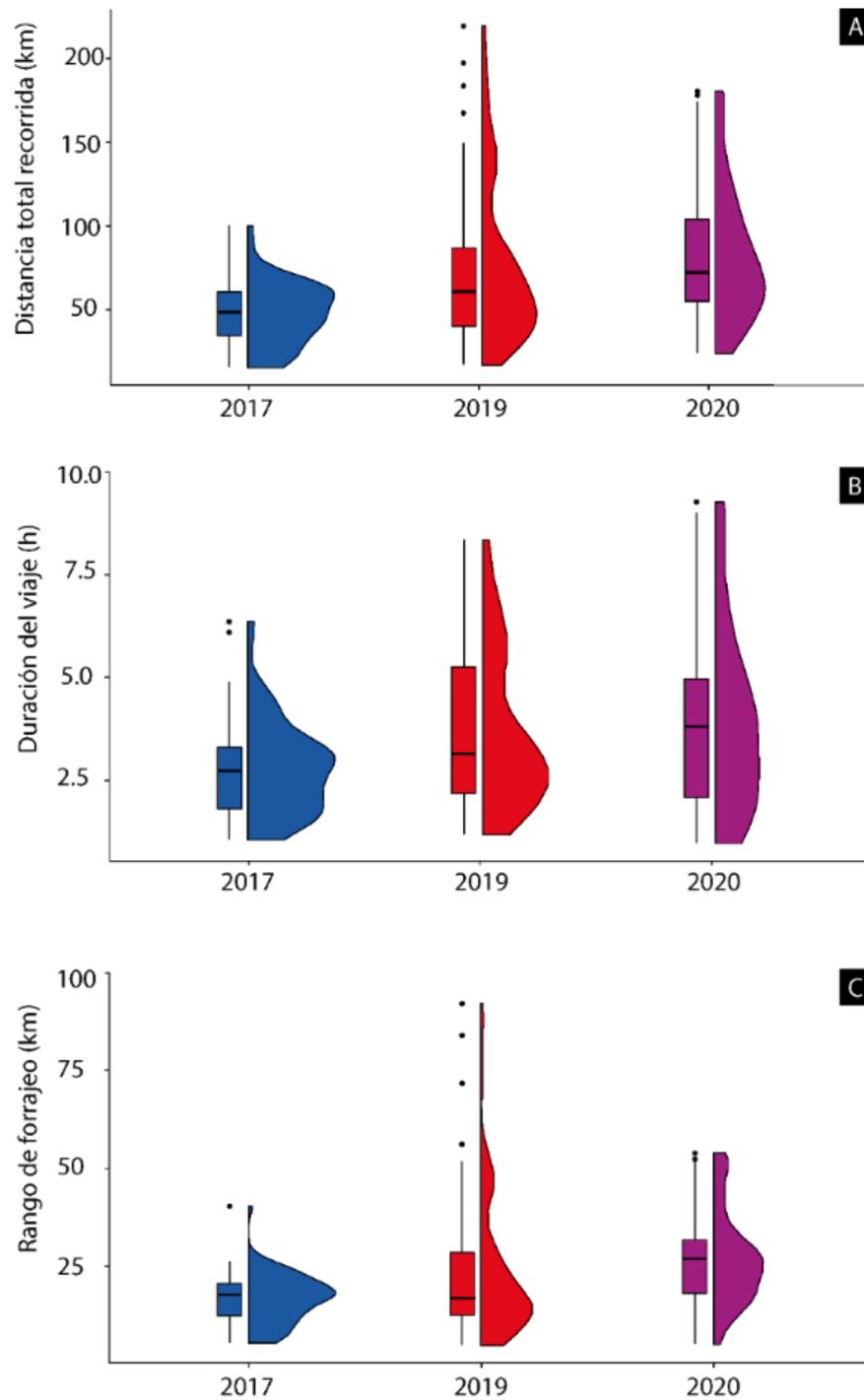


Figura 16. Gráfico de cajas acompañado de gráfico de medio violín para los movimientos en el mar (distancia total recorrida (km) (A), duración del viaje (h) (B) y rango de forrajeo (km) (C)) para enero de 2017, 2019 y 2020.

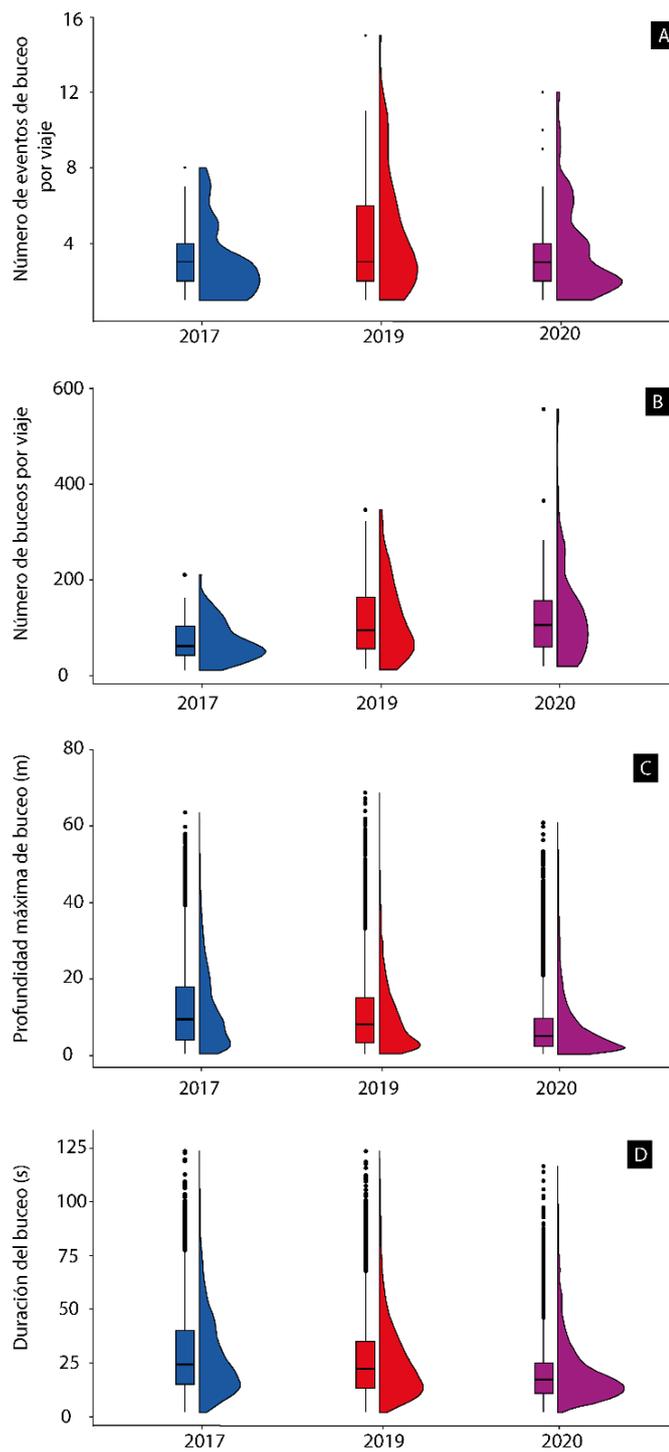


Figura 17. Gráfico de cajas acompañado de gráfico de medio violín para el comportamiento de buceo (número de eventos de buceo por viaje (A), número de buceos por viaje (B), profundidad máxima de buceo (m) (C) y duración del buceo (s) (D)) del guanay para enero de 2017, 2019 y 2020.

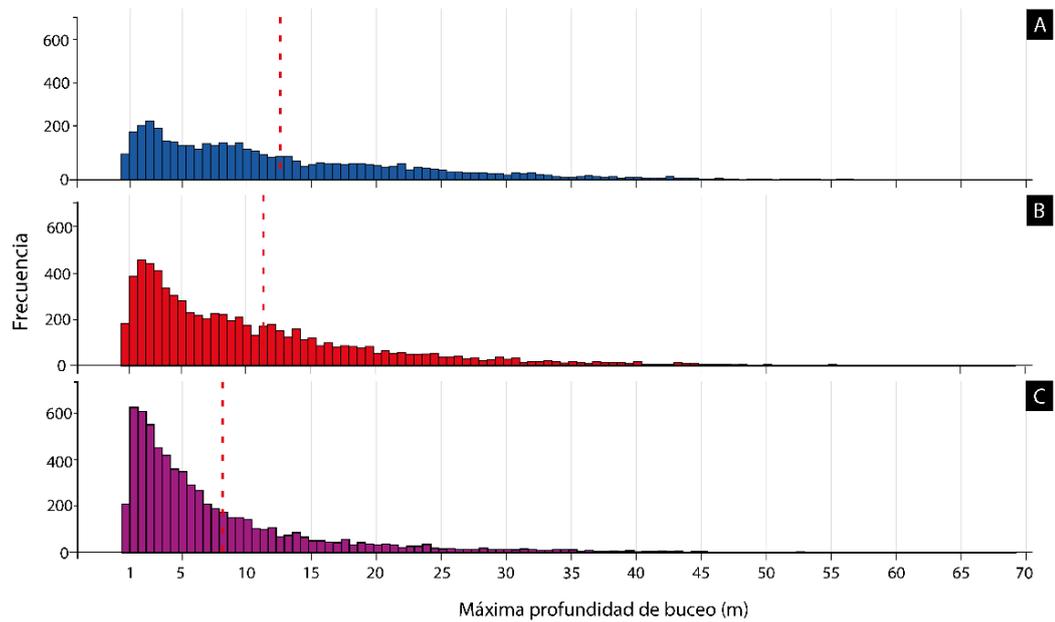


Figura 18. Histograma de máxima profundidad de buceo para enero de 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C). Línea roja discontinua vertical indica el promedio.

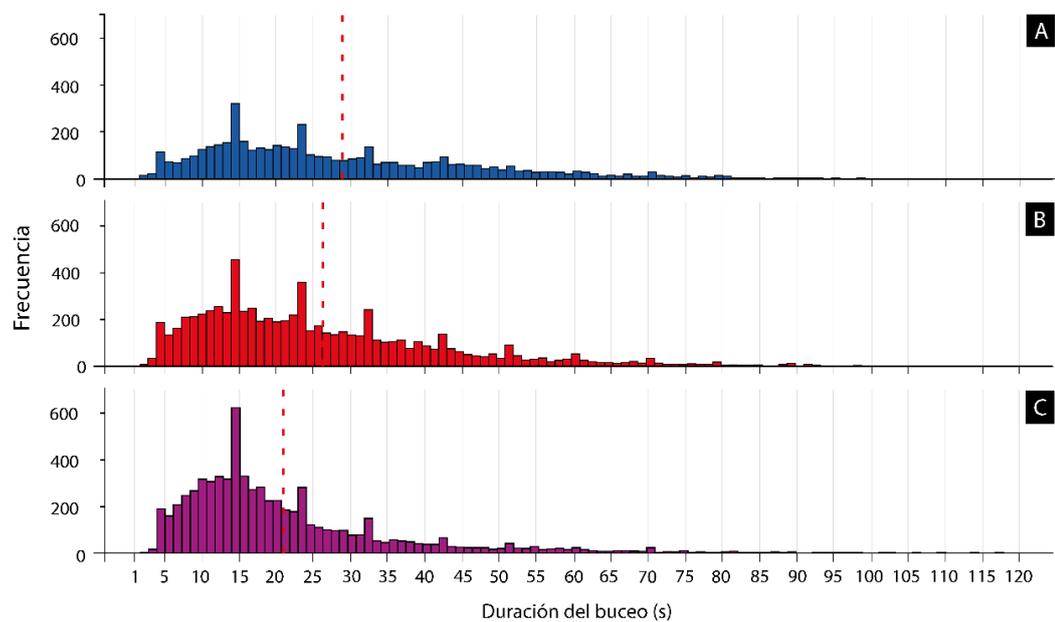


Figura 19. Histograma de duración de buceo para enero de 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C). Línea roja discontinua vertical indica el promedio.

El análisis de densidad de Kernel en base a los puntos de ubicación de los buceos muestra que las áreas de uso general (UD 95%) en 2017, 2019 y 2020 fueron de 1,133, 2,092 y 2,488 km², respectivamente. Mientras que la de uso principal (UD 50%) tuvieron áreas de 262, 462 y 572 km² para 2017, 2019 y 2020, respectivamente. Para 2017 la mayor extensión del área principal de alimentación estuvo al noreste, mientras que la de uso general se extendió al norte, oeste y sur, no superando los 40 km de distancia desde Punta San Juan (figura 20, figura 21A). En 2019, la mayor extensión de la zona principal como general de alimentación estuvieron en dirección sureste de Punta San Juan, no superando los 35 km y 95 km, respectivamente (figura 20, figura 21B). Mientras que en 2020 la mayor extensión de la zona principal como general de alimentación estuvieron en dirección suroeste a 52 y 61 km de PSJ, respectivamente (figura 20 y figura 21C).

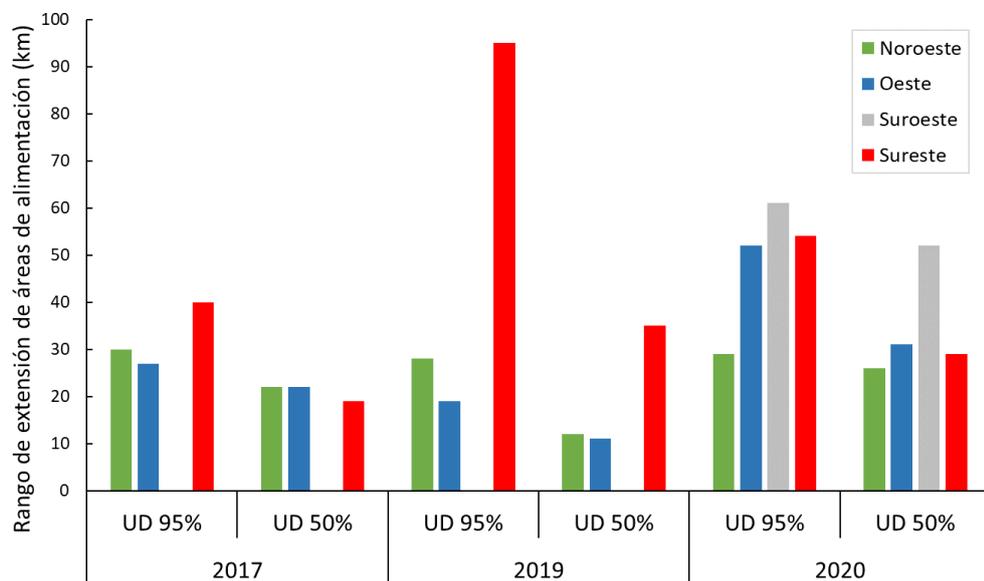


Figura 20. Rangos de extensión de áreas de alimentación del guanay. Se toma como punto de referencia a Punta San Juan para medir el rango de extensión de las áreas de uso principal (UD 50%) como general (UD 95%) para enero de 2017, 2019 y 2020.

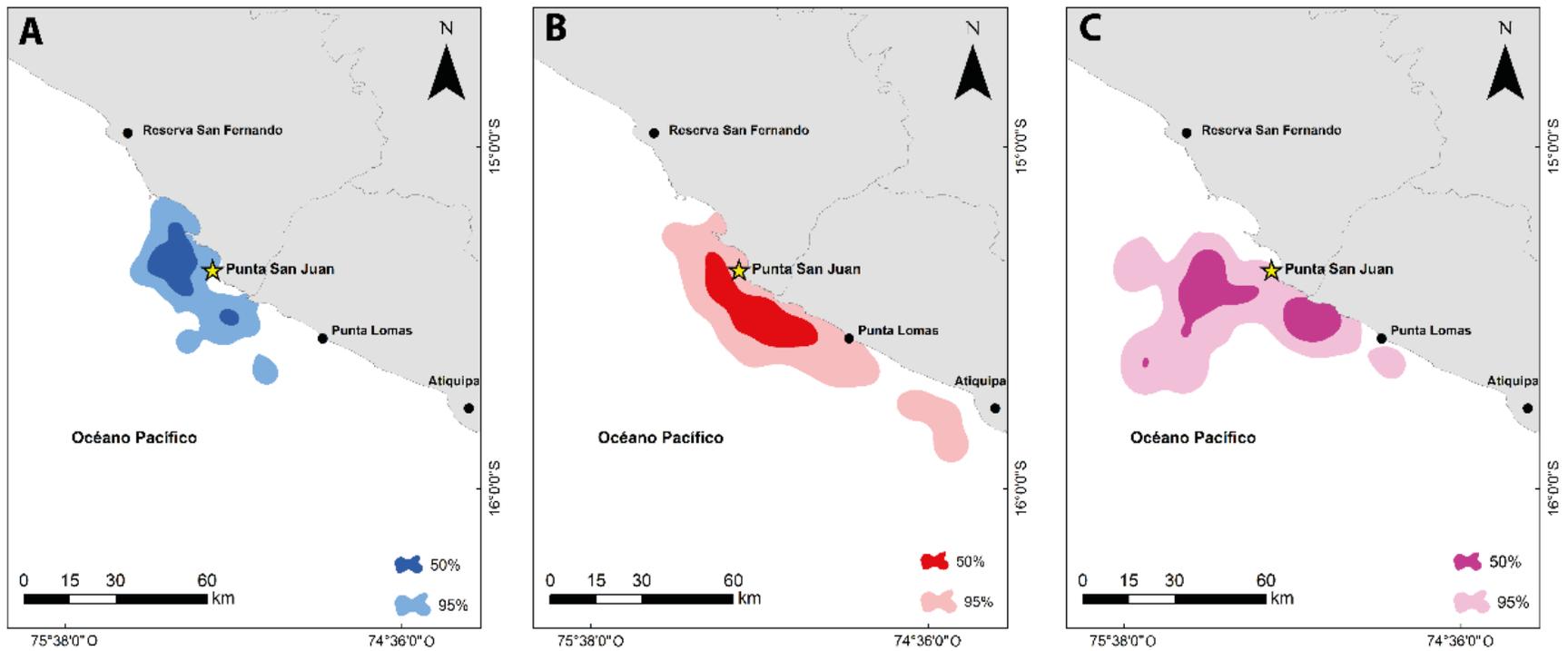


Figura 21. Mapas de contornos de densidad de Kernel generados con buceos georreferenciados para enero de 2017 (A), 2019 (B) y 2020 (C). Los contornos de densidad están basados según la distribución de utilización (UD) al 95% (uso general) y 50% (uso central o principal). Punta San Juan ubicada en la estrella amarilla.

2. Variables oceanográficas

Hubo diferencias interanuales en la profundidad de la isoterma 15°C (GLM, $F_2=37.58$, $P<0.0001$, figura 22, tabla 4), como en la temperatura del mar a 10 m de profundidad (GLM, $F_2 = 321.41$, $P<0.0001$, figura 22, tabla 4). Pruebas *post hoc* de comparación de medias revelaron que tanto la profundidad de la isoterma de 15°C como la temperatura del mar a 10 m de profundidad fueron diferentes entre años (Ryan-Einot-Gabriel-Welsch and Quiot, $P<0.05$, figura 22A y B). Presentando el 2019 la isoterma más profunda y aguas más cálidas, mientras que el 2017 una profundidad de isoterma de 15°C intermedia entre 2017 y 2020 pero las aguas más frías (tabla 4). Siendo el 2020 el que presentó la profundidad de isoterma de 15°C más somera comparado con 2017 y 2019 (tabla 4).

Tabla 4. Variables oceanográficas obtenidas en zonas de alimentación de guanayes reproductores en Punta San Juan (PSJ) durante el periodo de estudio. Media \pm desviación estándar, rangos en paréntesis y n en itálica es la cantidad de datos.

	2017	2019	2020
Profundidad de isoterma 15°C (m)	19.6 \pm 11.37 (0.53 - 49.12) <i>677</i>	25 \pm 10.96 (0.64 - 44.56) <i>221</i>	16.2 \pm 11.68 (0.51 - 50.23) <i>312</i>
Temperatura a 10 m de profundidad (°C)	16.8 \pm 1.54 (14.1 - 23.5) <i>594</i>	18.7 \pm 1.26 (16.2 - 24.8) <i>723</i>	17.3 \pm 1.45 (14.4 - 22.4) <i>499</i>

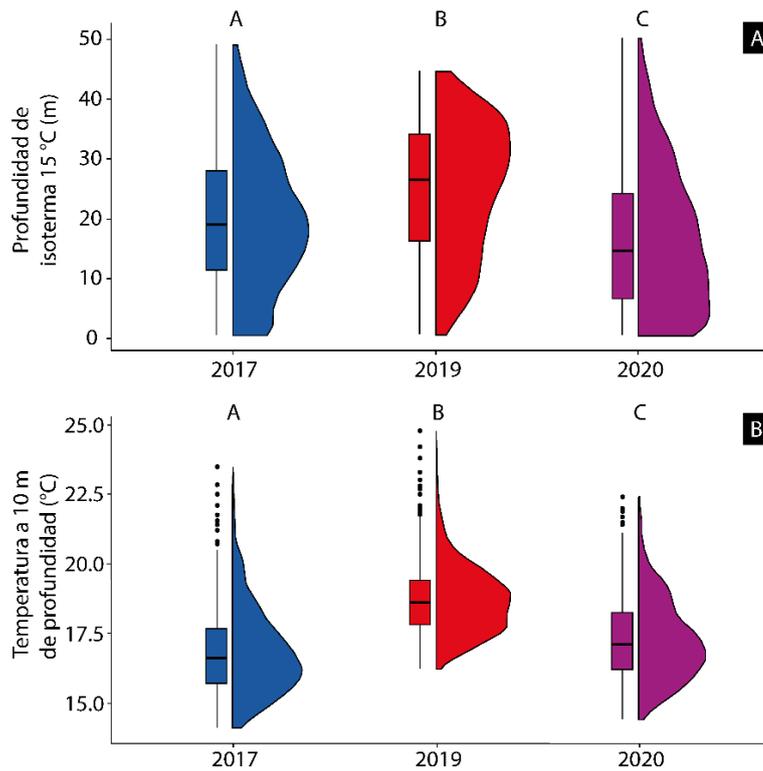


Figura 22. Gráfico de cajas y mitad de gráfico de violín para variables oceanográficas (Profundidad de la isoterma 15°C (m) (A) y temperatura a 10 m de profundidad (°C) (B)) para enero de 2017, 2019 y 2020.

3. Índices de disponibilidad de anchoveta (condición corporal y dieta)

Hubo diferencias interanuales en la condición corporal de los guanayes (GLM, $F_2 = 7.37$, $P=0.001$, figura 23, tabla 5); sin embargo, esta fue similar en 2019 y 2020, y ambos años diferentes a 2017 (figura 23A, tabla 5). Por otro lado, no hubo diferencias significativas entre años en el porcentaje numérico de la anchoveta en la dieta de las aves (GLM, $F_2=0.89$, $P=0.41$, figura 23B, tabla 5). Si bien el porcentaje de anchovetas juveniles (<12 cm de longitud total) fue mayor en 2020 que en 2019, 91.7 % ($n=144$) y 87.5 % ($n=98$), respectivamente, tampoco hubo diferencias en el número de este tamaño de presa entre los dos años (Chi-cuadrado, $X^2=1.289$, $P=0.2562$).

Tabla 5. Índices de disponibilidad de anchoveta en Punta San Juan (PSJ) durante el periodo de estudio. Media \pm desviación estándar, rangos en paréntesis y n en itálica es la cantidad de datos.

	2017	2019	2020
Condición corporal (g/cm)	67.02 \pm 4.62 (57.82 - 74.96) <i>38</i>	62.7 \pm 5.37 (47.26 - 70.87) <i>39</i>	64.4 \pm 4.98 (54.74 - 74.67) <i>46</i>
% numérico de anchoveta en la dieta	98.25 \pm 4.65 (76.92 - 100) <i>29</i>	95.72 \pm 16.4 (0 - 100) <i>135</i>	100 \pm 0 (100 - 100) <i>16</i>

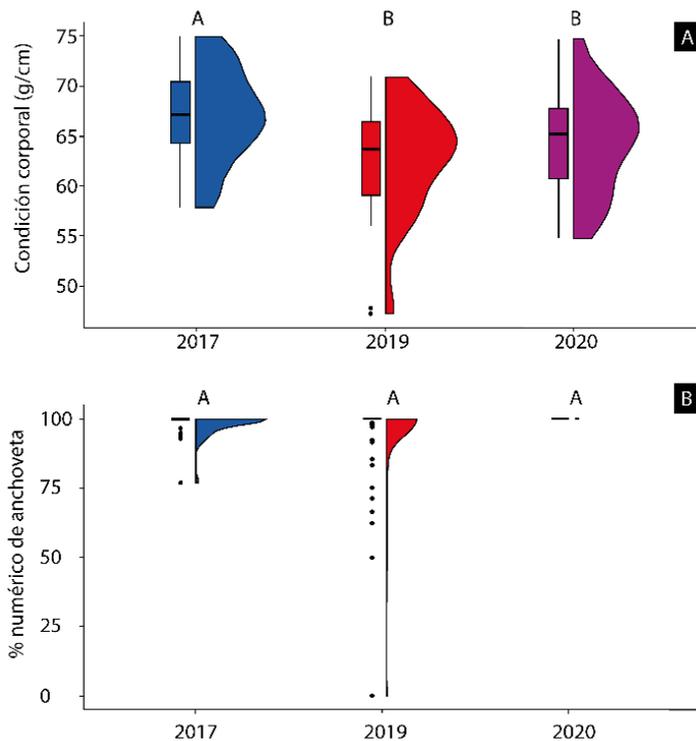


Figura 23. Gráfico de cajas y mitad de gráfico de violín para índices de disponibilidad de anchoveta (condición corporal (g/cm) (A) y porcentaje numérico de anchoveta (B)) para enero de 2017, 2019 y 2020.

VII. Discusión

Los estudios del comportamiento de forrajeo del guanay normalmente se han dado en una sola temporada reproductiva y en la zona centro-norte de Perú^{3, 58-60, 62}, donde la presión pesquera es mayor que en la zona sur⁶³. Sin embargo, Zavalaga and Paredes, (1999), dieron los primeros indicios de variaciones interanuales en las profundidades de buceo máximo del guanay según disponibilidad de la anchoveta en Punta San Juan (sur de Perú). Siendo Boyd et al., (2017) quien dio las primeras luces de variaciones interanuales del desplazamiento del guanay sobre el mar con modelos y simulaciones de su comportamiento de forrajeo. Cambios en el comportamiento del guanay reflejados en el rango como duración de su viaje de alimentación según variaciones en la disponibilidad de anchoveta circundante a su colonia reproductiva en Isla Pescadores (centro de Perú)⁶¹. En ese sentido, este es el primer estudio que utilizó registradores GPS y TDR, de datos reales no simulados, para determinar diferencias interanuales en el comportamiento de forrajeo del guanay en tres temporadas reproductiva para una misma localidad. Estudio que adicionalmente utilizó registradores de temperatura para determinar variables oceanográficas, como índices de disponibilidad de anchoveta para explicar los cambios interanuales del comportamiento de forrajeo del guanay.

1. Viajes, buceos y áreas de alimentación

Los guanayes flexibilizaron su comportamiento de forrajeo interanualmente. Estas aves realizaron viajes más alejados de su colonia, de mayor recorrido y duración; como también mayor número y eventos de buceo por viaje de alimentación, así como aumentaron su área de búsqueda de alimento en 2019 y 2020 comparado con 2017. La profundidad máxima de buceo también varió entre años, siendo buceos más someros los de 2020 comparado con 2017 y 2019. Dentro de la zona costera, utilizaron diferentes áreas entre años y estas diferencias podrían estar dadas por cambios en la accesibilidad, abundancia y zonas de concentración de la anchoveta⁶¹. Por ejemplo, según Boyd et al., (2017) en Isla Pescadores, los guanayes se esforzaban más en sus viajes de forrajeo cuando los cardúmenes de anchoveta estaban espacialmente más concentrados,

con poca profundidad, con pocas áreas abundantes, cercana a la costa y con una baja disponibilidad. Este mayor esfuerzo significaba un rango de alimentación que aumentaba en promedio de 15.6 a 26 km como también la duración promedio de su viaje de 1 a 1.4 h. Siendo, según Boyd et al., (2017) el menor rango y duración de los viajes de forrajeo cuando se tenían cardúmenes de anchoveta abundantes, ampliamente distribuidos, poco profundos y con alta disponibilidad alrededor de la colonia reproductiva de guanay.

Esta potencial influencia de la variación interanual de la disponibilidad de anchoveta en el comportamiento de forrajeo del guanay en Isla Pescadores posiblemente también esté ocurriendo con los guanayes en PSJ. Ya que tanto la distancia total recorrida, duración como rango de forrajeo del guanay fueron en promedio aproximadamente 1.5 veces mayores en 2019 y 2020 que en 2017 en PSJ. Este aumento del esfuerzo de forrajeo en 2019 y 2020 podría atribuirse a cardúmenes de anchoveta menos disponibles cerca de la colonia reproductiva de PSJ. En contraparte, viajes de forrajeo más cercanos a la colonia reproductiva se atribuiría a cardúmenes de anchoveta más disponibles. Por ejemplo, en el verano austral de 2008 en Isla Pescadores se tenía una anchoveta altamente disponible y los guanayes tuvieron un rango de forrajeo promedio de 15.6 km ⁵⁸, ⁶¹, el cual fue similar al de PSJ en 2017 (\bar{X} =16.5 km). Esta similitud en los rangos de forrajeo del guanay entre estas dos localidades hace al guanay un potencial bioindicador de la disponibilidad de anchoveta cercana a su colonia. En el sentido que, no importando la latitud donde se alimente los viajes de forrajeo cercanos y lejanos serían sinónimo de buena y baja disponibilidad de anchoveta, respectivamente, cerca de sus colonias reproductivas.

Por otro lado, considerando la posible influencia del tamaño de las presas en el comportamiento de buceo en aves marinas¹⁴¹, es probable que anchovetas adultas o juveniles hayan modificado el comportamiento de buceo de los guanayes en PSJ. Se sabe que el porcentaje de juveniles de anchoveta para el verano austral de 2017, 2019 y 2020 era de 74-80%¹⁴², 82.9%¹⁴³ y 96 %¹⁴⁴,

respectivamente, para la latitud 15°S (41 km al norte de PSJ (15°22'S)). Posiblemente, un mayor porcentaje de juveniles de anchoveta en 2019 y 2020 provocó que el guanay busque una anchoveta adulta que aporte mayor ingreso calórico que una juvenil, aumentando su número como eventos de buceos en 2019 y 2020 comparado con 2017.

Si bien se evaluó el comportamiento de forrajeo del guanay en una zona con baja presión pesquera de anchoveta⁶³, tal vez se tenga variaciones de su comportamiento en la zona norte donde la presión pesquera de anchoveta es mayor. Esta variación del comportamiento por presión pesquera se evidenció para el piquero peruano en Isla Guañape Sur (08°34'S, 78°57'O - norte de Perú)³.

2. Variables oceanográficas

Datos oceanográficos en zonas de alimentación de los guanayes para 2017, 2019 y 2020 muestran temperaturas del mar frías (\bar{X} =16.8 °C), cálidas (\bar{X} =18.7 °C) e intermedias (\bar{X} =17.3 °C), respectivamente. Estas temperaturas serían más precisas para predecir cambios en el comportamiento de forrajeo de los guanayes ya que son circundantes a su colonia reproductiva.

Para El Niño canónico de 1997/98 la anomalía de la TSM en el agua costera de Perú era de +4°C desde ~2°S y 16°S⁹⁷, periodo donde se evidenció también el aumento de las colonias de guanay como de la disponibilidad de anchoveta para la zona sur de Perú³¹. Siendo más notorio este aumento en Punta Coles (17°42'S)³¹. Un escenario diferente estaría ocurriendo para el verano austral de 2017 cuando se dio El Niño Costero en Perú. Esto debido a que se presentó una anomalía positiva (+4°C) de la TSM entre 2°S y 10°S, mientras que condiciones de negativas a neutras de la TSM (mínima de -0.5°C) al sur de 14°S⁹⁷. Las condiciones frías a partir de la latitud 14°S estarían siendo reflejadas en los registros de temperatura del área de alimentación de los guanayes para enero de 2017 (\bar{X} =16.8°C) en PSJ. Sirviendo estas aguas frías de la zona sur como

“lagunas” de refugio para la anchoveta en condiciones adversas^{145, 146} dadas por El Niño Costero de 2017. Junto a las condiciones frías en la zona sur en el verano austral de 2017, también se registró una biomasa de anchoveta distribuida de forma homogénea entre la latitud 15-16°S (PSJ en 15°22'S)¹⁴². Donde el 32.8%, 30.1% y 34.4% de esta biomasa estaba entre 0-18 km, 18-37 km y 37-56 km de la costa¹⁴², respectivamente. Como también en 2017 se registró una isoterma de 15°C de profundidad intermedia (\bar{X} =19.6 m) comparado con 2019 (\bar{X} =25 m) y 2020 (\bar{X} =16.2 m) para las zonas de alimentación de los guanayes en PSJ. Todas estas condiciones (temperaturas frías, isoterma de 15°C intermedia y anchoveta con distribución homogénea) circundantes a la colonia de guanayes en PSJ estarían generando una anchoveta posiblemente con alta disponibilidad para 2017. Dicho escenario estaría siendo reflejado en un menor esfuerzo de búsqueda de alimento, tanto sobre como debajo del mar, para los guanayes en 2017 comparado con 2019 y 2020. Lo que también permitiría al guanay tener mayor éxito para capturar a la anchoveta en condiciones favorables⁶¹ de 2017.

Para 2019, cuando se presentaron las condiciones más cálidas para los tres años de estudio (\bar{X} =18.7°C), las áreas de alimentación principal y de uso general del guanay se extendieron a 11 y 19 km al oeste de PSJ, respectivamente. Mientras que al sureste de PSJ las áreas de alimentación principal y de uso general se alejaron a 35 y 95 km de PSJ, respectivamente. Esta extensión de las áreas de alimentación del guanay en 2019 parece coincidir con la distribución de casi el 100% de biomasa de anchoveta que se encontraba replegada entre 0-18 km de la costa para el verano austral de 2019¹⁴³ entre la latitud 15-16°S. Presentando 2019 la isoterma de 15°C más profunda para los tres años de estudio en las áreas de alimentación de los guanayes en PSJ. Todas estas condiciones (temperaturas cálidas, isoterma de 15°C profunda y anchoveta mayormente replegada hacia la costa) circundantes a la colonia de guanayes en PSJ estarían generando una anchoveta posiblemente poco disponible para 2019.

Para 2020, el ingreso de una onda Kelvin por debilitamiento de vientos en la costa central y sur de Perú, aumentaron la temperatura del agua de la costa norte de Perú⁴⁰. Sin embargo, entre Pisco (13°42' S) y Marcona (distrito donde se ubica Punta San Juan (15°22' S)) para enero de 2020 se mantenía una anomalía ligeramente fría (-1°C)⁴⁰. Mientras que, para ese mismo periodo, en el área de alimentación de los guanayes la temperatura del mar era más fría (\bar{X} =17.3 °C) que en 2019. Así como ocurrió para las “lagunas” refugio en 2017, posiblemente también haya sucedido para 2020 entre Pisco y Marcona, donde aún se encontraba una anchoveta con mayor disponibilidad. Sin embargo, la biomasa de anchoveta para el verano austral de 2020 se encontraba distribuida de forma heterogénea entre la latitud 15-16°S¹⁴⁴. Donde el 93%, 3.4% y 3.4% de esta biomasa estaba entre 0-18 km, 18-37 km y 37-56 km de la costa¹⁴⁴, respectivamente. Esta distribución de la biomasa de anchoveta parece coincidir con el alejamiento de la costa de las áreas de alimentación principal (50% UD) y de uso general (95% UD) en dirección oeste de PSJ (31 y 52 km, respectivamente) para enero de 2020.

Las profundidades máximas de buceo parecen coincidir con las profundidades de las isotermas de 15°C. Por ejemplo, los buceos más profundos registrados en 2017 y 2019 (\bar{X} =12.4 y 11.4 m, respectivamente) se dieron en las isotermas de 15°C más profundas (\bar{X} =19.6 y 25 m, respectivamente). Mientras que los buceos más someros de 2020 (\bar{X} =8 m) se dieron en la isoterma de 15°C más superficial (\bar{X} =16.2 m). Esto podría ayudar a predecir la accesibilidad a la anchoveta, en el sentido que buceos más profundos podrían determinar menor accesibilidad a la anchoveta y más someros una anchoveta más accesible. Esto fue mencionado por Zavalaga and Paredes, (1999) cuando se tenía menor porcentaje de anchoveta en la dieta de guanayes cuando estas aves buceaban más profundo. Sin embargo, en este estudio el porcentaje numérico de anchoveta (adulta + juvenil) no tuvo diferencias entre años. Una evaluación del comportamiento de buceo por tamaño de presa posiblemente pueda responder a las variaciones en las profundidades de buceo, como se ha visto en otras aves marinas¹⁴¹.

3. Índices de disponibilidad de anchoveta (condición corporal y dieta)

La anchoveta es la principal presa consumida por el guanay a lo largo de la costa del Perú^{25, 54}, registrando también alto porcentaje numérico promedio (>95%) en su dieta para los tres años de estudio en PSJ. Si bien este porcentaje numérico es considerando la suma de anchovetas adultas y juveniles, se sabe que el porcentaje de anchovetas juveniles en la dieta del guanay en 2019 y 2020 fue de 87.5 y 91.7%, respectivamente. Posiblemente, la mayor presencia de juveniles de anchoveta en condiciones cálidas de 2019 y 2020⁴⁰, provocó que el guanay las consumiera en mayor porcentaje que un año frío como 2017. Siendo estas anchovetas juveniles de menor masa corporal que las adultas¹⁴⁷, probablemente no daban el suficiente aporte calórico, lo cual pudo causar una menor condición corporal en los guanayes de 2019 y 2020 (62.8 y 64.4 g/cm, respectivamente) que en 2017 (67 g/cm). También, para enero de 2017 la condición somática de las anchovetas fue mayor^{148, 149} que, para enero de 2019^{148, 149} y 2020^{148, 149}. Esto pudo provocar que los guanayes en 2019 y 2020 hayan ingerido una anchoveta de menor calidad, provocando una menor condición corporal que en 2017.

4. Limitaciones

Es importante señalar los posibles rangos de error presentes en los puntos de georreferenciación de los buceos con los que se generaron las áreas de alimentación del guanay. Esto debido a que se tuvo programaciones de 1fix/1s o 1fix/10s, 1fix/30s y 1fix/60s los cuales generarían errores menores, intermedios y máximos, respectivamente. Teniendo en cuenta una velocidad de vuelo promedio del guanay de 50 km/h⁵⁸ se tendría un error menor de 13 m para el 73% de las aves (n=75), intermedio entre 130-410 m para el 19% de las aves (n=19) y errores máximos de 830 m para el 8% de las aves (n=8%) instrumentadas. Siendo estas 103 aves de las que se obtuvo datos GPS y de TDR para georreferenciar buceos.

Si bien los resultados de la profundidad de la isoterma de 15°C podrían ayudar a predecir la accesibilidad a la anchoveta, se sugiere seguir analizando aquello con registradores de menor tiempo de retardo en la toma de datos de temperatura en la columna de agua. Ya que posiblemente la velocidad de respuesta del sensor de temperatura haya registrado una temperatura a una profundidad menor que la profundidad verdadera a la cual se encontraba sumergido el guanay.

VIII. Conclusiones

En los tres años de estudio los guanayes tuvieron un mayor desplazamiento sobre el mar para encontrar a la anchoveta en condiciones cálidas de sus áreas de alimentación circundantes a su colonia reproductiva en 2019 y 2020 que en condiciones de agua fría de 2017. Siendo este esfuerzo de desplazamiento aproximadamente 1.5 veces más en condiciones cálidas que en condiciones frías.

También, su comportamiento de buceo varió entre años, presentando 2019 y 2020 mayor esfuerzo de búsqueda bajo el agua cuando había condiciones cálidas en sus áreas de alimentación comparado con 2017 en aguas frías. Siendo este esfuerzo entre 1.2 a 1.5 veces más en eventos de buceo/viaje y entre 1.6 a 1.8 más en número de buceos/viaje en 2019 y 2020 comparado con 2017. Sin embargo, hicieron inmersiones entre 1.4 y 1.5 más profundo y entre 1.3 y 1.4 por más tiempo bajo el agua en 2017 y 2019 cuando la isoterma de 15°C era más profunda comparado con 2020 cuando era más somera.

Las áreas de alimentación del guanay variaron entre años, siendo entre 1.8 y 2.2 veces más amplias en 2019 y 2020 comparado con 2017. Como también el menor rango de extensión del área de alimentación general (95% UD) con respecto a Punta San Juan fue en 2017 (40 km al sureste), teniendo 2020 una extensión intermedia (61 km al suroeste) y siendo la mayor en 2019 (95 km al sureste).

La condición corporal de guanayes como las variables oceanográficas (profundidad de la isoterma de 15°C y temperatura del mar a 10 m de profundidad) circundantes a su colonia ayudan a predecir cómo esta ave marina ajusta su comportamiento de forrajeo en un ambiente tan impredecible como la corriente de Humboldt. Siendo esta variación en el comportamiento de forrajeo un reflejo de las variaciones en la disponibilidad de anchoveta circundante a su colonia reproductiva.

IX. Referencias bibliográficas

- 1 Cairns DK. Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biol Oceanogr.* 1988;5(4):261-71.
- 2 Montevecchi WA. Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: Furness RW, Greenwood JJD, editors. *Birds as Monitors of Environmental Change*. London: Chapman & Hall; 1993. p. 217-66.
- 3 Bertrand S, Joo R, Arbulu Smet C, Tremblay Y, Barbraud C, Weimerskirch H. Local depletion by a fishery can affect seabird foraging. *J Appl Ecol.* 2012;49(5):1168-77.
- 4 Barbraud C, Bertrand A, Bouchón M, Chaigneau A, Delord K, Demarcq H, et al. Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. *Ecography.* 2018;41(7):1092-102.
- 5 Kokubun N, Takahashi A, Ito M, Matsumoto K, Kitaysky AS, Watanuki Y. Annual variation in the foraging behavior of thick-billed murrelets in relation to upper-ocean thermal structure around St. George Island, Bering Sea. *Aquat Biol.* 2010;8(3):289-298.
- 6 Paiva VH, Pereira J, Ceia FR, Ramos JA. Environmentally driven sexual segregation in a marine top predator. *Sci Rep.* 2017;7:2590.

- 7 Monaghan P. Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environments. *Oikos*. 1996;77(2):227-37.
- 8 Brisson-Curadeau E, Patterson A, Whelan S, Lazarus T, Elliott KH. Tracking Cairns: Biologging improves the use of seabirds as sentinels of the sea. *Front Mar Sci*. 2017;4:357.
- 9 Watanuki Y, Kato A, Mori Y, Naito Y. Diving performance of Adélie penguins in relation to food availability in fast sea-ice areas: comparison between years. *J Anim Ecol*. 1993;62(4):634-46.
- 10 Scioscia G, Raya Rey A, Schiavini A. Breeding biology of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at the Beagle Channel: interannual variation and its relationship with foraging behaviour. *J Ornithol*. 2016;157: 773-85.
- 11 Pelletier L, Kato A, Chiaradia A, Ropert-Coudert Y. Can thermoclines be a cue to prey distribution for marine top predators? A case study with Little penguins. *PLoS ONE*. 2012;7(4):e31768.
- 12 Montevecchi WA, Gerrow K, Buren AD, Davoren GK, Lewis KP, Montevecchi MW, et al. Pursuit-diving seabird endures regime shift involving a three-decade decline in forage fish mass and abundance. *Mar Ecol Prog Series*. 2019;627:171-8.
- 13 Pinaud D, Cherel Y, Weimerskirch H. Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow-nosed albatrosses. *Mar Ecol Prog Ser*. 2005;298:295-304.
- 14 Chiaradia A, Nisbet ICT. Plasticity in parental provisioning and chick growth in Little Penguins *Eudyptula minor* in years of high and low breeding success. *Ardea*. 2006;94(2):257-70.

- 15 Zavalaga CB, Benvenuti S, Dall'Antonia L, Emslie SD. Foraging areas of breeding blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru, as determined by direction recorders. *J Avian Biol.* 2008;39(4):405-12.
- 16 van Eeden R, Reid T, Ryan PG, Pichegru L. Fine-scale foraging cues for African penguins in a highly variable marine environment. *Mar Ecol Prog Ser.* 2016;543:257-71.
- 17 Miloslavich P, Klein E, Díaz JM, Hernández CE, Bigatti G, Campos L, et al. Marine Biodiversity in the Atlantic and Pacific Coasts of South America: Knowledge and Gaps. *PLoS ONE.* 2011;6(1):e14631.
- 18 Pauly D, Palomares ML, Gayanilo FC. VPA estimates of the monthly population length composition, recruitment, mortality, biomass and related statistics of Peruvian anchoveta, 1953 to 1981. In: Pauly D, Tsukayama I, editors. *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change.* Callao: IMARPE; 1987. p. 142-66.
- 19 Alder J, Campbell B, Karpouzi V, Kaschner K, Pauly D. Forage Fish: From Ecosystems to Markets. *Annu Rev Environ Resour.* 2008;33(1):153-66.
- 20 Mendo J, Wosnitza-Mendo C. Reconstruction of total marine fisheries catches for Peru: 1950-2010. *Fish Centre Working Paper.* 2014; #2014-21:1-23.
- 21 De la Puente S, López de la Lama R. Industrial fisheries in Latin America: challenges and lessons from Chile, Mexico and Peru. In: Ruiz Muller M, Oyanedel R and Monteferrri B, editors. *Marine and Fisheries Policies in Latin America: A Comparison of Selected Countries.* New York, NY: Routledge; 2019. p. 15-32.

- 22 Sanchez De Benites G, Alamo A, Fuentes H. Alteraciones en la dieta alimentaria de algunos peces comerciales por efecto del Fenómeno El Niño. In: Arntz W, Landa A, Tarazona J, editores. El fenómeno El Niño y su Impacto en la Fauna Marina. Callao: IMARPE. 1985. p. 135-42.
- 23 Majluf P. El Niño Effects on Pinnipeds in Peru. In: Trillmich F, Ono FA, editors. Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Berlin: Springer; 1991. p. 55-65.
- 24 Soto KH, Trites AW, Arias-Schreiber M. Changes in diet and maternal attendance of South American sea lions indicate changes in the marine environment and prey abundance. *Mar Ecol Prog Ser.* 2006;312:277-90.
- 25 Jahncke J, Goya E. Variación latitudinal y estacional en la dieta del guanay (*Leucocarbo bougainvillii*) y el piquero peruano (*Sula variegata*) en la costa peruana. *Bol Inst Mar Perú.* 1997;16(1):23-41.
- 26 Zavalaga CB, Paredes R. Foraging behaviour and diet of the guanay cormorant. *S Afr J mar Sci.* 1999;21(1):251-8.
- 27 Zavalaga CB, Benvenitu S, Dall'Antonia L, Emslie SD. Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Mar Ecol Prog Ser.* 2007;336:291-303.
- 28 Crawford RJM, Goya E, Roux J-P, Zavalaga CB. Comparison of assemblages and some life-history traits of seabirds in the Humboldt and Benguela systems. *Afr J Mar Sci.* 2006;28(3-4):553-60.
- 29 Plenge MA. Version [03/08/2020] List of the birds of Peru / Lista de las aves del Perú. Unión de Ornitólogos del Perú: <https://sites.google.com/site/boletinunop/checklist>.

- 30 Murphy RC. Oceanic Birds of South America. Vol. 2. New York, USA: The MacMillan Company; 1936.
- 31 Jahncke J. Las poblaciones de aves guaneras y sus relaciones con la abundancia de anchoveta y la ocurrencia de eventos El Niño en el mar peruano. Bol Inst Mar Perú. 1998;17(1-2):1-13.
- 32 Duffy DC. Environmental uncertainty and commercial fishing: effects on Peruvian guano birds. Biol Conserv. 1983; 26(3):227-38.
- 33 Quinn WH, Neal VT, Antunez de Mayolo SE. El Niño occurrences over the past four and a half centuries. J Geophys Res. 1987;92(C13):14449-61.
- 34 Chavez FP, Ryan J, Lluch-Cota SE, Niñiquen M. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. Science. 2003;299(5604):217-21.
- 35 Takahashi K, Martínez AG. The very strong coastal El Niño in 1925 in the far-eastern Pacific. Clim Dyn 2019;52:7389-415.
- 36 Bouchon M, Peña C. La Niña event effects on Peruvian fishery. Inf Inst Mar Perú. 2008;35(3):193-8.
- 37 Chavez FP, Messié M. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. Prog Oceanogr. 2009;83(1-4):80-96.
- 38 Flores R, Tenorio J, Domínguez N. Variaciones de la Extensión Sur de la Corriente de Cromwell frente al Perú entre los 3 y 14°S. Bol Inst Mar Perú. 2009; XXIV(1-2):39-52.

- 39 Flores R, Espino M, Luque G, Quispe J. Patrones de variabilidad ambiental en el mar peruano. En: Csirke J, Guevara-Carrasco R, Espino M, editors. Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. Rev peru biog. 2013; 20(1):21-8.
- 40 Castillo PR, Ñiquen M, La Cruz L, Guevara-Carrasco R, Cuadros G. Migration behavior of anchoveta (*Engraulis ringens*) in the Northern Humboldt Current System between September 2019 and September 2020. Lat Am J Aquat Res. 2021;49(5):702-16.
- 41 Schwartzlose RA, Alheit J, Bakun A, Baumgartner TR, Cloete R, Crawford RJM, et al. Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. S Afr J mar Sci. 1999;21: 289–347.
- 42 Ganoza F, Castillo PR, Marín D. Variaciones estacionales en la distribución y biomasa de anchoveta entre 1983 y 2000. Bol Inst Mar Perú. 2000; 19(1-2):157-77.
- 43 Ñiquen M, Bouchon M. Impact of El Niño events on pelagic fisheries in Peruvian waters. Deep-Sea Research II. 2004;51(6-9):563-74.
- 44 Gutiérrez M, Swartzman G, Bertrand A, Bertrand S. Anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) spatial dynamics and aggregation patterns in the Humboldt Current ecosystem, Peru, from 1983-2003. Fish Oceanogr. 2007;16(2):155-68.
- 45 Tovar H. Las poblaciones de las aves guaneras en los ciclos reproductivos de 1969-70 a 1973-74. Inf Inst Mar del Perú. 1978;45:1-13.
- 46 Seger J, Brockmann HJ. What is bet-hedging? In: Harvey PH, Partridge L, editors. Oxford surveys in evolutionary biology, Vol. 4. Oxford, UK: Oxford University Press; 1987. p. 182-211.

- 47 Passuni G, Barbraud C, Chaigneau A, Demarcq H, Ledesma J, Bertrand A, et al. Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. *Ecology*. 2016;97(1):182-93.
- 48 Quintana F, Yorio P, García Borboroglu P. Aspects of the breeding biology of the neotropic cormorant *Phalacrocorax olivaceus* at Golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ornithology*. 2002;30:25-9.
- 49 Berry HH. 1976. Physiological and behavioural ecology of the Cape cormorant *Phalacrocorax capensis*. *Madoqua*, 9:5-55.
- 50 Vogt W. Aves Guaneras. Informe sobre las aves guaneras por el Ornitólogo americano Señor William Vogt. Boletín de la Compañía Administradora del Guano. 1942;18(3):3-132.
- 51 Nelson JB. The Sulidae: Gannets and Boobies. Oxford, UK: Oxford University Press; 1978.
- 52 García M, Valverde M, Iannacone J. Population dynamics of sea birds in the campaign to collect guano from the north island Guañape, Peru, 2007-2009 and 2014. *The biologist*. 2016;14(2):307-26.
- 53 Jordán R, Fuentes H. Las poblaciones de aves guaneras y su situación actual. Informe N°10 Instituto del Mar del Perú. Callao: IMARPE; 1966.
- 54 Saraux C, Sydeman WJ, Piatt JF, Anker-Nilssen T, Hentati-Sundberg J, Bertrand S, et al. Seabird-induced natural mortality of forage fish varies with fish abundance: Evidence from five ecosystems. *Fish Fish*. 2021;22(2):262-79.

- 55 Amaro LM. Variaciones interanuales (1996 – 2015) de la dieta del guanay *Phalacrocorax bougainvillii* a partir de la reconstrucción del análisis de bolos residuales enterrados en depósitos de guano [tesis magistral]. Lima: Universidad Peruana Cayetano Heredia, Escuela de Postgrado Víctor Alzamora Castro; 2017.
- 56 Zavalaga CB, Halls JN, Mori GP, Taylor SA, Dell’Omo G. At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Mar Ecol Prog Ser.* 2010a;404:259-74.
- 57 Zavalaga CB, Halls J, Del’Omo G. Marine habitat use of Peruvian boobies: a geographic and oceanographic comparison between inshore and offshore islands. *ICES J Mar Sci.* 2010b;67(5):940-51.
- 58 Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Bost C, Peraltilla S. Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *Mar Ecol Prog Ser.* 2012;458:231-45.
- 59 Bertrand A, Grados D, Colas F, Bertrand S, Capet X, Chaigneau A, et al. Broad impacts of fine-scale dynamics on seascape structure from zooplankton to seabirds. *Nat Commun.* 2014;5:5239.
- 60 Boyd C, Castillo R, Hunt Jr GL, Punt AE, VanBlaricom GR, Weimerskirch H, et al. Predictive modelling of habitat selection by marine predators with respect to the abundance and depth distribution of pelagic prey. *J Anim Ecol.* 2015;84:1575-88.
- 61 Boyd C, Grünbaum D, Hunt GL Jr, Punt AE, Weimerskirch H, Bertrand S, et al. Effects of variation in the abundance and distribution of prey on the foraging success of central place foragers. *J Appl Ecol.* 2017;54(5):1362-72.

- 62 Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Marques JC, Goya E. Use of social information in seabirds: compass rafts indicate the heading of food patches. 2010;PLoS ONE 5(3):e9928.
- 63 Bouchon M, Ñiquen M, Franco M, Ttito H. Statistics of the pelagic fishery on the Peruvian coast (1959-2015). *Inf Inst Mar Perú*. 2018;45(4):397-562.
- 64 PRODUCE. Anuario estadístico de Pesquero y Acuícola 2017. Lima: Oficina General de Evaluación de Impacto y Estudios Económicos; 2018.
- 65 PRODUCE. Anuario estadístico de Pesquero y Acuícola 2019. Lima: Oficina General de Evaluación de Impacto y Estudios Económicos; 2020.
- 66 PRODUCE. Anuario estadístico de Pesquero y Acuícola 2020. Lima: Oficina General de Evaluación de Impacto y Estudios Económicos; 2021.
- 67 Asto and Dominguez. Oceanographic conditions of the Peruvian coast during the 2009-11 hydroacoustic assessment cruise for pelagic resources. *Inf Inst Mar Peru*. 2022;49(2):153-66.
- 68 Morón O. Características del ambiente marino frente a la costa peruana. *Bol Inst Mar Perú*. 2000;19(1-2):179-204.
- 69 Gill F, Donsker D, editors. 2016. IOC World Bird List (v 6.2). doi:10.14344/IOC.ML.6.2
- 70 Coker R. Habitats and economic relations of the guano birds of Peru. *Proceedings of the United States National Museum*. 1919;56(2298):449-511.

- 71 Goya E, Romero C, Villagra, Meza MA, Vega D. 2016. Aves marinas em el Perú. Vo. 2. – Serie de divulgación científica. Callao, Perú: Instituto del Mar del Perú.
- 72 Simeone A, Luna-Jorquera G, Bernal M, Garthe S, Sepúlveda F, Villablanca R, et al. Breeding distribution and abundance of seabirds on islands off north-central Chile. Rev Chil Hist Nat. 2003;76(2):323-33.
- 73 Bertellotti M, Donázar JA, Blanco G, Forero MG. Imminent extinction of the guanay cormorant on the Atlantic South American coast: a conservation concern? Biodivers Conserv. 2003;12(4):743-7.
- 74 Programa de Desarrollo Productivo Agrario Rural (Agrorural). 2021. Reporte Mensual de Conservación en Islas y Puntas Guaneras [online]. Año 2, N°10, 15 pp.
- 75 Ryther JH. Photosynthesis and fish production in the sea. Science. 1969;166(3901):72-6.
- 76 Bakun A, Weeks SJ. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? Prog Oceanogr. 2008;79(2-4):290-9.
- 77 Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). The State of World Fisheries and Aquaculture. Sustainability in action. Rome: FAO; 2020.
- 78 Carr M-E. Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. Deep-Sea Research II. 2001;49:59-80.
- 79 Espinoza P y Blaskovic V. Cambios en la dieta de la anchoveta *Engraulis ringens* y su influencia en la dinámica de alimentación. Bol Inst Mar Perú. 2000;19(1-2):21-7.

- 80 Espinoza P, Bertrand A. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. Prog Oceanogr. 2008;79:215-27.
- 81 Bertrand A, Gerlotto F, Bertrand S, Gutiérrez M, Alza L, Chipollini A, et al. Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. Prog Oceanogr. 2008;79:264-77.
- 82 Espinoza-Morriberón D, Echevin V, Colas F, Tam J, Gutierrez D, Graco M, et al. Oxygen variability during ENSO in the Tropical South Eastern Pacific. Front Mar Sci. 2019;5:526.
- 83 Morón O. Climatología de la salinidad superficial del mar frente a la costa peruana. 1960-2008. Inf Inst Mar Perú. 2011;38(1):7-39.
- 84 Jordán R. The predation of guano birds on the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens* Jenyns). Report California Corporation of Oceanic Fisheries Investigations. 1967;11:105-9.
- 85 Galarza N. Informe sobre estudios ornitológicos realizados en el laboratorio de la Puntilla (Pisco) en Setiembre de 1965/66. Inf Esp Inst Mar Perú. 1968;31:1-20.
- 86 Jahncke J, Goya E. Las dietas del guanay y del piquero peruano como indicadores de la abundancia y distribución de anchoveta. Bol Inst Mar Perú. 1998;17(1-2):15-33.
- 87 Tovar H, Cabrera D. Las aves guaneras y el Fenómeno El Niño. In: Arntz W, Landa A, Tarazona J, editores. El fenómeno El Niño y su Impacto en la Fauna Marina. Callao: IMARPE. 1985. p. 181-6.

- 88 Apaza M, Figari A. Mortality of seabirds during “El Niño 1997-98” in southern littoral of San Juan of Marcona, Ica-Peru. *Rev peru biol.* 1999;6(3):110-7.
- 89 Quinn WH, Zopf DO, Short KS, Kuo Yang RTW. Historical trends and statistics of the Southern Oscillation, El Nino, and Indonesian Droughts. *Fish Bull.* 1978;76(3):663-78.
- 90 Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R, Chavez FP. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Prog Oceanogr.* 2006;69(2-4):285-317.
- 91 Cane MA. Oceanographic Events During El Niño. *Science.* 1983;222(4629):1189-95.
- 92 McPhaden MJ. Genesis and Evolution of the 1997-98 El Niño. *Science.* 1999;283(5404):950-4.
- 93 Takahashi K, Montecinos A, Goubanova K, Dewitte B. ENSO regimes: Reinterpreting the canonical and Modoki El Niño. *Geophys Res Lett.* 2011;38:L10704.
- 94 Espinosa RA. Análisis de la distribución espacial de las aves guaneras en relación con la anchoveta en el mar peruano [tesis magistral]. Lima: Universidad Peruana Cayetano Heredia, Escuela de Postgrado Víctor Alzamora Castro; 2016.
- 95 Swartzman G, Bertrand A, Gutiérrez M, Bertrand S, Vasquez L. The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. *Prog Oceanogr.* 2008;79(2-4):228-37.
- 96 Takahashi K, Aliaga-Nestares V, Ávalos G, Bouchon M, Castro A, Cruzado L, et al. The 2017 Coastal El Niño. In: *State of Climate 2017.* Hartfield G., Blunden J. & Arndt D. Suplemento especial de *The Bulletin of the American Meteorological Society.* 2018;99(8): S210 – S211. doi: 664 doi. org/10.1175/2018BAMSSstateoftheClimate.1

- 97 Espinoza-Morriberón D, Echevin V, Colas F, Díaz E, Tam J, Anculle T, et al. Contrasting impacts on the Peruvian coast of warm ENSO and the 2017 Coastal El Niño: winds, upwelling, productivity, and anchoveta. *Bol Inst Mar Perú*. 2021;36(2):329-48.
- 98 Tovar H, Galarza N. Cambios en el régimen alimentario del guanay *Phalacrocorax bougainvillii*. *Bol Lima*. 1984;35:85-91.
- 99 Blanco JL, Díaz M. Oceanographic characteristics of El Niño 1982-83 occurrence in northern Chile. *Invest Pesq (Chile)*. 1985;32:53-60.
- 100 Guillen O, Lostaunau N, Jacinto M. Características del Fenómeno “El Niño” 1982-83. In: Arntz W, Landa A, Tarazona J, editors. *El fenómeno El Niño y su impacto en la fauna marina*. Callao: Inst Mar Perú; 1985. p. 11-21.
- 101 Morales CE, Braun M, Reyes H, Blanco JL, Davies AG. Anchovy larval distribution in the coastal zone off northern Chile: the effect of low dissolved oxygen concentrations and of a cold-warm sequence (1990-95). *Invest Mar*. 1996;24:77-96.
- 102 Gómez FA. Variabilidad ambiental y pequeños pelágicos de la zona norte y centro-sur de Chile [tesis magistral]. Concepción: Universidad de Concepción, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas; 2008.
- 103 Cushing DH. Upwelling and the production of fish. *Adv Mar Biol*. 1971;9:255-334.
- 104 Pizarro O, Montecinos A. Interdecadal variability of the thermocline along the west coast of South America. *Geophys Res Lett*. 2004; 31(20): L20307.

- 105 Parada C, Yannicelli B, Hormazábal S, Vásquez S, Porobić J, Ernst B, et al. Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos para el manejo pesquero. *Lat Am J Aquat Res.* 2013;41(1):1-28.
- 106 Barber RT, Chavez FP. Biological consequences of El Niño. *Science.* 1983;222(4629):1203-10.
- 107 Rutz C, Hays GC. New frontiers in biologging science. *Biol Lett.* 2009;5(3):289-92.
- 108 Ropert-Coudert Y, Beaulieu M, Hanuise N, Kato A. Diving into the world of biologging. *Endang Species Res.* 2009;10:21-7.
- 109 Hicks O, Burthe S, Daunt F, Butler A, Bishop C, Green JA. Validating accelerometry estimates of energy expenditure across behaviours using heart rate data in a free-living seabird. *J Exp Biol.* 2017;220(10):1875-81.
- 110 Wilson RP, Vandenabeele SP. Technological innovation in archival tags used in seabird research. *Mar Ecol Prog Ser.* 2012;451:245-62.
- 111 Kooyman GL. Genesis and evolution of bio-logging devices: 1963-2002. *Mem Natl Inst Polar Res, Spec. Issue.* 2004; 58:15-22.
- 112 Requier F, Henry M, Decourtye A, Brun F, Aupinel P, Rebaudo F, et al. Measuring ontogenetic shifts in central-place foragers: A case study with honeybees. *J Anim Ecol.* 2020;89(8):1860– 71.
- 113 Aoki K, Amano M, Mori K, Kourogi A, Kubodera T, Miyazaki N. Active hunting by deep-diving sperm whales: 3D dive profiles and maneuvers during bursts of speed. *Mar Ecol Prog Ser.* 2012;444:289-301.

- 114 Hunter E, Eaton D, Stewart C, Lawler A, Smith MT. Edible Crabs "Go West": Migrations and Incubation Cycle of *Cancer pagurus* Revealed by Electronic Tags. PLoS ONE. 2013;8(5):e63991.
- 115 Chapple TK, Gleiss AC, Jewell OJD, Wikelski M, Block BA. Tracking sharks without teeth: a non-invasive rigid tag attachment for large predatory sharks. Anim Biotelemetry. 2015;3(1).
- 116 Guilford T, Wynn R, McMinn M, Rodríguez A, Fayet A, Maurice L, et al. Geolocators Reveal Migration and Pre-Breeding Behaviour of the Critically Endangered Balearic Shearwater *Puffinus mauretanicus*. PLoS ONE. 2012;7(3):e33753.
- 117 Collins PM, Halsey LG, Arnould JPY, Shaw PJA, Dodd S, Green JA. Energetic consequences of times-activity budgets for a breeding seabird. J Zool. 2016;300(3):153-62.
- 118 Bertrand S, Goya E, Silva J. Fishers and seabirds competing for the same fish: Foraging strategies, interactions and consequences. Bol Inst Mar Perú. 2010;25(1-2):39-44.
- 119 Harris MP, Bogdanova MI, Daunt F, Wanless S. Using GPS technology to assess feeding areas of Atlantic Puffins *Fratercula arctica*. Ringing Migr. 2012;27(1):43-9.
- 120 Garthe S, Schwemmer P, Paiva VH, Corman A-M, Fock HO, Voigt CC, Adler S. Terrestrial and Marine Foraging Strategies of an Opportunistic Seabird Species Breeding in the Wadden Sea. PLoS ONE. 2016;11(8):e0159630.
- 121 Watanabe YY, Takahashi, A. Linking animal-borne video to accelerometers reveals prey capture variability. Proc Natl Acad Sci. 2013;110(6):2199-204.

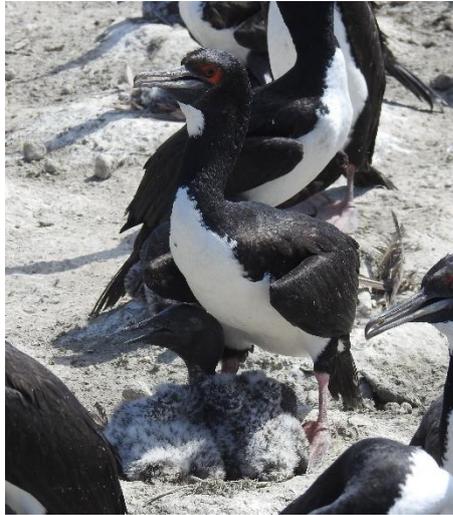
- 122 Gómez-Laich A, Yoda K, Zavalaga C, Quintana F. Selfies of Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*): What Is Happening Underwater? PLoS ONE. 2015;10(9):e0136980.
- 123 Taylor SS, Leonard ML, Boness DJ, Majluf P. Foraging by Humboldt penguin (*Spheniscus humboldti*) during the chick-rearing period: general patterns, sex differences, and recommendations to reduce incidental catches in fishing nets. Can J Zool. 2002;80(4):700-7.
- 124 Chiu Werner A, Cárdenas-Alayza S, Cardeña Mormontoy M, Busalleu Cavero A, Guerrero Bustamante P, Sandoval García F, et al. La ruta del pingüino: Uso de hábitat marino y patrón de atención al nido por el Pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) en Punta San Juan, Perú. Boletín Informativo UNOP. 2011;6(2):21-7.
- 125 Zavalaga CB, Dell’Omo G, Becciu P, Yoda K. Patterns of GPS Tracks Suggest Nocturnal Foraging by Incubating Peruvian Pelicans (*Pelecanus thagus*). PLoS ONE. 2011;6(5):e19966.
- 126 Zavalaga CB. Determinación de viajes de alimentación y rutas de vuelo de las aves fragatas con el uso de GPS. En: Borrovich-Smith C, editor. Proyecto Fragata Karoon, Tumbes 2012-2013. Informe sobre los resultados del estudio biológico de las aves fragatas magníficas en la Isla de los Pájaros, Manglares de Puerto Pizarro. Lima: JW Impresiones S.A.C.; 2015. p. 69-87.
- 127 Furness RW, Monaghan P. Seabird Life Styles. In: Furness RW and Monaghan P, editors. Seabird Ecology. Tertiary Level Biology. Boston: Springer; 1987. p. 3-22.
- 128 Garrison T. Circulação oceânica. In: Ferreira de Almeida RA, editor. Fundamentos de oceanografia. São Paulo: Gisele Gonçalves Bueno Quirino de Souza; 2010. p. 163-89.

- 129 Garrison T. Benthic Communities. In: Bogg M, Warde J, Monari L, editor. Belmont_Brooks/Cole Cengage Learning; 2009. p 324-345.
- 130 Brown VJ, Tait DS. Behavioral Flexibility: Attentional Shifting, Rule Switching, and Response Reversal. In: Stolerman I, Price L, editors. Encyclopedia of Psychopharmacology. Berlin: Springer; 2014. p. 1-7.
- 131 Gentry RL, Kooyman GL. Methods of dive analysis. In: Gentry RL & Kooyman GL, editors. Fur Seals. Princeton: Princeton University Press, NJ; 1986. p. 28-40.
- 132 Zuta S, Guillen O. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Bol Inst Mar Perú. 1970;2(5):157-324.
- 133 Wilson RP, Pütz K, Peters G, Culik B, Scolaro JA, Charrassin J-B, et al. Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabird. Wildl Soc Bull. 1997;25(1):101-6.
- 134 Phillips RA, Xavier JC, Croxall JP. Effects of satellite transmitters on albatrosses and petrels. Auk. 2003;120(4):1082-90.
- 135 Benson J, Suryan RM, Piatt JF. Assessing chick growth from a single visit to a seabird colony. Mar Ornithol. 2003;31(2): 181-4.
- 136 García-Godos I. Patrones morfológicos del otolito sagitta de algunos peces óseos del mar peruano. Bol Inst Mar Perú. 2001; 20(1-2):1-83.
- 137 Duffy DC, Jackson S. Diet Studies of Seabirds: A Review of Methods. Col Waterbirds. 1986; 9(1):1-17.

- 138 Alonso H, Granadeiro JP, Dias MP, Catry T, Catry P. Fine-scale tracking and diet information of a marine predator reveals the origin and contrasting spatial distribution of prey. *Prog Oceanogr.* 2018;162:1-12.
- 139 Hijmans RJ. 2019. geosphere: Spherical Trigonometry. R package version 1.5-10.
- 140 Calenge C. The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Modell.* 2006;197(3-4):516-9.
- 141 Elliot KM, Woo K, Gaston AJ, Benvenuti S, Dall’Antonia L, Davoren GK. 2008. Seabird foraging behaviour indicates prey type. *Mar Ecol Prog Ser.* 354:289-303.
- 142 Instituto del Mar del Perú (IMARPE). Informe “Evaluación Hidroacústica de Recursos Pelágicos” Crucero 1703-04. Morro Sama – Los Organos 03 de marzo al 13 de abril de 2017. Informe Instituto del Mar del Perú. Callao: IMARPE; 2017.
- 143 Instituto del Mar del Perú (IMARPE). Situación del stock- Norte-Centro de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) al 01 de abril de 2019 y perspectivas de explotación para la primera temporada de pesca de 2019. Informe Instituto del Mar del Perú. Callao: IMARPE; 2019.
- 144 Instituto del Mar del Perú (IMARPE). Situación del Stock Norte-Centro de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) al mes de mayo de 2020 y perspectivas de explotación para la primera temporada de pesca del año. Informe Instituto del Mar del Perú. Callao: IMARPE; 2020.
- 145 Bakun A, Broad K. Environmental ‘loopholes’ and fish population dynamics: comparative pattern recognition with focus on EL Niño effects in the Pacific. *Fish Oceanogr.* 2003;12:458-73.

- 146 Bertrand A, Segura M, Gutiérrez M, Vásquez L. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish Fish.* 2004;5:296-316.
- 147 Villavicencio Z, Muck P. La importancia del cambio de la temperatura y de la biomasa planctónica para la producción y mortandad de anchoveta (*Engraulis ringens*) y Sardina (*Sardinops sagax*). In: Arntz W, Landa A, Tarazona J, editores. El fenómeno El Niño y su Impacto en la Fauna Marina. Callao: IMARPE; 1985. p. 120-8.
- 148 IMARPE [base de datos en internet]. Anomalía del Índice Factor de condición de la anchoveta peruana (AFC). IMARPE: Sanchez, Mori, Cuba. c2000 – [citado 2022 Nov 25] Disponible en: http://www.imarpe.gob.pe/imarpe/index2.php?id_seccion=I0178090400000000000000
- 149 Perea A, Buitrón B, Mori J, Sánchez J, Roque C. Anomalías de los índices reproductivos de anchoveta *Engraulis ringens* en relación al ambiente. *Bol Inst Mar Perú.* 2015;1(1-4):25-6.

Anexos



Anexo 1. Cormorán guanay con 2 pichones en nido. Foto tomada en Punta San Juan.



Anexo 2. Cormorán guanay anidando con registrador (modelo Axytrek-25g) colocado en parte baja del dorso.