



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DE HÁBITAT EN
UN AMBIENTE COSTERO Y UNO
DULCEACUÍCOLA, PARA *Calidris mauri* EN LA
ENSENADA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

KARLA LORENA MORALES GOPAR

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2007



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 10:00 horas del día 16 del mes de Mayo del 2007 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

“EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DE HÁBITAT EN UN AMBIENTE COSTERO

Y UNO DULCEACUÍCOLA, PARA *Calidris mauri* EN LA ENSENADA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO”

Presentada por el alumno:

MORALES

Apellido paterno

GOPAR

materno

KARLA LORENA

nombre(s)

Con registro:

B	0	4	1	1	9	7
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

MC. L. ROBERTO CARMONA PIÑA

PRESIDENTE

DR. ROBERTO FÉLIX URAGA

SECRETARIO

MC. GUSTAVO DE LA CRUZ AGÜERO

SEGUNDO VOCAL

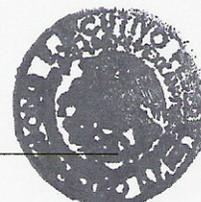
DR. FEDERICO ANDRÉS GARCÍA DOMÍNGUEZ
2º. DIRECTOR

TERCER VOCAL

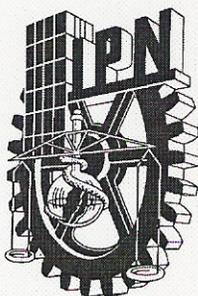
DR. DAVID BEREL LANK

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



L. P. N.
CICIMAR
DIRECCION



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 16 del mes Mayo del año 2007, el (la) que suscribe KARLA LORENA MORALES GOPAR alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro B041197 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: MC. L. ROBERTO CARMONA PIÑA y cede los derechos del trabajo titulado: "EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DEL HÁBITAT EN UN AMBIENTE COSTERO Y UNO DULCEACUÍCOLA, PARA *Calidris mauri* EN LA ENSENADA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: lore_mg@yahoo.com beauty@uabcs.mex fdoming@ipn.mx
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Loirena Moralisca.

KARLA LORENA MORALES GOPAR

nombre y firma

DEDICATORIA

A mis padres, Carlos y Carolina, por el apoyo constante y por tantas lecciones que me han hecho la mujer que soy.

A mis hermanos, Carlos e Israel, por tantos momentos compartidos y por los ánimos constantes, y Alejandro, por convertirme en hermana mayor (para variar) y por siempre invitarme a visitar, pues para ti la distancia es todavía relativa.

A mis sobrinos, Diego, Daryna y Nicolás, por iluminar nuestras vidas.

AGRADECIMIENTOS

Primero, los académicos (sin dejar de ser sentimentales).

A Roberto Carmona, por aceptarme como estudiante a pesar de conocerme sólo por email y teléfono; por el apoyo (y la carrilla) y las discusiones a lo largo de este trabajo.

A Federico García Domínguez y a Gustavo de la Cruz por el apoyo dentro de CICIMAR, por las conversaciones de aliento y por su ayuda y comentarios a lo largo de este trabajo.

A Roberto Félix Uruga y Dov Lank por los atinados comentarios que sin duda mejoraron el escrito final.

A la Planta de Tratamiento de aguas residuales, por el acceso irrestricto a las instalaciones que hizo posible este estudio.

A la Universidad Autónoma de Baja California Sur, por el apoyo proporcionado en viajes de congreso y por darme trabajo cuando terminó la beca.

Al CONACYT y a PIFI, por las becas que me permitieron realizar este estudio de posgrado.

Ahora sí, los netamente sentimentales.

A mi familia: Papá, Mami, Charly, Isra, Alex, Paty, Ana, Jaz, Elizah, Marze, Davo, tía Ana, tío Rogelio, tía Laura, tío Luis, Pablo, Vale, y mis adorados sobrinos Diego, Daryna y Nicolás. Gracias por el apoyo y por darme el sentido de “lugar al que pertenezco” a pesar de la distancia. Gracias también por las comidas caseras y los recibimientos, que no saben igual en ningún otro lugar.

A mis amigos del Laboratorio de Aves y de Corales, por su apoyo, sus comentarios de “tu puedes”, “ya mero”, siempre en el momento adecuado, y por la paciencia cuando ponía música en todo el laboratorio para terminar mis muestras. Por mencionar algunos (por que no dudo que alguno me escape la memoria) Roberto, Andrea, Gina, Luis, Rosalba, Israel, Daniel, Nallely, Victor, Dalia, Pablo, Chunga, Adriana y Héctor. Igualmente a todo el personal del laboratorio, permanente o temporal, que ayudó en la toma de datos.

A Andrea y Gina, por todo el apoyo y los consejos, en crisis de tesis o existenciales. También por sus aportaciones a las ideas de este trabajo.

A Daniel y al famoso Dr. Fernández, por las conversaciones y discusiones que en menor o mayor medida influenciaron el resultado final de este trabajo.

A las mujeres de la “noche de mujeres”, no sólo por la distracción proporcionada o por el amplio espectro de conversaciones comentadas, sino por sus confidencias y siempre acertados consejos.

A mis amigos de Chihuahua y de otras partes, que siempre estuvieron al pendiente de mí y de mi progreso, por su apoyo y palabras de aliento.

A Orso, por los buenos momentos, por su apoyo y amor en esta aventura. Gracias Flako.

A Ñañis, Chanclas y Musy, por la compañía en todo momento.

Al Salsipuedes, al personal y a todos los “parroquianos”, por las cervezas y las conversaciones de temas mundanos y de temas importantes por igual.

Y todo aquel que en algún momento se tomó una cerveza conmigo en estos 3 años, gracias!

ÍNDICE	Página
Lista de figuras.	iii
Lista de tablas.	v
Glosario.	vi
Resumen.	viii
Abstract.	x
1. Introducción.	1
2. Antecedentes.	4
3. Justificación.	10
4. Objetivo.	11
4.1. Metas.	11
5. Área de estudio.	12
6. Materiales y métodos.	15
6.1. Trabajo de campo.	15
6.1.1 Censos.	16
6.1.2. Capturas.	16
6.1.3. Toma de muestras de sedimento.	17
6.1.4. Observaciones de agresión y vigilancia.	18
6.1.5. Conteo de depredadores.	19
6.2. Análisis de datos.	19
6.2.1. Abundancia y distribución temporal.	20
6.2.2. Uso temporal de Lagunas de oxidación con respecto al nivel de marea.	20
6.2.3. Estructura poblacional por sexo y grupo de edad.	21
6.2.4. Alimento potencial disponible a lo largo del tiempo.	21
6.2.5. Comportamiento: agresión y vigilancia.	22
6.2.6. Abundancia de depredadores y riesgo de depredación.	22
7. Resultados.	24
7.1. Abundancia y distribución temporal.	24
7.2. Uso temporal de Lagunas de oxidación con respecto a nivel de marea.	28
7.3. Estructura poblacional.	31

7.3.1. Capturas.	31
7.3.2. Sexo.	32
7.3.3. Edad.	32
7.4. Alimento potencial disponible a lo largo del tiempo.	34
7.5. Comportamiento: agresión y vigilancia.	38
7.5.1. Observaciones de comportamiento.	38
7.5.2. Agresión.	39
7.5.3. Vigilancia.	41
7.6. Abundancia de depredadores y riesgo de depredación	43
8. Discusión.	47
8.1. Abundancia y distribución temporal.	47
8.2. Uso temporal de Lagunas de oxidación con respecto al nivel de marea.	52
8.3. Estructura poblacional.	54
8.4. Alimento potencial disponible a lo largo del tiempo.	59
8.5. Comportamiento: agresión y vigilancia.	63
8.6. Abundancia de depredadores y riesgo de depredación.	68
8.7. Discusión general.	70
9. Conclusiones.	73
10. Recomendaciones para trabajos futuros.	75
11. Bibliografía citada.	76
12. Anexos.	88

LISTA DE FIGURAS	Página
Figura 1. Áreas de estudio.	14
Figura 2. Abundancia quincenal de <i>Calidris mauri</i> en ambos sitios en la temporada 2004-2005.	25
Figura 3. Densidad mensual de <i>Calidris mauri</i> para ambos sitios en 2004-2005.	26
Figura 4. Densidad de <i>C. mauri</i> por sitio (A) y por época del año (B) en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	26
Figura 5. Densidad de <i>C. mauri</i> por sitio y por época del año en la Ensenada de La Paz, temporada 2004- 2005.	27
Figura 6. Abundancia de <i>C. mauri</i> con dos niveles de marea para ambos sitios, temporada 2004-2005. . .	28
Figura 7. Densidad de <i>C. mauri</i> por nivel de marea (A), época del año (B) e interacción (nivel de marea- época; C) para dos niveles de marea en Lagunas de oxidación, temporada 2004-2005.	29
Figura 8. Densidad de <i>C. mauri</i> por nivel de marea (A) y época del año (B) para dos niveles de marea en Lagunas de oxidación, temporada 2004-2005. (sólo épocas otoñal e invernal).	30
Figura 9. Proporción de machos de <i>C. mauri</i> por sitio y época en la Ensenada de La Paz, temporada 2004- 2005.	32
Figura 10. Proporción de adultos de <i>C. mauri</i> por sitio (A), época (B) e interacción sitio-época (C) en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	33
Figura 11. Número mensual de organismos bentónicos en ambos sitios en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	36
Figura 12. Biomasa mensual (mg/cm^3) de organismos bentónicos en ambos sitios en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	36

Figura 13. Frecuencia de cinco categorías de biomasa por sitio y época, en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	37
Figura 14. Frecuencia mensual en agresiones por minuto para los tres niveles de agresión de <i>C. mauri</i> en ambos sitios en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	39
Figura 15. Frecuencia de agresiones por minuto de <i>C. mauri</i> para cada sitio y época, en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	40
Figura 16. Frecuencia mensual de vigilancia por minuto de <i>C. mauri</i> en ambos sitios en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	41
Figura 17. Frecuencia de vigilancias por minuto de <i>C. mauri</i> para cada sitio y época, en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	42
Figura 18. Avistamiento mensual de depredadores potenciales entre número de salidas para ambos sitios en la Ensenada de La Paz, en la temporada 2004-2005.	44
Figura 19. Frecuencia de número de depredadores potenciales observados por día de observación para cada sitio y época, en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	45
Figura 20. Riesgo de depredación percibido por <i>C. mauri</i> por sitio y época en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.	46

LISTA DE TABLAS	Página
Tabla I. Grupos homogéneos de Tukey, provenientes de la interacción sitio-época en las densidades de ambos sitios.	27
Tabla II. Capturas de <i>C. mauri</i> en la Ensenada de la Paz.	31
Tabla III. Número promedio de organismos por muestra, separada por taxa, sitio y época.	35
Tabla IV. Grupos homogéneos de Nemenyi, provenientes de la interacción sitio-época en la biomasa de ambos sitios.	37
Tabla V. Número de observaciones de comportamiento de <i>C. mauri</i> realizadas en la Ensenada de Paz.	38
Tabla VI. Grupos homogéneos de Nemenyi, provenientes de la interacción sitio-época en la frecuencia de agresión de ambos sitios. .	40
Tabla VII. Grupos homogéneos de Nemenyi, provenientes de la interacción sitio-época en la frecuencia de vigilancia de ambos sitios.	42
Tabla VIII. Promedio de depredadores potenciales registrados por día de observación en ambos sitios.	43
Tabla IX. Grupos homogéneos de Nemenyi, provenientes de la interacción sitio-época en el número de depredadores observados por día de ambos sitios.	45

GLOSARIO

Aves playeras: es un grupo de aves heterogéneo que pertenece al suborden Charadrii; estas aves comparten características morfológicas y de comportamiento, particularmente en alimentación. Normalmente se encuentran en playas y planicies lodosas costeras o de aguas interiores.

Bentos: conjunto de animales o plantas que habitualmente viven en contacto con el fondo del mar.

Censo: consiste en una lista de presencias y ausencias en áreas de muestreo definidas.

Corredor migratorio: ruta que utilizan las aves para viajar entre sus sitios de reproducción e invernación.

Culmen o pico: escama epidérmica modificada que cubre el maxilar de las aves, que les sirve a las aves para alimentarse y defenderse.

Humedales: extensiones de marismas, pantanos, turberas o aguas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluyendo las extensiones de agua marina cuya profundidad no exceda de seis metros.

Interacción agonística: agresión directa o ritualizada (despliegues o *displays*) en la que el objetivo del agresor es obtener o retener un recurso.

Macrofauna: fracción de las comunidades bentónicas con tallas mayores a 1 mm.

Marea: incrementos y decrementos periódicos del nivel del océano ocasionados por la atracción gravitacional de la luna y el sol sobre la tierra.

Meiofauna: fracción de las comunidades bentónicas con tallas menores a 1 mm.

Migración: movimientos estacionales de los individuos entre el área de reproducción y la de invernación.

Parvada: conjunto de aves que vuelan o se alimentan juntas.

Playerito occidental (*Calidris mauri*): playero de talla pequeña (17 cm), con un pico negro y ligeramente decurvado en la punta, y tarsos del mismo color. Es el ave playera más abundante del corredor migratorio del Pacífico.

Red de niebla: red de hilo de nylon, muy delgada que se instala entre dos postes. Es utilizada ampliamente en la captura de playeros de talla pequeña como *C. mauri*.

Región Neártica: una de las ocho regiones biogeográficas. Incluye a Norteamérica y Groenlandia y se compone de zonas templadas y frías. Animales característicos son berrendo, bisonte, alce, oso, castor, etc.

Volantón: ave juvenil que ha completado el crecimiento de sus primeras plumas primarias o de vuelo.

Evaluación de la calidad de hábitat en un ambiente costero y uno dulceacuícola, para *Calidris mauri* en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México

RESUMEN

Las aves migratorias playeras utilizan distintos hábitat durante el período no reproductivo; estos sitios son sumamente importantes para la supervivencia de las aves. Durante sus migraciones estas especies utilizan, además de zonas costeras, sitios de alimentación alternos no influenciados por la marea. En la Ensenada de La Paz, el Playerito Occidental (*Calidris mauri*; 68% del total de aves playeras observadas), utiliza un ambiente dulceacuícola alterno, las Lagunas de oxidación del sistema de tratamiento de aguas residuales del municipio de La Paz, en adición al ambiente marino costero. El objetivo del presente trabajo fue comparar la calidad de hábitat entre la Playa de Chametla-Centenario (PL) y las Lagunas de oxidación (LO) para *Calidris mauri* durante la temporada 2004–2005. Para ello, se determinaron para ambos ambientes las densidades de *C. mauri*, el uso de LO en relación al nivel de marea, la estructura poblacional por sexo y grupo de edad, la biomasa de alimento disponible, la frecuencia de comportamientos de vigilancia y agresión y el número de depredadores potenciales. Las mayores densidades se presentaron en LO en otoño y en PL en invierno y primavera. Adicionalmente, en LO se observó una mayor utilización durante períodos de marea alta en otoño e inicios de invierno; esta utilización estacional de LO se relaciona con los mayores requerimientos energéticos propios de las migraciones. En contraste LO no fue usado en la migración al norte, puesto que esta migración está poco representada en la Península de Baja California. La proporción de hembras (37%) y juveniles (78%) fue mayor que la observada en estudios anteriores para la zona. En cuanto a las hembras, esta diferencia posiblemente se relacione con un evento El Niño moderado que se presentó durante el año de estudio, ocasionando que las hembras invernaran más al norte de lo común. La mayor proporción de juveniles puede deberse a la mayor productividad registrada en los sitios de anidación. La biomasa de alimento disponible en el otoño fue mayor en LO y en invierno en PL. Se observaron mayores frecuencias de vigilancia y agresiones en LO, probablemente como efecto de

las altas densidades y la poca visibilidad ocasionada por la mayor cobertura vegetal en este sitio. Se observó una mayor abundancia de depredadores en LO en general y en invierno en ambos sitios. La diferencia entre sitios probablemente se relacionó con un mayor éxito de ataque en LO, mientras que la diferencia estacional se relacionó con la llegada de aves rapaces migratorias. La mayor abundancia de depredadores en LO, en conjunto con la mayor cobertura vegetal, incrementó el riesgo de depredación en ese sitio, en relación al estimado en PL. LO representan un ambiente alterno utilizado sólo por una fracción de la población durante otoño y aparentemente un ambiente subóptimo al compararse con la zona costera.

Assessment of habitat quality for a coastal and an alternative habitat, for Western Sandpiper in Ensenada de La Paz. B.C.S, México

ABSTRACT

Migratory shorebirds use different habitats during the non-breeding period. These sites are very important for the survival of shorebirds. During their migration they use coastal habitats, but also alternative feeding sites that are not influenced by tide levels. In Ensenada de La Paz, the Western Sandpiper (*Calidris mauri*; 68% of observed shorebirds) utilizes an alternative habitat, the oxidation ponds, in addition to the coastal mudflats. The objective of this study was to compare the habitat quality of the Coastal Mudflats of Chametla-Centenario (CM) and the Oxidation Ponds (OP) for the Western Sandpiper (2004-2005). To that purpose, I determined for both sites the densities of Western Sandpiper, the use of OP with relation to tide levels, the sex and age class composition, the biomass of available food, the frequency of vigilance and aggressive behaviors, and the number of predators. OP presented the highest densities of Western Sandpipers for fall, while CM had the highest densities for winter and spring. In addition, OP had higher densities during high tide periods during fall and early winter. The seasonal use of OP relates to the high energy requirements of migration. OP was not used in relation to tide height during spring migration, as a result of the scarce use of the Baja California Peninsula during that period. The proportion of females (63%) and juveniles (78%) was higher than the observed on previous studies. Due to an El Niño phenomenon during the study, it is possible that females wintered farther north than usual. A high nesting success might be the cause of the high proportion of juveniles. The biomass of available food was greater in OP during fall and greater in MF during winter. Higher frequencies of vigilance and aggression were observed in OP, a possible result of higher densities of Western Sandpipers and lower visibility due to vegetation cover. There were more predators in OP, and also during winter for both sites. The seasonal difference is a result of the arrival of migratory birds of prey. The predation risk estimated for OP was higher in relation to the estimated for CM. Although OP was an alternative habitat utilized by a fraction of the population of Western Sandpiper, OP seems to be a suboptimal habitat when compared to CM in the area.

1. INTRODUCCIÓN

Dentro de las aves acuáticas migratorias, las aves playeras son uno de los grupos más abundantes (Paulson, 1993). Estas aves se ubican dentro del orden Charadriiformes y comparten entre sí características morfológicas y de comportamiento (Burger, 1984; Myers *et al.*, 1987). Existen 53 especies migratorias que se reproducen en Norteamérica (A.O.U., 1983), mismas que pertenecen a cuatro familias: Charadriidae (chorlos), Haematopodidae (ostreros), Recurvirostridae (avocetas y candeleros) y Scolopacidae (faralopos y playeritos) (A.O.U., 1983). A ésta última pertenece el playerito occidental *Calidris mauri* (Wilson, 1994).

La mayor parte de los playeros de la región Neártica realizan movimientos entre sus zonas de reproducción en el norte y las de invernación en regiones templadas y tropicales (Myers *et al.*, 1987). Para ello emplean rutas denominadas “corredores”, de los cuales el más importante en el Continente Americano, por el número de aves que lo utiliza, es el Corredor Migratorio del Pacífico (Myers *et al.*, 1987).

A lo largo de su ruta migratoria, estas aves se benefician explotando recursos disponibles cíclicamente en diferentes humedales que sólo pueden utilizar durante una parte del año, por lo que dependen de una secuencia de áreas eslabonadas (Myers *et al.*, 1987). Dependiendo de su latitud, éstas áreas son usadas sólo como escalas (las más norteñas), como zonas de paso e invernación (las intermedias), o como zonas de invernación (las más australes) (Morrison, 1984).

La distribución, abundancia y el uso del hábitat de los playeros en un humedal están influenciados por diversos factores bióticos y abióticos. Algunos de estos son variables ambientales, como marea, temperatura y viento (Burger, 1984). Otros factores son la presencia de depredadores (Hilton *et al.*, 1999) y la abundancia, estacionalidad y disponibilidad de alimento (Burger *et al.*, 1977; Colwell & Landrum, 1993; Mercier & McNeil, 1994) y de hábitat (Burger *et al.*,

1977; Colwell & Dodd 1997; Masero, 2003). Es difícil explicar el uso que hacen los playeros de un humedal, basándose sólo en alguna de las características mencionadas, pues la mayoría de las veces se trata de relaciones múltiples y complejas (Davis & Smith, 2001).

Varios estudios indican que los playeros utilizan, además de zonas costeras, sitios de alimentación alternos para satisfacer su demanda energética (Carmona *et al.*, 2003; Masero, 2003). La importancia de estos sitios alternos es mayor en las épocas de mayores requerimientos (épocas otoñal y primaveral; Rottenborn, 1996; Galindo, 2003).

Adicionalmente, se ha comprobado que el nivel de marea es determinante en el uso de las áreas de alimentación costeras (Burger *et al.*, 1977; Connors *et al.*, 1981), así como de las zonas alternas de alimentación, no dependientes directamente de dicho nivel (Rottenborn, 1996; Carmona *et al.*, 2003; Masero, 2003).

Una zona puede tener una alta abundancia de presas que resulte en una ganancia energética adecuada; sin embargo, es difícil explicar el uso de un área basándose solamente en este factor (Carmona, 1997). Por ejemplo, una mayor tasa de agresión o interferencia disminuye el aprovechamiento energético de las aves; de igual manera, un mayor número de depredadores incrementa el riesgo de muerte (Ydenberg *et al.*, 2002). En general, las aves playeras buscan un balance entre sus tasas de alimentación y su exposición al peligro que maximice su supervivencia (Hilton *et al.*, 1999).

El playerito occidental (*Calidris mauri*) es el ave playera más abundante del continente americano (Morrison *et al.*, 2006). Es un ave que utiliza diferentes hábitats a lo largo de su ruta migratoria (Wilson, 1994). Durante la invernación presenta una segregación latitudinal con respecto al sexo y al grupo de edad (Nebel *et al.*, 2002), como sucede con muchas especies migratorias (Cristol *et al.*,

1999). Debido a su gran abundancia (Morrison *et al.*, 2006), su relativamente fácil captura y la posibilidad de determinar el sexo y el grupo de edad en campo (Prater *et al.*, 1977), la especie es ideal para el estudio de patrones migratorios y de uso de hábitat de los playeros.

Es importante generar información sobre las poblaciones de playeros durante la migración e invernación, que cubran aspectos como patrones de abundancia y distribución de las especies, estructura de las poblaciones, procesos de competencia, depredación y selección de hábitat, entre otros. Lo anterior permitirá evaluar los posibles efectos por la alteración del hábitat, principalmente por las actividades humanas (Warnock, 1994). Además, evaluar la importancia de los hábitats antropogénicos en comparación a los naturales, es un punto esencial dentro de la biología de la conservación (Masero, 2003).

2. ANTECEDENTES

El Playerito Occidental *Calidris mauri* es el ave playera más abundante del hemisferio occidental, con una población mundial estimada en 3.5 millones de individuos (Morrison *et al.*, 2006). Es un playerito de talla pequeña con 17 cm de longitud total. Se distingue por poseer un pico grueso ligeramente decurvado en la punta y por presentar patas de color negro (Wilson, 1994). Presenta dimorfismo sexual, las hembras son más grandes que los machos y se les puede distinguir por la longitud del culmen (Page & Fearis, 1971). Durante su migración e invernación esta especie prefiere ambientes costeros de planicie lodosa (Ashmole, 1970; Paulson, 1993), pero comúnmente utiliza sitios de alimentación alternos como salitrales (Warnock & Takekawa, 1995; Masero, 2003) y zonas asociadas a cuerpos de agua dulce (Wilson, 1994; Galindo, 2003).

Esta ave se reproduce en un estrecho intervalo latitudinal en las costas del noroeste de Alaska. En contraste, su distribución invernal es bastante amplia; abarca desde Washington hasta Perú en las costas del Pacífico y en el Atlántico desde Nueva Jersey hasta Venezuela y Surinam (Wilson, 1994). Durante la invernación presenta una segregación latitudinal por sexo y grupo de edad (Nebel *et al.*, 2002). En la parte norte de su distribución invernal se encuentra una mayor proporción de machos (Page *et al.*, 1972; Buenrostro, 1996; Brabata, 2000), mientras que en la parte sur son más abundantes las hembras (Page *et al.*, 1972; Harrington & Haase, 1994).

Algunas hipótesis que intentan explicar las ventajas de una segregación por sexos durante el período no reproductivo son las propuestas por Myers (1981). Él propuso tres hipótesis: 1) la competencia por recursos obliga al sexo subordinado a invernar más al sur; 2) los individuos de un sexo, generalmente los machos, obtienen ventaja al invernar al norte de la distribución, puesto que la selección sexual favorece a los que llegan primero a las áreas de reproducción; y 3) las diferencias fisiológicas relacionadas al tamaño corporal, permiten al sexo que tiene la talla más grande tolerar climas más extremos. Por otra parte, Nebel *et al.* (2002)

proponen que esta segregación se relaciona con las diferencias en el tamaño del culmen entre machos y hembras y la distribución vertical del alimento bentónico, el cual se distribuye a mayor profundidad en regiones cercanas al ecuador, lo que permitiría a las hembras explotar estos recursos.

Nebel *et al.* (2002) encontraron un patrón de distribución en forma de “U” con respecto al grupo de edad, con una mayor proporción de juveniles en los extremos norte y sur del intervalo invernal. Estos autores sugieren que la mayor proporción de juveniles en el norte puede estar relacionada al mayor desgaste de sus plumas, ya que la mayoría de éstos realizan tres migraciones completas con las mismas plumas mientras que los adultos sólo realizan dos. Además, existe una tendencia de los individuos juveniles que invernaron en el extremo sur a permanecer durante el verano en el área no reproductiva. Este fenómeno se debe a diferencias en la historia de vida de machos y hembras producidas por la distancia migratoria a recorrer. Aparentemente, los machos juveniles (extremo norte) anteponen la posibilidad de reproducirse en su primer año, mientras que las hembras juveniles (extremo sur) anteponen la supervivencia, por lo que la mayor parte de éstas pasa su primer verano en zonas no reproductivas (O'Hara *et al.*, 2005).

Respecto al uso del hábitat se ha comprobado que el nivel de marea es determinante en el grado de utilización de las áreas de alimentación costeras, observándose un uso preferencial de estas zonas durante los periodos de marea baja, cuando las planicies lodosas se encuentran disponibles (Burger *et al.*, 1977).

En contraste, diferentes áreas de alimentación alternas como zonas de cultivo (Rottenborn, 1996) y salinas (Masero, 2003) presentan mayor utilización durante los periodos migratorios (épocas otoñal y primaveral), particularmente durante las horas de marea alta, cuando las áreas costeras están cubiertas por la marea.

Se han propuesto varias hipótesis para explicar el uso de zonas alternas de alimentación en aves acuáticas. Dos de ellas fueron propuestas por Adair *et al.* (1996): de acuerdo con la *hipótesis de alimento suplementario*, un alto porcentaje del tiempo que las aves permanezcan en el sitio alternativo durante marea alta será invertido en la alimentación, mientras que este porcentaje disminuirá durante marea baja; en la *hipótesis de disturbio*, las aves utilizarán sitios alternos para evitar ser molestadas, por lo que el número de aves en el sitio alternativo durante marea baja aumentará con la presencia de disturbios en las zonas costeras. Una tercera hipótesis es la *hipótesis de preferencia*, de acuerdo a la cual las aves acuáticas prefieren alimentarse en el sitio alternativo porque provee mejores oportunidades de alimentación (McNeil *et al.*, 1992). En ésta, la mayor parte del tiempo que las aves permanezcan en un sitio alternativo durante marea baja será invertido en la alimentación.

En un estudio llevado a cabo en Bahía de Cádiz, España, se comparó el uso de una zona de planicies lodosas con el uso de salinas para establecer a cual de estas hipótesis se adecuaba el uso de este sitio alternativo; en ese estudio se observó que algunas especies de aves playeras se comportaban de acuerdo a la *hipótesis de alimento suplementario*, mientras otras lo hacían según la *hipótesis de preferencia* (Masero *et al.*, 2000). Aparentemente, el tipo de uso de los sitios alternos depende tanto de la especie como de la temporada del año (Masero *et al.*, 2000).

Un aspecto importante al considerar el uso de un hábitat es la frecuencia de interacciones agonísticas. Estas interacciones crean interferencia, lo que afecta las tasas de alimentación (Colwell, 2000). Las interacciones agonísticas se originan cuando existen limitaciones en la distribución del alimento (distribuciones irregulares o en parches) o en el espacio disponible (Recher & Recher, 1969; Myers *et al.*, 1979; Tripp & Collazo, 1997). Se ha indicado que las aves que se alimentan con técnicas visuales son más agresivas que las que se alimentan mediante técnicas táctiles (Recher & Recher, 1969, Colwell, 2000); esto se debe a

que las aves que se alimentan visualmente son capaces de detectar variaciones en la abundancia de alimento, mientras que las que utilizan técnicas táctiles sólo pueden determinar dicha abundancia en el sitio en el que inserten el pico (Colwell, 2000). En cuanto al espacio, la mayor abundancia de aves en un sitio reduce la distancia interindividual, lo que aumenta las interacciones agonísticas (Recher & Recher, 1969; Myers *et al.*, 1979; Tripp & Collazo, 1997).

Algunas aves playeras también presentan comportamientos de territorialidad, los cuales se relacionan con una distribución irregular del alimento (Recher & Recher, 1969). Algunas especies, incluyendo *C. mauri*, pueden llegar a defender territorios de alimentación durante varios días (Recher & Recher, 1969; Fernández, 2005). La defensa de territorios implica una mayor frecuencia de interacciones agonísticas, donde el ave territorial impide que otros individuos invadan su espacio (Recher & Recher, 1969). Se ha planteado que las aves territoriales tienen una ganancia neta de energía mayor que las no territoriales (Tripp & Collazo, 1997).

Por otra parte, se ha demostrado que la mortalidad por depredación puede producir pérdidas importantes en las poblaciones invernantes de aves playeras (Page & Whitacre, 1975; Cresswell & Whitfield, 1994). Dichas aves emplean diferentes mecanismos para aumentar su capacidad de detección de depredadores y su probabilidad de supervivencia en el evento de un ataque. La vigilancia es un comportamiento que les permite estar alertas a la llegada de los depredadores y a los ataques de los mismos (Metcalf, 1984a). Sin embargo, la vigilancia interfiere con la alimentación; las aves entonces realizan ajustes a la frecuencia y a la duración de las vigilancias con base en el riesgo de depredación percibido (Barbosa, 1995). Además, el tamaño de las parvadas influye en los mecanismos de evasión, ya sea por una vigilancia compartida con otros individuos de la parvada (Metcalf, 1984a) o por un efecto de dilución o confusión (Cresswell, 1994). El incremento en la frecuencia de vigilancias también se relaciona con una

mayor presencia de depredadores y con una menor visibilidad derivada de la cobertura vegetal y otros obstáculos visuales (Metcalf, 1984a).

En el estero de Punta Banda, B.C. se han realizado varios estudios referentes al uso de la zona y distribución del Playerito Occidental. Buenrostro (1996) encontró que los machos fueron más abundantes que las hembras en una relación 4:1, y que la proporción de juveniles disminuyó conforme avanzó la temporada invernal. Además, encontró una segregación en cuanto al grupo de edad, donde los individuos subadultos fueron relegados a zonas de menor abundancia de alimento. Becerril (1998) observó que las interacciones agonísticas intraespecíficas fueron más comunes que las interespecíficas para esta especie. Fernández *et al.* (2001) observaron dos grupos de aves invernantes en la zona, las residentes, que permanecieron en la zona un promedio de 120 días y las transeúntes, las cuales permanecieron un promedio de 33 días y aparentemente realizaron movimientos entre ese y otros sitios de invernación cercanos.

En Bahía Santa María (25°N), Sinaloa, que se localiza a una latitud similar a Ensenada de La Paz (24°N), Fernández & Lank (2006) estudiaron la distribución de *C. mauri* en tres hábitats (planicies lodosas, manglares y tulares). Ellos encontraron que la especie presentó las mayores densidades en la planicie lodosa, con mayor alimento y menor riesgo de depredación. Los tulares tuvieron las menores densidades, con menor alimento y mayor riesgo de depredación, mientras que los manglares, con valores medios de alimento y riesgo, presentaron densidades similares a las de los tulares. Los autores concluyen que la calidad del hábitat depende tanto de los beneficios (alimento y seguridad) como de los costos (interferencia alimenticia) del mismo.

Brabata (2000) determinó la forma en que es utilizada la Ensenada de La Paz como parte de la ruta migratoria de *C. mauri*. Encontró que las playas de Chametla y el Centenario son las más importantes para la especie, debido al tipo de sustrato limoso-arcilloso de las mismas. Además, encontró que la proporción de sexos para

el área es de 4:1 a favor de los machos; aparentemente, las hembras utilizan la Ensenada como zona de paso y recuperación, mientras que los machos la utilizan como zona de paso e invernación.

Carmona *et al.* (2003) encontraron que el efecto de mareas en la Ensenada de La Paz es determinante en el grado de utilización de la zona por esta especie. Así, se observan mayores densidades de aves en la Playa durante mareas bajas. El uso de una zona alterna de alimentación dentro de la Ensenada (las Lagunas de oxidación), es más evidente en la época otoñal, cuando las aves generalistas que utilizan ambos ambientes (*Calidris mauri* en particular) presentan mayores densidades en las Lagunas durante mareas altas, lo que evidencía movimientos entre la Playa y las Lagunas de oxidación. En contraste, durante la época invernal, con una baja utilización de las Lagunas de oxidación, no se observó diferencia en el escaso uso del sitio con respecto al nivel de marea. Se presume que este patrón de movimientos se debe a la mayor demanda energética que presentan las aves durante la migración al sur y a la mayor cantidad de aves que utilizan la zona durante este periodo (Carmona *et al.*, 2003).

Galindo (2003) realizó un estudio del uso de un humedal dulceacuícola y uno costero, por *C. mauri* en la Ensenada de La Paz. En este trabajo se observó un uso temporal diferencial de las Lagunas de oxidación, ya que sólo fueron utilizadas durante los meses de migración al sur e inicio de la invernación. Además, se encontró una mayor proporción de adultos en Playa y de juveniles en las Lagunas (60% en ambos casos). Durante la migración al sur, los adultos de ambos sexos presentaron una mayor tendencia a realizar movimientos entre los dos humedales, mientras que en la época invernal el grupo con mayor movimiento fue el de los machos juveniles.

3. JUSTIFICACIÓN

La Ensenada de La Paz es uno de los puntos más sureños de la Península de Baja California utilizado por las aves playeras durante la migración e invernación (Carmona *et al.*, 1999). Dentro de la Ensenada de La Paz, la marisma de Chametla-Centenario presenta sustratos lodosos y blandos, adecuados para *Calidris mauri*. Dicha marisma es el lugar más importante para esta especie en el área; se contabilizan números aproximados de 10,000 individuos en el período de migración al sur, mientras que entre 4,000 y 9,000 aves permanecen en la zona durante la época invernal (Brabata, 2000; Galindo, 2003).

Se sabe que *C. mauri* utiliza las Lagunas de oxidación durante la época otoñal e inicios de la invernal y que el uso de la zona está relacionado con el nivel de marea (Carmona *et al.*, 2003). Aparentemente, el patrón de uso temporal de las Lagunas está influenciado por el mayor gasto energético que realizan las aves durante el periodo otoñal.

Galindo (2003) demostró que en la Playa existe una mayor proporción de adultos (0.6), en comparación a las Lagunas (0.4). Dado que los adultos poseen mayor experiencia, dicho autor sugiere que las Lagunas son un ambiente subóptimo con respecto a la Playa. Lo anterior, indica la importancia de comparar la calidad de ambos sitios, en términos de la disponibilidad, abundancia y accesibilidad del alimento a través del tiempo, depredadores, competidores y su efecto en la conducta de *C. mauri*. Se espera que la Playa de Chametla-Centenario posea una mejor calidad de hábitat en comparación con las Lagunas de oxidación.

4. OBJETIVO

Comparar la calidad de hábitat entre la Playa de Chametla-Centenario (ambiente marino costero) y las Lagunas de oxidación (ambiente dulceacuícola artificial), para *Calidris mauri* en la Ensenada de La Paz. B.C.S., en la temporada 2004-2005.

4.1. METAS

Determinar y comparar en ambos humedales y a lo largo de la temporada:

- Las abundancias y densidades de *C. mauri*.
- El número de *C. mauri* que realiza movimientos entre sitios, en función al nivel de marea.
- La estructura poblacional por sexo y grupo de edad.
- La biomasa relativa de alimento disponible para *C. mauri*.
- Las frecuencias de agresión intraespecífica y vigilancia.
- El número de depredadores potenciales y una estimación del riesgo de depredación.

5. ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de la Paz, con una superficie aproximada de 2,000 km², se encuentra sobre el margen sudoriental de la Península de Baja California y es el cuerpo de agua protegido más grande de estas costas. El clima de la región es semidesértico, con lluvias principalmente en verano (CETENAL, 1970). La precipitación anual fluctúa entre 180 y 250 mm, con una temperatura anual promedio de 24°C (mínimas de 5°C y máximas de 41.5°C; Chávez, 1985).

La bahía tiene las profundidades máximas en su parte norte y las más bajas hacia su extremo sur, donde se localiza la Ensenada de La Paz (24°06' y 24°10'N, 110°19' y 110°25'W, Fig. 1), con una profundidad máxima de diez metros (Álvarez-Arellano *et al.*, 1997). Por sus características, este cuerpo de agua se considera antiestuarino (De Alba *et al.*, 1982) y presenta un régimen de mareas mixto con predominancia de mareas semidiurnas (Grivel & Grivel, 1991). De octubre a marzo los vientos dominantes son del noroeste, mientras que de abril a septiembre predominan los vientos del sureste (García & Mosiño, 1968).

En la parte sur de la Ensenada se localizan las playas lodosas de Chametla y Centenario, con una longitud aproximada de 3.8 y 4.5 km (Galindo, 2003), respectivamente (Fig. 1). Chametla posee una serie de bancos de arena ubicados paralelamente a la playa, que separan la zona de inundación de una planicie bordeada con vegetación de desierto (matorrales y cactáceas, principalmente). Junto a estos bancos se presenta vegetación de manglar compuesta por mangle rojo (*Rhizophora mangle*), negro (*Avicennia germinans*) y *Salicornia* spp. En general, el sustrato va de limoso-arenoso a netamente limoso, combinado con gran cantidad de conchas de moluscos (Palacios, 1988). Debido a la poca pendiente, el nivel de marea influye considerablemente en el área de alimentación disponible para los playeros, dejando de 500 a 1,000 m lineales de humedal expuestos durante las mareas bajas (Fernández *et al.*, 1998). El Centenario presenta una zona de inundación con sustrato limo-arenoso a netamente limoso. Tiene oleaje mínimo y poca pendiente, por lo que nuevamente la marea ejerce una

fuerte influencia sobre el área disponible. La vegetación contigua a la zona de inundación y la presencia de manglar es menor comparada con Chametla. Ambas zonas serán tratadas como un solo hábitat y se referirá a las mismas como Playa.

Por otra parte, al suroeste de la Ciudad de La Paz se encuentran cinco Lagunas de oxidación ($24^{\circ}6'35.7''N$ y $110^{\circ}20'59.1''W$; Fig. 1), de cinco hectáreas cada una, utilizadas anteriormente para el procesamiento de las aguas residuales urbanas (Zamora-Orozco, 2001). En la actualidad, estas lagunas sólo son utilizadas para desechar el excedente del agua tratada proveniente de la ciudad, así como los lodos remanentes. La acumulación de estos lodos en las dos lagunas adyacentes a la planta de tratamiento, ha formado pequeñas áreas que proveen las condiciones de profundidad de agua para la alimentación y/o descanso de los playeros de tamaño pequeño (Zamora-Orozco, 2001). Debido a la frecuente inundación de los terrenos aledaños a estas lagunas, se ha favorecido el desarrollo de aproximadamente 17 hectáreas de pastizal y algunas charcas temporales, mismas que aumentan la diversidad de recursos disponibles para las aves (Castillo-Guerrero *et al.*, 2002).

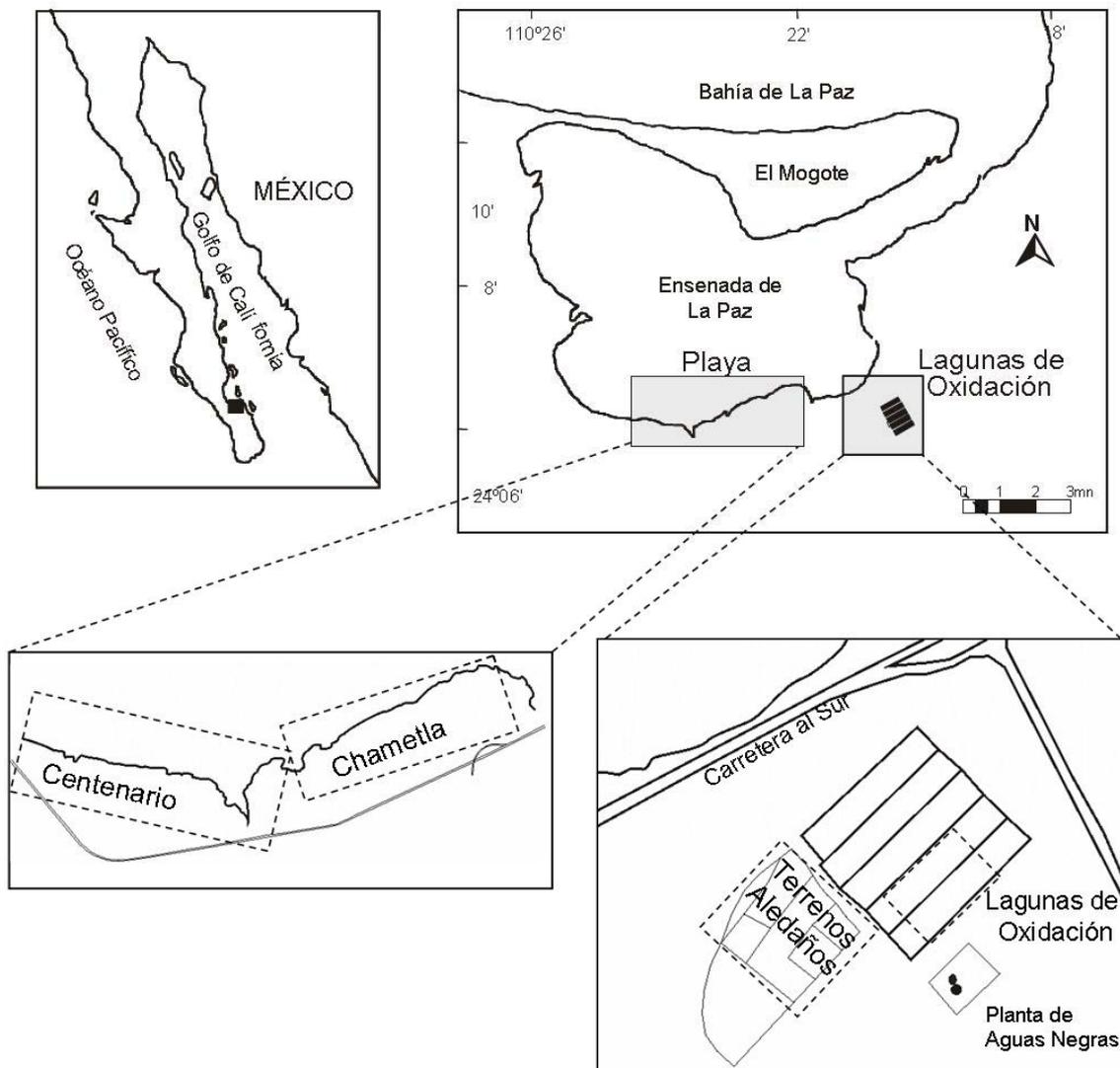


Figura 1. Áreas de estudio.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. TRABAJO DE CAMPO

El trabajo de campo se realizó de agosto de 2004 a abril de 2005, periodo que comprende las épocas de migración al sur u otoñal (agosto a octubre), invernación o invernal (noviembre a febrero) y migración al norte o primaveral (marzo y abril).

Estas épocas se establecieron con base en las tendencias temporales de la abundancia de *Calidris mauri* en el área de estudio. Esta especie permanece en las zonas de anidación de mediados de mayo a la tercera semana de junio, cuando inician la migración al sur; en términos generales, esta migración continúa hasta mediados de octubre en las costas de Estados Unidos (Wilson, 1994). Sin embargo, en regiones más sureñas como Colombia, se registra llegada de estas aves migratorias hasta diciembre (Naranjo *et al.*, 1994). Las abundancias en la Ensenada de La Paz indican que en esta región la migración abarca hasta finales de octubre (Brabata, 1999; Galindo, 2003). La invernación es el periodo en el que las aves permanecen en un sitio entre los dos periodos migratorios (al sur y al norte). La migración al norte, cuando las aves se dirigen a sus zonas de anidación, es más sincrónica y rápida que la migración al sur, y se lleva a cabo desde mediados de marzo hasta mayo en Estados Unidos (Wilson, 1994). En Colombia, la migración al norte inicia entre mediados de febrero e inicios de marzo (Delgado & Butler, 1993; Naranjo *et al.*, 1994), lo que concuerda con el ligero pico migratorio observado en la Ensenada de La Paz entre marzo y abril (Brabata, 1999; Galindo, 2003). A pesar de que las épocas del año consideradas en este trabajo no coinciden exactamente con las fechas establecidas en el calendario, se utilizan como homólogas debido a la relevancia y concordancia que tienen en los procesos migratorios de estas aves.

De acuerdo a las metas propuestas, el trabajo en campo comprendió los siguientes aspectos: a) censos, b) capturas, c) toma de muestras de sedimento, d) observaciones de agresión y vigilancia, y e) conteo de depredadores.

6.1.1. CENSOS

Para determinar la abundancia y densidad de *C. mauri*, se realizaron censos quincenales simultáneos en ambos sitios durante mareas muertas con niveles medios a bajos, con el fin de minimizar el recuento de aves, ya que durante mareas vivas los organismos presentan una mayor movilidad entre las diferentes zonas de alimentación (Howes & Bakewell, 1989).

En la planicie lodosa de la Playa los conteos se realizaron paralelos a la línea de costa, mientras que en las Lagunas de oxidación se llevaron a cabo siguiendo la separación entre las lagunas e internándose en los terrenos aledaños en un patrón con forma de “U”, para contabilizar todas las aves presentes en la zona.

Adicionalmente, se realizaron conteos quincenales durante mareas altas, únicamente en las Lagunas de oxidación, con el propósito de determinar el efecto del nivel de marea en la utilización de este sitio. Estos conteos se llevaron a cabo de agosto a febrero y en abril. No se realizaron en marzo dado que no se detectó la presencia de playeros pequeños en el sitio durante los censos quincenales simultáneos realizados en mareas medias a bajas.

Los conteos fueron directos cuando el número de aves en una parvada fue menor a 300 individuos. En parvadas mayores se realizaron estimaciones (Page *et al.*, 1979), considerando las sugerencias de Kasprzyk & Harrington (1989) al respecto de la estandarización de las mismas. En todos los censos se utilizaron binoculares (8–10x) y telescopios (20-60x).

6.1.2. CAPTURAS

Las determinaciones de sexo y grupos de edad se hicieron mediante la captura de aves, empleando redes de niebla de 12 m de largo por 2.6 m de caída. Las redes se colocaron aproximadamente dos horas antes del amanecer o anochecer, paralelamente a la línea de costa en la Playa, y en el bordo que separa

las dos lagunas contiguas a la planta de tratamiento, así como en los terrenos aledaños en las Lagunas de oxidación.

Las aves capturadas se transportaron a un sitio de trabajo alejado de las redes, donde fueron colocadas en cajas de plástico cubiertas de tela hasta su medición. Se tomaron datos de peso (dinamómetro ± 0.5 g) y longitud del culmen expuesto (vernier ± 0.1 mm).

La determinación de sexo se realizó de acuerdo a la longitud de culmen. Aves con longitudes de culmen menores o iguales a 24.2 mm se consideraron machos, mayores o iguales a 24.8 mm se consideraron hembras y las aves con longitudes intermedias fueron consideradas como indeterminados (Page & Fearis, 1971). La determinación de edad se asignó en base a la coloración del plumaje y a la presencia de muda y/o estado de las plumas primarias (Page *et al.*, 1972; Prater *et al.*, 1977). Las aves adultas se diferencian por la presencia de plumaje reproductivo al inicio de la época migratoria al sur, o por el desgaste de las plumas primarias y/o por la presencia de muda de las mismas. Las aves juveniles retienen plumas terciarias y/o escapulares con borde de color canela durante la época invernal, además de presentar un mayor deterioro en las plumas primarias en relación a los adultos, puesto que los juveniles no mudan dichas plumas sino hasta su segundo año (Page *et al.*, 1972; Prater *et al.*, 1977).

6.1.3. TOMA DE MUESTRAS DE SEDIMENTO

Para determinar la cantidad de alimento disponible para *Calidris mauri*, se realizaron muestreos de sedimento mensuales entre agosto y abril en la Playa, y de agosto a febrero en las Lagunas de oxidación. Considerando los métodos de alimentación de *C. mauri* (Ashmole, 1970; Sutherland *et al.* 2000; Davis & Smith, 2001) y la longitud de su culmen, inferior a tres centímetros (Page & Fearis, 1971), las muestras se tomaron desde la superficie hasta una profundidad aproximada de cuatro centímetros, con la ayuda de una jeringa de 60 cm³ modificada, para así recolectar las presas disponibles en el sedimento (Sutherland *et al.*, 2000). Las

muestras se tomaron en sitios donde *C. mauri* se estaba alimentado. Se tomaron 20 muestras por mes en ambos sitios y se colocaron en bolsas de plástico para su posterior tamizado en el laboratorio con una luz de malla de 236 μm . El material resultante del tamizado se preservó en alcohol al 70%. Se llevó a cabo una búsqueda de organismos en las muestras analizadas, utilizando un estereoscopio (8-32x).

Las muestras fueron empleadas para el conteo e identificación de presas y para el cálculo de biomasa por sitio (Masero *et al.*, 1999; Davis & Smith, 2001). Debido a que los cambios en la comunidad bentónica generalmente son lentos en tiempo (Detwiler *et al.*, 2002), se analizaron sólo las muestras correspondientes a agosto y octubre (época otoñal), diciembre y febrero (época invernal). La identificación de las presas se llevó a cabo con ayuda de claves de identificación para larvas de insectos (Bouchard, 2004) y para invertebrados marinos (Brusca, 1980). Los organismos fueron contados por taxa para conocer la abundancia por muestra.

Con parte de las muestras se llevó a cabo el cálculo de la biomasa promedio por organismo para cada uno de los taxa. Éste cálculo no se realizó para los taxa que tuvieron abundancias menores a 10 organismos en el total de las muestras. La biomasa promedio se calculó en base al peso húmedo. Un número conocido de organismos de cada taxa fue pesado en su conjunto; posteriormente, la biomasa obtenida fue dividida entre el número de organismos involucrado, calculando así el peso húmedo promedio por individuo. Utilizando este último, se calculó la biomasa por taxa para cada muestra analizada.

6.1.4. OBSERVACIONES DE AGRESIÓN Y VIGILANCIA

Con el propósito de determinar las frecuencias de comportamientos agresivos y de vigilancia en cada sitio, se realizaron tres períodos de observación mensuales, de acuerdo a la metodología de un individuo focal descrita por Altmann (1974). Una vez seleccionado un individuo, se realizó su video grabación

por un período promedio de dos minutos, con ayuda de una cámara de 8mm. Posteriormente el video fue analizado y se registró la frecuencia de los comportamientos de interés.

Se consideró como vigilancia cuando un ave mostró una postura con la cabeza elevada y el culmen en posición paralela a la superficie del lodo (Pomeroy, 2006). Las agresiones fueron divididas de acuerdo a Becerril (1998) en agresión nivel 1 (postura de amenaza con la cabeza agachada y la cola alzada), agresión nivel 2 (ataque donde un ave corre o vuela hacia un oponente, sin tener contacto), y agresión nivel 3 (ataque donde un aves corre o vuela hacia un oponente, teniendo contacto).

6.1.5. CONTEO DE DEPREDADORES

Se realizaron conteos de depredadores potenciales durante todos los días de trabajo de campo (censos, capturas, muestreos de sedimento y observaciones de comportamiento). En cada caso, se registró la especie y abundancia de los depredadores potenciales presentes. Se emplearon binoculares (8–10x) y telescopios (20-60x).

6.2. ANÁLISIS DE DATOS

Los datos fueron analizados con el paquete Statistica 6.0. En todos los casos se trabajó al 95% de confianza ($\alpha=0.05$). Los datos fueron agrupados por época del año (otoñal, invernal y primaveral). Todas las diferencias significativas de los análisis de varianza se analizaron con pruebas *a posteriori* de Tukey (Zar, 1999). Los resultados de los análisis de varianza no paramétricos por rangos de Kruskal-Wallis se reportaron como Chi cuadrada (X^2). Las diferencias significativas de éstos se analizaron con pruebas *a posteriori* de Nemenyi (Zar, 1999). Cuando se consideró necesario, se reportan en los gráficos las medias \pm intervalos de confianza al 95%.

6.2.1. ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN TEMPORAL

Dada la notoria diferencia en superficie que presentan la Playa y las Lagunas de oxidación (Galindo, 2003), los datos de los censos quincenales se transformaron a densidades (aves/ha). La superficie calculada para la Playa es de 194.9 ha (Brabata, 2000). En las Lagunas de oxidación, *Calidris mauri* no utiliza toda la zona, sólo una sección de las dos primeras lagunas y las charcas temporales de los terrenos aledaños; por lo tanto, se estimaron 11 ha de superficie para el sitio, 2.5 ha para cada laguna y 6 ha correspondientes a las charcas temporales en los terrenos aledaños (ver Área de Estudio). Los datos se agruparon por época de año y sitio. Las pruebas *a priori* (Kolmogorov-Smirnov; Zar, 1999) indicaron que los datos pueden considerarse normales ($p > 0.05$ para todos los casos; para detalles ver Anexo 1), por lo que se decidió utilizar un análisis de varianza paramétrico de dos vías (sitio y época; Zar, 1999).

6.2.2. USO TEMPORAL DE LAGUNAS DE OXIDACIÓN CON RESPECTO AL NIVEL DE MAREA

Los censos se agruparon por época del año y por nivel de marea (alta y baja). Los datos de los censos quincenales realizados en ambos niveles de marea se transformaron a densidades (aves/ha; ver apartado anterior). Se realizaron pruebas de normalidad (Kolmogorov-Smirnov; Zar, 1999), las cuales indicaron que los datos cumplieron con este requisito ($p > 0.05$ en todos los casos, para detalles ver Anexo 1), por lo que las densidades se analizaron mediante un análisis de varianza de dos vías (nivel de marea y época; Zar 1999).

Dado que en el único trabajo previo comparable realizado en la zona, se utilizaron solamente datos de las épocas otoñal e invernal (Carmona *et al.*, 2003), se decidió analizar los resultados generados por el presente trabajo para las mismas épocas (excluyendo la primaveral) con fines comparativos, mediante un análisis de varianza de dos vías (Zar, 1999).

6.2.3. ESTRUCTURA POBLACIONAL POR SEXO Y GRUPO DE EDAD

La estructura poblacional se estableció a partir de las determinaciones de sexo y grupo de edad de las aves capturadas. Los datos de sexo (macho y hembra) y de grupo de edad (adulto y juvenil) obtenidos de cada individuo se transformaron a variables binomiales (1, 0). En los análisis de estructura poblacional por sexo, se eliminaron del análisis los individuos indeterminados (1.9% del total).

Para comprobar la normalidad de los datos de sexo y grupo de edad, se realizaron submuestreos de 5 individuos para cada sitio de captura y época, con lo que se obtuvieron 58, 11, 31 y 22 proporciones para Lagunas (épocas otoñal e invernal) y Playa (épocas otoñal e invernal), respectivamente. Con estas proporciones se realizaron pruebas de normalidad Kolmogorov-Smirnov ($p > 0.05$ en todos los casos; para detalles ver Anexo 1; Zar, 1999). Se decidió utilizar análisis de varianza de dos vías (sitio y época; Zar, 1999), para comparar la estructura poblacional de los sitios y de las épocas por sexo y grupo de edad.

6.2.4. ALIMENTO POTENCIAL DISPONIBLE A LO LARGO DEL TIEMPO

Con la abundancia de organismos por muestra obtenidos en agosto para cada sitio, se llevó a cabo una estimación del número mínimo de muestras requerido. El procedimiento fue el siguiente: para cada sitio, se realizó una ordenación aleatoria del número de organismos obtenidos en cada una de las 20 muestras por sitio. Se construyeron intervalos de confianza al 80% con combinaciones de dos a 20 muestras, y se compararon estos intervalos con la media total por sitio. Se tomó como el número mínimo, aquel en el que los intervalos de confianza incluyeran la media global sin volver a excluirla (Anexo 2). Se realizaron 200 repeticiones de este procedimiento para cada sitio. A partir de esas 200 réplicas, se construyó una tabla de frecuencias, donde se realizó un corte al 90% con el fin de determinar el número mínimo de muestras necesarias para estimar apropiadamente la abundancia de organismos bentónicos al 90% de confianza (Anexo 2).

Para el cálculo de la biomasa por muestra analizada, se incluyeron sólo aquellos taxa que contribuyeron con al menos 1% de la biomasa total y 97% de la biomasa acumulada para la totalidad de las muestras (Anexo 3). Los datos de biomasa no pudieron considerarse normales ($p < 0.05$ en algunos casos; para detalles ver Anexo 1). Por lo tanto, se analizaron las diferencias en la biomasa de alimento entre zonas a través del tiempo con análisis de varianza no paramétricos por rangos de Kruskal-Wallis (Zar, 1999), separando los datos por sitio, época e interacción sitio-época.

6.2.5. COMPORTAMIENTO: AGRESIÓN Y VIGILANCIA

Para comparar las frecuencias de vigilancia y agresión por época y sitio, se estandarizaron todas las observaciones a frecuencias por minuto. Se incluyeron en el análisis únicamente los datos correspondientes a septiembre y octubre (época otoñal) y noviembre y diciembre (época invernal), por ser los únicos en los que la presencia de individuos en ambos sitios permitió la comparación de conductas.

El patrón estacional observado en la distribución de los tres niveles de agresión fue similar, por lo que se analizaron los tres niveles en conjunto. Los datos de vigilancia y agresiones totales no presentaron una distribución normal ($p < 0.05$ en todos los casos; para detalles ver Anexo 1). Para analizar las diferencias de los comportamientos se emplearon análisis de varianza no paramétricos por rangos de Kruskal-Wallis (Zar, 1999), separando los datos por sitio, época e interacción sitio-época.

6.2.6. ABUNDANCIA DE DEPREDADORES Y RIESGO DE DEPREDACIÓN

Para poder relacionar la abundancia de depredadores con el apartado anterior (agresión y vigilancia), se decidió utilizar la abundancia total de los depredadores observados. Aunque es difícil que algunos de ellos capturen a *C. mauri* (e.g. *Buteo jamaicensis*), su presencia modifica la conducta de las aves (Burns & Wardrop, 2001). Para determinar las diferencias entre sitios y épocas, y

dado que los datos no presentaron una distribución normal ($p < 0.05$ en todos los casos; para detalles ver Anexo 1), se utilizaron análisis de varianza no paramétricos por rangos de Kruskal-Wallis (Zar, 1999) comparando el número de depredadores presentes por día de observación, en cada sitio, época e interacción sitio-época.

El 61% de las observaciones de depredadores correspondieron a halcones peregrinos (*Falco peregrinus*). Dado que fue el depredador con mayor presencia registrada y es el depredador más importante de *C. mauri* (Ydenberg *et al.*, 2002), se emplearon sólo estas observaciones para la estimación del riesgo de depredación.

Se dividió el número de halcones peregrinos observados cada mes entre los días de observación correspondientes, para así obtener el número promedio de halcones avistados por día. Estos promedios se agruparon por sitio y época. Posteriormente, se dividió este estimador de abundancia de halcones peregrinos entre el número promedio de *C. mauri*; es decir, se obtuvo el promedio de halcones peregrinos que corresponden a cada *C. mauri*. El cociente se multiplicó por mil para facilitar su manejo y representación. Este índice se manejó como un estimador del riesgo de depredación.

7. RESULTADOS

7.1. ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN TEMPORAL

Las mayores abundancias de *C. mauri* se observaron en la Playa. Durante la época otoñal (migración al sur) se presentó un aumento paulatino en el número de aves, con la mayor abundancia para esa época en octubre (Fig. 2). En la época invernal, se observaron variaciones en las abundancias quincenales de noviembre y diciembre, con una posterior estabilización entre enero y febrero. La mayor abundancia se presentó en la primera quincena de diciembre, con un total de 10,532 aves. Para la época primaveral (migración al norte) se observó un ligero incremento en marzo, seguido por un importante descenso en abril (Fig. 2).

En las Lagunas de oxidación, las mayores abundancias se presentaron durante la época otoñal (Fig. 2). En la segunda quincena de septiembre se presentó el mayor número de individuos con 685 aves. Al inicio de la época invernal se observó una sensible disminución en los números (segunda quincena de diciembre). A partir de enero y hasta marzo no se observaron individuos en la zona. Se observó un notorio repunte en la época primaveral (abril; Fig. 2).

La comparación de las zonas se hizo con base en las densidades (aves/ha). Durante la época otoñal las Lagunas presentaron las mayores densidades, mientras que para en las épocas invernal y primaveral se observaron las mayores densidades en la Playa (Fig. 3). El análisis de varianza de dos vías no mostró diferencias significativas entre los sitios ($F_{1,26}= 3.94$; $p=0.057$; Fig. 4A), aunque si detectó diferencias entre épocas ($F_{2,26}=5.91$; $p<0.007$). El análisis *a posteriori* indicó que la época otoñal tuvo las mayores densidades y fue diferente de las restantes (Fig. 4B). En la interacción también se detectaron diferencias significativas ($F_{2,26}=8.31$; $p=0.001$), con las mayores densidades para la época otoñal en ambos sitios y para la invernal en la Playa, mientras que las menores densidades se presentaron durante la época invernal en las Lagunas y la primaveral en ambos sitios (Fig. 5).

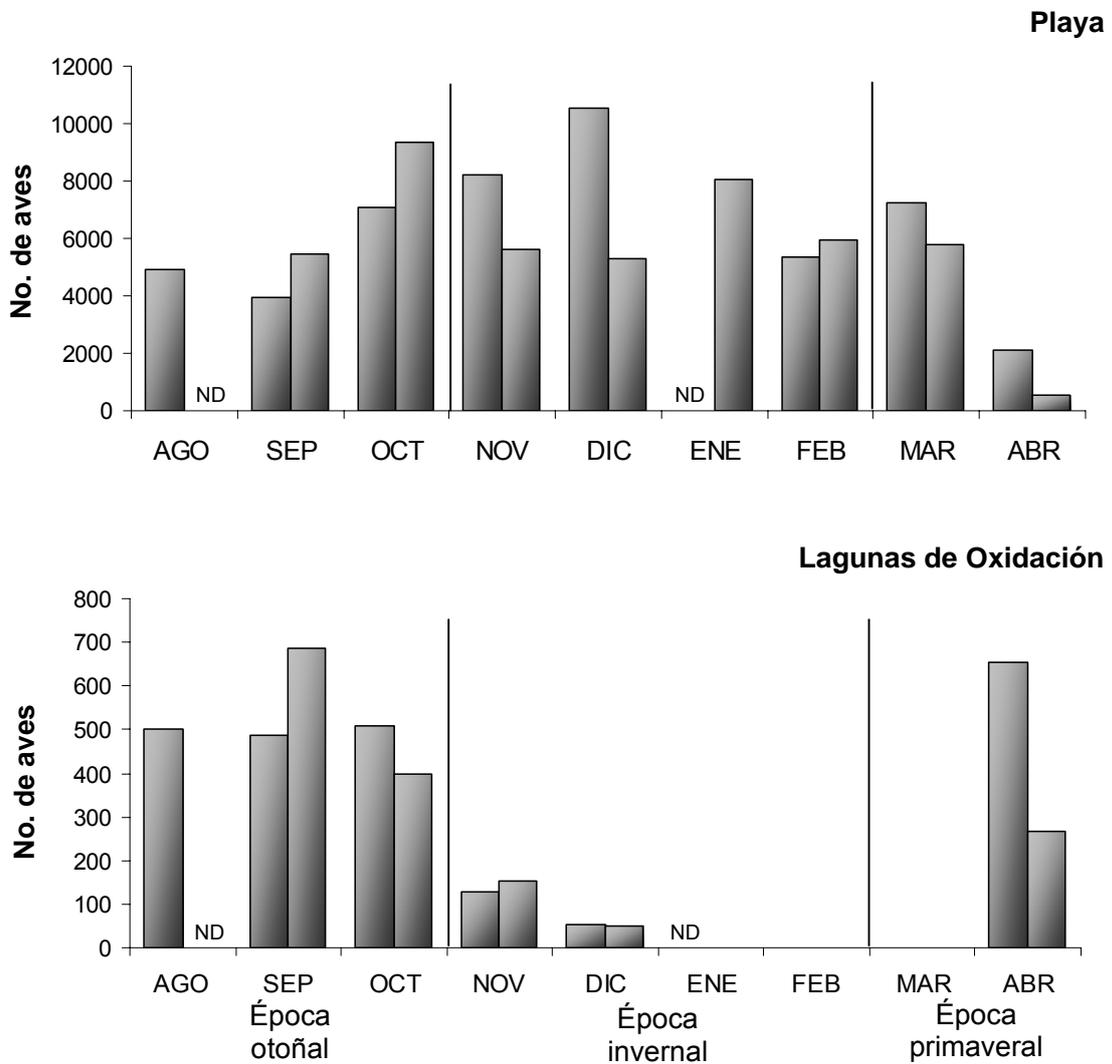


Figura 2. Abundancia quincenal de *Calidris mauri* en ambos sitios en la temporada 2004-2005. Las escalas son diferentes.

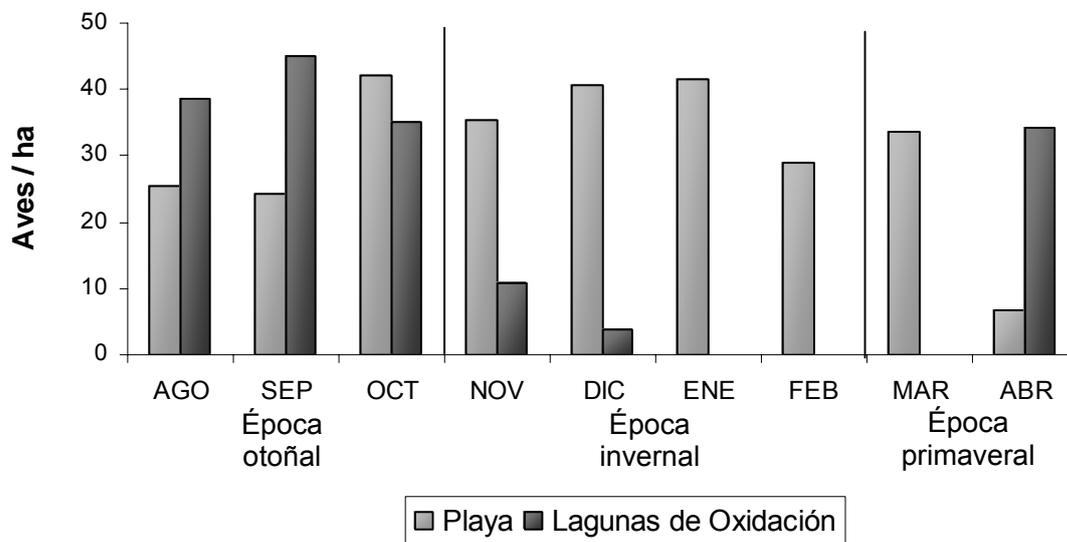


Figura 3. Densidad mensual de *Calidris mauri* para ambos sitios en 2004-2005.

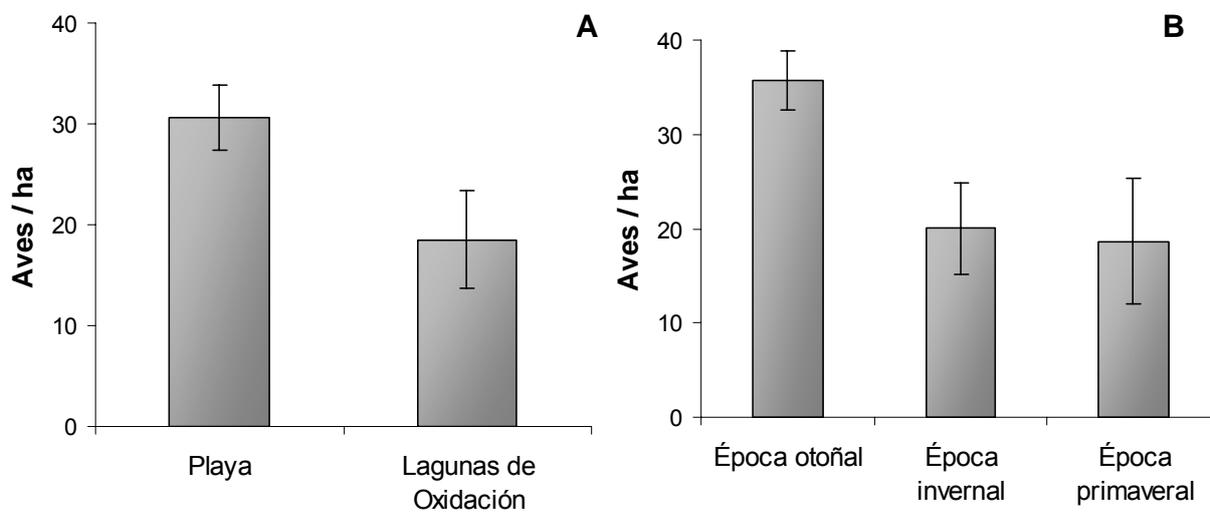


Figura 4. Densidad de *C. mauri* por sitio (A) y por época del año (B) en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

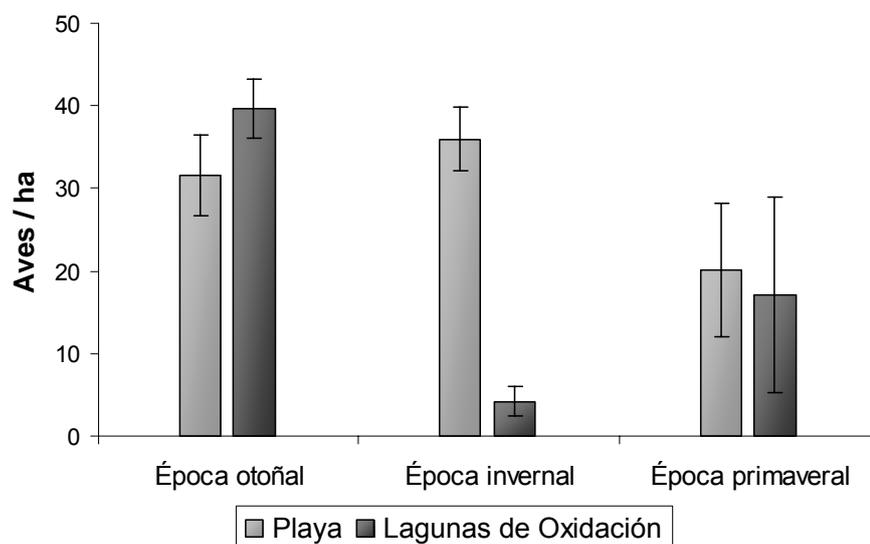


Figura 5. Densidad de *C. mauri* por sitio y por época del año en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

Tabla I. Grupos homogéneos de Tukey, provenientes de la interacción sitio-época en las densidades de ambos sitios durante la temporada 2004-2005.

SITIO	ÉPOCA	MEDIA	GPOS. HOMOGÉNEOS	
Lagunas	Invernal	4.20	X	
Lagunas	Primaveral	17.08	X	X
Playa	Primaveral	20.16	X	X
Playa	Otoñal	31.61		X
Playa	Invernal	35.92		X
Lagunas	Otoñal	39.74		X

7.2. USO TEMPORAL DE LAGUNAS DE OXIDACIÓN CON RESPECTO AL NIVEL DE MAREA

Se observó una mayor utilización de las Lagunas durante los periodos de marea alta, particularmente en la época otoñal e inicios de la invernial, con mayores diferencias para la primera (Fig. 6). En la época primaveral no se presentó la misma tendencia, pues se encontró un mayor número de individuos durante los periodos de mareas bajas (Fig. 6). Considerando las tres épocas en el análisis, no se detectaron diferencias significativas entre niveles de marea ($F_{1, 24}=1.22$; $p=0.28$; Fig. 7A), pero sí entre épocas ($F_{2, 24}=28.74$; $p<0.0001$; Fig. 7B), donde la época otoñal presentó las mayores densidades y fue diferente de la invernial y la primaveral. En la interacción no se presentaron diferencias significativas ($F_{2, 24}=1.33$; $p=0.28$; Fig. 7C).

Al considerar sólo las épocas otoñal e invernial en el análisis, se detectó una diferencia significativa entre niveles de marea ($F_{1,20}=7.32$; $p=0.01$; Fig. 8A) y épocas ($F_{1,20}=79.73$; $p<0.001$; Fig. 8B), donde los periodos de marea alta presentaron mayores densidades para ambas épocas, y la época otoñal presentó mayores densidades que la invernial. En este caso tampoco se presentaron diferencias en las interacciones ($F_{1,20}=0.79$, $p=0.38$; Fig. 8C).

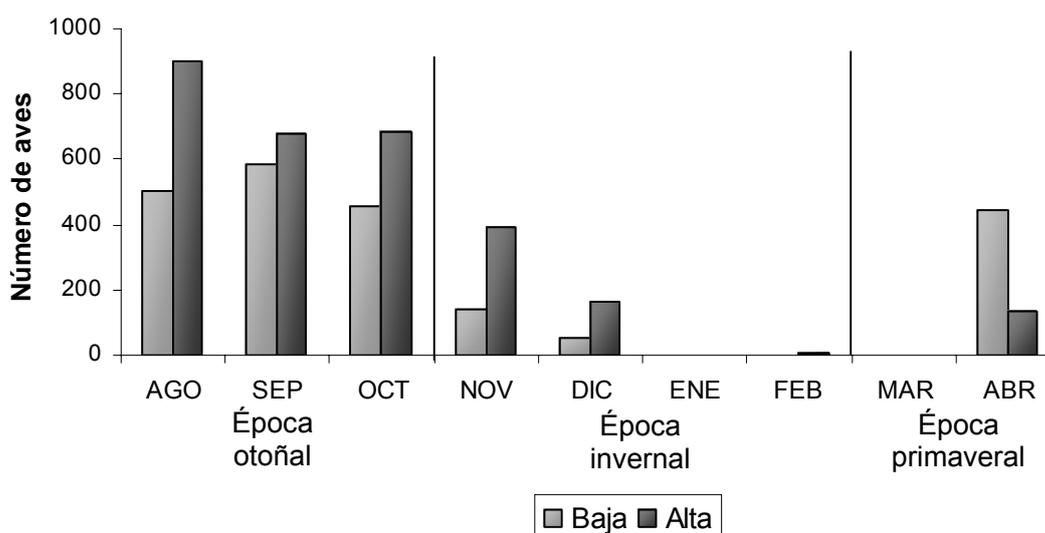


Figura 6. Abundancia de *C. mauri* con dos niveles de marea en Lagunas de oxidación, temporada 2004-2005.

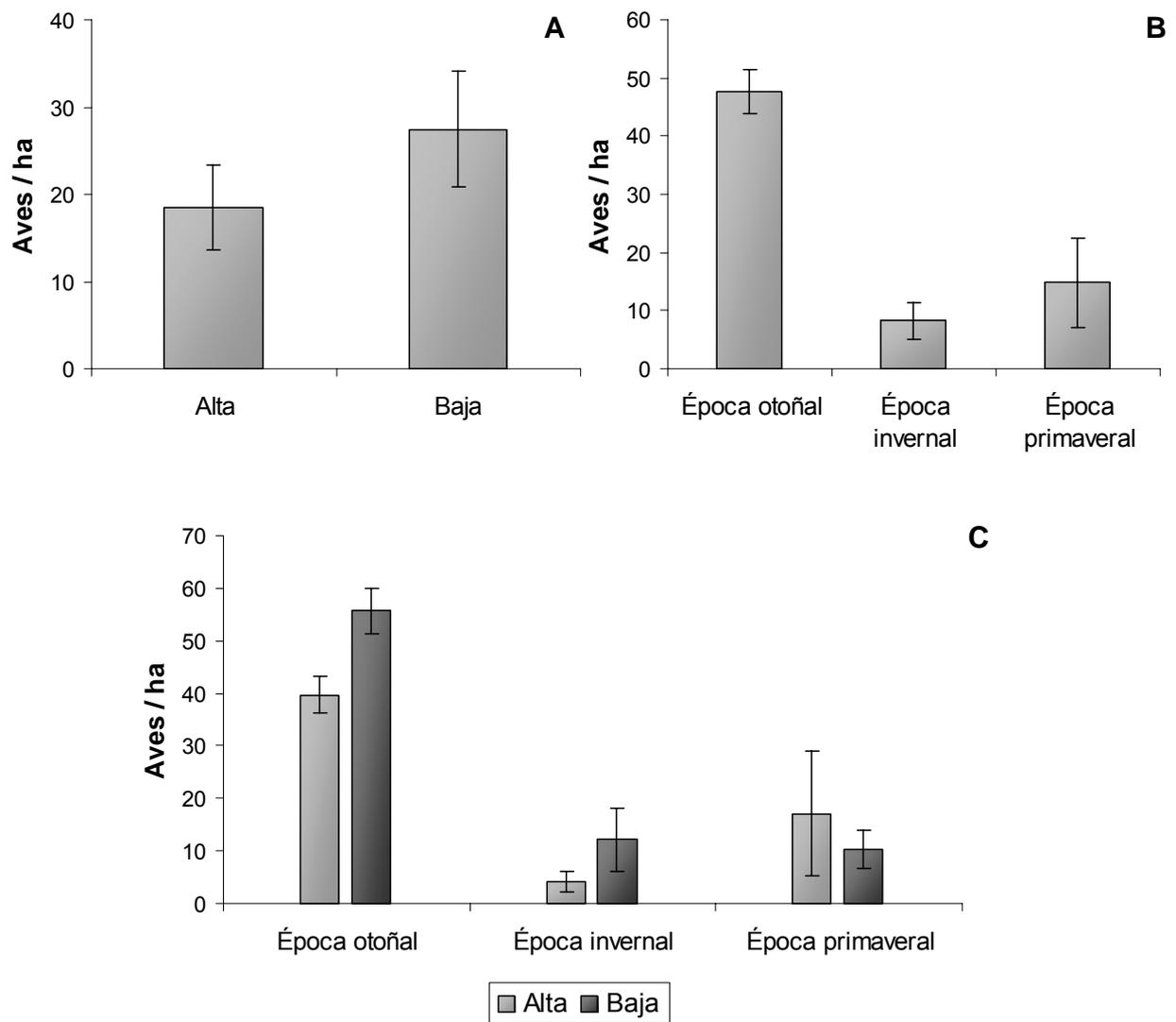


Figura 7. Densidad de *C. mauri* por nivel de marea (A), época del año (B) e interacción (nivel de marea-época; C) para dos niveles de marea en Lagunas de oxidación, temporada 2004-2005. Se consideraron las tres épocas (otoñal, invernall y primaveral).

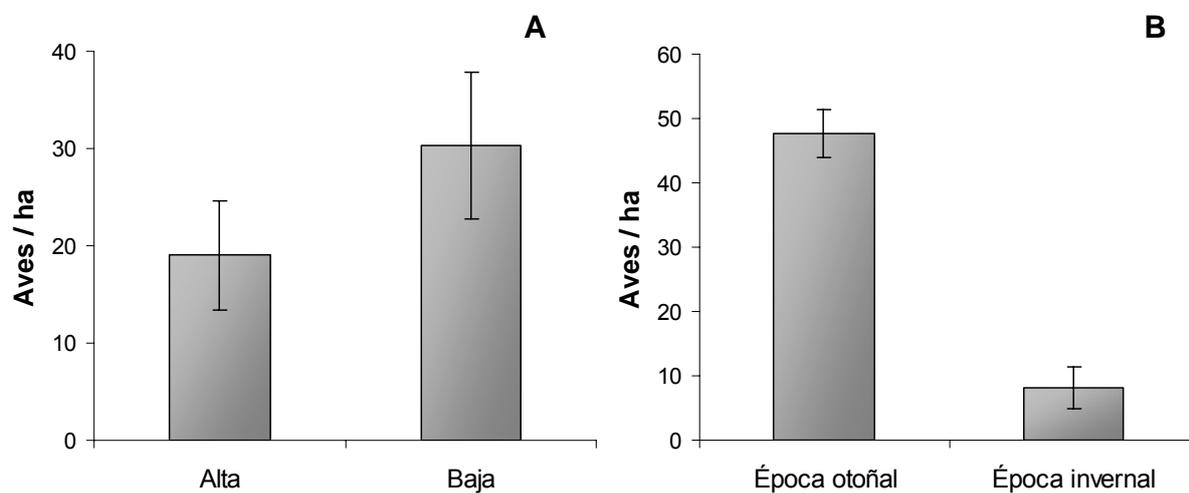


Figura 8. Densidad de *C. mauri* por nivel de marea (A) y época del año (B) para dos niveles de marea en Lagunas de oxidación, temporada 2004-2005. Se consideraron sólo las épocas otoñal e invernal.

7.3. ESTRUCTURA POBLACIONAL

7.3.1. CAPTURAS

Se capturaron 618 individuos en total durante la temporada 2004-2005. De estos, 268 individuos fueron capturados en Playa y 350 en Lagunas (Tabla II). Solamente al 1.9% no se les pudo determinar el sexo. Se realizaron nueve y once días de captura, respectivamente. En total se capturaron 387 machos, 219 hembras y 12 indeterminados. Respecto a la edad, 133 individuos fueron adultos y 485 juveniles (Tabla II).

En la época otoñal, se capturaron 159 individuos en Playa y 254 en Lagunas, mientras que en la invernal fueron 109 aves en Playa y 56 en Lagunas.

Tabla II. Capturas de *C. mauri* en la Ensenada de la Paz para la temporada 2004-2005. Entre paréntesis se muestra el porcentaje de aves capturadas pertenecientes a cada categoría de sexo y grupo de edad por humedal. Los porcentajes totales fueron calculados con base en la captura total.

*Relación de machos a hembras, y de juveniles a adultos.

Humedal	Machos		Hembras		Indeterminados	Total
	Adultos	Juveniles	Adultos	Juveniles	Juveniles	
Lagunas de oxidación	47 (13.4%)	169 (48.3%)	5 (1.4%)	123 (35.1%)	6 (1.7%)	350
Playa	64 (23.9%)	107 (39.9%)	17 (6.3%)	74 (27.6%)	6 (2.2%)	268
Total	111 (18.0%)	276 (44.7%)	22 (3.6%)	197 (31.8%)	12 (1.9%)	618

*1.8MA: 1HE

3.6JU: 1AD

7.3.2. SEXO

La proporción de machos se mantuvo estable con aproximadamente 65% a lo largo del estudio. El análisis de varianza no detectó diferencias entre sitios ($F_{1,602} = 0.0025$; $p=0.96$), épocas ($F_{1,602} = 0.15$; $p=0.69$), ni por la interacción sitio-época ($F_{1,602} = 0.82$; $p=0.36$; Fig. 9).

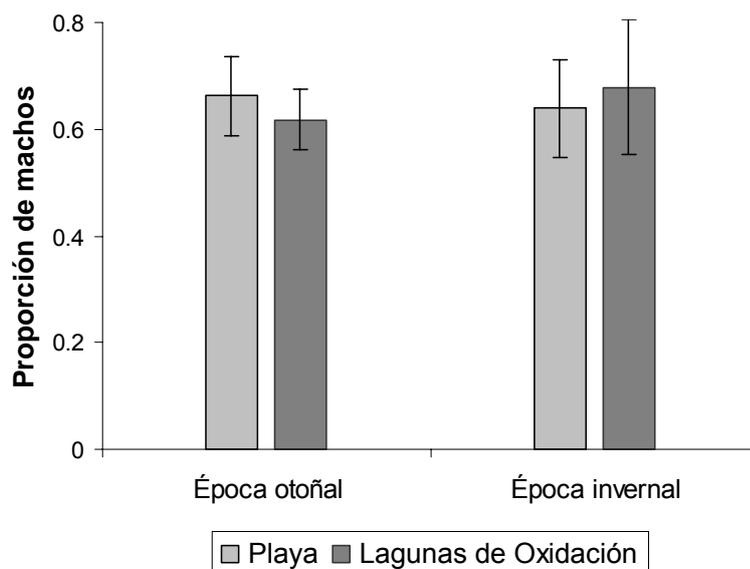


Figura 9. Proporción de machos de *C. mauri* por sitio y época en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

7.3.3. EDAD

En la Playa, la proporción de adultos incrementó de 18% a 47% entre la época otoñal y la invernal. En las Lagunas, la proporción de adultos se mantuvo similar para ambas épocas (15% y 10% para otoñal e invernal, respectivamente). Se detectaron diferencias significativas entre los sitios ($F_{1,614} = 27.56$; $p<0.001$; Fig. 10A); en la Playa hubo una mayor proporción de adultos. En cuanto a las épocas, se detectaron diferencias significativas donde la época invernal tuvo una mayor proporción de adultos que la otoñal ($F_{1,614} = 10.58$; $p=0.001$; Fig. 10B). Respecto a la interacción sitio-época, las diferencias fueron significativas ($F_{1,614} = 20.81$; $p<0.001$); en la Playa durante la época invernal hubo una proporción de adultos significativamente mayor que para el resto de las combinaciones (Fig. 10C).

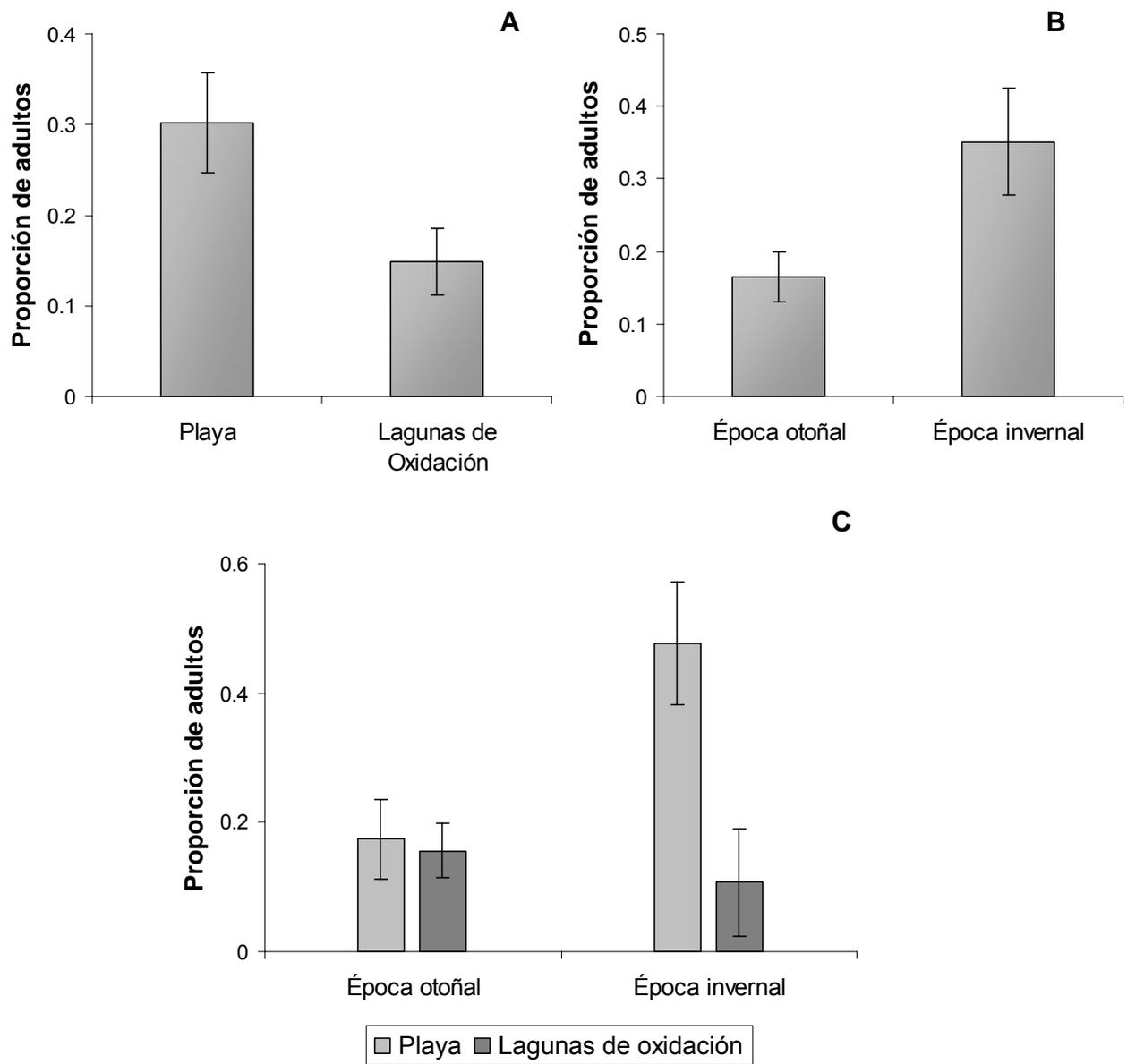


Figura 10. Proporción de adultos de *C. mauri* por sitio (A), época (B) e interacción sitio-época (C) en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

7.4. ALIMENTO POTENCIAL DISPONIBLE A LO LARGO DEL TIEMPO

Respecto al tamaño de muestra de alimento potencial disponible, con base en los análisis de número mínimo, se determinó que 12 es un tamaño de muestra adecuado para estimar la abundancia de los organismos bentónicos en el área de estudio a un 90% de confianza (Anexo 2). Por lo tanto, para cada sitio se contó con 20 datos correspondientes a las muestras de agosto y 12 para octubre, diciembre y febrero.

Se encontraron 13 grupos de organismos bentónicos en la Playa y 12 en las Lagunas (Tabla III). Aunque no hubo diferencia en la riqueza de los sitios, si la hubo en los grupos dominantes. En Playa, los nemátodos y los foraminíferos fueron los grupos dominantes (80% de la abundancia total), y junto con los ostrácodos, poliquetos de la familia Spionidae, larvas de la familia Ephyridae y copépodos comprendieron 98% de la abundancia total. En Lagunas, los grupos dominantes fueron larvas de la familia Ceratopogonidae, nemátodos y larvas de la familia Chironomidae (92%), completando el 98% con oligoquetos, larvas y pupas de la familia Ephyridae y cladóceros.

En la Playa se presentaron dos picos de abundancia, en octubre y febrero, con aproximadamente 25 organismos/cm³, mientras que en agosto y diciembre las abundancias fueron relativamente bajas, con aproximadamente 8 organismos/cm³ (Fig. 11). En cuanto a la biomasa, ésta aumentó constantemente a través del tiempo. La menor biomasa para Playa se encontró en agosto (0.05 mg/cm³) y la mayor en febrero (1.4 mg/cm³; Fig. 12).

En Lagunas se presentó una menor variación en la abundancia de organismos bentónicos, con picos de abundancia en agosto y diciembre con aproximadamente 7 organismos/cm³, y alrededor de 4 organismos/cm³ para octubre y febrero (Fig. 11). La biomasa presentó el mismo patrón mensual. La mayor biomasa se presentó en diciembre (1,05 mg/cm³) y la menor en octubre (0.15 mg/cm³; Fig. 12).

Tabla III. Número promedio de organismos por muestra, separados por taxa, sitio y época en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005. No fueron incluidos los taxa que presentaron abundancias menores a 10 organismos para la totalidad de las muestras analizadas.

GRUPO	PLAYA		LAGUNAS DE OXIDACIÓN	
	Época otoñal	Época invernal	Época otoñal	Época invernal
Nemátodos	77.4	129.3	26.2	28.3
Foraminíferos	63.6	57.7	0.0	0.0
Diptera: Ceratopogonidae	0.0	3.8	15.3	43.6
Diptera: Chironomidae	0.0	0.0	28.9	3.3
Ostrácodos	22.4	3.8	0.5	0.3
Diptera: Ephydriidae	0.0	14.1	0.8	2.7
Polichaeta: Spionidae	5.7	11.0	0.0	0.0
Copépodos	8.1	1.6	0.1	0.7
Oligoquetos	0.0	0.0	4.9	0.2
Anfípodos: adultos y huevos	1.1	1.0	0.0	0.0
Cladóceros	0.0	0.0	1.1	0.1
Polichaeta: Capitellidae	0.3	0.4	0.0	0.0
Diptera: Dolichopodidae	0.0	0.5	0.0	0.2

Aunque no fue objetivo de este estudio analizar los contenidos estomacales de *C. mauri*, se obtuvo el contenido estomacal de cinco individuos que perecieron durante las capturas. El contenido estomacal se obtuvo con el propósito de conocer las presas que aprovecha la especie en la zona. Se encontraron ejemplares de larvas y pupas, principalmente de la familia Ephydriidae y en menor número de las familias Chironomidae y Ceratopogonidae. También se encontraron algunos foraminíferos, ostrácodos y nemátodos. Respecto a este último grupo, se trató de organismos grandes en relación a los generalmente encontrados en las muestras de sedimento, lo que pudiese evidenciar una selectividad por talla al menos para este tipo de presa.

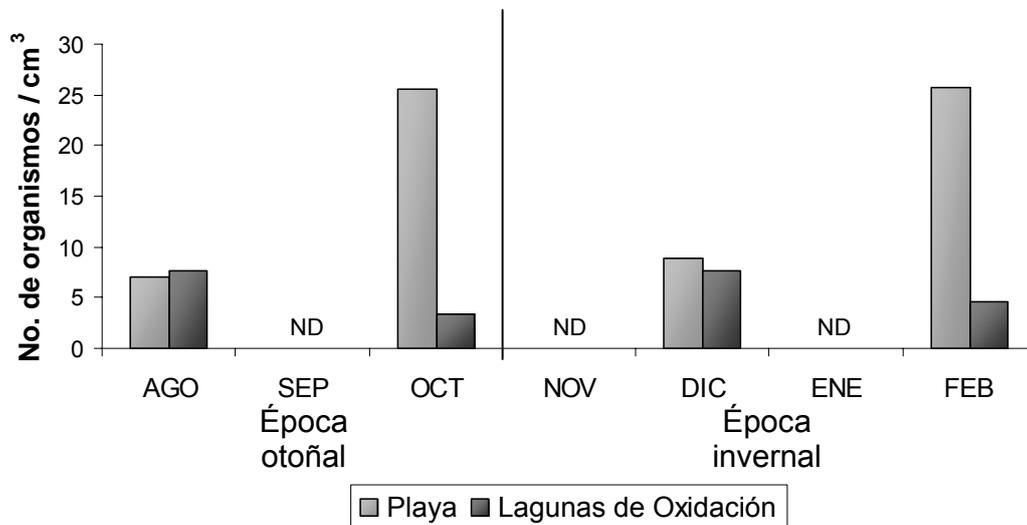


Figura 11. Número mensual de organismos bentónicos en ambos sitios en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

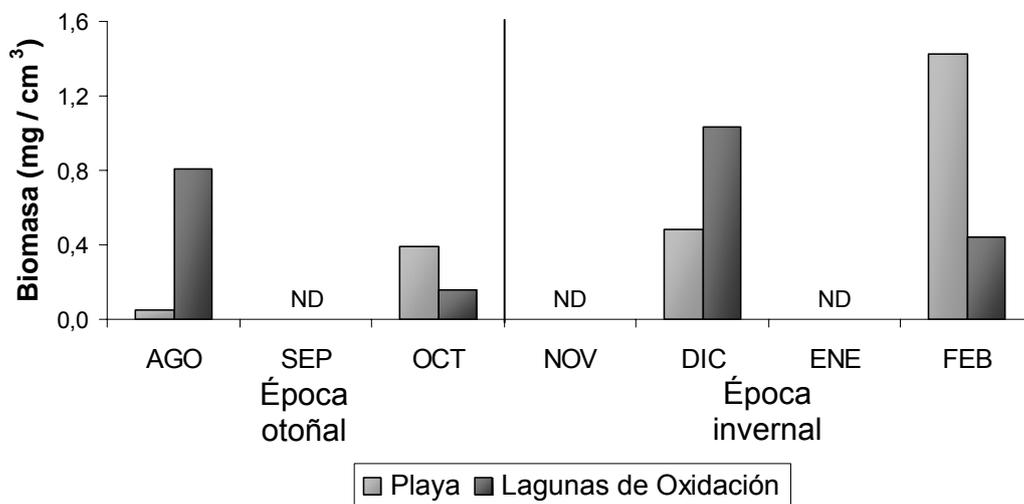


Figura 12. Biomasa mensual (mg/cm³) de organismos bentónicos en ambos sitios en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

No se detectaron diferencias significativas en la biomasa entre los sitios ($X^2=0.001$; $g.l.=1$; $p=0.97$), mientras que entre las épocas si fueron detectadas diferencias ($X^2=22.79$; $g.l.=1$; $p<0.001$); en la época invernal se presentaron las mayores biomásas bentónicas. En cuanto al análisis por sitio y época, se detectaron diferencias significativas ($X^2=26.31$; $g.l.=3$; $p<0.001$). El análisis de Nemenyi evidenció que la biomasa en Playa durante la época otoñal fue significativamente menor que las biomásas invernales (Tabla IV; Fig. 13).

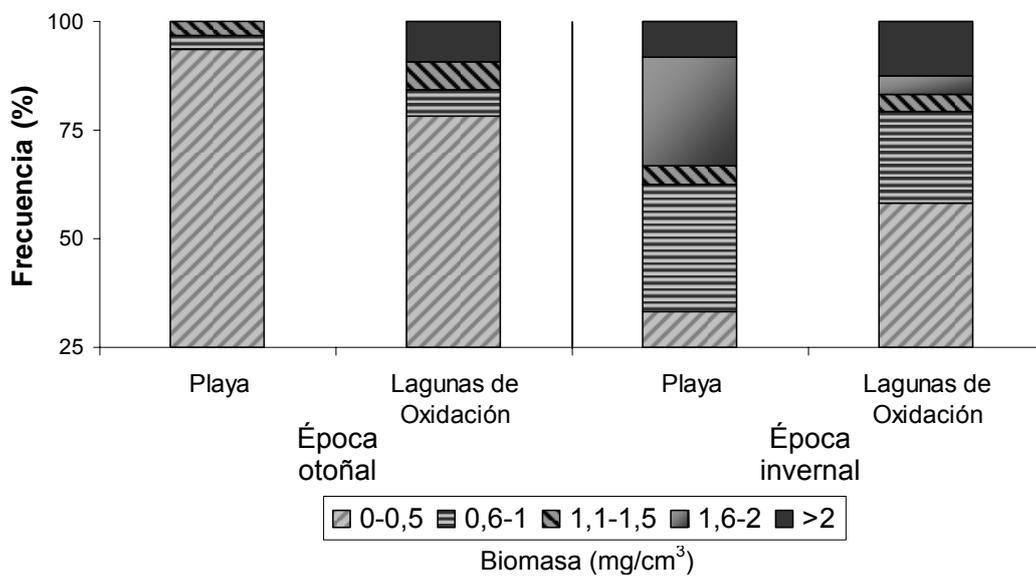


Figura 13. Frecuencia de cinco categorías de biomasa por sitio y época, en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

Tabla IV. Grupos homogéneos de Nemenyi, provenientes de la interacción sitio-época en la biomasa de ambos sitios durante la temporada 2004-2005.

SITIO-ÉPOCA	N	MEDIA DE RANGOS	GRUPOS HOMOGÉNEOS	
Playa-otoñal	32	38.9	X	
Lagunas-otoñal	32	48.7	X	X
Playa-invernal	24	66.7		X
Lagunas-invernal	24	80.2		X

7.5. COMPORTAMIENTO: AGRESIÓN Y VIGILANCIA

7.5.1. OBSERVACIONES DE COMPORTAMIENTO

Para la obtención de los datos de comportamiento se realizaron 12 visitas a la Playa y 13 a las Lagunas. Se registraron 294 observaciones focales en cuatro meses (septiembre a diciembre). En Playa se llevaron a cabo 178 observaciones y en Lagunas 116 (Tabla V). De éstas, 148 observaciones correspondieron a la época otoñal y 146 a la invernal.

Tabla V. Número de observaciones de comportamiento de *C. mauri* realizadas en la Ensenada de Paz para la temporada 2004-2005.

Humedal	Época otoñal		Época invernal		Total
	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	
Lagunas de oxidación	29 (9.9%)	25 (8.5%)	36 (12.2%)	26 (8.8%)	116
Playa	44 (15.0%)	50 (17.0%)	47 (16.0%)	37 (12.6%)	178
Total	73	75	83	63	294
	(50.3%)		(49.7%)		

7.5.2. AGRESIÓN

En la Playa se observaron relativamente pocas agresiones, con una mayor incidencia en octubre (0.14 agresiones/min) y ninguna en diciembre (Fig. 14). En las Lagunas se presentaron, en general, mayores frecuencias de agresiones, con dos picos de incidencia notorios en septiembre y diciembre (1.2 y 0.7, respectivamente; Fig. 14). En ambos sitios predominaron las agresiones de nivel 2.

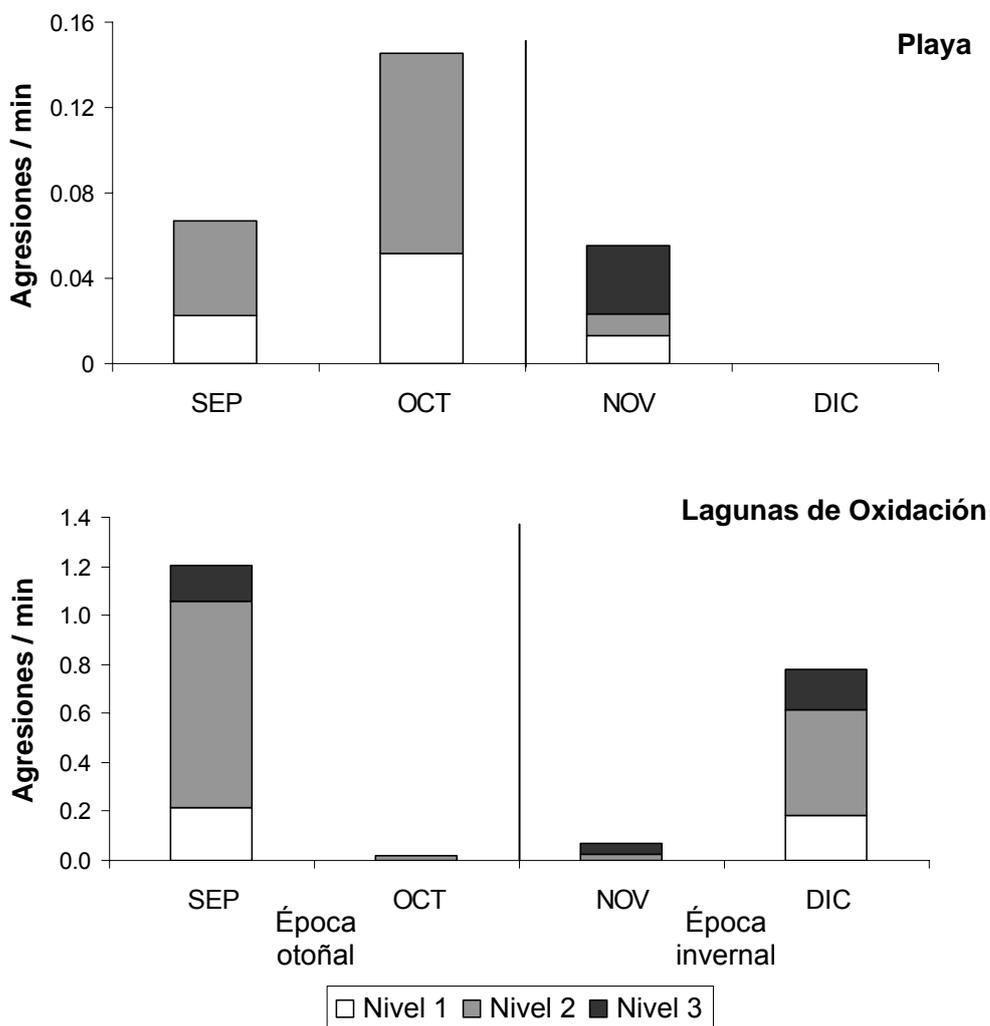


Figura 14. Frecuencia mensual en agresiones por minuto para los tres niveles de agresión de *C. mauri* en ambos sitios en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005. Las escalas son diferentes.

El patrón mencionado fue corroborado con el análisis estadístico, donde se encontraron diferencias significativas por sitio ($X^2=19.01$; $g.l.=1$; $p<0.001$); en las Lagunas se presentaron las mayores frecuencias de agresiones. No se encontraron diferencias significativas por época ($X^2=0.59$; $g.l.=1$; $p=0.44$). Al analizar los datos por sitio y época, se detectaron diferencias significativas ($X^2=20.11$; $g.l.=3$; $p<0.001$). El análisis de Nemenyi evidenció que las frecuencias de agresión en las Lagunas durante la época otoñal fueron mayores que las de ambas épocas en la Playa (Tabla VI, Fig. 15).

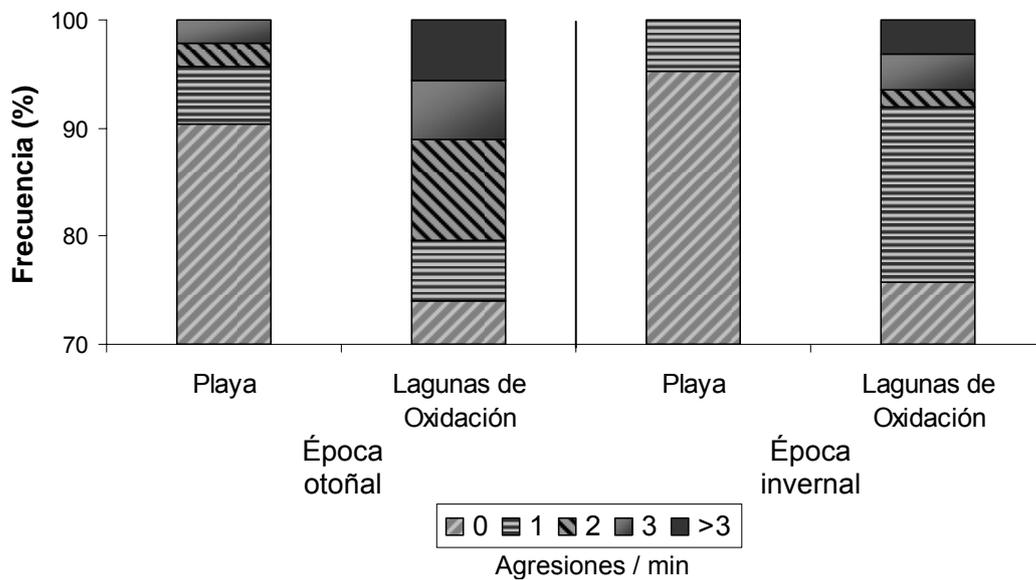


Figura 15. Frecuencia de agresiones por minuto de *C. mauri* para cada sitio y época, en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

Tabla VI. Grupos homogéneos de Nemenyi, provenientes de la interacción sitio-época en la frecuencia de agresiones de ambos sitios durante la temporada 2004-2005.

SITIO-ÉPOCA	N	MEDIA DE RANGOS	GRUPOS HOMOGENEOS	
Playa-invernal	84	133.1	X	
Playa-otoñal	94	140.3	X	
Lagunas-invernal	62	161.5	X	X
Lagunas-otoñal	54	166.4		X

7.5.3. VIGILANCIA

En la Playa se registró una mayor frecuencia de vigilancias en septiembre y noviembre (0.06 y 0.05 vigilancias/min, respectivamente; Fig. 16), aunque en general la tasa de vigilancia en ese sitio fue baja (Fig. 16). En las Lagunas se observó una mayor frecuencia de vigilancias en septiembre (0.69 vigilancias/min) y frecuencias menores en los meses subsecuentes (Fig. 16). En las Lagunas, la frecuencia de vigilancia siempre fue notoriamente superior a la de la Playa.

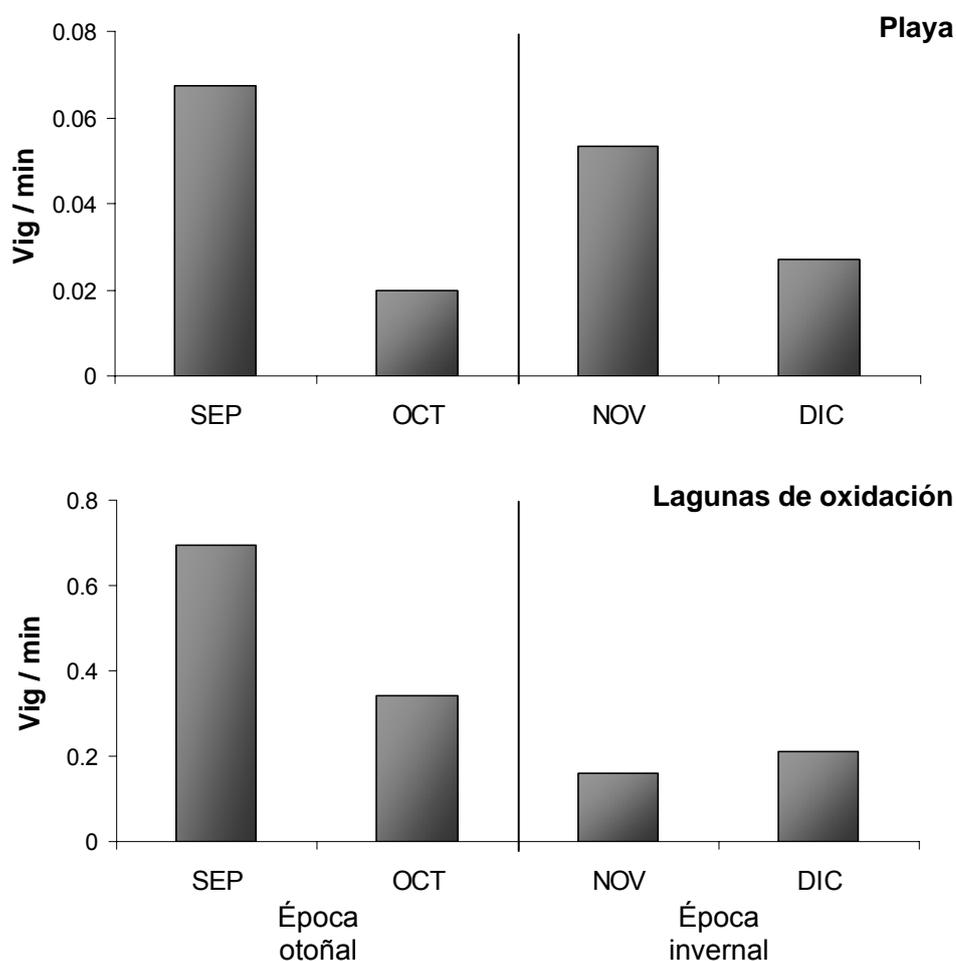


Figura 16. Frecuencia mensual de vigilancia por minuto de *C. mauri* en ambos sitios en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005. Las escalas son diferentes.

De hecho, el análisis por sitios evidenció diferencias significativas en la vigilancia por minuto ($\chi^2=36.46$; $g.l.=1$; $p<0.001$), donde las Lagunas presentaron

una frecuencia de 8.2:1 con respecto a la Playa. No se encontraron diferencias significativas por época ($X^2=2.95$; $g.l.=1$; $p=0.08$), probablemente por el tipo de análisis (por rangos). Se encontraron diferencias en el análisis por sitio y época ($X^2=46.61$; $g.l.=3$; $p<0.001$); el análisis de Nemenyi mostró que en la época otoñal en las Lagunas las frecuencias fueron mayores que en ambas épocas en Playa (Tabla VII, Fig. 17).

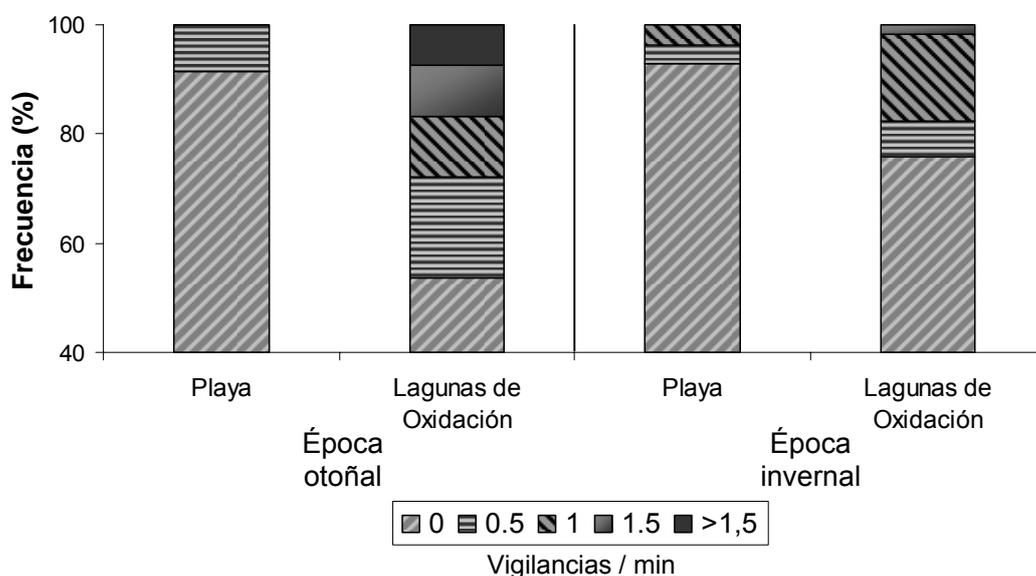


Figura 17. Frecuencia de vigilancias por minuto de *C. mauri* para cada sitio y época, en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

Tabla VII. Grupos homogéneos de Nemenyi, provenientes de la interacción sitio-época en la frecuencia de vigilancia de ambos sitios durante la temporada 2004-2005.

SITIO-ÉPOCA	n	MEDIA DE RANGOS	GRUPOS HOMOGÉNEOS
Playa-invernal	84	130.6	X
Playa-otoñal	94	131.7	X
Lagunas-invernal	62	156.7	X
Lagunas-otoñal	54	190.7	X

7.6. ABUNDANCIA DE DEPREDADORES Y RIESGO DE DEPREDACIÓN

Se realizaron un total de 98 visitas al área de estudio para registrar la abundancia de depredadores. La Playa fue visitada en 43 ocasiones y las Lagunas en 55. De éstas, 36, 43 y 19 correspondieron las épocas otoñal, invernal y primaveral, respectivamente.

Se observaron ocho especies de depredadores potenciales en el área de estudio. Todos los depredadores potenciales detectados fueron aves rapaces. Una especie se encontró sólo en Playa y tres sólo en Lagunas (Tabla VIII). De las ocho especies, cinco son depredadores reconocidos de playeros pequeños (Page & Whitacre, 1975; Ydenberg *et al.*, 2002; Lank *et al.*, 2003). No se tiene registro de que las otras tres se alimenten de estas aves en el área de estudio; sin embargo, su presencia provocó alerta y vuelo en organismos del género *Calidris*, *C. mauri* incluido.

Tabla VIII. Promedio de depredadores potenciales registrados por día de observación en Playa y Lagunas de Oxidación, para la temporada 2004-2005. (*) indica las especies que se alimentan de playeros pequeños. (A) indica las especies exclusivas de Playa; (B) indica las especies exclusivas de Lagunas de Oxidación.

DEPREDADOR	PLAYA			LAGUNAS DE OXIDACIÓN		
	Época otoñal	Época invernal	Época primaveral	Época otoñal	Época invernal	Época primaveral
* <i>Circus cyaneus</i>	0.0	0.0	0.1	0.04	0.09	0.0
<i>Accipiter cooperii</i> ^B	0.0	0.0	0.0	0.04	0.13	0.11
<i>Buteo jamaicensis</i> ^B	0.0	0.0	0.0	0.0	0.13	0.22
<i>Falco sparverius</i>	0.08	0.1	0.0	0.09	0.35	0.11
* <i>Falco columbarius</i>	0.0	0.05	0.0	0.09	0.0	0.0
* <i>Falco mexicanus</i> ^B	0.0	0.0	0.0	0.04	0.0	0.0
* <i>Falco peregrinus</i>	0.15	0.45	0.3	0.22	1.22	0.0
* <i>Asio flammeus</i> ^A	0.0	0.05	0.0	0.0	0.0	0.0

En general, en Playa se observó una baja abundancia de depredadores durante la época otoñal; de hecho, en septiembre no se observaron depredadores durante las salidas. En la época invernal se incrementó la abundancia de

depredadores, con máximos a inicios (noviembre) y finales (febrero) de esta época, y con ausencia de depredadores en enero (Fig. 18). Durante la época primaveral el número de depredadores disminuyó (Fig. 18).

En contraste, en las Lagunas se observó una presencia constante durante la época otoñal (Fig. 18). En la época invernal se presentó un importante incremento en el número de depredadores observado, excepto para febrero, cuando no se registraron (Fig. 18). Para la época primaveral se observaron fluctuaciones, con depredadores en marzo, pero no en abril (Fig. 18).

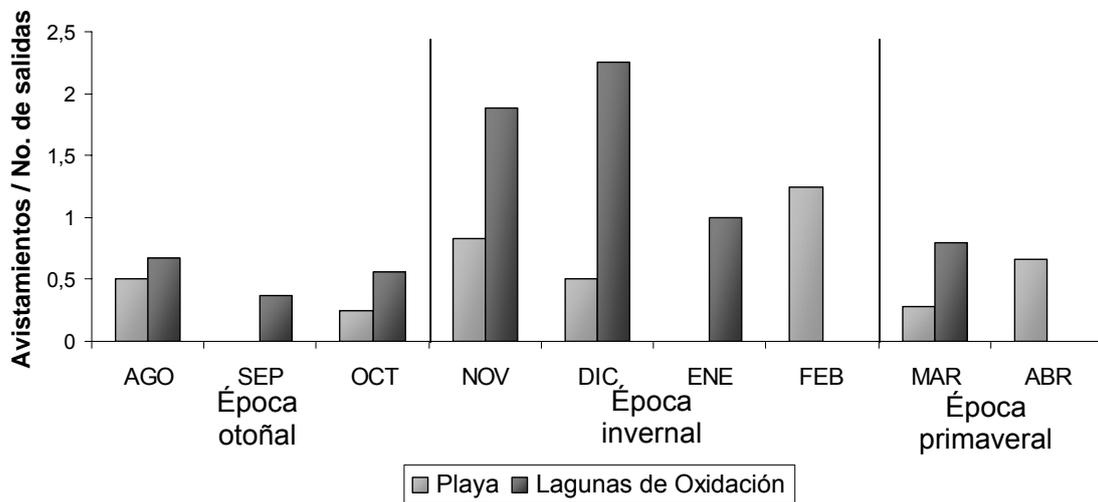


Figura 18. Avistamiento mensual de depredadores potenciales entre número de salidas para ambos sitios en la Ensenada de La Paz, en la temporada 2004-2005.

Se presentaron diferencias significativas entre sitios ($X^2=5.52$; $g.l.=1$; $p=0.02$), con mayor abundancia de depredadores en Lagunas. Las épocas también mostraron diferencias ($X^2=16.05$; $g.l.=2$; $p<0.001$), donde la época invernal presentó los mayores números. El análisis por sitio y época resultó significativo ($X^2=26.13$; $g.l.=5$; $p<0.001$). La prueba de Nemenyi mostró que las Lagunas en la época invernal fueron diferentes del resto de las combinaciones (Tabla IX, Fig. 19).

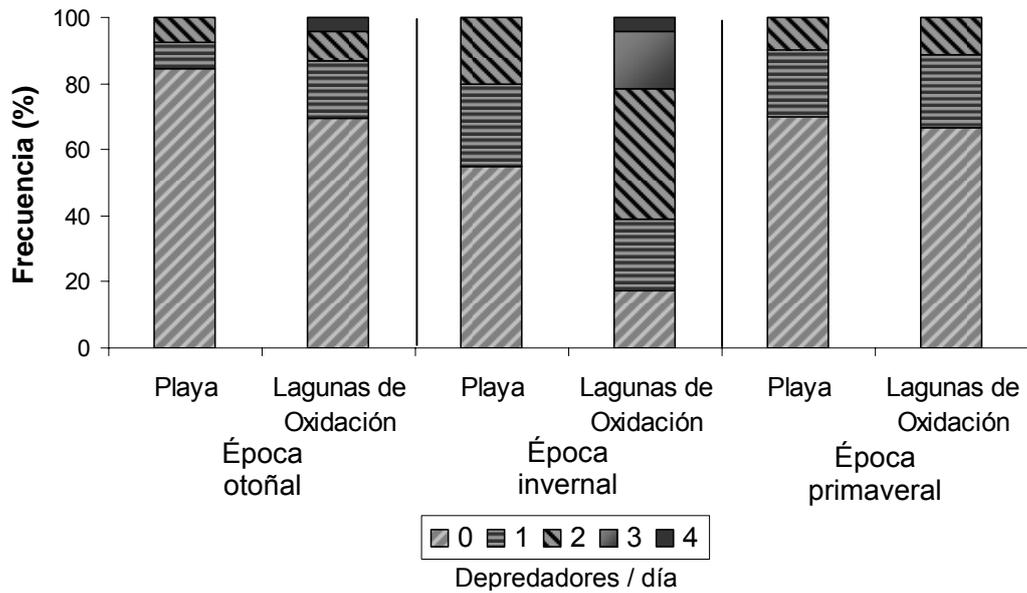


Figura 19. Frecuencia de número de depredadores potenciales observados por día de observación para cada sitio y época, en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

Tabla IX. Grupos homogéneos de Nemenyi, provenientes de la interacción sitio-época en el número de depredadores observados por día de ambos sitios durante la temporada 2004-2005.

SITIO-ÉPOCA	n	MEDIA DE RANGOS	GRUPOS HOMOGENEOS
Playa-otoñal	13	35.1	X
Playa-primaveral	10	41.0	X
Lagunas-otoñal	23	42.3	X
Lagunas-primaveral	9	42.4	X
Playa-invernall	20	48.4	X
Lagunas-invernall	23	72.3	X

El halcón peregrino (*Falco peregrinus*) representó el 61% de las observaciones en el área de estudio. Con base en estas observaciones, se calculó el estimador del riesgo de depredación para ambos sitios. El riesgo de depredación en la Playa fue bajo a lo largo de la temporada, con menor valor en la época otoñal (Fig. 20). En las Lagunas el riesgo de depredación varió considerablemente a lo largo de la temporada. El mayor índice de riesgo se presentó en la época invernal (21.5), mientras que en la primavera el riesgo fue nulo, debido a que no se detectó la presencia de halcones peregrinos en el sitio (Fig. 20).

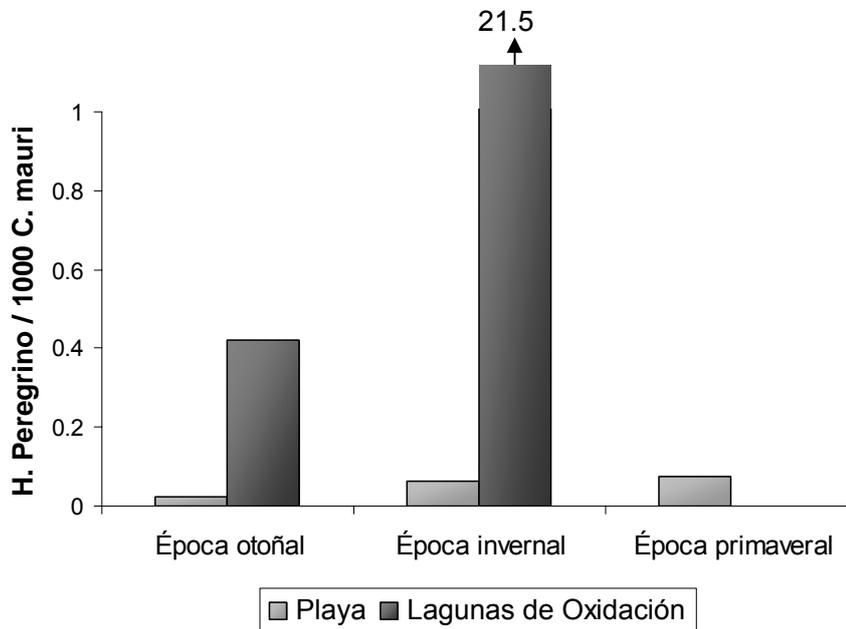


Figura 20. Riesgo de depredación percibido por *C. mauri* por sitio y época en la Ensenada de La Paz, temporada 2004-2005.

8. DISCUSIÓN

8.1. ABUNDANCIA Y DISTRIBUCIÓN TEMPORAL

La abundancia de *Calidris mauri* en la Playa durante la época otoñal (hasta 8,230 aves en octubre) difiere de las encontradas en trabajos anteriores (Fernández *et al.*, 1998; Brabata, 2000; Galindo, 2003; Vázquez, 2007), donde se registraron abundancias menores a 2,500 individuos para esta época. Variaciones interanuales de este tipo se han reportado para otros sitios del corredor migratorio del Pacífico (Page *et al.*, 1979; Shuford *et al.*, 1998).

Page *et al.* (1979) atribuyen este tipo de diferencias a modificaciones en las condiciones de los sitios y/o a diferencias en la productividad de las áreas de anidación. A este respecto, la proporción de juveniles capturados en el presente trabajo fue sensiblemente mayor (ver apartado 8.3) a la reportada en investigaciones anteriores (Galindo, 2003). Considerando que la proporción de juveniles es mayor en la Península (50%; Galindo, 2003) que en las costas sinaloenses (20%; Fernández, 2005), una temporada con éxitos reproductivos altos se reflejaría más notoriamente en la zona peninsular. La diferencia mencionada implicaría que los altos números vistos en la época otoñal en el presente trabajo estuvieran fundamentalmente compuestos por aves juveniles, lo que concuerda con lo observado (ver apartado 8.3).

Shuford *et al.* (1998) proponen que la variación anual observada en la abundancia de aves playeras en los valles centrales de California se relaciona con cambios en los niveles de precipitación pluvial; en esta región interior, la abundancia de aves playeras incrementó con la precipitación pluvial. Un factor que podría estar influenciado negativamente las abundancias otoñales en la Ensenada de La Paz es la ocurrencia de ciclones, pues la mayoría de éstos se presentan entre agosto y octubre (CONAGUA, 2007). Al menos en las temporadas registradas por Brabata (2000) y Galindo (2003), se presentaron ciclones que afectaron el sur de la Península, eventos que no ocurrieron durante el presente estudio (CONAGUA, 2007). En la ruta migratoria del Atlántico se ha reportado que

los ciclones pueden retrasar el paso migratorio o favorecer temporalmente la migración por rutas más occidentales y protegidas para evitar el paso por regiones marinas potencialmente peligrosas (Diehl *et al.*, 2006). Es posible que en la Península los fuertes vientos que acompañan estos fenómenos, obliguen a las aves a modificar su ruta migratoria y a utilizar rutas menos influenciadas por estos eventos climáticos.

Estas variaciones interanuales detectadas en la época otoñal pueden estar influenciadas por factores intrínsecos a la zona, como la abundancia de alimento o las condiciones ambientales, o extrínsecos a la misma, como la productividad de las áreas de anidación o los ciclones ya mencionados. Un efecto adicional de los eventos ciclónicos es el arrastre de sedimento terrígeno a zonas costeras (Alongi, 1987). La llegada de este sedimento modifica las condiciones fisicoquímicas de estas zonas, lo que probablemente ocasione un descenso en la cantidad de alimento disponible.

Otra posibilidad que podría explicar los altos números de aves en la época otoñal es que haya existido un período de estancia mayor en las aves de paso, lo que se puede relacionar con períodos de estancia menores en otros sitios norteños del corredor migratorio del Pacífico, tal como ha sido indicado por Ydenberg *et al.* (2004). Dichos autores atribuyen la reducción del período de estancia de *C. mauri* en Columbia Británica a un aumento en la población del halcón peregrino (*Falco peregrinus*), su principal depredador, por lo que existe la posibilidad de que compensen los cortos tiempos en Columbia Británica, con períodos más prolongados en sitios sureños como la Ensenada de La Paz.

A pesar de las diferencias encontradas entre años, las abundancias reportadas deben considerarse como mínimas, debido a que los censos pueden subestimar el uso que una especie realiza de un sitio durante los movimientos migratorios, mientras no se considere la tasa de recambio (Fernández *et al.*, 1998). Esto es, aún cuando se conozca el número de organismos presentes en un

momento dado, no se puede estimar el número real de aves que utilizan el sitio, sin conocer el periodo de estadía de los individuos de paso y el número de aves que ingresan al sistema por dichos movimientos.

Las marcadas oscilaciones en las abundancias durante la época invernal, periodo en el que las aves presuntamente presentan pocos movimientos (Evans, 1976), pueden deberse a dos razones: 1) aves que continúan su migración al sur hacia lugares fuera de la Península, o 2) aves que realizan movimientos migratorios regionales. Los humedales de las costas del Pacífico continental mexicano son lugares altamente productivos; en Ensenada Pabellones y Bahía Santa María, Sinaloa se estimaron abundancias combinadas de hasta 478,000 individuos de *C. mauri* en diciembre de 1993 (Engilis *et al.*, 1998). Es posible que aún durante el periodo de invernación existan movimientos migratorios tardíos (Carmona *et al.*, 2004), como lo menciona Galindo (2003) para la especie y la zona; éste autor incluso reporta movimientos migratorios en diciembre. Por otro lado, Brabata (2000) propuso que este tipo de variaciones en el área de estudio se deben a movimientos migratorios ocurridos entre los diferentes lugares de invernación de la Península de Baja California. Esta hipótesis de movimientos regionales se deriva de los patrones de abundancia observados en los distintos sitios de la Península, donde la abundancia de la especie disminuye en un sitio a la vez que aumenta en el siguiente lugar de invernación importante al sur del primero (Brabata, 2000).

Sin embargo, ambos razonamientos tienen sus problemas. La migración tardía podría traer beneficios de encontrarse un hábitat más adecuado, pero si estos movimientos se realizan cuando el periodo de invernación está cerca de terminarse, ¿cuál sería el propósito de moverse a sitios más al sur cuando se acerca el momento de emprender la migración al norte hacia los sitios de anidación? Los movimientos regionales podrían también tener la finalidad de encontrar sitios más adecuados sin recorrer grandes distancias (e.g. el cruce del golfo), pero existen pocos sitios al sur de la Ensenada de La Paz que puedan

soportar altos números de *C. mauri*. Es posible que una parte de las aves se distribuyan en los pequeños sitios adecuados que se encuentran entre la Ensenada de La Paz y Cabo San Lucas, pero existen sitios más adecuados y grandes al norte de la Ensenada. La pregunta es entonces, ¿cuál sería el propósito de realizar movimientos al norte, si la intención de la migración latitudinal es encontrar sitios más cálidos al sur? Estas preguntas aún no tienen respuesta, pues no se cuenta con datos suficientes para dar una explicación convincente a las oscilaciones invernales observadas.

Las aves abandonan las zonas de invernación tropicales en febrero (Delgado & Butler, 1993; Naranjo *et al.*, 1994), para iniciar la migración al norte. El paso de aves sureñas entre finales de febrero y marzo aparentemente se presentó en la zona, aunque con bajos números. Un comportamiento semejante fue reportado por Galindo (2003), aunque esta migración no siempre es notoria en la región (Fernández *et al.*, 1998; Brabata, 2000; Vázquez, 2007). Se ha determinado que la fecha de salida mediana para la Ensenada de La Paz es el 28 de febrero, con base en individuos anillados y reavistados en el área de estudio, aunque se encontraron aves que abandonaron la ensenada tan tardíamente como el 21 de marzo (Vázquez, 2007). Las altas abundancias registradas en marzo en el presente trabajo sugieren el uso de la zona como sitio de paso durante la migración al norte, pues mientras que algunos individuos abandonaron el área en febrero, otros más ingresaron al sistema con motivo de la migración. Sin embargo, ha sido propuesto que la porción sur de la Península se encuentra desconectada en la migración al norte; esto es, las aves que invernaron en regiones más sureñas del continente, pueden haber utilizado la Península en la época otoñal, pero en la época primaveral continúan su migración apegadas al macizo continental (Carmona *et al.*, 2004).

El planteamiento de Carmona *et al.* (2004) se refuerza porque la migración al norte es más notoria en áreas más norteñas del corredor migratorio del Pacífico (Page *et al.*, 1979, Mellink *et al.*, 1997, Engilis *et al.*, 1998). No obstante, el

presente trabajo parece apoyar la hipótesis de que, a pesar de que la mayoría de las aves no llegan a la Península de Baja California durante la migración al norte (Carmona *et al.*, 2004), algunas posiblemente si la utilizan.

Con respecto a las Lagunas de oxidación, el patrón de utilización temporal observado se ha registrado recurrentemente (Zamora-Orozco, 2001; Carmona *et al.*, 2003; Galindo, 2003). Galindo (2003) propone que probablemente la utilización otoñal de las Lagunas puede ser resultado de cuatro factores principales: 1) la necesidad de las aves de obtener energía para la migración (menor en la época invernal), 2) la amplitud de los niveles de marea en la zona costera (mayor en la época invernal), 3) la probable variación estacional en la producción de alimento en el sitio, y 4) un cambio en las condiciones de las Lagunas que las haga menos adecuadas en la época invernal, en términos de presas disponibles, competencia y riesgo de depredación, entre otros.

Se ha reportado el uso de zonas no influenciadas por la marea como hábitat alternos (Rottenborn, 1996; Shuford *et al.*, 1998; Masero *et al.*, 2000). Los periodos migratorios son especialmente costosos energéticamente, debido a las distancias recorridas (Lindström, 1991, Butler *et al.*, 1997) y a la muda realizada por los adultos (Prater *et al.*, 1977). Por otra parte, los niveles de marea en la Ensenada de La Paz tienen una menor amplitud en la época otoñal que en la invernal (Grivel & Grivel, 1991), lo que conlleva una menor área disponible para la alimentación de *C. mauri* en la Playa durante la migración al sur. Esto afecta positivamente el número de aves que utilizan las Lagunas (Carmona *et al.*, 2003). El incremento invernal en la biomasa de alimento en las Lagunas (ver apartado 7.4) hace poco probable que ésta sea un factor determinante en el uso estacional observado de este sitio de alimentación alternativo. Sin embargo, el uso de las Lagunas durante la migración al sur puede ser un reflejo de los bajos recursos presentes en la zona costera (ver apartado 8.4), como lo propusieron Smart & Gill (2002) para una playa en Inglaterra. El presente trabajo indica la existencia de cambios en los posibles beneficios que ofrecen las Lagunas entre la época otoñal

y la invernal; otros más como competencia y depredación se discuten más adelante.

8.2. USO TEMPORAL DE LAGUNAS DE OXIDACIÓN CON RESPECTO AL NIVEL DE MAREA

Las Lagunas de oxidación fueron utilizadas como una zona de alimentación alterna, fundamentalmente durante la migración al sur; adicionalmente su uso fue mayor con niveles de marea altos en la Playa. Esta tendencia coincide con lo encontrado en un trabajo previo para la zona realizado en 1998, donde se observó un incremento en las abundancias con el aumento en el nivel de marea durante la época otoñal; en ese mismo estudio los bajos números de la época invernal no mostraron relación con el nivel de marea (Carmona *et al.*, 2003), a diferencia del presente trabajo. Es posible que las condiciones de los sitios hayan sido diferentes en cuanto a abundancia de alimento, competidores y/o depredadores a las observadas en el presente trabajo.

Diferentes estudios han analizado la utilización de sitios alternos de alimentación con los niveles de marea durante la época invernal, primaveral (Connors *et al.*, 1981; Warnock & Takekawa, 1995; Weber & Haig, 1996; Burger *et al.*, 1997), y otoñal (Burger *et al.*, 1977; Rottenborn, 1996; Masero *et al.*, 2000; Long & Ralph, 2001; Carmona *et al.*, 2003). Estos estudios concuerdan en que un factor determinante de estos movimientos de las aves playeras es la disponibilidad de alimento. Mientras que el alimento en las zonas costeras no está accesible durante mareas altas, las zonas alternas, no dependientes de la marea, ofrecen la posibilidad de alimentarse durante más tiempo.

Masero *et al.* (2000) encontraron una baja utilización de salinas en la Bahía de Cádiz, España durante la época invernal, con incrementos importantes en el periodo de pre-migración al norte. La densidad de alimento siempre fue mayor en la planicie costera adyacente (Masero *et al.*, 1999), por lo que los autores proponen que la mayor utilización de las salinas durante el periodo pre-migratorio

se relaciona con la abundancia de alimento y la facilidad de captura del mismo en las salinas (Masero *et al.*, 2000). Weber & Haig (1996) estudiaron el patrón de utilización entre un humedal costero natural y uno bajo manejo en Carolina del Sur durante las épocas invernal y primaveral, donde la mayor abundancia de alimento en el humedal bajo manejo explicó la utilización observada para casi todos los meses. En el presente trabajo las diferencias en el uso relacionadas al nivel de marea sólo ocurrieron en la época otoñal y a principios de la invernal.

Similar al patrón observado por Weber & Haig (1996), durante la migración al sur las Lagunas presentaron una mayor biomasa de alimento disponible que la Playa, mientras que ese patrón se invirtió en la época invernal (ver apartado 7.4). Como se ha mencionado antes, en la Ensenada de La Paz los niveles de marea tienen una menor amplitud en la época otoñal que en la invernal (Grivel & Grivel, 1991), provocando un aumento de la superficie disponible en la Playa, lo cual posiblemente reduzca la necesidad de utilizar las Lagunas. Además, es pertinente considerar que durante los periodos migratorios, los requerimientos energéticos son mayores debido al costo energético que implican los movimientos (Lindström, 1991; Butler *et al.*, 1997) y a la muda de las plumas de vuelo que realizan los adultos (Prater *et al.*, 1977). Considerando que en el área de estudio se ha planteado la posibilidad de que existan movimientos migratorios hasta diciembre (Galindo, 2003; Vázquez, datos no publicados), es posible que la mayor utilización de las Lagunas durante mareas altas en este mes se deba a aves que aún presentan fuertes demandas energéticas para moverse a otros sitios al sur de la Ensenada. La ausencia de esta tendencia a partir de la segunda mitad de la época invernal se puede atribuir a que las aves invernantes realizan un uso más eficiente de la Playa, debido a la mayor amplitud de las mareas y a que la demanda de energía disminuye, dado que la energía sólo se emplea para sobrevivir, no para migrar (Evans, 1976).

La utilización otoñal de las Lagunas (con su mayor biomasa) y la alimentación constante de *C. mauri* en este sitio, concuerda con la *hipótesis de alimentación*

suplementaria (Adair *et al.*, 1996), debido a los movimientos que realizan las aves entre la Playa y las Lagunas (Carmona *et al.*, 2003).

Durante la migración al norte, el nivel de marea no parece afectar el uso de las Lagunas, probablemente como consecuencia de que esta migración es incipiente en la región (Carmona *et al.*, 2004); además, la zona aparentemente es más utilizada como área de reposo en esta época.

8.3. ESTRUCTURA POBLACIONAL

La estructura poblacional de las aves regularmente presenta diferencias en la segregación de las poblaciones por sexo y grupo de edad durante la temporada no reproductiva (Myers, 1981; Cristol *et al.*, 1999).

En la Ensenada de la Paz se observó una mayor proporción de machos (64%). Esto tiene relación con el patrón de segregación latitudinal que presenta *Calidris mauri* durante el periodo no reproductivo; en el cual los machos son más abundantes en la parte norte de la distribución invernal, mientras que las hembras lo son al sur (Nebel *et al.*, 2002).

Se han planteado diferentes hipótesis para explicar las ventajas de una segregación por sexos durante el período no reproductivo. Myers (1981) propuso tres hipótesis: 1) la competencia por recursos obliga al sexo subordinado a invernar más al sur; 2) los individuos de un sexo, generalmente los machos, obtienen ventaja al invernar al norte de la distribución, puesto que la selección sexual favorece a los que llegan primero a las áreas de reproducción; y 3) las diferencias fisiológicas relacionadas al tamaño corporal, permiten al sexo que tiene la talla más grande (hembras) tolerar climas más extremos. Por otro lado, Nebel *et al.* (2002) proponen que la segregación latitudinal por sexos está relacionada con las diferencias en el tamaño del culmen entre machos y hembras y la distribución vertical del bentos (dependiente de la temperatura), pues al ser ésta mayor en regiones cercanas al ecuador, provoca que las presas se ubiquen a mayor

profundidad, lo que permitiría a las hembras explotar estos recursos. *C. mauri* parece comportarse de acuerdo a la segunda hipótesis, debido a que los machos son los primeros en arribar a las áreas reproductivas (Holmes, 1972; Warnock & Bishop, 1998), aunque también existen evidencias de que la distribución del alimento bentónico juega un papel importante en esta segregación (Mathot, 2005). La distribución invernal que presenta esta especie puede ser producto de una interacción de los factores mencionados, ya que dichas hipótesis no son mutuamente excluyentes.

Por su parte, Nebel & Ydenberg (2005) atribuyen las diferencias en la distribución latitudinal a la eficacia de escape. Es decir, dado que la probabilidad de escape disminuye cuando aumenta la masa corporal, las hembras que presentan eficacias de escape menores tenderán a invernar en regiones más sureñas, donde los autores presumen que existe un riesgo menor de depredación.

Durante la migración al sur de *C. mauri*, las hembras adultas suelen abandonar las áreas de reproducción una semana antes que los machos adultos, mientras que los juveniles de ambos sexos parten de los sitios reproductivos tres semanas después de los machos adultos (Holmes, 1972; Ydenberg *et al.*, 2005). En la Ensenada de La Paz, la proporción promedio de machos en la época otoñal fue de 64%; sin embargo, entre agosto y septiembre se observó un incremento del 14% en la proporción de machos (54% y 68%, respectivamente). Brabata (2000) observó una variación similar en el área de estudio, mientras que Galindo (2003) no registró variaciones semejantes. Este incremento en la proporción de los machos a lo largo de la época otoñal puede deberse a la migración diferencial mencionada anteriormente. Galindo (2003) propone que probablemente la migración de las hembras ocurra en el área de estudio en julio, en vista de que el paso de las hembras adultas ha sido detectado entre fines de junio y julio en Columbia Británica (Butler *et al.*, 1987). La partida tardía de los juveniles (Holmes, 1972) concuerda con el incremento observado en el presente estudio, donde el

98% de las 68 hembras capturadas en agosto fueron juveniles. Sin embargo, aunque Galindo (2003) no detectó el paso de las hembras en su estudio, sus datos muestran que todas las hembras capturadas en agosto de 2001 fueron adultas (Galindo, datos no publicados). De igual manera, en los machos se notó un patrón similar al de las hembras, con una mayor proporción de machos juveniles en agosto (90%) con respecto a septiembre (70%). Adicionalmente, Galindo (datos no publicados) encontró sólo un 2% de machos juveniles en agosto. Para ambos sexos, Galindo (2003) detectó el paso de adultos en agosto, mientras que en el presente estudio se observó el paso de juveniles en el mismo mes.

Una probable explicación a esa aparente paradoja entre el estudio realizado por Galindo (2003) en el 2001 y la encontrada en el presente trabajo, es el adelanto de una semana en el inicio de la época de reproducción en el 2004 (Johnson *et al.*, 2004), acompañado de un retraso de una semana en el 2001 (McCaffery *et al.*, 2001). Se ha reportado que en años de anidación temprana las hembras adultas abandonan las zonas de anidación hasta 3.4 días antes que los machos adultos (Ydenberg *et al.*, 2005). La diferencia de dos semanas en el inicio de la anidación entre 2001 y 2004 pudo llevar a una salida temprana de las zonas de reproducción en el 2004, como se evidencia por la mayor detección de juveniles al inicio de la migración en el presente trabajo, mientras que en 2001 llevó posiblemente a una salida tardía, evidenciada por la mayor proporción de adultos en ese año (Galindo, datos no publicados). Es improbable que estas diferencias se relacionen con la representatividad de las muestras, pues el número de aves capturadas en ambos estudios para agosto fue cercana a 130 aves.

Respecto al grupo de edad, aparentemente existe una distribución en “U” durante la invernación, con la mayoría de los machos juveniles al norte y de las hembras juveniles al sur (Nebel *et al.*, 2002). Según lo planteado por Nebel *et al.* (2002), a una latitud equivalente a la de Ensenada de La Paz (24°N), se esperarían unas proporciones cercanas a: 72% machos y 84% adultos; al

combinar las dos variables (sexo y edad) se esperarían valores cercanos a: 62% machos adultos, 10% machos juveniles, 22% hembras adultas y 6% hembras juveniles (Carmona, en revisión). En el presente trabajo se encontraron proporciones marcadamente diferentes (28, 36, 6 y 28%, respectivamente). Las diferencias observadas con respecto a lo esperado con base en Nebel *et al.* (2002) pueden relacionarse con la posibilidad de que entre los 31° y los 23°N existan dos comportamientos migratorios, uno para las costas continentales (el que trata de modelar Nebel *et al.*, 2002) y otro para las costas peninsulares. Este tipo de utilización diferencial ha sido propuesta para las aves playeras en general (Carmona *et al.*, 2004), y los datos obtenidos en el presente trabajo parecen apoyar esa hipótesis.

Por último, con respecto a los patrones generales, en el presente trabajo se observó un 36% de hembras. Esta relación es diferente a lo reportado por Brabata (2000) de 20% en la temporada 1996-1997 y por Galindo (2003) de 25% en la temporada 2001-2002. Debido a que las hembras invernán en sitios más sureños (Nebel *et al.*, 2002), existe la posibilidad de que en años con temperaturas anómalas, los intervalos de distribución cambien. De ser así, en años fríos las aves invernarán más al sur y en años cálidos lo harán más al norte. La temporada en la que se basa el presente estudio (2004-2005), se caracterizó por la presencia de un evento El Niño moderado (Climate Prediction Center, 2007), lo que podría explicar el incremento en la proporción de hembras observado.

De igual manera, durante el presente estudio se encontró una proporción mayor de juveniles (78%) que la reportada por Galindo (2003) para la temporada 2001-2002, de cerca del 50%. Dado que la proporción de juveniles es mayor en la Península que en las costas sinaloenses (20%; Fernández, 2005), una temporada con éxitos reproductivos altos sería más evidente en la proporción de juveniles de la zona peninsular. Al comparar el éxito a volantón de *C. mauri* entre 2001 (McCaffery *et al.*, 2001) y 2004 (Johnson *et al.*, 2004), se observa que en 2004 el éxito mencionado fue 42% mayor. Este mayor éxito a volantón en 2004 evidencia

un incremento en la producción de juveniles para ese año, tal como se refleja en la mayor proporción de los mismos en la Ensenada de La Paz.

En cuanto a la comparación entre los sitios, en la época otoñal la proporción de adultos en ambas localidades fue similar y baja; pero en la época invernal, ésta incrementó notoriamente en la Playa y disminuyó en las Lagunas. Se han reportado distintos factores o mecanismos que determinan que las distintas clases de edad seleccionen un hábitat en particular. La agresión intra-específica entre adultos y juveniles ha sido considerada como uno de los factores que causan diferencias en el uso del hábitat. Por ejemplo, durante la invernación los juveniles de varias especies de playeros (*Haematopus ostralegus*, *Arenaria interpres* y *Calidris alpina*), experimentan más interferencias y agresiones mientras se alimentan y son forzados por los adultos a ocupar hábitats de menor calidad (Groves, 1978; Goss-Custard & Durell, 1987; Warnock, 1994).

En *C. mauri* las conductas agonísticas ocurren a menudo (Recher & Recher, 1969; Davis & Smith, 1998; Carmona *et al.*, 2005) y los individuos pueden llegar a defender agresivamente sus sitios de alimentación durante varios días (Recher & Recher, 1969); particularmente, los machos adultos tienden a ser más agresivos (Becerril, 1998). En la Bahía de San Francisco, California y en el Estero de Punta Banda, B.C., se ha determinado que los adultos se distribuyen preferentemente en áreas donde el alimento es más abundante (Warnock & Takekawa, 1995; Buenrostro, 1996). Durante la época invernal la Playa presentó mayores biomásas de alimento (ver apartado 7.4) y también presentó una mayor proporción de machos y de adultos; sin embargo, este sitio reportó los valores más bajos de agresiones (ver apartado 7.5). Aparentemente, las interacciones agonísticas no son un factor importante en la distribución de los grupos de edad en la Ensenada de La Paz. Esta segregación puede deberse a factores como las diferencias en las tasas de alimentación entre adultos y juveniles. Los adultos tienen una mayor eficiencia en sus tasas de alimentación, probablemente como resultado de la experiencia (Durell, 2000). Esta diferencia podría ocasionar que los

juveniles requieran alimentarse por periodos de tiempo más largos y que no puedan cubrir sus requerimientos energéticos en el lapso que la Playa se encuentra disponible. De esta manera, los juveniles requerirán utilizar las Lagunas para complementar su alimentación mientras adquieren la experiencia alimenticia de los adultos. Otra posible explicación es que a los juveniles más inexpertos les resulte más fácil encontrar alimento en las Lagunas (ver apartado 8.5), y por ello utilicen el sitio.

En suma, ambos sitios fueron particularmente importantes para los juveniles en la época otoñal, mientras que en la época invernal los adultos predominaron en la Playa, cuando las menores tasas de alimentación de una fracción de los juveniles ocasionaron su permanencia en las Lagunas.

8.4. ALIMENTO POTENCIAL DISPONIBLE A LO LARGO DEL TIEMPO

En general la biomasa de alimento aumentó con el tiempo. Este incremento estacional pudiera estar relacionado con dos factores no excluyentes: (1) aspectos de la biología de los invertebrados, llevando a diferentes densidades de los mismos, y (2) efecto del forrajeo de las aves playeras.

Con respecto a la biología de los invertebrados, se observó que los poliquetos y los dípteros fueron los grupos que más contribuyeron a la biomasa por su tamaño. Los dípteros se reproducen varias veces al año (Drake & Arias, 2005; Herbst, 1988); aunque se encontraron números importantes de larvas y pupas en Lagunas durante la época otoñal, en Playa se recolectaron muy pocos especímenes en el mismo periodo. Algunos factores que afectan la postura de huevos en los dípteros son la temperatura, las condiciones de oxígeno disuelto y la salinidad en el sustrato (Herbst, 1988), los que evidentemente son diferentes entre Playa y Lagunas. Es posible que estas condiciones ambientales en las Lagunas, presumiblemente más estables, provean una población constante de adultos de dípteros la cual se reproduce todo el año y recoloniza sitios cercanos cuando éstos presentan condiciones adecuadas para la deposición de huevos. De

esta manera, las condiciones de la Playa pudiesen impedir que los dípteros sobrevivan en ciertas épocas (e.g. otoñal) mientras que en otras (e.g. invernal) las condiciones se vuelven adecuadas para la deposición de huevos, lo que explicaría las diferencias observadas entre los sitios en la abundancia de este grupo.

Los poliquetos tienden a permanecer a mayores profundidades durante el día (McNeil *et al.*, 1995), probablemente por las temperaturas. Todas las muestras del presente estudio se tomaron en horas diurnas, por lo que es probable que las diferencias térmicas entre la época otoñal (temperaturas altas) y la invernal (bajas) hayan influido en la baja detección otoñal de este grupo. Sin embargo, la abundancia de los poliquetos es baja a principios de la época otoñal en la Ensenada de La Paz en general (Hernández, com. pers.), ocasionando diferencias estacionales.

Por otro lado, respecto al efecto de forrajeo de las aves playeras, diferentes trabajos de exclusiones han demostrado que estas aves tienen un efecto significativo en las comunidades bentónicas. Por ejemplo, Sutherland *et al.* (2000) encontraron que *Calidris mauri* redujo de manera significativa las poblaciones de copépodos y poliquetos en Columbia Británica, durante un experimento llevado a cabo durante la migración al sur (época otoñal), con altas demandas energéticas. Durante la migración al sur, la biomasa por área en Playa fue la menor de las analizadas; sin embargo, se observaron abundancias de *C. mauri* mayores a las reportadas en años anteriores (Brabata, 2000; Galindo, 2003; Vázquez, 2007). Esta mayor abundancia de aves, aunada a la presencia de otras especies de playeros, pudo contribuir a la escasa detección de los grupos de mayor tamaño, como dípteros y poliquetos, por un forrajeo diferencial por tallas (Lifjeld, 1984; Davis & Smith, 2001), con la consecuente reducción de las biomásas de las comunidades bentónicas.

En cuanto a la época invernal, la Playa presentó la mayor de las biomásas obtenidas durante el estudio. Esta diferencia estacional tan marcada en ese sitios

se debió a la presencia de una mayor densidad de organismos de mayor talla (dípteros y poliquetos). Así mismo, en este sitio se encontraron las mayores densidades de *C. mauri* en esa época. Este resultado difiere de otros estudios, donde se ha encontrado una mayor densidad de alimento disponible en zonas costeras durante la época otoñal en comparación a la invernal (Alongi, 1987; Quammen, 1984) o bajas densidades invernales de invertebrados en relación a sitios alternos interiores (Weber & Haig, 1996). Al parecer, la biomasa de alimento disponible en la época invernal, aunada a otros factores como la amplitud de mareas y bajo riesgo de depredación, entre otros, convierten a la Playa en un sitio de calidad superior a las Lagunas para la invernación de la especie de interés.

En el único estudio que contempló la relación entre la abundancia de alimento y la de *C. mauri* en la zona, Fernández (1993) encontró números importantes de dípteros en Playa entre octubre y enero. Aunque el método de colecta fue diferente al del presente trabajo, ambos coinciden en el incremento observado entre octubre y diciembre, precisamente cuando la densidad de aves disminuyó en las Lagunas.

En las Lagunas de oxidación, el patrón estacional fue similar al de Playa, con mayor biomasa en el sitio durante la época invernal. Esta mayor biomasa fue el reflejo de una mayor densidad de dípteros. Como se mencionó anteriormente, es posible que la población de dípteros de las Lagunas se reproduzca durante todo el periodo de estudio, como se vio reflejado en biomasas más estables en las Lagunas que en la Playa. La menor biomasa durante la migración al sur puede ser efecto del forrajeo por parte de las aves migratorias (Quammen, 1984), aves playeras incluidas.

Durante la migración al sur, la biomasa de alimento disponible en las Lagunas fue considerablemente mayor que en Playa. Durante este mismo período, las Lagunas presentaron las mayores densidades de *C. mauri* para el área de estudio. La utilización de sitios alternos de alimentación durante la

migración se ha relacionado frecuentemente con la disponibilidad de alimento y los requerimientos energéticos (Lindström, 1991; Butler *et al.*, 1997). El hecho de que en la época otoñal la biomasa de alimento disponible haya sido mayor en las Lagunas, hace que la zona dulceacuícola sea sumamente atractiva para las aves playeras migratorias. Aprovechar los recursos de las Lagunas durante ese periodo de mayores requerimientos energéticos (Lindström, 1991; Butler *et al.*, 1997), permite, al menos a una fracción de la población de *C. mauri*, obtener la energía necesaria para continuar su migración.

La biomasa de alimento disponible en las Lagunas aumentó durante la época invernal. Sin embargo, este sitio dejó de ser utilizado por *C. mauri* en diciembre. Varios factores pueden influenciar la utilización estacional del sitio (ver apartado 8.1). Los patos vadeadores (*Anas spp.*) se alimentan principalmente de semillas y plantas, pero también aprovechan la proteína animal proveniente de los invertebrados acuáticos, como dípteros, coleópteros nadadores y gasterópodos (Kamisky & Prince, 1981; Euliss *et al.*, 1991; Thorn & Zwank, 1993). En las Lagunas se observan varias especies de estos patos (*A. crecca*, *A. acuta*, *A. clypeata*, *A. discors* y *A. cyanoptera*, entre otras; Zamora-Orozco *et al.*, 2007). Estas aves arriban a las Lagunas en octubre y presentan sus mayores abundancias en la época invernal, con máximos entre diciembre y febrero (Zamora-Orozco *et al.*, 2007). Los patos prefieren profundidades de 1 a 30 cm (White & James, 1978; Euliss *et al.*, 1998). Aunque *C. mauri* se alimenta principalmente donde el sedimento está húmedo, también utiliza zonas de aguas someras, mientras el nivel no sobrepase sus tarsos (4 a 5 cm; Wilson, 1994). A pesar de las diferencias en microhábitat mencionadas en la literatura, en las Lagunas hay una sobreposición de las áreas utilizadas por anátidos y playeros en general, y por *C. mauri* en particular (obs. pers.). Dado que los patos vadeadores aprovechan recursos que utiliza *C. mauri*, es posible que exista una competencia por alimento y espacio entre estos grupos, lo que ocasionaría, al menos en parte, dada la exclusión competitiva (MacArthur & Levins, 1967), el abandono de las Lagunas por la especie de interés.

Es probable que el abandono del sitio durante la época invernal por parte de *C. mauri* se relacione con la abundancia de patos (competencia), la mayor amplitud de las mareas en la Playa (incremento en el área disponible), aunado a una disminución de los requerimientos energéticos (Evans, 1976) y a una alta abundancia de depredadores (ver apartado 8.6). Todos estos factores pudieron influir en la nula utilización de las Lagunas durante el periodo invernal, haciendo el uso del sitio innecesario.

8.5. COMPORTAMIENTO: AGRESIÓN Y VIGILANCIA

En cuanto a la frecuencia de agresión, el único trabajo comparable para el área de estudio es el realizado por Carmona *et al.* (2005), quienes registraron la frecuencia de agresiones en las Lagunas para agosto y su relación con el nivel de marea. Los autores reportaron una frecuencia general de 0.93 agresiones por minuto, mientras que en el presente estudio se registró una frecuencia de 0.65 para la época otoñal. Es probable que la tasa de agresión disminuya conforme avanza la época otoñal (Becerril, 1998), ya que los datos con los que se generó el promedio de 0.65 fueron tomados entre septiembre y octubre. Otro factor que puede explicar las diferencias es que en el presente estudio las observaciones no se controlaron por nivel de marea. Con el incremento en el nivel de marea en la Playa aumenta la abundancia de aves en las Lagunas (Carmona *et al.*, 2004; apartado 8.2); la mayor abundancia de aves en un sitio reduce la distancia interindividual, lo que aumenta las interacciones agonísticas (Recher & Recher, 1969; Carmona *et al.*, 2005; Fernández, 2005).

De 137 interacciones observadas, 112 (81%) ocurrieron en las Lagunas. En general, las mayores tasas de agresión en las Lagunas pueden obedecer a varias razones; la primera posibilidad es que sea un efecto de las mayores densidades de aves en el sitio (al menos en la época otoñal), ya que se ha indicado que este factor influye directamente en las tasas de agresión (Carmona *et al.*, 2005; Fernández, 2005). La segunda posibilidad es que en las Lagunas predominen

aves de paso con requerimientos energéticos superiores a las invernantes (Lindström, 1991; Butler *et al.*, 1997).

Otra posibilidad es que las aves presenten una tendencia a utilizar diferentes técnicas alimenticias en cada sitio. Se ha indicado que las aves que se alimentan con técnicas visuales son más agresivas que las que se alimentan con técnicas táctiles (Recher & Recher, 1969). *Calidris mauri* utiliza ambas técnicas; la selección de las técnicas está relacionada con el tipo de presas disponibles en cada hábitat (Mathot, 2005). Es posible que, debido al tipo de presas (bentónicas), en la Playa exista una mayor utilización de técnicas táctiles. En contraste, en las Lagunas las larvas de dípteros se pueden encontrar tanto en el sustrato como libres en las charcas temporales, lo que facilita su consumo por tácticas visuales; esto llevaría a una mayor utilización de estas técnicas y a mayores tasas de agresión en el sitio. En efecto, la especie utiliza una mayor proporción de técnicas visuales en las Lagunas (R. Carmona, com. pers.). Sin embargo, no existen estudios de comportamiento alimenticio en ambos sitios para concluir en este aspecto.

Además, se ha reportado una mayor frecuencia de agresiones y de comportamiento de territorialidad en ambientes donde el alimento se encuentra irregularmente distribuido en parches o hay limitaciones de espacio (Recher & Recher, 1969; Myers *et al.*, 1979; Tripp & Collazo, 1997). La topografía de las Lagunas implica limitaciones en el espacio debido a profundidades inaccesibles a las aves o por la presencia de vegetación herbácea, mientras que la Playa es una zona abierta donde la única limitante en el área de alimentación disponible es el nivel de marea. Esta limitante en espacio de las Lagunas podría ocasionar la mayor frecuencia de agresiones en el sitio, puesto que restringe el área en la que las aves se pueden dispersar para evitar interacciones agonísticas.

La mayor frecuencia de agresiones se ha relacionado también a comportamientos de territorialidad, los cuales también se relacionan con

distribuciones irregulares del alimento (Recher & Recher, 1969). Las aves playeras pueden llegar a defender territorios de alimentación durante varios días (Recher & Recher, 1969; Fernández, 2005) y la defensa de territorios implica una mayor frecuencia de interacciones agonísticas donde el ave territorial impide que otros individuos invadan su espacio (Recher & Recher, 1969). Aunque el lapso de muestreo de los comportamientos en el presente estudio (2 minutos) no permitió determinar si un individuo agresivo permanecía en un sitio, defendiéndolo, es probable que por lo menos una fracción de las agresiones observadas se relacionara con aves territoriales. En efecto, se observaron por lo menos dos individuos territoriales en las Lagunas durante la época invernal, los cuales respondieron agresivamente al acercamiento de otras aves en numerosas ocasiones sin alejarse demasiado de un sitio en particular. Además, Colwell (2000) menciona que este tipo de comportamientos territoriales es más frecuente en latitudes cercanas a la 30°N; dada la posición geográfica de la Ensenada de La Paz, es muy posible que estos comportamientos ocurran en la zona. La mayor frecuencia de agresiones observada en las Lagunas también podría deberse a este tipo de comportamientos, derivados de la topografía del sitio.

Estas posibilidades no son excluyentes, y es probable que las diferencias observadas en agresiones obedezcan a una combinación de la densidad de aves en los sitios, requerimientos energéticos estacionales, técnicas alimenticias empleadas, limitaciones de espacio y comportamientos territoriales.

No se observaron diferencias significativas entre las épocas del año, probablemente como resultado de un enmascaramiento de los datos, por las bajas frecuencias en Playa y las altas frecuencias en Lagunas. Sin embargo, para ambos sitios se mostró una mayor tasa de agresión en la época otoñal. Esta diferencia puede ser resultado de las necesidades energéticas mayores durante las épocas de movimientos migratorios (Lindström, 1991; Butler *et al.*, 1997).

Aún en la época invernal, las tasas de agresión fueron mayores en las Lagunas. Respecto a la época otoñal en esta zona (las mayores tasas registradas), es pertinente recordar que en esta época se alcanzó la mayor densidad de aves, con su consecuente disminución de las distancias interindividuales y sus mayores tasas de agresión (Carmona *et al.*, 2005; Fernández, 2005). Esta época se caracteriza por sus altos requerimientos energéticos (Lindström, 1991; Butler *et al.*, 1997); en la época otoñal existe una menor amplitud de mareas en la Playa, lo que ocasiona un mayor uso de las Lagunas (Carmona *et al.*, 2003). También es posible que los mayores requerimientos de las aves de paso, aún a inicios de la época invernal, ocasionaran una mayor tasa de agresión en las Lagunas.

En cuanto a la frecuencia de vigilancia, ésta fue sensiblemente menor en el área de estudio que la observada en otros sitios para especies del género *Calidris*. La vigilancia general encontrada para *C. mauri* en la Ensenada de La Paz fue de 0.04 vig/min para Playa y 0.34 vig/min para Lagunas. En contraste, Barbosa (1995) reportó vigilancias promedio de 0.58 y 1.32 vig/min para *C. alba* y *C. alpina*, respectivamente, en Bahía de Cádiz, España. Fernández (2005) encontró de 1.8 a 3.7 vig/min en hábitats no dependientes del nivel de marea en Bahía Santa María, Sinaloa.

Independientemente de lo anterior, se encontró una mayor frecuencia de vigilancia en Lagunas. Uno de los factores que pudieron contribuir a dicha diferencia entre sitios, es la diferencia en la cobertura vegetal; mientras la Playa es una planicie abierta con poca vegetación de manglares en la línea de costa, las Lagunas poseen vegetación herbácea, árboles y arbustos. La mayor cobertura vegetal disminuye la visibilidad y aumenta la vulnerabilidad, lo que produce un incremento en la frecuencia de vigilancia en las aves (Metcalf, 1984a). Además, una mayor abundancia de depredadores incrementa la frecuencia de vigilancia. En general, se observó una mayor abundancia de depredadores en las Lagunas (ver apartado 7.6), lo que ocasionó las mayores tasas de vigilancia en ese sitio. Es

probable que las diferencias encontradas con respecto al trabajo de Fernández (2005) también dependan de la vegetación, pues dicho autor trabajó en ambientes con menor visibilidad. Adicionalmente, en Sinaloa predominan las aves adultas (Nebel *et al.*, 2002), lo que pudiera influenciar sus mayores tasas de vigilancia, como ocurre con sus tasas de alimentación (Durell, 2000).

Un factor que afecta la frecuencia de vigilancia es el tamaño de parvada, aunque no fue medido en el presente estudio. Incrementar el número de aves en la parvada provee beneficios de vigilancia compartida, por lo que la frecuencia de vigilancia individual tiende a disminuir y permite incrementar las tasas de alimentación (Metcalf, 1984a; Fernández, 2005). Este factor podría haber influenciado la frecuencia de vigilancia observada en los sitios, por lo que es importante tomarlo en cuenta en estudios futuros.

El análisis estadístico no detectó una diferencia significativa en la frecuencia de vigilancia entre las épocas del año, probablemente como resultado de un enmascaramiento de los datos como se observó con la frecuencia de agresión. Sin embargo, para ambos sitios se mostró una mayor frecuencia de vigilancias durante la época otoñal. Esta diferencia puede ser resultado de la menor capacidad de escape de las aves durante periodos de muda y de mayor peso (época otoñal; O'Reilly & Wingfield, 1995), lo que se reflejaría en el incremento de las vigilancias durante ese periodo.

Una diferencia no esperada es la que se observó en Lagunas entre la época otoñal y la invernal. La época invernal presentó menores frecuencias de vigilancia, a pesar de la mayor abundancia de depredadores (ver apartado 7.6.). Un factor que pudo contribuir a esta diferencia es el cambio estacional en la cobertura herbácea, que presenta menores alturas en invierno. La menor altura de este tipo de vegetación pudo incrementar la visibilidad al nivel del suelo (Metcalf, 1984a), especialmente para playeros de talla pequeña.

Otra posible explicación se relaciona con la alta abundancia de patos y garzas en las Lagunas durante la época invernal. La llegada de los halcones peregrinos migratorios (noviembre, obs. pers.), coincide con la llegada de los patos a la región (Zamora-Orozco *et al.*, 2007). Estos halcones, de mayor tamaño que los residentes (White *et al.*, 2002), mostraron una preferencia por capturar aves grandes como patos y garzas (obs. pers), probablemente debido a que poseen una menor maniobrabilidad que les dificulta atrapar presas de talla pequeña (Creswell, 1996). Metcalfe (1984b) mostró que las aves playeras confían en otras especies para compartir la vigilancia y así disminuir sus tasas individuales. Es posible que *C. mauri* aproveche una vigilancia compartida con los patos, debido a que estos últimos estuvieron en mayor riesgo de captura.

Estos factores no son excluyentes; el patrón observado probablemente sea una combinación de las diferencias en vegetación, la llegada de halcones migratorios y la vigilancia compartida con otras especies.

Las Lagunas representaron un ambiente en el que la especie de interés invirtió un mayor tiempo en vigilar y agredir, mismo que no empleó en alimentarse, por lo que la Playa representa aparentemente un sitio de mayor calidad.

8.6. ABUNDANCIA DE DEPREDADORES Y RIESGO DE DEPREDACIÓN

En general, se observó una mayor abundancia de depredadores en la época invernal. Esto se relaciona con la llegada de aves rapaces migratorias que invernaron en la zona, mientras que durante las épocas otoñal y primaveral probablemente sólo se observaron aves rapaces residentes. No se detectó un pico migratorio, lo que hace suponer que las aves rapaces que migraron por la Península invernaron en la misma. Este patrón fue especialmente notorio para el halcón peregrino, evidenciado por la llegada de una pareja de aves migratorias que invernaron en la zona y se alimentaron constantemente en las Lagunas (obs. pers.).

La mayor abundancia de depredadores en las Lagunas probablemente se relacione con la cobertura vegetal del sitio. La cercanía a la cobertura vegetal incrementa la probabilidad de una presa de ser atacada (Metcalf, 1984a; Whitfield, 2003). En efecto, se observó una mayor frecuencia de ataque y de éxitos en las Lagunas (obs. pers.). La mayor abundancia de depredadores se presentó en este sitio durante la época invernal, aunque esto no se reflejó en la frecuencia de vigilancia de *Calidris mauri*, probablemente como resultado de la presencia de otras presas potenciales para los depredadores migratorios (ver apartado 8.5). La menor abundancia de depredadores en Playa se puede relacionar con la escasa cobertura vegetal y la presencia de parvadas de mayor tamaño (obs. pers.). El incremento en el tamaño de parvada aumenta la posibilidad del individuo de disminuir su frecuencia de vigilancia por vigilancia compartida (Metcalf, 1984b), así como el efecto de confusión o dilución, que reduce la probabilidad individual de ser capturado y confunde a los depredadores (Cresswell, 1994; Barbosa, 1997).

Al relacionar la abundancia de depredadores con la abundancia de *C. mauri* como un indicador del riesgo de depredación, se encontró que éste siempre fue mayor en las Lagunas. Sin embargo, la estimación del riesgo de depredación para las Lagunas durante la época invernal debe tomarse con cautela; el alto número de depredadores en conjunto con la baja abundancia de *C. mauri* resultó en una estimación excesivamente alta. Esta estimación sería correcta si *C. mauri* fuese la única especie en el sitio o si las aves rapaces sólo se alimentaran de esta especie. La alta abundancia de patos y otras presas potenciales para los depredadores puede ser la verdadera causa de la mayor abundancia de aves rapaces en el sitio, particularmente en halcones migratorios que cazan presas grandes, y esto, de hecho, disminuiría el riesgo para *C. mauri*.

Es pertinente mencionar que el riesgo de depredación se determina con base en varios factores. Como se ha mencionado previamente, la vegetación de las Lagunas aumenta el riesgo de una presa de ser atacada (Metcalf, 1984a;

Whitfield, 2003), pues ésta oculta la aproximación de aves rapaces. Otro rasgo que aumenta el riesgo es la topografía del sitio (Metcalf, 1984a). Sólo algunas porciones de las Lagunas poseen la profundidad adecuada para la alimentación de *C. mauri*, mientras que las charcas temporales de los terrenos aledaños se encuentran dispersas en la zona y constan de canales pequeños que conectan charcas de mayor tamaño y profundidad. Esta topografía no permite la formación de parvadas grandes, lo que disminuye la posibilidad de las aves de aprovechar un efecto de dilución (Cresswell, 1994; Barbosa, 1997).

Estos rasgos de los sitios, aunados a la estimación del riesgo de depredación, indican que las Lagunas son de hecho un sitio más riesgoso para *C. mauri* que la Playa.

8.7. DISCUSIÓN GENERAL

La Ensenada de La Paz es el último humedal en el sur de la Península de Baja California que utilizan números importantes de aves playeras como sitio de paso durante la migración al sur y como sitio de invernación. En esta zona, la existencia de la Playa y las Lagunas provee una variedad de ambientes y recursos que las aves aprovechan diferencialmente.

La calidad de un hábitat depende de las cualidades intrínsecas del mismo, las cuales determinan los costos y beneficios que representa para un individuo permanecer en él (Ydenberg *et al.*, 2002). Un sitio que posea el beneficio de una alta disponibilidad y abundancia de alimento puede justificar los costos de limitaciones de espacio o de un alto riesgo de depredación, mientras que otro con menores recursos y con alto riesgo de depredación puede no justificar los costos que implican invertir una mayor cantidad de tiempo en la búsqueda de alimento y en técnicas anti-depredatorias.

Durante la migración al sur, ambos ambientes (Playa y Lagunas) fueron aparentemente utilizados por aves de paso de la especie de interés. Aunque

numéricamente la Playa soportó las mayores abundancias de *Calidris mauri*, las Lagunas, como sitio de alimentación alternativo, permitió al menos a una fracción de la población, cubrir las necesidades energéticas propias de la migración (Lindström, 1991; Butler *et al.*, 1997) de no haberlas cubierto en la Playa (apartado 8.1).

Existieron notorias diferencias entre los sitios de estudio referentes a biomasa de alimento (apartado 8.4) y riesgo de depredación (apartado 8.6). La *hipótesis de intercambio* (“trade-off” en inglés; Lima & Dill, 1990, Cresswell, 1994; Ydenberg *et al.*, 2002) postula que la elección de un sitio se basa en la tasa de alimentación y el riesgo de depredación, donde por lo general los sitios con alta abundancia de alimento presentan también altos riesgos de depredación. Durante la migración al sur, la Playa presentó baja biomasa de alimento, pero a su vez presentó bajo riesgo de depredación, lo que la convirtió en un sitio adecuado y seguro. Esto es, aunque los beneficios fueron bajos, los costos también lo fueron, lo que permitió que las aves dedicaran una mayor parte del tiempo a la búsqueda y captura de alimento. Por otro lado, las Lagunas presentaron una alta abundancia de alimento (mayor beneficio), pero también tuvieron un riesgo de depredación mayor (costo por vigilancia), además de presentar una mayor densidad de aves y limitaciones de espacio, lo que llevó a mayores agresiones (costo). Todo esto disminuyó el tiempo invertido en la alimentación, pero debido a que el alimento fue abundante (en relación a la Playa) el beneficio justificó el costo, al menos para algunos individuos, presumiblemente los que usaron la zona como escala.

Durante la invernación, la mejora en las condiciones de Playa hicieron innecesario el uso de las Lagunas, excepto para las aves que pudiesen estar aún de paso por la región (apartado 8.1). En general, el aumento en el área y la biomasa disponibles y el menor riesgo de depredación en la Playa, aunado a una posible competencia inter-específica por espacio y alimento en las Lagunas (apartado 8.4), convierten a la Playa en el hábitat de mayor calidad durante la invernación.

Aparentemente, las Lagunas representaron un hábitat de mayor calidad durante la época otoñal, mientras que la Playa lo fue durante la época invernal y primaveral. Sin embargo, es importante recordar que la Playa es un hábitat con mayor extensión que puede soportar una mayor cantidad de aves; aunque las Lagunas representan un buen hábitat para las aves de paso, sólo pueden soportar a una fracción de la población que utiliza la Ensenada de La Paz en su ruta migratoria. Debido a lo anterior y pese a que las Lagunas representan un ambiente importante para algunos individuos de la especie, su importancia es limitada temporal y espacialmente, por lo que la Playa es el hábitat más importante para *C. mauri* en la Ensenada de La Paz.

9. CONCLUSIONES

- La Playa presentó las mayores abundancias a lo largo del periodo de estudio. Durante la migración al sur, se observaron las mayores densidades de *Calidris mauri* en las Lagunas. Durante la invernación y la migración al norte, las mayores densidades se presentaron en la Playa. La utilización temporal de las Lagunas se relacionó con la variación estacional en el área disponible en la zona costera, la biomasa de alimento, y el incremento de depredadores y especies que produjeron competencia por alimento y/o espacio durante la época invernal.
- Se observó una preferencia de las aves invernantes por permanecer en la Playa, como reflejo de los factores antes mencionados.
- Se observaron mayores densidades de *C. mauri* en las Lagunas durante periodos de marea alta en las épocas otoñal e invernal. Esto se relacionó con las necesidades energéticas de la migración.
- Se presentó una mayor proporción de hembras en relación a años anteriores, lo que coincidió con un evento El Niño moderado, lo que probablemente ocasionó que éstas invernaran más al norte de su intervalo habitual.
- Se encontró una mayor proporción de juveniles en comparación con trabajos anteriores. Esto se relacionó con una mayor productividad en los sitios de anidación.
- Se observó una cronología de migración adelantada, con un notorio paso de juveniles en agosto.
- Los machos y las hembras se distribuyeron de manera similar en ambos ambientes, con cerca de 64% machos para ambos sitios. La proporción de adultos fue baja y similar entre sitios, excepto por la Playa durante la época invernal, que

presentó una mayor proporción de adultos. Esta variación se relaciona con la menor tasa de alimentación de los individuos juveniles, la cual no les permite obtener la energía necesaria en la Playa, o bien les resulta más fácil alimentarse en las Lagunas.

- La biomasa de alimento fue mayor en Lagunas durante la migración al sur y mayor en la Playa durante la invernación. La baja biomasa por área en la Playa durante la migración al sur apoya el uso de las Lagunas como hábitat alternativo durante esa época.
- Se presentó una mayor tasa de agresión y una mayor frecuencia de vigilancia en las Lagunas, con menores frecuencias para la época otoñal en ambos sitios. En cuanto a la tasa de agresión, ésta se relacionó con limitaciones de espacio en las Lagunas y con comportamientos territoriales, mientras que la mayor área disponible en la Playa previno las conductas agonísticas. La diferencia en la frecuencia de vigilancia entre sitios se relacionó con un menor riesgo de depredación en la Playa.
- Se observó una mayor abundancia de depredadores en las Lagunas a lo largo de la temporada, con mayores números en la época invernal para ambos sitios. La diferencia estacional se relacionó con la llegada de aves rapaces migratorias.
- El estimador de riesgo de depredación fue mayor en Lagunas durante la migración al sur e invernación. La presencia de vegetación fue mayor en las Lagunas, lo que incrementó el riesgo general.
- Las Lagunas fueron un buen hábitat durante la migración al sur, utilizado por una fracción de la población de *C. mauri*. En contraste, durante la época invernal las Lagunas fueron un hábitat subóptimo para *C. mauri*, en comparación con la Playa.

10. RECOMENDACIONES PARA TRABAJOS FUTUROS

Existen distintos factores que influyen en la distribución, comportamiento y respuesta ante depredadores de *C. mauri*, por lo cual se recomienda lo siguiente:

Determinar las fechas de llegada, distribución en los sitios y periodo de estancia de la especie por sexo y grupo de edad, mediante estudios de marcaje-recaptura, particularmente durante la migración al sur, para determinar el periodo de estancia de las aves y la tasa de recambio en la zona.

Considerar los tamaños de parvada en estudios de comportamiento, así como la distancia a la vegetación, con el propósito de determinar si estos factores tienen un impacto importante en los comportamientos de *C. mauri* entre los ambientes.

Realizar estudios de comportamiento alimenticio en ambos sitios, con el propósito de determinar si existen diferencias en las técnicas de alimentación empleadas que pudiesen explicar la diferencia observada en las frecuencias de agresión.

Desarrollar estudios de mortalidad por depredación para la especie, así como determinar las técnicas anti-depredatorias utilizadas por *C. mauri* en ambos ambientes y su eficiencia.

11. BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Adair, S. E., J. L. Moore & W. H. Kiel. 1996. Wintering diving duck use of coastal ponds: an analysis of alternate hypotheses. *J. Wildlife Manage.*, 60: 83-93.
- Alongi, D. M. 1987. Intertidal zonation and seasonality of meiobenthos in tropical mangrove estuaries. *Marine Biology*, 95: 447-458.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-265.
- Álvarez-Arellano, A. D., H. Rojas-Soriano & J. J. Prieto-Mendoza. 1997. Geología de la Bahía de La Paz y áreas adyacentes. 13-29 En: J. Urbán-Ramírez y M. Ramírez-Rodríguez (Eds.). *La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación*. UABCS-CICIMAR-SCRIPPS. México. 345p
- American Ornithologists' Union (A.O.U.). 1983. *Check-list of North American Birds*. 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C. 829p.
- Ashmole, M. J. 1970. Feeding of Western and Semipalmated Sandpipers in Peruvian winters quarters. *Auk*, 87: 131-135.
- Barbosa, A. 1995. Foraging strategies and their influence on scanning and flocking behaviour of waders. *J. Avian Biol.*, 26: 182-186.
- Barbosa, A. 1997. Foraging strategy and predator avoidance behaviour: an intraspecific approach. *Acta Oecologica*, 18: 615-620.
- Becerril, F. 1998. *Interacción ecológica: conducta de forrajeo y territorialidad entre Calidris mauri y Calidris minutilla (Charadriiformes: Scolopacidae) en el estero de Punta Banda (B.C., México), en la temporada invernal de 1996-1997*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B.C. México. 80p.
- Bouchard, R.W., Jr. 2004. *Guide to aquatic invertebrates of the Upper Midwest*. Water Resources Center, University of Minnesota. St. Paul, MN. 208 pp.
- Brabata, G. 2000. *La Ensenada de La Paz, B.C.S., como parte de la ruta migratoria de Calidris mauri (Charadriiformes: Scolopacidae): su estancia a lo largo de un año*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. México. 64p.

- Brusca, R. 1980. *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*. University of Arizona Press. E. U. A. 513 pp.
- Buenrostro, M. A. 1996. *Estructura de la población y uso de hábitat de Calidris mauri en la temporada invernal 1994-1995 en el Estero de Punta Banda, Ensenada, Baja California, México*. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, B.C. México. 70p.
- Buenrostro, M. A., N. Warnock & H. de la Cueva. 1999. Wintering Western Sandpipers *Calidris mauri* at Estero Punta Banda, Baja California, México. *Wader Study Group Bull.*, 88: 59-63.
- Burger, J. 1984. Shorebirds as marine animals. 5:17-82 En: J. Burger y B. L. Olla (Eds.). *Behavior of Marine Animals*. Plenum Press. New York.
- Burger, J., M. A. Howe, D. C. Hahn & J. Chase. 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrating shorebirds. *Auk*, 94: 743-758.
- Burns, J.G. & S. L. Wardrop. 2001. The veloci-raptor: a bicycle-powered model raptor for realistic predator encounter experiments. *J. Field Ornitho.*, 72: 399-403.
- Butler, R. W., G. W. Kaiser & G. E. J. Smith. 1987. Migration chronology, length of stay, sex ratio, and weight of Western Sandpipers, (*Calidris mauri*) on the south coast of British Columbia. *J. Field Ornitho.*, 58:103-111.
- Butler, R. W., T. D. Williams, N. Warnock & M. A. Bishop. 1997. Wind assistance: a requirement for migration of shorebirds? *Auk*, 114: 456-466.
- Carmona, C. 1997. *Relación entre la abundancia de aves playeras y organismos bentónicos en la playa "El Conchalito", Ensenada de La Paz, B.C.S., durante un ciclo anual*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. México. 61p.
- Carmona, R. En revisión. *Dinámica poblacional y uso de hábitat de las aves playeras en la Ensenada de La Paz, como componente del corredor migratorio del Pacífico*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, B.C. México. 298p.

- Carmona, R., G. D. Danemann, G. Fernández & G. Brabata. 1999. Utilización de la Península de Baja California en la migración de las aves playeras. *Memorias del VI Congreso de Ornitología Tropical*. Monterrey y Saltillo.
- Carmona, R., A. Álvarez, A. Cuellar-Brito & M. Zamora-Orozco. 2003. Uso estacional de dos áreas, marina y dulceacuícola, por aves playeras en función al nivel de marea, en Baja California Sur, México. *Ornitología Neotropical*, 14: 201-214.
- Carmona, R., G. Ruiz-Campos & G. Brabata. 2004. Seasonal abundance of migrant shorebirds in Baja California Peninsula, México, and California U.S.A. *Wader Study Group Bull.*, 105:65-70.
- Carmona, R., A. Franco & R. López-Greene. 2005. Niveles de agresión del Corregimos de Alaska *Calidris mauri* en un ambiente dulceacuícola de la Península de Baja California, México. *Ardeola*, 52: 365-369.
- Castillo-Guerrero, J. A., M. Zamora-Orozco & R. Carmona. 2002. Aves acuáticas anidantes en dos cuerpos dulceacuícolas artificiales, adyacentes a la ciudad de La Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica*, 12: 85-87.
- CETENAL. 1970. *Carta climática, La Paz* 12R-VII. Dirección de Planeación. La Paz, B.C.S. México.
- Chávez, H. 1985. Aspectos biológicos de las lisas (*Mugil* spp.) de la Bahía de La Paz. B.C.S., México, con referencia especial a juveniles. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 2: 1-22.
- Climate Prediction Center. 2007. Monitoring & Data: ENSO impacts on the U.S. – Previous events (*en línea*). http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml Actualizada 8 marzo 2007.
- Colwell, M. A. 2000. A review of territoriality in non-breeding shorebirds (Charadrii). *Wader Study Group Bull.*, 93: 58-66.
- Colwell, M. A. & S. L. Landrum. 1993. Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. *Condor*, 95: 94-103.
- Colwell, M. A. & S. L. Dodd. 1997. Environmental and habitat correlates of pasture use by nonbreeding shorebirds. *Condor*, 99: 337-344.

- CONAGUA. 2007. Ciclones tropicales que impactaron directamente a México durante el periodo de 1970 a 2006. Servicio Meteorológico Nacional (*en línea*). <http://smn.cna.gob.mx/> Actualizada enero 2007.
- Connors, P. G., J. P. Myers, C. S. Connors & F. A. Pitelka. 1981. Interhabitat movements by Sanderlings in relation to foraging profitability and tidal cycle. *Auk*, 98: 49-64.
- Cresswell, W. 1994. Flocking is an effective anti-predation strategy in redshanks, *Tringa tetanus*. *Anim. Behav.*, 47: 433-442.
- Cresswell, W. 1996. Surprise as a winter hunting strategy in Sparrowhawks *Accipiter nisus*, Peregrines *Falco peregrinus* and Merlins *F. Columbarius*. *Ibis*, 138: 684-692.
- Cresswell, W. & D. P. Whitfield. 1994. The effects of raptor predation on wintering wader populations at the Tynninghame estuary, southeast Scotland. *Ibis*, 136: 223-232.
- Cristol, D. A., M. B. Baker, & C. Carbone. 1999. Differential migration revisited: latitudinal segregation by age and sex class. *Current Ornithology*, 15: 33-88.
- Danemann, G. D., R. Carmona & G. Fernández. 2002. Migratory shorebirds in the Guerrero Negro Saltworks, Baja California Sur, México. *Wader Study Group Bull.*, 97: 36-41.
- Davis, C. A. & L. M. Smith. 1998. Behavior of migrant shorebirds in Playas of the southern High Plains, Texas. *Condor*, 100: 266-276.
- Davis, C. A. & L. M. Smith. 2001. Foraging strategies and niche dynamics of coexisting shorebirds at stopover sites in the southern Great Plains. *Auk*, 118: 484-495.
- De Alba, R., M. K. Yoshida & R. Moreno. 1982. Estudio hidrológico de la Ensenada de La Paz. *Biol. Inf. C.I.D.I. UABCS*, 1: 5-7.
- Delgado, F. & R. W. Butler. 1993. Shorebirds in Parita Bay, Panama. *Wader Study Group Bull.*, 67: 50-53.
- Detwiler, P. M., M. F. Coe & D. M. Dexter. 2002. The benthic invertebrates of Salton Sea: distribution and seasonal dynamics. *Hidrobiología*, 473: 139-160.

- Diehl, R., F. Moore, J. Buler & W. Barrow. 2006. Understanding the impact of hurricanes on migratory birds: a scale dependant approach. *Memorias de The Ecological Society of America (ESA) 2006 91st. Annual Meeting*. Memphis, Tennessee.
- Drake, P. & A. M. Arias. 2005. Distribution and production of *Chironomus salinarius* (Diptera: Chironomidae) in a shallow coastal lagoon in the Bay of Cádiz. *Hydrobiologia*, 229: 195-206.
- Durell, S. E. A. Le V. Dit. 2000. Individual feeding specialization in shorebirds: population consequences and conservation implications. *Biol. Rev. (Camb)*, 75: 503-518.
- Engilis, A. JR., L. W. E. Oring, J. Carrera, W. Nelson & A. Martínez López. 1998. Shorebird surveys in Ensenada Pabellones and Bahía Santa María, Sinaloa, Mexico: critical winter habitats for Pacific Flyway shorebirds. *Wilson Bull.*, 110: 332-241.
- Euliss, N. H. Jr., R. L. Harvis & D. S. Gilmer. 1991. Feeding ecology of waterfowl wintering on evaporation ponds in California. *Condor*, 93: 582-590.
- Evans, P.R. 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea*, 64: 117-139.
- Fernández, G. 1993. *Importancia de la marisma de Chametla, Ensenada de La Paz, B.C.S., para la migración en invernación del Playerito Occidental (Calidris mauri) (Charadriiformes: Scolopacidae)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz. B.C.S. 50p.
- Fernández, G. 2005. *Ecological and social factors affecting the local habitat distribution of Western Sandpipers wintering at Bahía Santa María, Northwest México*. Tesis Doctoral. Simon Fraser University. Vancouver, B.C., Canadá. 117p.
- Fernández, G., R. Carmona & H. de la Cueva. 1998. Abundance and seasonal variation of Western Sandpipers (*Calidris mauri*) in Baja California Sur, México. *Southwestern Naturalist*, 43: 57-61.

- Fernández, G., H. de la Cueva & N. Warnock. 2001. Phenology and length of stay of transient and wintering Western Sandpipers at Estero Punta Banda, México. *J. Field Ornithol.*, 72: 509-520.
- Fernández, G. & D. B. Lank. 2006. Sex, age, and body size distributions of Western Sandpipers during the nonbreeding season with respect to local habitat. *Condor*, 108: 547-557.
- Galindo, D. 2003. *Uso de dos humedales, dulceacuícola y costero, por Calidris mauri (Charadriiformes: Scolopacidae) al sur de la Península de Baja California, México*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. 76p.
- García, E. & P. Mosiño. 1968. Los climas de Baja California. Decenio Hidrológico Internacional. *Memoria 1966-1967*. Instituto de Geofísica UNAM 29-55p.
- Grivel, F. P. & F. V. Grivel (eds.). 1991. *Tablas para la predicción de mareas 1992, puertos del Océano Pacífico*. Instituto de Geofísica UNAM 113-127p.
- Goss-Custard, J. D. & S. E. A. Le V. Dit Durell. 1987. Age-related effects in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus*. Feeding on mussels, *Mytilus edulis*. II. Aggression. *J. Animal Ecol.*, 56: 521-536.
- Groves, S. 1978. Age related differences in Ruddy turnstone foraging and aggressive behavior. *Auk*, 95: 95-103.
- Harrington, B. A. & B. Haase. 1994. Latitudinal differences in sex ratios among nonbreeding Western Sandpipers in Puerto Rico and Ecuador. *Southwestern Naturalist*, 39: 188-189.
- Herbst, D. B. 1988. Comparative population ecology of *Ephydra hians* Say (Diptera: Ephydriidae) at Mono Lake (California) and Abert Lake (Oregon). *Hydrobiologia*, 158: 145-166.
- Hilton, G. M., G. D. Ruxton & W. Cresswell. 1999. Choice of foraging area with respect to predation risk in redshanks: the effects of weather and predator activity. *Oikos*, 87: 295-302.
- Holmes, R. T. 1972. Ecological factors influencing the breeding season schedule of Western Sandpipers (*Calidris mauri*) in subarctic Alaska. *American Midland Naturalist*, 87:472-491.

- Howes, J. & D. Bakewell. 1989. *Shorebirds Studies Manual. Asian Wetland Bureau. Publication No. 55*. Kuala Lumpur, Malasia. 362p.
- Iverson, G. C., S. E. Warnock, R. W. Butler, M. A. Bishop & N. Warnock. 1996. Spring migration of Western Sandpipers along the Pacific coast of North America: a telemetry study. *Condor*, 98: 10-21.
- Johnson, M., S. E. Jamieson, B. J. McCaffery. 2004. Breeding conditions report for Kanaryarmiut Field Station, Yukon Delta National Wildlife Refuge, Alaska, USA, 2004. ARCTIC BIRDS: an international breeding conditions survey. (*Base de datos en línea*). Eds. M. Soloviev, P. Tomkovich. <http://www.arcticbirds.ru/info04/us37us904.html>. Actualizada 14 febrero 2005.
- Kaminski, R. M. & H. H. Prince. 1981. Dabbling ducks activity and foraging responses to aquatic invertebrates. *Auk*, 98: 115-126.
- Kasprzyk, M. J. & B. A. Harrington. 1989. *Manual de campo para el estudio de playeros*. Manomet Bird Observatory (MBO). Ensenada, B.C., México. 134p.
- Lank, D. B., R. W. Butler, J. Ireland & R. C. Ydenberg. 2003. Effects of predation danger on migratory strategies of sandpipers. *Oikos*, 103: 303-319.
- Lifjeld, J. T. 1984. Prey selection in relation to body size and bill length of five species of waders feeding in the same habitat. *Ornis Scandinavica*, 15: 217-226.
- Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 68: 619-640.
- Lindström, Å. 1991. Maximum fat deposition rates in migrating birds. *Ornis Scandinavica*, 22:12-19.
- Long, L. L. & C. J. Ralph. 2001. Dynamics of habitat use by shorebirds in estuarine and agricultural habitats in northwestern California. *Wilson Bull.*, 113: 41-52.
- MacArthur, R. & R. Levins. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Masero, J. A. 2003. Assessing alternative anthropogenic habitats for conserving waterbirds : salinas as buffer areas against the impact of natural habitat loss for shorebirds. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1157-1173.

- Masero, J. A., M. Pérez-González, M. Basadre & M. Otero-Saavedra. 1999. Food supply for waders (Aves: Charadrii) in an estuarine area in the Bay of Cádiz (SW Iberian Peninsula). *Acta Oecologica*, 20: 429-434.
- Masero, J. A., A. Pérez-Hurtado, M. Castro & G. M. Arroyo. 2000. Complementary use of intertidal mudflats and adjacent salinas by foraging waders. *Ardea*, 88: 177-191.
- Mathot, K. J. 2005. *Sex-related differences in feeding behaviour and implication for differential migration in Western Sandpipers (Calidris mauri)*. Tesis de Maestría. Simon Fraser University. Vancouver, B.C., Canadá. 102p.
- McCaffery, B.J., J. Bart, D. R. Ruthrauff. 2001. Breeding conditions report for Kanaryarmiut Field Station, Yukon Delta National Wildlife Refuge, Alaska, USA, 2001. ARCTIC BIRDS: an international breeding conditions survey. (Base de datos en línea). Eds. M. Soloviev, P. Tomkovich. <http://www.arcticbirds.ru/info01/us5us901.html>. Actualizada 26 febrero 2005.
- McNeil, R., P. Drapeau & J. D. Goss-Custard. 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biol. Rev.*, 67: 381-419.
- McNeil, R., O. Díaz Díaz, I. Liñero A. & R. Rodríguez S. 1995. Day- and night-time prey availability for waterbirds in a tropical lagoon. *Can. J. Zool.*, 73: 869-878.
- Mellink, E., E. Palacios & S. González. 1997. Non-breeding waterbirds of the Delta of the Río Colorado, México. *J. Field Ornithol.*, 68:113-123.
- Mercier, F. & R. McNeil. 1994. Seasonal variations density of invertebrate prey in a tropical lagoon and effects of shorebird predation. *Can. J. Zool.*, 72: 1755-1763.
- Metcalfe, N. B. 1984a. The effects of habitat on the vigilance of shorebirds: is visibility important? *Anim. Behav.*, 32: 981-985.
- Metcalfe, N. B. 1984b. The effects of mixed-species flocking on the vigilance of shorebirds: who do they trust? *Anim. Behav.*, 32: 986-993.
- Morrison, R. I. G. 1984. Migratory systems of New World shorebirds. Vol. 6. 271-322. En : J. Burger y B. L. Olla (Eds.). *Behavior of Marine Animals*. Plenum Press, New York.

- Morrison, R. I. G., B. J. McCaffery, R. E. Gill, S. K. Skagen, S. L. Jones, G. W. Page, C. L. Gratto-Trevor & B. A. Andres. 2006. Population estimates of North America shorebirds, 2006. *Wader Study Group Bull.*, 111: 67-85.
- Myers, J. P. 1981. A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering birds. *Can. J. Zool.*, 59: 1527-1534.
- Myers, J. P., P. G. Connors & F. A. Pitelka. 1979. Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density. *Auk*, 96: 551-561.
- Myers, J. P., R. I. G. Morrison, P. Z. Antas, B. A. Harrington, T. E. Lovejoy, M. Sallaberry, S. L. Senner & A. Tarak. 1987. Conservation strategy for migratory species. *American Scientist*, 75: 19-26.
- Naranjo, L. G., R. Franke & W. Beltrán. 1994. Migration and wintering of Western Sandpipers on the Pacific coast of Colombia. *J. Field Ornithol.*, 65: 194-200.
- Nebel, S., D. B. Lank, P. D. O'Hara, G. Fernández, B. Haase, F. Delgado, F. A. Estela, L. J. E. Ogden, B. Harrington, B. E. Kus, J. E. Lyons, F. Mercier, B. Ortego, J. Y. Takekawa, N. Warnock & S. E. Warnock. 2002. Western Sandpipers during the non-breeding season: spatial segregation on a hemispheric scale. *Auk*, 119: 922-928.
- Nebel, S. & R. C. Ydenberg. 2005. Differential predator escape performance contributes to a latitudinal sex ratio cline in a migratory shorebird. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 59: 44-50.
- O'Hara, P. D., G. Fernández, F. Becerril, H. de la Cueva & D. B. Lank. 2005. Life history varies with migratory distance in western sandpipers *Calidris mauri*. *J. Avian Biol.* 36: 191-202.
- O'Reilly, K. M. & J. C. Wingfield. 1995. Spring and autumn migration in Arctic shorebirds: same distance, different strategies. *American Zoologist*, 35: 222-233.
- Page, G. & B. Fearis. 1971. Sexing Western Sandpipers by bill length. *Bird-Banding*, 42: 297-298.
- Page, G., B. Fearis & R. M. Jurek. 1972. Age and sex composition of Western Sandpipers on Bolinas Lagoon. *California Birds*, 3:79-86.

- Page, G. & D. F. Whitacre. 1975. Raptor predation on wintering shorebirds. *Condor*, 77: 73-83.
- Page, G. W., L. E. Stenzel & C. M. Wolfe. 1979. Aspects of the occurrence of shorebirds on a central California estuary. *Studies in Avian Biology*, 2:15-32.
- Page, G. W., W. D. Shuford, J. Kjølmer & L. E. Stenzel. 1992. *Shorebirds numbers in wetlands of the Pacific Flyway: a summary of counts from April 1988 to January 1992*. A report of Point Reyes Bird Observatory. Stinson Beach, California. 20p.
- Palacios, E. 1988. *Requerimientos y hábitos reproductivos de la golondrina marina de California (*Sterna antillarum browni*, Meras, 1916), en la Ensenada de La Paz*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S., México. 73p.
- Paulson, D. 1993. *Shorebirds of the Pacific Northwest*. University of British Columbia Press. Vancouver, B.C. 406p.
- Prater, T., J. Marchant & J. Vourinen. 1977. *Guide to the identification and ageing of holartic waders*. British Trust for Ornithology Field Guide, No. 17. Tring, United Kingdom.
- Pomeroy, A. 2006. Tradeoffs between food abundance and predation danger in spatial usage of a stopover site by western sandpipers, *Calidris mauri*. *Oikos*, 112: 629-637.
- Quammen, M. L. 1984. Predation by shorebirds, fish, and crabs on invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. *Ecology*, 65: 529-537.
- Recher, H. F & J. A. Recher. 1969. Some aspects of the ecology of migrant shorebirds. II. Aggression. *Wilson Bull.*, 81: 140-154.
- Rottenborn, S. C. 1996. The use of coastal agricultural fields in Virginia as foraging habitat by shorebirds. *Wilson Bull.*, 108:783-796.
- Shuford, W. D., G. W. Page & J. E. Kjølmyr. 1998. Patterns and dynamics of shorebird use of California's central valley. *Condor*, 100: 227-244.
- Smart, J. & J. A. Gill. 2002. Non-intertidal habitat use by shorebirds: a reflection of inadequate intertidal resources? *Biological Conservation*, 111: 359-369.

- STATSOFT. 2001. STATISTICA for Windows version 6.0 StatSoft Inc. Tulsa, Oklahoma.
- Sutherland, T. F., P. C. F. Sheperd & R. W. Elner. 2000. Predation on meiofaunal and macrofaunal invertebrates by Western Sandpipers (*Calidris mauri*): evidence for dual foraging modes. *Marine Biology*, 137: 983-993.
- Thorn, T. D. & P. J. Zwank. 1993. Foods of migrating Cinnamon Teal in central New Mexico. *J. Field Ornithol.*, 64: 452-463.
- Tripp, K. J. & J. A. Collazo. 1997. Non-breeding territoriality of semipalmated sandpipers. *Wilson Bull.*, 109: 630-642.
- Vázquez, R. 2007. *Fidelidad a la Ensenada de La Paz, B. C. S. México como sitio de invernación del Playerito Occidental (Calidris mauri)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. 54p.
- Warnock, N. 1994. *Biotic and abiotic factors affecting the distribution and abundance of a wintering population of Dunlin*. Tesis Doctoral. University of California and San Diego State University. San Diego, California. 145p.
- Warnock, N. & M. A. Bishop. 1998. Spring stopover ecology of migrant western sandpipers. *Condor*, 100: 456-467.
- Warnock, S. E. & J. Takekawa. 1995. Habitat preferences of wintering shorebirds in a temporally changing environment: Western Sandpipers in the San Francisco Bay Estuary. *Auk*, 112: 920-930.
- Weber, L. M. & S. M. Haig. 1996. Shorebird use of South Carolina managed and natural coastal wetlands. *J. Wildl. Manage.*, 60: 73-82.
- White, C. M., N. J. Clum, T. J. Cade, & W. G. Hunt. 2002. Peregrine Falcon (*Falco peregrinus*). *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Laboratory of Ornithology; The Birds of North America (base de datos en línea: http://bna.birds.cornell.edu/BNA/account/Peregrine_Falcon/).
- White, D. H. & D. James. 1978. Differential use of fresh water environments by wintering waterfowl of coastal Texas. *Wilson Bull.*, 90:99-111.

- Whitfield, D. P. 2003. Density-dependent mortality of wintering Dunlins *Calidris alpina* through predation by Eurasian Sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Ibis*, 145: 432-438.
- Wilson, W. H. 1994. Western Sandpiper. No. 90. En: A. Poole y F. Gill (eds.). *The Birds of North America*. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Washington, D.C. The American Ornithologists' Union.
- Ydenberg, R. C., R. W. Butler, D. B. Lank, C. G. Guglielmo, M. Lemon & N. Wolf. 2002. Trade-offs, condition dependence and stopover site selection by migrant sandpipers. *J. Avian Biol.*, 33: 47-55.
- Ydenberg, R. C., R. W. Butler, D. B. Lank, B. D. Smith & J. Ireland. 2004. Western sandpipers have altered migration tactics as peregrine falcon populations have recovered. *Proc. R. Soc. Lond.*, 271: 1263-1269.
- Ydenberg, R. C., A. C. Niehaus & D. B. Lank. 2005. Interannual differences in the relative timing of southward migration of male and female western sandpipers (*Calidris mauri*). *Naturwissenschaften*, 92: 332-335.
- Zamora-Orozco, E. M. 2001. *Distribución espacio-temporal de aves acuáticas en las Lagunas de Oxidación de la Ciudad de La Paz, B.C.S., México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. México. 50p.
- Zamora-Orozco, E. M., R. Carmona & G. Brabata. 2007. Distribución de aves acuáticas en las lagunas de oxidación de la ciudad de La Paz, Baja California Sur, México. *Biología Tropical.*, 55: 617-626.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. New Jersey. 663p.

12. ANEXOS

Anexo 1: Análisis de normalidad.

Resultados de los análisis de Normalidad Kolmogorov-Smirnov para las densidades por sitio y época.

Tabla de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para las densidades por sitio y época				
Normalidad Kolmogorov-Smirnov				
LOCALIDAD	ESTACIÓN	d	n	P
PL	OTO	0.23	5	> 0.5
	INV	0.27	7	> 0.5
	PRIM	0.22	4	> 0.5
LO	OTO	0.32	5	> 0.5
	INV	0.23	7	> 0.5
	PRIM	0.26	4	> 0.5

Resultados de los análisis de Normalidad Kolmogorov-Smirnov para las densidades por nivel de marea y época.

Tabla de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para las densidades por nivel de marea y estación				
Normalidad Kolmogorov-Smirnov				
LOCALIDAD	ESTACIÓN	d	n	P
ALTA	OTO	0.19	5	> 0.5
	INV	0.29	7	> 0.5
	PRIM	0.26	2	> 0.5
BAJA	OTO	0.32	5	> 0.5
	INV	0.23	7	> 0.5
	PRIM	0.26	4	> 0.5

Resultados de los análisis de normalidad Kolmogorov-Smirnov para las proporciones de los sexos por sitio y época, tomando submuestras de tamaño 5.

Tabla de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para los sexos por sitio y época.				
Normalidad Kolmogorov-Smirnov				
LOCALIDAD	ESTACIÓN	d	n	p
PL	OTO	0.21	22	> 0.5
	INV	0.16	31	> 0.5
LO	OTO	0.17	58	> 0.5
	INV	0.18	11	> 0.5

Resultados de los análisis de normalidad Kolmogorov-Smirnov para las proporciones de los grupos de edad por sitio y época, tomando submuestras de tamaño 5.

Tabla de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para los grupos de edad por sitio y época.				
Normalidad Kolmogorov-Smirnov				
LOCALIDAD	ESTACIÓN	d	n	p
PL	OTO	0.20	22	> 0.5
	INV	0.26	32	> 0.5
LO	OTO	0.32	59	> 0.5
	INV	0.25	11	> 0.5

Resultados de los análisis normalidad Kolmogorov-Smirnov para la biomasa de alimento disponible por sitio y época.

Tabla de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para la biomasa de alimento por sitio y época.				
Normalidad Kolmogorov-Smirnov				
LOCALIDAD	ESTACIÓN	d	n	p
PL	OTO	0.23	32	< 0.5
	INV	0.14	24	> 0.5
LO	OTO	0.33	32	< 0.5
	INV	0.20	24	> 0.5

Resultados de los análisis normalidad Kolmogorov-Smirnov para la frecuencia de vigilancia por sitio y época.

Tabla de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para la frecuencia de vigilancia por sitio y época.				
Normalidad Kolmogorov-Smirnov				
LOCALIDAD	ESTACIÓN	d	n	p
PL	OTO	0.53	94	< 0.5
	INV	0.53	84	< 0.5
LO	OTO	0.27	54	< 0.5
	INV	0.45	62	< 0.5

Resultados de los análisis normalidad Kolmogorov-Smirnov para la frecuencia de agresiones por sitio y época.

Tabla de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para la frecuencia de agresiones por sitio y época.				
Normalidad Kolmogorov-Smirnov				
LOCALIDAD	ESTACIÓN	d	n	p
PL	OTO	0.50	94	< 0.5
	INV	0.53	84	< 0.5
LO	OTO	0.41	54	< 0.5
	INV	0.40	62	< 0.5

Resultados de los análisis normalidad Kolmogorov-Smirnov para la presencia de depredadores por sitio y época.

Tabla de Normalidad de Kolmogorov-Smirnov para la presencia de depredadores por sitio y época.				
Normalidad Kolmogorov-Smirnov				
LOCALIDAD	ESTACIÓN	d	n	P
PL	OTO	0.49	13	< 0.5
	INV	0.33	20	< 0.5
	PRIM	0.41	10	< 0.5
LO	OTO	0.39	23	< 0.5
	INV	0.22	23	> 0.5
	PRIM	0.39	9	> 0.5

Anexo 2: Estimación del tamaño mínimo de muestras bentónicas para la Ensenada de La Paz, B.C.S.

El tamaño mínimo de muestras bentónicas se calculó utilizando los datos obtenidos de las muestras de agosto (ver apartado 6.2.4). Se consideró como el número mínimo aquel en el que el intervalo de confianza incluyó la media global sin volverla a excluir. En la Fig. 1 se muestra una de las combinaciones aleatorias obtenidas. En ese caso, un tamaño de muestra de tres incluyó la media global (flecha delgada), pero ésta fue excluida para cuatro y cinco muestras; por lo tanto, se consideró que seis (flecha gruesa) fue el tamaño mínimo de muestra para esta combinación.

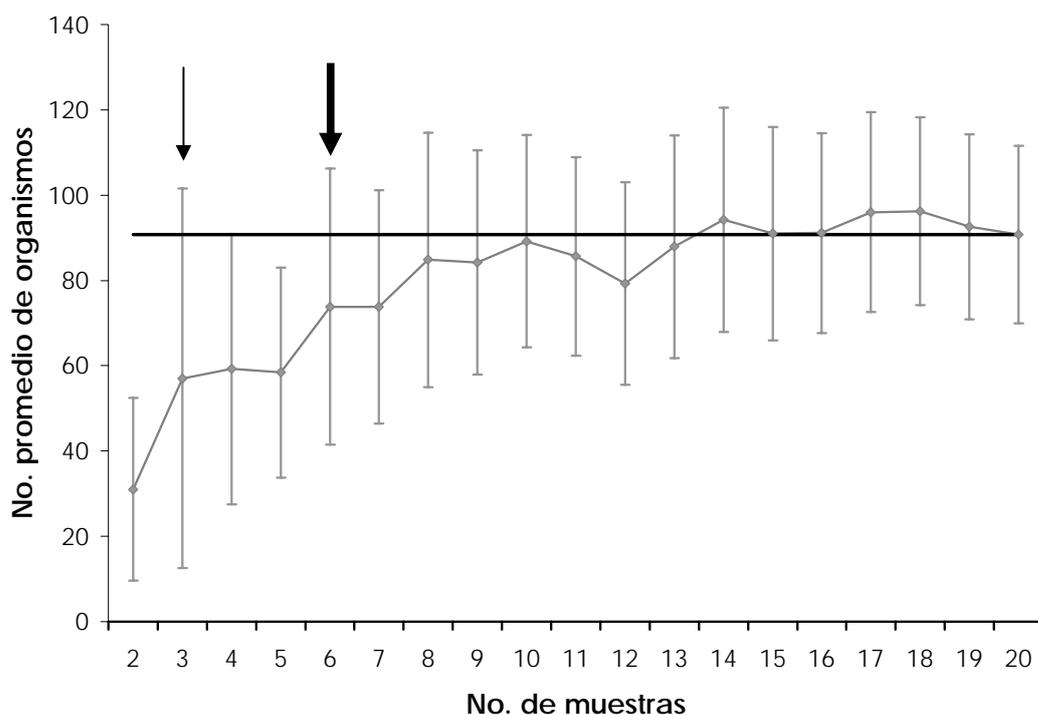


Figura 1. Número promedio de organismos (\pm I.C. 80%) para las diferentes combinaciones de número de muestras (2 a 20). La línea recta representa la media global de organismos. La flecha gruesa indica el número de muestra mínimo para la combinación graficada.

Con 200 repeticiones del proceso aleatorio realizado, se construyeron tablas de frecuencia para Playa y Lagunas (Fig. 2), con el fin de determinar el número mínimo de muestra que incluiría la media global sin excluirla, a un nivel de confianza del 90%. En ambos sitios, el número mínimo de muestra determinado fue de doce.

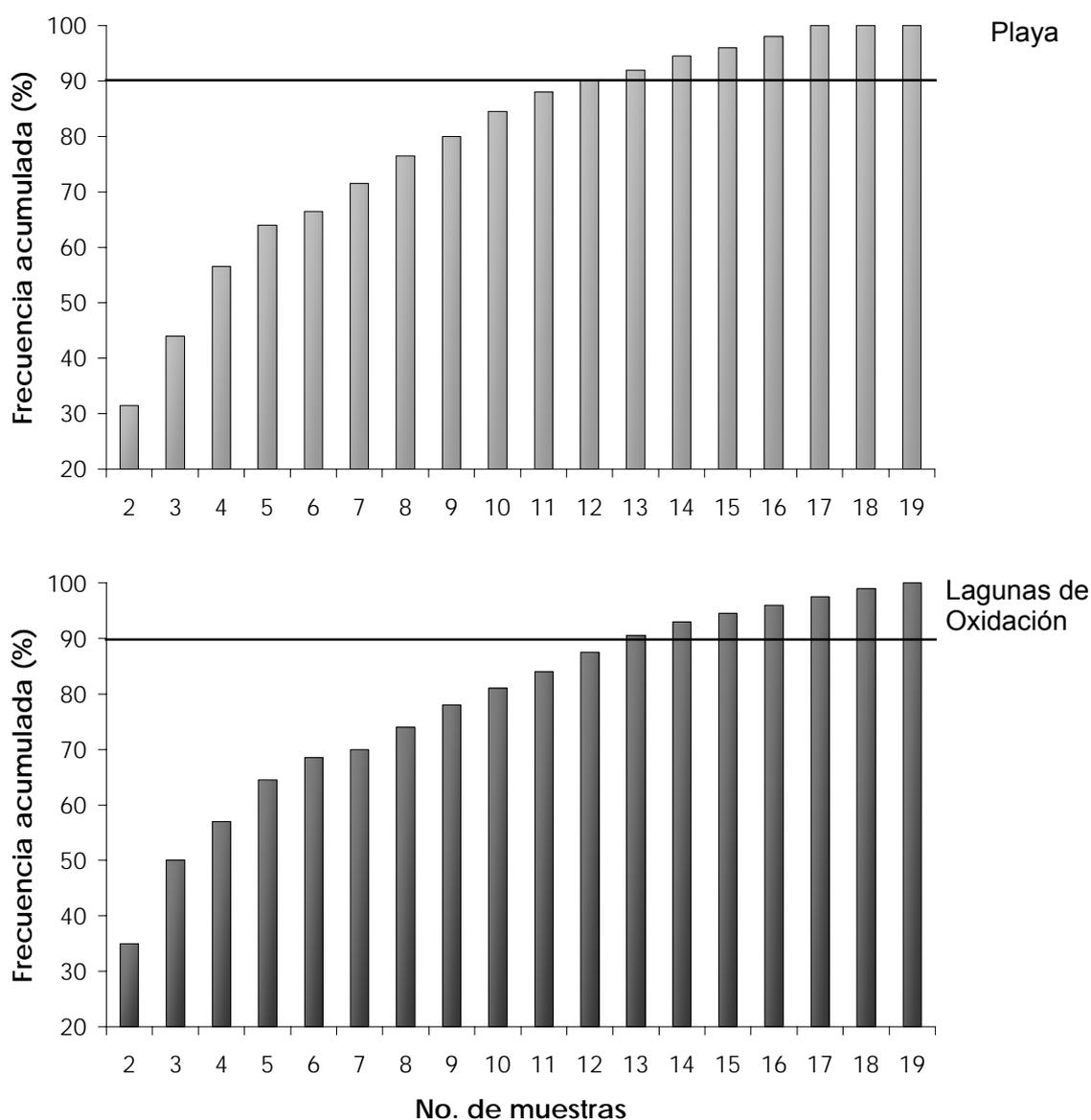


Figura 2. Frecuencia acumulada de los distintos números mínimos de muestra obtenidos con 200 iteraciones, para ambos sitios de la Ensenada de La Paz. La línea sólida representa el 90% de confianza.

Anexo 3: Taxa incluidos en el cálculo de la biomasa de alimento disponible.

La tabla muestra los taxa encontrados, su abundancia y el porcentaje con el que contribuyeron a la biomasa total calculada, en las muestras de sedimento tomadas en la Ensenada de La Paz, durante la temporada 2004-2005. Para el cálculo de la biomasa de alimento disponible, se excluyeron los taxa que contribuyeron con menos del 1% en la biomasa total (indicados con *).

TAXA	ABUNDANCIA TOTAL	BIOMASA TOTAL (%)
Diptera: Ephydriidae (larva)	376	20.0
Diptera: Ceratopogonidae (larva <4mm; LO)	1013	16.4
Polichaeta: Spionidae	401	15.3
Diptera: Chironomidae (larva <4mm)	218	14.9
Diptera: Ceratopogonidae (larva >4mm)	523	13.2
Diptera: Ephydriidae (pupa; PL)	16	4.6
Diptera: Chironomidae (larva >4mm)	788	3.9
Foraminíferos	3425	3.3
Diptera: Ephydriidae (pupa; LO)	33	2.6
Nemátodos	7099	1.5
Ostrácodos (PL)	809	1.2
*Anélidos	161	0.8
*Diptera: Ceratopogonidae (pupa)	30	0.7
*Polichaeta: Capitellidae	20	0.4
*Ostrácodos (LO)	23	0.3
*Copépodos	316	0.3
*Diptera: Dolichopodidae (larva)	17	0.2
*Anfípodos	39	0.2
*Diptera: Ceratopogonidae (larva <4mm; PL)	62	0.1
*Cladóceros	38	0.1
*Huevos de anfípodos	19	0.0