



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
I Z T A C A L A**

**ESTRATEGIAS DE OPTIMIZACION Y CONDUCTA
ALIMENTICIA DEL TILDILLO DE WILSON (Charadrius
wilsonia) EN LA ENSENADA DE LA PAZ, BAJA
CALIFORNIA SUR, MEXICO**

TESIS PROFESIONAL

JOSE MANUEL GALINDO JARAMILLO

1987



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTRATEGIAS DE OPTIMIZACION Y CONDUCTA ALIMENTICIA DEL TILDILLO DE
WILSON (*Charadrius wilsonia*) EN LA ENSENADA DE LA PAZ, BAJA
CALIFORNIA SUR, MEXICO.

TESIS PROFESIONAL

JOSE MANUEL GALINDO JARAMILLO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES IZTACALA (UNAM)

A MIS PADRES Y HERMANOS
POR SU APOYO INCONDICIONAL EN TODO MOMENTO

A MIS COMPAÑEROS DEL PLAN MODULAR

LOS ESTUDIOS QUE DAN LUGAR A ESTE TRABAJO FUERON REALIZADOS EN EL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS DE BAJA CALIFORNIA SUR, A.C. EN LA DIVISION DE BIOLOGIA MARINA, DURANTE EL PERIODO COMPRENDIDO DE AGOSTO DE 1985 A MARZO DE 1986.

CONTENIDO

	Página
Agradecimientos.....	i
Indice de Figuras.....	iii
Indice de Tablas.....	iv
Resumen.....	v
Introducción.....	1
Descripción y Distribución de la Especie Estudiada.....	11
Area de Estudio.....	13
Materiales y Métodos.....	16
Observaciones Etológicas.....	16
Colectas.....	18
Resultados.....	21
Conducta Alimenticia.....	22
Dieta.....	27
Disponibilidad de Alimento.....	30
Elección y Captura de la Presa.....	31
Discusión y Conclusiones.....	42
Literatura Citada.....	54

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur A.C. (CIB) el apoyo académico, económico y administrativo recibidos durante la realización de este estudio. De la misma forma agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) el apoyo financiero recibido a través de una beca-tesis numero de registro 49006.

Quiero agradecer a las siguientes personas que de alguna forma colaboraron en para el buen desarrollo de este trabajo. Al Doctor Juan Ramón Guzmán Poo de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, por la dirección y asesoría a lo largo de este estudio, a los revisores de este trabajo escrito, por sus atinadas críticas, especialmente a los Biólogos Atahualpa De Sucre Medrano y Rene Arzuffi. A los Biólogos Marinos Luis Gerardo López Lemus por sus discusiones y revisión del texto y Jorge Llinas Gutiérrez por sus críticas.

Al centro de computo del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) y al Biólogo Marino Carlos Sánchez por el análisis y procesamiento de datos, así como al Laboratorio de Ecología de la ENEP Iztacala por permitirme el acceso a su computadora para terminar el trabajo escrito de este estudio.

Finalmente al Sr. Roberto Lomeli, Biólogo Marino Carlos Meza y Arquitecto Susana Galindo por la preparación de las ilustra-

ciones y figuras necesarias para la presentación de este trabajo. De la misma manera agradezco a todos aquellos compañeros y amigos que me apoyaron y colaboraron de alguna u otra forma a que este trabajo llegara al final, a todas estas personas e instituciones les estoy muy agradecido.

INDICE DE FIGURAS

	Pagina
1	Modelo gráfico de amplitud de dieta óptima 4
2	Tildillo de Wilson <u>Charadrius wilsonia</u> 12
3	Localización del área de estudio y sitios de observación 15
4	Conducta alimenticia del <u>Ch. wilsonia</u> depredando <u>Uca crenulata</u> 24
5	Composición porcentual de los contenidos estomacales de diez individuos de <u>Ch. wilsonia</u> 34
6	Abundancia mensual de cangrejos violinistas <u>Uca crenulata</u> 35
7	Tallas promedio de cangrejos <u>U. crenulata</u> 35
8	Distribución de frecuencias por talla y sexo de los cangrejos violinistas <u>U. crenulata</u> capturados por el Tildillo de Wilson y los disponibles en el medio 36
9	Relación de la frecuencia de uso de las tres conductas alimenticias y la densidad de presas 37
10	Tiempo de búsqueda de presa en verano, otoño e invierno 39
11	Tiempo de búsqueda de los cangrejos violinistas por tamaños en el verano, otoño e invierno 40
12	Tiempo de manipulación de la presa 41

INDICE DE TABLAS

	Pagina
1	Caracteres morfométricos de 10 individuos de <u>Charadrius wilsonia</u> colectados en la Ensenada de La Paz, B.C.S. 20
2	Frecuencia de utilización de los tres patrones conductuales de alimentación empleados por el Tildillo de Wilson 26
3	Dieta del <u>Charadrius wilsonia</u> en la Ensenada de La Paz 29
4	Variaciones estacionales de algunos componentes del proceso de captura de presa utilizado por el Tildillo de Wilson <u>Charadrius wilsonia</u> 38
5	Dieta comparativa del <u>Charadrius wilsonia</u> en la Ensenada de La Paz, B.C.S. y en la Bahía de Panamá 53

RESUMEN

El Tildillo de Wilson, es un ave pequeña que habita todo el año en la Ensenada de La Paz. Su dieta y conducta alimenticia se estudiaron por medio de análisis estomacales y observaciones directas en el campo durante los meses de agosto de 1985 a marzo de 1986. Se encontró que su dieta está basada en el consumo de cangrejos violinistas (Uca crenulata) y que la selección que hace entre las clases de edad y sexos de estos cangrejos varía de acuerdo con las densidades de cada una de estas categorías y con las condiciones ambientales en que se encuentre. Esta ave exhibe tres tipos de conductas alimenticias (corre-pica, parado-pica y pica mientras camina) que utiliza de acuerdo con las condiciones ambientales y de densidad de presa. La selección que hace de sus presas está basado en el tiempo que invierte en buscarlas, atraparlas y manipularlas. Las preferencias que tiene esta ave por sus presas varían estacionalmente, aunque en términos generales, tiene una preferencia por los machos adultos y por ambos sexos de la clase de los juveniles. Los cambios en las estrategias alimenticias utilizadas por esta ave, son un reflejo de las adaptaciones que presentan los organismos residentes a un medio determinado.

INTRODUCCION

La forma en que se alimenta un animal depende de la variedad de alimento que tenga disponible y de las características que éste presente. Cada una de las presas potencialmente disponibles tienen un patrón diferente de distribución y abundancia, valor nutritivo y costo de captura y procesamiento. Además, cada una de éstas presas expone a su depredador a un nivel diferente de interacción (p. ej. competencia) con otros consumidores y a un riesgo diferente de depredación (Morse, 1980). Puesto que los depredadores tienen cantidades limitadas de tiempo y energía para satisfacer sus necesidades alimenticias, sus elecciones entre diferentes presas puede afectar de manera determinante su supervivencia y éxito reproductivo.

Dado el auge actual de la ecología evolutiva, el concepto de estrategia adaptativa ha sido la base para postular teorías de optimización. Estas suponen, bajo el axioma de que la selección natural se define y opera como un mecanismo que maximiza la adaptación, que todo genotipo expuesto a selección natural, dará como resultado un fenotipo óptimo (incluyendo el comportamiento) (Cody, 1974). En este caso la palabra óptimo no implica el mejor concebible, sino solo el máximo o el mínimo sujeto a restricciones específicas (Krebs y McCleey, 1984); de igual forma una estrategia en un sentido biológico es simplemente uno de una serie de cursos de acción alternativos (Parker, 1984).

Puesto que un animal se enfrenta a una amplia gama de presas

potenciales, uno de sus mayores problemas en esta situación es el procurarse la suficiente cantidad de energía en un tiempo dado. Este problema se puede resolver de dos formas: a) el animal tenderá a incrementar la ganancia neta de energía obtenida en la captura de una presa, comparada con la energía gastada en buscarla y consumirla (Kmlen, 1966; MacArthur y Pianka, 1966); b) el animal reducirá el tiempo que pasa alimentándose, restringiendo su dieta a una cierta cantidad de energía obtenida, después de la cual, ya no le retribuye ningún beneficio el seguir alimentándose; esto le permite dedicar el resto del tiempo a otras actividades como la búsqueda de pareja o la evasión a depredadores (Cody, 1974).

La teoría de alimentación óptima (TAO), (optimal foraging theory), intenta predecir los patrones de alimentación de los animales, en base a la ganancia neta de energía por unidad de tiempo. Tratando de determinar que presiones selectivas actúan para que un animal elija que tipo de presa consumir, el lugar donde va a alimentarse y la forma de buscar y capturar a sus presas, así como el tiempo que va a permanecer en ese lugar (Krebs, 1978; Krebs, et al., 1983). En otras palabras, se puede decir que la TAO intenta explicar los factores de decisión ("decision rules" según Krebs, 1978) de los animales cuando se están alimentando, siendo las razones que fundamentan esta teoría, que los criterios de decisión han sido moldeados por selección natural, permitiendo al animal realizar sus funciones tan eficientemente como sea posible, de tal forma que, la finalidad de un modelo de alimentación es hacer una conjetura sobre el

significado de "eficiencia" y las restricciones que la limitan (Krebs, *et al.*, 1983). En este caso las palabras elegir y decisión se utilizan aquí como una forma de dar a entender que el animal sigue cierto patrón, dentro del cual existen varias opciones y, de ninguna manera implican un pensamiento racional y consciente.

De la TAO se han desprendido modelos que tratan de explicar un aspecto específico del fenómeno de la alimentación, estos modelos se pueden agrupar en cinco categorías: a) modelos de dieta óptima o selección de presa; b) modelos de elección de parche o grupos de alimentos; c) modelos de tiempo óptimo de permanencia en un parche; d) velocidad óptima de movimiento entre parches y e) tamaño óptimo del grupo de alimentación (Pyke, *et al.*, 1977; Krebs, 1978). Sin embargo, la mayor parte de los trabajos que se han realizado en el contexto de la TAO, han sido en relación a dietas óptimas o selección de presas.

Los modelos de selección de presa o dieta óptima, involucran la jerarquización de las presas potenciales por alguna medida de su beneficio para el depredador. Generalmente este beneficio es la cantidad de energía que le proporciona la presa por unidad de tiempo de captura, y/o una mínima cantidad de energía gastada por el depredador para perseguir, capturar e ingerir a su presa. Los tipos de presa son adicionados a las dietas según su jerarquía, hasta que la adición del siguiente tipo de presa, ya no sirva para incrementar la tasa neta de obtención de energía (Schoener, 1971; Pulliam, 1974; Pyke, *et al.*, 1977; Krebs, 1978), estas suposiciones se observan gráficamente en la figura 1.

Por lo anterior sería fácil pensar que un depredador óptimo, debería preferir la presa más "valiosa" (o sea la que le proporcione el mayor beneficio) y despreciar la que no le sea beneficiosa. Sin embargo, si asumimos que un depredador emplea su tiempo de alimentación, tanto en la búsqueda como en la captura e ingestión de la presa, podemos ver que: si el depredador selecciona sólo lo mejor, entonces tendrá una alta tasa de ingestión de alimento por unidad de tiempo de manipulación de presa, aunque, también tendrá que gastar un tiempo relativamente largo buscando cada presa. Ahora bien, un depredador que no sea selectivo, podrá emplear poco tiempo buscando su alimento, ya que la densidad efectiva de la presa es alta, pero, tendrá una baja tasa de ingestión de alimento, ya que su dieta estará compuesta por una mezcla de presas de alto y bajo valor (Kalen, 1973; Krebs, 1978).

Podemos deducir entonces, que el depredador puede seguir cualquiera de las siguientes alternativas: i) preferir la presa que le proporcione el mayor beneficio; ii) ser más selectivo cuando la presa de mayor valor es común; iii) ignorar las presas de bajo valor que estén fuera del juego óptimo, aún y cuando éstas sean comunes. Esta última alternativa podría ser muy extrema, ya que una alta frecuencia de encuentro con presas de bajo valor, podría tener el efecto de reducir su tasa de ingestión de alimento, pues una apreciable cantidad del tiempo de alimentación, sería utilizado en buscar presas de alto valor (Krebs, 1978).

Si bien, la obtención de energía se ha tomado en cuenta como un factor principal para predecir la selección que hace un depre-

dador sobre sus presas, no es el único que interviene en ello; existen también, otros factores importantes como son: las diferencias en digestibilidad, calidad nutricional, y el comportamiento mismo de las presas, entre otros (Emlen y Emlen, 1975; Evans, 1976; 1979; Goss-Custard, 1977a; c; Pienkowski, 1983b).

La elección de la presa es un problema que se acentúa en las aves, y aún más en las pequeñas, ya que una consecuencia de su reducido tamaño, es una alta relación superficie/volumen. Puesto que la producción y pérdida de calor están en función del peso o volumen y el área superficial respectivamente, estas aves pierden mucho calor, por lo que necesitan una gran cantidad de energía para poder sobrevivir. Esto solo se logra, con un consumo elevado de alimentos que le proporcionen la energía suficiente para mantener su elevada tasa metabólica.

Las aves más pequeñas que dependen del medio marino para su alimentación, son las aves conocidas en su conjunto como limícolas o playeras. A fin de lograr su automantenimiento, estas aves utilizan diferentes estrategias para conseguir grandes cantidades de alimento, entre las más importantes y generales destacan:

- i) migración; esta conducta les brinda la oportunidad de aprovechar las fluctuaciones estacionales de abundancia de sus presas;
- ii) muchas especies, en especial las más pequeñas, se agregan y alimentan en áreas que tienen una gran abundancia local de presas;
- iii) cada especie posee un número distintivo de adaptaciones morfofisiológicas y conductuales para encontrar y capturar rápida y eficazmente su alimento (Schneider, 1983).

Son muchas las adaptaciones que cada especie de ave playera presenta para poder lograr su eficiencia alimenticia, pero, a groso modo podemos decir que tienen dos tipos generales de adaptaciones: las zancudas (familia Scolopacidae) tienen ojos relativamente pequeños, y utilizan sus picos largos y flexibles para detectar a sus presas, que se encuentran generalmente sumergidas en el agua o escondidas en sus madrigueras en arena o lodo (Evans, 1979; Schneider, 1983).

Por otra parte, los chorlitos o tildillos (familia Charadriidae), se especializan en la detección visual de sus presas más que en la táctil, teniendo grandes ojos colocados a los lados de la cabeza, que les proporciona un gran ángulo de visión, sus picos son cortos en comparación al tamaño de sus cabezas, que aunado a la anatomía de éstas, les ayuda a una rápida detección de sus presas, además de hacerlas tolerantes a fuertes impactos contra el sustrato. Dadas estas características, dependen en gran parte de la actividad de las presas que se encuentren en la superficie del sustrato para obtener su alimento (Evans, 1979; Pienkowski, 1983a; Schneider, 1983).

Dentro de estas generalidades existen algunas estrategias que pueden ser típicas de algún grupo de aves; esto es claro en los chorlitos o tildillos del género Charadrius, que son aves pequeñas (15-28 cm de longitud), que se distinguen por tener uno o dos collares oscuros alrededor del cuello, así como por su forma de alimentación muy característica, "para - corre - picotea" (Schneider, 1983). esto es, se paran en un lugar y buscan por unos

segundos, dependiendo del sitio, condiciones ambientales y tipo de presa, entonces corren hacia el origen de su estímulo para picotear y tomar cualquier presa detectada, y nuevamente vuelven a su posición de búsqueda (Evans, 1979; Pienkowski, 1983a).

Sin embargo dentro de este género existen diferentes estrategias específicas de alimentación, por ejemplo, el Tildillo Niveo (Charadrius alexandrinus) se alimenta picoteando insectos y anfipodos en las algas tiradas en la playa, o corriendo tras animales pequeños que las olas arrojan en sus rompientes. El Tildillo Semipalmado (Charadrius semipalmatus) utiliza su pico para capturar presas blandas, tales como braquiópodos y gusanos poliquetos que encuentra picoteando en el sustrato (Schneider, 1983), y lo hace de dos maneras: i) corriendo hacia sus presa una vez detectada y capturandola, o ii) como si "pastara", esto es, picando mientras camina en un área dada, y después, vuelve a buscar otra zona donde alimentarse (observación personal).

El Tildillo de Wilson (Charadrius wilsonia) es la especie que tiene el pico más grande y fuerte de todo el género, y lo utiliza para capturar cangrejos (Schneider, 1983), así como camarones, langostinos, arañas y varios insectos (Tomkins, 1944); sin embargo parece ser que los cangrejos son su presa preferida, y generalmente los consigue, persiguiéndolos antes de que se metan a su refugio; una vez atrapado el cangrejo, lo sacude y azota contra el sustrato hasta que lo fracciona o traga entero, dependiendo del tamaño y sexo del cangrejo, ya que si se trata de un organismo macho adulto no ingiere su quela (observación personal).

Recientemente se han realizado trabajos referentes a la alimentación de las aves playeras, en donde se han empleado uno o más de los siguientes métodos: i) análisis de contenidos estomacales (Reeder, 1951; Recher, 1966; Prater, 1972; Evans, et al., 1979; Schneider y Harrington, 1981); ii) observaciones detalladas de las actividades de las aves junto con estimaciones de la productividad de macroinvertebrados (Stenzel, et al., 1976; Goss-Custard, 1977a; b; c; Bryant, 1979; Pienkowski, 1983b), o iii) exclusión de depredadores (Schneider, 1978; Schneider y Harrington, 1981; Quammen, 1981; Botton, 1984). Estos métodos han arrojado resultados cualitativos que son de gran importancia en el estudio de hábitos (Reeder, 1951; Schneider, 1983) y conductas de alimentación de esta avifauna (Stenzel et al., 1976; Goss-Custard 1977a; b; c; Pienkowski, 1983b).

El presente estudio pretende, en primer lugar, ampliar la escasa información existente sobre la conducta alimenticia de esta especie (Tomkins, 1944; Bent, 1962; Strauch y Abele, 1979), que a excepción de Strauch y Abele (1979), solo se menciona en forma general y como parte de una información global de la biología de la especie en cuestión, y en segundo lugar ampliar el panorama de esta información, en el sentido de no sólo conocer su dieta y conducta alimenticia, sino tratar de explicar el cómo y porqué de sus variaciones.

Por otra parte los trabajos antes mencionados se refieren a zonas templadas y tropicales del lado del Océano Atlántico, donde habita el Charadrius wilsonia wilsonia, que tiene hábitos migra-

torios, mientras que en las playas del Océano Pacífico habita el *Ch. w. beldingi*, que tiene poblaciones residentes en las costas de la zona templado-tropical de la península de Baja California (Friedmann, *et al.*, 1950; Galindo-Jaramillo, *et al.*, 1985), y de las cuales hasta la fecha no conozco información alguna sobre sus hábitos alimenticios.

De esta manera, los objetivos que persigue la realización de este trabajo son:

Conocer de una forma dinámica la dieta del Tildillo de Wilson, así como describir su conducta alimenticia durante el período de agosto de 1985 a marzo de 1986.

Determinar el grado de selectividad depredadora, poniendo énfasis en la forma de explotar un solo recurso, como puede ser la presa predominante en su dieta.

Saber cuál es la relación que existe entre, la variación en la densidad y disponibilidad de la presa preferida, y el tipo de estrategia alimenticia utilizada por este tildillo para maximizar sus necesidades energéticas.

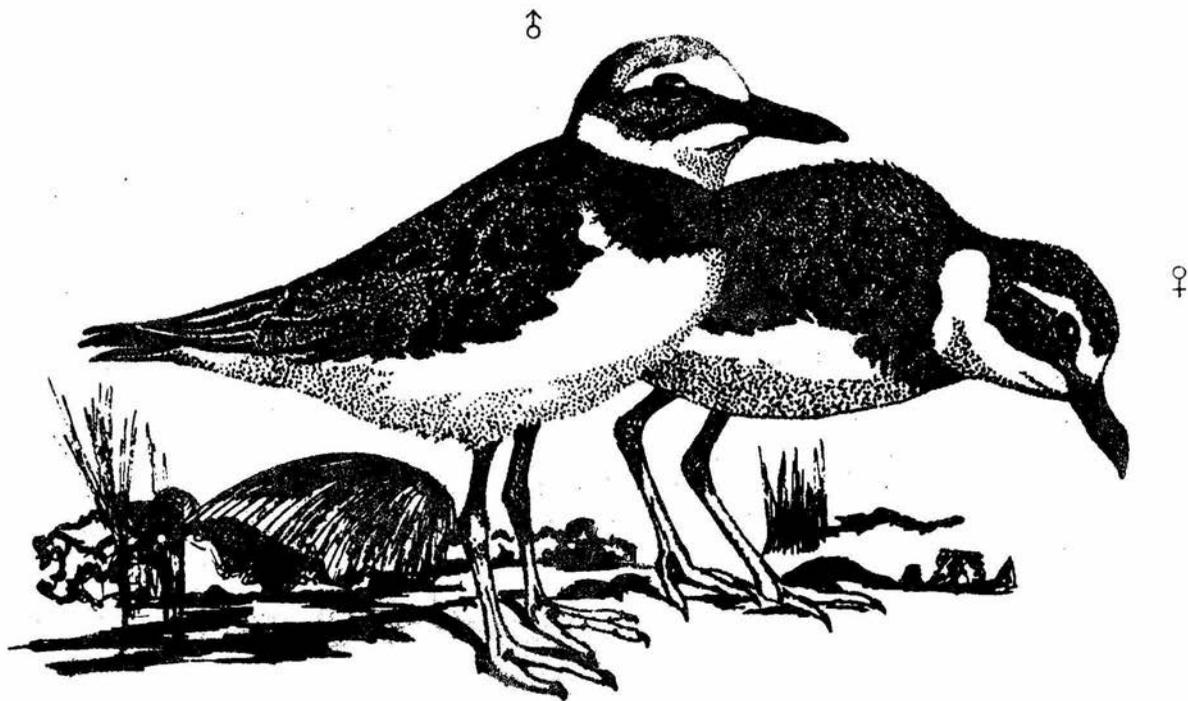
DESCRIPCION Y DISTRIBUCION DE LA ESPECIE ESTUDIADA

El Tildillo de Wilson (*Charadrius wilsonia*, Ord.), es un representante de la familia Charadriidae que habita playas arenosas o zonas costeras lodosas. Su tamaño va de los 18 a 20 cm de largo. Presenta una coloración café obscura en el dorso y blanca en la región ventral. La supraciliar es blanca al igual que la frente, que es separada de la corona por una barra negra en los machos durante el periodo reproductivo. Los machos presentan también, una banda pectoral negra, que es café en todos los demás plumajes, ésta se estrecha algunas veces en el centro y frecuentemente es incompleta en los juveniles. Las patas son de color rosa encarnado; el carácter más conspicuo es su pico fuerte y totalmente negro (figura 2), relativamente largo en comparación con sus demás congéneres. El plumaje de los juveniles es muy parecido al de las hembras, solo que el de éstos es mas escamoso (Nat. Geog. Soc., 1983; Farrand, 1985).

Esta especie es de distribución transecuatorial y presenta dos subespecies bien diferenciadas geográficamente:

Ch. w. beldingi se encuentra distribuida en las costas del Pacífico, desde Baja California hasta Perú, mientras que *Ch. w. wilsonia* se distribuye a lo largo de las costas del Atlántico y Caribe, de Maryland hasta las Guyanas, se distribuye (Friedmann, *et al.*, 1950). En México se le encuentra todo el año en las playas de Baja California y Golfo de California, mientras que en las costas del Golfo de México sólo se le encuentra en el invierno (A.O.U., 1983; Farrand, 1985; Galindo-Jaramillo, *et al.*, 1985).

Figura 2.- Tildillo de Wilson Charadrius wilsonia.



AREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó en la Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México. La Ensenada de La Paz, se localiza entre los $24^{\circ} 06'$ - $24^{\circ} 11'$ de latitud norte y $110^{\circ} 19'$ - $110^{\circ} 26'$ de longitud oeste y tiene un área aproximada de 45 kilómetros cuadrados (figura 3).

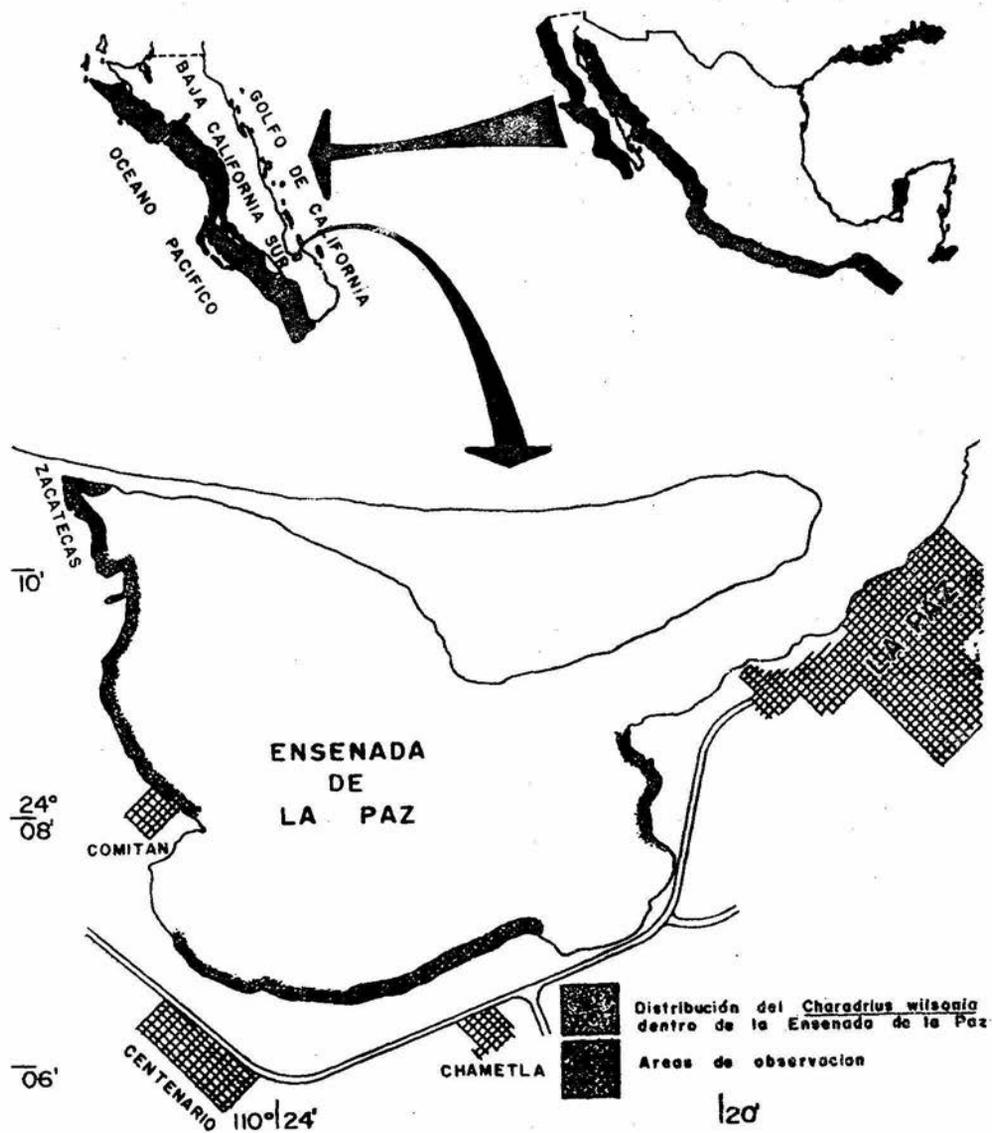
El clima de la región corresponde al BW(h')hw(e), o sea, muy seco o desértico (García, 1973). La temperatura media anual es de 23.5°C , con una mínima de 2 a 8°C de diciembre a febrero, y una máxima de 40 a 43°C entre junio y agosto. La precipitación anual promedio es de 250 mm, con un periodo de lluvias de agosto a octubre. La evaporación excede a la precipitación, presentándose la máxima entre junio y julio. Los vientos dominantes son del sureste de abril a octubre y del noroeste de diciembre a marzo (CETENAL, 1970; García, 1973).

La Ensenada de La Paz es una laguna costera en donde el oleaje es mínimo o nulo y la marea (que es semidiurna mixta), ejerce una gran influencia en sus playas, debido principalmente a su escasa pendiente; este fenómeno se presenta con mayor intensidad en su parte sur, donde quedan expuestos en la marea baja, aproximadamente de 500 a 1000 metros de marisma, aunque en algunas zonas no sobrepasa los 50-100 metros. En general el tipo de sustrato en la Ensenada es areno-limoso, mezclado con gran cantidad de conchas de moluscos; aunque en las zonas norte y noroeste, tiende a ser más arenoso que limoso, mientras que en la

parte sur es limoso-arenoso o netamente limoso. Estas características son comunes en la mayoría de las lagunas costeras en la Península de Baja California (Phleger, 1969).

Las especies vegetales que se encuentran presentes en la zona costera de la Ensenada, son consideradas como propias de las comunidades halófilas (Rzedowski, 1978). La vegetación está compuesta por dos estratos bien diferenciados: a) el arbóreo, compuesto por los mangles rojo, negro y blanco (Rizophora mangle, Avicennia germinans y Laguncularia racemosa respectivamente), siendo más abundante en la parte sur de la Ensenada, el mangle negro y en la norte el rojo, que se desarrolla principalmente en las zonas más expuestas al mar; b) en el estrato herbáceo se encuentran las salicornias Salicornia subterminalis, S. bigelovii y S. virginica, una planta suculenta llamada hielito (Batis maritima) y el pasto salado Distichlis spicata, presentándose asociaciones entre varias de estas especies, aunque predominan las asociaciones de Salicornia subterminalis - Distichlis spicata.

Figura 3.- Localización del área de estudio y sitios de observación.



MATERIALES Y METODOS

Los sitios de observación fueron las playas de Chametla y el estero de Zacatecas (figura 3). Estos sitios fueron elegidos tomando en cuenta la abundancia de aves y la accesibilidad del lugar. Las actividades correspondientes a este estudio se realizaron durante el periodo de agosto de 1985 a marzo de 1986.

Las visitas a cada área de observación se realizaron con una frecuencia de dos veces por semana, con una duración aproximada de siete horas por visita, comprendidas generalmente entre los periodos de 08:00-15:00 hrs. o 09:00-16:00 hrs., aunque algunas veces se pudieron hacer observaciones hasta el ocaso (aproximadamente 18:00 hrs.). Durante este periodo se registraron, además de las observaciones etológicas, algunos datos sobre las condiciones meteorológicas y ambientales como son: velocidad del viento, horas de luz al día, temperatura ambiental y niveles de marea. Estos datos se obtuvieron de la estación meteorológica de La Paz. Los niveles de marea fueron consultados en calendarios de mareas del Instituto de Geofísica de la U.N.A.M..

OBSERVACIONES ETOLOGICAS.

Las observaciones de la conducta alimenticia y selección de las presas se hicieron con binoculares de 10 X 50 (cuando las aves se encontraban a una distancia de entre 5 y 30 metros), y con un telescopio con ocular zoom de 20 a 60 aumentos y abertura de objetivo de 60 mm (cuando se encontraban de los 30 a los 150-200 metros de distancia aproximada).

se llevaron a cabo observaciones de cinco minutos por individuo, eligiéndose otro al azar, al término de este tiempo (Baker, 1974; Morrison, 1984). Las observaciones fueron anotadas en una libreta de campo en la mayoría de los casos, y en otras se describieron las actividades del ave conforme se observaron, utilizándose una grabadora de cassettes para registrarlas.

El registro de datos de la conducta alimenticia se basó en los códigos usados por Baker (1974), Stenzel, et al. (1976) y Mallory (1981), adaptándose de la siguiente forma:

i) Locomoción, con sus categorías: parado, caminando y embestida, esta última, considerada como la acción en la cual, una vez localizada la presa, el ave corre hacia ella para atraparla.

ii) Uso del pico en la maniobra de ataque hacia la presa, se divide en: picotazo, que puede ser exitoso o errado, y sacudidas, que es cuando atrapa una presa grande y tiene que fragmentarla.

Las estrategias de alimentación se identificaron modificando el método propuesto por Goss-Custard y Rothery (1976). Las variables medidas fueron:

a) Tipo de presa capturada, sexo y talla (en el caso de los cangrejos); la talla se obtuvo en relación a la longitud total del pico del ave. Las tallas de presa utilizadas fueron $1/4$, $2/4$, $3/4$, y $4/4$ de la longitud total del pico, equivalentes a 3, 9, 14 y 21 mm, respectivamente.

b) Velocidad de búsqueda de la presa. Es el tiempo que pasa entre la captura de una presa y la siguiente o, en algunos casos desde el principio del periodo de observación, a la captura de la

de la presa.

b) Tiempo de manipulación de la presa. Es el tiempo que dura manipulando a la presa, e incluye desde el momento de su captura, hasta su completa ingestión.

c) Tasa de picoteo. Es la frecuencia con que el ave picotea y se expresa en número de picotazos por unidad de tiempo.

e) Eficiencia alimenticia. Se obtiene de dividir el número de intentos exitosos, por el de intentos efectuados, esto es la eficiencia de captura de presa al momento de alimentarse.

f) Tasa de captura. Es el número de presas ingeridas por unidad de tiempo.

g) Tasa bruta de ingestión. Se refiere a la biomasa consumida por unidad de tiempo. Esta se calculó haciendo una conversión de tamaño a peso seco de la presa, en base a la relación de estos dos parámetros tomados de muestras analizadas en estudios preliminares y en éste.

COLECTAS

Se tomaron muestras mensuales de macrobentos, en cuadrantes de 1 metro cuadrado de superficie y 10-15 cm de profundidad, para conocer la variación temporal y la abundancia y diversidad taxonómica de las presas potenciales del ave. Los muestreos se realizaron dentro de las áreas de observación de las aves, colocando los cuadrantes en forma aleatoria y colectando los organismos a mano, ya que es sumamente difícil tamizar el sustrato.

Los organismos así capturados fueron identificados hasta especie, según Hendrickx (1984), sexados, medidos (± 0.1 mm) y

algunos de ellos pesados individualmente (± 0.0001 g) en fresco y después de secarlos en un horno a 70°C durante dos días.

Con el fin de obtener información adicional y de apoyo a las observaciones sobre la dieta del Tildillo de Wilson, se colectaron diez individuos de esta especie (3 en verano, 5 en otoño y 2 en invierno) con un rifle de diábolos; el número de individuos colectados estuvo influenciado por su abundancia, factores ambientales (principalmente marea y vientos) y por el corto alcance del rifle.

Los organismos colectados se conservaron congelados hasta su transportación al laboratorio, donde fueron pesados y medidos, procediendo posteriormente a extraer el tubo digestivo y preservar su contenido en una solución de formaldehído al 4% para su posterior análisis bajo un microscopio estereoscópico con zoom de 7 a 30 aumentos. Los restos de organismos encontrados en los estómagos e intestinos, se identificaron hasta el más bajo taxón posible, se contaron los individuos de cada especie y se midieron en forma individual.

En la mayoría de los casos sólo se encontraron trozos pequeños de los organismos ingeridos, por lo que su identificación y talla se determinó por comparación de partes características de estos, con las de organismos de colección de referencia (p. ej. los cangrejos fueron identificados y diferenciados por sus quelas, patas y distancia interocular). La talla de los organismos se determinó midiendo la parte expuesta más grande de los organismos, en el caso de los cangrejos la amplitud del caparazón y de los

moluscos la longitud total.

Las pieles de las aves se prepararon para colección científica, y sus medidas aparecen en la tabla 1.

TABLA 1.- CARACTERES MORFOMETRICOS DE Charadrius wilsonia.
Medidas promedio de 10 individuos colectados en la
Ensenada de La Paz, California Sur, México.
Entre parentesis aparecen los rangos.

	PESO (g)	LONGITUD TOTAL (mm)	ENVERSADURA (mm)	LONGITUD DEL ALA (mm)	LONGITUD TOTAL DEL PICO (mm)	LONGITUD PATRON DEL PICO (mm)	TARGOS (mm)
HEMBRAS N=2	57.1 (56.1-57.9)	178.0 (178.0-220.0)	365.0 (365.0-389.0)	115.3 (117.0-118.1)	26.6 (23.2-26.4)	21.1 (19.8-20.9)	33.7 (31.4-32.8)
MACHOS N=8	58.0 (52.3-64.0)	185.7 (180.0-210.0)	379.8 (333.0-399.0)	117.1 (113.0-120.0)	26.1 (24.9-26.8)	21.6 (20.8-22.7)	32.0 (29.7-33.7)

RESULTADOS

Los lugares de alimentación del Tildillo de Wilson dentro de la Ensenada de La Paz, comprenden casi todas sus playas, exceptuando las de la parte norte que son arenosas y con gran cantidad de vegetación en sus orillas, y algunas otras zonas que presentan estas características y/o su accesibilidad esta muy restringida (figura 3).

En marea alta y cuando los cangrejos no están disponibles, los tildillos están descansando, echados en oquedades del piso o entre la vegetación (principalmente arbustos de Salicornia). En el caso de las mareas altas de octubre, numerosos grupos de aves se congregan en las orillas de pequeños montículos de arena en la parte superior de las marismas o en los límites superiores de marea alta. Entre las principales especies de aves que forman estos grupos de aves se encuentran (de mayor a menor abundancia) los playeros (Calidris mauri), agachonas (Limosa fedoa), tildillos (Charadrius wilsonia, Ch. semipalmatus y Ch. alexandrinus), avocetas (Recurvirostra americana) y zarapitos (Catoptrophorus semipalmatus), en menor cantidad se encuentran otros playeros como Calidris alba y C. minutilla y los chorlos (Numenius phaeopus y N. americanus). La distribución de estas especies con respecto a su tamaño, en términos generales, es inversa a la profundidad de la marea.

Cuando la marea empieza a bajar, estos grupos de aves empiezan a desplazarse a zonas donde les es posible empezar a alimentarse, siguiendo el mismo patrón general descrito por Burger

et al. (1977), sin embargo el Tildillo de Wilson tiene varias restricciones con respecto a la mayoría del resto de las especies con las que comparte los mismos recursos (habitat y alimento), ya que por su pequeño tamaño y forma de buscar y encontrar a sus presas, sólo puede empezar a alimentarse hasta que el sustrato este drenado o, en ocasiones extremas, cubierto con una capa de agua de profundidad máxima de 3 cm .

Los Tildillos de Wilson generalmente se alimentan en forma solitaria o en pequeños grupos de cinco o seis individuos como máximo, dejando una distancia interindividual de por lo menos uno o dos metros, estos grupos generalmente se forman a finales de otoño y principios de invierno, cuando el número de individuos es alto (385 individuos promedio en las playas de Chametla). En estos meses, también pueden verse algunos individuos de esta especie, mezclados con parvadas de playeros, generalmente C. mauri y otros tildillos. Sin embargo, cuando el número de individuos disminuye en la Ensenada, su forma de alimentación es netamente solitaria, pudiendo encontrar uno o dos individuos por cada 200-300 metros lineales sobre la línea de costa.

CONDUCTA ALIMENTICIA.

Se identificaron tres patrones conductuales diferentes usados en la captura de cangrejos violinistas (Uca crenulata). A continuación se describen detalladamente en orden de mayor a menor frecuencia de uso.

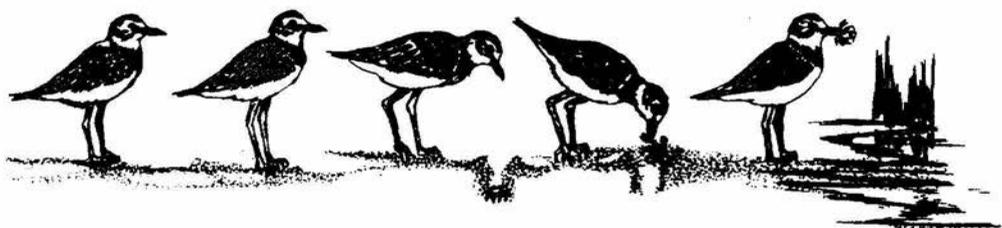
1) "Corre - pica". Es cuando el ave esta parada, observando a los cangrejos, con la cabeza levantada y el cuerpo echado ligeramente hacia adelante, una vez localizada su presa, corre hacia ella, cubriendo, generalmente, una distancia de entre cuatro y siete metros (aunque en una ocasion observé a un macho correr aproximadamente cincuenta metros para atrapar un cangrejo). Cuando se va a lanzar hacia su presa, empieza a caminar lentamente, acelerando el paso hasta que corre poniendo la cabeza de lado (observando hacia el frente con un solo ojo) y el cuello encogido; cuando va a llegar hasta donde esta su presa, vuelve el pico al frente, y al picar para atraparla estira el cuello, con lo que posiblemente logra hacer más sorpresivo el ataque y darle más fuerza y velocidad al picotazo (figura 4a). La presa fué capturada generalmente de la quela en el caso de los machos, mientras que las hembras fueron siempre atrapadas de las patas.

ii) "Parado - pica". Este patrón conductual se observa, en algunas ocasiones, después de un intento fallido en la forma corre-pica, y posiblemente en este caso, el ave espera al cangrejo que no pudo atrapar anteriormente y que se encuentra escondido en su agujero. En otras ocasiones, desde el principio de la observación, el tildillo estaba parado, y agachando la cabeza de vez en cuando, como observando el piso, hasta que de repente lanzaba un picotazo (figura 4b) que en la mayoría de los casos fué exitoso. Con este tipo de conducta generalmente captura cangrejos de una talla de 4 a 12 mm, aunque en algunas ocasiones logró atrapar cangrejos más grandes.

Figura: 4. _Conducta alimenticia del Ch. wilsonia depredando Uca crenulata.



A Corre - Pica



B Parado - Pica



C Pica mientras camina

iii) "Pica mientras camina". Esta forma de alimentarse se describe fácilmente ya que, mientras camina lentamente, de vez en cuando lanza un picotazo sorpresivo (figura 4), aunque no siempre certero, con este método atrapa, generalmente, presas pequeñas como podrían ser gastrópodos, anfípodos, o cangrejos de 6 mm o menores, aunque en algunas ocasiones logró atrapar cangrejos de hasta 10 mm de talla.

En todos los casos en que la presa fué mayor que la mitad del pico, el ave le quitó la quela (en caso de ser macho) y las patas con fuertes movimientos laterales de cabeza en la mayoría de los casos, y en algunas ocasiones, presionando para desprenderlas; una vez que el caparazón quedaba sin patas, lo ingería entero y se retiraba, sin embargo, algunas veces se comía una a una las patas que le había quitado, pero en ninguno de los casos observé que se comiera la quela. En el caso de pequeños individuos menores a la mitad del pico, estos fueron ingeridos completos.

Los tres patrones conductuales arriba descritos, fueron utilizados sólo en marea baja, aunque en el otoño, cuando se presentan las mareas más altas, se pudieron observar las dos últimas formas de alimentación en marea alta o cuando empezaba a bajar la marea. Las frecuencias de utilización de los tres patrones conductuales se observa en la tabla 2. Durante las mareas vivas de otoño, gran parte del área de marismas queda inundada durante casi toda la mañana por una capa de agua de por lo menos

TABLA 2.- FRECUENCIA DE UTILIZACION (%) DE LOS TRES PATRONES CONDUCTUALES DE ALIMENTACION EMPLEADOS POR EL TILDILLO DE WILSON DURANTE AGOSTO DE 1985 A MARZO DE 1986.

	VERANO n=65	OTOÑO n=105	INVIERNO n=23
CORRE - PICA	72.3	61.0	87.0
PARADO - PICA	20.0	22.8	4.3
PICA MIENTRAS CAMINA	7.7	16.2	8.7

n es el número de observaciones.

uno a tres centímetros de profundidad, disminuyendo así, el tiempo disponible para su alimentación, por lo que el Tildillo utiliza las dos últimas formas de alimentación como alternativa para estas condiciones ya que, tanto el parado-pica como el pica mientras camina, tienen patrones aleatorios de búsqueda, mientras que el corre-pica tiene un patrón de captura más o menos dirigido.

Las ocasiones en que el Tildillo de Wilson utiliza la forma de alimentación pica mientras camina, es cuando los vientos soplan constantemente con fuerza; a principios de otoño, cuando por causa de estos vientos, una gran cantidad de algas (principalmente *Spiridia* sp.) se desprende del fondo de la Ensenada y se deposita a lo largo de la zona intermareal, tapando los orificios de las madrigueras de los cangrejos, impidiéndoles salir a la superficie. Sin embargo, estos montones de algas son aprovechados por algunos insectos (principalmente dipteros), isópodos, anfi-

podos, gastrópodos etc., que tal vez son atrapados por el Tildillo con este patrón conductual.

En invierno también soplan fuertes rachas de viento frío, por las mañanas, por lo que los cangrejos casi no salen de sus madrigueras en estas horas, en este lapso, el Tildillo generalmente se refugia de estos vientos en oquedades y cuando captura algunos cangrejos lo hace utilizando principalmente la forma de alimentación pica mientras camina.

Desgraciadamente, la frecuencia relativa de uso de este patrón conductual se subestimó a lo largo del estudio debido al método utilizado, ya que para ello sólo registré el tipo de patrón conductual cuando el intento fué exitoso y pude determinar el tipo de presa capturada y/o su talla. Lo anterior no quiere decir que esta forma de alimentación no sea eficaz, sino que posiblemente atrapó organismos muy pequeños y la frecuencia de picotazos fué relativamente alta, no pudiendo distinguir con precisión cuando el picotazo fué exitoso.

DIETA.

Las observaciones de campo muestran que la dieta del tildillo está formada por cangrejos violinistas, de los cuales, 96% pertenecen a la especie Uca crenulata y el resto (4%) a formas juveniles (talla promedio de 20 mm) de U. princeps. Estos porcentajes son de presas que se lograron identificar al momento de la

captura, ya que también se observó en una ocasión que el ave comía larvas de mosca (Diptera, Musidae), sólo que éstas no pudieron ser cuantificadas, y su identificación fué posterior a las observaciones. De igual forma, en dos ocasiones observé cómo un grupo de tildillos se congregaba alrededor de lo que parecía ser un pez atrapado en una pequeña poza de mareas, sin embargo, en ninguno de los dos casos pude confirmar el tipo de presa, ni su ingestión por parte de los tildillos.

Al parecer no existen diferencias alimenticias entre sexos ni sitios de observación, en cambio se observan ligeras variaciones estacionales. En verano las observaciones muestran que el tildillo solo captura U. crenulata, mientras que en el otoño e invierno diversifica un poco su dieta, capturando también U. princeps y posiblemente otro tipo de organismos como los que se encuentran en las algas depositadas por las mareas. Este mismo patrón de variación se observa en los resultados de análisis estomacales, estando presente todo el tiempo U. crenulata, además de este, se encontró en verano P. purpureus, en otoño algunos insectos y en invierno las especies restantes que aparecen en la tabla 3.

En resumen, se puede decir que la dieta del Tildillo de Wilson está basada en el consumo de cangrejos violinistas U. crenulata, durante las tres épocas estudiadas y, que las otras presas arriba mencionadas, pueden ser consideradas como presas eventuales o complementarias para su dieta. Esto se puede ver en

TABLA 3.- DIETA DEL Charadrius wilsonia EN LA ENSENADA DE LA PAZ
DE AGOSTO DE 1985 A MARZO DE 1986.

PRESAS	PRESAS INDI- VIDUALES (%) n=79	ESTOMAGOS (frecuencia %) n=10	RANGO DE TAMANO (mm)
Arthropoda			
Crustacea			
Amphipoda			
Gammaridae			
<u>Podocerus sp.</u>	1.3	10.0	2
Brachyrrhyncha			
<u>Uca princeps</u> (juv.)	2.5	10.0	?
<u>Uca crenulata</u>	20.3	100.0	3-13
<u>Panopeus purpureus</u>	6.3	20.0	9-10
Mollusca			
Gastropoda			
<u>Nassarius tiarula</u>	1.3	10.0	5
<u>Barleeia sp.</u>	60.8	10.0	1-3
Insecta			
Coleoptera			
Sp. 1 y Sp. 2	?	10.0	?
Carabidae	?	30.0	?
Pisces			
Clupeidae ?	1.3	10.0	56 ?

la figura 5, en donde sólo aparecen los moluscos en dos estómagos, aunque en la frecuencia de presas individuales ocupan un gran porcentaje, debido a que se encontraron muchos organismos pero con pequeñas tallas. De hecho la diversidad dietética de esta ave es baja ($H' = 0.546$), y más aun cuando las presas se agrupan en categorías taxonómicas superiores como Moluscos, Crustáceos, Insectos y Peces ($H' = 0.379$), mostrando así un alto grado de especialización en sus hábitos alimenticios.

DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO.

Los cangrejos violinistas U. crenulata y U. princeps fueron las únicas presas disponibles en las zonas intermareales. Ambas especies tienen una marcada zonación, distribuyéndose en las partes bajas de la zona intermareal, donde hay mayor humedad, U. princeps, y en las altas donde el periodo de desecación es mayor U. crenulata. Esta última especie fué la dominante en todas las muestras obtenidas.

La abundancia de Uca crenulata en los sitios de observación fué alta (figura 6), siendo los machos quienes generalmente dominan, formando parte de más del 60% de estas poblaciones. En la figura 7 se observan las tallas promedio de los organismos colectados tanto por sexo como en conjunto. Las diferencias en las tallas promedio mensuales entre hembras y machos no son significativas ($t > 0.05$) para ninguno de los meses. El número de organismos de las clases más chicas (1-4 mm) se subestimó debido

al método de colecta, ya que muchos de ellos se confunden con el sustrato y son difíciles de capturar.

Debido a factores ambientales, en muchos casos la disponibilidad de cangrejos no está relacionada con su densidad, pues, cuando soplan los vientos fuertes o la marea sube demasiado, la mayor parte de los cangrejos está inaccesible para los tildillos, ya que permanecen en su madriguera refugiados hasta que las condiciones ambientales son favorables.

ELECCION Y CAPTURA DE PRESA.

A nivel general, el Tildillo de Wilson muestra un alto grado de selectividad en el tipo de presas ingeridas, teniendo una preferencia casi absoluta por los cangrejos principalmente U. crenulata.

Haciendo un análisis más detallado, basado en la elección por tallas y/o sexos, se nota que tiene una tendencia a elegir mayor cantidad de cangrejos menores o iguales a la mitad del pico (<12 mm) y cuando se trata de cangrejos grandes (>12 mm) generalmente prefiere a los machos (figura 8). Se puede observar también que existen variaciones estacionales en las preferencias por talla y sexo. Las diferencias en la distribución de frecuencias de tamaño de presas capturadas y las presentes en el medio fueron significativamente diferentes en verano e invierno, así como para el comportamiento global de la especie a lo largo del

estudio (χ^2 P= 0.05), sin embargo para otoño las diferencias no fueron significativas (χ^2 < P= 0.05). Los resultados obtenidos en invierno posiblemente no son muy precisos, ya que debido a las condiciones climáticas que prevalecieron en esa época, el número de observaciones fué reducido.

La mayoría de las presas (aproximadamente 2/3 del total) son capturadas en la forma corre-pica, la frecuencia de uso de este patrón conductual está relacionada en forma inversa a la densidad de cangrejos ($r = -0.9866$), las presas restantes son atrapadas utilizando las conductas de captura alternativas, principalmente la de parado-pica, cuyo uso está principalmente relacionado con la densidad de la presa ($r = 0.9914$. [figura 9])

En la tabla 4 se muestran las variaciones estacionales de algunos componentes del proceso de captura de la presa del Tildillo de Wilson. La tasa de picoteo fué significativamente diferente en el verano con respecto a las otras estaciones ($t > 0.05$), mientras que la eficiencia alimenticia permanece constante a lo largo del tiempo ($t < 0.05$), por otro lado, la tasa de captura disminuyó significativamente de verano a otoño ($t > 0.05$), pero permaneció relativamente constante hasta el invierno ($t < 0.05$). Para el calculo de la tasa bruta de ingestión de alimento, se obtuvo la ecuación de conversión de amplitud del caparazón de los cangrejos a peso seco:

$$W = 0.000022 * C^{3.75}$$

donde W es el peso seco en miligramos y C la amplitud del caparazón del cangrejo en milímetros ($r = 0.99$, $n=84$). La tasa bruta de

ingestión se mantuvo relativamente constante de verano a otoño, aumentando en el invierno aunque no de forma significativa ($t > 0.05$).

El tiempo de búsqueda de la presa es muy variable, aunque sus valores medios tienden a ser inversamente proporcionales a su densidad (figura 10), sin embargo, el tiempo de búsqueda para cada clase de tamaño tiende a aumentar con respecto a su propia densidad estacional (figura 11). El tiempo de manipulación de la presa es proporcional a su talla (figura 12) teniendo en algunos casos grandes variaciones, debidas en su mayoría a factores ambientales.

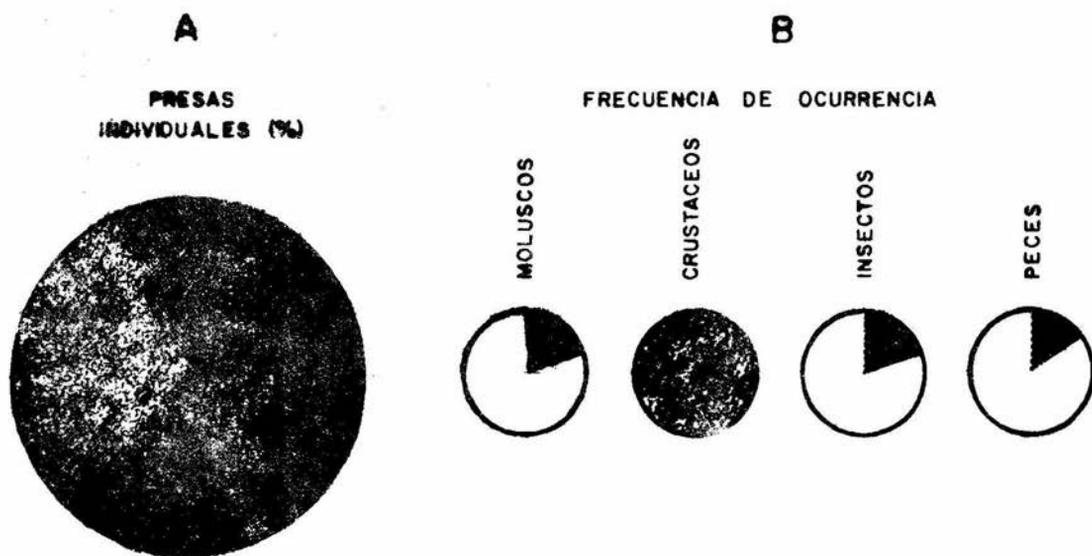


FIGURA 5.- **A** Composición porcentual de los contenidos estomacales de diez individuos de *Charadrius wilsonia* colectados en la Ensenada de La Paz. Cada círculo completo representa 100%. **B** La frecuencia de ocurrencia es el porcentaje de estómagos que contenían el tipo de de presa indicado.

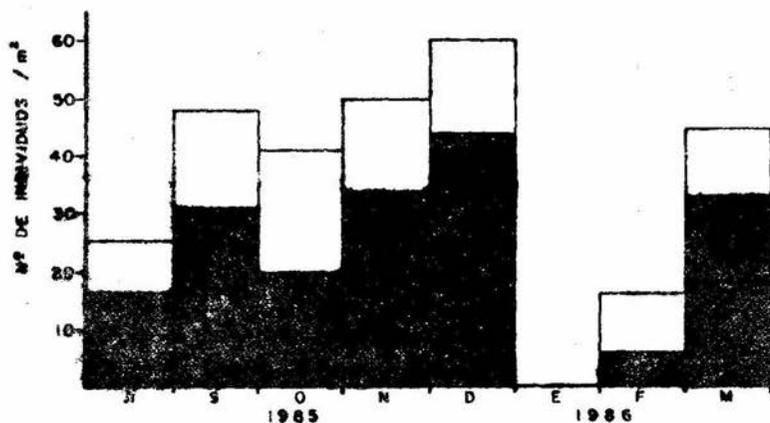


FIGURA 6.- Abundancia mensual de cangrejos violinistas (*Uca crenulata*). La región punteada de las barras representa a los machos y la blanca a las hebras.

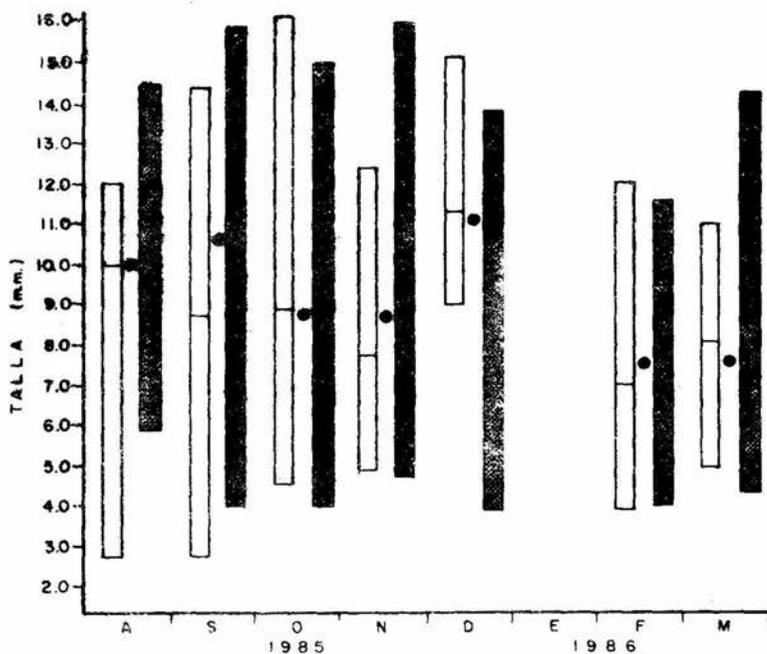


FIGURA 7.- Rango de tallas promedio mensuales de las poblaciones de *Uca crenulata* • y su variación por sexos. En barras blancas se muestran los rangos de las hebras y en punteadas los de los machos. Las diferencias en talla promedio entre hebras y machos no son significativas ($t = 0.5$).

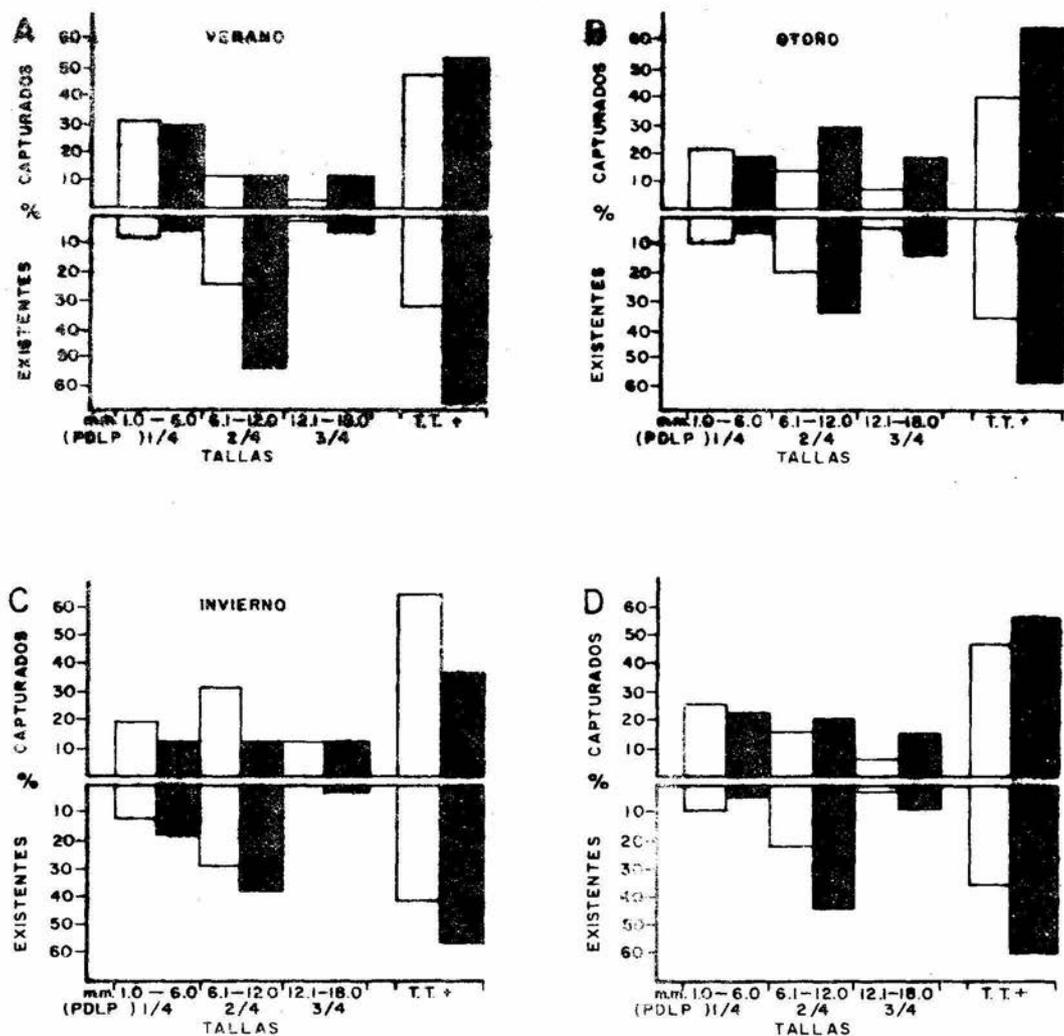


FIGURA 6.- Distribución de frecuencias por tallas y sexos, de los camarones volutinistas *Litopenaeus setiferus* capturados por el Tidillo de Wilson, y los disponibles en el medio. En barras blancas se representa las hembras y en pintadas a los machos. A.- muestra las distribuciones en verano y el número de presas capturadas (ppca) y las disponibles (pdpd) de 1961; B.- para otoño (ppca 80, pdpd 1961); C.- para invierno (ppca 25, pdpd 77) y D.- para todo el periodo de estudio en conjunto. El número de presas capturadas se determinó por medio de las observaciones de campo; el número de presas disponibles se obtuvo de las muestras de recuentos en los sitios de observación.

+ T.T. Es todas las tallas en conjunto, mostrando diferencias en la distribución entre hembras y machos.
 -- P.D.P. Proporción de longitud del P.D.P. vs longitud total de individuos de la muestra.

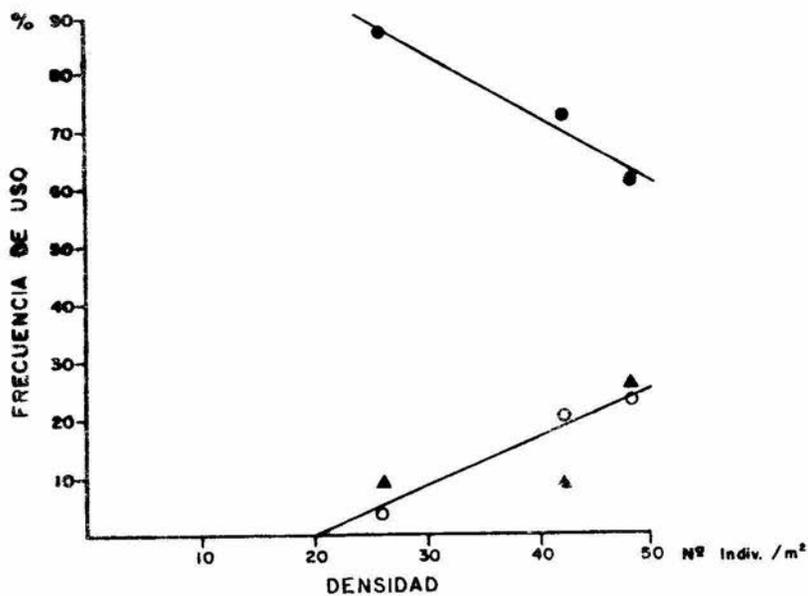


FIGURA 9.- Relación de la frecuencia de uso de cada conducta alimenticia en cada densidad de cangrejos violinistas (*Uca crenulata*). Conducta corre-pica (●), conducta parado-pica (○) y pica mientras camina (▲).

TABLA 4.- VARIACIONES ESTACIONALES DE ALGUNOS COMPONENTES DEL PROCESO DE CAPTURA DE PRESA UTILIZADO POR EL TILDILLO DE WILSON *Charadrius wilsonia* DURANTE AGOSTO DE 1985 A MARZO DE 1986.

	VERANO n=250	OTOÑO n=390	INVIERNO n=78	
TASA DE PICOTEO (picotazos por - minuto)	1.50 [1.22]	0.80 [0.59]	0.83 [0.57]	\bar{X} ds
EFICIENCIA ALIMENTICIA %	31 [36]	38 [40]	40 [40]	\bar{X} ds
TASA DE CAPTURA (presas por minuto)	0.32 [0.35]	0.20 [0.21]	0.28 [0.27]	\bar{X} ds
TASA BRUTA DE INGESTION (mg por minuto)	30.09 [42.38]	39.06 [39.77]	53.60 [65.34]	\bar{X} ds

n Minutos de observación.

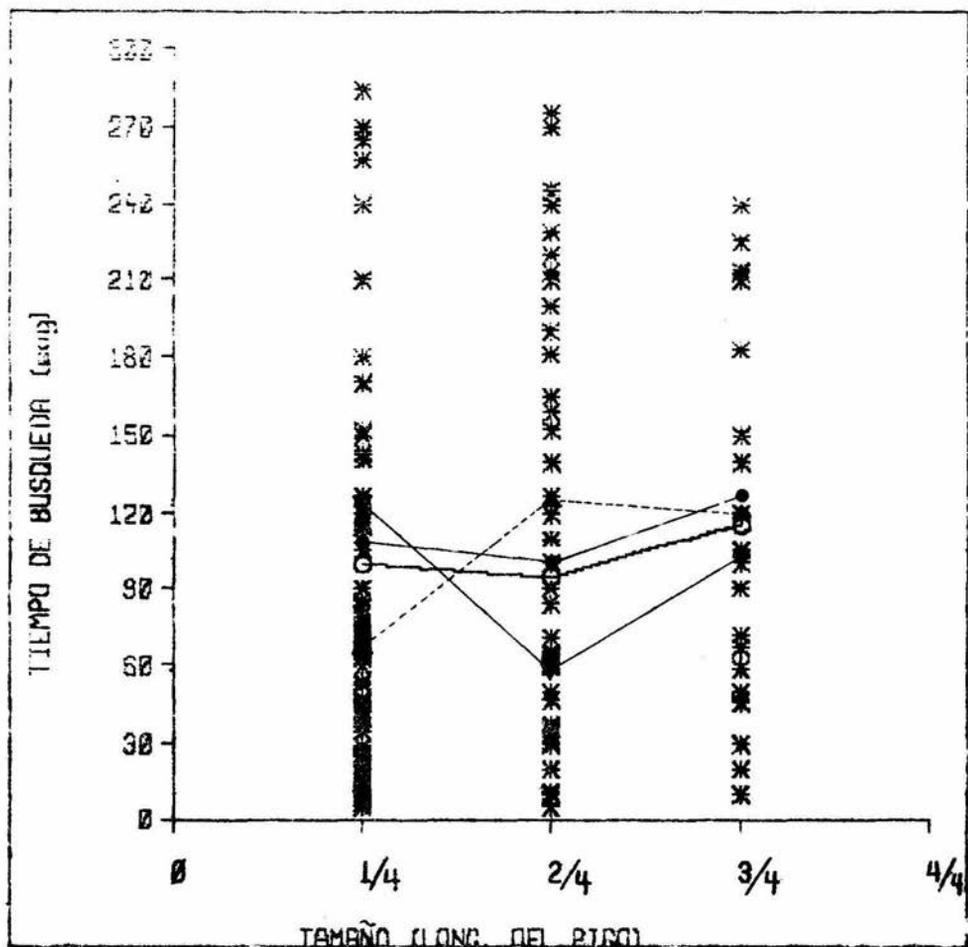


FIGURA 10.- Tiempo de búsqueda de presa, en verano (▲), en otoño (●) y en invierno (▼). La presa en todos los casos fué (*Uca crenulata*). El tamaño de la presa se expresa en cuartos de longitud de pico (longitud total del pico 24 mm). El tiempo medio de búsqueda aparece en círculos abiertos.

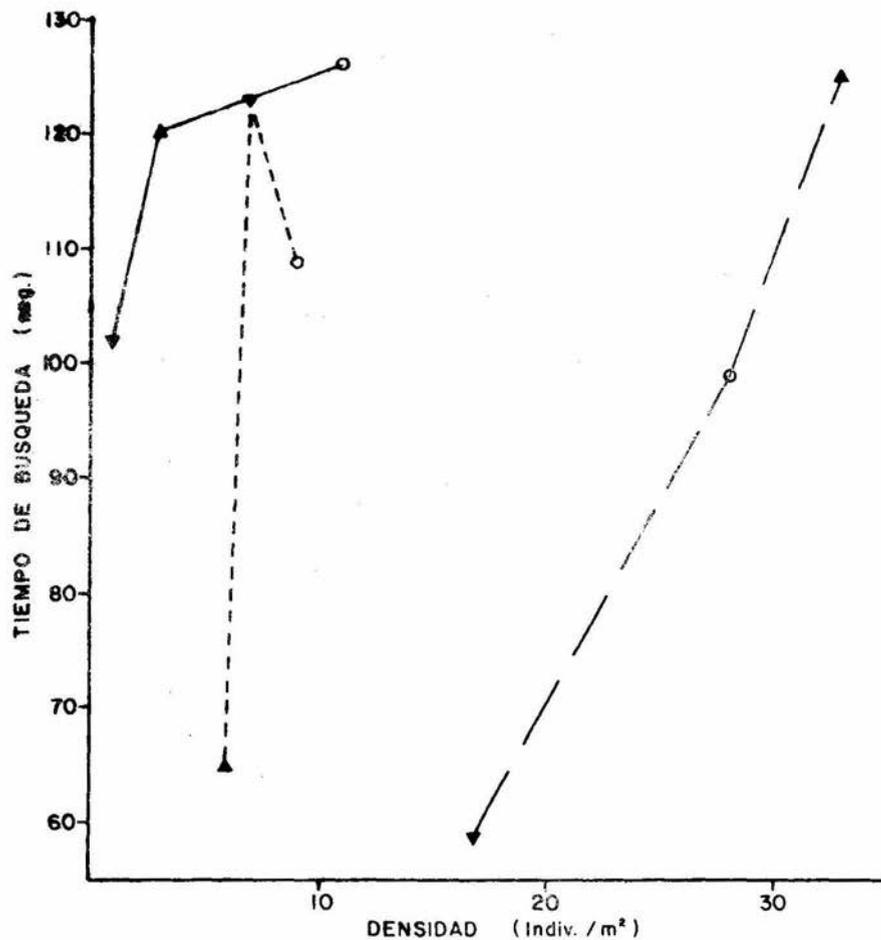


FIGURA 11.- Tiempo de búsqueda de presa (cangrejo violinista, *Uca crenulata*) en relación a su tamaño y a la densidad de esta por estación del año. Verano (▲), otoño (○) e invierno (▼); tamaños 1/4 (---), 2/4 (—) y 3/4 (-.-).

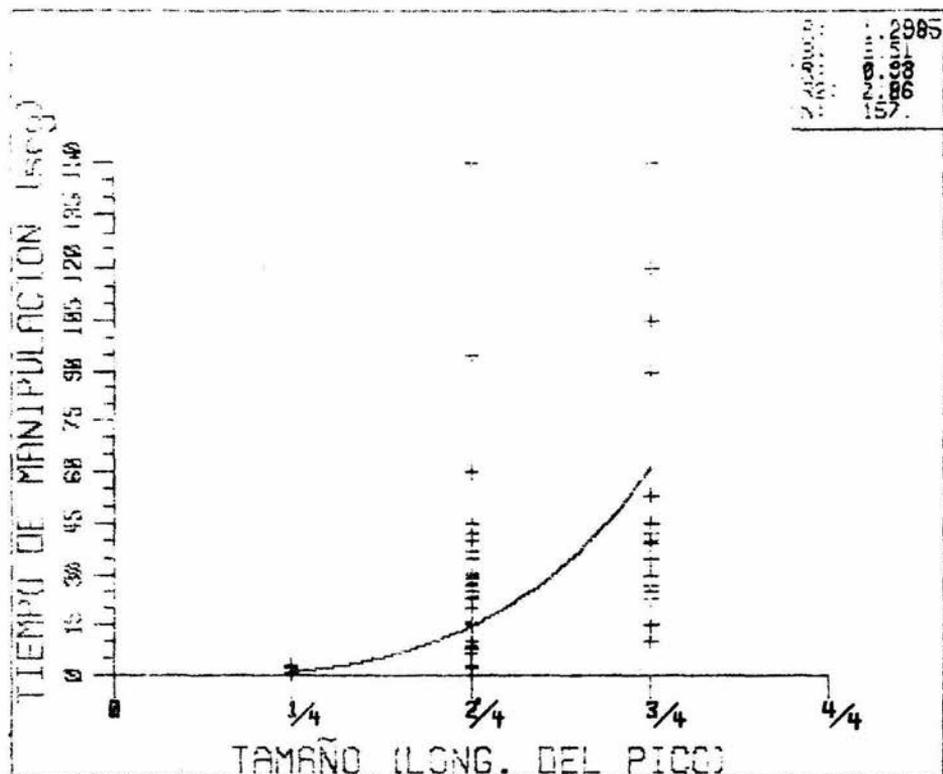


FIGURA 12.- Tiempo de manipulación de la presa. El tamaño de la presa se expresa en cuartos de longitud de pico, (longitud total del pico 24 mm). La presa en todos los casos fue Uca crenulata. Los valores de tiempo de manejo para el tamaño 1/4 de pico nunca fueron mayores de 3 segundos y representan 65 observaciones.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El patrón conductual más utilizado por el tildillo en la Ensenada de La Paz es el corre-pica, como ya se ha observado en todos los lugares donde ha sido estudiada (Tomkins, 1944; Bent, 1962; Strauch y Abele, 1979; Bergstrom, 1982;). Los dos patrones conductuales restantes (parado-pica y pica mientras camina), son usados esporádicamente y, al parecer fueron detectados por la variedad de condiciones ambientales en que se llevaron a cabo las observaciones. Los factores principales que afectan la frecuencia de uso de cada una de estas conductas son; a) las condiciones ambientales a las que se enfrenta el ave al momento de alimentarse, y b) la disponibilidad de sus presas preferidas. En todos los casos, este último factor fué menor a las densidades de cangrejos obtenidas en los muestreos de bentos. Esta disminución en la disponibilidad de cangrejos se debe principalmente a su conducta, ya que el simple hecho de que un ave camine cerca de ellos hace que se escondan en su madriguera y queden inaccesibles al tildillo. Otros factores que también contribuyen a disminuir la disponibilidad son las mareas altas y los vientos fuertes y frios. A este respecto me fué imposible cuantificar tal disminución, por lo que, para efectos del planteamiento de esta discusión se tomaron como equivalentes.

La diferencia básica entre las tres conductas alimenticias es el patrón de búsqueda de la presa. La conducta corre-pica tiene una forma de búsqueda dirigida y las otras dos conductas presentan un patrón aleatorio. Al parecer estas diferencias son un reflejo

del tipo de condiciones, tanto ambientales como de las presas, en que son utilizadas estas conductas.

Los cangrejos, que son las principales presas de los tildillos, están morfológica y conductualmente adaptados para disminuir el riesgo de depredación (Robinson, *et al.*, 1970), así, el tipo de estrategia utilizada por el tildillo deberá coincidir con las condiciones en las que se realice el proceso de depredación. De tal forma que cuando los cangrejos están en la superficie de un sustrato totalmente drenado, su conducta es la de protegerse dentro de su madriguera al detectar cualquier movimiento hecho por las aves, esta conducta la exhiben los organismos que se encuentran dentro de un diámetro aproximado de 1.0-1.5 metros con respecto al ave en movimiento. En estas condiciones, el tildillo corre en un intento por atrapar algún cangrejo que se encuentre "distruido" o lejos de su madriguera, aunque posiblemente atrape alguno visto antes de hechar a correr.

Las conductas parado-pica y pica mientras camina son observadas principalmente en condiciones ambientales adversas (e.g. mareas altas o rachas de vientos fuertes), donde los cangrejos generalmente no son fáciles de detectar. La búsqueda aleatoria implícita en estas conductas alimenticias permiten al ave "muestrear" las áreas donde se alimenta, permitiéndole encontrar así a sus presas o bien, como en el caso de la conducta parado-pica, asegurar la captura de la presa una vez detectada.

Las aves costeras tienen la capacidad de poder tomar sus

presas indiscriminadamente o seleccionar los tipos y/o tamaños de presas que ingieren. Recher (1966) propone que la diversidad de presas tomadas por un ave será alta si se alimenta en una forma aleatoria, tomando todo tipo de organismos que encuentra, y será baja si se alimenta en forma selectiva.

La diversidad alimenticia encontrada en el Tildillo de Wilson en la Ensenada de La Paz fué baja ($H' = 0.546$), basando su dieta principalmente, en el consumo de cangrejos violinistas Uca crenulata, por lo que se le puede catalogar como una especie con una dieta muy especializada. Este mismo patrón alimenticio es reportado para Panamá por Strauch y Abele (1979) quienes reportan que el Tildillo de Wilson es, de las tres especies de Charadrius estudiadas, la que tiene el menor índice de diversidad dietética ($H' = 0.517$), y concluyen que es la especie que presenta el mayor grado de selectividad.

Sin embargo, al compararse estos índices de diversidad se observa que varían mucho de lugar a lugar, y solo son de utilidad cuando se comparan diversidades dietéticas de especies que se alimentan en la misma zona. Esto se aprecia en el caso del Charadrius semipalmatus estudiado en California central (Recher, 1966) y en Panamá (Strauch y Abele, 1979); en ambos lugares se consideró que la dieta de esta ave era especializada con respecto a las otras aves estudiadas en estos mismos lugares, pero en Panamá (donde se supone que existe una mayor diversidad de presas que en California) se obtuvo un valor de diversidad dietética seis veces mayor que en California.

Estas divergencias reflejan el hecho de que, al igual que cuando se usan los términos depredador especialista y generalista (Schoener, 1971), hay que tomar en cuenta la variedad de recursos que tiene disponibles el depredador, ya que si sólo uno o dos recursos están disponibles, no existe una diferencia notable entre las dos categorías (Morse, 1980).

Desde este enfoque, el Tildillo de Wilson podría no tener una dieta tan especializada como indica su bajo índice de diversidad dietética pues de las dos especies de cangrejos existentes en la zona, U. crenulata es la única presa accesible, ya que la otra especie (U. princeps) es mucho mayor (45 mm de amplitud máxima del caparazón) comparada con esta (16 mm), por lo que físicamente le es imposible tanto atraparla como ingerirla. Al parecer, existe una relación muy estrecha entre el número de recursos que un animal utiliza y la eficiencia con la cual los explota. Sin embargo cuando el ambiente le brinda una mayor diversidad de presas como en Panamá, su espectro alimenticio continúa siendo estrecho y basado principalmente en la ingestión de cangrejos (tabla 5).

Lo anterior nos permite suponer que en esta especie existe una formación de "imagen de búsqueda" en su proceso de depredación ya que, según Tinbergen (1960), algunos depredadores forman "imágenes de búsqueda" de tipos de presas que son especialmente abundantes, tendiendo a ignorar las formas raras. Existen varios factores que harían de los cangrejos machos, fuertes candidatos para constituir la imagen de búsqueda para su depredación, entre

ellos se encuentra el hecho de que forman la mayor parte de la población, tienen una quela larga y de color llamativo que usan en la defensa de su territorio y en el cortejo (Stamps y Gon, 1983; Zucker, 1983), además de permanecer mas tiempo fuera de la madriguera que las hembras (Zuker, 1983).

Sin embargo, esto sólo sucedió en el invierno. En esta época también fueron seleccionadas tanto las hembras adultas como las medianas, debido posiblemente, a la influencia que tuvo el gran incremento en la frecuencia relativa de encuentro con su depredador por parte de las hembras en el mes de febrero (figura 6).

En verano, en cambio, la selección de los tamaños chicos es bien marcada, la explicación a este fenómeno podría estar dada por la incorporación de grandes cantidades de cangrejos juveniles a la población (aunque esto no se observa en la figura 8a). Zucker (1983) y Thurman (1985) reportan incrementos significativos rápidos en las clases juveniles de cangrejos *Uca spp.* posteriores al período reproductivo, lo que haría que el ave seleccionara la presa que pudiera capturar más fácil y rápidamente, de hecho, se observa que el tiempo de búsqueda de los cangejos chicos en esta época del año es el más bajo, al igual que para el invierno lo fué el de los tamaños medianos y grandes, lo cual apoya la idea de que los machos adultos pasarían a ser energéticamente incosteables pudiendoseles considerar "demasiado grandes". Sin embargo en el otoño, cuando las condiciones ambientales no son favorables, el uso del método de búsqueda dirigido disminuye y aumenta el de las conductas de forma de búsqueda aleatorio, lo cual ocasiona que el

ave se alimenta de una forma no selectiva, capturando todos los tamaños que se le presentan.

Los cambios en la elección de una presa preferida o más frecuente encontrada ocurridos en verano e invierno contrastan con lo predicho por los modelos de dietas óptimas de Schoener (1971), Pulliam (1974) y Charnov (1976), estos modelos predicen que la elección de una presa de bajo valor sólo dependerá de la abundancia de la presa preferida y no de su propia densidad, esto ha sido observado en el laboratorio (Krebs, et al., 1977) y en el campo (Goss-Custard, 1977d). Sin embargo, Krebs y McCleery (1984) proponen que si más de una presa es detectada a un mismo tiempo pueden existir preferencias parciales dependiendo del beneficio neto de la presa, de igual forma Stenseth y Hansson (1979) encuentran que es posible la adición de un tipo de presa de poco valor en la dieta de un depredador cuando ésta se vuelve muy abundante, lo que de alguna manera podría explicar los cambios en la elección de presa del Charadrius wilsonia.

Se ha demostrado que son dos los factores principales que afectan la tasa de ingestión de las aves costeras: a) las características de la fuente de alimento, tales como la composición de especies, la densidad, el tamaño de la presa, etc. b) factores ambientales que influyen en la capacidad del ave para explotar su alimento, como son la marea, los vientos, temperatura ambiente y aun aquellos que influyen en el comportamiento de sus presas (Evans, 1976; Goss-Custard, 1984). Sin embargo la mayor parte de los estudios realizados para analizar la influencia de estos

factores sobre la tasa de alimentación se han llevado a cabo a latitudes elevadas donde la influencia de factores tales como temperatura del sustrato, lluvia y cantidad y calidad de luz es muy notable sobre la disponibilidad de las presas, lo cual reduce notablemente la tasa de captura de las aves salvo raras excepciones (Stenzel, et al., 1977; Pienkowski, 1983a).

En este estudio la disponibilidad de la presa hacia el Tildillo de Wilson se vió afectada por factores ambientales, sólo que la intensidad del efecto no fué cuantificado.

Las variaciones en la disponibilidad de presas no afectan, al parecer, la tasa de ingestión ni la eficiencia alimenticia del tildillo. Los cambios en estrategias de alimentación que adopta el ave son la respuesta de un organismo residente a los cambios estacionales de su habitat, los cuales no parecen ser tan drásticos como para que el ave abandone los lugares de alimentación, como en el caso de las aves migratorias donde las condiciones ambientales son un factor decisivo para su estancia en el lugar, y los cambios en su comportamiento constituyen adaptaciones a diferentes habitats (Recher, 1966; Evans, 1976; Mallory, 1981).

La plasticidad conductual observada en el Tildillo de Wilson, es una adaptación a los cambios en la disponibilidad de sus presas, lo cual le permite satisfacer sus demandas alimenticias en el menor tiempo posible, logando así maximizar su adaptabilidad, expresada generalmente, como la cantidad de progenie con éxito reproductivo (Pyke, et al., 1977; Maynard Smith, 1978).

A pesar de que, en este caso, no fue posible determinar la magnitud de la aportación de estos cambios conductuales a la eficiencia reproductiva, puede tomarse como un estimador el hecho de que la tasa bruta de ingestión aumenta de verano a invierno, acumulando así reservas alimenticias para el periodo reproductivo durante la primavera, ya que cuando las aves están en periodos de incubación, el tiempo que tienen disponible para alimentarse disminuye notablemente. Esto ha sido observado por Bergstrom (1981) en Texas, quien reporta que en el periodo de incubación del Ch. wilsonia, la tasa de captura sobre cangrejos violinistas es de solo 0.06 cangrejos por minuto, aumentando a principios de verano a 0.33. Esta última tasa de captura es similar a la encontrada en este trabajo para esa estación.

Es pertinente hacer notar, que los resultados obtenidos de este estudio, plantean un desacuerdo aparente entre estos y las predicciones hechas por los modelos de dietas óptimas, en el sentido de que la mayoría de estos modelos consideran que el tiempo de búsqueda es proporcionalmente inverso a la densidad de la presa (ver Norberg 1977).

El comportamiento observado en el tildillo es contrario a estas predicciones, sin embargo, hay que hacer dos observaciones al respecto: a) la definición de tiempo de búsqueda usada aquí es el tiempo que transcurre entre la captura de una presa y la siguiente, por lo que no se toma en cuenta los encuentros infructuosos con la presa y, b) según Morse (1977) observa, al aumentar la densidad de presas es posible que aumenten sus posibilidades de

evitar ser depredados. ya que el estar formando agregados disminuye la probabilidad estadística de ser descubiertos, lo cual causa además, un efecto de confusión en el depredador cuando todos se mueven en diferentes direcciones.

Por otra parte, Shi (1980a) propone que el valor de una presa no es la ganancia neta de energía por unidad de tiempo de manipulación para consumir toda la presa, si no, la ganancia neta de energía máxima posible por unidad de tiempo de manipulación y, que si el valor de la presa es una función de su abundancia, el tiempo de manipulación tendrá una relación densodependiente inversa.

En este caso, el abandono de la quela de los cangrejos machos cuando estos son ingeridos por parte del tildillo, apoya la primera proposición de Shi, ya que es posible que la quela tenga un valor energético menor que el cuerpo y su consumo tenga un costo de manipulación mayor. Es posible, también, que al ser tan grande la quela le quite lugar en el estómago, pudiendo llenar tal espacio con otro cuerpo de cangrejo, lo cual le proporcionaría mayor beneficio.

Considerando todo lo anterior, puede concluirse que los patrones conductuales mostrados por el Tildillo de Wilson concuerdan tanto con el tipo de presas capturadas, como con las condiciones ambientales prevalcientes en el momento en que se alimenta, lo que le permite mantener un balance entre la energía gastada en todas sus actividades y la obtenida durante su alimentación.

Esto dependerá tanto de las condiciones ambientales en que se encuentra, como de las actividades que realiza según la fase de su ciclo de vida.

Este tipo de adaptaciones conductuales también han sido reportadas para otros organismos en diferentes condiciones, como es el caso de insectos con presiones de depredación y abundancia de alimentos (Shi, 1980b), colibríes que eligen diferentes tamaños de territorio de alimentación (Diamond, 1984) y gaviotas (Curtis, *et al.*, 1985) y aves costeras (Goss-Custard, 1977d) que eligen diferentes tipos y tamaños de presas.

La teoría de alimentación óptima predice, en forma general, las decisiones que toma un depredador al momento de alimentarse, sin embargo, es necesario hacer algunos ajustes cuando se trabaja en condiciones naturales ya que la mayoría de los modelos están basados en experimentos de laboratorio donde se tienen condiciones específicas. En el trabajo de campo, estas condiciones se ven afectadas de muy diferentes maneras por el medio ambiente, modificándose en algunas ocasiones tales predicciones.

Finalmente se puede concluir que:

a) Al tener una baja diversidad de presas disponibles pero muy abundantes, el Tildillo de Wilson aprovecha este recurso utilizando patrones conductuales especializados, acordes al tamaño y al tipo (sexo) de presa, así como a su disponibilidad cambiante a lo largo del tiempo.

b) Esta ave no muestra una preferencia bien definida por algun tamaño específico de cangrejo violinista, sin embargo, es evidente la selección que hace de este cangrejo, con respecto a otras presas potenciales.

c) Existe una tendencia hacia una relación directa entre disponibilidad y captura de la presa, concordando ésto con las predicciones de la teoría de alimentación óptima.

d) El Tildillo de Wilson podría tener un tipo de búsqueda por imagen que le permitiera conocer casi instantaneamente las proporciones en que se encuentra disponible cada tipo de presa, para poder capturar así, las que le fuesen más beneficiosas y, que al final le permitieran mantener un equilibrio energético favorable.

TABLA 5.- DIETA DEL Craradrius wilsonia EN LA ENSENADA DE LA PAZ (@), DE AGOSTO DE 1985 A MARZO DE 1986 Y EN LA BAHIA DE PANAMA DE OCTUBRE DE 1972 A MARZO DE 1973(*).

PRESAS	PRESAS INDI-VIDUALES (%) n=79 (@) n=180 (*)	ESTOMAGOS (frecuencia %) n=10 (@) n=26 (*)	RANGO DE TAMAÑO (mm)
Annelida			
Polychaeta			
*Nereidae	1.07	7.7	2
Arthropoda			
Crustacea			
Isopoda			
* <u>Anginus sp.</u>	4.28	7.7	3-4
Amphipoda			
*Gammaridae	1.07	3.8	2
@ <u>Podocerus sp.</u>	1.3	10.0	2
Decapoda			
Penaeidae			
* <u>Penaeus brevisrostris</u>	2.14	7.7	4-6
Paguridae			
* <u>Paguristes sp</u>	0.54	3.8	1
Brachyrrhyncha			
@ <u>Uca princeps</u> (juv.)	2.5	10.0	?
@ <u>Uca crenulata</u>	20.3	100.0	3-13
* <u>Uca panamensis</u>	21.39	46.2	6-15
* <u>Uca inaequalis</u>	11.22	23.1	3.9
* <u>Uca beebei</u> ?	0.54	3.8	10
* <u>Eurypanopeus transversus</u>	19.79	38.5	6-10
* <u>Speocarcinus ostreaticola</u>	10.70	11.5	7-11
* <u>Callinectes arcuatus</u> (juv.)	5.35	23.1	4-10
@ <u>Panopeus purpureus</u>	6.3	20.0	9-10
* <u>Panopeus chilensis</u>	2.67	7.7	6.9
* <u>Griphia squamata</u>	0.54	3.8	9
*Goneplacidae ?	4.81	7.7	7-11
*Xanthidae	10.16	30.8	7-11
*Larva Megalopa	0.54	3.8	1
Mollusca			
Gastropoda			
@ <u>Nassarius tiarula</u>	1.3	10.0	5
@ <u>Barleeia sp.</u>	60.8	10.0	1-3
Insecta			
Coleoptera			
@Sp. 1 y Sp. 2	?	10.0	?
@Carabidae	?	30.0	?
*Tenebrionidae	0.54	3.8	0.5
Hymenoptera			
*Formicidae	2.67	11.5	3.5-5.5
*Otros himenopteros	0.54	3.8	5
Pisces			
@Clupeidae ?	1.3	10.0	56 ?

* Datos tomados de Strauch y Abele (1979).

LITERATURA CITADA

- A.O.U. 1983. American Ornithologist Union, Check-list of North American Birds 8th ed. Lord Baltimor Press, Baltimor.
- Baker, M.C. 1974. Foraging behavior of Black-bellied Plovers (Pluvialis squatarola). *Ecology* 55: 162 - 167.
- Bent, A.C. 1962. Life Histories of North American Shorebirds. Parte 2. Dover. New York.
- Bergstrom, P.W. 1982. Ecology of incubation in Wilson's Plover (Charadrius wilsonia). Ph.D. diss., University of Chicago.
- Botton, M.L. 1984. Effects of Laughing Gull and shorebird predation on the intertidal fauna at Cape May, New Jersey. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 18: 209-220.
- Bryant, D.M. 1979. Effects of prey density and site character on estuary usage by overwintering waders (Charadrii). *Estuarine and Coastal Marine Science*. 9: 369-384.
- Burger, J., M.A. Howe, D.C. Hahn y J. Chase. 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migratory shorebirds. *Auk* 94 (4): 743-758.
- CETENAL. 1970. Carta climatica de La Paz. 12 R - VIII. Dirección de planeación. CETENAL.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *American Naturalist* 110:141-151.
- Cody, M.L. 1974. Optimization in ecology. *Science* 183: 1156-1164.
- Curtis, D.J., C.G. Galbraith, J.C. Smyth y D.B.A. Thompson. 1985. Seasonal variations in prey selection by estuarine Black-Headed Gulls (Larus ridibundus). *Estuarine and Coastal Marine Science* 21:75-89.
- Diamond, J.M. 1984. Optimal foraging theory tested. *Nature* 311:603-604.
- Emlen, J.M. 1966. The role of time and energy in food preferences. *American Naturalist* 100: 611-617.
- Emlen, J.M. 1973. *Ecology: An Evolutionary Approach*. Addison-Wesley, Publ. Co. Massachusetts.
- Emlen, J.M. y M.G.R. Emlen. 1975. Optimal choice in diet: test of a hypothesis. *American Naturalist*. 109:427-435.

- Evans, P.R. 1976. Energy balance and optimal foraging in shorebirds: Some implications for their distributions and movements in the nonbreeding season. *Ardea* 64: 117-139.
- Evans, P.R. 1979. Adaptations shown by foraging shorebirds to cyclical variations in the activity and availability of their intertidal prey. In Naylor, E. y R.G. Harnoll (eds) *Cyclic phenomena in marine plants and animals*. Pergamon Press, Oxford : 357-366.
- Evans, P.R., D.M. Herdson, P.J. Knights y M.W. Pienkowski 1979. Short-term effects of reclamation on part of seal sands, Teesmouth, on wintering waders and shelduck. I Shorebirds diets, invertebrate densities and the impact of predation on the invertebrates. *Oecologia* 41:183-206.
- Farrand J. 1985. *The Audubon Society Master Guide to Birding* Tomo 1. Loons to Sandpipers. Farrand J. Jr. (ed) Alfred A. Knop Inc. New York.
- Friedmann H., L. Griscom y R.T. Moore. 1950. Distributional Check-list of the birds of México. Parte 1. Pacific Coast Avifauna no. 29.
- Galindo-Jaramillo, J.M., H.R. Fuentes y J. Llinas. 1985. Fluctuaciones estacionales de la avifauna costera en estuarios de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Memorias del VI Simposio Nacional de Ornitología* : 93-111.
- García E. 1973. *Modificaciones al sistema climático de Kopen*. Instituto de Geografía. UNAM.
- Goss-Custard, J.D. 1977 a. The energetics of prey selection by redshank, *Tringa totanus* (L), in relation to prey density. *Journal of Animal Ecology* 46:1-19.
- Goss-Custard, J.D. 1977 b. Predator responses and prey mortality in redshank, *Tringa totanus* (L.), and a preferred prey, *Corophium volutator* (Pallas). *Journal of Animal Ecology* 46:21-35.
- Goss-Custard, J.D. 1977 c. Responses of redshank, *Tringa totanus*, to the absolute and relative densities of two prey species. *Journal of Animal Ecology* 46: 867-874.
- Goss-Custard, J.D. 1977 d. Optimal foraging and the size selection of worms by redshank, *Tringa totanus*, in the field. *Animal Behaviour* 24:545-550.
- Goss-Custard, J.D. 1984. Intake rates and food supply in migrating and wintering shorebirds. In: Burger, J y B.L., Olla (eds). *Shorebirds: Migration and Foraging Behavior*. Plenum Publishing Corp.:233-270.

- Goss-castard, J.D. y P. Rothery 1976. A method for measuring some components of foraging of certain birds in the field. *Animal Behaviour* 24:545-550.
- Hendrickx, M.E. 1984. Studies of coastal marine fauna of southern Sinaloa, México. II. the decapod crustaceans of Estero El Verde. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.* 11 (1); 23-48.
- Krebs, J.R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. In: Krebs, J.R. y N.B., Davies (eds) *Behavioural Ecology: An evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications : 23-63.
- Krebs, J.R. y R.H. McCleery. 1984. Optimization in behavioral ecology. In: Krebs, J.R. y N.B., Davies (eds) *Behavioural Ecology: An evolutionary approach*. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications : 91-121.
- Krebs, J.R., J.T. Erichsen, M.I. Webber y E.L. Charnov 1977. Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*. 25:30-38.
- Krebs, J.R., D.W. Stephens y W.J. Sutherland. 1983. Perspectives in Optimal Foraging. In: Brush, A.H. y G.A. Clark Jr. (eds) *Perspectives in Ornithology*. Cambridge University Press. :165-216.
- MacArthur, R.H. y E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchly environment. *American Naturalist*. 100:603-609.
- Mallory, E.P. 1981. Ecological, behavioral and morphological adaptations of a shorebird (the Whimbrel, *Numenius phaeopus hudsonicus*) to its different migratory environments. Tesis Ph.D. Darmouth College, Hanover, New Hampshire.
- Maynard Smith, J. 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 9:31-56.
- Morrison, M.L. 1984. Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. *Condor* 86:146-150.
- Morse, D.H. 1977. Feeding behavior and predator avoidance in heterospecific groups. *BioScience*. 27:332-339.
- Morse, D.H. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- National Geographic Society. 1983. *Field Guide to the Birds of North America*. National Georaphic Society, Washington, D.C.

- Norberg, E.A. 1977. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. *Journal of Animal Ecology*. 46:511-529.
- Parker, G.A. 1984. Evolutionarily Stable Strategies. In: Krebs, J.R. y N.B., Davies (eds) *Behavioural Ecology: An evolutionary approach*. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications : 30-61.
- Phleger, B.F. 1969. Some general features on coastal lagoons. In: Ayala Castañares A. y B.F., Phleger (eds) *Lagunas Costeras, un Simposio*. Mem. Simp. Internac. Lagunas Costeras, UNAM-UNESCO. México, UNAM : 5-26.
- Pienkowski, M.W. 1983 a. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. *Marine Ecology Progress Series*. 11:141-150.
- Pienkowski, M.W. 1983 b. The effects of environmental conditions on feeding rates and prey-selection of shore plovers. *Ornis Scandinavica* 14:227-238.
- Prater, A.J. 1972. The ecology of Morecambe Bay. III. The food and feeding habits of knot (*Calidris canutus* L.) in Morecambe Bay. *Journal of Applied Ecology* 9:179-195.
- Pulliam, H.R. 1974. On the theory of optimal diets. *American Naturalist* 108:59-74.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523-575.
- Pyke, G.H., H.R. Pullian y E.L. Charnov 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52:137-154.
- Quammen, M.L. 1981. Use of exclosures in studies of predation by shorebirds on intertidal mudflats. *Auk* 98:812-817.
- Rapport, D.J. 1971. An optimization model for food selection. *American Naturalist* 105:575-587.
- Recher, H.F. 1966. Some aspects of the ecology of migrant shorebirds. *Ecology* 47:393-407.
- Reeder, W.G. 1951. Stomach analysis of a group of shorebirds. *Condor* 53:43-45.
- Robinson, M.H., L.G. Abele y B. Robinson 1977. Attack antotomy: a defense against predators. *Science*. 169:300-301.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa.

- Schneider, D. 1978. Equalization of prey numbers by migratory shorebirds. *Nature* 271:353-354.
- Schneider, D. 1983. The food and feeding of migratory shorebirds. *Oceanus* 26:38-43.
- Schneider, D. y B.A. Harrington 1981. Timing of shorebirds migration in relation to prey depletion. *Auk* 98:801-811.
- Schoener, T.W. 1981. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*. 185:27-38.
- Sih, A. 1980a. Optimal foraging: partial consumption of prey. *American Naturalist*. 116:281-290.
- Sih, A. 1980b. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210:1041-1043.
- Stamps, J.A. y S.M. Gon 1983. Sex-biased pattern variation in the prey of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14:231-253.
- Stenseth, N.C. y L. Hansson 1979. Optimal food selection: a graphic model. *American Naturalist*. 113:373-389.
- Stenzel, E.L., H.R. Huber y G.W. Page 1976. Feeding behavior and diet of the Long-billed Curlew and Willet. *Wilson Bulletin* 88:314-332.
- Strauch, G.J. y L.G. Abele 1979. Feeding ecology of three species of plovers wintering on the Bay of Panamá, Central América. *Studies in Avian Biology* 2:217-230.
- Thurman, C.L. 1985. Reproductive biology and population structure of the fiddler crab *Uca subcylindrica* (Stimpson). *Biological Bulletin*. 169:215-229.
- Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pine woods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Neerlandaises de Zoologie*. 13:265-343.
- Tomkins, I.R. 1944. Wilson's Plover in its summer home. *Auk* 61:259-269.
- Zucker, N. 1983. Courtship variation in the Neo-tropical fiddler crab *Uca deichmani*: another example of the female incitation to male competition? *Marine Behavioral Physiology*. 10:57-79.