

**Centro de Investigación Científica y de
Educación Superior de Ensenada**



**INTERACCION ECOLOGICA: CONDUCTA DE
FORRAJEO Y TERRITORIALIDAD ENTRE *Calidris
mauri* Y *Calidris minusilla* (CHARADRIIFORMES:
SCOLOPACIDAE) EN EL ESTERO PUNTA BANDA
(B. C., MEXICO), EN LA TEMPORADA INVERNAL
DE 1996-1997.**

**TESIS
MAESTRIA EN CIENCIAS**

FELIPE BECERRIL MORALES

Ensenada, Baja California, Mexico. Abril de 1998.

TESIS DEFENDIDA POR
FELIPE BECERRIL MORALES
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITE



Dr. Horacio Jesús de la Cueva Salcedo

Director del Comité



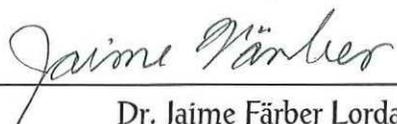
M.C. Vicente Ferreira Bartrina

Miembro del Comité



Dr. Raúl Ramón Castro Escamilla

Miembro del Comité



Dr. Jaime Färber Lorda

Jefe del Departamento de Ecología



Dr. Federico Graef Ziehl

Director de Estudios de Posgrado

6 de mayo de 1998

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE
ENSENADA.

DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA.
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA.

INTERACCIÓN ECOLÓGICA: CONDUCTA DE FORRAJEO Y
TERRITORIALIDAD ENTRE *Calidris mauri* Y *Calidris minutilla*
(CHARADRIIFORMES: SCOLOPACIDAE) EN EL ESTERO
PUNTA BANDA (B.C., MÉXICO), EN LA TEMPORADA
INVERNAL DE 1996-1997.

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS presenta:

FELIPE BECERRIL MORALES

Ensenada, Baja California, México, Abril de 1998.

RESUMEN de la Tesis de Felipe Becerril Morales, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Abril de 1998.

INTERACCIÓN ECOLÓGICA: CONDUCTA DE FORRAJEO Y TERRITORIALIDAD ENTRE *Calidris mauri* y *Calidris minutilla* (CHARADRIIFORMES:SCOLOPACIDAE) EN EL ESTERO PUNTA BANDA (B.C., MÉXICO), EN LA TEMPORADA INVERNAL DE 1996-1997.

Resumen aprobado por:



Dr. Horacio de la Cueva Salcedo
Director de Tesis

La ocurrencia conjunta de *Calidris mauri* y *Calidris minutilla* durante su migración, así como en sus zonas de invernación a lo largo de la costa Oeste del continente americano, sugiere la posibilidad de interacción entre estas dos especies de aves playeras. Sin embargo, poco se sabe acerca del tipo y la magnitud de tal interacción. En el presente trabajo se evaluó en términos de la influencia recíproca tanto espacial como conductual el grado de interacción entre *Calidris mauri* y *Calidris minutilla* durante su invernación en el estero Punta Banda, B.C., México. Se compararon las abundancias relativas mediante censos y la estructura poblacional por captura y marcaje de individuos de ambas especies, así como las conductas de forrajeo y territorialidad. Se encontró que la población invernante de *C. minutilla* fue diez veces menor que la de *C. mauri* y la estructura de la población (edad y sexo) en ambas especies fue similar y acorde al patrón de migración diferencial esperado. Con base a las observaciones de las tasas de forrajeo y uso de los sitios de alimentación, se detectó una exclusión espacial interespecífica a nivel de microhábitat. Las interacciones agonísticas interespecíficas fueron poco comunes comparadas con las intraespecíficas, siendo en ambos casos *C. mauri* la especie más agresiva. No se encontraron patrones claros de dominio por edad o sexo. De acuerdo a estos resultados se concluye que los niveles de interacción detectados difícilmente trasciendan a una competencia interespecífica actual a nivel poblacional.

Palabras clave: Aves playeras, comportamiento de forrajeo, territorial y agonístico.

ABSTRACT of the Thesis of Felipe Becerril Morales, presented as partial requirement to obtain the MASTER IN SCIENCES degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, México. April 1998.

ECOLOGICAL INTERACTION: FORAGING AND TERRITORIAL BEHAVIOR
AMONG WESTERN SANDPIPER AND LEAST SANDPIPER
(CHARADRIIFORMES: SCOLOPACIDAE) AT PUNTA BANDA ESTUARY (B.C.,
MÉXICO), DURING THE WINTER OF 1996-1997.

The co-occurrence of Western (*Calidris mauri*) and Least (*Calidris minutilla*), sandpipers during their migration, as well as in their wintering grounds throughout the western coast of America, suggest the possibility of interactions between these shorebirds. But little is known about the type and magnitude of such interaction. My goal was to evaluate *C. mauri* and *C. minutilla* interaction level while they winter at Punta Banda estuary, B.C., México, during the 1996-97 season, assessing ecological and behavioral influences. I compared relative abundance with censuses and population's structure with capture and banding between both species, as well as foraging rates and territorial behavior. Least sandpiper wintering population was 10 times smaller than Western sandpipers, nevertheless population structures was similar for both species and followed the expected differential migration pattern. Observations on foraging rates and use of feeding sites showed evidence of spatial exclusion at microhabitat level. Interspecific agonistic interactions were not as common as intraspecific ones, but in both cases *C. mauri* was the most aggressive species. I didn't found dominance by any age or sex class. I conclude that the observed interaction levels are not big enough to produce at present an interspecific competition at population level.

Keywords: Shorebirds, foraging , territorial, and agonistic behavior.

Dedicado a mis Padres y Hermanos

AGRADECIMIENTOS.

O lo que es lo mismo, los "Anochlemens" o la facultad de reconocer y mostrar gratitud a las personas, a las cosas y a entes que ayudaron en la elaboración de este trabajo. Sin ánimos de pecar de "bonitez" diré que agradezco su directa e indirecta ayuda o intervención hasta que este catártico manuscrito nocturno llegase a su terminancia....."consumatum est" (desde luego, sin albur).

Las personas:

Vaya pues un atlántico reconocimiento a mi lejana familia. A los amigos y amigas que confío, sabrán o sentirán identificarse. A Horacio de la Cueva (director), Vicente Ferreira y Raúl Castro.

Las cosas:

CICESE, CONACYT.

Entes generadores de concentrancia:

La noche, la barahuntica soledad, los y las "Pacífico", los trazos, los colores, Queen y Beethoven, Liza Anderson y Tania, "La Academia", Sabines, Pacheco, Pellicer y Shopenhauer.

Ente generador de desconcentrancia:

"Seberiana"

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCIÓN	1
II. OBJETIVO	8
III. MATERIALES Y MÉTODOS	9
III.1. Área de estudio	9
III.2. Trabajo de campo	11
III.2.1. Censos	13
III.2.2. Captura y recaptura	13
1) Captura y marcado	13
2) Avistamientos	15
III.2.3. Observaciones de comportamiento	15
1) Conducta de forrajeo	17
2) Territorialidad	17
III.3. Análisis de datos	20
IV. RESULTADOS	22
IV.1. Las poblaciones de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i>	22
IV.1.1. Abundancia	22
IV.1.2. Captura y avistamiento	24
IV.1.3. Composición específica en parvadas mixtas	24
IV.1.4. Edad y sexo	26
IV.2. Conducta de forrajeo	30
IV.2.1. Tasa de forrajeo	30
IV.2.2. Tasa de forrajeo y la dureza del sustrato de alimentación	34
IV.2.3. Velocidad de desplazamiento	37
IV.3. Territorialidad	42
IV.3.1. Intensidad de las interacciones agonísticas	45
IV.3.2. Interacción agonística por sexo y edad	47
IV.4. Morfometría del culmen	48
V. DISCUSIÓN	53
V.1. Las poblaciones de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i>	53
V.2. Ubicación espacial	57
V.3. Conducta de forrajeo	59
V.4. Territorialidad	62
V.5. Dominancia	64
V.6. La interacción	66
VI. CONCLUSIONES	70
VII. RECOMENDACIONES	72
LITERATURA CITADA	74

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Área de estudio: Estero Punta Banda, B.C., México.	10
2	Niveles de dureza del sustrato de alimentación según el grado de hundimiento de las aves observadas en el estero Punta Banda, durante la temporada invernal 1996-1997.	16
3	Niveles de intensidad de agresión entre individuos de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en el estero Punta Banda, invierno 1996-97.	19
4	Abundancia (a) y captura (b) de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en el estero Punta Banda B.C., invierno de 1996-97.	23
5	a) Proporción de <i>Calidris minutilla</i> en 84 parvadas mixtas (<i>C. mauri</i> , <i>C. minutilla</i>), observadas en la temporada. b) Valores promedio en censos (todo el estero) y en parvadas.	25
6	Proporción mensual de sexo y edad en las capturas de <i>Calidris mauri</i> y <i>C. minutilla</i> , durante la temporada 1996-97 en el estero Punta Banda.	29
7	Tasa de forrajeo media (Pruebas/minuto) de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en la temporada 1996-97.	32
8	Tasa de forrajeo media (Picoteos/minuto) de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en la temporada 1996-97.	33
9	Uso del sitio de alimentación de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> , según la dureza del sustrato en el estero Punta Banda, invierno 1996-97.	35
10	Tasa de forrajeo promedio de Pruebas por minuto y Picoteos por minuto de acuerdo a la dureza del sustrato de alimentación en <i>Calidris mauri</i> y <i>C. minutilla</i> , temporada 1996-97.	36
11	Tasa de forrajeo promedio (Pruebas/min y Picoteos/min) de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en cada periodo de muestreo y según la dureza del sustrato de alimentación en la temporada 1996-97.	39
12	Velocidad de desplazamiento promedio (Pasos/min) de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en la temporada 1996-97.	40

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
13	Valores promedio de la razón Pasos por Prueba y Pasos por Picoteo de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en la temporada 1996-97.	41
14	Tasa de interacción agonística estandarizada al tamaño modal de una parvada de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en la temporada 1996-97.	43
15	Porcentaje de los tres niveles de intensidad agonística para cada tipo de interacción entre individuos de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en la temporada 1996-97.	46
16	Valores promedio de la tasa de interacción agonística (AGON/min) por sexo y edad de <i>Calidris mauri</i> en la temporada 1996-97.	49
17	Valores promedio de agresividad y dominio en <i>Calidris mauri</i> .	50
18	a) Tasa de interacción promedio por sexo y edad en <i>Calidris minutilla</i> . b) Agresividad y dominio en <i>Calidris minutilla</i> .	51
19	Comparación morfométrica de cuatro medidas del culmen entre <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> .	52

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Cronograma de actividades en el trabajo de campo en el estero Punta Banda durante la temporada invernal 1996-1997.	12
II	Proporción en sexo y edad de <i>Calidris mauri</i> y <i>Calidris minutilla</i> en el estero Punta Banda, temporada 1996-97.	27
III	Tasa de interacción agonística en cada zona de muestreo en el estero Punta Banda, temporada 1996-97	44

**INTERACCIÓN ECOLÓGICA: CONDUCTA DE FORRAJEO Y
TERRITORIALIDAD ENTRE *Calidris mauri* Y *Calidris minutilla*
(CHARADRIIFORMES:SCOLOPACIDAE) EN EL ESTERO PUNTA BANDA
(B.C., MÉXICO), EN LA TEMPORADA INVERNAL DE 1996-1997.**

I. INTRODUCCIÓN

La migración se refiere a movimientos estacionales entre un lugar donde un individuo o población se reproduce y otro en el que permanece su período no reproductivo, usualmente el invierno (Faaborg 1988). Es probable que dicha conducta haya surgido como una estrategia adaptativa a cambios graduales tanto en las condiciones climáticas como en la disponibilidad y accesibilidad de los recursos ecológicos. Mediante cambios conductuales, la migración ha involucrado ajustes en la extensión del rango geográfico de las especies, expresándose como patrones de movimientos periódicos de acuerdo a los ciclos anuales (Cox 1985).

Las aves playeras son migrantes típicas que durante la migración de primavera vuelan desde sus áreas de invernación en latitudes tropicales y templadas a sus áreas de reproducción en las regiones árticas y subárticas. Después de la reproducción, vuelan hacia el sur durante la migración de otoño y evitan las severas condiciones del clima invernal para explotar las mejores condiciones de alimento en los climas templados (O'Reilly y Wingfield, 1995).

En las aves playeras como en otras aves migratorias, ocurren una variedad de procesos que aún no están bien entendidos, uno de ellos es la interacción entre especies migrantes. Es común observar a través de las rutas migratorias la ocurrencia de especies congénicas con aparentes similitudes ecológicas, por ejemplo, *Numenius phaeopus* y *N. americanus*, *Limnodromus scolopaceus* y *L. griseus*. Sin embargo, las similitudes ecológicas no son condicionantes de interacción y en primer instancia habrá que formular preguntas encaminadas a esclarecer si existe o no interacción entre las especies, entendiéndose como interacción, la acción o influencia recíproca entre ellas. Tal interacción podría entonces traducirse en dos vías: la competencia o la partición de recursos. Esta posibilidad de interacción debe tomarse en cuenta al considerar la conservación de hábitats de las aves migratorias pues puede predecirse que la gradual desaparición y perturbación antropogénica de aquellos promoverá una reducción de recursos y acentuará las interacciones intra e interespecíficas (Ems *et al.* 1994).

A pesar de que los estudios sobre similitudes y diferencias interespecíficas en aves playeras invernantes como los realizados por Recher (1966), Duffy *et al.* (1981) y Hays (1985), sugieren diferencias en la utilización de recursos ecológicos, éstos no indican evidencias de competencia interespecífica. Por otro lado, se sabe que la conducta migratoria a nivel latitudinal, implica ciertas limitaciones de espacio disponible para el sustento trófico de las poblaciones invernantes en zonas tropicales (Faaborg 1988), más aun, considerando que la densidad en los grupos de aves migratorias invernantes es mayor que en sus

zonas de reproducción. Lo anterior confiere particular importancia a las zonas de invernación en términos de uso de recursos (Cox 1985).

Un ejemplo de migración conjunta y ocurrencia común en las zonas de invernación en aves se da en dos especies de calidridinos de la familia Scolopacidae (suborden Charadriiformes): *Calidris mauri*, Cabanis (1838), el playerito occidental y *Calidris minutilla*, Vieillot (1819), el playerito menor. Este binomio ha sido observado a lo largo de sus rutas migratorias, tanto en humedales de la Columbia Británica en Canadá (Butler y Kaiser 1995) como en los propios de la península bajacaliforniana en México (Fernández 1993) o en cuerpos de agua insulares de Venezuela (Thomas 1987).

Existen 24 especies de calidridinos que se reproducen en hábitats árticos y subárticos y pasan sus períodos invernales en zonas templadas y tropicales (Pitelka *et al.* 1974; Paulson 1993). *C. mauri* y *C. minutilla* son dos de las especies más abundantes en la parte occidental de las costas americanas (Butler *et al.* 1987; Butler y Kaiser 1995). Morfológicamente son parecidos, no obstante en el campo es posible distinguirlos, (en condiciones adecuadas de distancia y luz). *C. mauri* es más grande, tiene los tarsos negros y la longitud del culmen es mayor. *C. minutilla* presenta los tarsos de color amarillo y el pecho es más oscuro.

C. mauri es una especie ártica (Paulson 1993) que anida en la tundra de las costas occidentales de Alaska y parte sudoriental de Siberia. Su ruta migratoria ocurre en cuerpos de agua insulares de Estados Unidos de América y principalmente sigue las costas occidentales de Norteamérica. Por el Pacífico,

inverna en humedales costeros desde el suroeste de E.U.A. hasta Sudamérica, en tanto que por el Atlántico, lo hace desde el Golfo de México hasta Surinam (Morrison y Ross 1989, Paulson 1993). Por su parte, *C. minutilla* es una especie subártica (Paulson 1993) que se reproduce en amplias regiones de taiga desde la península de Alaska hasta Terranova e incluso tan al sur como Massachusetts y Nueva Escocia (Anderson 1980 en: Miller 1983; Johnsgard 1981 en: Miller 1983; Paulson 1993). Su invernación ocurre a lo largo de la costa del Pacífico y cuerpos de agua continentales desde el sur de Washington hasta el Sur de Perú (Butler *et al.* 1987; Paulson 1993; Buttler y Kaiser 1995).

Como en otros calidridinos, en estas especies también ocurren similitudes en sus afinidades ecológicas, lo que los hace adecuados para estudios sobre procesos evolutivos (Miller 1983) y en los que factores como la competencia podrían ser detectados.

En este sentido, las zonas de invernación en las que coinciden ambas especies, deberán poseer cualidades de sustento trófico diferenciales, en la medida en que la heterogeneidad de hábitats o microhábitats presentes, puedan satisfacer los diferentes requerimientos ecológicos de cada especie. Si bien, *C. mauri* y *C. minutilla*, coinciden en las mismas áreas de alimentación, se ha observado una tendencia de *C. minutilla* a alimentarse en el límite superior de planicies lodosas y marismas y en sustratos más duros respecto a los utilizados por *C. mauri* (Paulson 1993). Tal segregación espacial puede operar como resultado de interacciones agonísticas que aunque a nivel interespecífico no son

comunes, hay evidencia de que estas ocurren en estas y otras aves (Orians y Wilson 1964; Hays 1985). El comportamiento de forrajeo de *C. mauri* y *C. minutilla* es casi idéntico, y al parecer depende del tipo de sustrato de alimentación. No obstante se ha visto que *C. mauri* es más dinámico y con tasas de forrajeo más altas (Hays 1985).

De acuerdo a lo anterior, las diferencias en el uso de hábitat y en la conducta alimenticia y particularmente en la existencia de territorialidad nos pueden dar indicios de interacción, lo que a su vez ayudaría a explicar la coexistencia de estas especies en sus zonas de invernación. Por otra parte, las diferencias en la estructura de edad y sexo de las poblaciones invernantes de *C. mauri* y *C. minutilla* podría representar parte de su estrategia migratoria, la cual se sabe esta caracterizada por un patrón diferencial bien marcado con cronologías y distancias de recorrido diferentes entre los individuos (Shwabl y Silverin 1990).

Existen estudios sobre los patrones de migración de estas especies en las zonas de reproducción, sin embargo, los realizados en las zonas de invernación son escasos, y más aun los referentes a México y Centroamérica. Respecto a las asociaciones interespecíficas se sabe poco, aunque se tiene antecedente sobre las interacciones entre *C. mauri* y *C. minutilla* invernantes en una localidad costera al sur de California U.S.A., en las que se detectaron diferencias estrechas en el uso de hábitat y conductas alimenticias, un mayor número de *C. mauri* y tenue predominancia en la conducta territorialista de esta especie (Hays 1985). No obstante se requieren más estudios al respecto a lo largo de sus rutas migratorias.

Al norte de Baja California, México, se localiza el estero Punta Banda, una zona en la que invernan varias especies de aves playeras y en las que se ha observado que *C. mauri* tiene una importante presencia numérica y se han contabilizado hasta 4000 *C. mauri* en una temporada invernal (Buenrostro 1996). Desde 1994 se han monitoreado (captura y recaptura) las poblaciones invernales de *C. mauri* en dicho estero (de la Cueva, com. pers.), sin embargo, se sabe poco de la abundancia y los atributos poblacionales de *C. minutilla* y de su relación con *C. mauri* en esta zona. La captura y marcado de ambas especies, además del estudio de sus conductas en su alimentación y de posibles conflictos por recursos, abre la posibilidad de evaluar la existencia de relaciones interespecíficas incluso a nivel individual.

En este trabajo, pretendo evaluar las afinidades ecológicas de estas dos especies en Punta Banda durante la temporada invernal 1996-97, contemplando las siguientes hipótesis:

Ya que *C. mauri* y *C. minutilla* son calidridinos con migración diferencial, se espera que en el estero Punta Banda haya una mayor proporción de machos y adultos en ambas especies.

Sus preferencias de hábitat son diferentes. Adicionalmente, a nivel de microhábitat, se espera ocurra una exclusión interespecífica en términos de la dureza del sustrato de alimentación.

Al ser especies "cercanas", sus conductas de alimentación y sus tasas de forrajeo deben ser similares en la escala espacial y temporal.

Considerando un patrón migratorio diferencial en clases de sexo y edad, es posible detectar conductas de territorialidad y dominancia a nivel intra e interespecifico.

II. OBJETIVO

Identificar interacciones ecológicas y de comportamiento entre *Calidris mauri* y *C. minutilla* durante su invernación 1996-97 en el Estero Punta Banda B.C., México.

Objetivos específicos.

Estimar la distribución temporal y espacial de las poblaciones invernales de *C. mauri* y *C. minutilla*.

Identificar elementos de segregación espacio-temporal entre estas especies.

Evaluar y comparar patrones de comportamiento de forrajeo y agonístico a nivel intra e interespecífico.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

III.1. Área de estudio

El Estero Punta Banda se localiza al noroeste de la península de Baja California ($31^{\circ} 40' - 31^{\circ} 48' N$ y $116^{\circ} 34' - 116^{\circ} 40' W$), a 13 km al Sur de la ciudad de Ensenada. En la zona predomina un clima semiárido templado, con una temperatura media anual de 16 ± 9.6 °C. El régimen de lluvias es invernal y el promedio anual de precipitación es de 200 a 300 mm (Bennet 1990).

Con una superficie aproximada de 20 km², el estero se extiende de Norte a Sur en la parte terminal costera de una cuenca sedimentaria denominada Valle de Maneadero. Este valle consta principalmente de terrenos de cultivo que limitan al estero en su parte Norte y Este. Al Sur, se extiende transversalmente un cuerpo montañoso que termina en la península de Punta Banda. Finalmente, el estero es flanqueado al Oeste por la bahía de Todos Santos. Diversos asentamientos humanos bordean al estero en casi toda su periferia: La población de Punta Banda, al Sur; numerosas rancherías hacia el valle de Maneadero, y edificaciones de índole turístico como hoteles y casas de campo, sobre todo a lo largo de la barra (Fig. 1).

El cuerpo de agua forma una "L" de 8 km de largo y 3 km en su parte más ancha. Está sujeto a mareas de tipo semidiurno (amplitud media 1.04 m) y la parte más profunda no sobrepasa los dos metros. Se encuentran dos subsistemas predominantes: las marismas con vegetación halófila y las planicies lodosas, siendo la marisma la de mayor cobertura (Buenrostro, 1996).

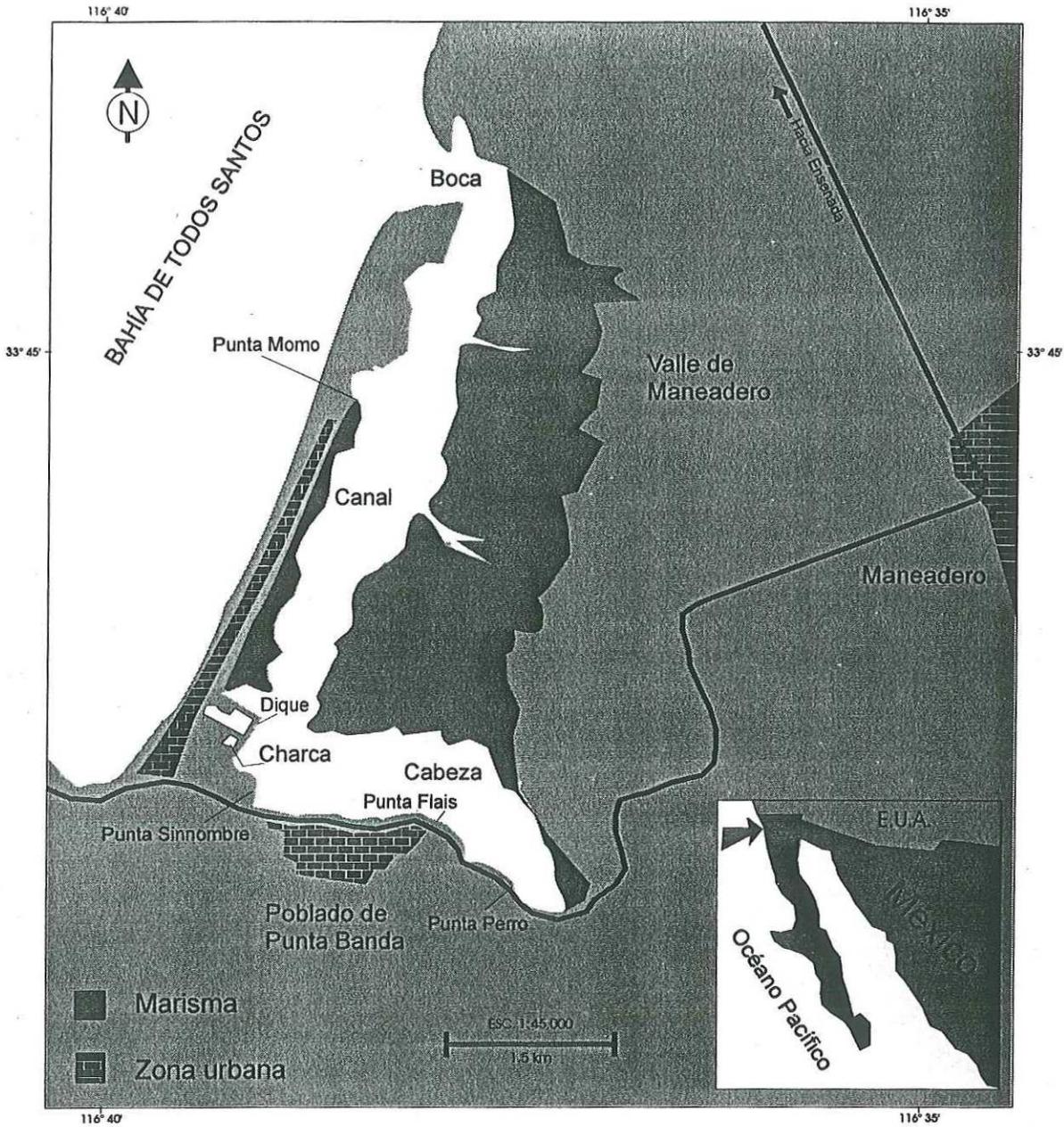


Figura 1. Área de estudio: Estero Punta Banda, B.C. México.

La laguna es separada de la bahía por una barra arenosa de 7 km de largo la cual se interrumpe en su extremo norte, este sitio es denominado la **boca** del estero y es una de las cinco zonas de muestreo designadas. Consta de marisma y de planicies lodosas con aparente mayor dureza del suelo respecto a las zonas de muestreo restantes.

La **cabeza** del estero es la zona de planicies lodosas más interna del estero y presenta en su parte Norte un amplio margen de marisma. En la base de la barra arenosa se localiza un **dique** que forma un estanque permanente y limita a un área de planicie lodosa que eventualmente se cubre de agua denominado **charca**. Son de naturaleza antropogénica y no están sujetas al régimen de mareas. La última zona de muestreo designada es denominada **canal** (por ser parte del mismo). Es un área de planicies lodosas ubicada a un kilómetro al sur de la boca, y se trata de dos bajos que se cubren de agua casi totalmente en marea alta, a excepción de sus partes más altas que están pobladas de vegetación de marisma.

III.2. Trabajo de campo.

Se realizaron dos visitas de muestreo preliminar durante el mes de septiembre de 1996. A partir de octubre hasta abril de 1997, se efectuaron once visitas al Estero de Punta Banda. La extensión de cada visita fluctuó entre tres y cinco días (Tabla I), además se realizaron visitas de un día para censar a las

Tabla I. Cronograma de actividades realizadas en las fechas de visitas de campo al estero Punta Banda durante la temporada invernal de 1996-1997.

	1		9		6		9		1		9		7	
	SEP-I	SEP-II	OCT-I	OCT-II	NOV	DIC	ENE	FEB-I	FEB-II	MAR-I	MAR-II	ABR-I	ABR-II	
Marcado	14,15	26-29	12-14	26-27	11,23, 25,26	8-10 11,12	22-24	7-9	20,21	8-10	21-23	4-6	20,21	
Avistamientos	13,15	25-29	11-5, 20	23-27, 29,30	10,11, 22, 24-26	3,5, 8-12, 14	20,22, 24	5-9	19-23	8-10	20-24	4-6	20-21	
Censos	—	—	3	20	3,17	16	—	1, 14	16,					
Observación Conducta de forrajeo	14,15	26-29	11-15	23-27	25-26	8- 12,14	20,22, 24	5-8	19-22	8-10	20-23	4-6	20,21	
Observación Conducta agonística		26-29	11-15	23-27	22-26	8-14, 14	20,22, 24	5-8	19-23	8-10	20-23	4-6	20,21	

aves playeras presentes en el estero. La nomenclatura para cada periodo de muestreo se designó de acuerdo al orden en que sucedieron los muestreos en cada mes, (p.e. FEB-II es la segunda visita del mes de febrero). Se designó una simbología para cada especie abreviando como "Cma" a *Calidris mauri* y "Cmi" para *Calidris minutilla*.

De acuerdo a los objetivos propuestos, el muestreo comprendió tres rubros: a) censos, b) captura y avistamiento de las aves y c) observaciones de comportamiento.

III.2.1. Censos.

Con el fin de determinar la abundancia, se efectuaron conteos mensuales de las aves playeras "barriendo" la zona a lo largo de la línea de costa. Se utilizaron telescopios de 10 x 50 y binoculares de 15 x 50. Se procuró que las condiciones fueran de mareas muertas a fin de disminuir el riesgo de recuento. En cada censo, se abarcó la mayoría de las planicies lodosas del estero, a partir de los siguientes puntos de observación (designados arbitrariamente a falta de referencias conocidas): la Boca, Punta Perro, Punta Flais, Punta Sinnombre, Dique, Canal y Punta Momo (Fig. 1).

III.2.2. Captura y recaptura .

1) Captura y marcado.

Según las condiciones y características de las zonas de muestreo, tanto en planicies lodosas como en la marisma, se capturaron a las aves mediante redes

de niebla (3 x 10 m) generalmente dispuestas en el sentido y dirección de la línea ascendente de marea,

A cada *Calidris mauri* capturado se le colocó en la pierna derecha un anillo de metal (del U.S. Fish and Wildlife Service) junto con uno de plástico bicolor (rojo-amarillo) identificándolo como marcado en México. Además, se le colocó en tarsos y pierna izquierda, un código de colores para su individualización, es decir, una combinación de 3 a 5 anillos de plástico (Darvic) resistentes al ultravioleta (Rojo, Amarillo, Blanco y Verde). Para *Calidris minutilla*, dichas marcas fueron dispuestas en sentido inverso al de *C. mauri*, es decir, el anillo de metal y bicolor fueron colocados en la pierna izquierda y el código de colores inicia en tarso izquierdo, pierna derecha y tarso derecho.

A todas las aves capturadas se les midió peso y talla (total, cuerda alar, y culmen). Se determinó el sexo de acuerdo a la longitud del culmen expuesto: según Page y Fearis (1971) los machos de *C. mauri* tienen un culmen no mayor de 24.2 mm en tanto el de las hembras mide no menos de 24.8 mm. Para *C. minutilla*, Butler y Kaiser (1995), proponen menos de 17.5 mm para machos y más de 18.7 mm para las hembras. Las mediciones intermedias fueron consideradas como de sexo desconocido. Además fueron determinadas la edad (adulto y subadulto) según Page et al. (1972) y Wilson (1994); estado de muda, e índice de grasa. Aquellas aves recapturadas les fueron medidos su peso, su cuerda alar, ala total y se determinó su índice de grasa. Los datos morfométricos, el peso y el índice de grasa no se reportan en este trabajo.

2) Avistamientos (Recaptura)

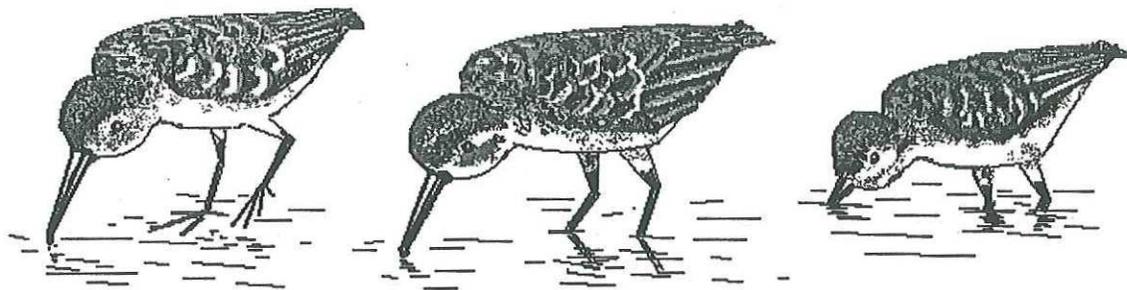
Mediante el uso de telescopios (10 x 50) se efectuaron avistamientos de las aves en las zonas de muestreo. A las que fueron avistadas con las marcas, se les consideró como recaptura y se anotó: fecha y hora de avistamiento, código de colores, hábitat y actividad (alimentación, reposo o acicalamiento).

III.2.3. Observaciones de Comportamiento.

Se evaluaron dos clases de conductas: las de forrajeo y las de territorialidad. Para las observaciones de estas conductas fueron considerados los siguientes factores:

Tamaño del grupo (TP) y composición específica. Se hicieron conteos (o estimaciones en los casos de más de 100 individuos o tiempos de observación limitados) de las aves que formaban las parvadas así como la identificación de parvadas mixtas.

Dureza del sustrato. Expresado indirectamente en el grado de hundimiento del tarso de las aves sobre el sustrato de alimentación (Fig. 2). A) Alta: el nivel del sustrato permite ver descubiertos los falanges; B) Media: nivel del sustrato por arriba de los falanges; y C) Baja, nivel del sustrato al menos a la altura de la coyuntura tarso-pierna.



Sustrato tipo A o de dureza alta. Son observables las falanges.

Sustrato tipo B o de dureza intermedia. El nivel de hundimiento inmediatamente arriba de las falanges.

Sustrato tipo C o de dureza baja. El nivel del sustrato al menos a la altura de la unión tarso-pierna.

Figura 2. Niveles de dureza del sustrato de alimentación según el grado de hundimiento de *Calidris mauri* y *C. minutilla* observados en el estero de Punta Banda, invierno 1996-97.

1) Conducta de forrajeo.

Con el fin de evaluar las tasas de forrajeo de ambas especies, se realizaron observaciones durante tres minutos de los movimientos individuales relacionados a la actividad de forrajeo. Se contabilizó el número de veces en que el ave insertó el pico sobre el sustrato. Para esta conducta se definieron dos variantes: 1) **Prueba (Pr)**, Movimiento simple y superficial del pico sobre el sustrato de alimentación. 2) **Picoteo (Pic)**, Movimiento rápido y repetido del pico sin retirarlo del sustrato y a un nivel más profundo (al menos a la mitad del pico). Además se contabilizó el número de pasos implicados en dicha acción. Esto, para calcular el número de pasos por unidad de tiempo (Velocidad de desplazamiento) y por cada intento de Prueba o Picoteo (Razón Pas/Pr y Pas/Pic).

2) Territorialidad.

Considerando la definición de interacción agonística de Slotow (1996) como el evento en que “un individuo abandona su sitio de alimentación con un salto o vuelo en respuesta a un segundo individuo”, se hicieron observaciones sobre la ocurrencia de conductas agonísticas entre los individuos en las zonas de alimentación, intra e interespecíficamente, registrándose los siguientes elementos de relación:

Hora de ocurrencia. Hora en que se observó el encuentro agonístico y la hora inicial y final de observación.

Grado de intensidad. Se definieron tres niveles de intensidad de agresión (Figura 3) apegándose a los siguientes criterios: I) el ave mantiene erectas las plumas timoneras y muestra desplantes (a veces con las alas extendidas) en desplazamientos cortos (pasos) hacia el individuo receptor sin haber contacto; II) despliegue en el que el individuo corre (con o sin las alas extendidas) o vuela en dirección al individuo receptor sin haber contacto; y III) despliegue más intenso en el que el individuo hace contacto físico con el receptor mediante choque del pecho y algunas veces ocurren picoteos.

Agresividad. Se registró la especie de el individuo que agrede o inicia la interacción y del que es receptor de la agresión. La notación Cma/Cmi significa que un individuo de *C. mauri* agredió a uno de *C. minutilla*. En el caso de individuos marcados se anotó el código de colores.

Dominio. Se anotó qué individuo (agresor o receptor) tuvo éxito en la interacción en términos de cuál logró quedarse con el sitio de alimentación.

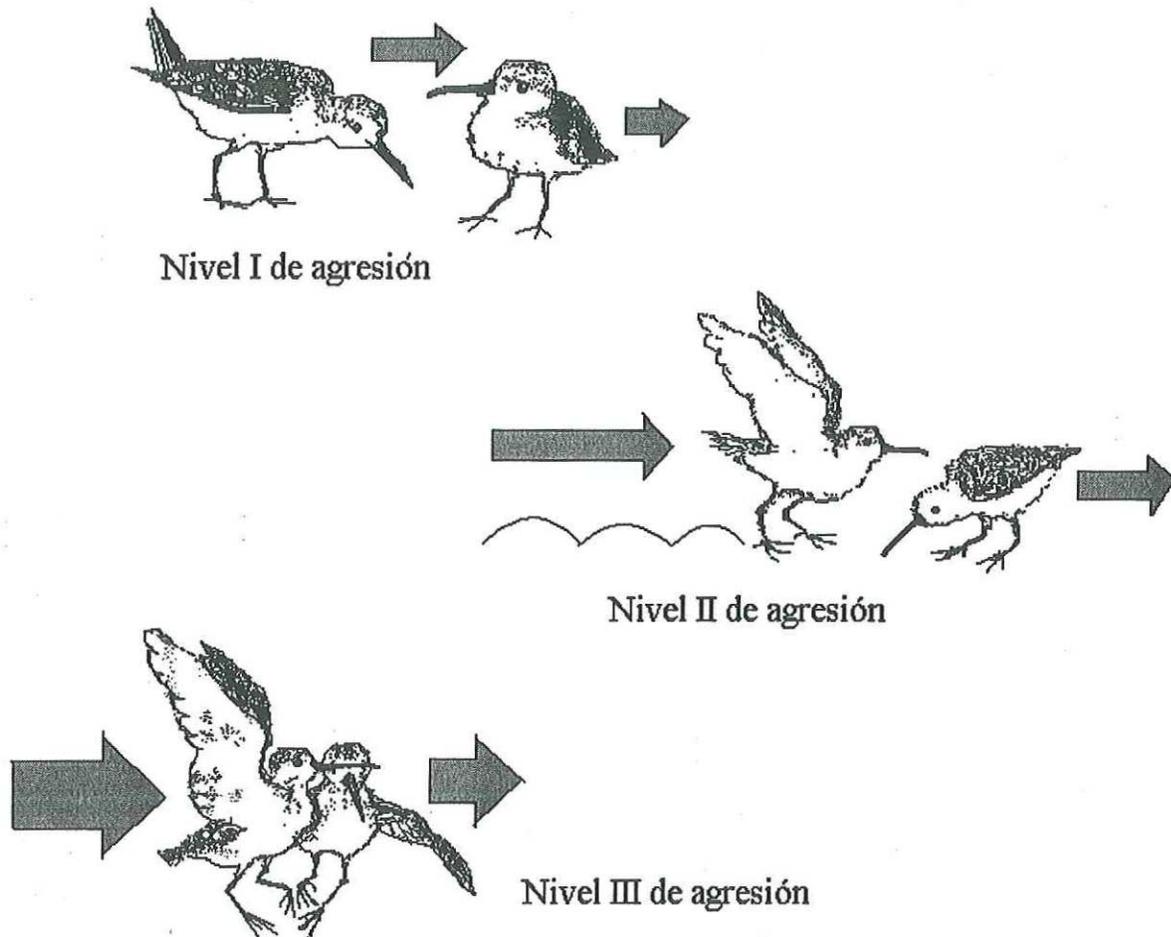


Figura 3. Niveles de intensidad de agresión entre individuos de *Calidris mauri* y *C. minutilla* observados en el estero de Punta Banda, invierno 1996-97.

III.3. Análisis de datos.

Con el fin de determinar si la proporción *C. minutilla*-*C. mauri* en cada parvada era representativa de la del estero, se comparó el promedio las proporciones obtenidas de cada método de estimación (parvadas mixtas y censos). La comparación se hizo por medio de una prueba t-Student, $\alpha=0.05$, con la previa transformación arcoseno (Ascombe 1948 en Zar 1984) de las proporciones de cada periodo de muestreo.

De los datos de captura, sólo se utilizaron los referentes a las clases de edad y sexo y los códigos de las aves marcadas. Se utilizó la prueba de proporciones Z, con un $\alpha=0.05$ para la comparación entre especies respecto a la proporción de sexo y edad.

En los datos de comportamiento, se utilizó una prueba de bondad de ajuste χ^2 , $\alpha=0.05$, para el caso de la tasas de forrajeo de ambas especies respecto a los periodos de muestreo y a los niveles de dureza del sustrato de alimentación. Por otro lado, para las comparaciones entre especies (en el forrajeo) y entre las clases de edad y sexo (conducta agonística), se utilizó la prueba de aproximación t de Welch (para diferencia de medias con varianzas desiguales) y se hizo una prueba de poder para los casos de significación dudosa (Zar, 1984).

En un análisis alterno para evaluar diferencias entre la estructura de alimentación de ambas especies, se tomaron cuatro medidas del culmen de 42 especímenes de *C. mauri* y 42 de *C. minutilla*, pertenecientes a la colección del Natural History Museum of San Diego, y facilitados por Phillip Unitt. Las medidas

fueron: Largo del culmen expuesto, altura de la base del culmen, ancho de la base del culmen y ancho de la parte distal del culmen. La comparación entre especies se hizo aplicando el estadístico de prueba Z de dos colas con un $\alpha=0.05$.

IV. RESULTADOS

IV.1. Las poblaciones de *Calidris mauri* y *Calidris minutilla*.

IV.1.1. Abundancia.

En octubre de 1996, al inicio de la temporada se contabilizaron 1400 *Calidris mauri* en el estero; dicha cantidad se incrementó en poco más de dos terceras partes (2547) a inicios de noviembre y así permaneció hasta mediados de diciembre. El número mayor de aves de esta especie, 2564, se registró el 17 de noviembre. Al inicio del mes de febrero de 1997 (en enero no se realizó censo), el tamaño de la población decreció a 1599 aves, es decir, poco más de dos tercios de la mayor abundancia registrada. Tal decremento continuó gradualmente hasta principios de abril (501 aves) y luego ascendió a 1190 una quincena después, debido posiblemente al paso de aves en su migración de primavera (Fig 4).

En contraste, *Calidris minutilla* fue menos abundante en el estero (menos del 10 % respecto a *C. mauri*). En octubre de 1996 se contaron 103 individuos, siendo también el 17 de noviembre cuando más aves de esta especie se registraron (220). No más de una centena de aves fueron censadas en el estero en los siguientes tres meses. A partir de marzo de 1997 ya no se registraron en los censos individuos de esta especie (Fig. 4).

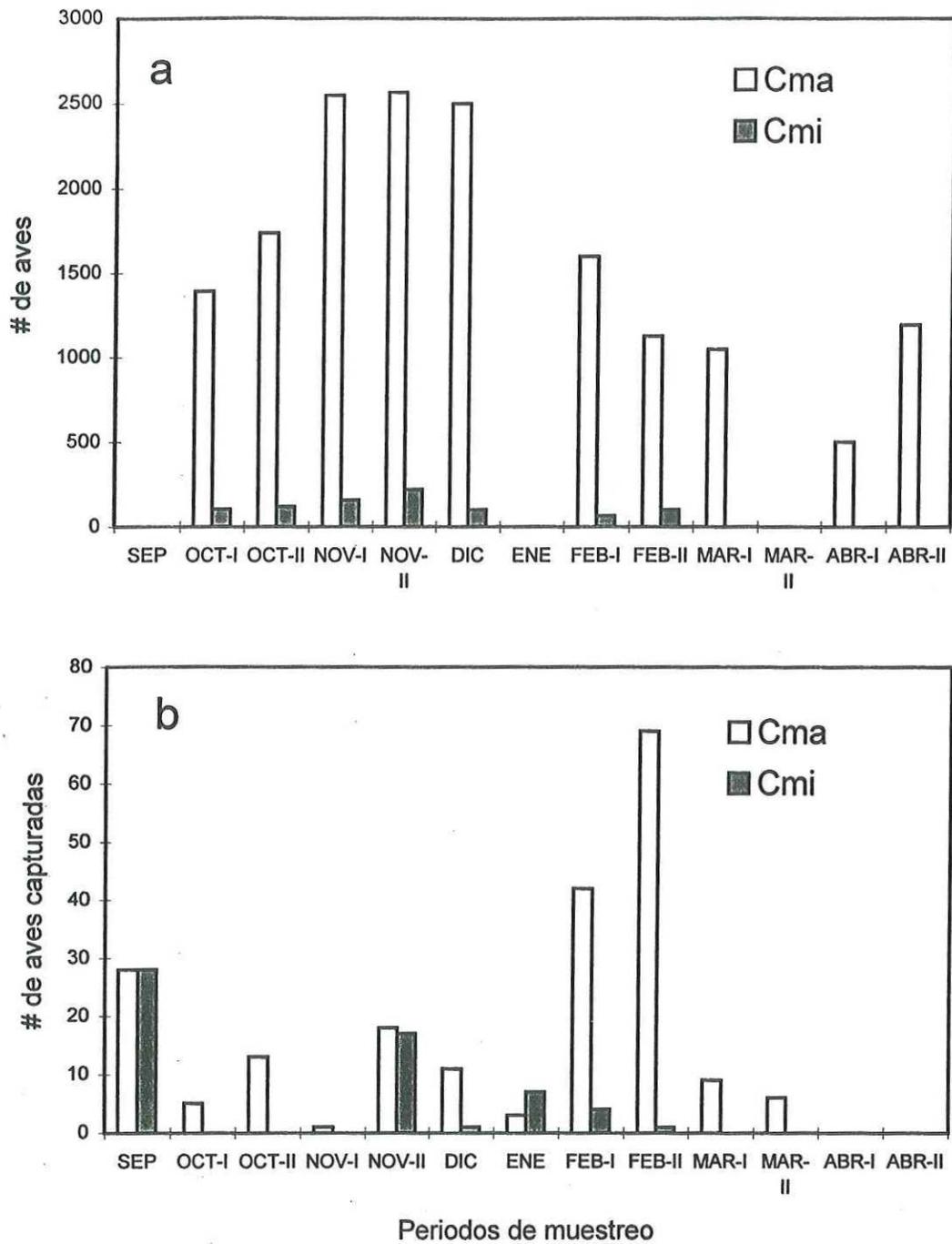


Figura 4. Abundancia (a) y captura (b) de *Calidris mauri* (Cma) y *Calidris minutilla* (Cmi) en el estero Punta Banda B.C., invierno de 1996-97.

IV.1.2. Captura y avistamiento.

Desde septiembre de 1996 a marzo de 1997, fueron capturados un total de 249 aves: 191 *C. mauri* de los cuales 187 fueron marcados y 58 *C. minutilla* de los cuales fueron marcados 54. A lo largo de la temporada el número de aves capturadas fue variable, siendo el mes de febrero en el que se registró la captura de *C. mauri* más numerosa (32 aves el 7 de febrero de 1997). En tanto que el máximo número de capturas (24 aves) de *C. minutilla* ocurrió el 29 de septiembre de 1996. En la mayoría de los casos, se capturaron sólo *C. mauri* (en 19 de 28 días de captura) y sólo en tres ocasiones *C. minutilla* superó a *C. mauri* en aves capturadas (Fig. 4).

Se abocaron 54 días a la búsqueda de individuos marcados. En los cuales se realizaron 801 avistamientos de *C. mauri* y 13 avistamientos de *C. minutilla*. El primer individuo de *C. mauri* avistado fue el 29 de septiembre de 1996 y el último fue el 2 de abril de 1997. En tanto que el 3 de octubre se avistó por primera vez a un *C. minutilla* y el 23 de febrero de 1997 se hizo el último avistamiento para esta especie.

IV.1.3. Composición específica en parvadas mixtas.

De acuerdo al registro del número de aves de ambas especies en grupos o parvadas mixtas observadas a lo largo de la temporada (desde septiembre de 1996 a marzo de 1997), se consideraron 84 grupos. El tamaño de los grupos fue variable y sólo en el 26.2 % de los casos, la proporción de *C. minutilla* en ellos fue mayor a la mitad (Fig. 5-a). En general se encontró un valor bajo en la

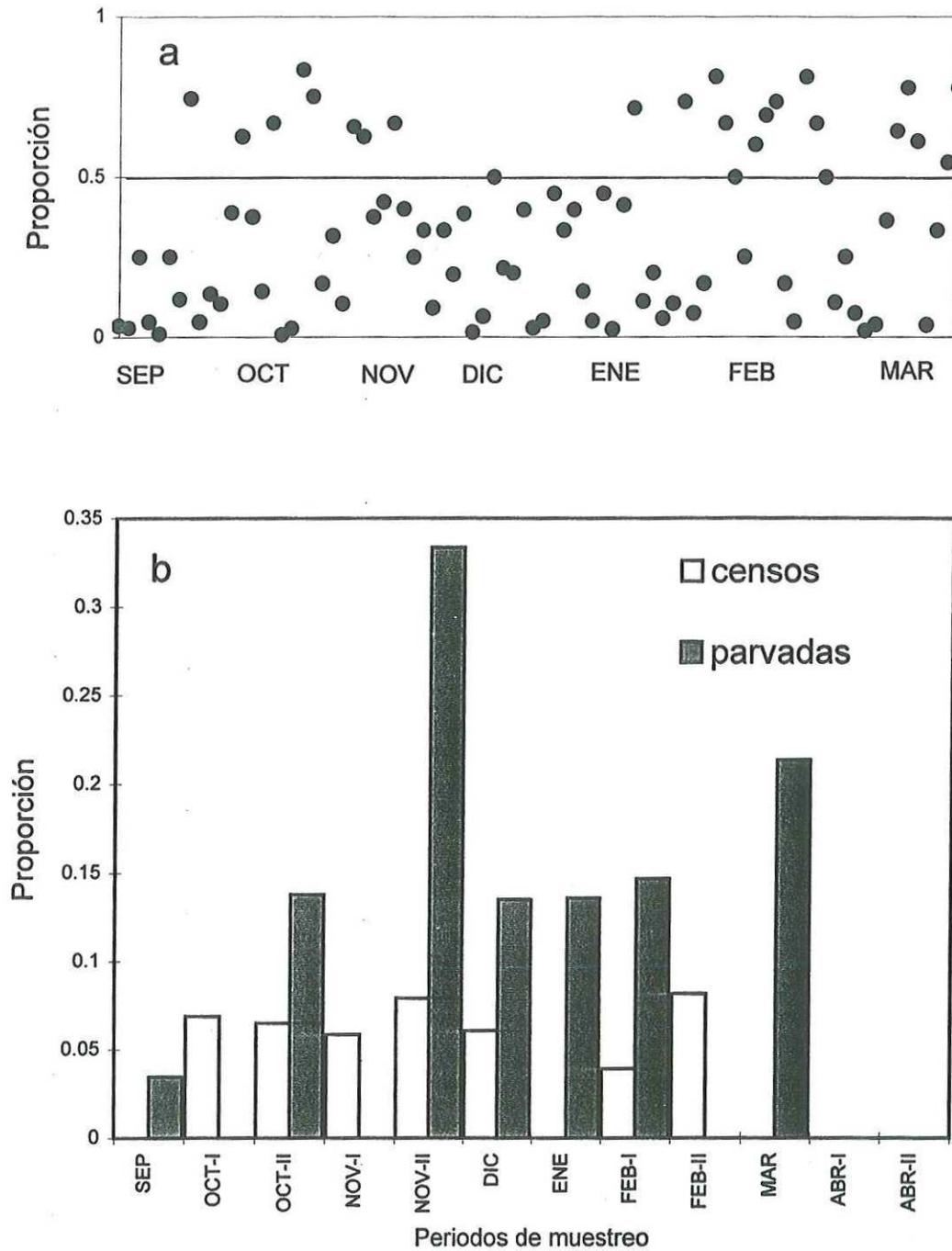


Figura 5. a) Proporción de *Calidris minutilla* en 84 parvadas mixtas (*C. mauri*, *C. minutilla*), observadas en la temporada. b) Valores promedio en censos (todo el estero) y en parvadas.

composición específica promedio mensual de *C. minutilla* respecto a *C. mauri*. A excepción del mes de noviembre (dos grupos registrados), la presencia de *C. minutilla* fue proporcionalmente igual o menor a 0.21 (Figs. 5-b, barras sombreadas).

Comparando la composición específica entre los datos de abundancia obtenidos a nivel global (censos) y a aquellos obtenidos en base a parvadas mixtas, se observa que la proporción de *C. minutilla* obtenida a nivel global es casi la mitad de la que se obtuvo en promedio a nivel de grupos y la diferencia entre ambos métodos de estimación es significativa (t -Student =2.86, 6 g.l., $P < 0.01$). En ambos casos se observa una aparente constancia a lo largo de la temporada invernal, (Fig. 5-b).

IV.1.4. Edad y sexo.

De acuerdo al sexo y edad de las aves capturadas de ambas especies, se encontró que para *C. mauri*, 79 fueron adultos y 124 fueron juveniles. De 198 aves, 142 fueron machos, 51 hembras y sólo a ocho aves no se les pudo determinar el sexo. En tanto que para *C. minutilla*, 22 fueron machos, 15 hembras y 21 resultaron de sexo desconocido; 41 adultos y 18 juveniles. La tabla II muestra el número y proporción de sexo y edad de ambas especies capturadas a lo largo de la temporada.

Tabla II. Proporción en sexo y edad de *C. mauri* y *C. minutilla* en el estero Punta Banda B.C. Invierno 1996-97. M=macho; H=hembra; D=Desconocido; P=Proporción; A=Adulto; J=Juvenil.

Fecha	<i>Calidris mauri</i>							<i>Calidris minutilla</i>						
	M	H	D	P(M)	A	J	P(A)	M	H	D	P(M)	A	J	P(A)
1996														
15/sep	2			1.0	2		1.0							
26	18	1		0.94	19		1.0	4			1.0	4		1.0
28	1			1.0	1		1.0							
29	6			1.0	6		1.0	12	3	9	0.5	24		1.0
11/Oct	1			1.0	1		1.0							
14	4			1.0	4		1.0							
24	11			1.0	8	3	0.72							
26	1			1.0	1		1.0							
27	1			1.0		1								
12/Nov		1			1		1.0							
23	6			1.0	4	3	0.57	2	4	5	0.18	2	9	0.18
25	11			1.0	5	6	0.45	1	1	2	0.25		3	
26								1		1	0.5	1.0	1	0.5
8/Dic	6	1		0.85	1	6	0.14		1			1.0		1.0
10	2			1.0		2								
11		2				2								
1997														
22/Ene		1				1		2	5		0.28	5	2	0.71
23	1	1	1	0.33	1	1	0.5							
7/Feb	24	6	2	0.75	11	21	0.34			3		3		1.0
9	7	3		0.7	1	9	0.1		1				1	
20	11	11	1	0.47	5	18	0.21							
21	17	8	3	0.6	5	25	0.16			1		1		1.0
23	8	5	1	0.57		14								
8/Mar		1				1								
10	5	3		0.62	2	6	0.25							
21		1				1								
22	2	2		0.50	1	3	0.25							
23		1				1								
TOTAL	142	51	8		79	124		22	15	21		41	16	

En el estero, al igual que en temporadas pasadas (Buenrostro 1996; Fernández 1996), se presentó una proporción mayor de machos que de hembras en *C. mauri* (0.71 y 0.24 respectivamente) y 4 % de individuos de sexo desconocido. En tanto que *C. minutilla*, si bien, proporcionalmente se presentaron más machos que hembras, la diferencia no es tan marcada (0.37 y 0.25 respectivamente). En contraste con *C. mauri*, la cantidad de individuos de sexo indeterminado casi iguala a la del sexo masculino (0.36) (Tabla II).

Considerando sólo a las aves sexadas, la proporción se mantiene, es decir, es mayor para los machos en ambas especies, y más acentuada la diferencia en el caso de *C. mauri*. No obstante no se encontraron diferencias significativas en la proporción de sexos entre ambas especies ($Z= 1.87$; $0.05 < P < 0.10$).

En cuanto a las edades, se encontró que la proporción de adultos-juveniles fue significativamente diferente entre las especies ($Z= 58.2$; $P < 0.001$) el patrón entre ambas especies se mostró inverso. La presencia de adultos de *C. mauri* fue menor respecto a los juveniles (0.38 y 0.61 respectivamente). En cambio, la proporción de adultos de *C. minutilla* fue mayor que la de juveniles (0.71 y 0.28 respectivamente). En un análisis mensual, la Figura 6 muestra que la presencia de hembras de *C. minutilla* fue mayor a finales de la temporada invernal, en comparación a *C. mauri*. Incluso en el mes de febrero, las capturas de *C. minutilla* constaron exclusivamente de hembras. Por otra parte, en dicha etapa, son los individuos adultos de *C. minutilla* los que permanecieron más tiempo que los correspondientes a *C. mauri*.

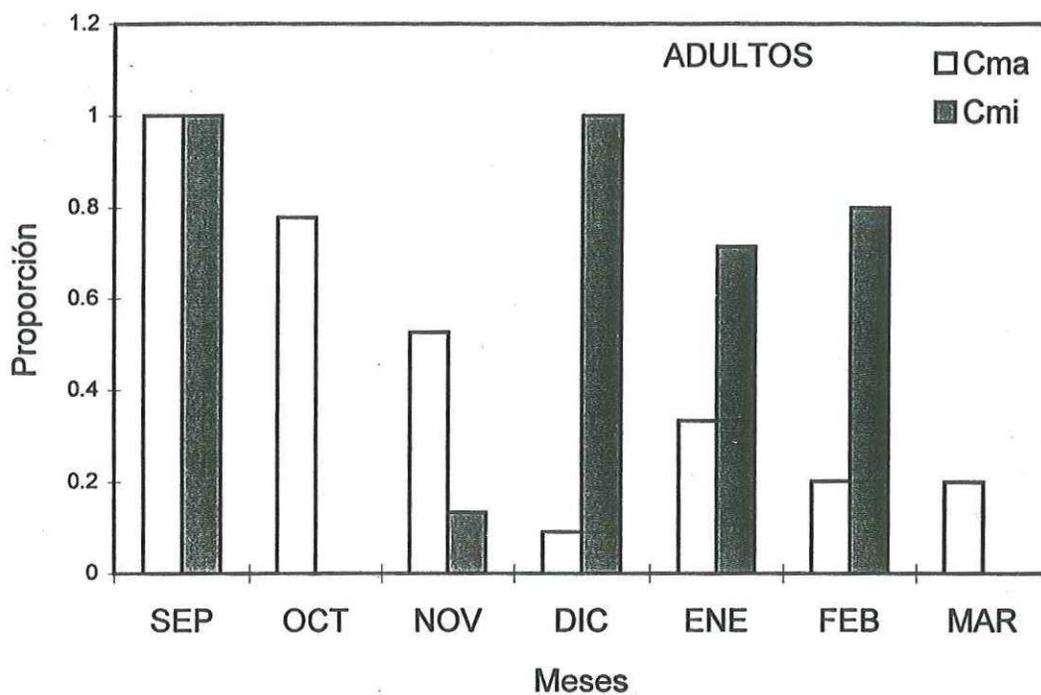
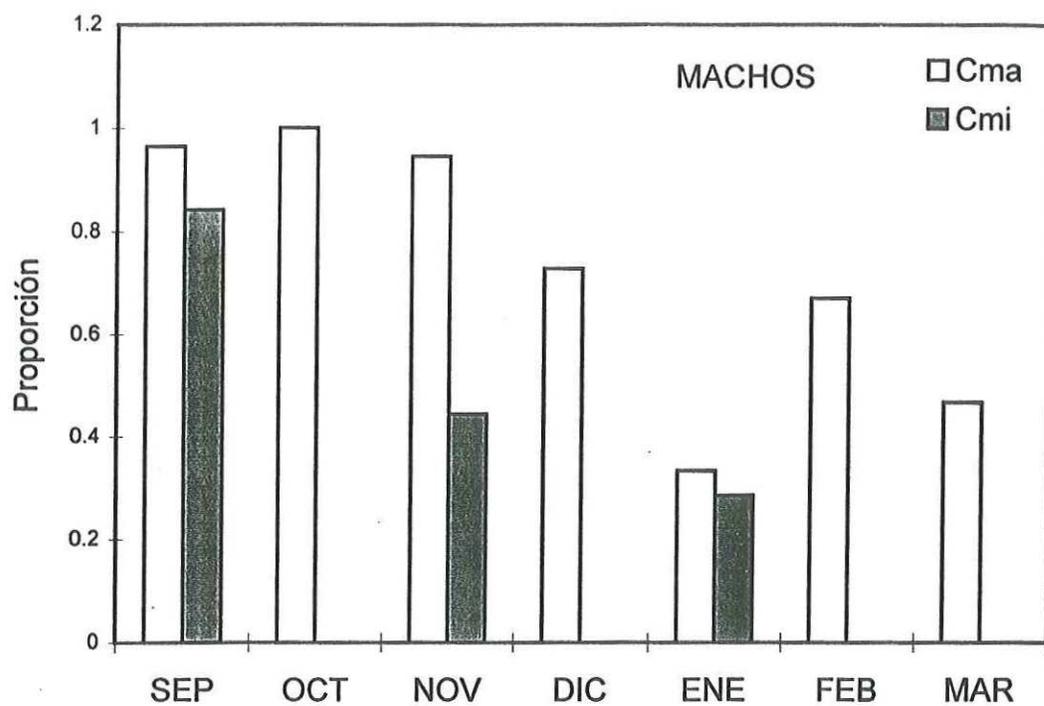


Figura 6. Proporción mensual de sexo y edad en las capturas de *Calidris mauri* (Cma) y *C. minutilla* (Cmi), durante la temporada 1996-97 en el estero Punta Banda.

IV.2. Conducta de forrajeo.

IV.2.1. Tasa de forrajeo.

En la temporada, se efectuaron 218 observaciones para *C. mauri* y 65 para *C. minutilla*. Dichas observaciones implicaron 822.13 minutos de los cuales 645.13 corresponden a *C. mauri* y 177 minutos a *C. minutilla*.

Se calculó la tasa de forrajeo, (número de pruebas por minuto (Pr/min) o número de picoteos por minuto (Pics/min)). En la mayoría de los casos, ambas especies presentaron un número de pruebas sensiblemente mayor que el de picoteos por cada minuto de observación. Para *C. mauri*, sólo en la primera semana de febrero, fueron marginalmente semejantes (t -Welch = 1.94; $P=0.057$) y lo mismo ocurrió en noviembre y enero para *C. minutilla* (t -Welch = 1.42; $P=0.24$ y t -Welch=1.6; $P=0.14$, respectivamente).

La tasa de forrajeo en base a pruebas por minuto para *C. mauri* no fue diferente a lo largo de la temporada ($\chi^2 = 7.16$, $v=8$, $P>0.5$). En cambio si se encontraron diferencias para *C. minutilla*: $\chi^2=125.7$, $v=8$, $P=0.001$. En la comparación entre especies, este tipo de forrajeo fue semejante desde el mes de octubre hasta enero de 1997. A partir de febrero difieren significativamente: t -Welch=2.56, $P=0.02$ (FEB-I); t -Welch=4.29, $P=0.007$ (FEB-II); t -Welch=7.16, $P=0.0008$ (MAR-I) y t -Welch=6.1, $P=0.001$ (MAR-II). Además se aprecia un aumento gradual en esta tasa de forrajeo promedio por parte de *C. minutilla*, llegando a un máximo de 100 Pr/min al inicio del mes de marzo en tanto que *C.*

mauri mantuvo la tasa de forrajeo entre 20 y 35 Pr/min hasta el final de la temporada (Fig. 7).

Considerando el número Pics/min en la temporada (Fig. 8), también se encontraron diferencias significativas para cada especie (*C. mauri*: $\chi^2= 17.8$, $\nu=8$, $P< 0.025$; *C. minutilla*: $\chi^2= 24.4$, $\nu=8$, $P<0.005$). Entre las especies, si bien no se observan diferencias marcadas a excepción de principios de octubre y de diciembre (t-Welch=4.37, $P=0.0002$ y t-Welch=3.67, $P=0.0009$ respectivamente), *C. minutilla* presentó en promedio, una mayor tasa de forrajeo que *C. mauri*. Valores por arriba de 14 picoteos por minuto ocurrieron solo a principios de febrero. Después de este periodo la frecuencia de este tipo de forrajeo fue cada vez menor en ambas especies.

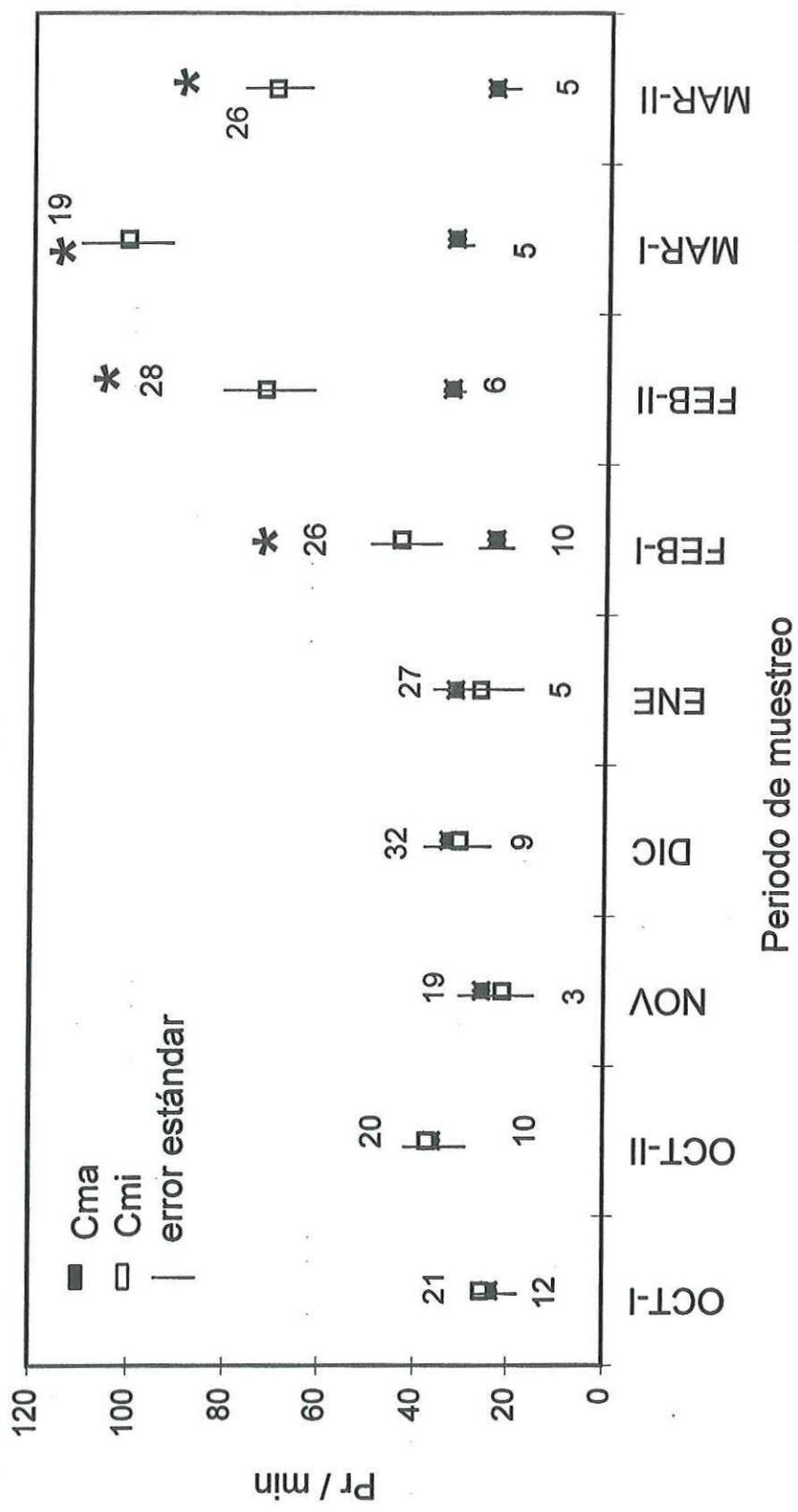


Figura 7. Tasa de forrajeo media (Pruebas/minuto) de *C. mauri* (Cma) y *C. minutilla* (Cmi) en la temporada 1996-97. Se muestra el número de observaciones (arriba Cma, abajo Cmi) y diferencias significativas ($P < 0.5$) entre especies (*).

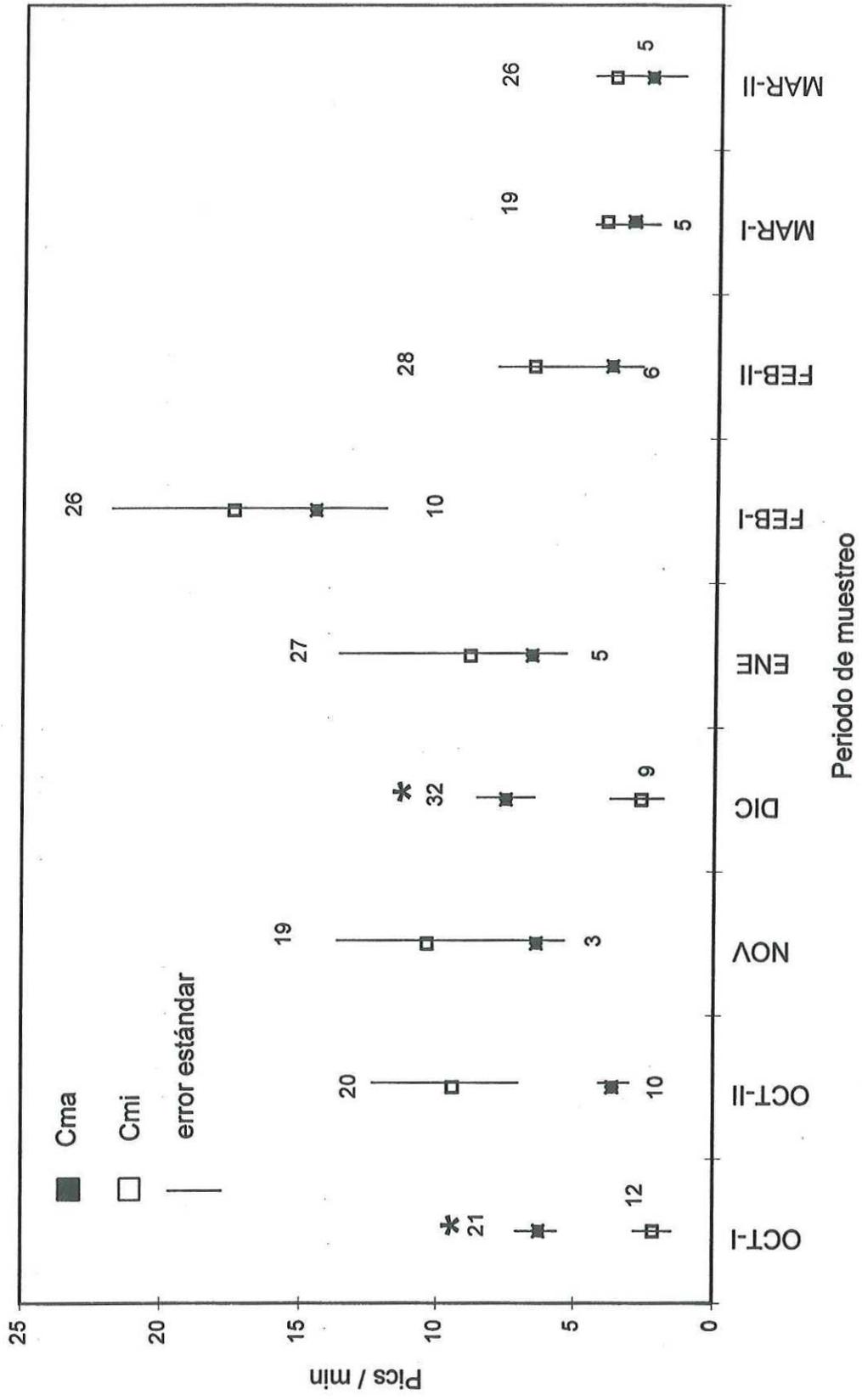


Figura 8. Tasa de forrajeo media (Picoteos / minuto) de *Calidris mauri* (Cma) y *Calidris minutilla* (Cmi) en el invierno 1996-97. Se muestra el número de observaciones y las diferencias significativas ($P < 0.05$) entre especies (*).

IV.2.2. Tasa de forrajeo y la dureza del sustrato de alimentación.

De acuerdo a los tres niveles de dureza del sustrato, ambas especies mostraron diferencias en el uso proporcional de cada nivel de dureza ($\chi^2= 174.2$, $v=2$, $P<0.001$). *C. mauri* se alimentó preponderantemente en sitios de dureza media en tanto que *C. minutilla* lo hizo más sobre sustratos duros (Fig. 9). En sustratos de dureza baja, ambas especies ocurrieron de manera semejante y en la menor proporción.

Los valores de tasa de forrajeo en pruebas y picoteos se cotejaron con los niveles de dureza del sustrato en los que se observaron a las aves alimentarse. *C. mauri* no mostró ser más o menos rápido en su forrajeo por pruebas respecto al nivel de dureza ($\chi^2= 0.23$, $v=2$, $P>0.75$), en cambio *C. minutilla* si lo fue ($\chi^2= 9.33$, $v=2$, $P< 0.01$). En promedio fue dos veces más rápido que *C. mauri* en sustratos duros, esta diferencia disminuye conforme el sustrato fue más blando (Fig. 10-a). Las diferencias fueron significativas en sustratos de dureza alta y media (t-Welch= 3.86, $P=0.002$ y t-Welch= 3.1, $P=0.006$ respectivamente).

Para ambas especies, no hubo diferencias respecto al nivel de dureza del sustrato en la tasa de forrajeo con base a picoteos: $\chi^2 = 4.95$, $v=2$, $P>0.05$ (*C. mauri*) y $\chi^2= 0.93$, $v=2$, $P=0.5$ (*C. minutilla*). El forrajeo de *C. mauri* presentó velocidades mayores en los sustratos más blandos y *C. minutilla* en los sustratos de dureza intermedia, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre especies (Fig. 10-b).

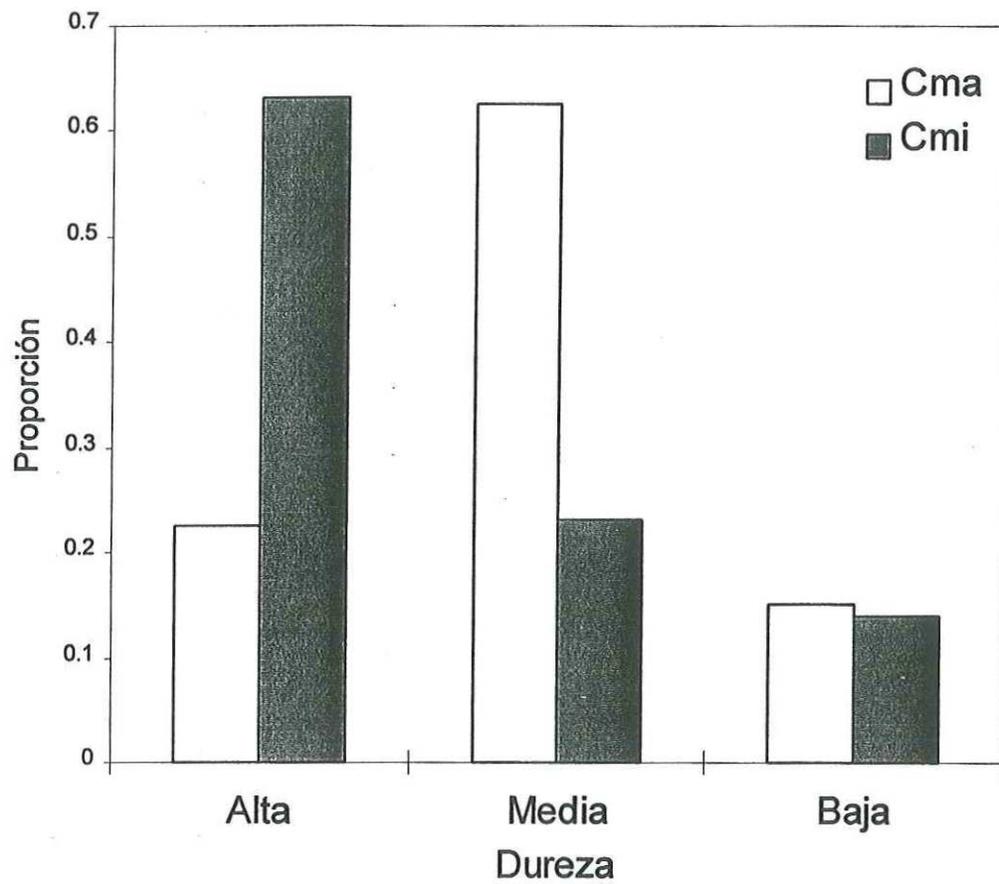


Figura 9. Uso del sitio de alimentación de *Calidris mauri* (Cma) y *Calidris minutilla* (Cmi) según la dureza del sustrato en el estero Punta Banda, invierno de 1996-97.

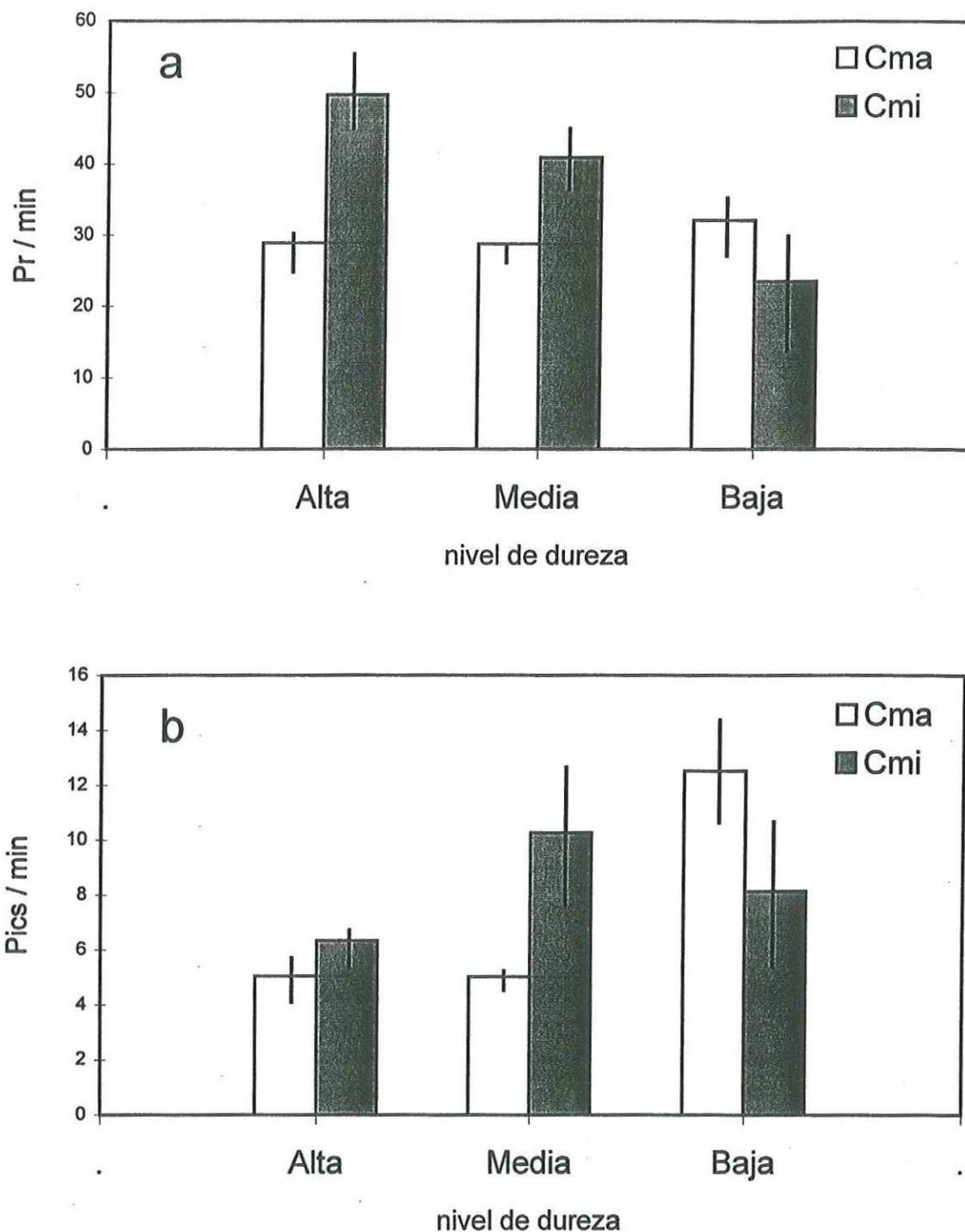


Figura 10. Tasa de forrajeo (media y e.s.) en Pruebas (a) y Picoteos (b) por minuto, de acuerdo a la dureza del sustrato de alimentación, invierno 1996-97. (Cma): *Calidris mauri*; (Cmi): *C. minutilla*. (*): diferencias significativas entre especies.

A lo largo de la temporada, *C. minutilla* presentó en promedio una tasa de forrajeo constante sobre sustratos duros y con mayores valores de pruebas por minuto. En sustratos de dureza media y baja, esta especie ocurrió de manera esporádica y con tendencia a tasas (Pr/min) mayores que *C. mauri*. Por su parte *C. mauri* estuvo constantemente presente en sustratos de dureza intermedia y con valores de velocidad de forrajeo poco variantes, tanto en pruebas como en picoteos, pero menores que *C. minutilla*. (Fig. 11).

IV.2.3. Velocidad de desplazamiento.

La velocidad de desplazamiento promedio en ambas especies fue diferente a lo largo de la temporada ($\chi^2 = 123.1$, $\nu=8$, $P=0.05$ para *C. mauri* y $\chi^2 = 61.01$, $\nu=8$, $P<0.05$ para *C. minutilla*). En general, fue acrecentándose conforme la temporada avanzó. Entre especies, se observó a finales de febrero un incremento significativo ($t\text{-Welch}=2.55$, $\nu=6$, $P=0.04$) por parte de *C. mauri*, llegando a inicios de marzo a 150 pasos por minuto, poco más del 60% de lo registrado para *C. minutilla* en el mismo periodo (92 Pas/min). Esta diferencia se atenúa de nuevo para finales del mismo mes (Fig.12).

No se observaron diferencias significativas de la razón entre el número de pasos respecto al número de pruebas (Pas/Pr) a lo largo de la temporada para ambas especies: $\chi^2=3.35$, $\nu=8$, $P>0.90$ (*C. mauri*) y $\chi^2= 4.62$, $\nu=8$, $P>0.75$ (*C. minutilla*). En tanto que para la razón pasos-picoteo (Pas/Pic), si existieron tales diferencias: $\chi^2= 112.18$, $\nu=8$, $P< 0.001$ (*C. mauri*) y $\chi^2=26.30$, $\nu=8$, $P< 0.001$ (*C.*

minutilla). Las diferencias significativas entre especies (t-Welch) indican un patrón distinto en estas relaciones por cada periodo de muestreo: $t=4.57$, $P=0.0005$, NOV; $t=2.33$, $P=0.02$, FEB-I; $t=7.63$, $P<0.001$, FEB-II; $t=6.28$, $P<0.001$, MAR-I; y $t=8.9$, $P<0.001$, MAR-II para Pas/ Pr. El número de pasos por picoteo fue diferente en los periodos de NOV: $t=3.99$, $P=0.0007$ y MAR-II $t=3.41$, $P=0.002$. En la figura 13, se observa que en el mes de febrero *C. mauri* incrementó el número de pasos por cada prueba respecto a *C. minutilla*. Esto es, en la parte final de la temporada de invernación *C. mauri* recorrió más espacio para hacer un intento de prueba que *C. minutilla*. Lo mismo se aprecia respecto a la relación Pas/Pic en el mes de marzo.

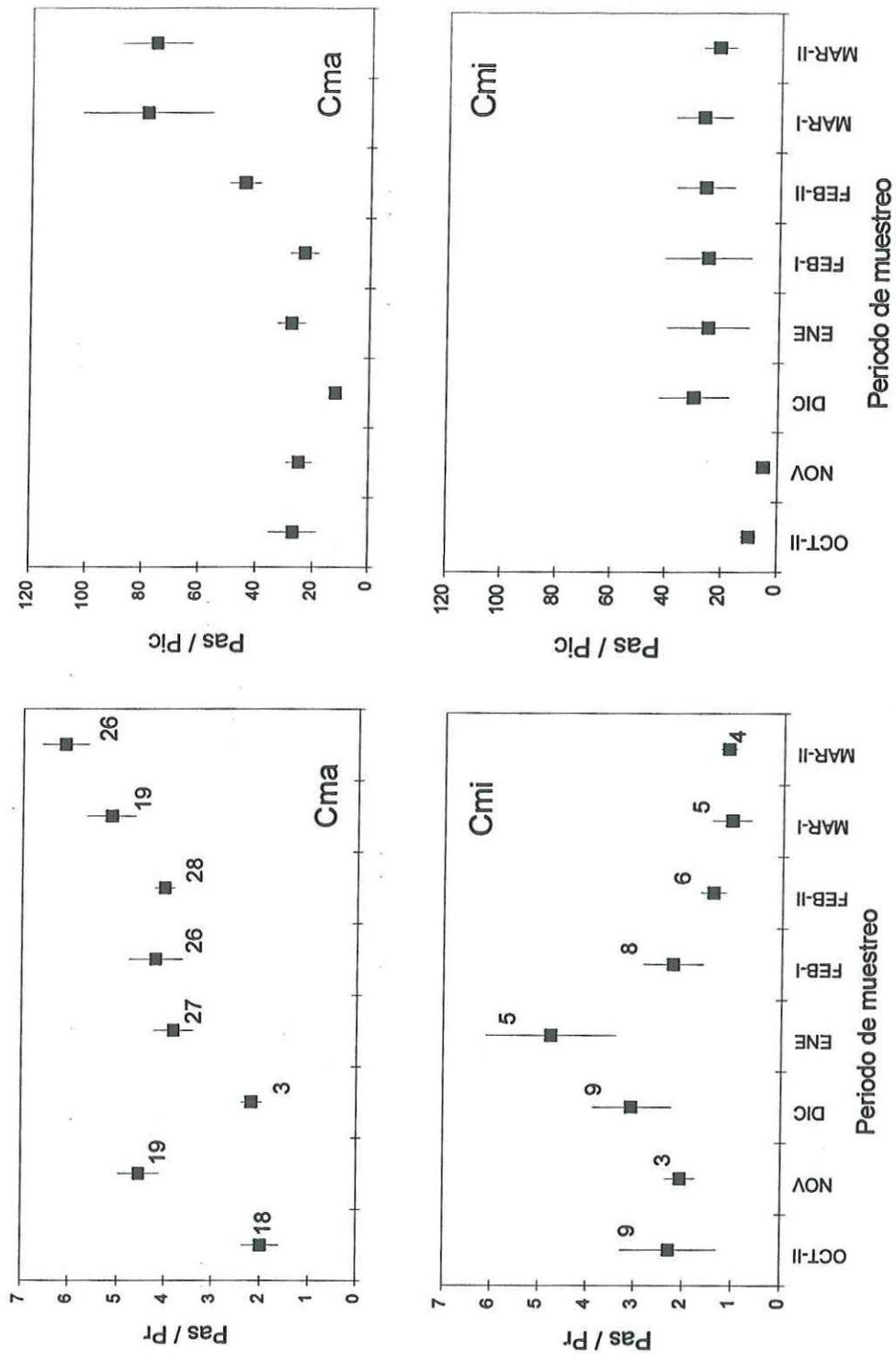


Figura 13. Valores promedio y error estándar (barra vertical) de la razón Pasos por Prueba (Pas/Pr) y Pasos por Picoteo (Pas/Pic) de *Calidris mauri* (Cma) y *C. minutilla* (Cmi) durante la temporada 1996-97, en el estero Punta Banda. El número de observaciones indicado es el mismo para ambas figuras. El (*) denota diferencias significativas (t-Welch, $P < 0.05$) entre las especies para cada periodo de muestreo.

IV.3. Territorialidad.

A lo largo de la temporada de invernación, se observaron un total de 685 eventos agonísticos intra e interespecíficos, para 3105 minutos de observación. En el 87.7% (576) de los casos se trató de encuentros intraespecíficos (el 84% en *C. mauri* (576) y el 3.7% (26) en *C. minutilla*) y 12.3% (83) fueron interespecíficos. *C. mauri* resultó ser más agresivo ya que en el 95.5% de los encuentros interespecíficos, un individuo de esta especie agredió a uno de *C. minutilla*.

En la figura 14 se puede observar la preponderancia de *C. mauri* en la conducta agonística, sobre todo a nivel intraespecífico. Ésta es expresada como tasa de interacción (número de encuentros agonísticos por minuto de observación) y normalizada a un tamaño de parvada típico en la temporada (Moda=47 individuos). La agresión intraespecífica en *C. mauri* disminuyó y se estabilizó después de la primera mitad de la temporada. Las interacciones interespecíficas se observaron entre los meses de noviembre y febrero; periodos importantes también en la captura de ambas especies (Fig. 4). Cabe resaltar que en el mes de noviembre el registro inusual de una parvada con varios eventos agresivos durante un lapso corto, resultó en valores extremos. Este nivel de agresión deberá interpretarse con reservas.

La zona donde se observó mayor actividad agonística fue la Charca (Tabla III), especialmente en febrero. En la primera mitad de la temporada se observaron encuentros agonísticos en la cabeza del estero y a partir de enero en la zona del canal.

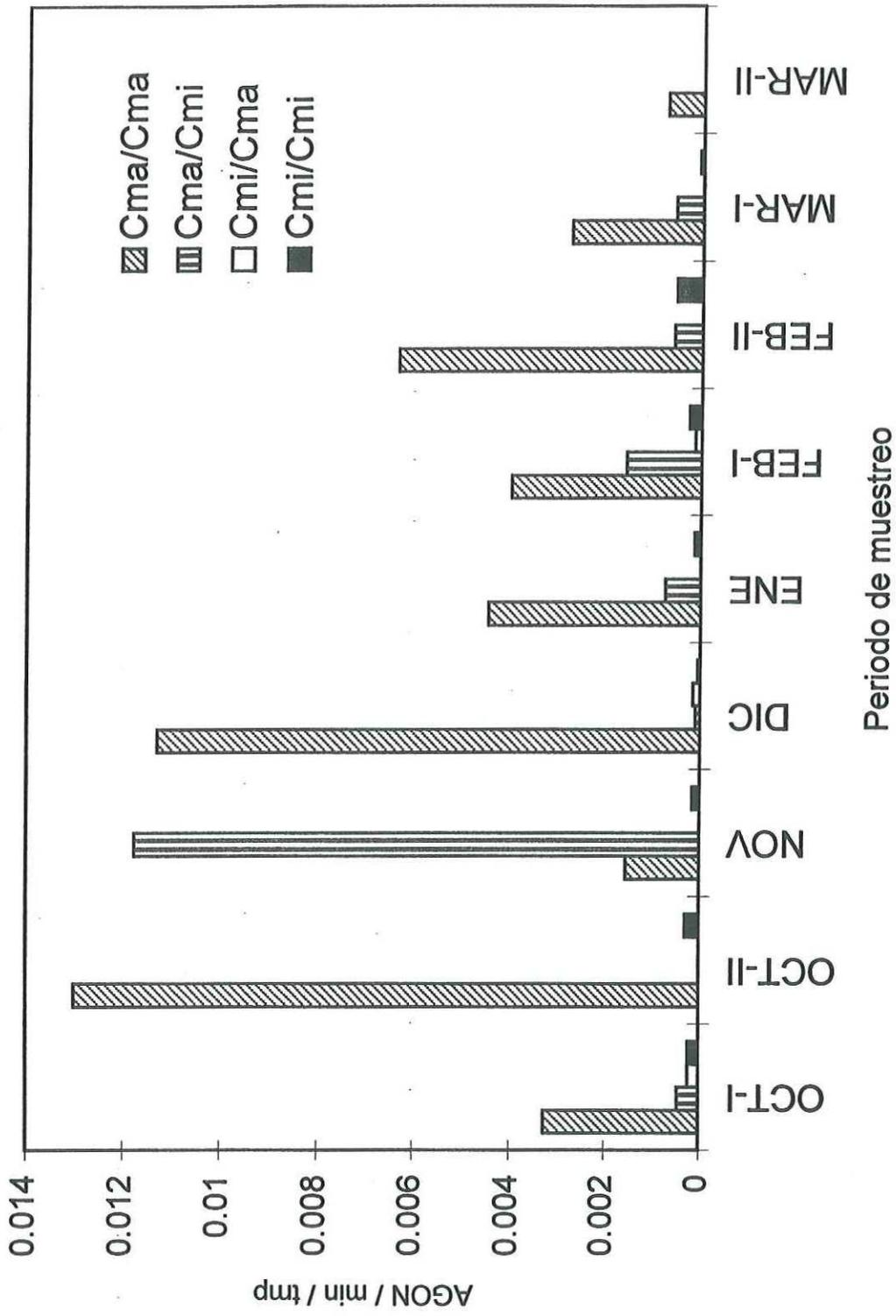


Figura 14. Tasa de interacción agonística estandarizada al tamaño modal de una parvada ($M = 47$) en la temporada 1996-97. Se señalan los cuatro tipos de relación posible en los encuentros agonísticos. *Calidris mauri* (Cma) y *Calidris minutilla* (Cmi).

Tabla III. Tasa de interacción agonística (encuentros / min) en cada zona de muestreo en la temporada 1996-97 en el Estero Punta Banda, B.C. El triple guión significa ausencia de muestreo.

	Boca	Cabeza	Charca	Canal
OCT-I	---	0.15	0.46	0.09
OCT-II	0.1	0.85	---	0
NOV	---	0	0.54	0
DIC	0.01	0.33	0.42	0
ENE	---	0.42	0.41	0.06
FEB-I	---	0.33	2.66	0.17
FEB-II	---	---	1.74	0.06
MAR-I	---	---	0.6	0.004
MAR-II	---	---	0.02	0.04

IV.3.1. Intensidad de las Interacciones Agonísticas.

Las acciones agonísticas intraespecíficas de *C. mauri* a lo largo de la temporada fueron principalmente del nivel II de intensidad. Este fue seguido del nivel III, siendo relativamente constante su presencia en la temporada y también su porcentaje en cada periodo de muestreo. Para *C. minutilla*, no se registraron eventos de territorialidad intraespecífica sólo en el primer y último periodo de muestreo. El nivel II fue el más frecuente y los niveles I y III, se observaron esporádicamente.

Las relaciones interespecíficas fueron poco comunes, sobre todo en las que *C. minutilla* fue el agresor. Las excepciones se presentaron en NOV y FEB-I. También aquí las interacciones de nivel II fueron las más comunes. El tipo III de intensidad sólo fue importante en dichos periodos. El tipo I fue el de porcentaje menor en la temporada para todas las clases de interacción a excepción del periodo MAR-I en la relación Cmi / Cmi, en la que se observaron sólo dos eventos (Fig. 15).

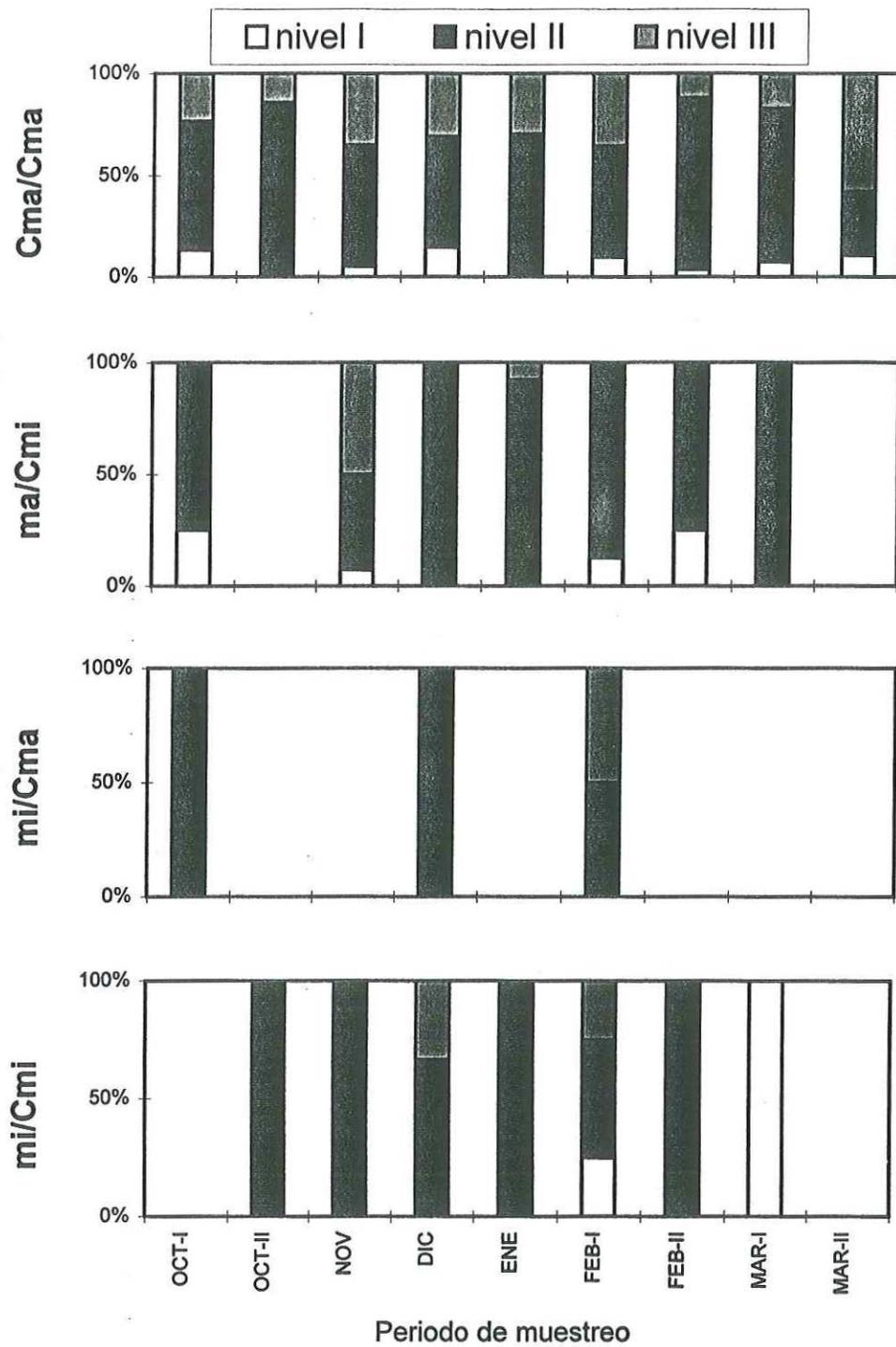


Figura 15. Porcentaje de los tres niveles de intensidad agonística para cada tipo de interacción a lo largo de la temporada invernal (1996-97) de *Calidris mauri* y *C. minutilla*, en el Estero Punta Banda.

IV.3.2. Interacción agonística por sexo y edad.

Se evaluó la tasa de interacción agonística considerando a los individuos marcados en ambas especies.

En *C. mauri*, se observó que la tasa de interacción de los machos no difiere significativamente al de las hembras $t\text{-Welch}=1.14$, $\nu=15$; $P=0.26$. Pese a esto, se observó una tendencia mayor en la participación de los machos en encuentros agonísticos. Lo mismo se puede decir de los individuos adultos respecto a los juveniles ($t\text{-Welch}= 1.12$, $P=0.27$), si bien tal tendencia fue más acentuada (Fig. 16).

Esta tendencia se vió reflejada tanto en la actitud (Agresividad) como en el resultado (Dominio) de las interacciones agonísticas. Los machos se mostraron más agresivos que la hembras y en la mayoría de los casos aquellos tuvieron éxito en sus encuentros. Por otra parte, los adultos fueron en promedio un poco más agresivos y más exitosos que los juveniles (Fig. 17). Sin embargo, no se encontró diferencia significativa entre sexos (Agresividad: $t\text{-Welch}= 1.58$, $g.l.=26$; $P=0.12$; Dominio: $t\text{-Welch}= 0.84$, $g.l.=26$ $P=0.42$) y edades (Agresividad: $t\text{-Welch}= 0.23$, $P=0.81$; Dominio: $t\text{-Welch}= 0.26$, $P=0.79$).

La tasa de interacción agonística en individuos marcados *C. minutilla* se muestra en la Figura (18-a). Las hembras mostraron un número mayor de encuentros agonísticos por unidad de tiempo que los machos. De los seis individuos observados, los dos juveniles presentaron una mayor tasa de interacción que los adultos restantes.

Respecto a la agresividad y el dominio, para sexo y edad el balance agresor-receptor y ganados-perdidos fue negativo, es decir, en ningún caso se observó a una hembra o a un macho en actitud agresiva y en todos los casos fueron dominados por el agresor. Lo mismo se puede decir respecto a la edad. La tendencia en esta condición fue un poco más acentuada para las hembras y para los juveniles (Fig. 18-b).

IV.4. Morfometría de culmen.

La estructura de alimentación de las aves medidas presentaron diferencias significativas en todas las medidas realizadas ($n_{(ambas\ especies)} = 42$; largo, $Z=15.7$, $P<0.01$; altura: $Z=9.8$, $P<0.01$; base: $Z=4.7$, $P<0.01$; punta: $Z=28.0$, $P<0.01$). La figura 19 muestra que *C. mauri* tiene un culmen de mayor dimensión, principalmente en su longitud y en el ancho de la parte distal.

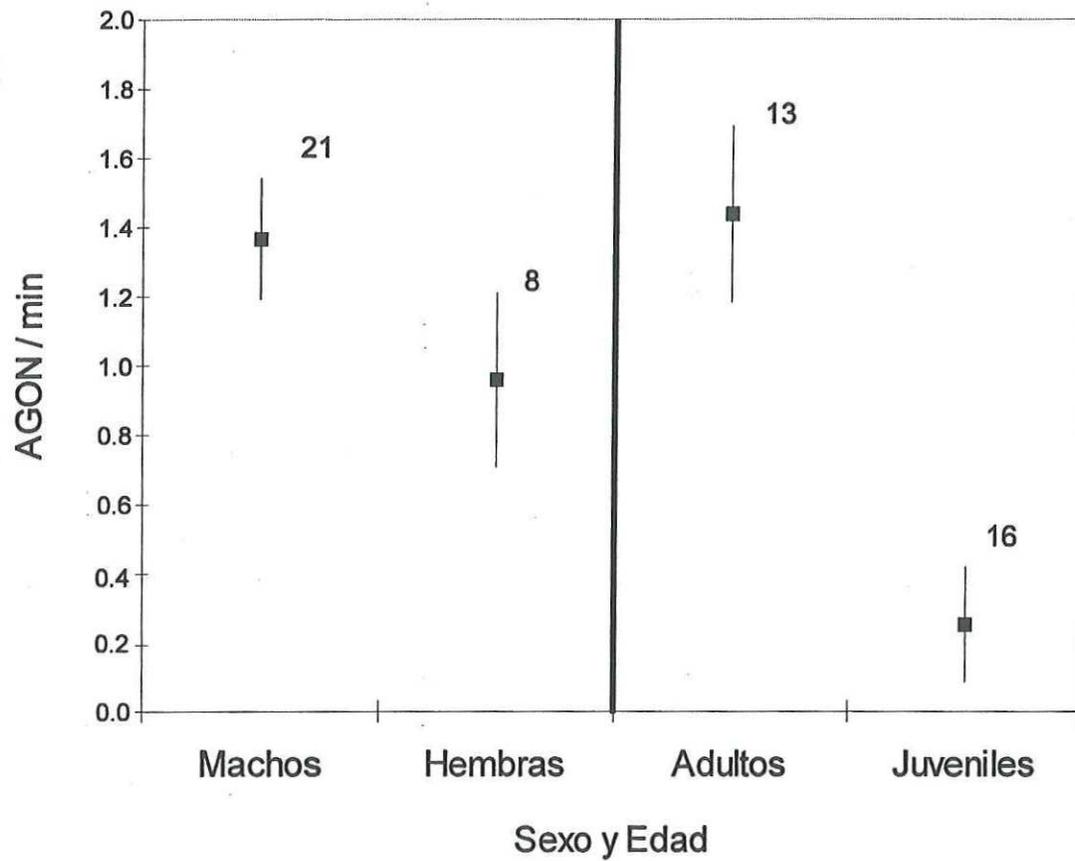


Figura 16. Valores promedio y desviación estándar de la tasa de interacción agonística (AGON/min) por sexo y edad en *Calidris mauri*. Se señala el número de individuos observados para cada clase.

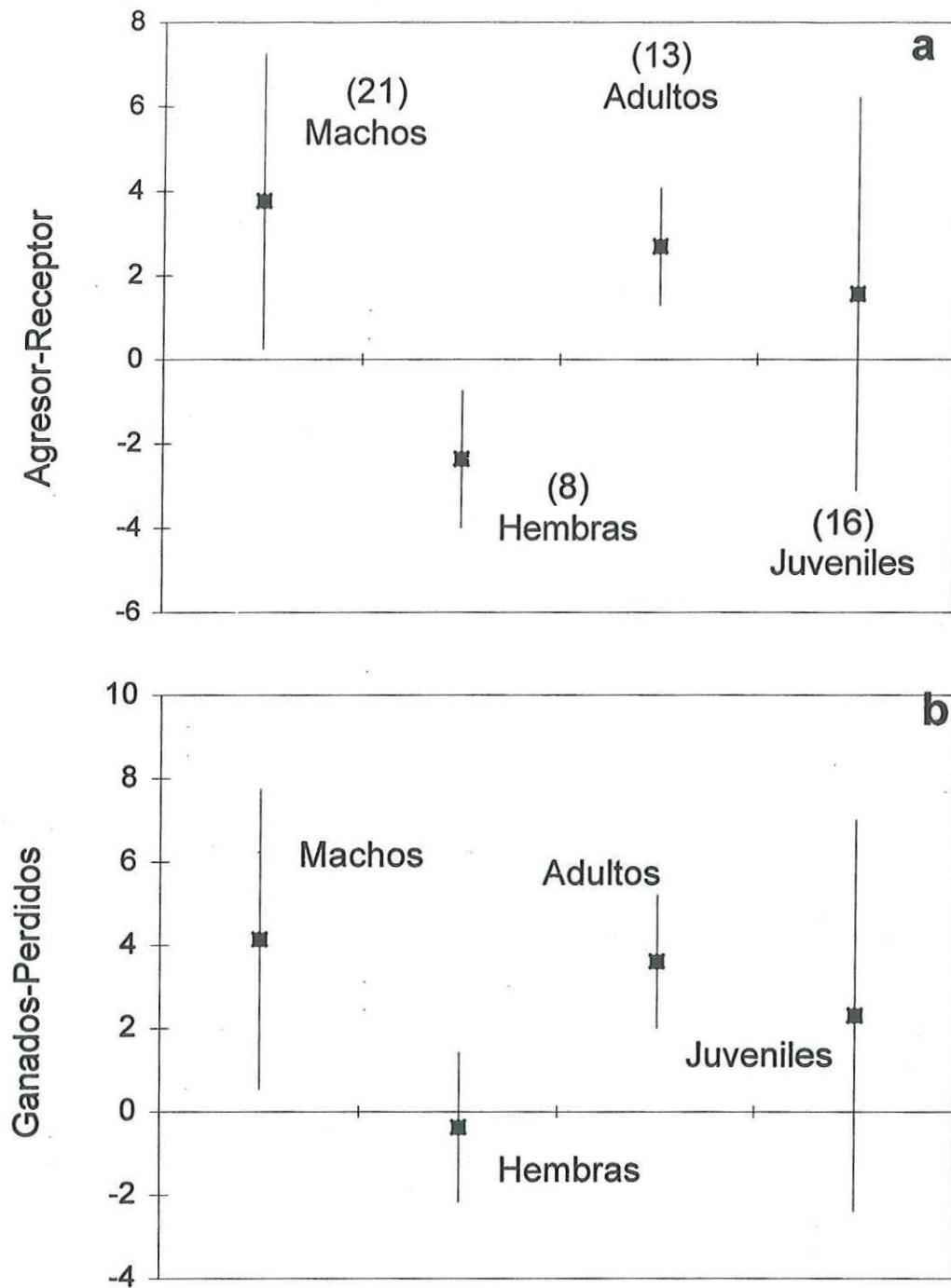


Figura 17. Valores promedio y error estándar de agresividad y dominio en *Calidris mauri*, expresados como la diferencia entre eventos de agresión y recepción; y la diferencia entre eventos ganados y perdidos. (a) Agresividad, (b) Dominio.

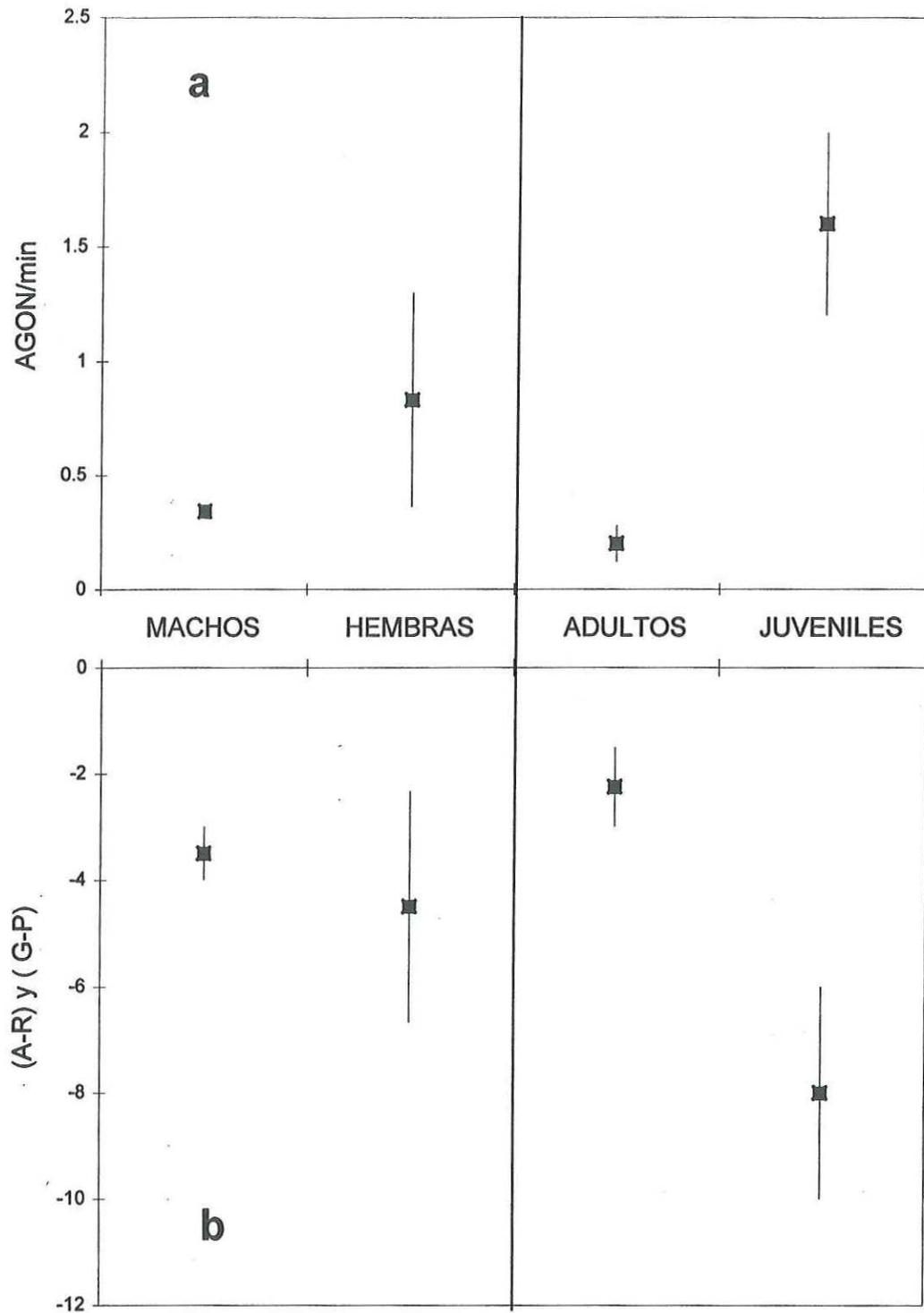


Figura 18. a) Tasa de interacción promedio y error estándar por sexo y edad en *Calidris minutilla*; b) Agresividad (A-R) y Dominio (G-P) por sexo y edad (media y error estándar). Se señala el número de observaciones.

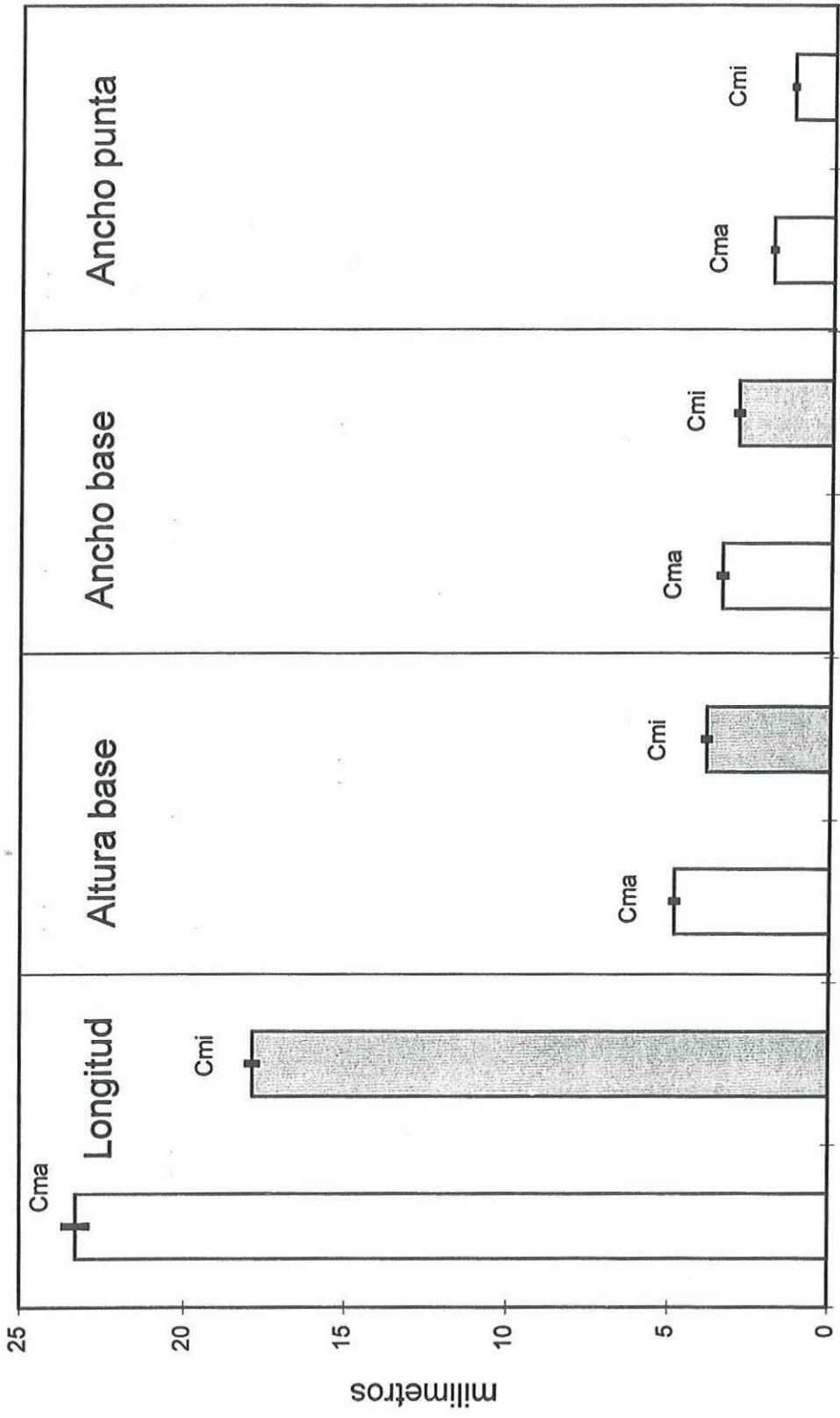


Figura 19. Comparación morfométrica de cuatro medidas del culmen entre *Calidris mauri* (Cma) y *Calidris minutilla* (Cmi). Valores promedio y error estándar, n=42.

V. DISCUSIÓN

V.1. Las poblaciones de *Calidris mauri* y *C. minutilla*.

Al parecer en el continente, *C. mauri* es más abundante que *C. minutilla*. Entre 250,000 y 1,000,000 de *C. mauri* se han registrado en un solo día en las costas de Norte América (Butler *et al.* 1996), en tanto que para *C. minutilla* en pocas ocasiones se han contado por miles en sus zonas de invernación o de paso migratorio. El mayor número registrado de estas aves fue de 23,150 en un cuerpo de agua interior en Oregon, E.U.A. en 1987 (Paulson 1993). Sin embargo, esto puede deberse a que tanto las rutas migratorias como las zonas de invernación tienen ciertas diferencias entre las dos especies: *C. minutilla* es menos costero en el invierno que *C. mauri* y que otros calidridinos, ocurriendo preferentemente en las partes superiores de marismas y sistemas similares así como también en tierra adentro sobre los márgenes de cuerpos de agua dulce. En tanto que *C. mauri* ocurre predominantemente en la parte litoral de las zonas costeras, sobre todo en planicies lodosas (Richards, 1988; Paulson, 1993). Esta diferencia, se refleja en una distribución más dispersa de la población de *C. minutilla* en su migración e invernación. Esto puede explicar la baja proporción encontrada de esta especie respecto a *C. mauri* en el estero de Punta Banda. Este resultado es consistente con lo reportado en otros sitios. Proporciones bajas de *C. minutilla*:*C. mauri* han sido observadas en Long Beach, California (Hays, 1985), Guerrero Negro, B.C.S. (Page, *et al.*, 1997; Carmona y Danemann, *en prensa*), Laguna San Ignacio, B.C.S. (Page, *et al.*, 1997); La Ensenada de La Paz, B.C.S. en 1993 (*obs. pers.*),

la laguna de Coyutlán, Colima (de la Riva, 1997), y en la parte oriental de América como en Venezuela central (Thomas, 1987). En contraste Colwell y Landrum (1993) y Colwell (1993) reportan cantidades de *C. minutilla* que superaron a *C. mauri* en el estuario Mad River, California. Este resultado opuesto, probablemente lo explique el hecho de que los hábitats estudiados fueron más idóneos para *C. minutilla*, como se explicará más adelante.

Sin embargo, también es pertinente considerar que *C. mauri* es más conspicua y por lo tanto es más fácil la estimación de su abundancia en el campo. Por su parte, *C. minutilla* tiende a ser menos gregaria y a estar más asociada a zonas de vegetación lo que en el campo limita su observación y conteo preciso. Por lo cual lo más probable es que se subestime la abundancia de esta especie comparada con *C. mauri*. Otra fuente de error en dicha estimación es que en los censos realizados, la distancia a la que se observaron a las aves no es fácil distinguir una especie de otra por lo que es posible que en algunas ocasiones se hayan contado *C. mauri* por *C. minutilla*.

Para disminuir este riesgo, se planteó la posibilidad de estimar la abundancia de *C. minutilla* en todo el estero a partir del conteo de parvadas mixtas. Pese a que aparentemente la composición específica fue relativamente constante en la temporada, el análisis estadístico no lo sustenta, pues la diferencia entre los métodos de estimación fue significativa. Por lo tanto, no fue posible la extrapolación desde grupos hasta la población completa en el estero y hace falta mayor precisión en los conteos sobre todo a nivel global (censos en el

estero), para aumentar la confiabilidad de dicha estimación. No obstante, la diferencia entre el tamaño poblacional de las dos especies en el estero de Punta Banda, es clara (9:1), lo que pudo influir en el resto de las mediciones de este trabajo. Es decir, la probabilidad de observar, capturar o medir a un ave de *C. minutilla* fue más baja que la de *C. mauri*.

Conocer la estructura de la población puede ayudar a explicar algunos aspectos de las estrategias migratorias de esta aves, enfocado particularmente a su migración diferencial, lo cual determina en gran medida la distribución espacio-temporal durante su temporada no reproductiva (Wilson 1975; Buenrostro 1996).

La predicción de que en ambas especies, los machos serían más abundantes en latitudes norteñas en virtud de una ventaja reproductiva (Gordon 1985; Butler y Kaiser 1995), es consistente con los resultados de trabajos anteriores en el estero Punta Banda en las temporadas 1994-95 (Buenrostro 1996) y 1995-96 (Fernández 1996) y con el trabajo presente.

La diferencia interespecífica en la proporción de edades, corresponde al promedio de la temporada, sin embargo, el análisis mensual indica que para ambas especies y al principio de la temporada fue más frecuente la captura de adultos. Conforme la temporada avanzó, la presencia de juveniles de *C. mauri* fue más importante. Al menos para *C. mauri* un patrón similar fue observado en años anteriores en el estero (Buenrostro 1996). En esta especie se esperaría que en fechas cercanas a la migración de primavera, los adultos machos partan primero hacia las áreas de reproducción y ganen sitios ventajosos para la reproducción

(Senner *et al.* 1981), esto explicaría la menor cantidad de adultos machos en esta etapa. En este contexto, podría especularse que la mayor proporción de adultos de *C. minutilla* al final de la temporada fuese resultado de una cronología retrasada respecto a *C. mauri*, en virtud de que las áreas de reproducción de aquella especie son más cercanas. De hecho *C. minutilla* es el calidridino de reproducción más sureña de Norte América (AOU 1983). Si bien lo anterior puede implicar una cronología migratoria desigual entre las dos especies, en estudios precedentes con *C. mauri* no se ha podido demostrar significativamente una cronología diferencial en la partida de las aves de acuerdo a las clases de edad (Fernández, 1996). Por ello, una comparación en este contexto resulta prematura.

Adicionalmente, en este trabajo la comparación entre especies según la proporción de sexos, conlleva un sesgo ya que al 36% de *C. minutilla* no fue posible identificar su sexo, en tanto que sólo al 4% de las aves de *C. mauri* no se pudo sexar. Butler y Kaiser (1995) identificaron el sexo sólo en el 59.6% de las aves de *C. Minutilla* capturadas en la Columbia Británica. Esto se puede explicar debido a que el traslape de la medida del culmen entre ambos sexos es mayor en *C. minutilla*. Por ello, en este trabajo la comparación entre especies aunado al bajo tamaño de muestra de *C. minutilla* y su ulterior interpretación deberá tomarse con reservas.

V.2. Ubicación espacial.

El hecho de que coincidan las poblaciones de dos "especies cercanas", es decir, de una alta similitud morfológica externa (Lincoln *et al.* 1995) como *C. mauri* y *C. minutilla* en las áreas de invernación o en sus rutas migratorias, sugiere la posibilidad de competencia entre ellas y se les podría suponer nichos tróficos sobrepuestos (Baker y Baker 1973). Sin embargo, pese a tales semejanzas morfológicas, se ha visto que en estas dos especies la competencia es un factor difícil de medir y detectar en el campo (Hays 1985).

Pero, ¿qué tan diferentes son en su morfología externa? En un análisis alterno, al menos en su estructura de alimentación (culmen) se demuestra que son diferentes. *C. mauri* tiene un culmen más largo, lo que le da acceso a presas más profundas en el sustrato. Lo que puede explicar la menor ocurrencia de *C. minutilla* en los sustratos más blandos e implicar que sus dietas tienen diferencias. Lo que comen estas aves está fuera de los objetivos de este estudio, sin embargo se sabe que además de moluscos y anélidos, un tipo de anfipodo (*Corophium* spp.), es comúnmente considerado como presa importante en la dieta de varios playeros, en especial de calidridinos (Colwell y Landrum 1993). También se sabe que *C. alpina* y *C. mauri* se alimentan de larvas de insectos dípteros (Holmes 1966; Fernández 1993). Se ha visto que en el estero de Punta Banda, el 92% de la dieta de *C. mauri* consistió de este tipo de insectos (Buenrostro, 1996). Es posible que también *C. minutilla* se alimente de este tipo de presa, si bien, los

resultados presentes apoyan la idea de una partición a otros niveles aparte del tipo de alimento, como lo es la exclusión espacial.

La observación de individuos de ambas especies alimentándose preferentemente en sitios de dureza alta (*C. minutilla*) o dureza media (*C. mauri*) concuerda con las características de hábitat comunmente esperados para cada especie (Paulson 1993), marismas y planicies lodosas respectivamente. Esto podría sugerir una partición espacial del recurso trófico (Baker y Baker 1973; Krebs y Davies 1978). Sin embargo, ninguno de los niveles de dureza designados son atributos exclusivos de uno u otro tipo de hábitat por lo que tal partición quizá opere a niveles de microhábitat (Grant 1984; Colwell y Landrum 1993) en los que la heterogeneidad espacial del alimento sería más reducida.

¿Cuál es entonces la razón de la presencia de parvadas mixtas alimentándose en uno u otro tipo de hábitat? Paulson (1993) menciona que *C. minutilla* comunmente se alimenta más cerca de sus zonas de descanso que *C. mauri*. Esto implica que *C. mauri* presenta movimientos locales más extensos. Fue común observar la ocurrencia de parvadas de *C. mauri* en movimiento hacia afuera y dentro del estero según el régimen mareal, es decir, en la medida en que se cubrían o descubrían las áreas de alimentación. Buenrostro (1996) detectó grupos de *C. mauri* con un patrón de movimientos que abarcaron todo el estero. En esta dinámica, es posible que *C. minutilla* se agregue oportunísticamente a las parvadas de *C. mauri* durante los movimientos locales, sustituyendo la protección de la vegetación por la de la agregación en parvadas (Petit y Bildstein, 1987;

Ranta, *et al.*, 1995). Una vez establecidos en las zonas de alimentación, los individuos de ambas especies explotarian parches de alimentación diferentes en la dureza del sustrato. Los resultados de este estudio pueden ser reflejo sólo de la última parte de esta hipótesis.

V.3. Conducta de Forrajeo.

Alternativo a la probable exclusión espacial, el modo de búsqueda de las presas (forrajeo) podría definir exclusiones que permitan la coexistencia. Se ha observado que *C. mauri* y *C. minutilla* tienen conductas de forrajeo similares, es decir, en términos de una mayor proporción de Pruebas respecto a Picoteos (Colwell y Landrum 1993). Mis resultados indican que ambas especies prefirieron los modos visuales de búsqueda (Pruebas) respecto a los táctiles (Picoteos), es decir, una preferencia por presas superficiales (Kelsey y Hassall 1989). Pero si bien el modo de búsqueda fue semejante, su intensidad podría indicarnos indirectamente la eficiencia y a su vez una estrategia de forrajeo diferencial.

En el estero Punta Banda la tasa de forrajeo fue variable individualmente. Su explicación podría enfocarse a factores que quizá actuaron de forma combinada tal como la estructura social, la disponibilidad o accesibilidad del alimento y el progreso de la temporada invernal.

En primera instancia la estructura social de la población promueve o reprime la actividad de forrajeo en cada individuo. La estrategia gregaria en la alimentación favorece el éxito colectivo en el forrajeo así como la disminución de

riesgo de depredación (Petit y Bildstein 1987). Aunque también ocurren efectos de interferencia entre los individuos (Goss-Custard 1980; Smith y Parker 1990). Una diferencia en la biología de *C. mauri* respecto a *C. minutilla* es que *C. mauri* se alimentó generalmente en grupos grandes, en tanto que *C. minutilla* lo hizo en pequeñas parvadas. La más intensa influencia conespecífica en *C. mauri* pudo haber sido un factor regulador de su tasa de forrajeo, esto es consistente con lo estable de su forrajeo promedio en Pr/min a lo largo de esta temporada. Por su parte, la menor cohesión en los grupos de alimentación de *C. minutilla* y menor efecto de interferencia podría explicar su tendencia general a una mayor tasa promedio de forrajeo.

Es posible que a finales de la temporada invernal, algún cambio en la disponibilidad o accesibilidad de alimento condujo a una mayor selectividad en el forrajeo de ambas especies. Por ello, *C. minutilla* se restringió a los sustratos más duros e incrementó su tasa de forrajeo (Pr/min). En cambio, *C. mauri*, continuó alimentándose en sustratos de dureza media y acrecentó su actividad de forrajeo pero no en términos de Pr/min, sino desplazándose más rápido y recorriendo mayor distancia entre cada intento de Prueba o Picoteo. De forma paralela, es probable que este aumento en la tasa de forrajeo sea consecuencia del advenimiento de la migración. Al respecto, observaciones en el campo en esta y anteriores temporadas son consistentes con lo que se ha documentado como una serie de conductas premigratorias denominadas en conjunto "Zugunruhe" en el que las aves se agrupan en grandes parvadas, con movimientos frecuentes,

aleteos mientras están posadas e intensas interacciones agonísticas. Además, las aves entran en un estado de "hiperfagia", es decir, un aumento de su tasa alimenticia, la cual se considera el más importante aporte de reservas para la migración (Blem 1980; Dingle 1980). Esto ocurre días antes de iniciar la migración. De acuerdo a esto, es posible que el incremento en la tasa de forrajeo en ambas especies sea el reflejo de la hiperfagia realizada por las aves en el mes de febrero, mes en que es probable comiencen a migrar. De esto existen algunos elementos que pueden apoyar esta hipótesis.

Según Fernández (1996), en la temporada 1995-96, la mediana del día de salida de *C. mauri* fue el 26 de febrero. En la temporada que ahora reporto, la mediana de salida se ubica el 19 de febrero (Fernández y de la Cueva 1997). En la temporada 1994-95, el peso total de *C. mauri* presentó su pico en dicho mes (Sandoval 1996), situación asociada a una preparación a la migración (Evans y Smith 1975). Hay evidencias de que existe un cambio en la selección de alimento durante el periodo premigratorio, situación que puede promover interacciones agresivas (Carpenter 1958). En febrero también se observó en Punta Banda la mayor actividad agonística y establecimiento de territorios de alimentación.

Estos eventos bien pueden ser coincidencias y no estar relacionados. No obstante también son coherentes con lo que se podría esperar en especies migratorias. La comprobación de estos aspectos deberán abordarse en estudios posteriores.

V.4. Territorialidad

La discontinuidad de la conducta territorial detectada en el estero Punta Banda y a lo largo de la temporada, pudiera explicarse atendiendo a factores como el hábitat, las condiciones climáticas, la estructura social, el alimento o la presión de depredación (Carpenter 1958). Sin embargo no todos ellos fueron medidos simultáneamente en este trabajo. Ahora bien, la agresión esta asociada a la defensa de territorios de cortejo, anidación, alimentación, etc., o al establecimiento de dominio entre individuos (Wilson 1975) y puesto que este estudio se llevó a cabo durante el periodo no reproductivo, lo más probable es que la conducta agresiva observada esté relacionada con la defensa de sitios de alimentación, en donde se supone hay mayor calidad o abundancia de presas. Como se discutió anteriormente, al parecer existió una segregación espacial y conductual en el forrajeo y es posible que las interacciones agonísticas observadas hayan promovido tal situación en las aves. La conexión entre estos aspectos aun tendrá que ser comprobada.

Estudios similares han encontrado poca interacción agonística interespecífica en relación a la intraespecífica (Schoener 1983; Hays 1985; Metcalfe y Furnes 1987). En Punta Banda, la diferencia de ocurrencia de las conductas agresivas intra e interespecífica también es muy marcada, lo que podría evidenciar la poca "necesidad" de la especie más agresiva, *Calidris mauri*, a establecer mensajes de dominio a la otra especie, tal vez por que la población invernante de *C. minutilla* no es potencialmente competitiva. Por lo general, las

interacciones agonísticas interespecíficas son poco comunes como consecuencia de una probable estabilidad de una población existente en hábitats óptimos (Orians y Wilson 1964). En los casos de agresión de *C. mauri* hacia *C. minutilla*, estos probablemente fueron circunstanciales y siempre sucedieron al momento en que un individuo de esta especie se internó al territorio de aquella.

De acuerdo a los niveles de intensidad de agresión descritos en la metodología, podemos suponer que los requerimientos energéticos para realizarlos son cada vez mayores hasta alcanzar el nivel de intensidad III. El nivel II de intensidad resultó el más frecuente, por lo que es posible que exista un patrón equilibrado de la inversión energética en la actividad agonística de las aves, es decir, que se ajuste a una estrategia en la que sea costeable la actividad agonística en términos de la energía dispensada (Krebs y Davies 1978). Los eventos agonísticos están relacionados con la defensa de territorios de alimentación. Sin embargo, Metcalfe y Furness (1987) mencionan la distancia individual como otro elemento a defender, independiente de la obtención de alimento. Así que el grado de intensidad invertido (la energía) en un acto agresivo dependerá de qué es lo que se está disputando. Es posible que el primer nivel de intensidad funcione como un mensaje de advertencia para guardar distancia, en tanto que los niveles II y III sean las interacciones agresivas empleadas para disputar el recurso trófico. El extremo de esta conducta es el contacto físico que, por los resultados presentes, cabe suponer que en algunos casos las condiciones imperantes hicieron recurrir a las aves incluso a verdaderas peleas por el sitio de

alimentación (obs. pers), sugiriendo escasez en la disponibilidad o accesibilidad a las presas. No obstante, en la mayoría de los casos el nivel mediano de intensidad resultó ser quizá un mensaje no tan persuasivo pero sí el menos costoso energéticamente. En este contexto, también es probable que tales resultados sean el indicio de la repetición de la conducta agresiva a nivel individual, siendo cada vez más intensa en virtud ya sea de una confirmación, de un reemplazo o bien de una magnificación del mensaje emitido (Payne y Pagel 1997). Por tanto la primera repetición (intensidad II) sería, en la mayoría de los casos, suficiente. Este resultado e interpretación es similar tanto en las interacciones intraespecíficas como en las interespecíficas, denotando que la inversión energética para las relaciones interespecíficas en este caso estuvieron en función de la especie agresora.

V.5. Dominancia.

Existe cierta evidencia de que las acciones agresivas en las poblaciones de playeros invernantes están relacionados a las clases de edad y sexo, sin embargo, aún no son claros los roles en los cuales actúan (Baker y Baker 1973; Goss-Custard 1980). Por otra parte, otros autores sugieren que las relaciones de dominancia ocurren a nivel individual (Gordon 1997). En Texas EUA, (Gordon 1985), al igual que en Punta Banda (este estudio) no se demostró estadísticamente una relación de agresividad con la edad y el sexo. Ésto probablemente debido a la baja proporción de individuos marcados observados.

Pese a esto, la tendencia más agresiva de los machos y de los adultos además del éxito en sus contiendas, sugiere una relativa dominancia sobre hembras y sobre los individuos juveniles. Si esto es cierto, ¿Cuál es la razón de dicha dominancia? La migración diferencial por sexo y edad en este tipo de aves (Page *et al.* 1972), podría explicar esto, pues al ser los adultos y machos las jerarquías dominantes en las zonas de invernación y por ende, mejor preparados energéticamente para la migración de primavera, apoyan la predicción de que esta parte de la población deba llegar antes (que hembras y/o juveniles) a los sitios de reproducción, obteniendo ventajas en la selección de territorios y competencia por pareja. Se sabe que en otros playeros, los juveniles son relegados a sitios de menor calidad y son más susceptibles a la infección de parásitos, lo que confiere una preparación diferencial a la migración en términos de clases de edad, incluso a no migrar en esa temporada (McNeil *et al.* 1994). En el caso de *C. minutilla*, no se puede decir mucho al respecto debido al número reducido de observaciones, pese a que los resultados sugieren una explicación similar.

El estudio de Buenrostro (1996) puede apoyar lo anterior, ya que señala una segregación espacial en el estero Punta Banda en términos de clases de edad, y señala a la zona de la charca merced a su menor calidad alimenticia, como un lugar en que pueden estar relegados los juveniles. En este estudio se observó que la mayor actividad agonística ocurrió en dicha zona. Sin embargo, esta zona es preponderantemente un lugar de descanso y no de alimentación por

lo que tal interpretación puede estar sesgada sólo a las aves que aun requerían de alimentarse antes de descansar. De tal forma que es probable que el establecimiento de territorios y eventos agresivos solo involucra a aquellos individuos relegados en las zonas de alimentación como fueron la cabeza y el canal del estero. Otro elemento a considerar es que las interacciones agonísticas observadas fueron eventos aislados y no conocemos el sexo y edad de las aves que interactuaron con los individuos marcados, por lo que se requiere de mayor esfuerzo de marcado y de avistamiento para aumentar la probabilidad de observar una interacción en la que sepamos la edad y el sexo de ambos contendientes. Adicionalmente, en las aves pueden estar operando conductas de dominio que involucren la interacción entre individuos migrantes e invernantes (Gordon 1985). Aspecto que deberá tomarse en cuenta en análisis posteriores.

V.6. La Interacción.

¿Hubo interacción o no entre *C. mauri* y *C. minutilla*? De acuerdo a los resultados, se puede decir que la interacción existió, basado fundamentalmente en la observación de agresiones de una especie a la otra. Sin embargo, estos eventos fueron mas bien puntuales e individuales, por lo que tal interacción fue mínima. También, los datos no sustentan una conexión directa de las conductas de forrajeo entre ambas especies que comprueben la existencia de interacción. Sin embargo, los cambios y diferencias detectados en tiempo y espacio, pueden ser indicio de ella. Entendiendo como interferencia a la coincidencia en la acciones de

estas especies, que perturben el normal funcionamiento de su estancia invernal en el estero, no hay evidencias claras de una interferencia para asumir competencia interespecífica real a nivel poblacional.

Adicionalmente, la interacción medida, se restringe al plano ecológico pues los resultados de este trabajo son aun insuficientes para inferir procesos evolutivos operantes en las poblaciones de ambas especies. La razón de esto es que al atribuir un valor adaptativo a las características fenotípicas de las aves (p.e. la intensidad de forrajeo), se requiere de una idea de la adecuación (fitness) de cada individuo. Se considera que las aves dominantes mediante el establecimiento de territorios, poseen una mayor eficiencia trófica lo que les confiere mejores condiciones para la migración y su ulterior éxito reproductivo (Carpenter 1958). Sin embargo, la adecuación deberá medirse en términos de las aves que logren terminar su estancia invernal en condiciones óptimas para la migración. Hasta el momento esto no se ha podido medir confiablemente.

Finalmente, en el estudio de organismos migratorios se implican tanto las áreas de reproducción como las de descanso e invernación, separadas muchas veces por miles de kilómetros y frecuentemente con varias naciones involucradas. En este contexto, es importante resaltar que esto repercute en la planeación de conservación de áreas a grandes escalas geográficas. Actualmente, el entendimiento de las bases conductuales en competencia densodependiente se considera elemento crítico para la optimización de estrategias de manejo y conservación (van Staaden 1998). La planeación en la conservación del estero

Punta Banda deberá considerar las escalas adecuadas de tiempo y espacio, así como las características poblacionales de sus especies migratorias. En un marco de tiempo más amplio, se podría especular que las diferencias ecológicas detectadas en este trabajo, no son conflictivas por el momento. La diferencia en la proporción de *C. mauri* y *C. minutilla* en el estero quizá sea el resultado de competencia interespecífica ocurrida en tiempos anteriores y que ahora es poco evidente pues ya no existen presiones que la promuevan. Desde luego no poseo elementos para apoyar tal especulación. Sin embargo, se sabe que la flexibilidad conductual en los organismos (p.e. intensidad de forrajeo o la territorialidad) deviene de las variaciones en las condiciones ambientales (p.e. accesibilidad al alimento) (Gordon 1991). Esta situación sugiere mayor esfuerzo en el estudio de las variaciones individuales de las aves y su respuesta al ambiente durante varias temporadas.

Actualmente, *C. mauri* es debido a su abundancia y su rango geográfico, una de las especies más atractivas en la investigación y la conservación de humedales en el continente americano. Si consideramos el paulatino decremento de sus hábitats, sobre todo los de invernación, cabría preguntar entonces ¿Por cuánto tiempo esta especie servirá para tal fin?

Una proyección interesante podría enfocarse al estatus del estero Punta Banda a largo plazo. Considerando los procesos conocidos en este tipo de lagunas costeras (Yañez-Arancibia 1986), si con el paso de los años el estero tiende a asolarse gradualmente, es posible que esto promueva una mayor

presencia de *C. minutilla*, pues la sedimentación favorecería mayor extensión de marisma, hábitat aparentemente más idóneo para esta especie (Paulson 1993). La interacción con *C. mauri* podría traducirse en competencia. Si esta predicción resultase cierta, quizá en el futuro sería inconsistente con la planeación del uso del estero si sólo se toman en cuenta estudios uniespecíficos de sus moradores.

TOSTÓN !!

VI. CONCLUSIONES

Conclusión general.

Durante la temporada invernal 1996-1997, de acuerdo a la baja proporción poblacional de *C. minutilla* respecto a *C. mauri*, la exclusión espacial en los sitios de alimentación, las diferencias en la conducta de forrajeo y los poco frecuentes encuentros agonísticos entre estas especies, se concluye que si bien se detectó interacción, la competencia interespecífica a nivel poblacional en el estero Punta Banda, es poco probable.

Conclusiones particulares.

No obstante, existe una subestimación de la abundancia de *C. minutilla* en el estero en base a censos, la extrapolación de la misma de acuerdo a parvadas mixtas no fue representativa.

La estructura de las poblaciones de ambas especies fue consistente con el modelo de migración diferencial de estas aves. Sin embargo, la comparación entre especies es limitada debido a la imprecisión del método de sexado en *C. minutilla*.

Pese a la gruesa resolución de los criterios espaciales utilizados (niveles de dureza del sustrato de alimentación), se detectaron evidencias con base a las tasas de forrajeo, de una exclusión espacial interespecífica a nivel de microhábitat.

El incremento en la tasa de forrajeo en ambas especies al final de la temporada invernal, permite señalar a tal evento como evidencia de la hiperfagia que precedente a la migración.

Los eventos de territorialidad fueron más conspicuos en C, mauri y no hay evidencias claras de jerarquias por clases de sexo y edad.

VII. RECOMENDACIONES

En este trabajo se elucidaron respuestas a las diferencias interespecíficas encontradas entre *C. mauri* y *C. minutilla*. Sin embargo, se pueden perfilar algunas acciones a fin de afinar los resultados de este trabajo, así como del proyecto enfocado en *C. mauri* en futuros estudios en el estero Punta Banda.

Continuar el esfuerzo de marcado y avistamiento en ambas especies, involucrando también periodos de mareas muertas. Esto permitirá observaciones de estas aves en etapas en la que puedo suponer que el tiempo disponible de alimentación es más relajado y por otra parte, sería más factible que ambas especies se concentren en zonas similares en cuanto a la dureza del sustrato de alimentación.

Probar que el esfuerzo de avistamiento puede ser más rentable durante mareas muertas, ya que las aves tienden a moverse menos y también se ampliaría el tiempo de avistamiento por día. Esto conllevaría también a una mejor calidad de luz ya que los avistamientos se efectuarían en la mañana.

Realizar los registros de conducta de forrajeo y territorialidad con la ayuda de cámara de video y/o grabadora.

Disminuir de tres, a un minuto, la duración de las observaciones de conducta de forrajeo. Con esto se reduciría la variación y habría más oportunidad de aumentar el número de observaciones diarias.

Determinar la actividad agonística de un individuo elegido aleatoriamente y por un lapso fijo de cinco minutos.

Diseñar una metodología adecuada en la que sea posible detectar los movimientos de parvadas de ambas especies a lo largo del estero.

Fernández (1996) menciona a la bahía de San Quintín y el delta del Río Colorado como lugares de avistamiento adicional a fin de detectar intercambio regional de individuos invernantes. Adicionalmente, yo añadiría esfuerzo de avistamiento en la desembocadura del Río Tijuana, como un sitio más probable por ser más cercano.

LITERATURA CITADA

- American Ornithologist's Union (A.O.U.). 1983. "Check-list of North American Birds". 6th ed. American Ornithologist's Union. Washington D.C. 877 pp.
- Baker M.C. y E.M. Baker. 1973. Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. Ecol. Monogr. 43: 193-212.
- Bennett D. J. 1990. "Vocación de uso turístico de la planicie costera del estero Punta Banda, B.C." Tesina. Manejo de Rec. Mar. U.A.B.C. 50 pp.
- Blem C.R. 1980. The energetics of migration. En: "Animal Migration, Orientation and Navigation". Gauthreaux, Jr. S.A. 1980. (Ed.). Academic Press. New York. 175-224 pp.
- Buenrostro L.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".. C.I.C.E.S.E. Ensenada, B.C., México. Tesis de maestría 70 pp.
- Butler R.W., G.W. Kaiser y G.E.J. Smith. 1987. Migration chronology of stay, sex ratio and weight of western sandpipers, (*Calidris mauri*), on the south coast of British Columbia. J. Field Ornithol. 58:103-111
- Butler, R.W. y G.W. Kaiser.1995. Migration chronology, sex ratio, and body mass of Least Sandpiper in British Columbia. Wilson Bull. 107(3): 413-422.

- Butler R.W., Delgado S.F., H. de la Cueva, Pulido V. y B.K. Sandercock. 1996. Migration routes of the Western Sandpiper. Wilson Bull. 108(4): 662-672.
- Carmona-Piña R. y G.D. Danemann. 1998. Avifauna del hábitat generado por el desarrollo salinero en las adyacencias de la laguna Ojo de Liebre, B.C.S. Cienc. Mar. (en prensa).
- Carpenter C.R. 1958. Territoriality: A review of concepts and problems. En: "Behavior and evolution". Roe A. y G.G. Simpson. (eds.). Yale Univ. Press. 224-250 pp.
- Colwell M.A. y S.L. Landrum. 1993. Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. Condor 95: 94-103.
- Colwell M.A. 1993. Shorebirds community patterns in a seasonally dynamic estuary. Condor 95 : 104-114.
- Cox, G.W. 1985. The evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the New World. Am. Nat. 126: 451-474
- Dingle H. 1980. Ecology and evolution of migration. En: "Animal Migration, Orientation and Navigation". Gauthreaux, Jr. S.A. 1980. (Ed.). Academic Press. New York. 2-101 pp.
- Duffy D.C., Atkins y D.C. Schneider. 1981. Do shorebirds compete on their wintering grounds? Auk 98: 215-229.

- Ens B.J., Piersma T. y J.M. Timbergen. 1994. "Towards predictive models of bird migration schedules: theoretical and empirical bottlenecks". Report of workshop. NOP, IBN-DLO y Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ). Texel, Holanda. 27 pp.
- Evans P.R. y P.C. Smith. 1975. "Studies of shorebirds at Lindisfarne, Northumberland. 2. Fat and pectoral muscle as indicators of body condition in the Bar-tailed Godwit." Wildfowl 26:64-76.
- Faaborg, J. 1988. "Ornithology, an ecological approach". Prentice Hall. U.S.A. 470 pp.
- Fernández, A.G. 1993. "Importancia de la marisma de Chametla, Ensenada de La Paz, B.C.S., para la migración e invernación del playerito occidental (*Calidris mauri*) (Charadriiformes: Scolopacidae)". U.A.B.C.S. La Paz, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. 50 pp.
- Fernández, A.G. 1996. "Tasas de retorno y residencia de *Calidris mauri* (Charadriiformes:Scolopacidae) en el estero Punta Banda (B.C., México), en la temporada invernal de 1995-1996., CICESE. Ensenada, B.C., México. Tesis de Maestría. 99 pp.
- Fernández A.G. y H. de la Cueva. 1997. Western Sandpiper wintering at the Estero Punta Banda, B.C. (1996-97). CICESE. Ensenada, B.C., México. Reporte técnico.

- Gordon D.M. 1991. Variation and change in behavioral ecology. Ecology 72(4): 1196--1203.
- _____. 1997. The population consequences of territorial behavior. TREE 12(2): 63-66.
- Gordon M.L. 1985. "Sex, dispersion and aggression in Western Sandpipers on the Bolivar flats, Texas". Tesis Master Science. Texas A & M. University. U.S.A. 46 pp.
- Goss-Custard J.D. 1980. Competition for food and interference among waders. Ardea 68: 31-52.
- Grant J. 1984. Sediment microtopography and shorebird foraging. Mar. Ecol. Prog. Ser. 19: 293-296.
- Hays L. R. 1985. "The ecology of Least and Western sandpipers in southern California". Master Science. B.S. Colorado State University 101 pp.
- Holmes R.T. 1966. Feeding ecology of the Red-Backed Sandpiper (*Calidris alpina*) in arctic Alaska. Ecology 47(1): 32-45.
- Kelsey M.G. y M. Hassall. 1989. Path selection by Dunlin on a heterogeneous mudflat. Ornis. scand. 20:250-254.
- Krebs J.R. y N.B. Davies. 1978. "Behavioral ecology, an evolutionary approach". Blakwell Scientific Publications. England. 494 pp.
- Lincoln R.J., Boxshall G.A. y P.F. Clark. 1995. "Diccionario de ecología, evolución y taxonomía". Domínguez C., de Alba, A. y M.A. Pulido. (Traductores). FONACULTA. México, D.F. 488 pp.

- Mcneil R., Diaz M.T. y A. Villeneuve. 1994. The mystery of shorebird over-summering: a new hypothesis. Ardea, 82: 143-152.
- Metcalfe N.B. y R.W. Furness. 1987. Aggression in shorebirds in relation to flock density and composition. Ibis 129: 553-563.
- Miller E. H. 1983. Structure of display flights in the Least Sandpiper. Condor 85: 220-242
- Morrison, R.I. y P.K. Ross. 1989. "Atlas of nearctic shorebirds on the coast of South America". Canadian Wild Serv. Spec. Pub. 325 pp.
- O'Reilly K.M. y J.C. Wingfield. 1995. Spring and autumn migration in arctic shorebirds: same distance, different strategies. Amer. Zool. 35: 222-223.
- Orians G. H. y M. F. Wilson. 1964. Interspecific territories of birds. Ecology 45(4): 736-744
- Page G.W. y B. Fearis. 1971. Sexing Western sandpiper by bill length. Bird Banding 4: 82-88.
- Page G., B. Fearis y R. M. Jurek. 1972. Age and sex composition of Western Sandpipers on Bolinas Lagoon. Calif. Bird 3: 79-86.
- Page G.W., Palacios E., Alfaro, L., González S., Stenzel L.E. y M. Jungers. 1997. Numbers of wintering shorebirds in coastal wetlands of Baja California, Mexico. J. Field Ornithol. 68(4):562-574.
- Paulson, D. 1993. "Shorebirds of the Pacific Northwest". U.B.C. Press. Seattle Audubon Society. 470 pp.

- Payne R.J.H. y M. Pagel. 1997. Why do animals repeat displays? Anim. Behav. 54: 109-119.
- Petit D.R. y K.L. Bildstein. 1987. Effect of group size and location within the group on the foraging behaviour of White Ibises. Condor 89: 602-609.
- Pitelka F.A., R.T. Holmes y D.F. Maclean Jr. 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers. Amer. Zool. 14:185-204.
- Ranta E., Rita H. y N. Peuhkuri. 1995. Patch exploitation, group foraging and unequal competitors. Behavioral Ecology 6(1): 1-5.
- Recher H.F. 1969. Some aspects of the ecology of migrant shorebirds II. Wilson Bull. 81(2): 140-154.
- Richards A. 1988. "Shorebirds, a complete to their behaviour and migration". Gallery Books. New York. 224 pp.
- Riva G. de la 1997. "Abundancia de las aves costeras en tres sistemas lagunares del Estado de Colima, México, en otoño e invierno de 1996-1997". CICESE, Ensenada, B.C. México. Tesis de Maestría. 121 pp.
- Sandoval M.Y.Y. 1996. "Relación de la masa con la condición corporal de *Calidris mauri* (Aves: Scolopacidea) en el estero de Punta Banda, durante el invierno 1994-95". CICESE. Ensenada, B.C., México. Tesis de Maestría. 112 pp.
- Schoener T. W. 1983. Field experiments on interespecific competition. American Naturalist. 122: 240-285.

- Senner S. E., West G.C. y D.W. Norton. 1981. The spring migration of Western Sandpipers and Dunlins in southcentral Alaska: numbers, timing and sex ratios. J. Field Ornithol. 52:271-389.
- Shwabl H. y B. Silverin. 1990. Control of partial migration and autumnal behavior. En: "Bird migration". Gwinner E. (Ed.). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. 145-174 pp.
- Slotow R. 1996. Aggression in White-crowned Sparrows: effects of distance cover and group size. Condor, 98: 245-252.
- Smith J.M. y G.A. Parker. 1990. Optimality theory in evolutionary biology. Nature 348: 27-33.
- Thomas T.B. 1987. Spring shorebird migration through central Venezuela. Wilson Bull. 99(4):571-578.
- Van Staaden M.J. 1998. Ethology: at 50 and beyond. TREE 13(1): 6-7.
- Wilson E.O. 1975. "Sociobiology, the abridged edition". The Belknap Press of Harvard University Press. U.S.A. 366 pp.
- Wilson, W.H. 1994. Western Sandpiper (*Calidris mauri*). En: The Birds of North America (A. Poole and F. Gill, eds). No. 90. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences, Washington, D.C.: The American Ornithologist's Union.
- Yañez-Arancibia A. 1986. "Ecología de la zona costera, análisis de siete tópicos". AGT Editor. S.A. México, D.F. 189 pp.
- Zar J.H. 1984. "Biostatistical analysis". Prentice-Hall. Inc. New Jersey. U.S.A.