



FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y BIOLÓGICAS
CARRERA PROFESIONAL DE BIOLOGÍA MARINA

**“PÉRDIDA DE NIDOS DE PIQUERO (*Sula variegata*) POR
HIPERINFESTACIÓN DE GARRAPATAS (*Ornithodoros amblus*) EN
LA RNSIIPG DETERMINADA CON CÁMARAS DE LAPSO DE
TIEMPO”**

Tesis para optar el Título Profesional de:
BIÓLOGA MARINA

Presentado por:
Cristina Patricia Burga Domínguez

Asesor:
Dr. Carlos Braxtzo Phil Zavalaga Reyes

Lima-Perú
2019

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS

Lima, 02 de diciembre de 2019

Los integrantes del Jurado de tesis:

Presidente: Mg. David Montes Iturrizaga
Miembro: Blga. Chiara Guidino Bruce
Miembro: Blgo. Gustavo Adolfo Lertora Padilla

Se reúnen para evaluar la tesis titulada:

“PÉRDIDA DE NIDOS DE PIQUERO (*SULA VARIEGATA*) POR HIPERINFESTACIÓN DE GARRAPATAS (*Ornithodoros amblyus*) EN LA RNSIIPG DETERMINADA CON CÁMARAS DE LAPSO DE TIEMPO”

Presentada por la Bachiller:

- **Burga Dominguez Cristina Patricia**

Para optar al Título Profesional en **Biología Marina**

Asesorada por:

- **Dr. Carlos Braxtzo Phil Zavalaga Reyes**

Luego de haber evaluado el informe final de tesis y evaluado el desempeño de la estudiante en la sustentación, concluyen de manera unánime (X) por mayoría simple () calificar a:

Burga Dominguez Cristina Patricia			Nota (escrito): <i>Dieciocho</i>
Aprobado ()	Aprobado - Muy buena (X)	Aprobado - Sobresaliente ()	Desaprobado ()

Los miembros del jurado firman en señal de conformidad.


Presidente del Jurado


Miembro del Jurado


Miembro del Jurado


Asesor

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Dr. Carlos Zavalaga, mi asesor de tesis, por darme la oportunidad de ser parte del proyecto “Implementación de nuevas técnicas para el monitoreo de aves guaneras en el Perú” FONDECYT N°152-2015, subvencionado por el Fondo Nacional de Desarrollo Científico y Tecnológico (FONDECYT); Gracias, profe por su exigencia, por su rigurosidad para revisar este trabajo y por la buena disposición, siempre. Al Programa de Desarrollo Productivo Agrario Rural (AGRO RURAL) y al Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNANP) por otorgarme los permisos y brindarme las facilidades para la colecta de datos en la RNSIIPG, asimismo, quiero hacer extensiva mi profunda gratitud a los guardaislas Moisés Tomairo, Alfredo Flores, Melchor Llica, Heber Flores, Jesús Montañez, Marco Sánchez, Mariano Bautista, Augusto Idrogo, Máximo Mallqui, Mauro Tomairo, y Saturnino Ipurre, por su hospitalidad, compromiso y por compartir su experiencia y conocimiento sobre las aves guaneras. A mi amigo Diego Gonzáles, compañero de campo y de gabinete, gracias por el irremplazable apoyo y contribución para que este trabajo salga adelante. Agradezco también a cada integrante de la Unidad de Investigación de Ecosistemas Marinos – Grupo Aves Marinas, Cinthia Irigoín, Diana Luna, Diego Acosta, Diego Ardiles, Rachel Quispe, Ángela Sifuentes, Sebastián Lozano, Carolina Meza e Isabella Díaz, por ayudarme a instalar las cámaras, a tomar las muestras, por aconsejarme, por su compañía en campo y su buena vibra. A la Universidad Científica del Sur, por brindarme un espacio en los laboratorios para analizar las muestras obtenidas en campo. A los profesores David Montes y Gustavo Lértora, por orientarme y brindarme sus valiosas apreciaciones al inicio de esta investigación. A los señores Julio Paiva, Richard Ureta, Alex Estrada y a cada pescador que nos trasladó a las islas para realizar el trabajo de campo, por compartir su pasión y conocimiento sobre el mar, muchas gracias. Finalmente, quiero agradecer a mis padres por su apoyo incondicional, a Carlos, mi hermano y a mis amigos y compañeros de la universidad: Eduardo Segura, Bianca Mendoza, Sheidy Quispe y Gabriela García por sus consejos y por motivarme a continuar con mi formación como Bióloga Marina.

RESUMEN

La severa infestación de garrapatas en las colonias de aves marinas ocasiona incomodidad en los adultos reproductivos, mortalidad de crías y abandono de nidos. En este estudio, se examinó la relación entre la infestación de garrapatas y el abandono de nidos de piqueros peruanos (*Sula variegata*) en seis localidades de la costa peruana entre agosto de 2016 y noviembre de 2018 con la ayuda de cámaras de lapso de tiempo. El porcentaje de ocurrencia de incomodidad de las aves en anidamiento (acicalarse y pararse sobre el nido) se usó como un indicador de infestación de garrapatas. Asimismo, se evaluó la densidad de garrapatas dentro y fuera de las colonias. En cinco de las seis colonias, se produjo un abandono completo de nidos en un intervalo de dos a tres semanas. El porcentaje de ocurrencia del comportamiento de incomodidad se relacionó exponencialmente con el porcentaje de abandono de nidos, sugiriendo que el fracaso en la reproducción estuvo relacionado con la hiperinfestación de garrapatas (*Ornithodoros amblus*). Esta conclusión fue reforzada por el hecho de que en una colonia en donde no se registró comportamiento de incomodidad no hubo abandono de nidos (53% de nidos exitosos, n = 17). La densidad de garrapatas fue mayor en el interior ($X = 105.41 \pm 92.8$ garrapatas / 500 ml de guano) que en el exterior ($X = 43.08 \pm 39.8$ garrapatas / 500 ml de guano) de las colonias recientemente abandonadas, lo que confirma que la deserción del nido del piquero peruano fue causada por hiperinfestación de garrapatas.

Palabras clave: Piquero peruano, ectoparásitos, garrapatas, cámaras de lapso de tiempo, *Sula variegata*, *Ornithodoros amblus*, deserción de nidos, islas guaneras.

ABSTRACT

Severe tick infestation on seabirds may lead to nesting adult discomfort, chick mortality and nest abandonment. In this study, the association between the percentage of occurrence of adult discomfort by tick infestation and reproductive failure of Peruvian boobies (*Sula variegata*) was examined on six locations of the Peruvian coast between August 2016 and November 2018 with the aid of time-lapse cameras. The proportion of nesting birds in discomfort (preening and standing on the nest) used as a proxy of tick infestation. Likewise, tick density inside and outside of recently abandoned peruvian booby was evaluated. In five out of six breeding colonies, total nest abandonment of colonies occurred in an interval of 2 – 3 weeks. The percentage of occurrence of discomfort behavior was exponentially related to the percentage of abandonment of nests, suggesting that breeding failure was related to tick (*Ornithodoros amblus*) hyperinfestation. This conclusion was reinforced by the fact that in one colony with no preening behavior, no nest desertion was observed (53% of successful nest, n = 17). Tick density of recently abandoned nest was higher inside ($X = 105.41 \pm 92.8$ ticks/500 ml of guano) than outside ($X = 43.08 \pm 39.8$ ticks/500 ml of guano) the breeding colonies, confirming that nest desertion of boobies was caused by tick hyperinfestation.

Keywords: Peruvian booby, ectoparasites, ticks, time-lapse cameras, *Sula variegata*, *Ornithodoros amblus*, nest desertion, guano islands

INTRODUCCIÓN

Las aves guaneras son uno de los grupos de aves marinas más numerosas de la costa peruana y está conformado por el guanay (*Phalacrocorax bouganvillii*), el piquero peruano (*Sula variegata*) y el pelícano (*Pelecanus thagus*) (Duffy et al., 1984; Crawford y Jahncke, 1999). Estas aves son endémicas de la corriente de Humboldt y mayormente se distribuyen desde la isla Lobos de Tierra (06°8'S) hasta la isla Mocha (38°30'S) en Chile (Jahnke, 1998). En el Perú anidan en colonias altamente densas en islas y puntas amuralladas, constituidas por cientos de miles de individuos (Passuni et al., 2018). En la década de 1950 la abundancia de estas aves fue estimada en más de 30 millones de individuos (Tovar y Cabrera, 2005; Duffy, 1987); sin embargo, recientemente se ha estimado que la población no supera los cinco millones de aves (Passuni et al., 2016). El dramático descenso que ha tenido estas poblaciones en las últimas décadas ha sido atribuido a la competencia con la pesca industrial de la anchoveta (*Engraulis ringens*) (Duffy, 1983a; Goya, 2000), presa predominante en la dieta de estas aves (García-Godos y Goya, 2000). Asimismo, eventos El Niño de gran magnitud han ocasionado la deserción de nidos, y en el peor de los casos, la muerte o dispersión de adultos debido a la falta de alimento (Tovar y Cabrera, 1985; Apaza y Figari, 1999). Se ha sugerido que otros factores podrían también ejercer un efecto adverso sobre las aves guaneras tales como el enmallamiento incidental (Jordán y Fuentes, 1966; Majluf et al., 2002; Goya et al., 2016), cacería directa de adultos y recolección de huevos (Cushman, 2005; Hooker et al., 2011), disturbio de las colonias (Crawford et al., 1983), introducción de especies invasoras (Stucchi y Figueroa, 2006) e infestación por ectoparásitos (Duffy, 1983b).

La infestación por ectoparásitos causa deserciones de nidos de varias especies de aves marinas, controlando así a sus poblaciones por medio de la restricción del área de nidificación, deserción de colonias y muerte de juveniles (Feare, 1976; King et al., 1977, Duffy y Campos, 1986; Ramos y Drummond, 2017). Además, causan la muerte de pichones y adultos por anemia (Wanless et al., 1997) o siendo vehículos que transmiten organismos que puedan causar algún tipo de infección (Moss, et al., 1982). Por ejemplo, la hiperinfestación de la garrapata *Ixodes uriae* (3500 larvas de garrapata encontrados en un individuo que recientemente había fallecido) fue causa de muerte de adultos de pingüino rey *Aptenodytes patagonicus* (Gauthier-Clerc et al., 1998). En el pelícano pardo (*Pelecanus occidentalis*) se observó un efecto negativo en las tasas de crecimiento de los pichones durante su desarrollo temprano y el éxito de eclosión de huevos con relación a la infestación de garrapatas *Carios capensis* en nidos que fueron tratados con y

sin insecticida (Eggert y Jodice, 2008). Las garrapatas (Clase Arachnida, Orden Ixodida) afectan por los menos a 146 especies de aves marinas alrededor del mundo y son las responsables de la propagación de agentes patógenos (Dietrich, et al., 2011; Dietrich, et al., 2014; Clifford et al., 1980; Nava, et al., 2017). Las altas densidades de nidos, los periodos extensos de anidación de las aves y la fidelidad a sus colonias ofrecen a las garrapatas algunas de las condiciones óptimas para su desarrollo (Duffy, 1983b; Dietrich et al., 2011). Asimismo, las características propias de las garrapatas de multiplicarse rápidamente y en grandes números les permiten proliferar casi sin limitaciones (Hoogstral, 1981; Nava et al., 2017).

Se ha reportado la presencia de otros ectoparásitos en las islas y puntas de la costa peruana como piojos de la especie *Tretrophtalmus titan* en colonias de guanay, piquero peruano, piquero de patas azules (*Sula nebouxii*) y pelícano, (Murphy, 1925; Stucchi y Figueroa, 2006), sin embargo, los estudios se centran en la distribución de estos ectoparásitos mas no en la interacción con las aves. El aumento en el comportamiento de acicalamiento relacionado a la infestación de garrapatas fue registrado en pelícanos pardos (*Pelecanus occidentalis*) en México (King et al., 1977). Estos cambios notorios en comportamiento durante la infestación no solo facilitan las observaciones de los investigadores, sino también relaciona inequívocamente los efectos de las garrapatas sobre las aves.

En el Perú, las garrapatas del género *Ornithodoros* causan pérdidas en la anidación y mortalidad de polluelos de aves guaneras (Duffy, 1983b; Iannacone y Dale, 1997). En colonias con alta infestación de garrapatas, las aves suelen encontrarse más inquietas, se alejan del nido temporalmente y exponen su contenido a depredadores aéreos (Duffy, 1983b). En estudios previos se ha observado que la inversión de tiempo en el acicalamiento de los padres aumenta notoriamente en las tres especies de aves guaneras antes de la deserción por garrapatas (Duffy, 1983b). El nivel de respuesta de las aves ante la infestación de las garrapatas depende del estadio dentro del ciclo de vida de estos ectoparásitos. Las larvas parasitan preferentemente a los polluelos mientras que las ninfas y adultos a las aves adultas, alimentándose de la sangre de sus hospederos por un lapso 3-6 días y 15-55 minutos para las larvas y adultas respectivamente (Clifford, 1980; Khalil y Hoogstral, 1981). Luego de alimentarse, los adultos y las larvas de las garrapatas permanecen refugiadas por debajo del guano.

La relación entre el abandono de nidos y la infestación por garrapatas ha sido cuantificada tradicionalmente por observación directa, ya sea contando el número de garrapatas en el substrato o en los nidos, como en el caso de aves guaneras (Iannacone y Campos, 2004) y en

frailecillos y gaviotas (Orden Charadriiformes) (Muzaffar y Jones, 2014). También estimando el número de garrapatas directamente en crías como en el caso de piquero de patas azules (Duffy y Campos, 1986; Ramos y Drummond, 2017) y adultos de pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*) (Gauthier-Clerc et al., 1998). Estos métodos proporcionan índices confiables de la intensidad de infestación por garrapatas en las aves, pero son invasivos debido a que hay que ingresar a las colonias e inevitablemente perturbar a las aves.

Actualmente, las cámaras de lapso de tiempo (*time-lapse cameras*) son herramientas de bajo costo, fácil operatividad y buena resolución para el estudio del comportamiento animal (Reif y Tornberg, 2006). El uso de estas cámaras posibilita el registro de fotografías automáticamente a intervalos fijos de tiempo y permite la observación de patrones de comportamiento y cálculo de éxito reproductivo en algunas especies de aves marinas (Per y Merkel, 2013). Merkel et al. (2016) utilizaron cámaras de lapso de tiempo para estimar el éxito reproductivo de aves marinas que anidan en acantilados y aves coloniales de nidos abiertos de zonas remotas por un periodo de tres años. Perkins et al. (2005) utilizaron esta tecnología para determinar las causas de la pérdida de los nidos de zambullidor (*Podiceps auritus*), encontrándose que para esta especie las variables más importantes fueron la depredación y cambios en el nivel del agua. Black et al. (2017) desarrollaron un monitoreo sobre desplazamientos y fenología del pingüino (*Pygoscelis papua*) en la Patagonia Argentina en los periodos no reproductivos y de crianza; evaluando los factores ambientales y temporales que intervienen en la reproducción de esta especie. En pingüinos papuas (*Pygoscelis papua*), sets de cámaras de lapso de tiempo revelaron patrones de atención de la colonia durante la época no reproductiva, datos difíciles de obtener durante el invierno antártico (Black et al., 2017). En el Perú, se utilizó cámaras de lapso de tiempo para evaluar con éxito la duración de los viajes de alimentación de los piqueros peruanos (Ardiles, 2019).

Como parte del proyecto de investigación: "Implementación de nuevas técnicas para el monitoreo biológico de aves guaneras en el Perú"-FONDECYT N°152-2015, se instalaron cámaras de lapso de tiempo en diferentes colonias en nueve islas y puntas guaneras para la estimación del éxito reproductivo de piqueros. Muchas de estas colonias fueron abandonadas durante el periodo de incubación y los registros fotográficos evidenciaron patrones de comportamiento de incubación atípicos antes de la deserción debido posiblemente a una hiperinfestación de garrapatas. Para evaluar más en profundidad las causas de esta deserción, se decidió analizar en detalle todos los registros fotográficos de estos eventos.

En esta tesis se utilizaron imágenes provenientes de cámaras de lapso de tiempo de cuatro localidades de la Reserva Nacional Sistema de Islas, Islotes y Puntas Guaneras (RNSIIPG) entre 2016 y 2018 para describir el comportamiento de las aves antes y durante el periodo de deserción, y para examinar la relación entre el abandono de los nidos de piqueros y la infestación de garrapatas. Asimismo, se recolectaron muestras de guano en dos localidades adicionales en 2017 dentro y fuera de las colonias recientemente abandonadas para obtener un índice de la densidad de garrapatas con fines comparativos de otros estudios en años previos. Se postula que, durante el periodo de abandono de nidos ocurrirá un cambio drástico en el comportamiento (mayor frecuencia de acicalamiento) de las parejas de piqueros, y que este cambio drástico en el comportamiento estará ausente en colonias en donde no ocurrieron abandono de nidos.

MÉTODOS

Área y periodo de Estudio

La investigación se llevó a cabo entre agosto 2016 y noviembre de 2018 en cinco islas y una punta guanera dentro de RNSIIPG: Isla Macabi ($7^{\circ}48'47''$ S $79^{\circ}29'57''$ O), Isla Guañape Norte ($8^{\circ}32'41''$ S $78^{\circ}57'49''$ O), Isla Mazorca ($11^{\circ}23'01''$ S $77^{\circ}44'41''$ O), Punta San Juan ($15^{\circ}22'00''$ S $75^{\circ}11'28''$ O), Isla Ballestas Norte (13.7336° S, 76.3970° O) y la isla Chincha Sur (13.6508° S, 76.4012° O). La selección de estas localidades contempló una muestra de colonias representativas de piqueros en el norte, centro y sur de la costa peruana (Fig. 1).

Instalación de cámaras de lapso de tiempo

Para el seguimiento de los nidos se utilizaron cámaras de lapso de tiempo (Brinno, MAC200DN® <https://www.brinno.com/>), las cuales tuvieron una resolución de fotografía de 1.3 Megapíxeles, longitud focal de 28 mm, apertura f2.0 y distancia de enfoque de 60cm y FOV (campo de visión) de 75° . Los intervalos de tiempo para las tomas fotográficas en este estudio fueron de 15 minutos durante las horas de luz (hora local: 05:30 h a 19:00 h, GMT -5:00 h). Cada fotografía tuvo la impresión digital de la fecha y hora. Todas las fotos de un día fueron compiladas automáticamente por la cámara en un video con una resolución de 720p (1280x120). Las cámaras operan con dos baterías D (para este estudio se usaron baterías Duracell®).

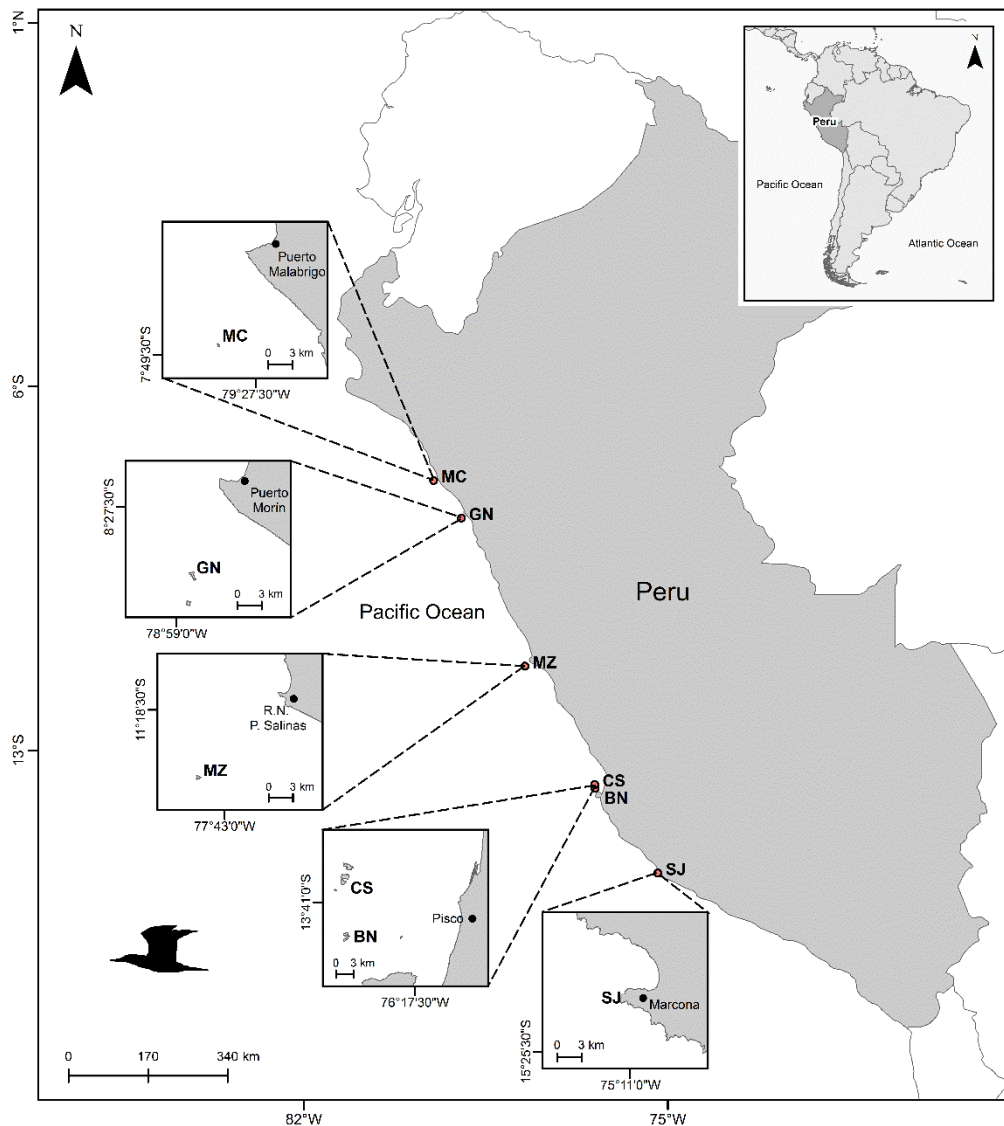


Figura 1. Ubicación de las zonas de estudio: MC= Isla Macabí, GN = Isla Guañape Norte, MZ = isla Mazorca, CS= isla Chincha Sur, BN = isla Ballestas Norte, y SJ = Punta San Juan. En MC, GN, MZ y SJ se obtuvieron datos de las cámaras de lapso de tiempo, mientras que, en CS, BN, GN y MZ se recolectaron muestras de guano.

Las fotografías fueron guardadas en una tarjeta de memoria SD HC1 Sony® con capacidad de almacenamiento de 32 Gb. Si bien estas cámaras son a prueba de agua y pueden resistir condiciones climáticas adversas, se colocaron dentro de cajas de madera forradas con plásticos para proteger el lente del viento, guano y humedad. Las cajas con las cámaras fueron ancladas sobre parantes de madera o atadas a estructuras de concreto de las casas de los guardaislas (balcones, ventanas, postes) y en lugares estratégicos bajo las siguientes consideraciones i) fácil acceso: cerca de las casas de los guardaislas para acceder siempre a la cámara sin perturbar a

los piqueros u otras especies de aves marinas, ii) colonias ubicadas sobre techos de las casas, tanques de agua o acantilados iii) buena visibilidad de la colonia: por lo general la cámara estuvo a una altura entre 3-8 m sobre la colonia y 3 – 15 m de la periferia y iv) se instalaron durante el cortejo o estadíos tempranos durante la incubación. A estas distancias las cámaras pudieron capturar dentro de un marco fotográfico entre 20 y 70 nidos. La duración de las baterías de la cámara con la frecuencia de tomas fotográficas utilizadas fue de aproximadamente ocho meses, por lo tanto, las islas fueron visitadas en intervalos menores para el recambio de baterías y descarga de fotos de la tarjeta de memoria.

El número y ubicación de las cámaras usadas en las localidades de estudio fue la siguiente: una en isla Guañape Norte ubicada en el borde de un balcón a 12 m sobre un grupo reproductivo de aproximadamente 120-150 nidos (10-15% de la población reproductiva de piqueros en la isla durante el periodo de estudio). Una cámara en la isla Macabí sobre el borde de un balcón a 3 m sobre un grupo de 80-90 nidos (5-10% de la población reproductiva total durante el periodo de estudio). Dos cámaras en la isla Mazorca, una colocada en el marco de una ventana de las casas de los guardaislas dirigida a un grupo de 90-100 nidos (menos del 1% de la población reproductiva durante el periodo de estudio) sobre el techo de una cocina, y otra ubicada sobre una pirca de piedra apuntando hacia el techo de un tanque de agua con un grupo de 70-80 nidos. Una cámara en Punta San Juan frente a un acantilado con 20-22 nidos de piqueros. Así, se monitorearon cinco grupos reproductivos de piqueros en cuatro localidades. En Guañape se monitoreó dos temporadas reproductivas (2016 y 2018) en la misma zona. Debido a que las garrapatas se distribuyen en forma agregada sobre las islas, dos grupos reproductivos dentro de una misma localidad o un mismo grupo en dos años diferentes fueron tratados como muestras independientes para fines estadísticos

Tabla 1. Número de nidos de piquero (*S. variegata*) observados en cada localidad al inicio del estudio (día 1).

Localidad	Año	Colonia	N° de nidos observados	Deserción total de nidos
Isla Guañape norte	2016	Balcón	71	Sí
Isla Guañape norte	2018	Balcón	30	Sí
Isla Mazorca	2017	Tanque de agua	60	Sí
Isla Mazorca	2017	Cocina	20	Sí
Isla Macabi	2017	Casa	58	Sí
Punta San Juan	2016	Acantilado	17	No

Análisis fotográfico

El contenido de las tarjetas de memoria de las cámaras fue descargado en un computador portátil cada dos u ocho meses. Los videos diarios fueron transformados en marcos fotográficos individuales en formato JPG usando el software Brinno Video Player (<https://www.brinno.com/support/download>). Bajo esta conversión se obtuvieron por día 54 fotografías. En la primera fotografía se identificaron y numeraron a los nidos a ser analizados, por lo general entre 20 y 70 nidos dentro de una colonia plana y 20 – 25 nidos en acantilados. Una vez seleccionados y numerados, los nidos fueron inspeccionados en cada fotografía hasta la deserción definitiva del nido o la fecha de vuelo del pichón. De esta manera, se pudo obtener el porcentaje diario de nidos abandonados (nidos abandonados por día/número total de nidos inspeccionados x 100), y consecuentemente el porcentaje acumulado de deserción de nidos durante el período de seguimiento de la colonia. En total, el seguimiento de todos los nidos estudiados (cinco colonias, 256 nidos) requirió de aproximadamente 250 a 300 horas efectivas de análisis (en tiempo real cuatro horas diarias de análisis por día equivalió a 63 - 75 días).

La intensidad de infestación por ectoparásitos en las aves fue medida indirectamente a través del comportamiento de las aves. Se ha observado que, ante una carga significativa de ectoparásitos o hiperinfestación, las aves invierten mayor tiempo en rascarse las patas, pararse al costado del nido y/o acicalarse (Duffy, 1983b). Así, para cuantificar la ocurrencia de hiperinfestación de garrapatas en las colonias se anotó para cada nido a intervalos de tiempo de cuatro horas el comportamiento de las aves dentro de una de las siguientes categorías:

apostado en el nido sin comportamiento de acicalamiento (AP), parado en el nido o al costado sin acicalarse (ST), parado rascándose las patas (STP), parado en el nido rascándose el cuerpo (STC), echado y rascándose las patas (P) y ausencia de padres en el nido dejando su contenido expuesto (SC). Para esta evaluación de comportamiento solamente se consideraron las fotografías que fueron tomadas a 0600 h, 1000 h, 1400 h y 1800 h. Los comportamientos clasificados como STP, STC, ó P fueron considerados como de “incomodidad”. Para el cálculo de la proporción de aves en estado de incomodidad, se dividió el número de nidos que contenían uno de los dos adultos en cualquiera de las tres categorías de incomodidad entre el número total de nidos observados y luego se multiplicó por 100. Por ejemplo, en una fotografía de las 1000 h, cinco aves estuvieron en STP, STC o P, mientras que 55 aves estuvieron en cualquiera de las otras categorías. Así, el porcentaje de incomodidad fue de $5/60 \times 100 = 8.33\%$. Para el cálculo de este porcentaje por día se procedió de la misma manera, pero se utilizó la ocurrencia total de incomodidad en los cuatro horarios, dividiéndolo entre el número total de comportamientos del día. Se asume que, ante una infestación de garrapatas, la proporción de aves en estado de incomodidad aumentará según la intensidad de la infestación.

Para evaluar cambios en la frecuencia de incomodidad de las aves según las horas del día (0600 h, 1000 h, 1400 h y 1800 h) se excluyeron los datos de isla Macabí debido a que la lente de la cámara estuvo empañada a las 0600 h y 1800 h en algunos días (la lente estuvo expuesta en contra del viento). Esto pudo sobreestimar los valores para las otras horas del día.

Conteo de garrapatas en el guano

Para determinar el nivel de infestación de garrapatas en colonias recientemente abandonadas se recolectaron muestras de 500 ml de guano fuera y dentro de las colonias de piqueros en las islas Guañape norte, Mazorca, Chincha sur y Ballestas norte en 2017. Para cada zona de recolección se tomaron dos muestras en el exterior y dos muestras en el interior de la colonia. En las islas Chincha sur y ballestas norte se registraron también eventos de abandono de nidos, y nidos que contuvieron pichones de un mes y medio de edad, respectivamente. Las muestras fueron colectadas entre dos semanas y cuatro meses después de la deserción de los nidos y almacenadas dentro de bolsas Ziploc y trasladadas a la Unidad de Investigación de Ecosistemas Marinos de la Universidad Científica del Sur para la identificación y conteo de adultos y ninfas. Se asumió de que la especie de garrapata en las muestras de guano de las colonias de piquero fue *O. amblus* debido a que es la única especie de garrapata reportada hasta la fecha que parasita a las aves guaneras (Nava et al., 2017).

Análisis estadístico

Para evaluar posibles correlaciones entre el porcentaje acumulado de abandono de nidos y el porcentaje de aves en estado de incomodidad se usó un análisis de regresión no lineal, ajustando los datos a una ecuación exponencial ($y = a \cdot \ln(bx)$). Modelos Lineales Generalizados (GLM) fueron usados para examinar los efectos de localidad y horas del día sobre el porcentaje de aves en estado de incomodidad. Asimismo, se procedió con un análisis de covarianza para probar si las correlaciones entre el porcentaje acumulado de abandono de nidos y el porcentaje de aves en estado de incomodidad variaban entre localidades. Para esto, se hizo una transformación logarítmica ($\ln(x+1)$) para linealizar los datos. La prueba de t-student pareada se usó para comparar el número de garrapatas dentro y fuera de las colonias. Los promedios fueron expresados ± 1 D.S. La hipótesis nula fue rechazada con un nivel de significancia $p < 0.05$. Los tests estadísticos se hicieron con el programa SAS 9.4. (SAS Institute Inc).

RESULTADOS

Durante el periodo de estudio la temperatura superficial del mar osciló entre los 16° y 18°C para las diferentes localidades de estudio según el monitoreo satelital diario de parámetros oceanográficos del mar peruano registrados por el IMARPE (http://satelite.imarpe.gob.pe/uprsig/sst_prov.html).

Comportamiento de incomodidad y abandono de nidos

De las seis colonias observadas, cinco fueron abandonadas durante el periodo de incubación (fig. 2a, 2b, 2c, 2d, 2e) y solamente una (Punta San Juan) tuvo éxito (fig. 2f), es decir, los pichones llegaron hasta la edad de volantón. Durante los primeros días de incubación, el registro de fotos mostró que los piqueros permanecen posados sobre sus nidos o acicalándose en esta posición. Menos del 20% de los comportamientos observados fueron de incomodidad en estas primeras semanas, en donde no se observó un abandono masivo de los nidos (fig. 2a, 2b, 2c, 2d). El abandono de nidos se registró entre 35 y 50 días después de la instalación de las cámaras. Este abandono ocurrió abruptamente en un intervalo de dos semanas (fig. 2a, 2b, 2c, 2d), aunque en isla Macabí el abandono de nidos fue progresivo (fig. 2e). El porcentaje de ocurrencia de comportamientos de incomodidad estuvo exponencialmente correlacionado al porcentaje de abandono de nidos en la colonia (fig. 3a, 3b, 3c, 3d, 3e, tabla 2). En el caso de Punta San Juan (fig. 2f) no se observaron comportamientos de disconformidad, ni tampoco abandono de nidos.

Tabla 2. Resultados estadísticos y parámetros de la ecuación exponencial $y = a * \exp (bx)$ de la relación entre el porcentaje acumulativo de abandono de nidos y el porcentaje de aves en estado de incomodidad ante la presencia de garrapatas (se muestra el 95% del límite de confianza).

Colonia	F	P	a	B
Mazorca Tanque de agua 2017	158.51	<0.0001	4.79 (2.58 – 7.01)	0.1 (0.08 – 0.11)
Mazorca Cocina 2017	41.07	<0.0001	6.75 (3.27 – 10.22)	0.05 (0.03 – 0.06)
Guañape Norte Balcón 2016	137.33	<0.0001	3.62 (1.63 – 5.60)	0.08 (0.06 – 0.09)
Guañape Norte Balcón 2018	64.01	<0.0001	2.90 (0.76 – 5.03)	0.10 (0.07 – 0.13)
Macabí Balcón 2017	85.67	<0.0001	20.04 (12.77 – 27.31)	0.03 (0.02 – 0.04)

Efectos de la hora del día y colonia en el comportamiento de incomodidad de las aves

Durante la fase de abandono de nidos (fase exponencial de la curva acumulativa de abandono, Fig. 2), el porcentaje de aves en estado de incomodidad varió significativamente según las horas del día, siendo por lo general mayor a las 1000 h (GLM, $F_3 = 4.01$, $P = 0.008$, Fig. 4). No hubo diferencias significativas en este porcentaje entre colonias (GLM, $F_3 = 0.36$, $P = 0.36$, Fig. 4), ni en la interacción colonia x hora del día (GLM, $F_9 = 1.23$, $P = 0.276$), indicando que las diferencias en el porcentaje de aves en estado de incomodidad fueron similares entre colonias. Así, el porcentaje promedio de aves en estado de incomodidad varió entre 12 y 32 %. Por otro lado, cuando se evalúa la relación entre el porcentaje acumulativo de abandono con el porcentaje de incomodidad de las aves, se encontraron diferencias significativas en la interacción entre el porcentaje de aves en estado de incomodidad y la colonia (ANCOVA, $F_3 = 18.02$, $P < 0.001$), indicando que la correlación entre el porcentaje de aves en estado de incomodidad y el porcentaje de abandono de los nidos fue diferente entre colonias.

Densidad de garrapatas

La densidad de garrapatas en nidos con deserción varió entre 12 individuos/500 ml de guano en Guañape Norte y 321 individuos/500 ml de guano en Ballestas (Tabla 3). Hubo diferencias

significativas en la densidad de garrapatas dentro ($\bar{x}=105.41 \pm 92.8$ garrapatas/500 ml de guano) y fuera de la colonia ($\bar{x}=43.08 \pm 39.8$ garrapatas/500 ml de guano, paired t-test, $t_{36}=3.36$, $p=0.0063$, fig. 5).

Tabla 3. Promedio y desviación estándar de la densidad de garrapatas presentes en una muestra de guano de 500 ml en localidades donde hubo deserción de nidos de piquero dentro y fuera de las colonias.

Localidad	Fecha de colecta	Fecha de deserción	Garrapatas dentro de la colonia		Garrapatas fuera de la colonia	
			\bar{x}	DS	\bar{x}	DS
Mazorca	Feb 2017	Dic 2017	68.5	17.7	18	7.1
Ballestas	Ene 2017	Enero 2017	288.5	46	115.5	53
	Abr 2017	May 2017	122.5	20.5	51.5	10.6
Guañape norte*	Ene 2017	Dic 2016	65	19.8	27.5	14.8
	Abr 2017	-	21.5	13.4	20.5	9.2
Chincha sur*	Mar 2017	-	66.5	24.7	25.5	12

* No se registró deserción de nidos

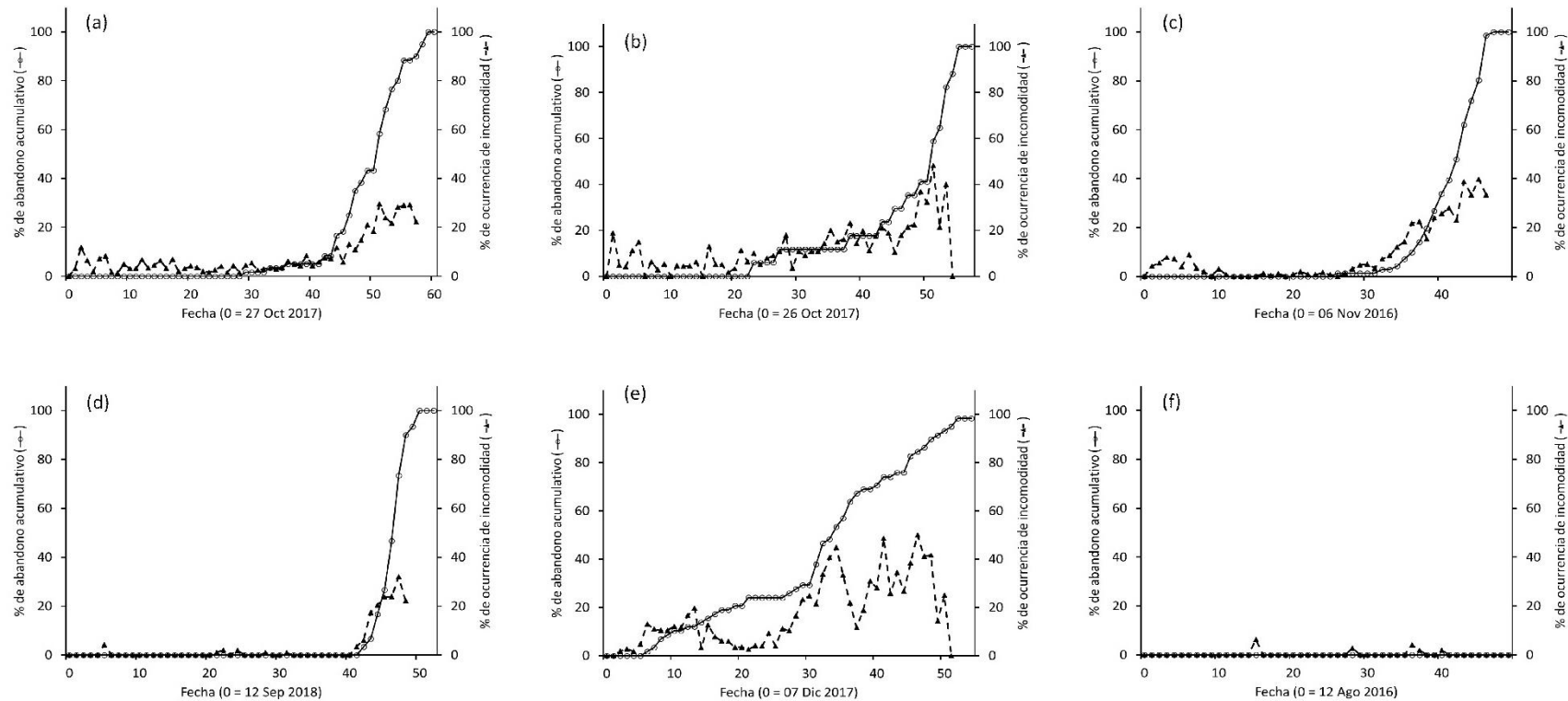


Figura 2. Variación diaria en el porcentaje de abandono de nidos de Piquero peruano (*Sula variegata*) en incubación comparado con el porcentaje de incomodidad de las aves (parado en el nido, estar de pie y acicalarse las plumas, o estar parado y acicalarse las patas) en: (a) Isla Mazorca - tanque de agua en 2017 (n = 60 nidos), (b) Isla Mazorca - cocina en 2017 (n = 20 nidos), (c) Isla de Guañape Norte - balcón en 2016 (n = 71 nidos), (d) Isla Guañape Norte - balcón en 2018 (n = 30 nidos), (e) Isla Macabí - casa en 2017 (n = 58 nidos), (f) Punta San Juan - acantilado en 2016 (n = 17 nidos).

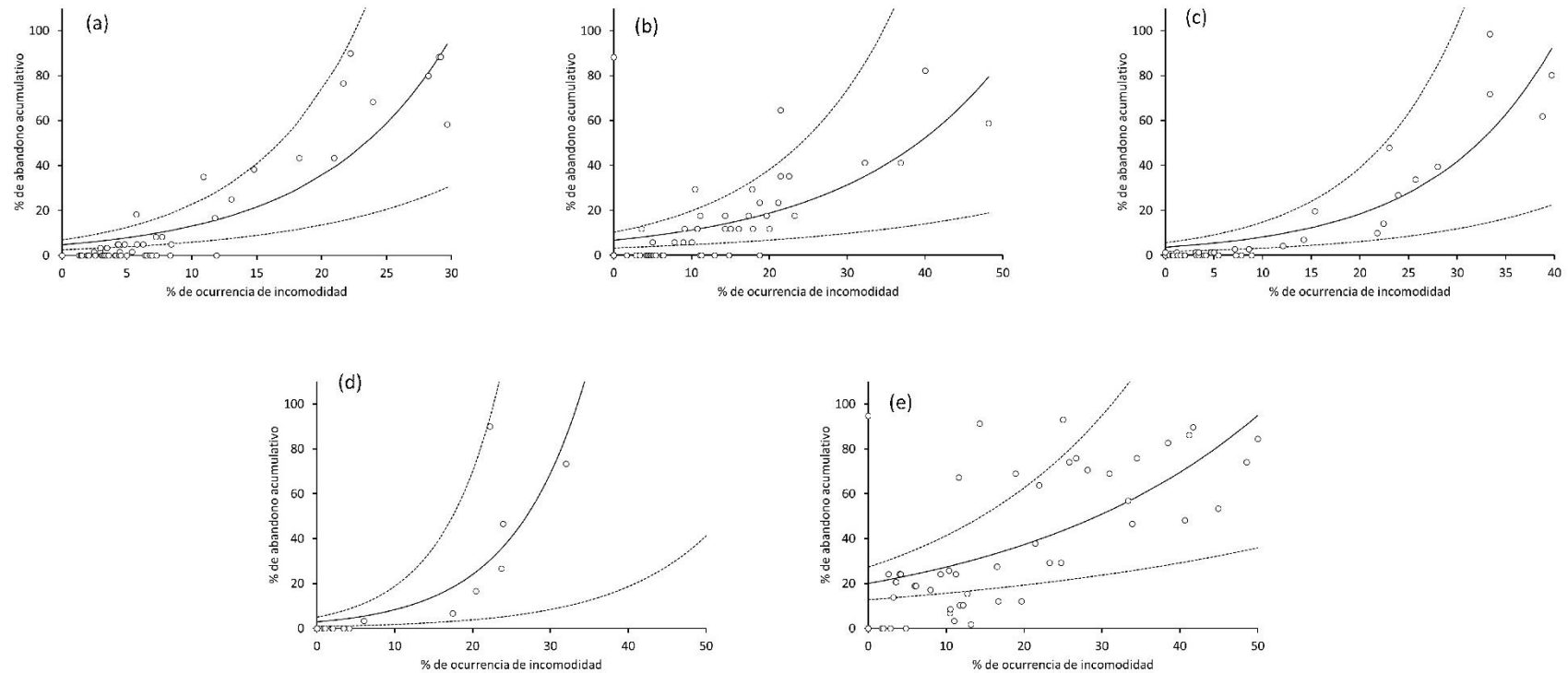


Figura 3. Relación exponencial entre el porcentaje de ocurrencia de incomodidad y el porcentaje de abandono del Piquero peruano (*Sula variegata*): (a) Isla Mazorca - tanque de agua en 2017 (n = 58), (b) Isla Mazorca - cocina en 2017 (n = 55), (c) Isla Guañape Norte - balcón en 2016 (n = 47), (d) Isla Guañape Norte - balcón en 2018 (n = 49), (e) Isla Macabí - cocina en 2017 (n = 52). Los datos se ajustaron a la ecuación exponencial ($y = a * \exp (bx)$) representada por la línea continua y el intervalo de confianza del 95% en las líneas discontinuas.

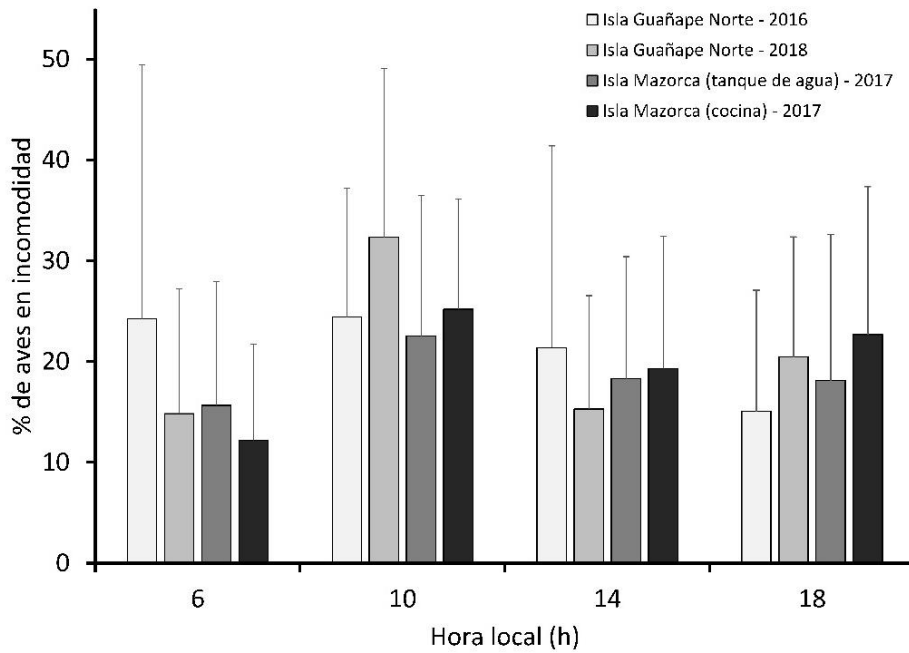


Figura 4. Porcentaje de aves con incomodidad según la hora del día en cuatro grupos reproductivos de piquero peruano (*Sula variegata*).

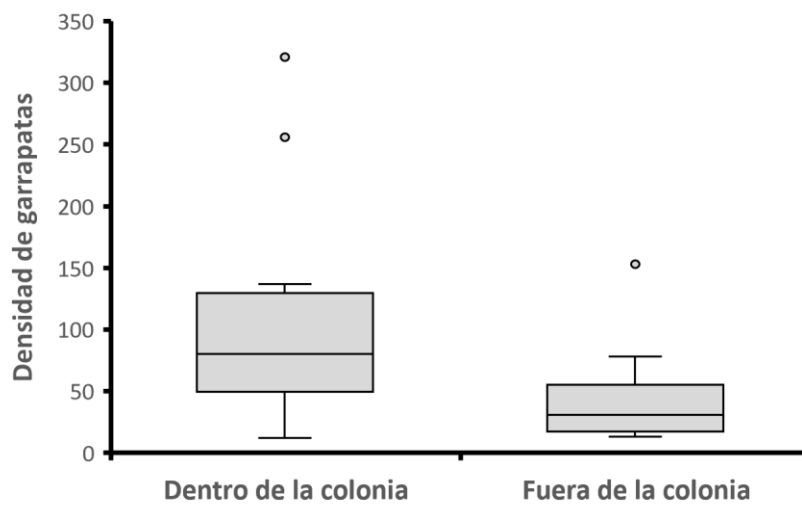


Figura 5. Comparación de la densidad de garrapatas (número de ninfas y adultas/500 ml de guano) dentro y fuera de las colonias de piqueros en donde ocurrió deserción de nidos.

DISCUSIÓN

Esta investigación confirmó los hallazgos reportados por otros investigadores (LaValle, 1923; Murphy, 1925; Vogt, 1942; Duffy, 1983b) en donde la infestación de garrapatas (*Ornithodoros amblyus*) ocasionó cambios drásticos en el comportamiento de las aves guaneras y abandono de nidos. Esta especie de garrapata es la única reportada que parasita a las tres especies de aves guaneras (Duffy, 1983b; Hoogstral, 1985; Nava et al., 2017). Asimismo, este estudio da a conocer por primera vez en el Perú que las cámaras de lapso de tiempo pueden usarse de forma confiable no solo para la estimación del éxito reproductivo de los piqueros, sino también evaluar las causas de deserción de nidos.

Los parásitos son organismos con una amplia distribución que poseen la capacidad de controlar, regular y limitar la abundancia de sus hospederos. Asimismo, pueden ser reguladores de la estructura de las comunidades ecológicas al controlar especies claves dentro de la cadena trófica en sistemas “Top-down”, pudiendo tener incluso un efecto positivo sobre la biodiversidad (Frainer et al., 2018). Los ectoparásitos en particular causan mortalidad en grandes grupos de individuos y permiten en algunos casos, que los recursos que utilizan los hospederos (comida, hábitat) sean disponibles para otras especies competidoras. Este concepto ecológico es crucial para el entendimiento del rol de las garrapatas sobre las poblaciones de aves guaneras, y su posible efecto ante nuevas variables antropogénicas tales como contaminación, disturbio, introducción de especies invasoras y calentamiento global, ya que estos factores podrían aumentar el efecto adverso de las garrapatas sobre las aves guaneras. Por ejemplo, antes de la presencia humana en la costa peruana, las garrapatas pudieron haber sido reguladores de las poblaciones de aves guaneras en el Perú, ante la proliferación de millones de aves guaneras en un ambiente altamente productivo como la Corriente de Humboldt. Sin embargo, en la actualidad ante los diversos factores antropogénicos arriba mencionados, el efecto de las garrapatas podría ser mucho mayor. Este tema fue tan importante que se introdujeron lagartijas a las islas guaneras como agentes controladores de sus números para el beneficio de las aves guaneras (Vogt, 1939; Pérez & Jahncke, 1998).

En las islas guaneras del Perú los efectos de la infestación de garrapatas en las aves guaneras son considerables. Se ha registrado que la garrapata (*O. amblyus*) ha sido causante de abandonos masivos de nidos de aves guaneras, perdiéndose entre 500 000 y 750 000 huevos y polluelos de las tres especies combinadas solo en la isla Mazorca (Duffy, 1983b). Esta especie ha sido descrita como un importante parásito de las aves guaneras desde inicios de 1900, causando grandes

mortalidades de crías y adultos (LaValle, 1923; Murphy, 1925; Vogt, 1942). Mann (1954), menciona que las larvas de *O. amblus* ocasionaron un gran disturbio e infestación en las aves guaneras que se encontraban en aposentamiento en Perú y Chile hacia la mitad del siglo pasado. Hoy en día aún es posible ser testigos de hiperinfestaciones de garrapatas en islas y puntas guaneras (obs. pers.). En visitas a diferentes islas dentro de una misma temporada, la abundancia de estos ectoparásitos y su nivel de infestación sobre las aves varía, desconociéndose las causas de esta variación (obs. pers.).

El entendimiento del ciclo de vida de las garrapatas ayuda a entender por qué cuando ocurre la infestación, el abandono de nidos de piqueros en este estudio se dio en un intervalo corto de tiempo (dentro de dos semanas) ya que las ninfas y adultos que parasitan preferentemente a las aves adultas se alimentan por un lapso de 3 a 6 días (Clifford, 1980; Khalil y Hoogstral, 1981). Luego de alimentarse, los adultos y las larvas de las garrapatas permanecen refugiadas por debajo del guano. Asimismo, la rutina diaria de alimentación de los piqueros adultos de salir más de una vez a alimentarse en viajes por lo general de menos de tres horas (Zavalaga et al., 2010; Weimerskirch et al., 2012; Ardiles, 2019) explica posiblemente los intervalos cortos de tiempo de alimentación de las garrapatas ninfas y adultas (aproximadamente 55 minutos, Clifford, 1980; Khalil y Hoogstral, 1981). Por otra parte, se ha observado que en periodos de condiciones climáticas adversas para las aves guaneras como las del evento El Niño, la abundancia de garrapatas disminuye al igual que la de su hospedero, permaneciendo en un estado de diapausa que puede durar años. En otras especies del género *Ornithodoros* pueden llegar a tener este estado de dormancia hasta por 11 años (Anastos, 1957).

Densidad de garrapatas y abandono de nidos de piqueros Este estudio encontró variaciones en las densidades de garrapatas (número de adultos y ninfas en 500 ml de guano dentro de sus colonias) que oscilaron entre 12 garrapatas en Guañape Norte y 321 en islas Ballestas. Estas densidades son similares o mayores a las que fueron encontradas en colonias abandonadas de piqueros de otras islas de la costa peruana (1-52 garrapatas en 500 ml en promedio; Duffy, 1983b). Para el caso de abandono de piqueros de Guañape Norte en 2017, la densidad de garrapatas fue de 79 individuos, mientras que en 1978 en la misma isla la densidad fue de 52 individuos (Duffy, 1983b). Así, estas densidades de ectoparásitos son típicas de colonias de piqueros que han sido recientemente abandonadas. Cuando se compararon zonas dentro y fuera de colonias recientemente abandonadas se encontraron diferencias significativas en la densidad de garrapatas (figura 5), con valores incluso más altos que en colonias de piqueros en

donde se registró hasta un 75% de abandono (Duffy, 1983b). Esto evidencia que el abandono de nidos estuvo asociado con infestación de garrapatas. Duffy (1983b), registró mayores densidades de garrapatas en zonas cercanas a los nidos activos. La densidad más alta se encontró en la isla Macabí y fue de 149.8 individuos en 500 ml entre adultos y ninfas de estadio tres y cuatro Duffy (1983b). En el presente estudio, la mayor densidad fue registrada en las islas Ballestas (321 garrapatas en 500ml). Este gran número de garrapatas podría estar relacionado a la proximidad con la colonia reproductiva de piqueros y a la estructura del hábitat. Ramos y Drummond (2017), mencionan que la garrapata (*Carios denmarki*), ectoparásito del piquero de patas azules, tiene una estrecha relación con la densidad de los nidos. De las zonas que ellos evaluaron, los pichones que se encontraban en nidos más densos poseían un mayor número de garrapatas, mientras que las zonas con baja densidad de nidos tenían una baja abundancia de garrapatas. Asimismo, otras investigaciones señalan que las garrapatas podrían tener cierta preferencia por hábitats pedregosos (LaValle, 1923; Vogt, 1942; Iannacone & Dale, 1997; Ramos & Drummond, 2017), características que coinciden en las islas Ballestas. El área donde fue colectada la muestra de guano en este estudio se caracterizó por tener una superficie irregular, con gran cantidad de piedras y muy cercana a una subcolonia reproductiva, condiciones adecuadas que proporcionarían a las garrapatas alimento y refugio.

Es importante recalcar que en el presente estudio no se contaron las larvas de garrapatas ni los primeros estadios de ninfa para evitar errores en las estimaciones debido a la dificultad que representa el conteo visual de estos individuos por su tamaño y movilidad. Sin embargo, algunas investigaciones señalan que la incomodidad y posteriores deserciones de las aves se debe al efecto de las larvas. Ramos y Drummond (2017), mayormente encontraron larvas de garrapata en los pichones de piquero de patas azules. Asimismo, estos autores determinaron que la garrapata (*Carios denmarki*) sincroniza su ciclo de vida con la del piquero de patas azules (*S. neboxii*), así permitiendo que las larvas tengan disponibilidad de alimento. Las crías de las aves son las que más sufren la consecuencia de la infestación de garrapatas en las islas guaneras ya que estas poseen escasa movilidad y se encuentran desprovistas de plumas (LaValle, 1923) en comparación con los adultos perturbados que pasan más tiempo en vuelo (Clifford, 1980).

Descartando otros factores de deserción de nidos

El análisis fotográfico permitió descartar otros factores que podrían causar deserción en los nidos de esta ave guanera como disturbios inesperados en las colonias. Asimismo, se descartó

efectos de depredación dado que las cámaras de lapso de tiempo no registraron presencia de depredadores y en muchos de los registros se observó el contenido íntegro de los nidos una vez que los padres desertaron. Por otro lado, una de las causas que tiene una fuerte influencia sobre el abandono de nidos es el aumento anómalo de la temperatura superficial del mar que durante la realización de este estudio no se presentó.

Efectividad de las cámaras de lapso de tiempo

En este estudio las cámaras de lapso de tiempo permitieron identificar patrones en los cambios de comportamiento de los piqueros que ocurrían a diferentes horas del día, y durante todo el periodo que estuvieron en reproducción. Es importante mencionar que el uso de esta tecnología representa una gran ventaja para los investigadores pues reduce de manera importante el tiempo que se invierte en campo, los costos que demanda permanecer en las islas durante el extenso periodo reproductivo de estas aves, y permite obtener información de manera simultánea de diferentes variables reproductivas de las aves guaneras en distintas localidades. Sin embargo, para el uso de estas cámaras se debe tener en consideración el tiempo que se requiere para realizar las inspecciones fotográficas. En este estudio se analizaron datos provenientes de seis localidades desde el año 2016 al 2018, lo cual tomó un aproximado de 250-300 horas. Se espera que en los próximos años con el advenimiento de softwares de inteligencia artificial de aprendizaje (Learn artificial intelligence) el tiempo de análisis de las fotografías podría reducirse considerablemente, convirtiendo a las cámaras de lapso de tiempo en una herramienta práctica en las islas guaneras. Otra consideración importante que se debe tener presente es la visibilidad borrosa de las imágenes producto de la humedad, viento y tierra que ocasionaron que las imágenes provenientes de algunas localidades fueran borrosas lo cual dificultó y en algunos casos impidió la inspección fotográfica.

Las poblaciones de aves marinas a nivel global vienen afrontando desde la mitad del siglo pasado distintas amenazas de origen antropogénico como la competencia con la pesca industrial, la contaminación, el turismo mal llevado, la captura incidental, caza ilegal por su carne y huevos, deficiencia nutricional por ingesta de plástico (Azzarello & Van Vleet, 1987), entre otros. Asimismo, factores naturales se han intensificado en los últimos años como el evento de El Niño, factor que ha sido ampliamente estudiado. Además, la proliferación de los ectoparásitos como las garrapatas podría tener un impacto mayor sobre las aves guaneras a causa del calentamiento global y cambio climático. Por esta razón, el uso de nuevas tecnologías como las cámaras de

lapso de tiempo ayudarían a tener monitoreos biológicos a largo plazo confiables y de bajo costo.

CONCLUSIONES

Las cámaras de lapso de tiempo no solo son buenas herramientas para monitorear el éxito de reproductivo de las aves marinas, sino también brindan detalles de las causas de la mortalidad a través de los cambios en el comportamiento de los piqueros que se observan en las fotografías. Por medio de las cámaras se pudo determinar que las garrapatas ocasionaron una deserción masiva en diferentes colonias. Este tipo de uso de las cámaras de lapso de tiempo también se podría utilizar para el estudio de otras especies de aves marinas en la costa peruana y analizar otros factores que ocasionarían la deserción de nidos de aves, por ejemplo, la presencia de depredadores, disturbio humano y otros tipos de efectos que las cámaras podrían registrar.

Para futuras investigaciones se recomienda evaluar las condiciones abióticas y bióticas que requieren las garrapatas para su desarrollo, por ejemplo: el tipo de hábitat, la temperatura ambiental y determinación de microclimas, la interacción existente con sus depredadores y otras variables que permitan explicar sus altas densidades en las islas guaneras y su interacción y efecto en las poblaciones de aves guaneras. Finalmente, dado que las garrapatas son importantes vectores de enfermedades infecciosas para animales y humanos, y pueden transmitir agentes infecciosos como virus, bacterias, protozoos y nemátodos, se recomienda también evaluar las infecciones que podrían estar afectando la salud de las aves y su posible infección en humanos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anastos, G. & Smith, C.N. (1957). The Male, Nymph, and Larva of *Ixodes brunneus* Koch (Acarina: Ixodidae). *Journal of Parasitology*. 43(5), 535-541.

Apaza, M. & Figari, A. (1999). Mortandad de aves marinas durante "El Niño" 97-98. En el litoral Sur de Marcona Ica- Perú. *Revista Peruana de Biología*. Volumen Extraordinario. 1999; 110-117.

Ardiles, D. (2019). Efecto del tamaño de la nidada en el esfuerzo de forrajeo del Piquero Peruano (*Sula variegata*) en la Isla Guañape Norte. [Tesis de Pregrado]. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.

Azzarello, M. & Van Vleet, E. (1987). Marine birds and plastic pollution. *Marine Ecology -Progress Series*. 37. 295-303.

Black, C., Raya, A., & Hart., T. (2017). Peeking into the bleak midwinter: Investigating nonbreeding strategies of Gentoo Penguins using a camera network. *The Auk*, 134(3), 520-529.

Clifford, C., Hoogstral, H., Radovsky, F., Stiller, D. & Keirans, J. (1980). *Ornithodoros* (*Alectorobius*) *amblyus* (Acarina, Ixodoidea: Argasidae): identity, marine bird and human hosts, virus infections and distribution in Peru. *The Journal of Parasitology*. 66(2). 312-323.

Crawford, R. J. M., & Jahncke, J. (1999). Comparison of trends in abundance of guano-producing seabirds in Peru and southern Africa. *South African Journal of Marine Science*, 21(1), 145–156

Crawford, R., Shelton, P., Cooper, J. & Brooke, R. (1983). Distribution, population size and conservation of the Cape gannet *Morus capensis*. *South African Journal of Marine Science*. 1. 153-174.

Cushman, G. T. (2005). "The Most Valuable Birds in the World": International Conservation Science and the Revival of Peru's Guano Industry, 1909-1965. *Environmental History*. 10(3), 477–509.

Dietrich, M., Gómez-Díaz, E., & McCoy, K. D. (2011). Worldwide Distribution and Diversity of Seabird Ticks: Implications for the Ecology and Epidemiology of Tick-Borne Pathogens. *VectorBorne and Zoonotic Diseases*. 11(5), 453–470.

Dietrich, M., Lebarbenchon, C., Jaeger, A., Le Rouzic, C., Bastien, M., Lagadec, E. & Tortosa, P. (2014). Rickettsiaspp. in Seabird Ticks from Western Indian Ocean Islands, 2011–2012. *Emerging Infectious Diseases*, 20(5), 838–842.

- Duffy, D. C. (1983a). Environmental uncertainty and commercial fishing: Effects on Peruvian guano birds. *Biological Conservation*, 26(3), 227–238.
- Duffy, D. C. (1983b). The ecology of tick parasitism on densely nesting Peruvian seabirds. *Ecological Society of America*. 64(1), 110-9
- Duffy, D. C. & Campos, M. (1986). Tick parasitism at nesting colonies of blue-footed boobies in Peru and Galapagos. *The Condor*. 88(2), 242–244.
- Duffy, D.C., Hays, C. & Plenge, M. (1984). The Conservation Status of Peruvian Seabirds. ICBP Technical Publication. Status and conservation of the world's seabirds. 2. 245-259
- Eggert, L. & Jodice, P. (2008). Growth of brown pelican nestlings exposed to sublethal levels of soft tick infestation. *The Condor*. 110. 134–142
- Feare, C. (1976). Desertion and abnormal development in a colony of sooty terns *Sterna fuscata* infested by virus-infected ticks. *Ibis*.118.112–115.
- Frainer, A., Mckie, B., Amundsen, P., Knudsen, R. & Lafferty, K. (2018). Parasitism and the Biodiversity-Functioning Relationship. *Trends in Ecology & Evolution*. 33(4).260-268.
- García-Godos, I. & Goya, E. (2000). Dieta de las aves guaneras en la costa peruana durante noviembre 1999. Informe Progresivo Instituto del Mar del Perú. 115. 3-11.
- Gauthier-Clerc, M., Clerquin, Y. & Handrich, Y. (1998). Hyperinfestation by ticks *Ixodes uriae*: a possible cause of death in adult king penguins, a long-lived seabird. *Colonial Waterbirds*. 21(2). 229–233
- Goya, E. (2000). Abundancia de aves guaneras y su relación con la pesquería de anchoveta peruana de 1953 a 1999. *Boletín Instituto del Mar del Perú*. 19(1-2): 125-131.
- Goya, E. Romero, C., Villagra, D., Meza, M. & Vega, D. (2016). Aves marinas en el Perú. IMARPE. Serie de divulgación científica. 2(2). 29
- Hooker, Y., Ubillús, O., Heaton, J., García, O., Garcia. M. (2011). Evaluación de Objetos de Conservación y Zonificación de Isla Santa, Ancash. Unidad Marino Costera, Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SERNANP – MINAN), Perú. *Revista Áreas marinas protegidas-Perú*. 3.

- Hoogstraal, H., Wassef, H., Hays, C. & Keirnans, J. (1985). *Ornithodoros* (Alectorobius) *spheniscus* n. sp. [Acarina: Ixodoidea: Argasidae: *Ornithodoros* (Alectorobius) *capensis* group], a tick parasite of the Humboldt penguin in Peru. *Journal of Parasitology*. 71.635-644.
- Iannacone, J. & Dale, W. (1997). *Ornithodoros* (Alectorobius) *amblyus* (Acarina: Ixodoidea: Argasidae): garrapata parásita del guanay en el Perú. *Revista Peruana de Entomología*. 40. 21-26.
- Jahncke, J. (1998). Las poblaciones de aves guaneras y sus relaciones con la abundancia de anchoveta y la ocurrencia de eventos El Niño en el mar peruano. *Boletín IMARPE*. 17(1-2). 1-13.
- Jordán, R. & Fuentes H. (1966). Las poblaciones de aves guaneras y su situación actual. Informe Instituto del Mar del Perú. 10.1-44.
- Khalil, G. & Hoogstraal, H. (1981). The life cycle of *Ornithodoros* (Alectorobius) *amblyus* (Acari:Ixodoidea:Argasidae) in the laboratory. *Journal of Medical Entomology*. 18(2). 134-139.
- King, K. & Blankinship, R. (1977). Ticks as a factor in the 1975 nesting failure of Texas Brown Pelicans. *The Wilson Bulletin*. 89. 157-158.
- LaValle, J. (1923). La destrucción de las garrapatas en las islas guaneras por sus enemigos naturales. *Memorias de la Compañía Administradora del Guano*. 14. 165-170.
- Majluf, P., Babcock E., Riveros J., Schreiber M. & Alderete W. (2002). Catch and Bycatch of Sea Birds and Marine Mammals in the Small-Scale Fishery of Punta San Juan, Peru. *Conservation Biology*. 16(5). 1333-1343.
- Mann, G. (1954). Las aves guaneras y las posibilidades de incrementar la producción de guano blanco en Chike. (Bases para un programa de trabajo). *Revista Chilena de Historia Natural*. 54(16).
- Merkel, F., Johansen, K., & Kristensen, A. (2016). Use of time-lapse photography and digital image analysis to estimate breeding success of a cliff-nesting seabird. *Field Ornithology*. 87(1).84–95.
- Moss, S., Petersen, A. & Nuttall, P. (1984). Tick-borne viruses in seabird colonies. *Seabird*. ACTA Naturalia Islandica. 7. 31-41.
- Murphy, R. (1925). Los invertebrados terrestres de las islas guaneras del Perú. *Boletín Compañía Administradora del Guano*. Vol. 1 Nro. 12.

Muzaffar, S., Jones, I. (2014). Activity periods and questing behavior of the seabird tick *Ixodes uriae* (acari: Ixodidae) on gull island, Newfoundland: The role of puffin chicks. *Journal of Parasitology*, 93(2):258-264. 2007.

Nava, S., Venzal, J.; Gozalez-Acuña, D.; Martins, T.; Guglielmoni, A. (2017). Ticks of the Southern Cone of America Diagnosis, Distribution, and Hosts with Taxonomy, Ecology and Sanitary Importance. p. 284-288.

Passuni, G., Barbraud, C., Chaigneau, A., Demarcq, H., Ledesma, J., Bertrand, A., Castillo, R., Perea, A., Mori, J., Viblanc, V., Torres-Maita, J., Bertrand, S. (2016). "Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions." *Ecology*. 97.1: 182–193.

Passuni G, Barbraud C, Chaigneau A, Bertrand A and others. (2018). Long-term changes in the breeding seasonality of Peruvian seabirds and regime shifts in the Northern Humboldt Current System. *Mar Ecol Prog Ser* 597:231-242.

Per, N., & Merkel, F. (2013). Remote Time-lapse Photography as a Monitoring Tool for Colonial Breeding Seabirds: A Case Study Using Thick-billed Murres (*Uria lomvia*). *Waterbirds*. 36(3): 330-341.

Perkins, A., Hancock, M., Butcher, N., & Summers, R. (2005). Use of time-lapse video cameras to determine causes of nest failure of Slavonian Grebes *Podiceps auritus*. *Bird Study*, 52:2, 159-165, DOI: 10.1080/00063650509461386.

Ramos, A., Drummond, H. (2017). Tick infestation of chicks in a seabird colony varies with local breeding synchrony, local nest density and habitat structure. *Journal of avian biology*. 48: 001-007.

Reif, V., Tornberg, R. (2006). Using time-lapse digital video recording for a nesting study of birds of prey. *European Journal of Wildlife Research*. 52: 251–258

Stucchi, M. & Figueroa, J. (2006). La avifauna de las islas Lobos de afuera y algunos alcances sobre su biodiversidad. Reporte de investigación N°2. Asociación Ucumari. Lima, Perú. 88 pp.

Tovar, H. & Cabrera, D. (1985). Las aves guaneras y el Fenómeno El Niño. "El Niño" Su impacto en la fauna marina. *Boletín IMARPE*. Vol. Extraordinario. Callao, Perú.

Vogt, W. (1939). Las lagartijas y las aves guaneras. Boletín de la Compañía Administradora del Guano. 15:346-348.

Vogt, W. (1942). Informe sobre las aves guaneras por el ornitólogo americano Señor William Vogt. Boletín de la Compañía Administradora del Guano 18:3–132.

Wanless S, Barton T, Harris M. (1997). Blood hematocrit measurements of 4 species of North Atlantic seabirds in relation to levels of infestation by the tick *Ixodes uriae*. Colonial Waterbirds 20: 540–544.

Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Marques, J. C., Goya, E. (2010). Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. PloS one, 5(3), e9928.

Zavalaga, C., Halls, J., Mori, GP, Taylor, S. & Dell'Omo, G. (2010). At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER. 404. 259-274. 10.3354/meps08490.