

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos de Autor.

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Análisis isotópico en plumas del Charrán mínimo (*Sternula
antillarum*) para inferir su ecología trófica**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Andehui Danay Morales Flores

Ensenada, Baja California, México
2024

Tesis defendida por
Andehui Danay Morales Flores

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Eduardo Palacios Castro
Codirector de tesis

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Codirectora de tesis

Dra. Geraldine Rosalie Busquets Vass

Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Ana Denise Re Araujo
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Andehui Danay Morales Flores** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Análisis isotópico en plumas del Charrán mínimo (*Sternula antillarum*) para inferir su ecología trófica

Resumen aprobado por:

Dr. Eduardo Palacios Castro
Codirector de tesis

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Codirectora de tesis

El análisis isotópico de plumas primarias utilizando las razones isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ permitió estimar la amplitud y superposición del nicho trófico de los conjuntos de las colonias reproductivas de adultos y volantones del charrán mínimo. Se infirió la amplitud del nicho por medio del área de la elipse estándar estimada por métodos Bayesianos (SEA_B), se encontró que existen diferencias entre el nicho trófico de adultos y volantones, pues los adultos tienen valores de la media SEA_B de $16.3\%{}^2$ hasta $28.4\%{}^2$ y los volantones de $44.8\%{}^2$ hasta $75.5\%{}^2$, esto podría ser debido a diferencias en cuanto a las presas seleccionadas y la ubicación geográfica de los adultos durante la muda de las primarias. Por otro lado, la superposición del nicho indicó la similitud entre los adultos de diferentes colonias, por lo cual, se consideró que los adultos de algunas colonias podrían compartir un sitio de invernada o bien la temporalidad en la muda de las primarias. Además, se cumplió con el objetivo de caracterizar la variabilidad de las firmas isotópicas de carbono y nitrógeno durante el crecimiento secuencial de las plumas primarias por medio de los modelos aditivos generalizados y se observó la variabilidad entre las primarias utilizando las anomalías respecto a la media local de cada colonia, lo cual permitió diferenciar estrategias de alimentación específicas para ciertos conjuntos y la variabilidad en la dieta. La búsqueda bibliográfica de los sitios potenciales de migración en invierno más los mapas de gradientes isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ permitió determinar que el Océano Pacífico Oriental Tropical es la región geográfica relacionada con la distribución $\delta^{13}\text{C}$ en plumas primarias del charrán mínimo y es el sitio más probable de invernada.

Palabras clave: isótopos, carbono, nitrógeno, ave marina, ecología trófica

Abstract of the thesis presented by **Andehui Danay Morales Flores** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Isotope analysis in feathers of the Least Tern (*Sternula antillarum*) to infer its trophic ecology

Abstract approved by:

Dr. Eduardo Palacios Castro
Thesis Codirector

Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Thesis Codirector

The isotopic analysis of primary feathers using the isotopic ratios of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ allowed the estimation of the breadth and overlap of the trophic niche of adult and fledgling least terns. Niche breadth was inferred through the standard ellipse area (SEA_B) estimated by Bayesian methods. We found differences between the trophic niche of adults and fledglings, as adults presented mean SEA_B values from 16.3‰ to 28.4‰ and fledglings from 44.8‰ to 75.5‰. This could be due to differences in the prey selected and the geographical location of the adults during the molt of the primaries. The overlap of these values among adults indicates similarity in prey selection and location between the adults of different colonies. Therefore, it was considered that the adults of some colonies could share a wintering site during the period of molt of the primary feathers. We characterized the variability of carbon and nitrogen isotopic signatures during the sequential growth of primary feathers through generalized additive models and the variability between primaries using the anomalies of these signatures and the local mean for each colony. This allowed us to differentiate specific feeding strategies of individual least terns and the variability in their diet. The bibliographic search for potential migration and wintering sites found published maps of $\delta^{13}\text{C}$ isotopic gradients in the Tropical Eastern Pacific Ocean that correspond to the $\delta^{13}\text{C}$ distribution in primary feathers of the least tern, indicating a potential wintering area for this species.

Keywords: isotopes, seabird, nitrogen, carbon, trophic ecology

Dedicatoria

Para los científicos en mi vida.

Todos aquellos que sueñan con mundo inclusivo.

Observando el mundo con ojos curiosos.

Más allá de los límites, crearemos una ciencia accesible y solidaria.

Agradecimientos

El apoyo brindado por el Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) fue esencial para mi estancia y soporte económico (CCVU 1124887). Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) que es mi segundo hogar académico, el que me permitió realizar un proyecto de manera autónoma y con apoyo de sus valiosos recursos humanos.

Al comité de tesis: Dr. Eduardo Palacios Castro, quien apoyó con el permiso de colecta SGPA/DGVS/06383/21 y un guía indispensable para comprender la ecología del charrán mínimo. Dra. Ma. Elena Solana Arellano, gracias a su gran conocimiento matemático detrás de los análisis estadísticos, fue un gran apoyo moral y académico. Dra. Geraldine Rosalie Busquets Vass por su conocimiento en isótopos estables y dirección al programar, su experiencia fue de gran ayuda. Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski por sus acertados comentarios en cada avance y la mejora sustancial de la redacción. Gracias por su esfuerzo y dedicación.

Al posgrado y cuerpo académico de Ecología Marina, Dr. Rafael Andrés Cabral Tena por dar seguimiento a las dudas y proveer un espacio seguro para resolverlas. De cada clase me llevo un océano de posibilidades.

A Thomas P. Ryan por los permisos requeridos en California, USGS Banding Permit 23396, y facilitar las muestras de plumas colectadas; por el apoyo obtenido de la beca de Sonoran Joint Venture, la Fundación Griswold y Consultoría Ecológica Ryan que permitieron el pago de los análisis de isótopos estables. Es un gran compañero y ser humano, por su amor y compromiso con la naturaleza.

A Pro Esteros y Liliana Ortiz Serrato por el apoyo en campo y de los voluntarios; a SyCOMA por el apoyo de voluntarios a cargo de Graciela Tiburcio Pintos. Al Laboratorio de Isótopos Estables del Consorcio de Investigación del Golfo de México en Ensenada (CIGoM), Dr. Juan Carlos Herguera y Doreny Bobadilla por su atención y disponibilidad. Al Dr. Ernesto García Mendoza y la Dra. Carolina Álvarez Delgado que atendieron la solicitud de apoyo cuando necesité utilizar sus laboratorios.

A todas las personas que me ayudaron y acompañaron durante mi estancia en Ensenada, creo que una página no alcanzaría para ustedes, mi sincero cariño y agradecimiento por ser mi hogar en estos años, espero que sepan lo valiosos que son para mí. Familia y amigos, por siempre en mi corazón.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas	xi
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 La introducción.....	1
1.2 Antecedentes	3
1.3 Justificación	6
1.4 Hipótesis.....	7
1.5 Objetivos	7
1.5.1 Objetivo general	7
1.5.2 Objetivos específicos.....	7
Capítulo 2. Metodología.....	8
2.1 Área de estudio	8
2.2 Colecta de las plumas primarias del charrán mínimo	9
2.3 Procesamiento de muestras.....	10
2.3.1 Limpieza de las plumas.....	10
2.4 Preparación de muestras para el análisis de isótopos estables.....	11
2.4.1 Pesaje de plumas.....	11
2.4.2 Análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno	11

2.5	Análisis estadístico	12
2.5.1	Determinación de la amplitud y superposición del nicho trófico con base en el plumaje del charrán mínimo	12
2.5.2	Estrategias de alimentación durante invierno para cada charrán mínimo	13
2.5.3	Gráfico de anomalías por cada conjunto de colonias	14
Capítulo 3.	Resultados	16
3.1	Nicho trófico de adultos y volantones de charrán mínimo	16
3.2	Área media del nicho trófico SEAB y superposición trófica de los adultos y volantones de charrán mínimo	21
3.3	Evaluación de estrategias de alimentación en invierno de adultos de charrán mínimo utilizando modelos aditivos generalizados	23
Capítulo 4.	Discusión.....	36
Capítulo 5.	Conclusión.....	43
Literatura citada		44
Anexos		50

Lista de figuras

Figura	Página
1. Ubicación de los sitios de anidación donde se colectaron plumas del charrán mínimo, durante la temporada de reproducción 2022.	9
2. Ejemplo del ala de un ave donde se muestran la posición y crecimiento de las plumas primarias (P1 – P10) utilizadas para el análisis de isótopos estables. Modificado de Ramos et al., 2009....	10
3. Amplitud del nicho isotópico (SEA) de adultos (A) y volantones (J) de charrán mínimo por conjuntos: C1-A, C2-A, C3-A, C4-A, C4-J, C5-A y C5-J. Los nichos de C4-J y C5-J corresponden a las colonias de Estero San José y Estero Punta Banda, Baja California - Batiquitos, California, respectivamente. La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).	17
4. Superposición del nicho isotópico (SEA) de adultos de charrán mínimo en la temporada no reproductiva (en sus zonas de invernada) comparado con el nicho de volantones de las colonias reproductivas de las zonas C4-J (Estero San José) y C5-J (Estero Punta Banda, Baja California - Batiquitos, California). La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).	18
5. Superposición del nicho isotópico (SEA) de adultos de charrán mínimo durante la temporada no reproductiva (A), las firmas isotópicas de carbono y nitrógeno de las plumas primarias reflejan la dieta en invierno en sitios desconocidos. Los volantones de charrán mínimo (B) en los sitios de reproducción en Estero San José, Baja California Sur (C4) y Estero Punta Banda, Baja California - Batiquitos, California (C5) indican el nicho trófico durante la temporada reproductiva en 2022. La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).	19
6. Histograma de frecuencias de $\delta^{13}\text{C}$ para los conjuntos C1, C2, C3, C4 y C5 de adultos de charrán mínimo de las plumas primarias colectadas en la temporada reproductiva 2022. La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).	20
7. Densidad de distribución de la media SEA _B por zona: C1-A, C2-A, C3-A, C4-A, C5-A, C4-J y C5-J con los intervalos de credibilidad al 50%, 75% y 95% de los isótopos estables de carbono y nitrógeno de plumas primarias de charrán mínimo adultos (A) y volantones (J). La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).	22
8. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C1 en Sonora en el Alto Golfo de California, que incluye Estero Morua (EM), Barra San Jorge (BSJ) y El Tornillal (GSC). A) Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C1.....	26
9. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C1 en Sonora en el Alto Golfo de California, que incluye Estero Morua (EM), Barra San Jorge (BSJ) y El Tornillal (GSC). A) Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos	

generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C1.	27
10. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C2 en la costa centro y sur de Sonora, que incluye en Estero Cardonal (EC), Salina de Lobos (SL) y Estero Tobarí (ET). A) Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C2.....	28
11. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C2 en la costa centro y sur de Sonora, que incluye en Estero Cardonal (EC), Salina de Lobos (SL) y Estero Tobarí (ET). A) Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C2.	29
12. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias en C3, Sinaloa, Ceuta (Ce). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C3.....	30
13. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias en C3, Sinaloa, Ceuta (Ce). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C3.	31
14. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C4: Baja California Sur en Estero San José (SJC). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C4.	32
15. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C4: Baja California Sur en Estero San José (SJC). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C4.....	33
16. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias en C5: California con Puerto de Los Ángeles (PLA), Playa Venice (Ve) y Laguna Batiquitos (Ba), Baja California con Estero Punta Banda (EPB) y Laguna Figueroa (LF). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C5.....	34
17. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias en C5: California con Puerto de Los Ángeles (PLA), Playa Venice (Ve) y Laguna Batiquitos (Ba), Baja California con Estero Punta Banda (EPB) y Laguna Figueroa (LF). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C5.	35
18. Comparación de los modelos biogeoquímicos de A) NEMO-MEDUSA (Magozzi et al., 2017) y B) HAMOCC6 (Liu et al., 2021).....	41

19. El modelo biogeoquímico global con la distribución de los datos compilados sobre tiburones superpuesta a un modelo espacial de $\delta^{13}\text{C}$ de fitoplancton por Bird et al. (2018). Se puede inferir que el sitio de invernada para las poblaciones de charrán mínimo de California y el Noroeste de México se encuentra restringida a una zona particular en el Océano Pacífico Tropical Oriental. 42
20. Composición isotópica de carbono de diferentes ecosistemas, A) Modelo de refugio de macroalgas en aguas profundas para regiones tropicales en el Pacífico (modificado de Graham et al., 2007) y B) Intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ de plantas acuáticas y el histograma de $\delta^{13}\text{C}$ de plantas C3 y C4 terrestres (Tütken, 2011, p. 61)..... 42

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Sitios de muestreo ordenados en cinco conjuntos de colonias reproductivas de charrán mínimo en la temporada 2022	8
2. Conjuntos de colonias, el número total de plumas primarias (N) y del intervalo en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para adultos y volantones de charrán mínimo, así como la razón carbono-nitrógeno (C:N) promedio.....	17
3. Métricas de Layman et al. (2007), Rango $\delta^{15}\text{N}$ (NR), Rango $\delta^{13}\text{C}$ (CR), Área total (TA), Distancia media al centroide (CD), Distancia media al vecino más cercano (NND), Desviación estándar del vecino más cercano (SDNND). aplicadas al nicho isotópico del charrán mínimo de adultos y volantones y posteriormente por separado.	20
4. Media y desviación estándar con los intervalos de credibilidad al 95% (IC $-\%^2$) del nicho isotópico SEA _B del charrán mínimo de las colonias reproductivas: C1-A, C2-A, C3-A, C4-A, C5-A, C4-J y C5-J.....	21
5. Media y porcentaje de superposición del nicho isotópico del charrán mínimo entre zonas C1-A, C2-A, C3-A, C4-A, C4-J, C5-A y C5-J. El intervalo de credibilidad con el 95% de los datos. El porcentaje de superposición de los conjuntos se representó en los subgrupos subíndice 1 y subíndice 2. La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).	22
6. Media móvil (Media) y desviación estándar (DE) para el cálculo de anomalías, además del coeficiente de variación (CV) para cada colonia por conjunto.	23
7. Parámetros del modelo aditivo generalizado para $\delta^{15}\text{N}$ en plumas primarias de adultos de Charrán mínimo. GLE: grados de libertad estimados, n: tamaño de muestra, D.E: desviación estándar, AIC: criterio de información de Akaike	50
8. Parámetros del modelo aditivo generalizado para $\delta^{13}\text{C}$ en plumas primarias de adultos de Charrán mínimo. GLE: grados de libertad estimados, n: tamaño de muestra, D.E: desviación estándar, AIC: criterio de información de Akaike.	51

Capítulo 1. Introducción

1.1 La introducción

La migración se define como un movimiento regular y estacional a larga distancia de una población durante un ciclo anual de zonas reproductivas a zonas no reproductivas. En el caso de las aves, la migración podría haber evolucionado para aprovechar picos estacionales de abundancia de recursos, además de permitir la búsqueda de un nicho adecuado para evitar competencia, parásitos y depredadores (Alerstam et al., 2003; Sherry et al., 2014). La migración de las aves sucede a lo largo de corredores migratorios entre extensas regiones geográficas (Lack, 1968; Terrill y Abel, 1988; Malik et al., 2021), lo que repercute en su supervivencia y éxito reproductivo (Phillips et al. 2017). Para la mayoría de las aves marinas se conocen tanto las zonas reproductivas como las zonas no-reproductivas.

Una excepción es el charrán mínimo (Laridae: Charadriiformes; *Sternula antillarum*); a pesar de la cantidad de estudios de esta especie en California, la mayor parte de la demografía de algunas colonias aún se desconoce, al igual que sus rutas de migración y sitios de invernada. Es muy probable que durante la migración estas aves puedan encontrarse en zonas costeras de México, Centro y Sur América y zonas de surgencias, posiblemente alimentándose en zonas pelágicas (Thompson et al., 2020). Aunque se han realizado intentos por descubrir la ubicación exacta del charrán mínimo durante la temporada no reproductiva por medio de observadores de aves en búsqueda de individuos de la especie, además de la instalación de GPS en individuos durante la época reproductiva, hasta ahora es incierto dónde pasan el invierno.

El conocimiento sobre el ciclo anual del charrán mínimo concentra la información obtenida durante el periodo reproductivo que puede durar 4 meses, entre mayo y agosto, con una distribución registrada en las costas de Estados Unidos, México, el Caribe, Centro y Sur América, los sitios de anidación se localizan en hábitats costeros arenosos, salitrales, y cerca de humedales interiores. Esta ave es de los charranes de talla más pequeña, entre 21 y 23 cm de longitud y una envergadura de 48 a 53 cm. Su plumaje básico definitivo es blanco en las partes inferiores, manto gris, coberteras menores oscuras, nuca y corona oscuras y raya ocular oscura con moteado blanco en los lores (Thompson et al., 2020).

Se han descrito cinco subespecies, de acuerdo con las zonas reproductivas y características morfológicas, aún se requieren más estudios moleculares para confirmar el estatus de cada subespecie (Thompson et al., 2020; Whittier et al., 2006; Draheim et al., 2010). En Estados Unidos se encuentran tres subespecies, la subespecie de California (*S. a. browni*), que está catalogada en peligro de extinción, así como la subespecie exclusiva del interior, adyacente al río Misisipi (*S. a. athalassos*, Burleigh y Lowery, 1942) y del Atlántico (*S. a. antillarum*), reconocidas por la Unión Americana de Ornitólogos (Draheim et al., 2010). En México, *Sternula antillarum* está catalogada como “Sujeta a Protección Especial”, de acuerdo con la NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT, 2019).

Las poblaciones de la península de Baja California son aparentemente *S. a. browni*, las del Golfo de California y Pacífico hasta Jalisco *S. a. mexicanus*, las de Oaxaca a Chiapas son *S. a. stableri*, y las del Golfo de México y Caribe son *S. a. antillarum* (Patten y Erickson, 1996; Palacios y Mellink, 1996; González-Zuarth et al., 2016), aunque se necesita rectificar con estudios moleculares. Después de los meses de verano se desconoce lo que sucede en el ciclo de vida del charrán mínimo: la migración hacia las colonias reproductivas en abril, la migración hacia los sitios de invernada en septiembre-octubre, y el periodo de invernada desde noviembre hasta marzo (Atwood, 2023).

Debido a que los volantones regresan a las colonias natales al menos dos años después, el paradero de un charrán mínimo reproductor de 10 años sería desconocido durante aproximadamente el 65% de su vida, aunque se han registrado charranes mínimos durante todo el año en el Caribe y a lo largo de la costa atlántica de Sudamérica, es necesario proporcionar una base para establecer vínculos entre las poblaciones reproductoras y no-reproductoras (Atwood, 2023). Los estudios en la ecología trófica de una especie amenazada como el charrán mínimo son relevantes para su conservación, al conocer las estrategias de forrajeo y la calidad de la dieta se puede esperar un menor o mayor éxito en la supervivencia de la especie (Leight et al., 2023).

En este trabajo se estudiaron individuos de *S. a. browni* y *S. a. mexicanus*, de los cuales se conoce muy poco sobre su ecología trófica, especialmente en sus sitios no reproductivos. Durante su reproducción se conoce que *S. a. browni* tiene hábitos alimenticios oportunistas; su dieta incluye anchoveta (*Engraulis mordax*) y pejerrey (Atherinidae) de una longitud entre 2 a 9 cm. Estas aves se alimentan en aguas poco profundas, se alimenta principalmente zambulléndose (menos de 1 m) en busca de pequeños peces e invertebrados en masas de agua situadas a menos de 3 km del lugar de anidación (Atwood y Minsky, 1983; Atwood y Kelly, 1984) en bahías, lagunas, estuarios, desembocaduras de ríos y arroyos, marismas y ocasionalmente en altamar.

Los métodos para conocer la composición de la dieta pueden resultar invasivos como revisar contenido estomacal, o bien, depender de las observaciones oportunistas como egagrópilas regurgitadas, muestras fecales y los peces arrojados por las aves (Barret et al., 2007). Una alternativa para trazar la dieta de animales, han sido los isótopos estables de carbono y nitrógeno ya que permiten integrar la estructura trófica de una red alimentaria con la variación espacial y temporal que caracterizan el nicho de la especie, esto es debido a que las proporciones de las razones isotópicas de las proteínas de los consumidores reflejan la de su dieta de forma predecible (DeNiro y Epstein, 1978; Peterson y Fry, 1987; Jackson et al., 2011).

Los consumidores primarios incorporan los valores isotópicos base de la red trófica y se transfieren a todos los depredadores, por lo cual, mantienen una huella isotópica que permite trazar movimientos entre diferentes hábitats con firmas isotópicas distintivas (McMahon et al., 2013). Los valores isotópicos en tejidos animales son el producto de reacciones enzimáticas a nivel metabólico de manera que los consumidores tienden a tener valores más elevados que los de su dieta ($\leq 1\%$ a nivel del carbono y 2–4% a nivel del nitrógeno), un fenómeno conocido como fraccionamiento trófico, lo cual es consistente con el incremento en los valores isotópicos a lo largo de la red trófica, de manera que organismos con mayor nivel trófico tienen valores isotópicos más elevados (Fry y Sherr, 1984; Hobson, 1999; Park et al., 2021).

En este trabajo se analizaron los isótopos estables de carbono $\delta^{13}\text{C}$ y nitrógeno $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas primarias que servirá para inferir la dieta y la migración a los sitios de invernada del charrán mínimo de diferentes colonias reproductivas del sur de California y el noroeste de México durante la temporada no reproductiva. Es importante conocer las estrategias alimentarias y ubicación geográfica durante invierno, para fines de conectividad, lo cual es relevante para los planes de conservación del charrán mínimo.

1.2 Antecedentes

Los isótopos son formas de un mismo elemento que tiene la misma cantidad de protones, pero difiere en la cantidad de neutrones en el núcleo. Los neutrones adicionan masa que provocan sutiles variaciones químicas (Fry, 2006). Los isótopos estables son aquellos que tienden a no exhibir decaimiento radiactivo a través del tiempo. Hay diversos isótopos estables, no obstante, los isótopos estables de carbono (^{12}C , ^{13}C) y nitrógeno (^{14}N , ^{15}N) en tejidos animales son de elevada utilidad ya que son integrados y asimilados directamente de la dieta. Hay isótopos estables que tienen menor número de neutrones y por lo tanto menor masa, de manera que un elemento puede tener isótopos ligeros e isótopos pesados.

Los isótopos ligeros (^{12}C , ^{14}N) tienden a reaccionar más rápido debido a los enlaces débiles que forman, en comparación de los isótopos pesados (^{13}C , ^{15}N), lo cual afecta la abundancia isotópica debido a procesos químicos y físicos, y que se conoce como fraccionamiento isotópico (Gannes et al., 1998). La covariación de ambos isótopos estables, nitrógeno y carbono, permite estimar el nicho isotópico o nicho trófico de los organismos, lo cual permite inferir cual es la amplitud trófica de un grupo o grupos de la misma población (Bearhop et al. 2004; Newsome et al., 2007; Jackson et al., 2011). Los análisis de isótopos estables se han utilizado para estudios de redes tróficas y recientemente para trazar movimientos entre diferentes hábitats con firmas isotópicas distintivas tanto en ecosistemas marinos y terrestres (McMahon et al., 2013).

En las plumas de las aves marinas, los isótopos estables de carbono y nitrógeno se incorporan durante la formación de queratina en la región geográfica en donde ocurrió la muda, con ello se puede inferir la variabilidad en la dieta al conocer los patrones de muda del plumaje, ya que una vez formado se puede conocer dónde y cuándo se adquirió la forma isotópica asimilada en las presas, de manera que generan un registro isotópico a lo largo de las mismas que puede ser utilizado para hacer inferencias sobre la migración y dieta (Bearhop et al., 2002; Wunder, 2012). El cambio fraccional de los isótopos entre sangre y plumas es similar para nitrógeno y carbono, representando la integración dietética en un periodo de tiempo corto, incluso se descarta una interferencia debida a los lípidos y los carbohidratos ya que las proteínas aportan del 90% al 95% de la masa seca de plumas y sangre (Bearhop et al., 2002).

La composición isotópica incorporada durante la muda de las plumas de aves marinas es un reflejo de la dieta durante un periodo de tiempo corto, si las aves se desplazan en un área de distribución geográfica amplia pueden reflejar gradientes naturales o discontinuidades de las firmas de las razones isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) en el océano (Hobson, 1999; Hobson, 2005; Cherel et al., 2006). La composición isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ tiende a mantenerse durante los procesos de alimentación; cerca de la costa se cuantificaría valores más elevados de $\delta^{13}\text{C}$, en comparación con las zonas pelágicas, por la rápida proliferación de los productores primarios en zonas de surgencia costera y valores menores asociados a tasas de crecimiento lentas generalmente en zonas pelágicas, siendo mucho menores en aguas frías de altas latitudes (Goericke y Fry, 1994; Popp et al, 1989; Graham et al., 2009).

En cambio, el nitrógeno tiene un fraccionamiento durante la alimentación de los organismos, por lo tanto, se ha utilizado para estimar la posición trófica o enriquecimiento relativo a la dieta (Peterson y Fry, 1987, Phillips et al., 2009, Graham et al., 2009). La diferencia entre fuentes de NO_2 por fijación de organismos diazotófos o desnitrificación de los productores primarios, es decir de los valores base de la red trófica,

en una escala espacial permite diferenciar qué proceso biogeoquímico predomina en el fitoplancton; valores $\delta^{15}\text{N}$ mayores son asociados a aguas dominadas por desnitrificación, mientras que un menor $\delta^{15}\text{N}$ se asocia a fijación de nitrógeno atmosférico (Montoya y McCarthy, 1995; Ruiz-Cooley y Gerrodette, 2012).

El plumaje se define como una composición única de plumas después de una muda, independientemente de cuántas plumas se hayan reemplazado. Los polluelos de charrán mínimo pasan por una muda prebásica hasta completar el plumaje juvenil, seguida de su primera muda básica en el otoño del primer año. Esto se conoce como su plumaje subadulto que conserva hasta el otoño de su segundo año, cuando mudan al plumaje básico (de invierno) definitivo. Luego alcanzan un plumaje intermedio (*pikei*) o un plumaje alterno definitivo (nupcial) en la primavera de su segundo año (Massey y Atwood, 1978), para finalizar la muda con el plumaje básico (invierno) y alterno (nupcial) definitivo en el tercer año.

La temporalidad de la muda primaria se desconoce en *S.a. browni* o *S.a. mexicanus* aunque cada año parecen mudar todas las primarias, mudando de siete a nueve de sus 10 primarias en pre-muda alterna durante el invierno y principios de la primavera (Howell, 2010). No se ha observado muda de plumas primarias durante la captura de adultos en colonias de anidación en la costa del Pacífico entre mayo y julio tanto por Jon Atwood y Barbara Massey en las décadas de 1970 y 1980 como por Thomas Ryan de 2012-2023 (J. Atwood com. pers., T. Ryan com. pers.). Howell (2010) informa que la muda de *S. antillarum* de la costa del Pacífico también es más tardía que la de las poblaciones de la costa del Golfo de México.

No se conoce el intervalo entre la muda de las plumas primarias en *S.a. browni* o *S.a. mexicanus*. En *S. a. antillarum* el intervalo entre la muda de las plumas primarias parece ser de 10 a 20 días (Thompson y Slack, 1983). Con base en las observaciones de campo durante los monitoreos en colonias del noroeste de México no se ha reportado indicios de muda de las plumas primarias, lo que indicaría potencialmente sucedería al finalizar el periodo reproductivo durante la migración hacia zonas de invernada (E. Palacios com. pers.). La muda de las plumas primarias comienza desde el interior (P1) hasta el exterior con la última pluma en mudar (P10) durante la temporada no reproductiva (Pyle, 2008).

El área de distribución invernal de *S.a. browni* o *S.a. mexicanus* puede confundirse con los de otras subespecies de charrán mínimo, que probablemente coexisten. Ocasionalmente se han visto charranes de subespecies desconocidas invernando en la Península de Baja California, México (Howell y Webb 2003), y a lo largo de la costa del Pacífico de México continental (Massey, 1981; Ryan y Kluza 1999; Howell y Webb 2003), Guatemala (Massey, 1981), Panamá (Vaucher, 1988; Ridgely y Gwynne, 1989,) y Costa Rica (Stiles y Skutch, 1989), que son mencionados en el reporte de U.S. Fish and Wildlife Service (2020).

En este trabajo se analizaron los isotopos estables de carbono $\delta^{13}\text{C}$ y nitrógeno $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas primarias que servirá para inferir la dieta y migración del charrán mínimo durante la temporada no reproductiva y para comparar con la dieta en la temporada reproductiva. Por ejemplo, González-Solís y colaboradores (2011), combinaron dispositivos de geolocalización y analizaron las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas primarias de la gaviota *Rissa tridactyla*. Utilizando la información de los movimientos migratorios asociados con la temporalidad de muda encontrada en literatura, lograron comprobar la relación de la señal isotópica de las plumas primarias con las áreas donde crecen las plumas.

Asimismo, Ramos y colaboradores (2009) relacionaron los patrones de migración y los patrones isotópicos de la pardela mediterránea *Calonectris diomedea diomedea* evaluando la covariación de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ entre las zonas de reproducción (Mediterráneo y Macaronesia) y de invernada (centro y sur Atlántico) conociendo su ruta de migración, encontrando un patrón de muda secuencial de las primarias desde P1 a P10 en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ formando dos polos: el Mediterráneo y Atlántico. Con base en sus resultados y la información recopilada de la especie, los autores concluyen que las firmas isotópicas están claramente relacionadas con el patrón de muda y movimientos migratorios.

1.3 Justificación

La ecología reproductiva del charrán mínimo es bien conocida, aunque se desconozca la mayor parte de su ciclo de vida y las amenazas que enfrenta durante la temporada no reproductiva. El período no reproductivo incluye ocho meses de su ciclo anual y para conservar estas poblaciones de aves es clave conocer su distribución y ecología durante invierno. Para ello, el uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las plumas primarias permite inferir las estrategias alimentarias del charrán mínimo de diferentes colonias reproductivas del sur de California y el noroeste de México. Este análisis permite evaluar los nichos isotópicos y representar el crecimiento secuencial de plumas primarias de *S. antillarum* para comprender si las poblaciones estudiadas en el presente proyecto comparten estrategias alimentarias y ubicación geográfica en invierno, información completamente desconocida sobre la ecología trófica y de relevancia para futuros planes de conservación de esta especie. Además, es el primer estudio realizado para comparar los mapas de paisajes isotópicos a nivel global realizados por modelos biogeoquímicos ya publicados para encontrar un sitio con la mayor similitud de las firmas isotópicas encontradas en las plumas.

1.4 Hipótesis

La firma isotópica de carbono $\delta^{13}\text{C}$ y nitrógeno $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas primarias del Charrán mínimo están relacionadas con los hábitos alimenticios durante las temporadas de migración de invernada. Se espera que al comparar las firmas isotópicas de las plumas primarias (P1-P10) colectadas durante la temporada reproductiva 2022 en diferentes colonias del sur de California y del noroeste de México se encuentren valores isotópicos similares, lo cual significa que comparten una misma zona en sus áreas de invernada. Además, respecto a las estrategias de alimentación, se espera que la dieta del Charrán mínimo sea similar durante la temporada reproductiva y la temporada no reproductiva, por lo que el nicho isotópico de los volantones y de los adultos será muy parecido.

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivo general

Determinar el nicho isotópico del charrán mínimo (*Sternula antillarum*) utilizando los isótopos estables de nitrógeno y carbono de las plumas primarias en relación con su estrategia trófica y distribución espacial.

1.5.2 Objetivos específicos

- Estimar la amplitud y superposición trófica de *S. antillarum* utilizando el nicho isotópico de adultos y volantones de diferentes sitios de reproducción.
- Evaluar estrategias alimentarias durante el crecimiento secuencial de las plumas primarias por cada adulto de *S. antillarum* por medio de los isótopos estables de carbono $\delta^{13}\text{C}$ y nitrógeno $\delta^{15}\text{N}$ durante la temporada no reproductiva.
- Comparar las firmas isotópicas de las plumas primarias de charrán mínimo con mapas de paisajes isotópicos publicados para inferir el sitio más probable de invernada.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

Durante la temporada de reproducción del charrán mínimo en 2022, se visitaron 13 colonias distribuidas en diferentes localidades en el noroeste de México y sur de California, EE. UU. Las colonias se agruparon en cinco conjuntos de colonias por la cercanía geográfica entre los sitios de anidación (Tabla 1, Figura 1). Se ha reportado la distribución de las subespecies *S. a. browni* en el sur de California y la Península de Baja California y *S. a. mexicanus* en el Golfo de California y hasta Jalisco. La subespecie *S. a. browni* ha mostrado alta fidelidad por el sitio de nacimiento (Atwood & Massey, 1988).

Los movimientos de dispersión de individuos marcados de *S. a. browni* entre las colonias del sur de California y Baja California, sugieren una estructura meta poblacional, que permite estudiar y conservar a las subpoblaciones como un conjunto de colonias reproductivas (Álvarez-Navarrete 2021). Las colonias de charrán mínimo incluidas en este trabajo se localizan en las costas del Golfo de California y en la costa del Pacífico de California, EE. UU. y de la península de Baja California. Las colonias del Golfo de California ya se han descrito por Palacios y Mellink (1996), mientras que las colonias ubicadas en la península de Baja California están descritas en Palacios (1991). Las colonias de California, EE. UU. ya han sido descritas por Massey y Atwood (1978).

Tabla 1. Sitios de muestreo ordenados en cinco conjuntos de colonias reproductivas de charrán mínimo en la temporada 2022

Conjunto	Estado	Sitio de anidación
C1	Sonora	El Tornillal
C1	Sonora	Estero Morua
C1	Sonora	Barra San Jorge
C2	Sonora	Estero Cardonal
C2	Sonora	Salina Los Lobos
C2	Sonora	Estero Tobarí
C3	Sinaloa	Ceuta
C4	Baja California Sur	Estero San José
C5	California	Venice
C5	California	Puerto de Los Ángeles
C5	California	Laguna Batiquitos
C5	Baja California	Estero Punta Banda
C5	Baja California	Laguna Figueroa

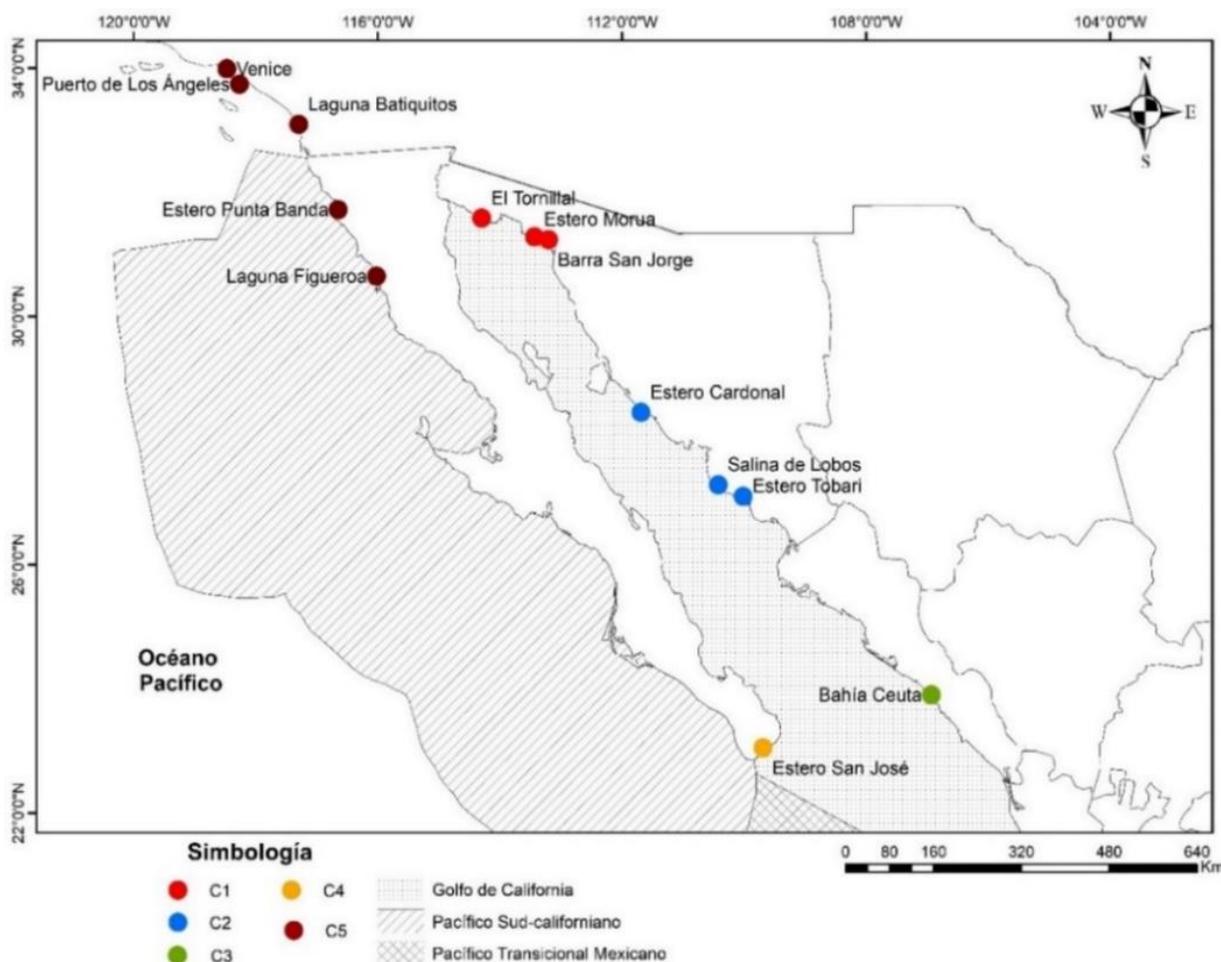


Figura 1. Ubicación de los sitios de anidación donde se colectaron plumas del charrán mínimo, durante la temporada de reproducción 2022.

2.2 Colecta de las plumas primarias del charrán mínimo

En México se colectó un total de 181 plumas primarias de 33 individuos adultos de Charrán mínimo. Los charranes fueron capturados en sus nidos mediante una trampa de caída, fueron marcados, pesados y medidos, y de algunas de sus plumas primarias se cortó 1 cm de pluma para ser posteriormente liberados. Se obtuvieron muestras de las plumas primarias (definitive alternate plumage-DA, *sensu* Pyle 2008) P1, P5 y P9 del ala derecha y las plumas P3, P7 y P10 del ala izquierda (Figura 2). Los segmentos de plumas se colocaron en sobres de papel con los datos de la ubicación, fecha, número de anillo metálico del USGS. Tres ejemplares encontrados muertos en la colonia de Sinaloa fueron depositados en la Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California. En el sur de California, EE. UU. se colectó un total de 38 muestras, de 5 adultos muertos por depredación. Las plumas primarias se clasificaron por el tamaño, separadas en sobres etiquetados por fecha y localidad.

Las plumas primarias se clasificaron por el tamaño, separadas en sobres etiquetados por fecha y localidad. De los restos de volantones encontrados muertos en diferentes colonias, se colectó las plumas primarias correspondientes a su plumaje básico (first basic juvenal-B1, *sensu* Pyle, 2008): 4 plumas de Laguna Batiquitos, 9 plumas del Estero Punta Banda como C5-J y 12 plumas del Estero San José como C4-J. El total fue de 219 plumas primarias de adultos y 25 plumas primarias de volantones de charrán mínimo.

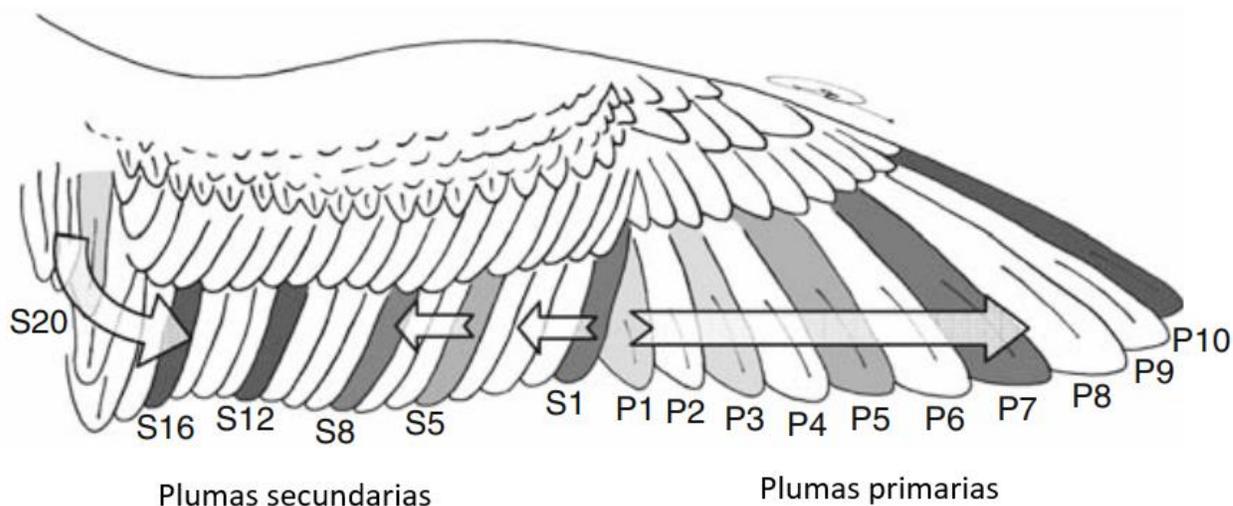


Figura 2. Ejemplo del ala de un ave donde se muestran la posición y crecimiento de las plumas primarias (P1 – P10) utilizadas para el análisis de isótopos estables. Modificado de Ramos et al., 2009.

2.3 Procesamiento de muestras

2.3.1 Limpieza de las plumas

Para remover lípidos de la superficie de las plumas se usó una solución 2:1 cloroformo metanol grado HPLC, la cual se preparó dentro de una campana de extracción. Por cada día de limpieza se preparó y se usó inmediatamente 500 ml de esta solución. Cada pluma se colocó con pinzas en una caja de Petri de Borosilicato de 60 mm de diámetro, se agregó 30 ml de la solución con una pipeta y se dejó por 10 minutos, se quitó el líquido sobrante y con ayuda de la pipeta se enjuagó con la misma solución; este proceso se repitió dos veces más. Después, cada pluma se dejó secar dentro de su respectiva caja de Petri, se removió la solución excedente con toallas limpiadoras y se dejó dentro de la campana de extracción dos horas para evaporar residuos de la solución.

Por último, cada pluma se cortó con tijeras de acero inoxidable en pedazos pequeños y se colocó en crio viales de 1.5 ml estériles etiquetados según el inventario. La metodología de limpieza se consultó en Chew et al. (2019) y modificó (G.R. Busquets Vass com. pers.) con las sugerencias del Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de Nuevo México (Albuquerque, Nuevo México).

2.4 Preparación de muestras para el análisis de isótopos estables

2.4.1 Pesaje de plumas

Se determinó que la cantidad adecuada para la lectura de carbono y nitrógeno era entre 0.3 mg y 0.7 mg de pluma. Se utilizó una microbalanza y las muestras se colocaron dentro de cápsulas de estaño. Con ayuda de pinzas la cápsula se cerró y comprimió para formar una esfera; por último, se almacenó dentro de microplacas para su posterior análisis.

2.4.2 Análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno

Cada cápsula se colocó en el carrusel del analizador elemental COASTECH™, acoplado al espectrofotómetro de masas de razones isotópicas de flujo continuo (DELTA V™ IRMS). En México fueron analizadas en el Laboratorio de Isótopos Estables del Consorcio de Investigación del Golfo de México en Ensenada (CIGoM). Las muestras de California se analizaron en el Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de Nuevo México (UNM-CSI, por sus siglas en inglés). Los resultados de las firmas isotópicas (ver ecuación 1) de los isótopos estables se denotan con δ en partes por mil (‰).

$$\delta X = \left[\left(\frac{R \text{ muestra}}{R \text{ Estandar}} \right) - 1 \right] * 1000 \quad (1)$$

El valor δ se obtiene de la razón isotópica de la muestra comparando el isótopo más pesado respecto al isótopo ligero, a su vez, la razón isotópica de la muestra se compara con la razón isotópica conocida de un estándar internacional; R es la razón isotópica de carbono $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y nitrógeno $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ comparados con un estándar internacional: Pee Dee Belemnita para $\delta^{13}\text{C}$ y nitrógeno atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$. Cuando δ es positivo la muestra tiene un mayor contenido de isótopos pesados comparado con el estándar, por el

contrario, valores δ negativos indican que la muestra tiene una razón isotópica menor al estándar (Dawson & Brooks, 2001). En ambos laboratorios de isótopos estables se usan los estándares internacionales certificados por la Agencia Internacional de Energía Atómica de Viena, Austria: USGS-40 ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), IAEA-CH-6 ($\delta^{13}\text{C}$), y IAEA-N2 ($\delta^{15}\text{N}$). Los estándares secundarios: para CIGoM se utilizó sulfanilamidas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), sedimento acidificado ($\delta^{13}\text{C}$), lanugo de foca ($\delta^{15}\text{N}$) y para UNM-CSI caseína y músculo de atún.

2.5 Análisis estadístico

2.5.1 Determinación de la amplitud y superposición del nicho trófico con base en el plumaje del charrán mínimo

Para representar el nicho trófico de individuos adultos (A) se utilizó el ordenamiento por conjuntos de colonias, asumiendo que son diferentes poblaciones: C1-A, C2-A, C3-A, C4-A y C5-A, mientras que los volantes (J) se agruparon por conjuntos C4-J y C5-J. Para definir al nicho ecológico se consideró el concepto propuesto por Hutchinson (1978) como un hipervolumen n-dimensional donde el eje bionómico representa los recursos utilizados, como la dieta, mientras que el eje escenopoético como componente bioclimático que es el ambiente, que posteriormente retoma Newsome et al. (2007) y consideró como el espacio multidimensional que compara con el espacio δ representado en los gráficos $\delta^{13}\text{C}$ frente a $\delta^{15}\text{N}$. Este sistema isotópico examina el componente bionómico con el nivel trófico y el eje escenopoético con la ubicación latitudinal en ambientes marinos y una combinación de ambos al comparar la influencia del ambiente marino-terrestre.

Como método para delimitar el nicho en el espacio $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$, Layman et al. (2007) propuso seis métricas que definen la estructura trófica: 1) Rango $\delta^{15}\text{N}$ (NR) representa la distancia entre el mayor y menor valor $\delta^{15}\text{N}$ como medida de la estructura vertical de la red alimentaria; 2) Rango $\delta^{13}\text{C}$ (CR) representa la distancia entre el mayor y menor valor $\delta^{13}\text{C}$, que reflejaría la diversidad de recursos en la base de la red trófica; 3) Área total (TA) es la intersección de todos los conjuntos convexos que forma cada zona del espacio total del nicho; 4) Distancia media al centroide (CD), distancia Euclidiana promedio de cada zona al centroide que corresponde a la media de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de todas las zonas; 5) Distancia media al vecino más cercano (NND) mide en la distancia Euclidiana la cercanía promedio entre zonas, como medida de densidad; y 6) Desviación estándar del vecino más cercano (SDNND) como medida de uniformidad entre zonas.

Sin embargo, al utilizar las métricas en una sola comunidad éstas son sensibles a diferentes tamaños de muestra ($n < 50$) y se recomienda usar el área de la elipse estándar de $\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$ para inferir la amplitud del nicho isotópico trófico, usando el programa Elipses Bayesianas de Isótopos Estables (SIBER por sus siglas en inglés, Jackson et al., 2011). Se utilizó el código publicado en el repositorio CRAN R-Project: Introduction to SIBER (Jackson 2023) para la estimación de la amplitud y superposición del nicho trófico de los diferentes conjuntos de colonias de charrán mínimo en el lenguaje de programación R (R Core Team, 2023).

La forma de la elipse funciona como un método de ordenación en el espacio euclidiano como un modelo geométrico (Palacio *et al.*, 2020) constituido por dos variables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) con la misma unidad de medida, partes por mil (‰), en un par de ejes ortogonales que se cortan en un punto que corresponde al promedio de cada variable. El área de la elipse estándar (SEA por sus siglas en inglés) se calculó con la matriz de covarianza, donde los eigenvalores (λ) y eigenvectores (v) definen la amplitud del eje mayor ($a = \lambda_1^{-1}$) y del eje menor ($b = \lambda_2^{-1}$) y la ubicación se define por las medias de las variables $x = \delta^{13}\text{C}$, $y = \delta^{15}\text{N}$ (ver ecuación 2).

$$SEA = \pi ab \quad (2)$$

La elipse estándar Bayesiana (SEA_B por sus siglas en inglés) (Jackson et al., 2011) y los parámetros del nicho isotópico fueron calculados con el 95% de los datos utilizando el paquete JAGS en R para la simulación de Montecarlo basados en cadenas de Markov. Por medio del Teorema de Bayes (ver ecuación 3) se puede estimar la distribución probable del parámetro poblacional, en este caso el área de la elipse estándar, utilizando la información *a priori* del parámetro y la función de verosimilitud de los datos para estimar la probabilidad *a posteriori* (Bolstad y Curran, 2017). El área media y traslape del nicho isotópico son expresadas en unidades de área (‰²) que representan el 95% de probabilidad como un gráfico con la media del área posterior de la elipse estándar (SEA_B) y los respectivos intervalos de credibilidad.

$$P((SEA_B)|\text{datos}) = P(\text{priori de } SEA_B) * \text{verosimilitud}(\text{datos}) \quad (3)$$

La verosimilitud se calcula con la probabilidad de los datos observados dada la *priori* del parámetro (SEA_B).

2.5.2 Estrategias de alimentación durante invierno para cada charrán mínimo

Para establecer la relación entre las firmas isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y el crecimiento secuencial de P1 a P10 por cada adulto de charrán mínimo se utilizó el modelo aditivo generalizado. Hastie & Tibshirani (2014) definen a los modelos aditivos generalizados (GAM por sus siglas en inglés) como un modelo de regresión lineal combinado con una relación no lineal para probar la interacción de datos binarios mediante funciones no paramétricas específicas de la variable predictora conectadas a la variable dependiente a través de una función de enlace (ver ecuación 4). Se graficó cada GAM tomando en cuenta individualmente a los adultos de Charrán mínimo por conjuntos: C1, C2, C3, C4 y C5 en el lenguaje de programación R por medio de la paquetería de “ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis” (Wickman, 2016), por medio de la función “stat_smooth” utilizando el método “gam” y se asumió una distribución Gaussiana. Se estimó para cada modelo los parámetros de todos los individuos con el paquete “mgcv” (Wood, 2023) usando la función “gam” con distribución Gaussiana.

$$\log\left(\frac{\mu}{1-\mu}\right) = \alpha + f_1(x_1) + \dots + f_p(x_p) \quad (4)$$

Los parámetros de cada modelo aditivo generalizado para $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en plumas primarias de adultos de charrán mínimo como GLE: grados de libertad estimados, n: tamaño de muestra, D.E: desviación estándar, AIC: criterio de información de Akaike se encuentran en una tabla por separado en Anexos para su consulta.

2.5.3 Gráfico de anomalías por cada conjunto de colonias

Para observar la variabilidad entre individuos del mismo conjunto y observar la tendencia que comparten respecto a la media por cada colonia (media móvil), por medio de gráficos de barras apiladas en R (R Core Team, 2023), se calculó la anomalía por cada isótopo para $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (‰), o estandarización normal (ver ecuación 5) con la media móvil y la desviación estándar (SD) individualmente a los adultos de charrán mínimo por conjuntos: C1, C2, C3, C4 y C5.

$$\text{Anomalia} = \frac{(x - \bar{x})}{SD_x} \quad (5)$$

Los gráficos con GAM para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ integran las estrategias de alimentación por individuo (ver parámetros de cada modelo en Anexos: Tabla 1 y Tabla 2). Si las anomalías son positivas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ indican que son superior a la media, o si son negativas implican que $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ son menores a la media,

es decir, se puede observar la variabilidad por cada isótopo en cada conjunto de colonias. Adicionalmente se consideró al coeficiente de variación (ver ecuación 6) como el porcentaje de dispersión respecto a la media móvil por colonia.

$$CV = \frac{SD_x}{|\bar{x}|} \quad (6)$$

Capítulo 3. Resultados

3.1 Nicho trófico de adultos y volantones de charrán mínimo

La firma isotópica $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas de charrán mínimo fue diferente entre individuos adultos y entre clases de edad. En los adultos de charrán mínimo, el $\delta^{13}\text{C}$ varió entre un mínimo de -18.1‰ de C4-A y máximo de -13.9‰ en C5-A; para $\delta^{15}\text{N}$ el valor menor fue de 9.7‰ en C3-A y el mayor de 21.8‰ en el conjunto C4-A. Por otro lado, los volantones de charrán mínimo tuvieron un valor para $\delta^{13}\text{C}$ mínimo de -24.3‰ en C4-J y el máximo de -11.0‰ en C5-J; en el caso de $\delta^{15}\text{N}$, el valor mínimo fue de 13.5‰ y máximo de 21.8‰, ambos en C4-J (Tabla 2, Fig. 3).

Cada nicho isotópico representa la dieta y el hábitat potencial en donde se ha alimentado *S. antillarum*, por lo tanto, es una representación del momento en que se alimentaron al formarse las plumas. El nicho trófico de cada conjunto puede reflejar gráficamente las preferencias alimentarias durante un ciclo de vida del charrán mínimo: para el caso de los volantones (J), representa el periodo de reproducción 2022; para el caso de los adultos (A), el nicho isotópico representa el período desde la muda de las plumas primarias en invierno 2021-2022 (Fig. 4).

En la temporada reproductiva, los charranes adultos alimentan a sus crías, las cuales tienen plumaje básico; puesto que las crías son residentes en el sitio de anidación, este plumaje representa al nicho trófico de las colonias en Estero Punta Banda, Baja California (C5-J) y Estero San José, Baja California Sur (C4-J) en la temporada 2022. El nicho trófico de C4-J es muy amplio, porque tiene dos volantones de la misma colonia que probablemente tienen dietas completamente diferentes: volantón_1_ESJ con $\delta^{13}\text{C}$ de -24.3‰ a -23.9‰ y $\delta^{15}\text{N}$ de 15.4‰ a 16.6‰ y volantón_2_ESJ con $\delta^{13}\text{C}$ de -16.7‰ a -17.7‰ y $\delta^{15}\text{N}$ de 21.1‰ a 16.6‰.

Por otro lado, los volantones de las colonias C5-J tienen una amplitud de nicho diferente, dado que provienen de dos colonias: en Laguna Batiqitos con $\delta^{13}\text{C}$ de -19.7‰ a -16.5‰ y $\delta^{15}\text{N}$ de 16.3‰ a 18.6‰, mientras que Estero Punta Banda con $\delta^{13}\text{C}$ de -11.8‰ a -11.0‰ y $\delta^{15}\text{N}$ de 19.1‰ a 18.0‰. El intervalo de nicho para adultos durante el invierno indica un hábitat con una fuente de carbono específica para $\delta^{13}\text{C}$ con intervalo de -13.9‰ a -18.1‰ y para $\delta^{15}\text{N}$ un intervalo de 12.2‰ a 15.66‰, mientras que el intervalo para volantones es $\delta^{13}\text{C}$ de -24.3‰ a -11.0‰ y $\delta^{15}\text{N}$ de 16.3‰ a 21.2‰ (Fig. 5).

Tabla 2. Conjuntos de colonias, el número total de plumas primarias (N) y del intervalo en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para adultos y volantones de charrán mínimo, así como la razón carbono-nitrógeno (C:N) promedio.

Conjunto	N	Intervalo $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Intervalo $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C:N
C1-A	36	-14.8 a -17.8	12.7 a 20.1	3.1
C2-A	24	-15.4 a -17.6	10.8 a 17.1	3.1
C3-A	35	-15.0 a -17.7	9.7 a 19.0	3.1
C4-A	35	-15.9 a -18.1	13.5 a 21.8	3.1
C4-J	12	-16.4 a -24.3	14.3 a 15.2	3.1
C5-A	85	-13.9 a -18.0	12.4 a 18.8	3.1
C5-J	13	-11.0 a -19.7	13.7 a 15.0	3.1

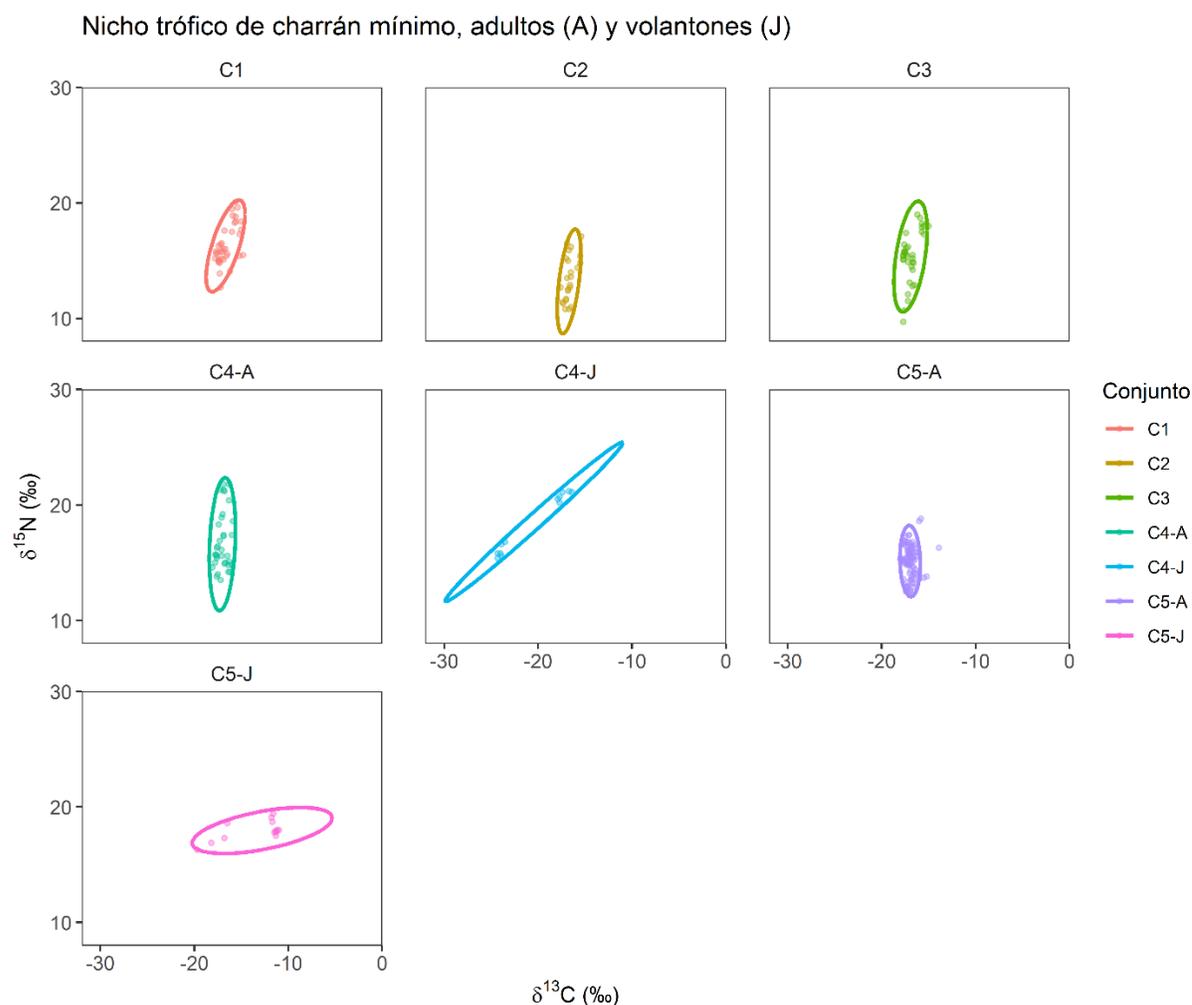


Figura 3. Amplitud del nicho isotópico (SEA) de adultos (A) y volantones (J) de charrán mínimo por conjuntos: C1-A, C2-A, C3-A, C4-A, C4-J, C5-A y C5-J. Los nichos de C4-J y C5-J corresponden a las colonias de Estero San José y Estero Punta Banda, Baja California - Batiquitos, California, respectivamente. La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).

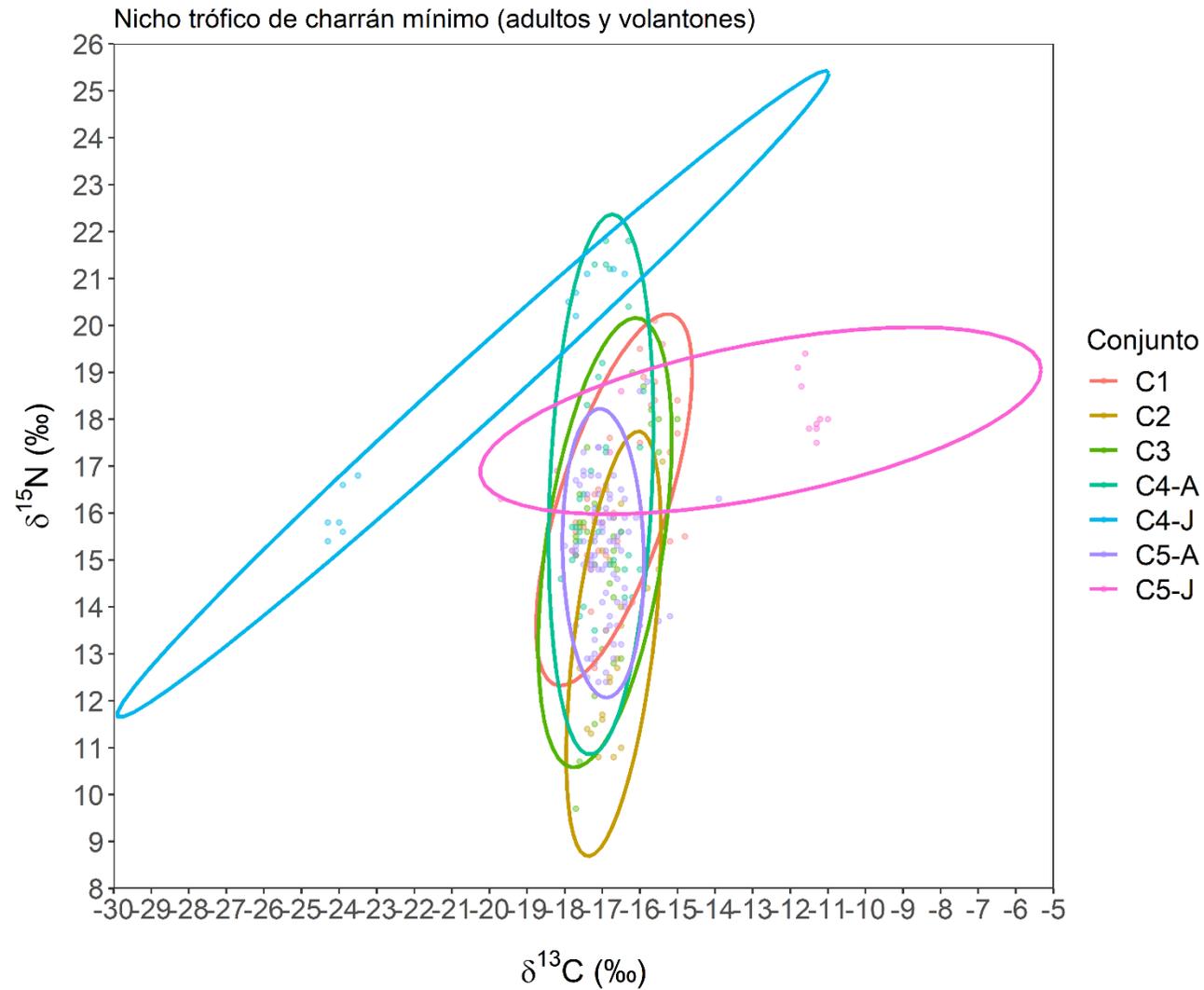


Figura 4. Superposición del nicho isotópico (SEA) de adultos de charrán mínimo en la temporada no reproductiva (en sus zonas de invernada) comparado con el nicho de volantones de las colonias reproductivas de las zonas C4-J (Estero San José) y C5-J (Estero Punta Banda, Baja California - Batiqitos, California). La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).

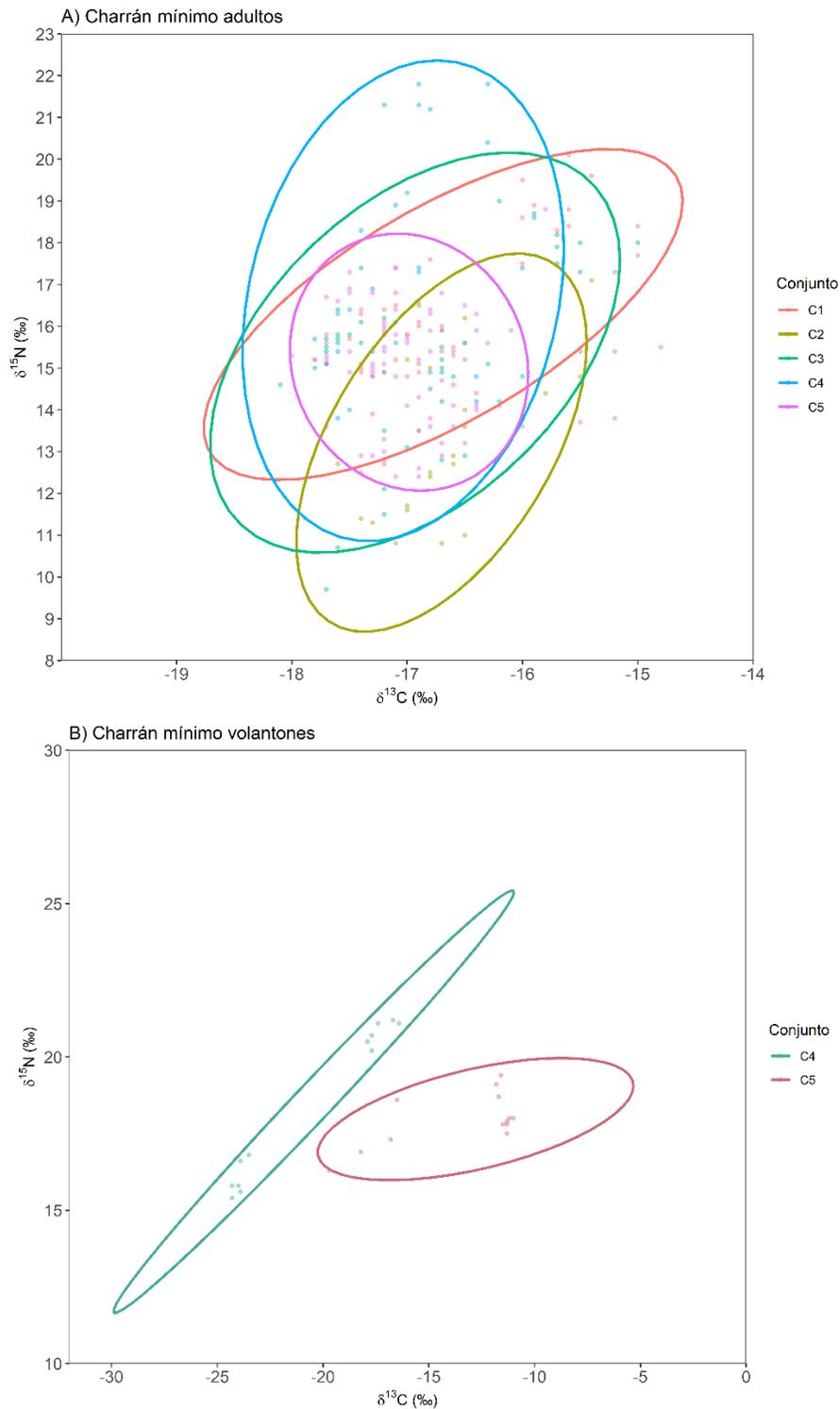


Figura 5. Superposición del nicho isotópico (SEA) de adultos de charrán mínimo durante la temporada no reproductiva (A), las firmas isotópicas de carbono y nitrógeno de las plumas primarias reflejan la dieta en invierno en sitios desconocidos. Los volantones de charrán mínimo (B) en los sitios de reproducción en Estero San José, Baja California Sur (C4) y Estero Punta Banda, Baja California - Batiquitos, California (C5) indican el nicho trófico durante la temporada reproductiva en 2022. La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).

Tabla 3. Métricas de Layman et al. (2007), Rango $\delta^{15}\text{N}$ (NR), Rango $\delta^{13}\text{C}$ (CR), Área total (TA), Distancia media al centroide (CD), Distancia media al vecino más cercano (NND), Desviación estándar del vecino más cercano (SDNND). aplicadas al nicho isotópico del charrán mínimo de adultos y volantones y posteriormente por separado.

Métricas del nicho	Adultos vs Volantones	Adultos	Volantones
NR (‰)	4.9	3.3	0.5
CR (‰)	7.3	0.4	7.3
TA (‰ ²)	17.0	0.8	0.0
CD (‰)	2.0	1.0	3.6
NND (‰)	1.5	0.7	7.3
SDNND (‰)	1.6	0.6	0.0

De manera ilustrativa, las métricas de Layman et al. (2007) (Tabla 3) muestran que la estructura trófica del nicho isotópico de adultos frente a volantones es diferente. El rango $\delta^{15}\text{N}$ (NR) es menor en volantones (0.5‰) que en adultos (3.3‰), aunque en el rango $\delta^{13}\text{C}$ (CR) de adultos (0.4‰) y volantones (7.3‰) indica que hay mayor diversidad en la base de la red trófica en el caso de la temporada de reproducción, mientras que el nicho trófico de adultos en zonas no reproductivas la base de la cadena alimenticia tiene $\delta^{13}\text{C}$ específico a un intervalo (Fig. 6).

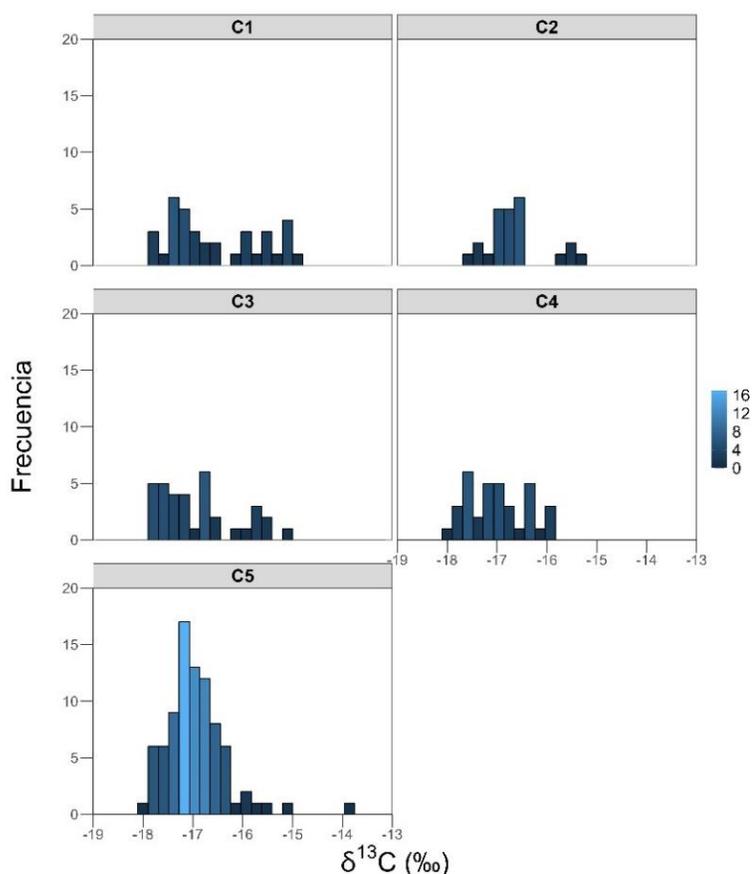


Figura 6. Histograma de frecuencias de $\delta^{13}\text{C}$ para los conjuntos C1, C2, C3, C4 y C5 de adultos de charrán mínimo de las plumas primarias colectadas en la temporada reproductiva 2022. La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).

3.2 Área media del nicho trófico SEA_B y superposición trófica de los adultos y volantones de charrán mínimo

Para la población adulta de charrán mínimo C3 (28.4‰²) y C4 (27.4‰²) tuvieron la media SEA_B de mayor amplitud, seguido de C1 (25.4‰²), C2 (19.3‰²) y C5 (16.3‰²) con una desviación estándar menor a 6‰² y con intervalos de credibilidad confiables que indican que la media SEA_B es representativa de cada zona. Por otro lado, la media SEA_B de los volantones C4-J (75.5‰²) y C5-J (44.8‰²) tuvieron intervalos de credibilidad y desviación estándar más amplios (Tabla 4), dado potencialmente a la variabilidad en la dieta y diferentes fuentes de carbono. El gráfico de densidad representa la distribución de la SEA_B media (‰²) y el intervalo de credibilidad al 50%, 75% y 95% (Fig. 7).

Tabla 4. Media y desviación estándar con los intervalos de credibilidad al 95% (IC -‰²) del nicho isotópico SEA_B del charrán mínimo de las colonias reproductivas: C1-A, C2-A, C3-A, C4-A, C5-A, C4-J y C5-J.

Grupos	Media SEA _B (‰ ²)	DE (‰ ²)	IC- 95% (‰ ²)
C1-A	25.4	4.4	16.5 – 33.9
C2-A	19.3	4.1	10.6 - 26.6
C3-A	28.4	5.1	18.5 - 37.7
C4-A	27.8	4.4	19.3 – 35.6
C5-A	16.3	1.8	12.6 – 20.0
C4-J	75.5	21.2	35.7 – 111.1
C5-J	44.8	12.3	21.4 - 66.4

La superposición del nicho trófico de los volantones y adultos de charrán mínimo permite conocer que tan diferente es la dieta en invierno y durante la temporada reproductiva 2022 (Fig. 7). Para ello es necesario comparar la media de la superposición y el respectivo porcentaje por grupo, es decir lo que aporta cada conjunto de colonias a la superposición (Tabla 5). La media de superposición fue más alta en adultos de los conjuntos: C3-A y C4-A (20.2‰²) que corresponden a Ceuta (71.1%) y Estero San José (72.7%), respectivamente; muy similar a los conjuntos C1-A y C3-A (20.0‰²) que corresponden al 78% para C1-A y C3-A con 70.4%; le sigue 16.7‰² entre C1-A (65.7‰²) y C4-A (60.1‰²). Al comparar el nicho trófico entre C1-A y C5-A, tiene una media de superposición de 13.8‰², con un porcentaje de superposición de 54.3‰² y 84.7‰² para C1-A y C5-A, respectivamente. La superposición media de C3-A frente C5-A es 15.5‰², en la cual C3-A contribuye en 54.6‰ y C5-A en 95.1‰. Contrario a lo que se podría esperar, la población de Sonora de C1-A (42.9%) y de C2-A (56.5%) tienen la menor área de superposición de nicho trófico (10.9‰²) entre todos los adultos de charrán mínimo de las colonias al noroeste de México. El área media de superposición del SEA_B de C4-J frente a C5-A es de 0.6‰². Por el contrario, C5-J con C1-A comparten un

área de superposición de 11.2‰². El área media de superposición de C5-A y C5-J (5.8‰²) es menor que el de la superposición de C4-A y C4-J (9.0‰²).

Tabla 5. Media y porcentaje de superposición del nicho isotópico del charrán mínimo entre zonas C1-A, C2-A, C3-A, C4-A, C4-J, C5-A y C5-J. El intervalo de credibilidad con el 95% de los datos. El porcentaje de superposición de los conjuntos se representó en los subgrupos subíndice 1 y subíndice 2. La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).

Comparación entre conjuntos	Superposición media (‰ ²)	IC-95% (‰ ²)	Grupo 1 (%)	Grupo 2 (%)
C1-A ₁ vs C2-A ₂	10.9	6.4 – 15.1	42.9	56.5
C1-A ₁ vs C3-A ₂	20.0	14.8 – 25.2	78.7	70.4
C1-A ₁ vs C4-A ₂	16.7	10.9 – 16.6	65.7	60.1
C1-A ₁ vs C5-A ₂	13.8	12.0 – 21.2	54.3	84.7
C1-A ₁ vs C4-J ₂	2.9	11.2 – 16.4	11.4	3.8
C1-A ₁ vs C5-J ₂	11.2	6.3 – 16.0	44.1	25.0
C2-A ₁ vs C3-A ₂	14.9	9.6 – 20.1	77.2	52.5
C2-A ₁ vs C4-A ₂	12.1	7.4 – 16.7	62.7	44.5
C2-A ₁ vs C5-A ₂	11.0	7.8 – 14.2	57.0	67.5
C2-A ₁ vs C4-J ₂	0.2	-3.0 – 17.1	1.0	0.3
C2-A ₁ vs C5-J ₂	3.8	0.8 – 6.8	19.7	8.5
C3-A ₁ vs C4-A ₂	20.2	15.0 – 25.1	71.1	72.7
C3-A ₁ vs C5-A ₂	15.5	12.5 – 18.2	54.6	95.1
C3-A ₁ vs C4-J ₂	3.6	-0.8 – 8.2	12.7	4.8
C3-A ₁ vs C5-J ₂	9.2	5.5 – 12.6	32.4	20.5
C4-A ₁ vs C5-A ₂	14.4	11.5 – 17.4	51.8	88.3
C4-A ₁ vs C4-J ₂	9.0	4.6 – 13.1	32.4	11.9
C4-A ₁ vs C5-J ₂	8.4	4.7 – 11.9	30.2	18.8
C5-A ₁ vs C4-J ₂	0.6	-0.4 – 2.1	3.7	0.8
C5-A ₁ vs C5-J ₂	5.8	2.9 – 8.6	35.6	12.9
C4-J ₁ vs C5-J ₂	6.3	-3.0 – 17.1	8.3	14.1

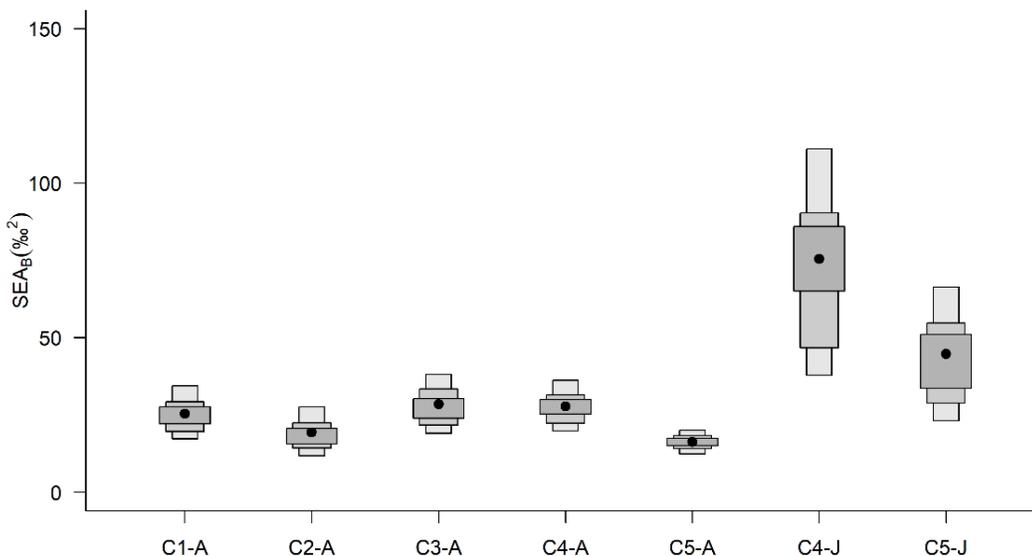


Figura 7. Densidad de distribución de la media SEA_B por zona: C1-A, C2-A, C3-A, C4-A, C5-A, C4-J y C5-J con los intervalos de credibilidad al 50%, 75% y 95% de los isótopos estables de carbono y nitrógeno de plumas primarias de charrán mínimo adultos (A) y volantes (J). La ubicación geográfica corresponde C1 (Sonora), C2 (Sonora), C3 (Sinaloa), C4 (Baja California Sur) y C5 (California y Baja California).

3.3 Evaluación de estrategias de alimentación en invierno de adultos de charrán mínimo utilizando modelos aditivos generalizados

Para evaluar las estrategias de alimentación del charrán mínimo en invierno, se tomó en cuenta la variación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en las plumas de cada adulto. Mediante modelos aditivos generalizados, el crecimiento secuencial de las primarias, desde P1 a P10 se asoció con los valores isotópicos correspondientes para representar la variabilidad de la dieta individual. También se evaluó la variabilidad de cada colonia con el gráfico de anomalías para observar el patrón de alimentación para cada conjunto de colonias y su coeficiente de variación (Tabla 6).

Tabla 6. Media móvil (Media) y desviación estándar (DE) para el cálculo de anomalías, además del coeficiente de variación (CV) para cada colonia por conjunto.

Conjunto	Colonia	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		
		Media	DE	CV	Media	DE	CV
C1	El Tornillal	-16.3	0.9	0.1	15.6	1.6	0.1
C1	Estero Morua	-16.7	0.9	0.1	16.2	1.7	0.1
C1	Barra San Jorge	-16	0.9	0.1	17.9	1.3	0.1
C2	Estero Cardonal	-16.5	0.5	0.0	12.8	1.8	0.1
C2	Salina Los Lobos	-16.6	0.6	0.0	14.2	2.0	0.1
C2	Estero Tobarí	-16.9	0.6	0.0	12.8	1.8	0.1
C3	Ceuta	-16.9	0.8	0.0	15.3	2.2	0.1
C4	Estero San José	-17.0	0.6	0.0	16.8	2.5	0.2
C5	Venice	-16.6	1.1	0.1	15.7	1.4	0.1
C5	Puerto de Los Ángeles	-17.0	0.3	0.0	15.7	0.6	0.1
C5	Laguna Batiquitos	-17.1	0.6	0.0	15.8	1.2	0.1
C5	Estero Punta Banda	-16.9	0.5	0.0	15.0	1.4	0.1
C5	Laguna Figueroa	-16.8	0.5	0.0	13.6	0.8	0.1

Para C1, que incluye a las colonias de Sonora en el Alto Golfo de California, las plumas primarias 1, 2, 3, 4, 5 y 7 tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ negativos y cambia a valores positivos a partir de la pluma 8, 9 y 10 en la mayoría de los adultos, excepto con el adulto_3_EM en la primaria 1, el adulto_5_EM en la primaria 3 y el adulto_6_EM en la primaria 5, las cuales tienen un valor mayor a la media $\delta^{13}\text{C}$ por localidad (Fig. 8). Similarmente, el valor de $\delta^{15}\text{N}$, de las primarias 1, 2, 3, 4, 5 y 7 tiene una anomalía negativa y desde la primaria 8 y 9 tienen una anomalía positiva y la primaria 10 suele tener anomalías tanto positivas y negativas (Fig. 9). Es posible identificar un patrón de alimentación en C1, por ejemplo, por ejemplo, adulto_4_EM y adulto_5_EM tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ desde la primera hasta la séptima primaria con anomalías negativas y finalmente en las primarias 9 y 10 son anomalías muy positivas respecto a la media

(Tabla 6), lo cual significa que probablemente tengan una preferencia por presas de menor nivel trófico al principio de la muda y conforme el tiempo pasa eligen presas de mayor nivel trófico. Por otro lado, el adulto_6_EM tuvo una estrategia de forrajeo diferente, aparentemente durante la muda de las primarias 1, 3, 5 y 7 la dieta fue más pobre en cuanto al $\delta^{15}\text{N}$, por debajo de la media del Estero Morua (16.2‰), aun cuando el modelo en $\delta^{13}\text{C}$ indica que hubo movimiento como se observó en la primaria 5 tiene una anomalía mayor a la media local de -16.7‰. La tendencia de la dieta parece ir de menor a mayor nivel trófico para C1. Al conocer las potenciales presas durante la temporada reproductiva, como el zooplankton (krill) y los peces pelágicos menores, integran el espectro de presas potenciales de menor a mayor nivel trófico y un patrón de forrajeo gradual (P1-P10) desde la zona pelágica hacia la zona costera.

Para los adultos de charrán mínimo de C2 en la costa centro y sur de Sonora, las primarias 1 a 7 crecieron inicialmente con valores $\delta^{13}\text{C}$ negativos hacia positivos sólo en la primaria 9 y vuelve a bajar en la primaria 10 (Fig. 10), las líneas de tendencia son muy parecidas entre cada adulto, aunque las anomalías positivas son muy cercanas a la media de cada localidad (Tabla 6). Sin embargo, $\delta^{15}\text{N}$ parece tener un modelo diferente que se observa mejor con las anomalías (Fig. 11). La primaria 1 tiene una anomalía positiva muy por encima de la media de los adultos_8_ET, adulto_9_EC y adulto_10_SL de Estero Tobari (12.8‰), Estero Cardonal (12.8‰) y Salina Los Lobos (14.2‰) respectivamente; el adulto_11_SL siendo de la misma colonia tiene una anomalía negativa en las primeras plumas hasta la primaria 7, para después en las plumas 9 y 10 una anomalía positiva, es decir, mayor a la media de Salina Los Lobos. En C2 los adultos tienen una tendencia en $\delta^{13}\text{C}$ muy consistente y la primaria 9 con anomalía positiva, en cambio, en $\delta^{15}\text{N}$ cada adulto tiene una firma isotópica que cambia entre adultos de la misma colonia en Salina Los Lobos. El patrón del modelo y las anomalías difieren en la primera primaria en $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 11) ya que la tendencia parece ser diferente entre cada charrán mínimo respecto a la dieta, por lo tanto, los movimientos de forrajeo durante la muda también indican que se encuentran alimentándose de organismos con un nivel trófico más alto en la primaria 1, aun así, para $\delta^{13}\text{C}$ el modelo y las anomalías muestran la misma tendencia de negativo a positivo en las últimas primarias, ya que la pluma 10 tiene anomalías muy cercanas a la media a excepción del adulto_8_ET por debajo de la media de Estero Tobari (-16.9‰). En general, C2 mantiene una tendencia negativa en $\delta^{13}\text{C}$ consistente y la primaria 9 con anomalía positiva, en cambio, en $\delta^{15}\text{N}$ la tendencia es una dieta de menor nivel trófico, pelágica en su mayoría (p.ej. krill) y la primaria 9 una dieta posiblemente de peces pelágicos menores.

En Ceuta, Sinaloa (C3), la tendencia encontrada en adultos 13 y 14 en las primeras primarias de la 1 a la 7 la firma $\delta^{13}\text{C}$ es menor a la media, mientras que las anomalías de las primarias 9 y 10 están por encima de la media (-16.9‰) lo cual indica que los adultos 12, 13, 14 y 16 tuvieron un mayor desplazamiento de

forrajeo durante la muda de las últimas primarias. La línea de tendencia de los adultos 13 y 14 son casi idénticas, caso contrario con el adulto 15 y 17 que parecen no cambiar de ubicación durante la muda de las plumas primarias (Fig. 12). Para $\delta^{15}\text{N}$ en el modelo predictivo y las anomalías la pluma 9 y 10 se observó que la firma isotópica $\delta^{15}\text{N}$ es más alta, lo que podría explicar que se asocia con el movimiento o bien con una dieta enriquecida en nitrógeno, es decir, el consumo de presas con un nivel trófico superior como peces pelágicos menores, excepto para el adulto 17 ya que las anomalías están por debajo de la media de Ceuta (15.3‰), posiblemente sea un cambio en la dieta (Fig. 13). Los adultos de C4 (Estero San José, Baja California Sur) parece que durante el período no reproductivo no tuvieron una dieta con tendencia común en $\delta^{13}\text{C}$ y cada charrán mínimo tuvo su propio modelo distintivo, además que en las anomalías respecto a la media (-17.0‰) fueron todas positivas para los adultos 18 y 23 o todo negativo como el adulto 20 (Fig. 14). Lo mismo ocurre con $\delta^{15}\text{N}$, ni los modelos predictivos y las anomalías coincidieron en un patrón en común aparentemente, pero la tendencia de los adultos en las primeras plumas fue de valores positivos hacia negativos, es decir, durante la muda de la primaria 1 la gran mayoría tuvo una anomalía positiva, excepto el adulto 21, en adelante la primaria 2 solo dos adultos tuvieron una anomalía mayor a la media local (16.8‰) y a partir de la primaria 5 todos excepto el adulto 19 tuvieron una anomalía por debajo de la media (Fig. 15). Particularmente el adulto 18 sigue un patrón de anomalía desde la primaria 1 positivo y las primarias 3, 5, 7, 9 y 10 son negativas. Cabe mencionar que la media $\delta^{15}\text{N}$ de Estero San José es la mayor entre todas las colonias y que las anomalías $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ no compartieron el patrón que se observó anteriormente, por lo que cada primaria tuvo una firma isotópica distinta tanto en la fuente de carbono como la dieta. Esto podría ser un indicio que los individuos de esta colonia no tienen una estrategia alimentaria en común o bien se desplazan a diferentes lugares durante la muda de las plumas primarias.

Los adultos del sur de California y Baja California comprenden seis colonias reproductivas, que son las más estudiadas hasta el momento, por ello, es la mejor representada de todas las zonas. Para C5 cada adulto tiene modelos predictivos para $\delta^{13}\text{C}$ con un patrón en común en las primarias 7, 8 y 9, donde se observó una tendencia positiva, lo cual se aprecia mejor con la tabla de anomalías. En C5 es posible que los adultos se dispersaron de manera independiente y finalmente en la primaria 9 con una anomalía positiva y primaria 10 con anomalía negativa parecen coincidir en el mismo sitio en su gran mayoría dada la media local (Tabla 6). Se puede inferir que esta dispersión refleja que en principio no comparten un mismo sitio de muda hasta la primaria 5 y en adelante hay mayor similitud en cuanto a las anomalías $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 16). Algo similar ocurre en $\delta^{15}\text{N}$, los modelos predictivos y las anomalías difieren entre adultos, pero se observa que a partir de la primaria 5 en su gran mayoría tienen anomalías negativas. En C5 se puede apreciar ese cambio en los adultos durante el crecimiento secuencial, en la primaria 1 fueron dispersos y gradualmente a partir de la primaria 5 a 10 comparten un sitio de forrajeo con diferentes presas (krill o peces) (Fig. 17).

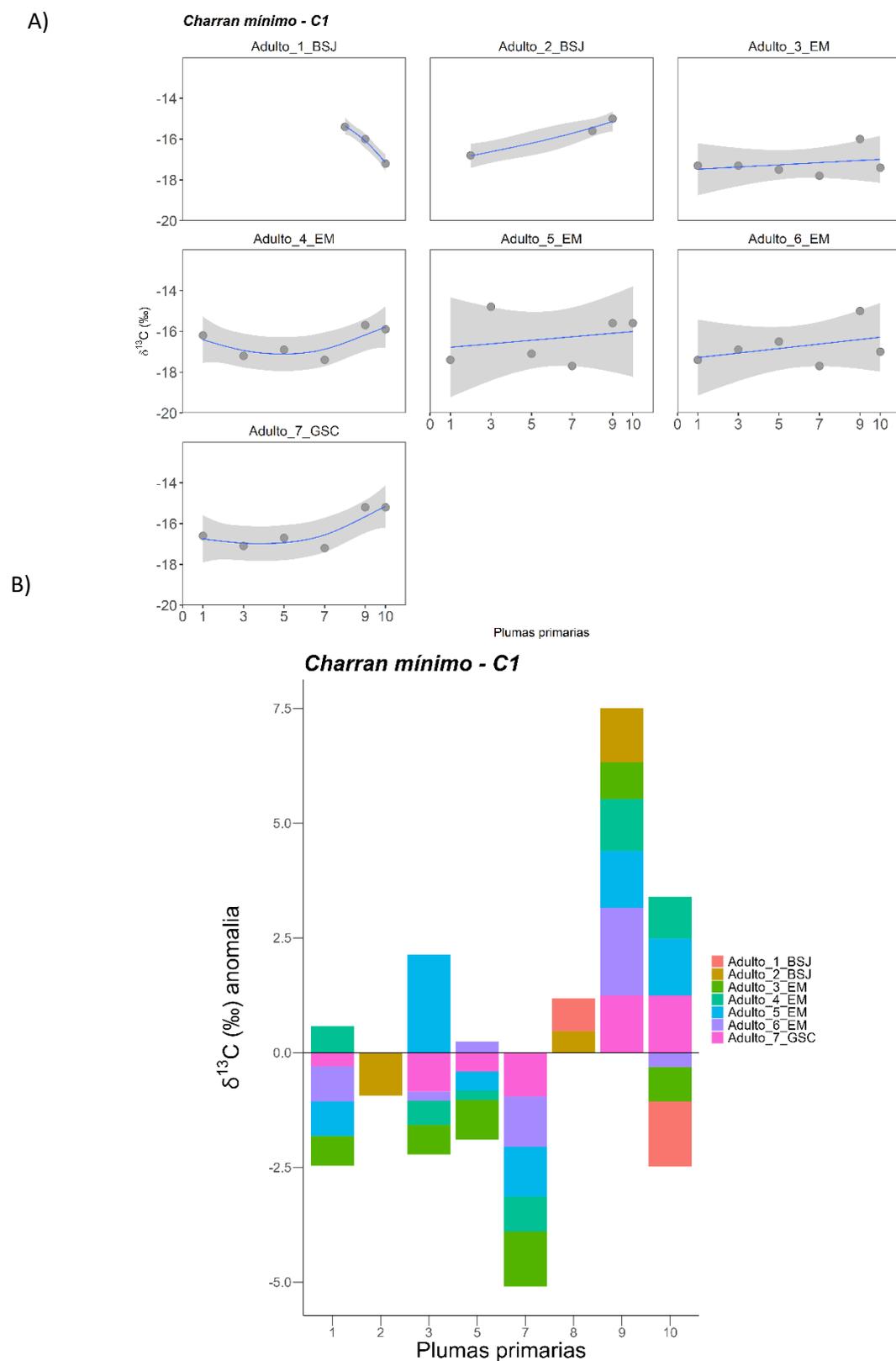


Figura 8. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C1 en Sonora en el Alto Golfo de California, que incluye Estero Morua (EM), Barra San Jorge (BSJ) y El Tornillal (GSC). A) Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C1.

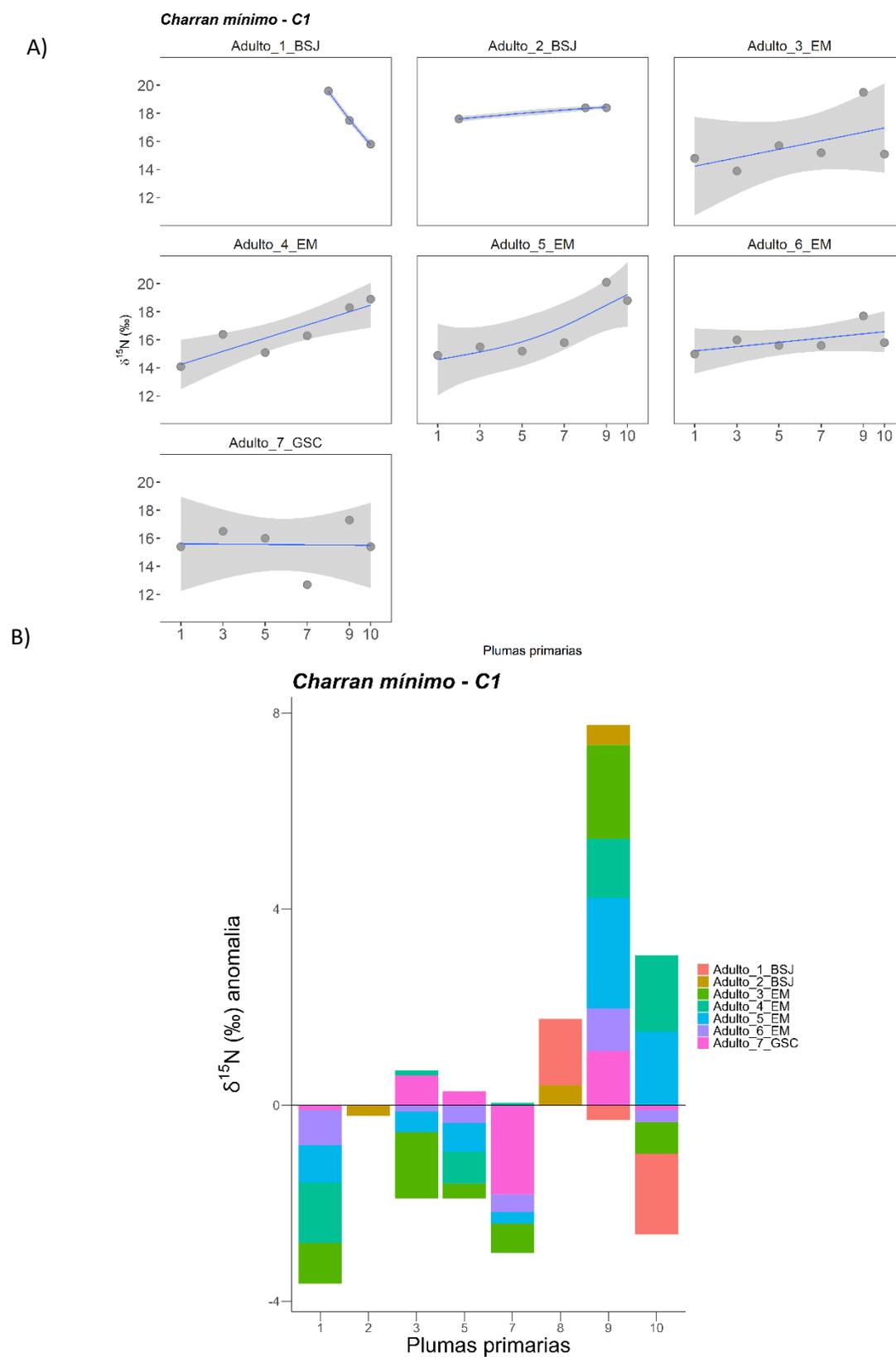
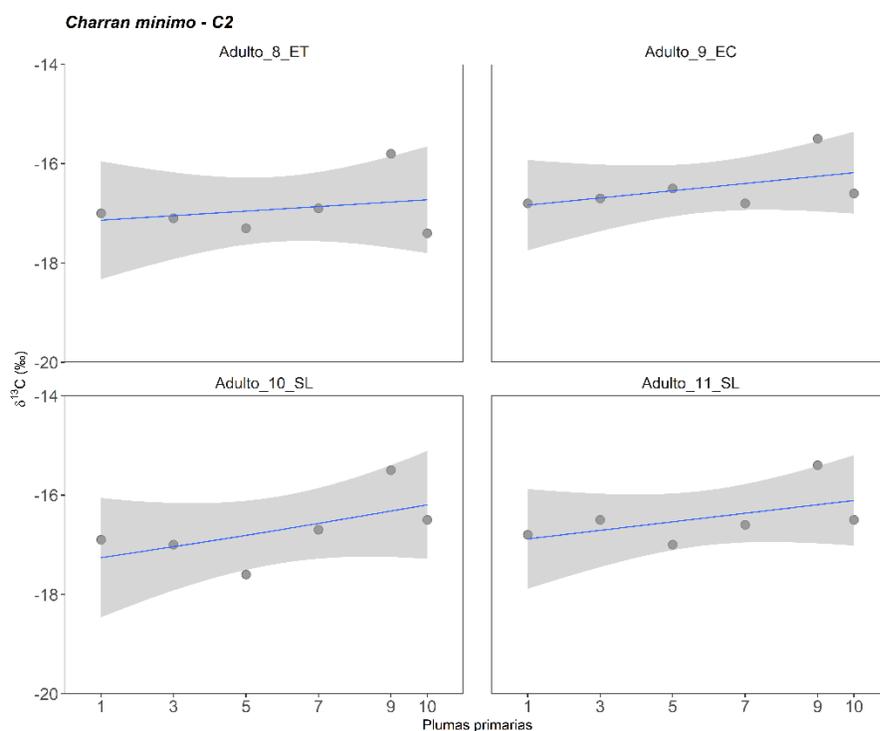


Figura 9. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C1 en Sonora en el Alto Golfo de California, que incluye Estero Morua (EM), Barra San Jorge (BSJ) y El Tornillal (GSC). A) Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C1.

A)



B)

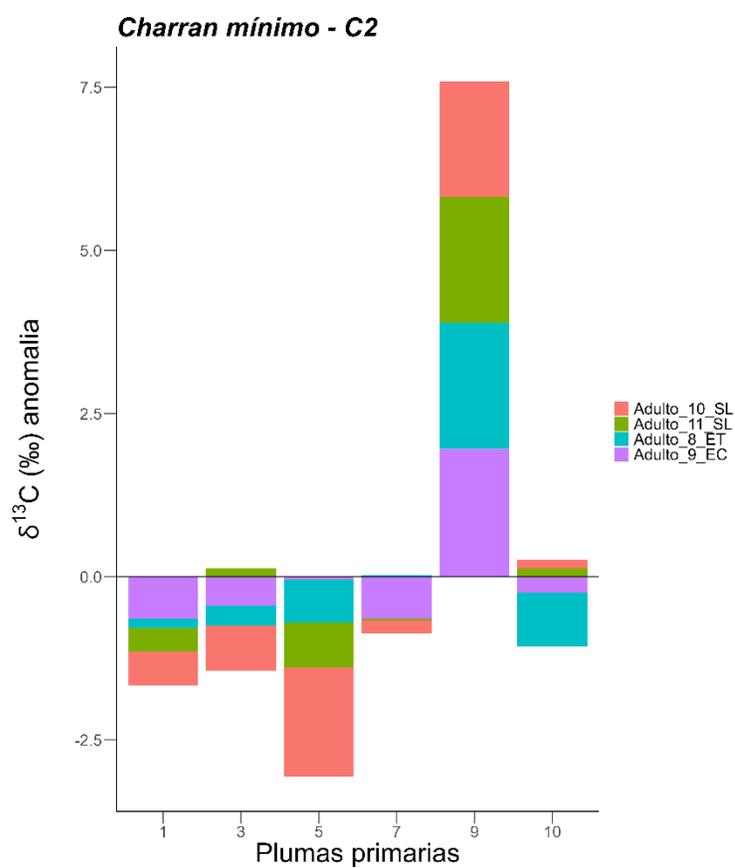
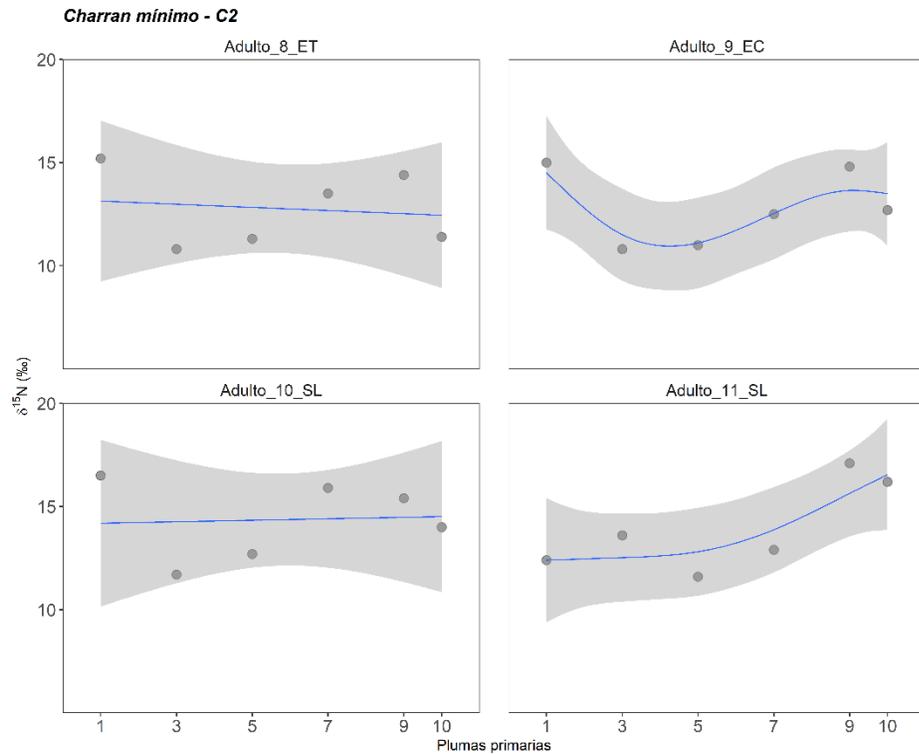


Figura 10. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C2 en la costa centro y sur de Sonora, que incluye en Estero Cardonal (EC), Salina de Lobos (SL) y Estero Tobarí (ET). A) Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C2.

A)



B)

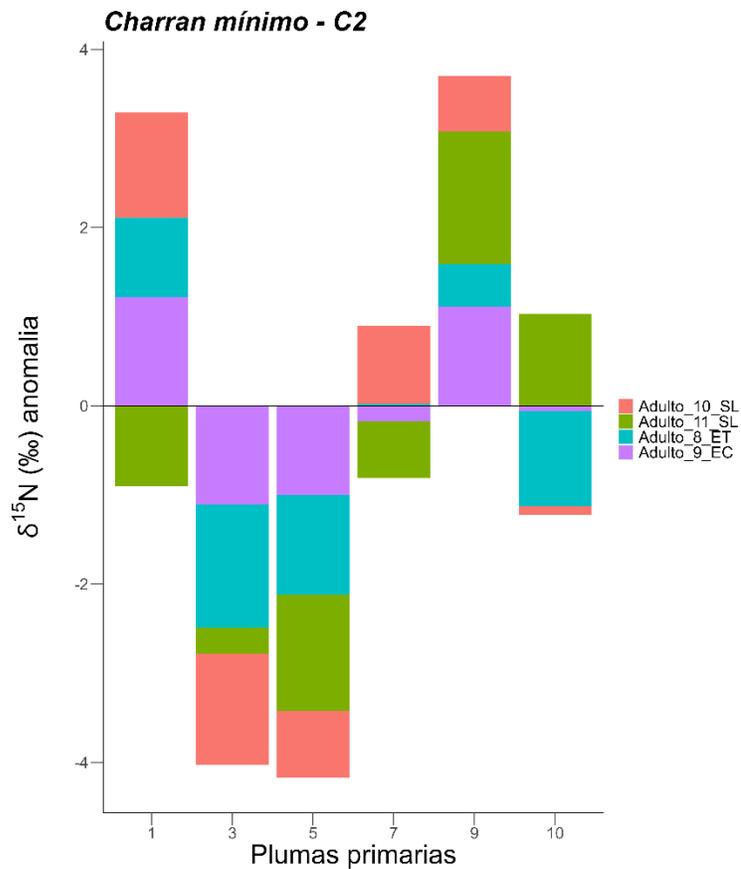


Figura 11. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C2 en la costa centro y sur de Sonora, que incluye en Estero Cardonal (EC), Salina de Lobos (SL) y Estero Tobarí (ET). A) Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C2.

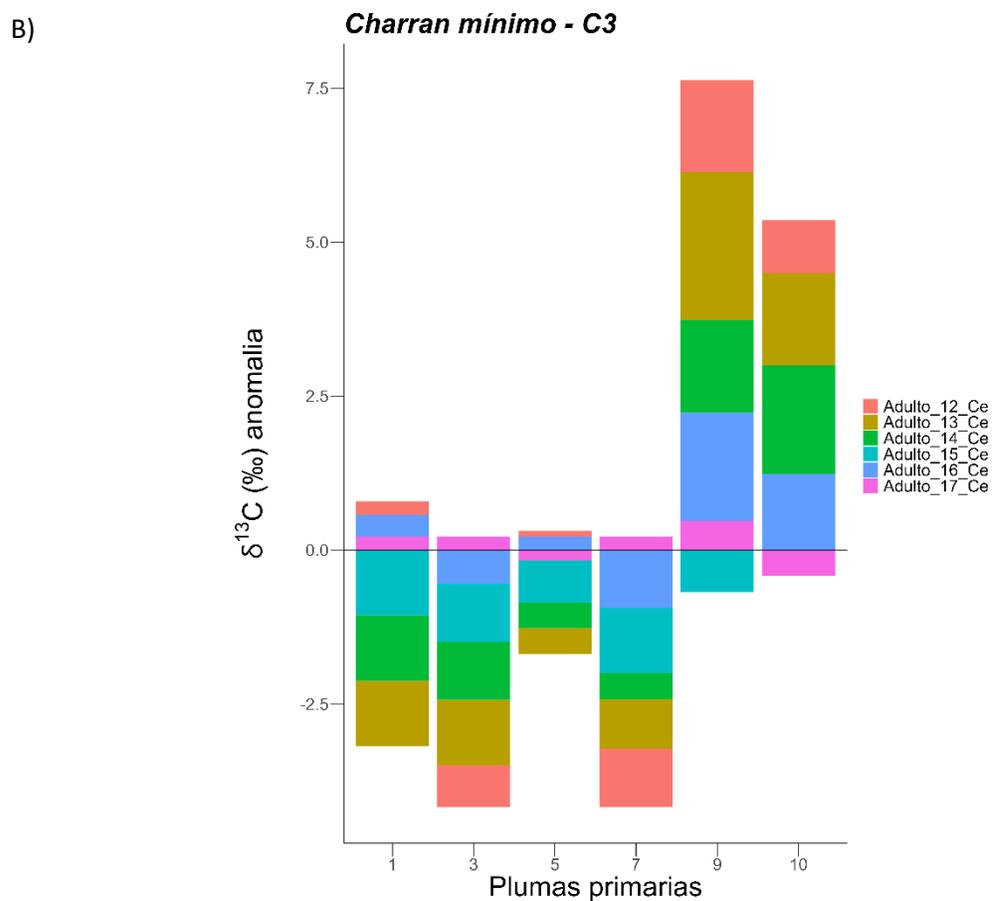
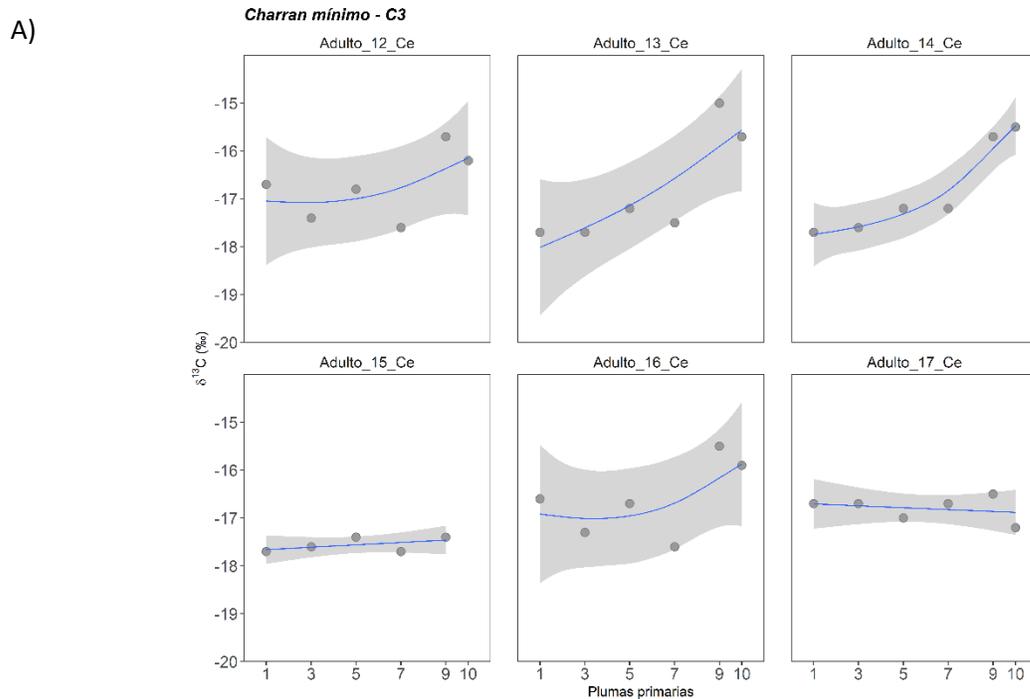
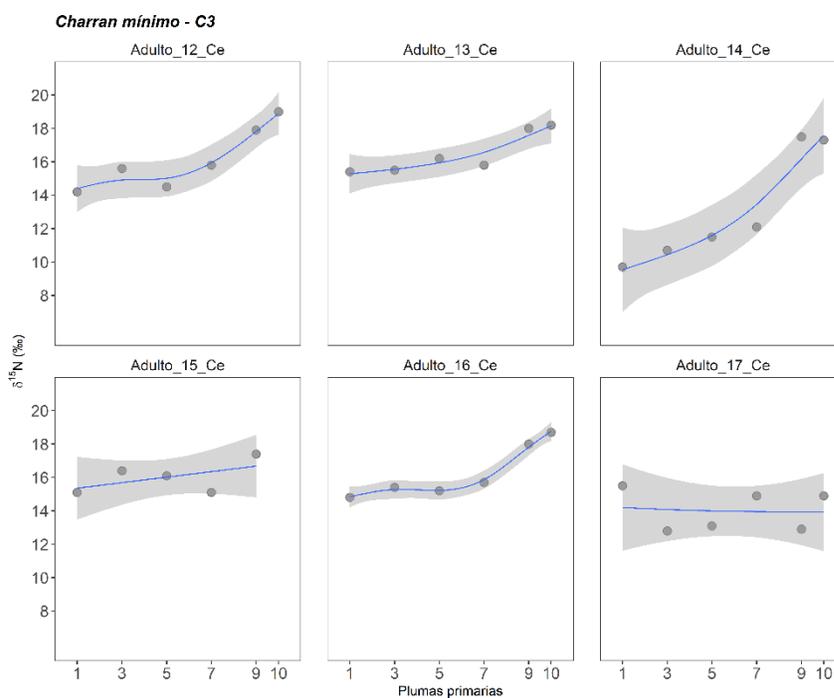


Figura 12. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias en C3, Sinaloa, Ceuta (Ce). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C3.

A)



B)

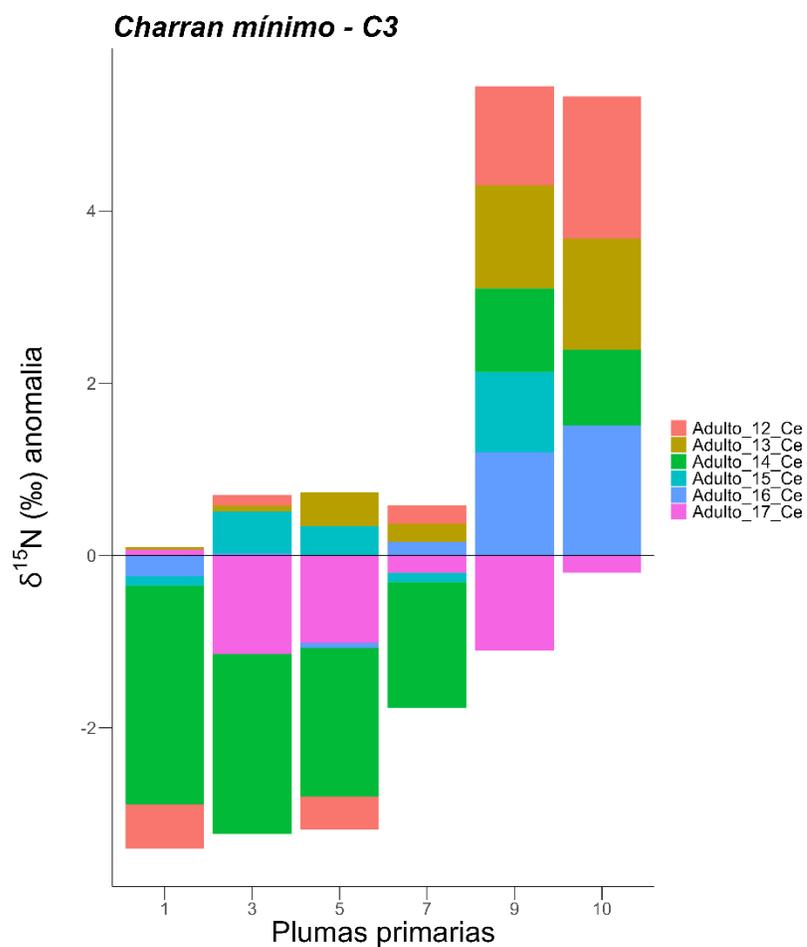


Figura 13. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias en C3, Sinaloa, Ceuta (Ce). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C3.

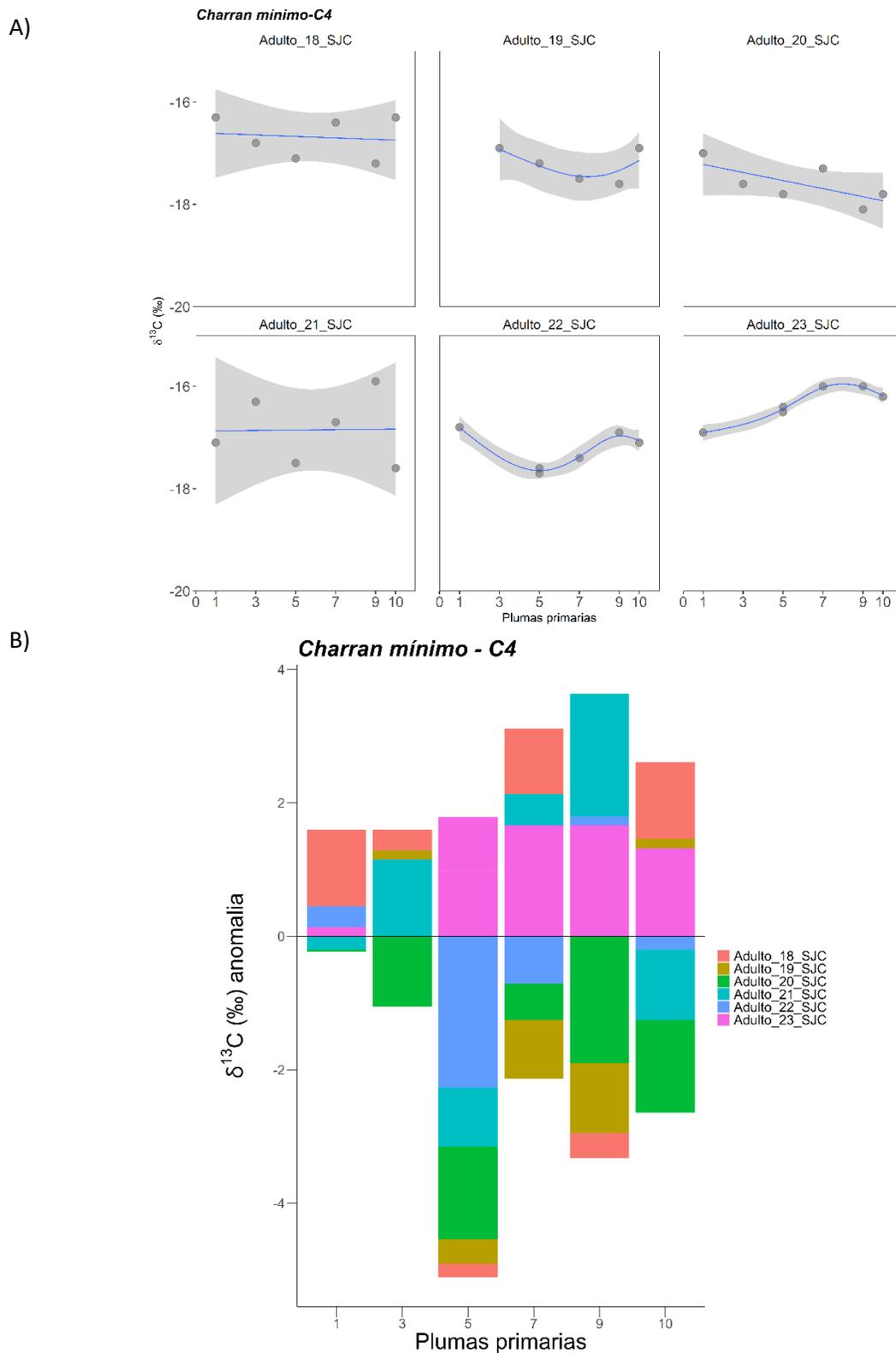
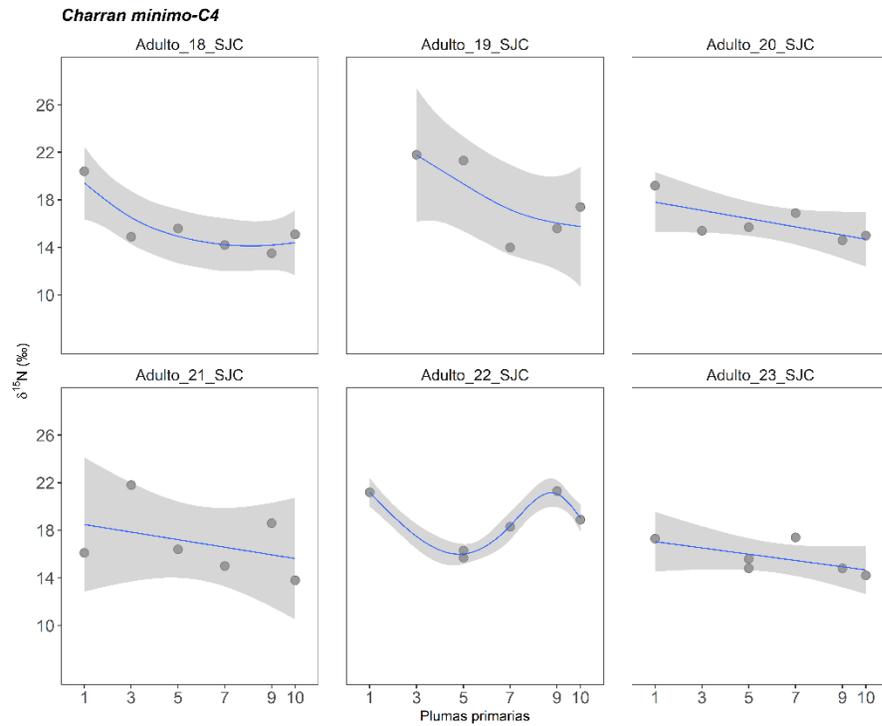


Figura 14. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C4: Baja California Sur en Estero San José (SJC). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C4.

A)



B)

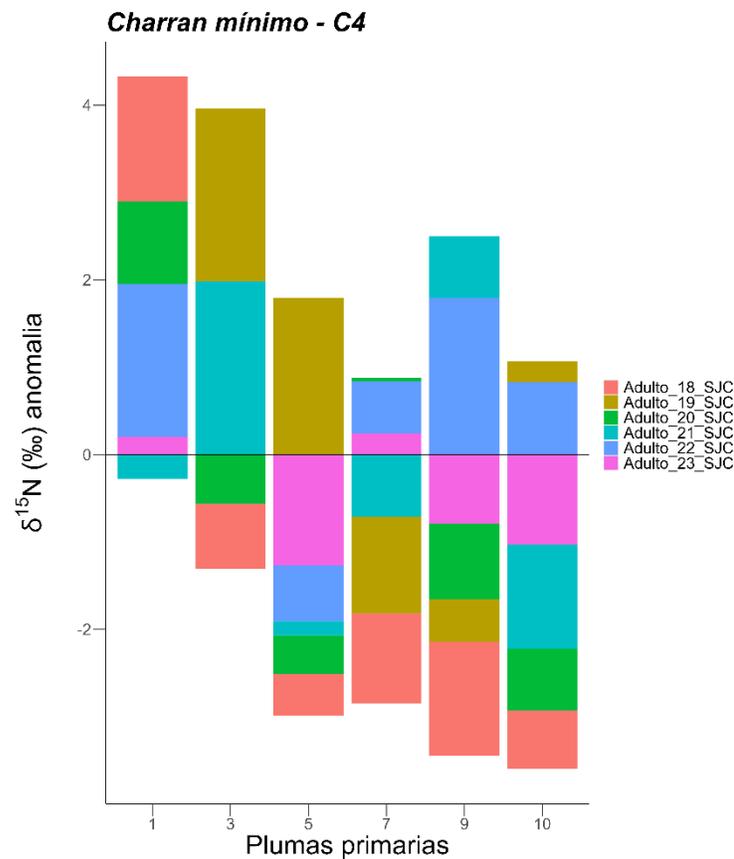
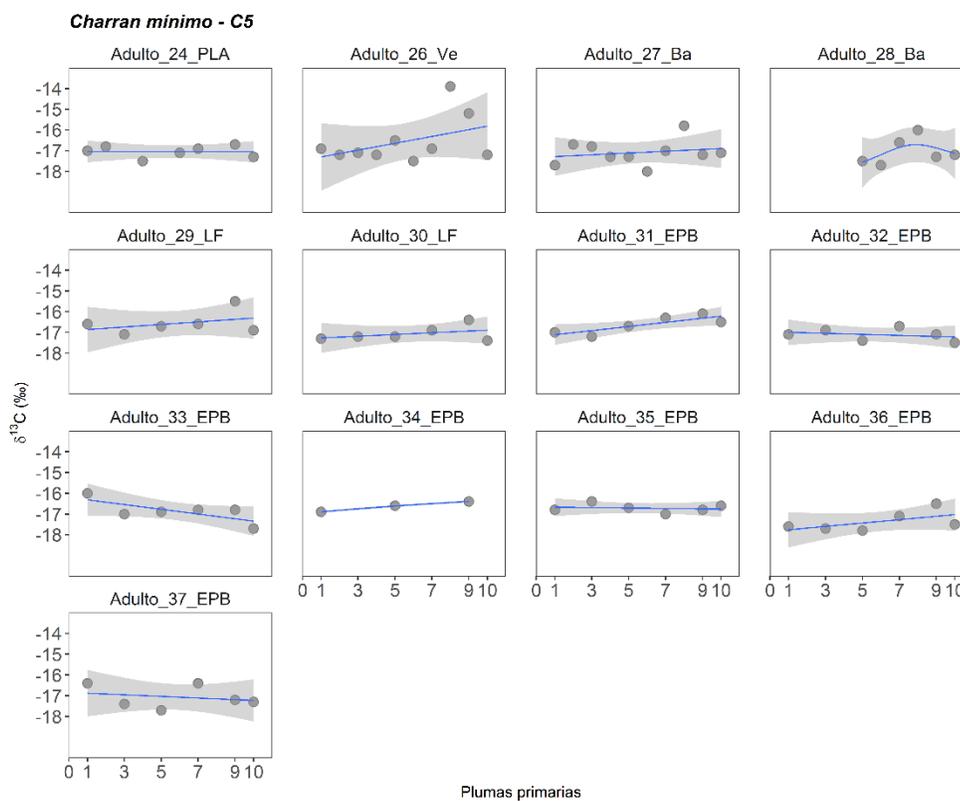


Figura 15. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias C4: Baja California Sur en Estero San José (SJC). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C4.

A)



B)

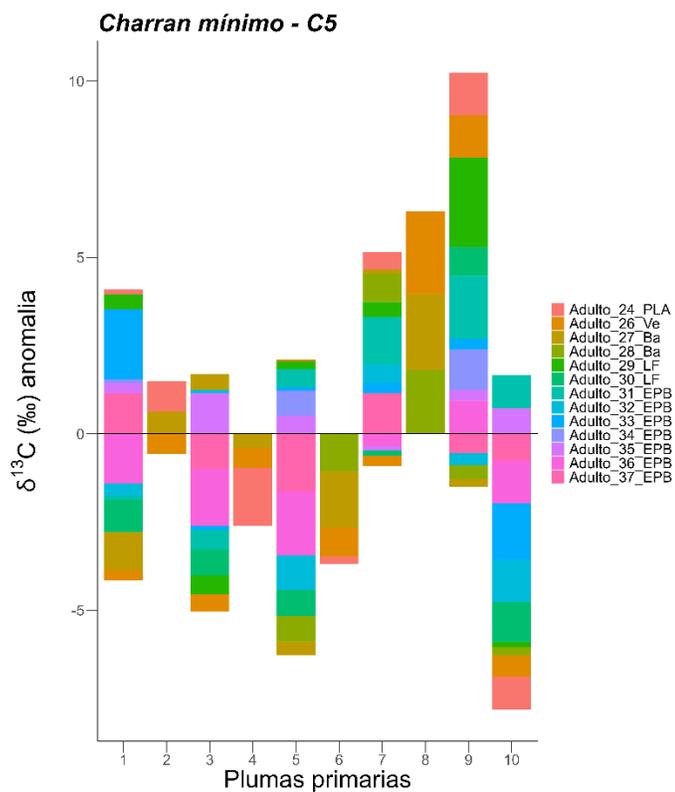
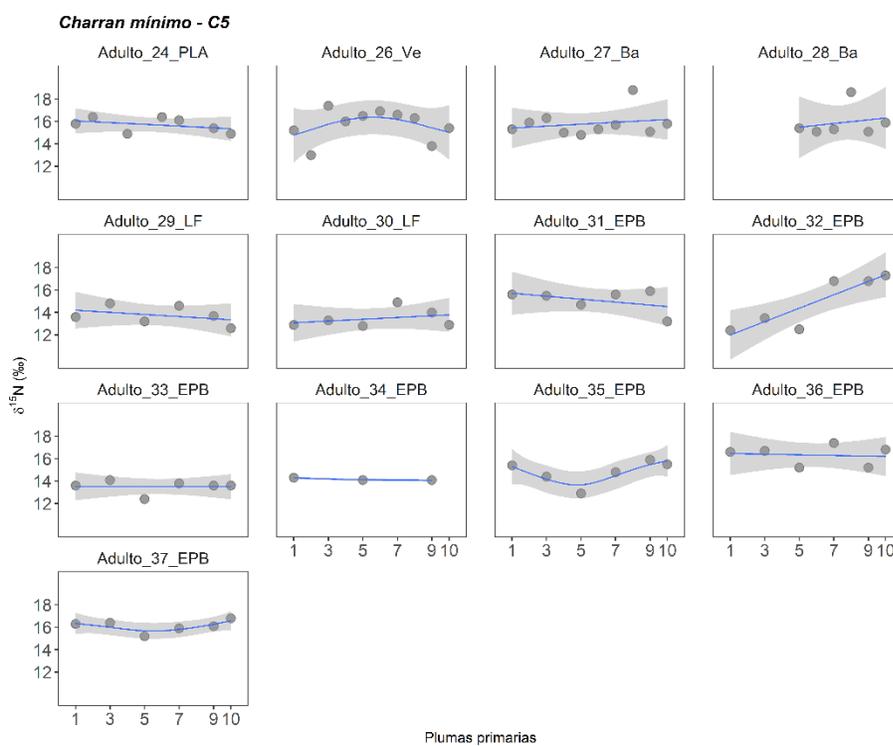


Figura 16. Variación de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias en C5: California con Puerto de Los Ángeles (PLA), Playa Venice (Ve) y Laguna Batiquitos (Ba), Baja California con Estero Punta Banda (EPB) y Laguna Figueroa (LF). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{13}\text{C}$ en C5.

A)



B)

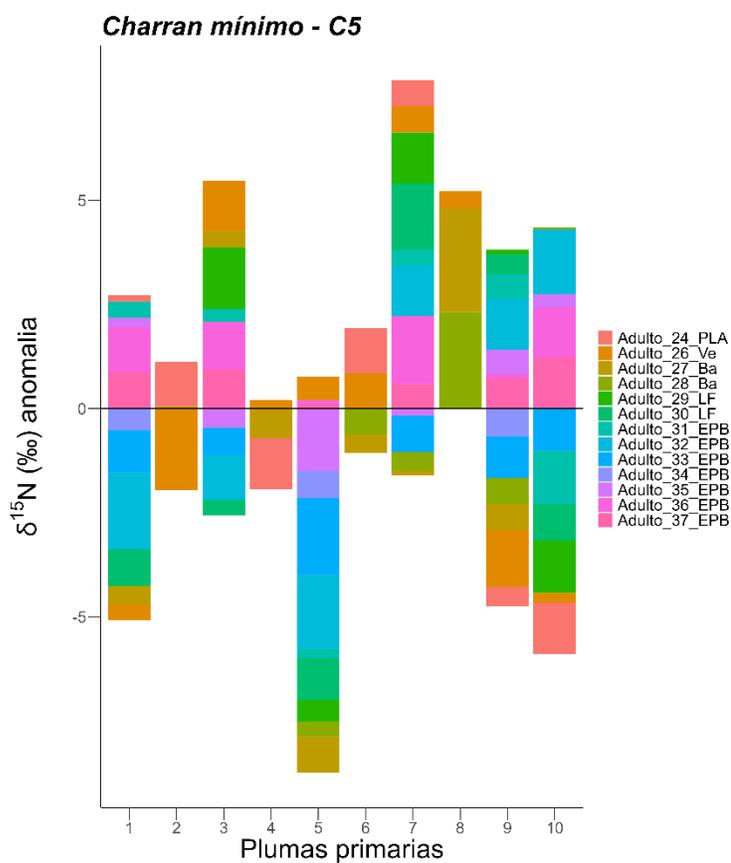


Figura 17. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de las plumas primarias (1-10) de adultos de charrán mínimo en el conjunto de colonias en C5: California con Puerto de Los Ángeles (PLA), Playa Venice (Ve) y Laguna Batiquitos (Ba), Baja California con Estero Punta Banda (EPB) y Laguna Figueroa (LF). Los datos se ajustaron mediante modelos aditivos generalizados. Modelo predictivo (azul) y el intervalo de confianza de 95% (gris); y B) Gráfico de anomalías para $\delta^{15}\text{N}$ en C5.

Capítulo 4. Discusión

El análisis isotópico de plumas primarias utilizando las razones isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ permitió estimar la superposición y amplitud del nicho trófico de los conjuntos de las colonias reproductivas de adultos y volantones del charrán mínimo. Al inferir la amplitud del nicho por medio del SEA_B se pudo diferenciar entre el nicho trófico de adultos y volantones, pues hay una gran similitud entre adultos, pero es muy distinto comparado con los volantones, posiblemente por diferencias en la composición de la dieta. Por otro lado, los resultados de la superposición del nicho indicaron una similitud en los adultos, por lo cual, se consideró que los adultos de algunas colonias podrían compartir un sitio de invernada o bien la temporalidad en la muda de las primarias.

Además, se cumplió con el objetivo de caracterizar la variabilidad de las firmas isotópicas de carbono y nitrógeno durante el crecimiento secuencial de las plumas primarias por medio de los modelos aditivos generalizados y se observó la variabilidad entre las primarias utilizando las anomalías en cada conjunto de colonias, lo cual permitió diferenciar estrategias de alimentación específicas para ciertos conjuntos y la variabilidad en la dieta. La búsqueda bibliográfica de los sitios potenciales de migración en invierno más los mapas de gradientes isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ permitió determinar una región geográfica a la distribución $\delta^{13}\text{C}$ en plumas primarias del charrán mínimo.

Durante el ciclo anual 2022 del charrán mínimo, se desconoce la identidad de las presas y hábitos alimenticios durante la temporada no reproductiva, el resto de información sobre composición de la dieta se obtuvo durante la temporada reproductiva de las colonias en California (Atwood & Minsky, 1983, Atwood & Kelly, 1984, Leight et al., 2023), y consiste principalmente de peces de las familias Atherinopsidae, Clupeidae, Embiotocidae, Engraulidae, Gobiidae, Hexagrammidae y Scorpaenidae. Al comparar la superposición del nicho trófico $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de volantones y adultos por medio de SEA_B , se pudo inferir que la dieta durante la temporada reproductiva es diferente de la temporada no reproductiva.

Esto podría explicarse según la teoría de forrajeo: en la temporada reproductiva los adultos seleccionarían presas de mayor calidad de la que podrían obtener para ellos mismos, que podría reflejarse en una diferencia en la composición de la dieta de adultos en la temporada no reproductiva (Orians y Pearson, 1979, como se citó en Leight et al., 2023). El reporte sobre dieta del charrán mínimo en temporada reproductiva de Point Blue en 2019 (D. Robinette, com. pers.), encontró las partes duras en heces de adultos en las colonias de Baja California y logró identificar peces como anchoveta nortea (*Engraulis*

mordax), juvenil de pez roca (*Sebastes* spp.), pejerrey (Atherinopsidae), sardinilla (*Fundulus parvipinnis*), saurio del Pacífico (*Cololabis saira*) y larvas de peces. A partir de esta información y comparando los resultados del nicho trófico de volantes, se puede decir que, durante la temporada reproductiva, la dieta del charrán mínimo tiene un mayor contenido de peces de hábitats costero-estuarino y peces pelágicos menores. Ya que el comportamiento de forrajeo del charrán mínimo en las colonias reproductivas de California ha sido observado, este puede sumergirse a menos de 1 m de profundidad en busca de pequeños peces e invertebrados en masas de agua situadas a menos de 3 km del lugar de nidificación (Atwood y Minsky 1983)

En otro estudio sobre la dieta del charrán mínimo por Fournier (2016) en San Diego, California utilizó la membrana y albumina de los huevos de diferentes colonias y años de colecta, además de analizar presas locales del charrán, para obtener las firmas isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y comparó con las firmas isotópicas de bibliografía para elaborar modelos de mezcla (MixSIAR GUI). El análisis reveló que el 98% de la dieta, del periodo previo a la anidación, está representada por cuatro especies que pueden variar entre diferentes años: pejerrey (*Atherinops affinis*), saurio de Pacífico (*Cololabis saira*), pez piedra (*Sebastes* sp.) y krill (Euphausiacea); se descartó del modelo a los calamares (*Doryteuthis opalescens*), mojarra, gobios y escarabajos pues solo aportaban el 10% a la dieta y descartó a la anchoveta que ha sido reportada como un componente importante de la dieta (Atwood y Kelly 1984). El análisis en huevos de charrán mínimo mostró una media para la membrana de -17.8‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 15.3‰ $\delta^{15}\text{N}$ y para la albumina de -20.0‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 15.0‰ $\delta^{15}\text{N}$, de manera que los picos en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fueron asociados a un nivel trófico mayor y hábitat costero, mientras que, el krill se relacionó al hábitat oceánico y con un nivel trófico menor.

En esta investigación se observó que dos volantes en Estero San José tuvieron una firma en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ distinta entre sí; Fournier (2016) menciona que el factor de discriminación se descartó y potencialmente se trataría de la fuente del carbono en las presas, esto implica que el volantón_1 fue alimentado con una dieta oceánica pelágica de menor nivel trófico, al contrario, el volantón_2 tuvo una dieta compuesta por presas costeras y de mayor nivel trófico, debido al forrajeo entre hábitats costeros-estuarinos y pelágicos.

Los volantes en C5 al ser de colonias geográficamente distantes, Batiquitos, California y Estero Punta Banda, Baja California, presentaron una variabilidad del nicho trófico mayor en $\delta^{13}\text{C}$ respecto a $\delta^{15}\text{N}$, pues el carbono orgánico particulado en las aguas superficiales puede variar con la concentración acuosa de CO_2 y afecta a la transferencia trófica de isótopos de carbono en la red trófica marina como la composición del fitoplancton, tasa de crecimiento y fisiología del fraccionamiento del carbono. Asimismo, las variables

ambientales como limitación de nutrientes, temperatura y el potencial del hidrógeno (pH) (Fry & Sherr, 1984, Tuerena et al., 2019, Brandenburg et al., 2022).

De acuerdo con las anomalías y modelo predictivos de las firmas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en plumas primarias de *S. antillarum*, posiblemente existen tres estrategias de alimentación para los adultos: 1) una preferencia por presas de menor nivel trófico al principio de la muda y conforme llegan a las primarias 7, 8, 9 y 10 eligen presas de mayor nivel trófico; por el contrario, 2) al principio de la muda eligen presas con un nivel trófico mayor y durante la muda de las últimas plumas primarias cambiar a presas de nivel trófico inferior; y 3) los adultos de charrán mínimo pueden forrajear presas disponibles dependiendo del hábitat en donde se encuentran.

Es muy probable que la dieta del charrán mínimo previo a la anidación puede ser similar a la dieta en la muda durante invierno; Fournier (2016) encontró una alternancia en el régimen de dieta del charrán mínimo, algunos años se alimentó de krill (marino, oceánico-pelágico) y pejerrey (marino-salobre, nerítico-costero) y otros años de saurio (marino, oceánico-pelágico) y pez piedra (marino, costero). La gran mayoría de adultos de C1 y C3 tuvieron un patrón en $\delta^{13}\text{C}$ donde cada pluma primaria con anomalía negativa coincidió con la anomalía negativa en $\delta^{15}\text{N}$ de las mismas plumas. Al contrario, las anomalías positivas en $\delta^{13}\text{C}$ tuvieron anomalías $\delta^{15}\text{N}$ positivos. Sin embargo, para C4 no se cumplió con el mismo patrón de alimentación; para C2 la muda comenzó más cerca de un sitio con $\delta^{13}\text{C}$ positivos y si bien es reducido el número de adultos, se sugiere completar la secuencia total de las primarias para averiguar cuál es la estrategia de alimentación para este conjunto. Para C5-A, la señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ fue bastante similar entre adultos, aunque la dieta puede ser diferente entre cada individuo, una estrategia que evitaría la competencia por alimento durante invierno.

En este proyecto se encontró que las estrategias alimenticias de invierno del charrán mínimo de las poblaciones del sur de California, la península de Baja California y Noroeste de México, sigue una dieta oceánica y principalmente de presas con un menor nivel trófico en la gran mayoría de adultos, sin embargo, comparando con la dieta en los sitios de reproducción, los adultos también pueden tener una alternancia en la alimentación durante la muda de las plumas primarias como sugiere Fournier (2016), esto significa que la dieta puede cambiar independientemente del periodo de la muda de primarias, aunque aparentemente existe un patrón de menor a mayor en la señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y el crecimiento secuencial P1 a P10, este también puede variar entre individuos.

Por otro lado, al comparar la amplitud del nicho y las métricas de Layman se relacionó la posibilidad de que los adultos compartieron un nicho trófico durante la muda de las plumas primarias, ya que la superposición del nicho en $\delta^{13}\text{C}$ y el gráfico de densidad de SEA_B indican que hay similitud entre conjuntos, principalmente entre C1, C3 y C4. La superposición de los nichos podría significar que existió una similitud en la temporalidad del inicio de la muda de las primarias y correspondería a una misma ubicación geográfica, es decir, la fuente de carbono de la base de la red trófica fue específica de un hábitat.

Los cambios de las firmas isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en plumas de *Rissa tridactyla*, González-Solís y colaboradores (2011) combinando la información de geolocalizadores y las diferentes firmas isotópicas entre sitio de reproducción y de invierno, lo cual indicó que los valores positivos estaban relacionados al sitio de reproducción y que el crecimiento secuencial de las primarias estaba relacionado a la muda de las primarias. Ramos y colaboradores (2009) encontraron la relación entre patrones de migración conocidos y los patrones isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$) de plumas de *Calonectris diomedea diomedea* con dos diferentes sitios de invernada dado que el patrón de muda en la pardela es relativamente uniforme, lograron distinguir las diferentes estrategias migratorias por individuo. En este estudio se consideró que la muda de las plumas primarias del charrán mínimo inició al llegar al sitio de invernada, es decir, la señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las primarias está limitada a una zona geográfica durante la muda.

Pyle (2008) sugiere que la muda primaria comienza con P1 y continúa con P10 entre diciembre y marzo. se han observado charranes mínimos que pueden reemplazar hasta ocho (rara vez nueve) primarias y todas las secundarias durante la muda prealterna (DPA, muda parcial antes de la temporada reproductiva (antes de abril) y hasta cinco primarias y secundarias durante la muda presuplementaria (PS) durante la temporada reproductiva (julio-agosto). Sin embargo, aunque se sabe que *S. antillarum* que anidan en las costas del Golfo de México y del Atlántico hacen esto, no se ha observado en *S. antillarum* que aniden en California, la costa del Pacífico de la península de Baja California o el Golfo de California (T. Ryan y J. Atwood com. pers.).

Respecto a la variabilidad individual debido la incorporación de los isótopos estables de carbono y nitrógeno en plumas, Quillfeldt y colaboradores (2008) mencionan que una mayor diferencia en el factor de enriquecimiento entre plumas y sangre con $\delta^{15}\text{N}$ implicaría que las proteínas de queratina podrían provenir de una fuente endógena durante la síntesis de la pluma. Al no conocer el factor de enriquecimiento entre plumas y sangre del charrán mínimo no se puede descartar la posibilidad del uso de nutrientes de reserva, sin embargo, el charrán mínimo es un ave de talla muy pequeña, entre 21 y 23 cm de longitud, por lo que no puede permitirse largos periodos sin alimentarse.

Los limitados datos disponibles sobre la zona de invernada del charrán mínimo se complican por la presencia de otras subespecies, pues las observaciones no registran a cuál subpoblación pertenecen, los avistamientos ocasionales en la Península de Baja California en México y en la costa del Pacífico de México, en Panamá, y Costa Rica. Se han documentado avistamientos dispersos de charranes mínimos tan al sur como Perú durante todo el año. Además de los avistamientos en la costa del Pacífico de América Central y la costa norte del Pacífico de América del Sur registrados en eBird durante invierno en costas del Pacífico (U.S. Fish and Wildlife Service, 2020). Aunque Ryan & Kluza (1999) sugieren que el área de distribución invernal y las rutas migratorias de las colonias en California y el noroeste de México pueden ser en gran parte pelágicas.

Para inferir la ubicación geográfica durante invierno se comparó el valor $\delta^{13}\text{C}$ de las primarias del charrán mínimo con la distribución global de $\delta^{13}\text{C}$ generado por modelos espaciales conocidos como mapas de gradientes isotópicos (*isoscapes* en inglés), los cuales toman información biogeoquímica y la composición isotópica de la base de la cadena trófica (Figura 18). Por lo tanto, son la representación visual de los patrones espaciales de los isótopos estables que permite interpretar $\delta^{13}\text{C}$ medido en tejidos de consumidores móviles (Espinasse et al., 2022).

En el estudio de Bird et al. (2018) compararon muestras de 5394 individuos de un total de 114 especies (ver Fig. 19), donde se obtuvo la firma isotópica de carbono $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular que tiene un factor de discriminación trófico (fraccionamiento durante la digestión, asimilación y biosíntesis) del 1.1‰, aproximadamente cercano al fraccionamiento isotópico $\delta^{13}\text{C}$ de las plumas primarias de un ave marina ($1.9\text{‰} \pm 0.3\text{‰}$; Becker et al. 2007), aunque se desconoce el factor de discriminación trófico $\delta^{13}\text{C}$ específico para *S. antillarum*, otros autores han utilizado $2.6 \pm 0.3\text{‰}$ como factor de discriminación para otras especies de charranes (Fournier, 2016).

Se encontró que los mapas de gradientes isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ de dos modelos biogeoquímicos muestran una distribución $\delta^{13}\text{C}$ media similar (ver Fig. 18); se puede observar la variabilidad de la línea base del carbono orgánico particulado (POC) en regiones tropicales donde el fraccionamiento isotópico del $\delta^{13}\text{C}$ es menos negativo debido a la mayor alcalinidad y por ello el CO_2 disuelto está menos disponible para fijar por organismos fotosintetizadores, por lo cual el isótopo ligero ^{12}C es preferido sobre el pesado ^{13}C , debido al fraccionamiento cinético por la enzima RubisCO, lo cual implica que la razón $\delta^{13}\text{C}$ será positiva (Fry y Sherr, 1984).

El intercambio atmosférico de CO_2 (-8‰) y el agua superficial del océano (en su mayoría carbonatos,

aproximadamente 1‰) implica un fraccionamiento químico de equilibrio; por otro lado, el fraccionamiento durante la conversión de carbono a carbonatos es mínima, y aumenta de manera significativa durante el fraccionamiento cinético con la absorción de carbono inorgánico disuelto realizada por el plancton fotosintético, lo que resulta en $\delta^{13}\text{C}$ de -19 a -24‰ (Fry, 2006).

En el modelo biogeoquímico de Hamburg Ocean Carbon Cycle Model (HAMOCC6) (Liu et al., 2021) tomaron en cuenta los tres isótopos de carbono (^{12}C , ^{13}C y ^{14}C) siendo que ^{12}C constituye el 98.9% del carbono total, HAMOCC6 asume que $^{12}\text{C} = \text{C}$. HAMOCC6 tomó en cuenta las variables ambientales como temperatura, fraccionamiento según la ecuación de Popp et al. (1989). Se comparó con el presentado por el estudio de Bird et al. (2018) utilizando el modelo biogeoquímico NEMO-MEDUSA (Magozzi et al., 2017) que utiliza la temperatura superficial y la concentración de CO_2 disuelto para predecir la composición de carbono en el fitoplancton. Esto significa que en el Océano Pacífico Tropical Oriental existe una línea base de carbono más positiva relativa a los dos modelos. Según los resultados obtenidos por Bird et al. (2018) se puede inferir que esta sería la ubicación más probable para *S. antillarum*; particularmente para $\delta^{13}\text{C}$ esto coincide con el intervalo $\delta^{13}\text{C}$ de macroalgas (Fig. 20), los bosques de macroalgas de aguas profundas en Pacífico Tropical Oriental podría ser un refugio y fuente de alimento para invertebrados filtradores de aguas menos profundas ya que las corrientes de surgencias pueden suministrar carbono orgánico particulado derivado de las macroalgas (Graham et al., 2007).

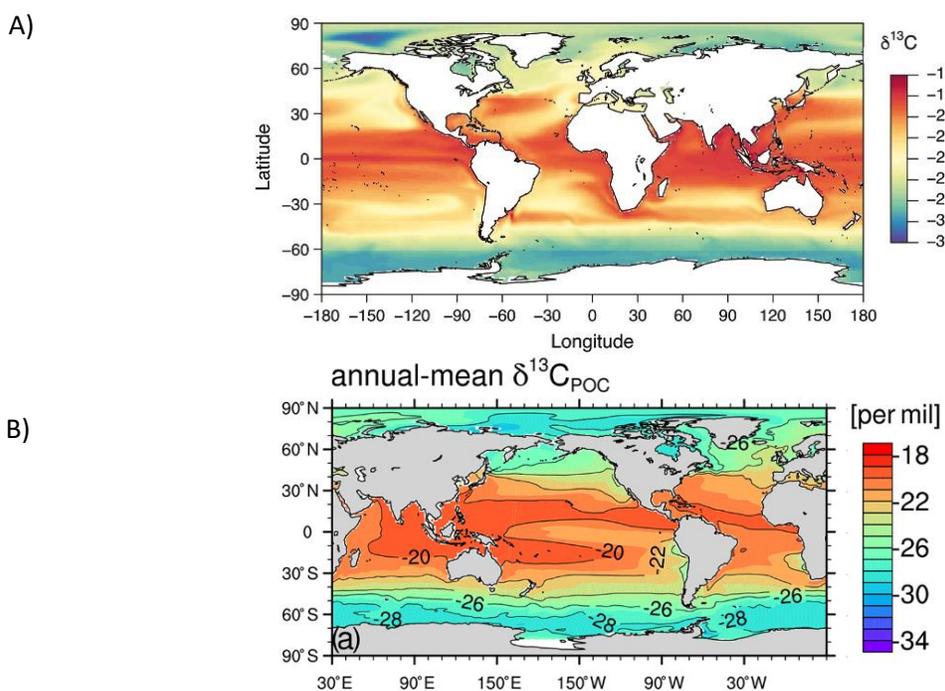


Figura 18. Comparación de los modelos biogeoquímicos de A) NEMO-MEDUSA (Magozzi et al., 2017) y B) HAMOCC6 (Liu et al., 2021).

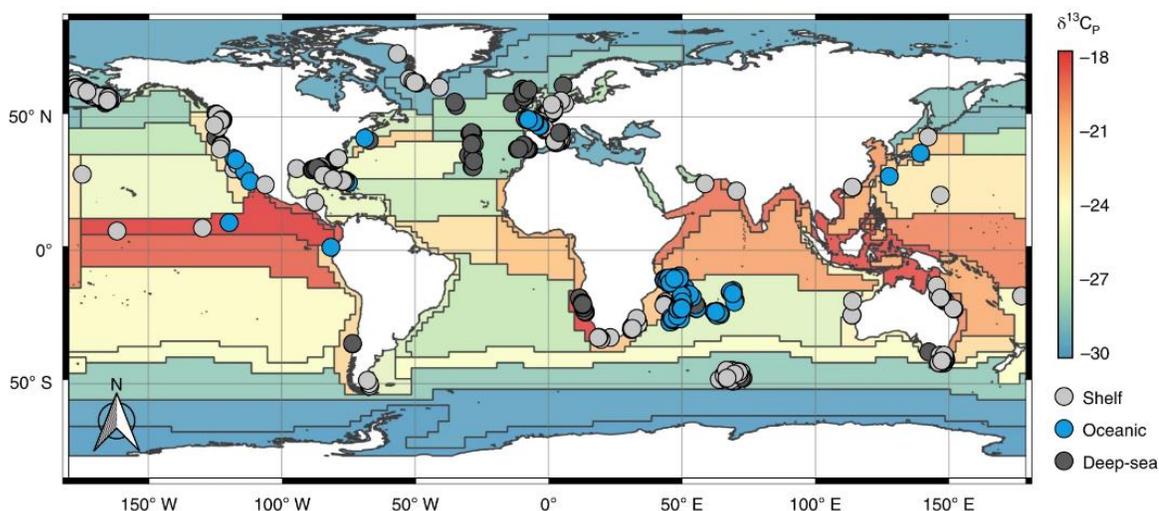


Figura 19. El modelo biogeoquímico global con la distribución de los datos compilados sobre tiburones superpuesta a un modelo espacial de $\delta^{13}C$ de fitoplancton por Bird et al. (2018). Se puede inferir que el sitio de invernada para las poblaciones de charrán mínimo de California y el Noroeste de México se encuentra restringida a una zona particular en el Océano Pacífico Tropical Oriental.

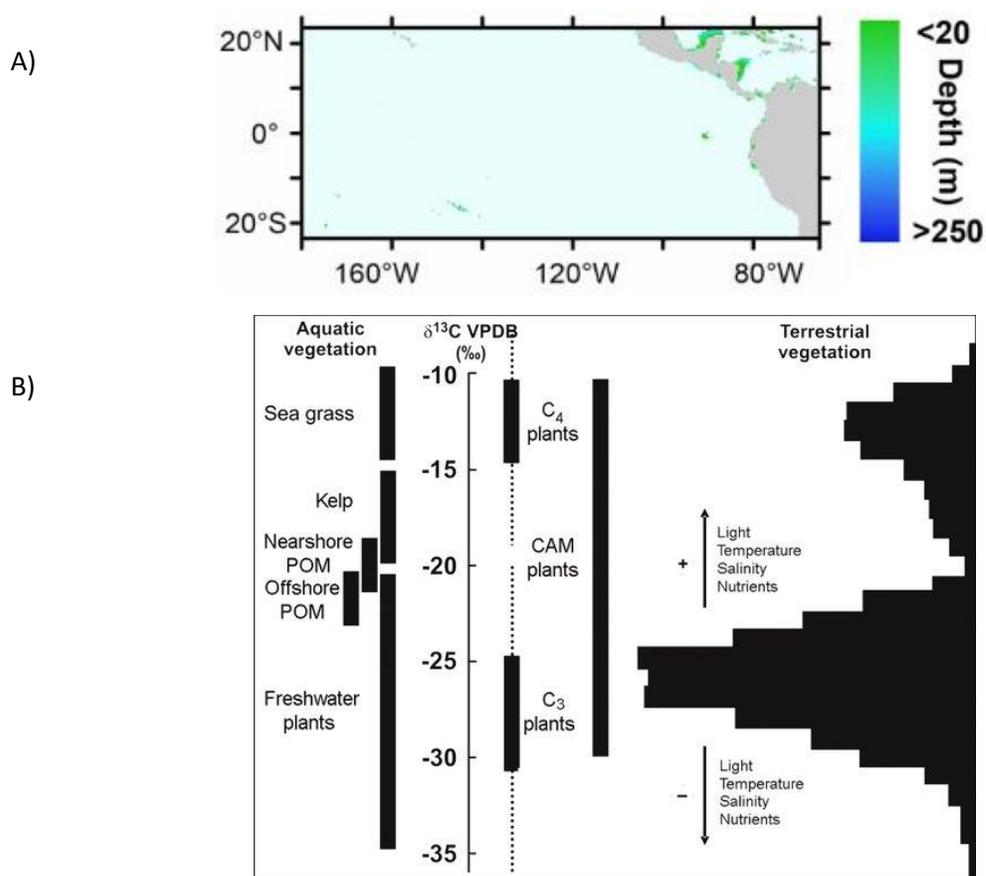


Figura 20. Composición isotópica de carbono de diferentes ecosistemas, A) Modelo de refugio de macroalgas en aguas profundas para regiones tropicales en el Pacífico (modificado de Graham et al., 2007) y B) Intervalo de $\delta^{13}C$ de plantas acuáticas y el histograma de $\delta^{13}C$ de plantas C₃ y C₄ terrestres (Tütken, 2011, p. 61).

Capítulo 5. Conclusión

El análisis isotópico permitió inferir el nicho trófico del charrán mínimo durante su ciclo anual. Las plumas primarias de adultos indicaron las condiciones en sus sitios no reproductivos, mientras que las plumas de volantones indicaron las condiciones en sus sitios reproductivos.

Se cumplió el objetivo de estimar la amplitud y superposición del nicho trófico de adultos charrán mínimo, sin embargo, la información obtenida para volantones requiere de un mayor tamaño de muestra. Aun así, los resultados obtenidos permiten inferir que el nicho trófico del charrán mínimo es diferente dependiendo del ciclo de vida, para adultos en la temporada no reproductiva las presas fueron de un nivel trófico menor respecto a la temporada reproductiva 2022. Es muy probable que los charranes puedan tener diferentes estrategias de forrajeo durante la muda de las plumas primarias, lo que significa que la dieta puede variar independientemente del periodo de muda.

Existe una gran probabilidad de que la población de *S. antillarum* del Pacífico migre al sur como las poblaciones del Atlántico y pase la mayor parte del tiempo en la zona pelágica. Lo que reforzó la hipótesis de migración al sur durante invierno, fue que los adultos de charrán mínimo tienen un nicho trófico con una firma isotópica de carbono similar a la firma isotópica de macroalgas. Como los bosques de macroalgas de aguas profundas en Pacífico Tropical Oriental, podrían ser un refugio y la principal fuente de alimento de invertebrados filtradores. Ya que el charrán mínimo es un depredador generalista puede alimentarse del krill y otros componentes crustáceos filtradores, mientras que los peces pueden ser una presa ocasional y oportunista durante el periodo de muda de plumas primarias.

Se sugiere el uso de los isótopos estables de azufre $\delta^{34}\text{S}$ para el uso combinado con carbono y determinar el diagrama isotópico dual carbono-azufre de la red trófica, lo cual ayudaría a diferenciar la fuente de carbono entre los productores primarios. Además, es necesario combinar los análisis de isótopos estables con técnicas de marcadores satelitales. Se sugiere continuar con los estudios para confirmar la propuesta con los mapas de gradientes isotópicos. De otra manera, se podría utilizar la variación latitudinal de las proporciones de isótopos estables de hidrógeno en las precipitaciones del Océano Pacífico (δD_o) y la inherencia de esta variación en las plumas recién formadas (δD_p).

- Brandenburg, K. M., Rost, B., Van de Waal, D. B., Hoins, M. y Sluijs, A. (2022). Physiological control on carbon isotope fractionation in marine phytoplankton. *Biogeosciences*, 19, 3305–3315 <https://doi.org/10.5194/bg-19-3305-2022>
- Burleigh, T. D. y Lowery, G. H. (1942). *An inland race of Sterna albifrons* [Archivo PDF]. https://sora.unm.edu/sites/default/files/BurleighLowery_1942_2.pdf
- Cherel, Y., Phillips, R. A., Hobson, K. A. y McGill, R. (2006). Stable isotope evidence of diverse species-specific and individual wintering strategies in seabirds. *Biology Letters*, 2(2), 301–303. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0445>
- Chew B., J. Kelly y Contina, A. (2019). Stable isotopes in avian research: a step by step protocol to feather sample preparation for stable isotope analysis of carbon ($\delta^{13}\text{C}$), nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), and hydrogen ($\delta^2\text{H}$). Recuperado el 1 de octubre de 2023 de <https://dx.doi.org/10.17504/protocols.io.z2uf8ew>
- Dawson, T. E. y Brooks, P. D. (2001). Stable Isotope Techniques en M. Unkovich, J. Pate, A. McNeill, & D. J. Gibbs (Eds.). *The Study of Biological Processes and Functioning of Ecosystems*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-9841-5>
- DeNiro, M.J. y Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5), 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- Draheim, H. M., Miller, M.P., Baird, P. y Haig, S.M. (2010). Subspecific Status and Population Genetic Structure of Least Terns (*Sterna antillarum*) Inferred by Mitochondrial DNA Control-Region Sequences and Microsatellite DNA. *The Auk*, 127(4), 807–819. <https://doi.org/10.1525/auk.2010.09222>
- Espinasse, B., Sturbois, A., Basedow, S. L., Hélaouët, P., Johns, D. G., Newton, J. y Trueman, C. N. (2022). Temporal dynamics in zooplankton $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ isoscapes for the North Atlantic Ocean: Decadal cycles, seasonality, and implications for predator ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.986082>
- Fournier, J. J. (2016). *Influence of diet and local oceanic conditions on California least tern reproduction* [Tesis de Maestría, San Diego State University]. <https://digitalcollections.sdsu.edu/do/27a0ec3f-676b-4e9a-bd97-132bdda2677c#page/6/mode/2up>
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8>
- Fry, B. y Sherr, E.B. (1989). $\delta^{13}\text{C}$ Measurements as Indicators of Carbon Flow in Marine and Freshwater Ecosystems en Rundel, P.W., Ehleringer, J.R., Nagy, K.A. (Eds.) *Stable Isotopes in Ecological Research*. Ecological Studies. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2_12
- Gannes, L.Z., Martínez del Rio, C. y Koch, P. (1998). Natural abundance variations in stable isotopes and their use in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 119(3), 725–737. [https://doi.org/10.1016/S1096-6433\(98\)01016-2](https://doi.org/10.1016/S1096-6433(98)01016-2)
- González-Solís, J., Smyrli, M., Militão, T., Gremillet, D., Tveraa, T., Phillips, R. y Boulinier, T. (2011). Combining stable isotope analyses and geolocation to reveal kittiwake migration. *Marine Ecology Progress Series*, 435, 251–261. <https://doi.org/10.3354/meps09233>

- González-Zuarth C., Vallarino, A. y Botello, A. V. (2016). Breeding biology of the Atlantic Least Tern (*Sternula antillarum antillarum*) in a colony of the south of the Gulf of Mexico: new perspectives for its threat status. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 24(4), 323–328. <https://doi.org/10.1007/bf03544361>
- Graham, B. S., Koch, P. L., Newsome, S. D., McMahon, K. W. y Auriolles, D. (2010). Using Isoscapes to Trace the Movements and Foraging Behavior of Top Predators in Oceanic Ecosystems en J. West, G. Bowen, T. Dawson, & K. Tu (Eds.), *Isoscapes*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3354-3_14
- Graham, M.H., Kinlan, B.P., Druehl, L.D., Garske, L.E. y Banks, S. (2007). Deep-water kelp refugia as potential hotspots of tropical marine diversity and productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(42), 16576-16580. <https://www.pnas.org/doi/epdf/10.1073/pnas.0704778104>
- Goericke, R. y Fry, B. (1994). Variations of marine plankton $\delta^{13}\text{C}$ with latitude, temperaure and dissolved CO_2 in the world ocean. *Global Biogeochemistry. Cycles*, 8 (1), 85–90. <https://doi.org/10.1029/93GB03272>
- Hastie, T. y Tibshirani, R. (2014). *Generalized Additive Models* en N. Balakrishnan, T. Colton, B. Everitt, W. Piegorsch, F. Ruggeri and J.L. Teugels (Eds.). <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat03141>
- Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120(3), 314–326. <https://doi.org/10.1007/s004420050865>
- Hobson, K. A. (2005). Using stable isotopes to trace long-distance dispersal in birds and other taxa. *Diversity and Distributions*, 11(2), 157–164. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00149.x>
- Howell, S. N. G. (2010). *Molt in North American birds*. Houghton Mifflin Harcourt.
- Howell, S. N. G. y Webb, S. (2003). *A Guide to the Birds of México*. Oxford University Press.
- Hutchinson, G.E. (1978) *An Introduction to Population Biology*. Yale University Press, New Haven
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C. y Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80(3), 595 –602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jackson, A. y Parnell, A. (2023). SIBER: Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. R package version 2.1.7. Recuperado el 20 de octubre de 2023 de [CRAN - Package SIBER \(r-project.org\)](https://cran.r-project.org/web/packages/SIBER/index.html)
- Lack, D. (1968). Bird Migration and Natural Selection. *Oikos*, 19(1), 1-9. <https://doi.org/10.2307/3564725>
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G. y Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1), 42-48. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Leicht, A. G., Robinette, D. P., Elliott, M. L., & Horn, M. H. (2023). Comparison of Diets in the California Least Tern (*Sternula antillarum browni*) at Two Sites in Central California, U.S.A. *Waterbirds*, 46(1), 67-77. <https://doi.org/10.1675/063.046.0109>

- Liu, B., Six, K. D. y Ilyina, T. (2021). Incorporating the stable carbon isotope ^{13}C in the ocean biogeochemical component of the Max Planck Institute Earth System Model. *Biogeosciences*, 18, 4389–4429. <https://doi.org/10.5194/bg-18-4389-2021>
- Magozzi, S., Yool, A., Zanden, H. B. V., Wunder, M. B., y Trueman, C. N. (2017). Using ocean models to predict spatial and temporal variation in marine carbon isotopes. *Ecosphere*, 8(5). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1763>
- Malik, Y.S., Prince-Milton, A.A., Ghatak, S. y Ghosh, S. (2021). *Role of birds in transmitting zoonotic pathogens*. Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-981-16-4554-9>
- Massey, B.W. y Atwood, J.A. (1978). Plumages of the Least Tern. *Bird Banding*, 49, 360-371 <https://doi.org/10.2307/4512394>
- McMahon, K.W., Hamady, L.L. y Thorrold, S.R. (2013). A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnology and Oceanography*, 58(2). <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.2.0697>
- Montoya, J. P. y McCarthy, J. J. (1995). Isotopic fractionation during nitrate uptake by phytoplankton grown in continuous culture. *Journal of Plankton Research*, 17(3), 439–464. <https://doi.org/10.1093/plankt/17.3.439>
- Newsome, S. D., Martínez del Río, C., Bearhop, S. y Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Palacio, F.X., Apodaca, M.J. y Crisci, J.V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. <https://fundacionazara.org.ar/analisis-multivariado-para-datos-biologicos/analisis-multivariado-para-datos-biologicos-2/>
- Palacios, E. y Mellink, E. (1996). *Status of the Least Tern in the Gulf of California* [Archivo PDF]. <https://www.jstor.org/stable/pdf/4514082.pdf>
- Patten, M. A. y Erickson, R. A. (1996). Subspecies of the Least Tern in Mexico. *The Condor*, 98(4), 888–890. <https://doi.org/10.2307/1369880>
- Park, J. Y., Jung, J. H., Kwak, J. H., Park, H. G., Kang, C. K. y Park, H. J. (2021). Trophic Enrichment Factors of Carbon and Nitrogen Isotopic Ratios ($\Delta^{13}\text{C}$ and $\Delta^{15}\text{N}$) in Four Marine Ciliates. *Frontiers in Microbiology*, 12, 721157. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.721157>
- Peterson, B. J. y Fry, B. (1987). Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Phillips, R. A., Bearhop, S., McGill, R. A. R. y Dawson, D. A. (2009). Stable isotopes reveal individual variation in migration strategies and habitat preferences in a suite of seabirds during the nonbreeding period. *Oecologia*, 160(4), 795–806. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1342-9>
- Phillips, R., Lewis, S., González-Solís, J. y Daunt, F. (2017). Causes and consequences of individual variability and specialization in foraging and migration strategies of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 578, 117–150. <https://doi.org/10.3354/meps12217>

- Popp, B. N., Kenig, F., Wakeham, S. G., Rust, T. M., Tilbrook, B., Griffiths, F. B., Wright, S. W., Marchant, H. J., Bidigare, R. R. y Laws, E. A. (1989). Controls on the carbon isotopic composition of Southern Ocean phytoplankton. *Global Biogeochemical Cycles*, 13(4), 827-843. <https://doi.org/10.1029/1999GB900041>
- Pyle, P. (2008). Identification Guide to North American Birds, Part II. Slate Creek Press
- R Core Team (1 julio 2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramos, R., González-Solís, J. y Ruiz, X. (2009). Linking isotopic and migratory patterns in a pelagic seabird. *Oecologia*, 160(1), 97–105. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1273-x>
- Ridgely, R. S. y Gwynne, J. A., Jr. (1989). *Birds of Panama, with Costa Rica, Nicaragua, and Honduras*. Princeton University Press.
- Ruiz-Cooley, R. I. y Gerrodette, T. (2012). Tracking large-scale latitudinal patterns of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ along the E Pacific using epi-mesopelagic squid as indicators. *Ecosphere*, 3(7). <https://doi.org/10.1890/ES12-00094.1>
- Ryan, T. P. y Kluza, D. A. (1999). Additional records of the least tern from the west coast of Mexico [Archivo PDF]. [https://archive.westernfieldornithologists.org/archive/V30/30\(3\)-p0175-p0176.pdf](https://archive.westernfieldornithologists.org/archive/V30/30(3)-p0175-p0176.pdf)
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2019). Modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 14 de noviembre de 2019
- Schulenberg, T. S., Parker, T. A. III y Hughes, R. A. (1987). *First records of least tern, *Sterna antillarum*, for Peru* [Archivo PDF]. <https://sora.unm.edu/sites/default/files/schulenberg-parker-hughes-1987.pdf>
- Sherry, T. W., Johnson, M. y Strong, A. M. (2005). Does winter food limit populations of migratory birds? *Great White Heron National Wildlife Refuge View project Tropical Forest fragmentation View project*. Recuperado el 10 de junio de 2023 de <https://www.researchgate.net/publication/216770994>
- Stiles, F. G. y Skutch, A. F. (1989). *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Comstock Publishing Associated.
- Terrill, S. B. y Able, K. P. (1988). Bird Migration Terminology. *The Auk*, 105(1), 205–206. <https://doi.org/10.1093/auk/105.1.205>
- Thompson, B.C. y Slack, R.D. (1983). Molt-breeding Overlap and Timing of Pre-basic Molt in Texas Least Terns. *Journal of Field Ornithology* (54), 187-190. <https://www.jstor.org/stable/4512810>
- Thompson, B. C., Jackson, J. A., Burger, J., Hill, L. A., Kirsch, E. M. y Atwood, J.L. (2020). Least Tern (*Sterna antillarum*). En A. F. Poole y F. B. Gill (Eds.), *Birds of the World*. Cornell Lab of Ornithology. <https://doi.org/10.2173/bow.leater1.01>
- Tuerena, R. E., Ganeshram, R. S., Humphreys, M. P., Browning, T. J., Bouman, H. y Piotrowski, A. P. (2019). Isotopic fractionation of carbon during uptake by phytoplankton across the South Atlantic subtropical convergence. *Biogeosciences* 16, 3621–3635. <https://doi.org/10.5194/bg-16-3621-2019>

- Tütken, T. (2011). The diet of sauropod dinosaurs – Implications from carbon isotope analysis of teeth, bones, and plants en N. Klein, K. Remes, C. T. Gee y P. M. Sander (Eds.). *Biology of the Sauropod Dinosaurs: Understanding the life of giants*. Indiana University Press.
- U.S. Fish and Wildlife Service. (2020). *California least tern (Sternula antillarum browni) 5-year Review: 2020 Summary and Evaluation*. Carlsbad Fish and Wildlife Office.
- Vaucher, G. L. (1988). 88th Christmas bird count, Pacific Canal Area, R.P. Panama. *American Birds*, 42, 1154–1155.
- Whittier, J. B., Leslie, D. M. y Van Den Bussche, R. A. (2006). Genetic Variation among Subspecies of Least Tern (*Sterna antillarum*): Implications for Conservation. *Waterbirds*, 29(2), 176–184. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2006\)29\[176:gvasol\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2006)29[176:gvasol]2.0.co;2)
- Wickham, H. (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wood, S. (2017). *mgcv*. Recuperado el 1 de octubre de 2023 de <https://cran.r-project.org/package=mgcv>
- Wunder, M. B. (2012). Determining geographic patterns of migration and dispersal using stable isotopes in keratins. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 360–367. <https://doi.org/10.1644/11-mamm-s-182.1>

Anexos

Tabla 7. Parámetros del modelo aditivo generalizado para $\delta^{15}\text{N}$ en plumas primarias de adultos de Charrán mínimo. GLE: grados de libertad estimados, n: tamaño de muestra, D.E: desviación estándar, AIC: criterio de información de Akaike

$\delta^{15}\text{N}$	Identidad	n	GLE	F	Adj-R ²	P	D.E. (%)	AIC
C1	Adulto 1 BSJ	3	2	ND	ND	ND	100	-75.65
C1	Adulto 2 BSJ	3	1.014	55.79	0.966	0.0861	98.3	-3.54
C1	Adulto 3 EM	6	1	1.645	0.114	0.269	29.1	27.91
C1	Adulto 4 EM	6	1	15.72	0.746	0.0166	79.7	19.62
C1	Adulto 5 EM	6	1.492	5.766	0.695	0.055	78.6	23.01
C1	Adulto 6 EM	6	1	1.989	0.165	0.231	33.2	23.01
C1	Adulto 7 GSC	6	1	0.003	-0.249	0.959	0.075	27.35
C2	Adulto 8 ET	6	1	0.085	-0.224	0.785	2.07	29.15
C2	Adulto 9 EC	6	3.304	3.126	0.7	0.254	89.8	19.88
C2	Adulto 10 SL	6	5	ND	1	ND	100	-154.74
C2	Adulto 11 SL	6	1.729	4.138	0.612	0.139	74.6	24.60
C3	Adulto 12 Ce	6	5	467048	1	0.0011	100	-106.26
C3	Adulto 13 Ce	6	1.807	10.91	0.823	0.042	88.7	13.23
C3	Adulto 14 Ce	6	1.831	18.07	0.889	0.0209	92.9	22.39
C3	Adulto 15 Ce	5	1	1.229	0.0541	0.349	29.1	17.03
C3	Adulto 16 Ce	6	3.753	54.24	0.979	0.102	99.5	1.701
C3	Adulto 17 Ce	6	1.062	0.049	-0.221	0.939	3.81	24.12
C4	Adulto 18 SCJ	6	5	152393	1	0.00194	100	-95.60
C4	Adulto 19 SCJ	5	1	43158	1	0.0133	100	-39.77
C4	Adulto 20 SCJ	6	1	4.135	0.385	0.112	50.8	24.00
C4	Adulto 21 SCJ	6	1	0.707	-0.0623	0.448	15	33.58
C4	Adulto 22 SCJ	6	3.902	38.76	0.968	0.121	99.3	8.35
C4	Adulto 23 SCJ	6	1	2.631	0.246	0.18	39.7	22.64
C5	Adulto 24 PLA	7	1	0.995	-0.00082	0.364	16.6	17.44
C5	Adulto 26 Ve	10	1.798	1.023	0.142	0.42	31.3	37.80
C5	Adulto 27 Ba	10	1	0.42	-0.0689	0.535	4.99	35.60
C5	Adulto 28 Ba	6	1	0.221	-0.185	0.663	5.23	25.25
C5	Adulto 29 LF	6	1	0.742	-0.0545	0.438	15.6	18.73
C5	Adulto 30 LF	6	1	0.485	-0.115	0.524	10.8	19.02
C5	Adulto 31 EPB	6	1	1.053	0.0105	0.363	20.8	20.61
C5	Adulto 32 EPB	6	1	16.31	0.754	0.0156	80.3	22.29
C5	Adulto 33 EPB	6	1	0.001	-0.25	0.973	0.0327	15.42
C5	Adulto 34 EPB	6	1.014	3.008	0.507	0.341	75.7	-3.87
C5	Adulto 35 EPB	6	5	ND	1	ND	100	-156.37
C5	Adulto 36 EPB	6	1	0.051	-0.234	0.832	1.27	20.71
C5	Adulto 37 EPB	6	2.009	1.702	0.388	0.359	63.4	10.57

Tabla 8. Parámetros del modelo aditivo generalizado para $\delta^{13}\text{C}$ en plumas primarias de adultos de Charrán mínimo. GLE: grados de libertad estimados, n: tamaño de muestra, D.E: desviación estándar, AIC: criterio de información de Akaike.

$\delta^{13}\text{C}$	Identidad	n	GLE	F	Adj-R ²	P	D.E. (%)	AIC
C1	Adulto 1 BSJ	3	2	16700888.0	1	<0.001	100	-73.22
C1	Adulto 2 BSJ	3	1.205	20.82	0.937	0.143	97.5	2.14
C1	Adulto 3 EM	6	1	0.4	-0.136	0.561	9.1	15.71
C1	Adulto 4 EM	6	1.987	2.33	0.507	0.248	70.3	12.54
C1	Adulto 5 EM	6	1	0.274	-0.17	0.628	6.42	23.56
C1	Adulto 6 EM	6	1	0.791	-0.0436	0.424	16.5	23.56
C1	Adulto 7 GSC	6	1.957	4.75	0.678	0.12	80.4	12.89
C2	Adulto 8 ET	6	1	0.331	-0.155	0.596	7.63	14.87
C2	Adulto 9 EC	6	1	1.413	0.076	0.3	26.1	11.7
C2	Adulto 10 SL	6	1.038	1.95	0.198	0.227	36.4	14.93
C2	Adulto 11 SL	6	1	1.632	0.112	0.27	29	12.86
C3	Adulto 12 Ce	6	1.424	0.824	0.206	0.397	43.2	15.35
C3	Adulto 13 Ce	6	1.258	5.616	0.634	0.06	72.6	16.45
C3	Adulto 14 Ce	6	2.081	19.84	0.908	0.0182	94.7	6.11
C3	Adulto 15 Ce	5	1	1.119	0.029	0.368	27.2	-1.373
C3	Adulto 16 Ce	6	1.541	1.152	0.283	0.363	50.4	16.13
C3	Adulto 17 Ce	6	1	0.32	-0.158	0.602	7.4	4.98
C4	Adulto 18 SCJ	6	1	0.063	-0.231	0.814	1.55	11.05
C4	Adulto 19 SCJ	5	2.031	1.586	0.387	0.451	69.8	3.97
C4	Adulto 20 SCJ	6	1	3.776	0.357	0.124	48.6	6.80
C4	Adulto 21 SCJ	6	1	0.002	-0.249	0.968	0.0452	17.20
C4	Adulto 22 SCJ	6	3.822	34.65	0.964	0.128	99.2	-12.87
C4	Adulto 23 SCJ	6	3.313	38.15	0.966	0.0258	98.8	-12.95
C5	Adulto 24 PLA	7	1	0.002	-0.199	0.962	0.0497	7.06
C5	Adulto 26 Ve	10	1	1.924	0.0931	0.203	19.4	33.68
C5	Adulto 27 Ba	10	1	0.4	-0.0714	0.545	4.76	22.52
C5	Adulto 28 Ba	6	1.754	0.873	0.195	0.494	47.7	14.09
C5	Adulto 29 LF	6	1	0.692	-0.0656	0.452	14.7	13.96
C5	Adulto 30 LF	6	1	0.743	-0.542	0.437	15.7	8.88
C5	Adulto 31 EPB	6	1	9.019	0.616	0.039	69.3	4.38
C5	Adulto 32 EPB	6	1	0.368	-0.145	0.577	8.43	6.93
C5	Adulto 33 EPB	3	1	4.724	0.427	0.0954	54.2	9.92
C5	Adulto 34 EPB	3	1	90.43	0.987	0.0753	99.7	-11.13
C5	Adulto 35 EPB	6	1	0.124	-0.212	0.743	3	2.68
C5	Adulto 36 EPB	6	1	2.017	0.169	0.229	33.5	10.89
C5	Adulto 37 EPB	6	1	0.267	-0.172	0.633	6.25	14.21