BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

SELECCIÓN DEL HÁBITAT DE ANIDACIÓN DE TRES ESPECIES DE CHORLITOS (*Charadrius nivosus, C. wilsonia y C. vociferus)* EN LA BAHÍA DE CEUTA, SINALOA.

TESIS DE LICENCIATURA

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA

WENDOLY ROJAS ABREU

ASESOR

DR. FAUSTO RENÉ BEAMONTE BARRIENTOS

SEPTIEMBRE 2015

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a Dios por darme la vida, por tu presencia en todo momento, por respetar mis decisiones que al final me llevaron a tu reencuentro y a la conciencia de una nueva vida en tu compañía. Además te agradezco por dejarme escoger la familia de la que formo parte y por dejarme conocer a las personas que han sido parte de mi vida.

A mis padres, porque ahora sé que realmente lo que soy es gracias a ustedes, que de hecho, soy parte de ustedes. A ti Rocio Abreu, mi madre, por apoyarme en todo momento en la mejor manera que ha sabido, por sacarnos adelante a mis hermanas y a mí, a pesar de todo, por pensar en nosotras antes que todo, incluso antes de usted misma, por su confianza ciega en mí, por enseñarme a buscar fortaleza aunque no la sienta, pero principalmente por mantenerse firme a mi lado a pesar de mis momentos de locura.

A ti Armando Rojas, mi padre, por ser mi ejemplo a seguir, por no olvidarse de nosotras a pesar de sus adversidades, porque aunque sé que le ha costado estoy consciente que somos su prioridad, por enseñarme que las cosas se aprecian por su valor y no por su precio, por enseñarme a apasionarme en lo que hago y lo que soy, como escribí, por ser el mejor maestro en la vida que yo haya podido tener.

A mis hermanas Iliana y Rocio, por ser mis compañeras y confidentes hasta el momento, porque no hubiera habido nada más importante en que preocuparme sin ustedes, por sus atenciones hacia mi persona cuando yo más apoyo necesito, por hacerme sentir útil y por qué sé que los mejores consejos que pueden sacar de su cabecita los guardan para mí. Gracias porque mi responsabilidad y otras características de mi personalidad se deben en parte a su existencia.

También agradezco a Armandito y a Santi por ser unas de las personas que me han enseñado a perdonar y amar.

Además agradezco a Medardo, Clemens y Martín por darme la oportunidad de descubrir mi pasión por las aves, la ecología y la evolución.

A René por ser mi compañero en la muy “calorosa” y “enjejenada” salina de Ceuta y por ser la persona que confió en mis capacidades profesionales (aunque no haya sido lo que esperabas), por tenerme paciencia y sacarme de cada uno de los obstáculos académicos que se presentaron durante la realización de éste proyecto, por enseñarme a “empezar por el inicio” y hacer bien las cosas a pesar de las mil correcciones que se tengan que hacer.

A los profesores que hicieron que mi pasión por la Biología se reforzara: Hortensia, Juan, Ana Lucia, Carlos Castañeda, Guadalupe, Pedro, Sergio, Dulce, Sombra, Rosa, Dolores, Eloy, Martín, Ubaldo, Montserrat, Hugo, Gonzalo, Sombra, Navarro, Mayen y Crispín. Gracias por sus esfuerzos, por enseñarme de la mejor forma que saben, más sobre las maravillas de la vida.

A la Mtra. Ana Lucia y a la Dra. Palestina por dedicar parte de su tiempo a la revisión, observaciones y correcciones de mi tesis. Gracias a su apoyo se lograron ver aspectos que no se habían visto.

A almita y su familia que han sido los ángeles que han permitido que mi familia y yo tengamos una mejor vida. Gracias Almita por haber compartido ese mensaje de vida y tu amistad y gracias a tu familia por su apoyo.

Agradezco a mis amigos que me han ayudado sin prejuicios a ver que para empezar una vida más útil y feliz se requiere de una nueva creación y el esfuerzo constante por mantenerla y por estar ahí para demostrármelo y recordármelo. A ti Viena, Vianet, Fanicienta, Flacqueline, Gael (García ;)), Alex, Poncho, Miguelin, Miguel-A, Marco, Coco, Alonso, Amelia, Jesús, Francisca, Scarlete, Braulio. A ti Alfredo, además, por tener la paciencia de tolerarme por más tiempo, por preocuparte y por esforzarte en conocerme más a pesar de lo que ya conoces :O.

Especialmente les agradezco a Nalle, Miriam, Linda y Fernando por tener, como nadie, la voluntad genuina de escucharme y ser el conducto que me pone los pies en la tierra y por guiarme.

“Finalmente, pero no menos importante” jiji, agradezco a TODAS las personas que fueron mis compañeros en la carrera, principalmente a esos amiguitos que me brindaron lo mejor que pudieron de ustedes, por su compañía y apoyo en todas mis travesías académicas y personales: Sandijuela, Esme, Ari, Mota, Ilich, Ramón. Y a ti Julio Cesar por soportarme y ser mi compañero durante tanto tiempo, jiji.

No me olvido de agradecerte a ti, que te has interesado en conocer sobre el maravilloso e intrigante comportamiento durante la anidación de estos hermosísimos chorlitos.

DEDICADA A:

Mis padres por ser los seres humanos que conozco con más templanza que nadie, sin esa enseñanza, esta tesis habría quedado incompleta.

A ti Miriam por ser el conducto que me guío sugiriéndome cómo podía salir de mis lapsos de dificultad durante la realización de esta tesis.

En seguida me convertí en una parte, aunque fuera una pequeñísima parte, de un cosmos.

Bill W.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	**i-ii**
DEDICATORIA	**iii**
RESUMEN	**1**
INTRODUCCIÓN	**2-6**
OBJETIVOS	
General	**6**
Específicos	**6**
HIPÓTESIS	**6**
PREDICCIONES	**7**
METODODOLOGÍA	
Área de estudio	**7-8**
Especies de estudio	**9-12**
Muestreo	**12-19**
Análisis estadísticos	**19-21**
RESULTADOS	
Selección del microhábitat de anidación	**22-25**
Éxito de eclosión	**26-28**
Información Pública	**28-31**
DISCUSIÓN	**32-37**
CONCLUSIONES	**37-38**
IMPLICACINES PARA LA CONSERVACIÓN	**38-39**
LITERATURA CITADA	**40-46**

SELECCIÓN DEL HÁBITAT DE ANIDACIÓN DE TRES ESPECIES DE CHORLITOS (*Charadrius nivosus, wilsonia y vociferus)* EN LA BAHÍA DE CEUTA, SINALOA.

RESUMEN

- En este estudio investigamos los patrones de selección de hábitat de anidación de tres especies de aves acuáticas. En particular evaluamos la existencia de diferencias en las características del microhábitat de anidación entre las tres especies de *Charadrius* que anidan en la Antigua Salina de la Bahía de Ceuta, Sinaloa y si estas diferencias influyen sobre la adecuación de cada especie. Además en *Charadrius nivosus* evaluamos si la información generada por la experiencia reproductiva propia y de sus conespecíficos influye sobre su selección del hábitat de anidación.
- Obtuvimos un patrón de selección distintivo en cada especie en el que los individuos que seleccionaron sustratos más gruesos y heterogéneos son los que presentan mayor proporción de eclosión, que fueron individuos pertenecientes a las especies *C. wilsonia* y *vociferus*. En el caso de *C. nivosus* se observó que en los individuos exitosos existe una tendencia por repetir las características de sus nidos consecutivos. Además, la abundancia de conespecíficos y proporción de depredación en cada parche reproductivo influyeron sobre su número de inmigrantes en el siguiente año.
- Nuestros resultados contribuyen a entender las estrategias de selección del hábitat de anidación por las tres especies que habitan en simpatría en la Bahía de Ceuta. En conjunto, evidencian la importancia de las preferencias específicas por sustratos, así como el uso de pistas sociales y la experiencia propia para la selección del sitio de anidación. Esta información podría considerarse potencialmente en los planes de manejo y conservación de este sitio RAMSAR con el fin de aumentar los hábitats que son seleccionados por las tres especies, y así, a su vez influir sobre las pistas sociales que utiliza *C. nivosus* para seleccionar su hábitat de anidación, tales como la abundancia y éxito reproductivo de conespecíficos.

INTRODUCCIÓN

La selección del hábitat de anidación es un proceso crucial para el ciclo de vida de los animales ya que afecta componentes de su adecuación biológica, tales como la adquisición de recursos para la reproducción y la sobrevivencia de sus nidos y pollos. En este proceso de selección, la heterogeneidad espacial y temporal de los recursos biológicos y físicos, además de la depredación y competencia inter e intraespecífica, modifican la calidad de los hábitats. Consecuentemente las habilidades de los organismos para evaluar los diferentes sitios disponibles y seleccionar los que les proporcionen mayor adecuación biológica influirán en la dinámica de las poblaciones (Danchin et al. 1998; Douglas 1980; Garshelis 2000).

En este contexto, con **hábitat** me refiero al conjunto distintivo de condiciones ambientales y recursos físicos y biológicos en un área, que las especies usan para sobrevivir y reproducirse (Jones 2001; Parejo et al. 2006). En contraste, el **uso del hábitat** se refiere a la forma y cantidad en la que un individuo aprovecha su hábitat en un periodo determinado, con el fin de satisfacer las necesidades de su historia de vida (Danchin et al. 1998; Garshelis 2000; Jones 2001; Parejo et al. 2006). Los organismos pueden usar el hábitat para anidar, alimentarse, protegerse de condiciones adversas o depredadores, así como para cualquier otra actividad que incremente la adecuación biológica (Parejo et al. 2006). En particular, la **selección del hábitat** es un proceso jerárquico de respuestas conductuales innatas y aprendidas, en el que los individuos eligen un sitio determinado entre varios disponibles (Hall et al. 1997; Johnson 1980), y es el resultado de un proceso evolutivo para maximizar la adecuación a lo largo de la vida de un individuo (Krebs y Davies 1993). La **selección del microhábitat de anidación** se lleva a cabo durante la temporada reproductiva de los individuos durante la cual eligen sitios de alta calidad entre los disponibles, que proporcionen recursos necesarios para el cuidado de su progenie (Martínez-Sarabia 2012).

Los sitios disponibles que se evalúan durante la selección del hábitat difieren en beneficios y costos de adecuación para los individuos. Burger (1987) encontró que en cuatro poblaciones de *Charadrius melodus* en Nueva Jersey las diferencias en cuanto a la distancias de los nidos con respecto al agua, las dunas y conespecíficos influyeron en el éxito de eclosión de los individuos. Lengyel (2006) observó que en una población de

Recurvirostra avosseta en Hungría, el éxito de eclosión difirió entre hábitats naturales y seminaturales. Estas evidencias de que existen sitios que varían en su calidad implica que los animales podrían llevar a cabo un mecanismo de evaluación para recolectar la información necesaria que les permita seleccionar el hábitat que más les convenga en ese momento. Existen estudios que afirman que los animales usan pistas físicas para seleccionar un hábitat determinado, ya sean bióticas o abióticas, tales como la estructura del microhábitat, competidores, depredadores, éxito reproductivo de vecinos además de la experiencia propia (Danchin et al. 1998; Davis y Stamps 2004; Dolige et al. 2002; Jones 2001; Pulliam y Danielson 1991).

En aves, la estructura del hábitat influye en la selección del sitio de anidación. Los individuos reproductivos deben reconocer un sitio que posea materiales para la construcción del nido que proporcionen un microclima adecuado para la incubación y protección contra inclemencias del ambiente y depredadores (Burger 1987; Jones 2001; Martínez-Sarabia 2012; Parejo et al. 2006; Powell 2001; Saalfeld et al. 2012). Saalfeld et al. (2012), encontraron que la depredación es el factor más influyente sobre la selección del hábitat de anidación en aves playeras. Las aves pueden minimizar el costo de la depredación colocando sus nidos cerca de objetos grandes y vegetación; seleccionando sustratos que además de beneficiar el microclima aumenten su cripsis; o anidando bajo la "sombrilla protectora" de otras especies que tengan una respuesta de alerta más activa ante los depredadores (Powell 2001). Además Colwell et al. (2011) evaluaron el éxito de eclosión de *Charadrius alexandrinus nivosus* en California y concluyeron que existe una asociación positiva entre el tamaño de los sustratos en los que se encontraban los nidos y el éxito de eclosión, ya que los nidos con sustratos más grandes fueron menos depredados.

Las aves también pueden monitorear la calidad de los hábitats disponibles por medio de la presencia, actividades y éxito reproductivo de sus conespecíficos. De acuerdo a la teoría de "la información pública" o "copia del hábitat" un individuo puede evaluar durante un tiempo los parches reproductivos y si existe una alta sobrevivencia, éxito reproductivo o abundancia de sus conespecíficos en algún parche en específico, su siguiente intento reproductivo será en ese parche o en un hábitat disponible con características similares (Boulinier et al. 1996; Brown 2000; Danchin et al. 1998; Doligez 2002; Parejo et al. 2006). De hecho se ha propuesto que el mecanismo de atracción basado en la información pública podría explicar el origen y mantenencia de la anidación colonial (Danchin et al. 1998).

Otro mecanismo que influye en la selección del sitio de anidación en aves es la experiencia propia, la cual inicia en la experiencia generada en el sitio natal. Si la selección natural favorece el fenotipo de determinado individuo antes de que se disperse y reproduzca, este individuo preferirá sitios con características semejantes al de su hábitat natal en su primer intento de anidación. Si a ese individuo le siguen siendo favorables estas características, su patrón de selección seguirá manteniéndose fiel a lo largo de su vida hasta que su adecuación biológica se vea perjudicada (Davis y Stamps 2004).

Es decir la experiencia individual generada por el éxito reproductivo propio y el éxito de los conespecíficos son recursos complementarios que generan información sobre la calidad de determinado tipo de hábitat. En *Petrochelidon pyrrhonota* se observó que los individuos que fueron exitosos en determinado parche volvieron a seleccionar el mismo para el siguiente año, mientras que los organismos que no fueron reproductivos o que su intento fue fallido en un año, colectaron información sobre el éxito diferencial de las colonias de sus conespecíficos, con el fin de predecir las colonias con alto éxito para el siguiente año y colocar su nido en ese sitio (Brown et al. 2000).

Durante el proceso de selección del hábitat de anidación es importante evaluar si existe evidencia de selección y las consecuencias que conllevan tal decisión, con el objetivo de entender la significancia adaptativa de este proceso (Jones 2001). Se afirma que hay una selección, porque de entre los hábitats disponibles, que cuentan con recursos que proporcionan adecuación biológica diferencial, los animales seleccionarán los de alta calidad. El patrón de uso de las características de los hábitats seleccionados conlleva a una distribución no azarosa de los individuos y los patrones de uso observados son la presunción de preferencia y por lo tanto, de una selección por determinado tipo de hábitat. Así, los hábitats pueden ordenarse con base en su importancia relativa, en términos de su capacidad para mantener viva y soportar la densidad de una población (Burger 1987; Garshelis 2000).

Estos procesos de colección de información y toma de elecciones que envuelve la selección del hábitat de anidación, además de influir sobre la demografía de poblaciones, son los que en parte han moldeado la adaptación local, la especiación simpátrica (Davis y

Stamps 2004), la evolución del comportamiento y las características de historia de vida de los animales (Pulliam y Danielson 1991).

Para animales altamente móviles, como las aves, su habilidad para muestrear la disponibilidad y calidad cambiante de los sitios de anidación y llevar a cabo su selección, determinará su distribución en el espacio y dinámica poblacional (Pulliam y Danielson 1991). Existen dos modelos teóricos básicos que indican que los individuos podrían distribuirse de manera "libre ideal" o "ideal despótica". El modelo de distribución libre ideal, postula que los individuos se distribuyen de tal manera que su éxito reproductivo es igual en todos los hábitats, el modelo asume que todos los parches tienen el mismo riesgo de depredación, que la densidad de los recursos es constante y que las habilidades competitivas de los individuos son iguales para todos. A diferencia de éste, el modelo de "distribución ideal despótica" afirma que los individuos tienen habilidades competitivas diferentes y que los dominantes seleccionan los mejores hábitats forzando a los más débiles a establecerse en sitios de menor calidad, por lo que el éxito reproductivo varía entre hábitats (Pulliam y Danielson 1991; Danchin et al. 1998; Casado 2002; Meraz 1999.).

Actualmente los estudios sobre selección del sitio de anidación se orientan al manejo del hábitat y conservación de las aves, ya que por medio de este tipo de estudios se genera información sobre las necesidades de las especies en etapa reproductiva, en específico las características de los sitios de anidación que proporcionan mayor éxito de anidación en determinada área dedicada a la reproducción (Garshelis 2000; Jones 2001; Pulliam y Danielson 1991; Saalfeld et al. 2012; Zimmerman et al. 2002) .

Si bien algunos estudios sobre selección del sitio de anidación en aves se enfocan en evaluar y comparar la calidad de los diferentes hábitats en las zonas dedicadas a la reproducción, no existen estudios que incluyan la influencia que podrían tener otras especies sobre el éxito reproductivo de aves que aniden en la misma zona. En este estudio se analizó el patrón de selección del hábitat de anidación; los factores ecológico-evolutivos que influyen sobre esta decisión y sus consecuencias sobre el éxito de anidación de las poblaciones de tres especies del género *Charadrius*, que anidan en simpatría en la Bahía de Ceuta Sinaloa y se encuentran en diferentes listas de conservación: *Charadrius nivosus*, *C. wilsonia* y *C. vociferus*. Evaluar el patrón y proceso de selección del sitio de anidación de cada una de estas especies en una heterogeneidad espacial y temporal es importante

para entender el proceso que conlleva a una diferenciación en adecuación biológica entre los individuos que anidan en una zona que cada vez se está viendo más afectada por los cambios climáticos y la intervención del hombre.

OBJETIVOS

General:

Determinar la influencia de la estructura del hábitat, la experiencia propia y la información pública sobre la selección del sitio de anidación y la adecuación (éxito de eclosión) de *Charadrius nivosus*, *wilsonia* y *vociferus* en la Bahía de Ceuta, Sinaloa durante tres temporadas reproductivas (2011 a 2013).

Específicos:

- Describir los patrones de selección sobre las características del microhábitat de anidación, en cuanto a tipos de sustratos, altura y porcentaje de vegetación para cada especie, durante los tres años de estudio.
- Determinar si el tamaño del sustrato y el porcentaje de vegetación del microhábitat de anidación influyen sobre el éxito de eclosión de las tres especies, durante los tres años de estudio.
- Evaluar el cambio en la selección de las características de los microhábitats de anidación de los individuos de *Charadrius nivosus* en función de su éxito de eclosión previo.
- Evaluar si el éxito reproductivo promedio, la abundancia de los conespecíficos y la proporción de depredación en cada subcolonia influye sobre la selección del hábitat de anidación en *Charadrius nivosus.*

HIPÓTESIS:

1. La estructura del microhábitat influye sobre la selección del hábitat de anidación y el éxito de eclosión de *Charadrius wilsonia, vociferus* y *nivosus*.
2. En *C. nivosus* la experiencia propia y la información pública de conespecíficos influyen sobre la selección del hábitat de anidación y su adecuación.

PREDICCIONES:

Se espera que:

- Habrá una segregación de las características del microhábitat de anidación en cuanto a los tipos de sustratos, porcentaje y tamaño de la vegetación entre las tres especies de *Charadrius.*
- Las características del hábitat de anidación influirán sobre el éxito de eclosión de las tres especies de chorlitos.
- Los individuos de *C. nivosus* que presenten más de un evento reproductivo:
  *Cambiarán las características de su hábitat de anidación si el nido anterior fue fallido.
  *No cambiarán las características de su hábitat de anidación si el nido anterior eclosionó.
- Las subcolonias con mayor abundancia y éxito reproductivo de *C. nivosus* en determinado año tendrán más inmigrantes al año siguiente.
- Las subcolonias con menor proporción de depredación en un determinado año tendrán más inmigrantes al siguiente año.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó en una Salina Antigua, ubicada en el Sistema Lagunar Ceuta, que se localiza en la parte Centro Sur del litoral del Estado de Sinaloa, en el Municipio de Elota (24° 06´ y 24° 15´ N y 107° 11´ y 107° 24´ O) (Figura 1). En la zona predomina suelo de tipo Regosol, que presenta características de arenoso con presencia de limo y arcilla en pequeñas cantidades, es de consistencia suelta o reseca. El clima que predomina es seco estepario, muy cálido con lluvias en verano, con temperatura media anual de 23.3ºC presentando máximos de 41ºC y mínimos de 3ºC, precipitación media anual 473 mm. Ceuta se compone de una gran laguna de agua salobre que se alimenta por la mezcla de agua dulce (de irrigación) y agua de mar. La vegetación que la rodea es mangle y bosque seco y dentro de la Salina predomina *Salicornia sp*, que es vegetación halófita rastrera. (Cruz 2012; Küpper et al. 2012). Alberga una alta proporción de biodiversidad en estado de amenaza,

incluso, es el sitio más importante de anidación en el meridiano para *Charadrius nivosus* y ha sostenido hasta el 15% de la población distribuida en México (Küpper et al. 2009). La importancia de la Bahía de Ceuta es reconocida nacional e internacionalmente con un estado como “Área Protegida” que abarca el área de reproducción de las tortugas marinas y las playas, además es sitio RAMSAR desde 2007 y forma parte de la Red Hemisférica de Reservas para las Aves Playeras desde 2001, con categoría de importancia regional (ya que alberga al menos 20,000 aves playeras por año; Cruz, L.M. 2012).

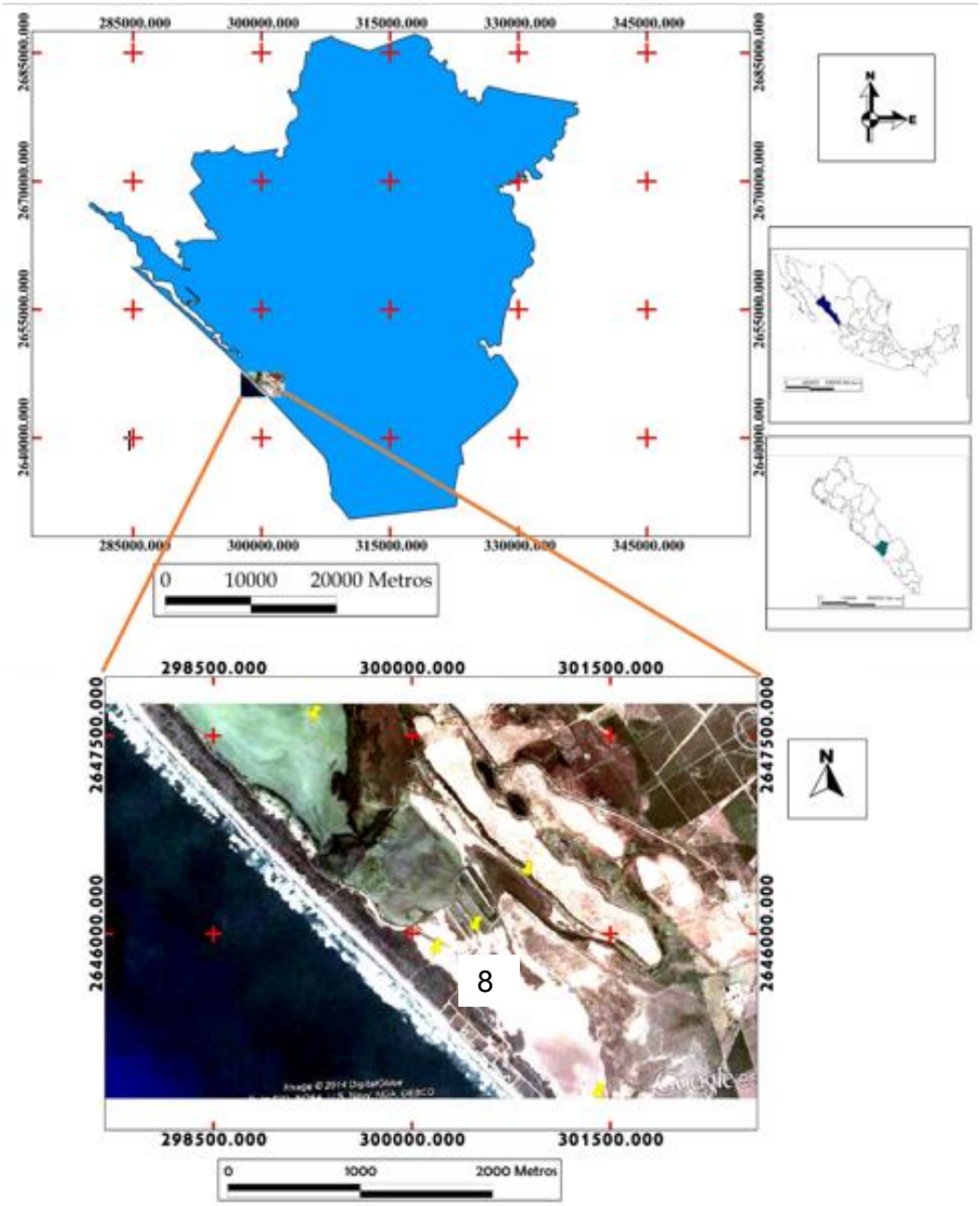


Figura 1. Mapa de la zona de estudio

Especies de estudio

Charadrius nivosus (Casin, 1858)

Es una ave playera que mide en promedio de 15 a 16 cm, tiene pico negro, patas grises, frente blanca con una banda negra, con parches obscuros en las regiones auriculares, parte superior de la cabeza, nuca y dorso; las alas son de color arena, cola de color marrón en la parte superior y lateralmente de color blanco. El plumaje reproductivo de los machos se caracteriza por tener en la garganta bandas laterales negras (Figura 2) y en las hembras de color café obscuro. Muestra una gran flexibilidad en su sistema de apareamiento, ya que dentro de una población puede haber monogamia, poligamia o poliandria. Sus áreas reproductivas en norte América se encuentran en la Costa del Pacífico en Washington, la Bahía de Magdalena, Baja California Sur, el Golfo de California, Río Colorado, las islas de Angel de la Guarda, Punta Arena y Ventana y en la Costa Oeste de México desde Sonora hasta Oaxaca (Figura 3) (Page et al. 2009).

***Figura 2. Macho de Charadrius nivosus* en Ceuta**

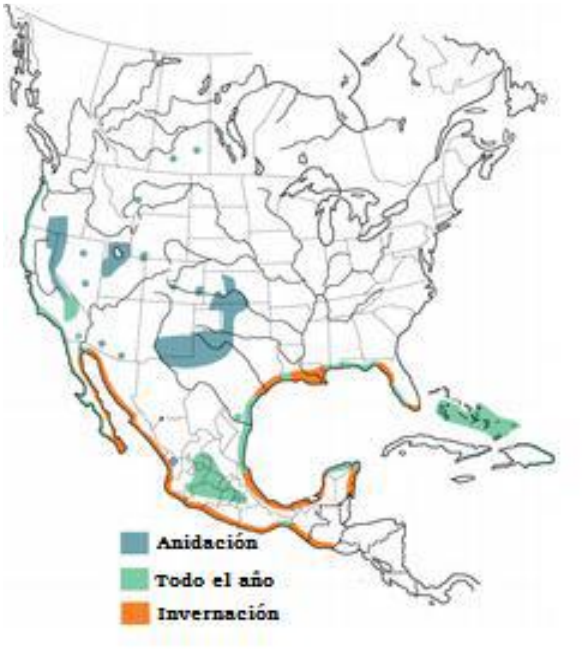


***Figura 3. Distribución de Charadrius nivosus* en Norte América**

Charadrius wilsonia (Ord, 1814)

Son de talla mediana (18-19 cm), con pico largo, grueso y negro; tienen patas de color gris rosáceo y alas de color café grisáceo. En el cuello los machos tienen una banda negra, la región postocular y la zona trasera de la cabeza es de color canela, a menudo moteada; la región auricular y la parte superior de la cabeza son de color castaño claro (Figura 4). Las hembras presentan la banda del cuello de color canela, a menudo moteado. Son individuos monógamos durante la temporada reproductiva. Su hábitat es casi siempre costero, en playas arenosas, orillas de ríos salinos costeros y ocasionalmente lagos salinos de interior. Sus áreas reproductivas en Norte América se distribuyen en las costas de Virginia, Florida, Veracruz y Yucatán, en la costa del Pacífico desde Baja California hasta Nayarit (Figura 5) (Corbat y Bergstrom 2000).

Figura 4. Macho de *Charadrius wilsonia*

Figura 5. Distribución de *Charadrius wilsonia* en Norte América

Charadrius vociferus (Linnaeus, 1758)

En promedio miden de 24 a 25.5 cm. Entre sexos y edades son similares, tienen pico negro, patas color carne, anillo orbital rojo, cabeza color café con una franja en la frente y postorbital de color blanco, con unas barras negras en la frente y regiones auriculares.

Además presentan dos barras negras en el cuello, la superior más ancha que la inferior, la parte posterior del cuello y el dorso son de color café, cola larga, color canela brillante, que se extiende más allá de los extremos de sus alas en reposo (Figura 6). Son monógamos, anidan en áreas abiertas asociadas a cuerpos de agua y actividades humanas, tales como marismas, tejados, campos agrícolas, pastos, entre otros. Las poblaciones reproductoras en Norte América se distribuyen en varios Estados de México y Estados Unidos (Figura 7) (Bette y Jerome 2000).

Figura 6. Macho y juvenil de *Charadrius vociferus*

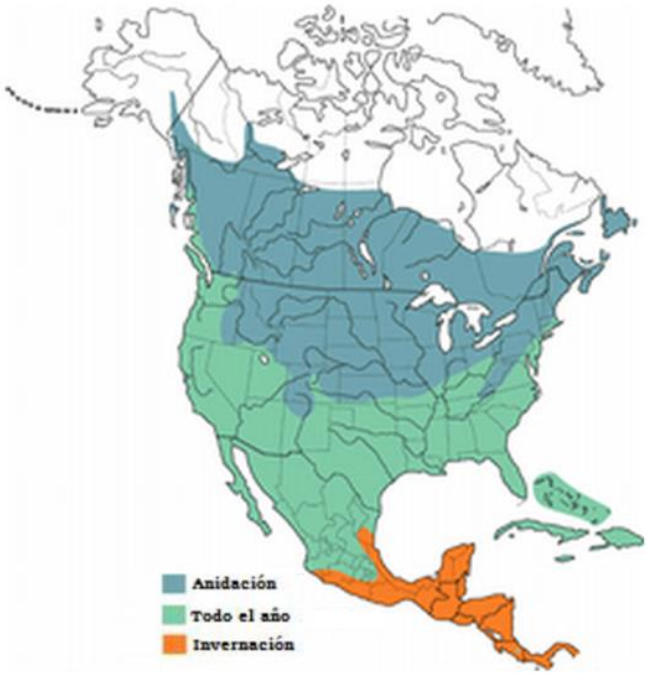


Figura 7. Distribución de *Charadrius vociferus* en Norte América

En Ceuta, la temporada reproductiva de las tres especies es aproximadamente de abril a junio. Las tres especies seleccionan su hábitat de anidación de una manera similar: los machos construyen varios nidos en sus territorios, que le muestran a la hembra y si la hembra selecciona al macho, el nido donde se establecen por lo regular, es donde se presentan la mayoría de cópulas. Sus nidos consisten en pequeños agujeros que varían en su composición a nivel microhábitat y la incubación es biparental (Bette y Jerome 2000; Corbat y Bergstrom 2000; Page et al. 2009). Además menos del 5% de los individuos de *Charadrius nivosus* son fieles a su pareja entre años y la mayoría presentan poliandría secuencial, es decir solo el macho se hace cargo de la familia y la hembra suele abandonar a su pareja una vez que nacen sus pollos para aparearse con otro macho.

Las tres especies en estudio han declinado a través de su área de distribución, en parte debido al pobre éxito de anidación provocado por la degradación del hábitat ocasionada por disturbios humanos y a los efectos del cambio climático, como el aumento en el nivel del mar (Andres 2012; Küpper et al. 2012; NABCI 2014; Sanzenbacher y Haig 2001). Debido a esto, las tres especies se encuentran en diferentes listas de conservación de Estados Unidos y México. *Charadrius nivosus* fue declarado en peligro de extinción por el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos al final del último milenio (USFWS 2007) y desde el 2010 los Chorlitos nevados también han sido protegidos por la Ley Federal en México y enlistados bajo la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, como especie "amenazada". *Charadrius wilsonia* está incluido en el Plan de Conservación de Aves Playeras de los Estados Unidos como una "especie de alta preocupación" y como "especie de aparente disminución" en las estimaciones de las poblaciones de aves playeras de América (Zdravkovic 2013). En Estados Unidos de América, *Charadrius vociferus* es considerada como una especie de preocupación moderada (Brown et al. 2001; Jorgensen et al. 2009).

Además de su importancia por su estado de conservación, estas especies presentan una flexibilidad en su comportamiento territorial y social intra e interespecífico durante sus temporadas reproductivas; y en las características del microhábitat de anidación que seleccionan. Y en el caso de *Charadrius nivosus* se han observado diferencias en su fidelidad a la pareja y al sitio de anidación en diferentes zonas reproductivas (Bette y Jerome 2000; Corbat y Bergstrom 2000; Page et al. 2009). Por lo que son buenos modelos de estudio para la teoría de selección del hábitat de anidación.

Muestreo

La población reproductiva de *Charadrius nivosus* en Ceuta se ha monitoreado de 2006 a la fecha, por ello se cuenta con las georreferencias, fechas de puesta, de término y destino de todos los nidos encontrados durante ocho años (de 2006 a 2013), además de las identidades de los padres. Estos datos fueron utilizados para el cuarto objetivo, sobre información pública: evaluar si el éxito reproductivo promedio, la abundancia de los conespecíficos y la proporción de depredación en cada subcolonia influye sobre la selección del hábitat de anidación en *Charadrius nivosus.*

El estudio de caracterización de nidos se realizó durante los meses de abril a julio del 2011 al 2013. En 2013 la temporada fue más corta (mayo a junio) debido a que las condiciones ambientales de esta temporada no fueron propicias para que los chorlitos pudieran poner sus nidos (falta de agua y alimento). Durante estos tres años se caracterizaron los nidos de las tres especies y se les dio seguimiento y estos datos se utilizaron para los primeros tres objetivos: descripción del patrón de selección sobre las características del microhábitat de anidación; determinación de la influencia del tamaño de sustrato y el porcentaje de vegetación sobre el éxito de eclosión y evaluación del cambio en las características del microhábitat de anidación de los individuos de *Charadrius nivosus* en función de su éxito reproductivo previo.

En la temporada reproductiva de 2011 a 2013 se llevaron a cabo los siguientes procedimientos, con ayuda del Mtro. Medardo Cruz, el Dr. F. René Beamonte y el Mtro. David Jácome:

1.- Búsqueda y seguimiento de nidos

La zona fue revisada con un escondite móvil (Figura 8), con el fin de disminuir la perturbación y evitar estrés en las poblaciones de aves; por medio de un telescopio (dentro del escondite) se hicieron barridos de búsqueda en el suelo hasta que se cubriera toda la zona de exploración. Los nidos se reconocieron cuando se ubicó a las aves en postura de anidación, posteriormente se corroboró la existencia de un nido mediante observaciones a corta distancia (ya que muchas veces las aves adoptan poses similares a las de incubación, pero sin tener nidos). Una vez que un nido fue encontrado, se tomaron sus coordenadas proyectadas UTM, por medio de un GPS Etrex, con un intervalo de error de 2 m. Posteriormente se determinó la fecha de puesta del nido por medio del método de flotación, que se basa en el ángulo del huevo dentro de un frasco con agua (Székely et al. 2008), con el objetivo de obtener una fecha de eclosión aproximada. Una vez que se completaba el tamaño de la nidada (en promedio, *C. nivosus* y *C. wilsonia*: 2-3 huevos; *C. vociferus*: 4), los nidos fueron revisados cada dos días para determinar su destino:

- *Abandonado:* si los huevos estaban más calientes o fríos de lo normal se colocaban de forma que la punta quedara hacia arriba, al día siguiente se revisaba si la posición de los huevos había sido cambiada por los padres.

- *Depredado*: si los huevos ya no estaban presentes y la fecha de eclosión no estaba cercana se buscaban huellas alrededor que estuvieran dirigidas al nido (Figura 9) y si era posible se determinaba el depredador.
- *Inundado:* si los huevos habían sido encontrados sumergidos en agua de lluvia o mareas.
- *Eclosionado*: si se encontraban los pollos y
- *Desconocido*: cuando el destino del nido no pudo ser determinado.

Se determinaba como fecha del destino del nido al día promedio de los días que no habían sido revisados y si era posible se establecía la fecha exacta.

Figura 8. Escondite móvil utilizado para el seguimiento de las poblaciones de las tres especies de chorlitos durante los tres años de estudio.

Figura 9. Huellas de un depredador en dirección al nido

2.- Captura de adultos y pollos de Charadrius nivosus

Este procedimiento se llevó a cabo para conocer las identidades de los padres en cada nido y de esta forma conocer a los individuos que tuvieron más de un nido en Ceuta y a los que fueron fieles e inmigrantes en cada subcolonia de anidación.

Los adultos se capturaron por lo menos a los 5 días de puesta después de que la nidada estaba completa y antes de la fecha de eclosión determinada. El procedimiento consistía en colocar una trampa de embudo sobre el nido (Figura 10), de manera que la entrada quedara del lado al que se ubicaba la persona con el escondite y cercana al nido; posteriormente la persona se alejaba a una distancia aproximada de 120 m y esperaba aproximadamente 15 minutos y si era posible se observaba con el telescopio si el ave había entrado y cuando el ave entraba a la trampa, la persona salía del escondite y se dirigía lo más rápido posible al nido para capturar el ave. Una vez capturada el ave se llevaba al escondite en donde era procesada: se le colocaba una marca individual con una combinación de anillos, uno en cada tarso y uno en cada tibia (tres anillos de plástico de colores y uno de metal con una clave numérica), de forma que cada combinación fuera única. Si el individuo ya había sido anillado en un evento reproductivo pasado se registraba la combinación de sus anillos de colores y la identificación del anillo de metal. Cada ave capturada se retenía dentro del escondite para su procesamiento durante 20 minutos aproximadamente y después de éste procedimiento el ave era liberada.

Debido a que en *C. nivosus* los pollos son nidífugos, cada pollo se procesó el día de su eclosión, con un tiempo máximo de 20 minutos. Se les colocó una combinación de anillos, uno de plástico de color en la tibia derecha y uno de metal en la izquierda, de manera que el color no fuera el mismo para los pollos de la misma familia. Por último los pollos eran liberados en sus nidos.

Figura 10. Captura de un individuo de *Charadrius nivosus* por medio de una trampa de embudo durante una temporada reproductiva en Ceuta.

3.- Caracterización de los nidos

Se utilizó un cuadro de cuerda de 2x2 m, el cual fue colocado de manera que cada nido quedara en el centro; las variables que se tomaron en cuenta fueron el tipo del sustrato, con base en el tamaño: arena: < 0.5 cm, gravilla: 0.5 – 2 cm, grava: 2 – 5 cm y rocas: > 5 cm (ICPI, 2011); el porcentaje de vegetación y la presencia de vegetación menor o mayor a 10 cm. Posteriormente se registró la proporción que cada categoría cubría dentro del cuadro (Figura 11).

Figura 11. Caracterización de un nido de *Charadrius wilsonia* en la Bahía de Ceuta, Sinaloa.

4.- Información Pública

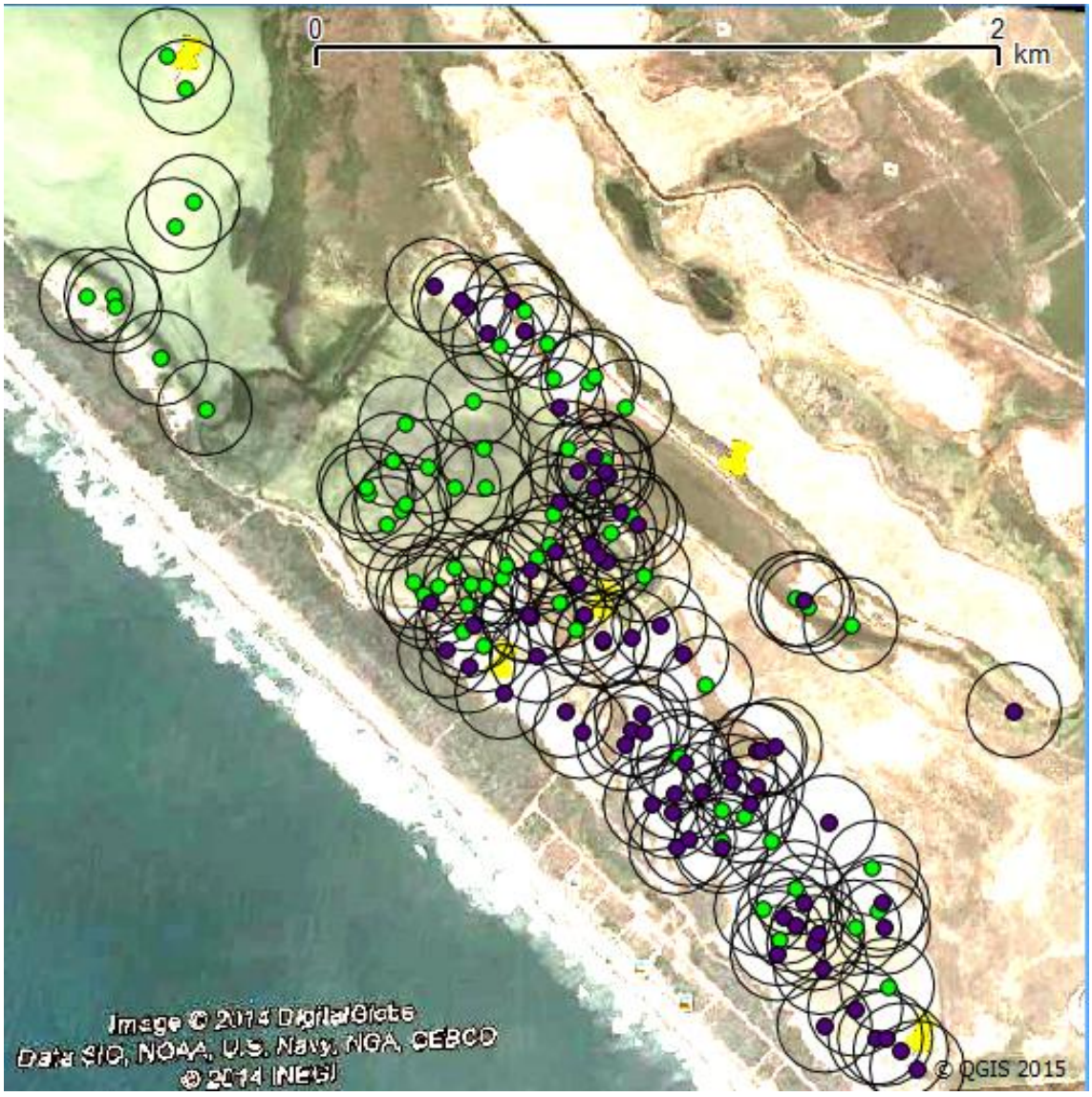
Para cumplir el cuarto objetivo se utilizó el programa Quantum Gis (1.7.0). En primer lugar se hizo una capa por año con los posicionamientos de todos los nidos en los ocho años. Para cada año, a un tercio de nidos elegidos al azar se les midió la distancia al nido que se encontrara más cercano siempre y cuando anidaran en el mismo tiempo, por lo que se diferenció con colores los nidos que anidaron al inicio de la temporada reproductiva de los que llegaron en una segunda ola reproductiva, es decir, aquellos nidos establecidos a los 25 días (promedio de tiempo de incubación de *C. nivosus*) después de haberse establecido los primeros nidos de la temporada. Este procedimiento se hizo con el objetivo de obtener un promedio de la distancia al vecino más cercano, cuyo resultado fue 139 metros ($^{+}_{-}$ 144; n=230 nidos).

Posteriormente, a la capa de cada año con los nidos georreferenciados se le sobrelapó una capa vectorial donde se puede visualizar un círculo con radio de 139 metros sobre cada nido (Figura 12). Estas capas vectoriales se realizaron con el objetivo de visualizar las subcolonias. Solo se establecía que había una interacción

entre conespecíficos reproductivos si más de un nido entraban en el mismo círculo, debido a que se encuentran dentro del promedio de la distancia al vecino más cercano. De esta forma donde se rompía esta condición era donde se establecían los límites de las subcolonias o parches (Figura 13). Se consideraba como una subcolonia o parche aquel que tuviera al menos tres individuos interactuando en el mismo tiempo.

Una vez determinados los parches que se formaron en cada año, se realizó una base de datos con las identidades de los nidos dentro de cada parche y las identidades de los padres de cada nido, con el objetivo de determinar los inmigrantes de cada parche entre años. Aquellos individuos que anidaron dos años consecutivos en Ceuta y en el segundo año colocaron su nido en un parche diferente de los establecidos en el primer año, fueron considerados como inmigrantes del año siguiente. Finalmente se registró la abundancia de cada parche, como el número de nidos dentro de cada subcolonia; éxito reproductivo promedio (ERP), siendo éste, la proporción de nidos exitosos (aquellos que presentaron al menos un huevo eclosionado) dentro de cada parche y proporción de depredación, es decir, el número de nidos depredados entre el total de nidos en cada parche. Estos parámetros se midieron durante dos años consecutivos (desde el 2006 al 2013) en los parches formados durante el primer año.

298669, 2647739 301896, 2647717



296670, 2644388 301903, 2644775

Figura 12. Nidos de *Charadrius nivosus* en Ceuta durante el 2007 y la capa sobrelapada de los círculos con un radio de 139 m (promedio de la distancia al vecino más cercano). En morado se muestra a los nidos de la primera ola de anidación y en verde a los de la segunda ola. En las esquinas se encuentran las coordenadas UTM de la zona mostrada.

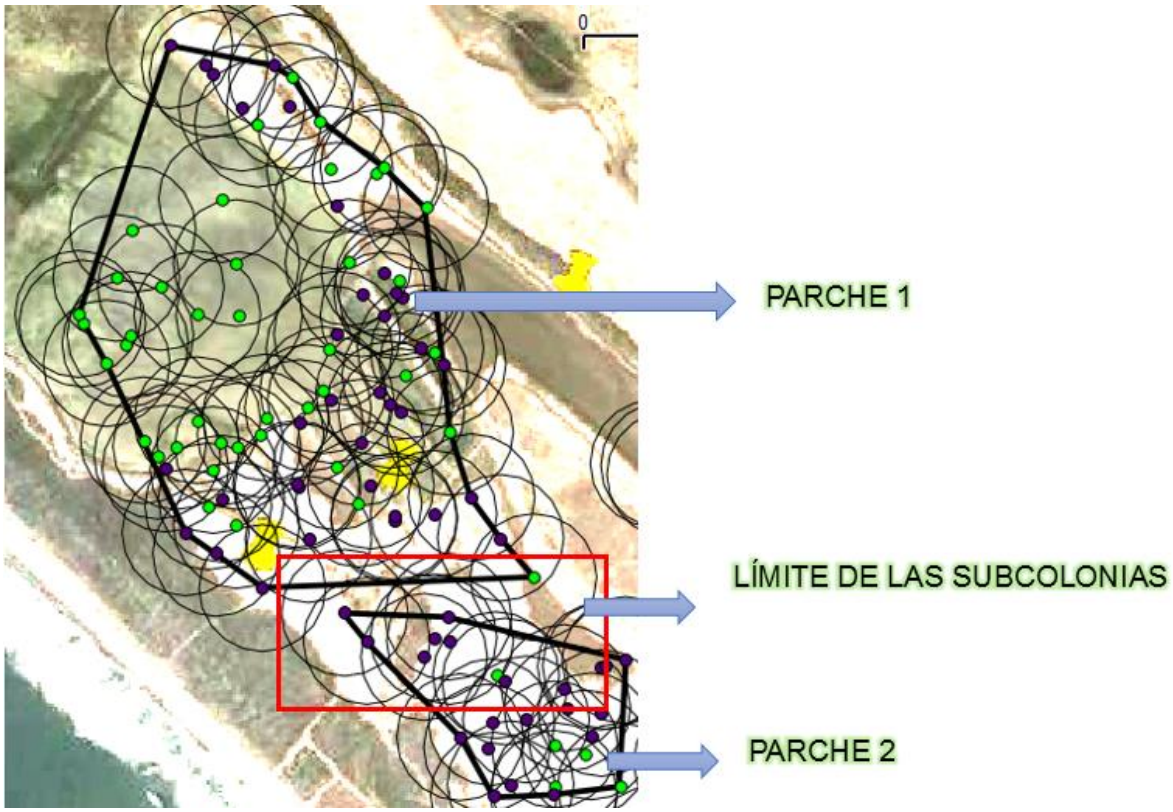


Figura 13. Establecimiento de los límites entre subcolonias o parches de *Charadrius nivosus* en el 2007 en Ceuta. Esta imagen es un acercamiento de la Figura 12.

Análisis estadísticos

- Para determinar si existen diferencias en las características del microhábitat de anidación entre las tres especies de chorlitos se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con una matriz de correlaciones, con los datos obtenidos de la caracterización de nidos durante los tres años de muestreo. Este análisis nos permite obtener las asociaciones entre los individuos y las características del hábitat de anidación con respecto a los tipos de sustrato: arena, gravilla, grava y piedras; porcentaje y altura de la vegetación y así conocer el patrón de selección de cada especie e identificar si estas características del hábitat consideradas en el estudio conllevan a una agrupación que permita separar a las tres especies de chorlitos.

  Antes de realizar el ACP se estandarizaron las variables y se aplicó un test de esfericidad de Bartlett para evaluar la aplicabilidad del análisis, por medio de la significancia de los coeficientes de correlación entre las variables del hábitat de anidación.

- Para evaluar si la probabilidad de eclosión de cada individuo en cada especie de chorlito está relacionada con las características del microhábitat de anidación se realizó un Modelo Lineal Generalizado con distribución binomial. Como variable de respuesta se utilizó el éxito de eclosión (sí o no; variable binaria) y como variables explicativas la especie, el valor de los dos Componentes Principales obtenidos en el análisis previo (tamaño del sustrato y porcentaje de vegetación; ver más abajo) y la interacción especie con los dos Componentes Principales.

  Para determinar cuál es el mejor modelo simplificado que se ajusta a los datos se comparó la devianza explicada por cada factor y se eliminaron aquellos sin significancia, por medio de la prueba de radios de verosimilitud (LRT; Likelihood Ratio test) con distribución X^2. Se fue eliminando un término a la vez y procedió en el siguiente orden: primero se evaluó las interacciones entre la variable especie y los dos Componentes Principales (por separado) y después los factores individuales: Componente Principal uno, dos y especie, suprimiendo primero aquel que tuviera el valor de significancia más bajo en el test de LRT.

- Para evaluar si la experiencia propia influye en la selección del sitio de anidación de *C. nivosus,* se comparó el valor de los componentes principales entre años para chorlitos cuyos nidos eclosionaron o fallaron en un intento reproductivo previo. El supuesto de este análisis es que las características del microhábitat influyen en la probabilidad de depredación o inundación y por lo tanto los chorlitos en Ceuta usan el tamaño de sustrato y el porcentaje vegetal como pistas de éxito para determinar si repetirán o no esas características para el siguiente evento reproductivo. Por lo que para cada individuo que anidó en Ceuta al menos dos veces se determinó si cambió o no entre eventos reproductivos el tamaño de sustratos y el porcentaje de vegetación en su microhábitat de anidación

  Dado que se tienen pseudorepeticiones se aplicó un Modelo Lineal Generalizado Mixto con distribución binomial, teniendo como variable de respuesta el cambio en los componentes Principales en el segundo evento reproductivo de cada individuo (cambio o no cambió) y como variables explicativas, los factores fijos: sexo (ya que la selección de cada individuo no depende de la fidelidad a una pareja) y el resultado reproductivo previo (exitoso (al menos un huevo eclosionó) o fallido) y el factor aleatorio: el individuo.

Este análisis nos permite evaluar si el éxito/fracaso de eclosión de un evento reproductivo está asociado al cambio en las características del microhábitat de anidación de los siguientes intentos reproductivos.

- Para evaluar el cuarto objetivo se consideró a la abundancia, éxito reproductivo promedio (ERP) de las parejas de conespecíficos y proporción de depredación como pistas de la información pública que influyen en la selección del hábitat de anidación.

  Ya que existen variaciones en las características ambientales entre años y entre los parches de cada año, el valor absoluto de las variables medidas en cada parche no representa su valor relativo verdadero, por lo que se procedió a estandarizar cada valor con los promedios y desviaciones estándar anuales. Una vez que se estandarizaron las variables se evaluó el supuesto de que la calidad de las subcolonias difiere y ésta depende de factores locales como la depredación, por lo que se realizó una regresión lineal considerando a la depredación en el tiempo cero (t0) como variable independiente y al éxito reproductivo promedio (ERP) en el tiempo cero como variable dependiente. Además se evaluó la predictibilidad de las características de los parches. Para lo que se realizaron regresiones lineales para la abundancia, el éxito reproductivo y depredación promedio, tomando en cuenta al tiempo presente (t0) como variable dependiente y al año anterior (t-1) como variable independiente.

  Finalmente se realizaron regresiones lineales para determinar si la abundancia, el éxito reproductivo y la depredación, como variables explicativas influyen sobre el número de inmigrantes entre años, siendo esta la variable de respuesta.

RESULTADOS

SELECCIÓN DEL MICROHÁBITAT DE ANIDACIÓN

Durante las tres temporadas reproductivas se encontró un total de 176 nidos de las tres especies, de los cuales 130 fueron de *C. nivosus*; 36 de *C. wilsonia* y 10 de *C. vociferus* (Tabla 1).

Tabla 1. Total de nidos encontrados por especie y por año en la Bahía de Ceuta, Sinaloa.

Año	*C. nivosus*	*C. vociferus*	*C. Wilsonia*
2011	69	9	19
2012	33	1	11
2013	28	0	6

Se encontraron valores de correlación altos entre las variables del hábitat de anidación. Arena es la variable que tuvo más coeficientes de correlación altos en comparación con las demás variables y se correlacionó negativamente con todas las demás variables (Tabla 2).

Tabla 2. Matriz de correlación entre las variables del hábitat de anidación medidas en el estudio

	Arena	**Gravilla**	**Grava**	**Piedras**	**Porcentaje de vegetación**	**Vegetación <10cm**	**Vegetación >10 cm**
Arena	1	-0.69	-0.73	-0.65	-0.62	-0.27	-0.41
Gravilla	**-0.69**	1	0.87	0.57	-0.02	0.02	0.03
Grava	**-0.73**	0.87	1	0.69	-0.007	0.08	0.01
Piedras	**-.065**	0.57	0.69	1	-0.0005	0.14	0.02
Cobertura de Vegetación	**-0.62**	-0.02	-0.007	-0.0005	1	0.31	0.62
Vegetación>10cm	**-0.27**	0.02	0.08	0.14	0.31	1	0.02
Vegetación<10 cm	**-0.41**	0.03	0.01	0.02	0.62	0.02	1

De acuerdo al test de esfericidad de Bartlett, los coeficientes de correlación entre las variables del hábitat de anidación si son significativos (p<0.0001). Se retuvieron dos componentes principales, los cuales tienen eigenvalores mayores a uno y explican la mayoría de la varianza de nuestros datos originales (73.06%) (Tabla 3).

Tabla 3. Eigenvalores y proporción de varianza explicada para los primeros cuatro componentes principales

COMPONENTE PRINCIPAL	EIGENVALOR	VARIANZA EXPLICADA (%)
1	**3.26**	**46.70**
2	**1.84**	**26.36**
3	0.98	14.06
4	0.44	6.32

A excepción de la arena, las demás variables se correlacionan positivamente con el componente principal uno. Las variables que más se relacionan a este componente son arena, grava, gravilla y piedras, es decir los tipos de sustratos (Tabla 4) y el componente separa a los individuos que escogen sustratos finos de los que escogen sustratos gruesos (Figura 17), por lo que se ha definido a este componente como: “tamaño del sustrato”.

El componente principal dos se asocia negativamente con las variables de vegetación y positivamente con las variables del sustrato. Los valores más altos de correlación en este componente son vegetación >10 cm y porcentaje de vegetación (Tabla 4). Ya que este componente separa a los individuos que presentan poca o nada de vegetación de aquellos que presentan más del 20 %, se le denominó “porcentaje de vegetación” (Figura 17).

Tabla 4. Coeficientes de correlación entre las variables originales y los dos componentes principales retenidos (eigenvectores).

VARIABLE	CP1	CP2
Arena	**-0.527**	0.181
Gravilla	**0.458**	0.276
Grava	**0.484**	0.278
Piedras	**0.427**	0.220
Cobertura de vegetación	0.207	**-0.638**
Vegetación<10cm	0.145	-0.238
Vegetación>10cm	0.171	**-0.546**

El patrón de selección del hábitat de anidación, en cuanto a tipos de sustratos, porcentaje y altura de la vegetación fue diferente entre las tres especies de chorlitos durante los tres años de estudio. Los individuos de *C. nivosus* en su mayoría prefirieron poner sus nidos en sustratos finos y homogéneos (arena) y unos pocos también seleccionaron grava, gravilla, piedras y vegetación menor a 10 cm (Figura 14 y 17). *C. wilsonia* tuvo mayor preferencia por poner sus nidos cerca de vegetación, principalmente mayor a 10 cm. Los individuos de esta especie son los que presentaron mayor correlación con la variable cobertura de vegetación, además, también eligieron sitios con sustratos gruesos (grava, gravilla y piedras) y heterogéneos; incluso algunos individuos también seleccionaron arena (Figura 15 y 17). *C. vocíferus* colocó sus nidos sobre sustratos gruesos y heterogéneos; es la especie que más se correlacionó con las variables gravilla, grava y piedras. Sin embargo algunos anidaron también cerca de vegetación, principalmente menor a 10 cm (Figura 16 y 17).

Figura 14. Nido *Charadrius nivosus* en Ceuta

Figura 15. Nido de *Charadrius wilsonia* en Ceuta

Figura 16. Nido de *Charadrius vociferus* en Ceuta

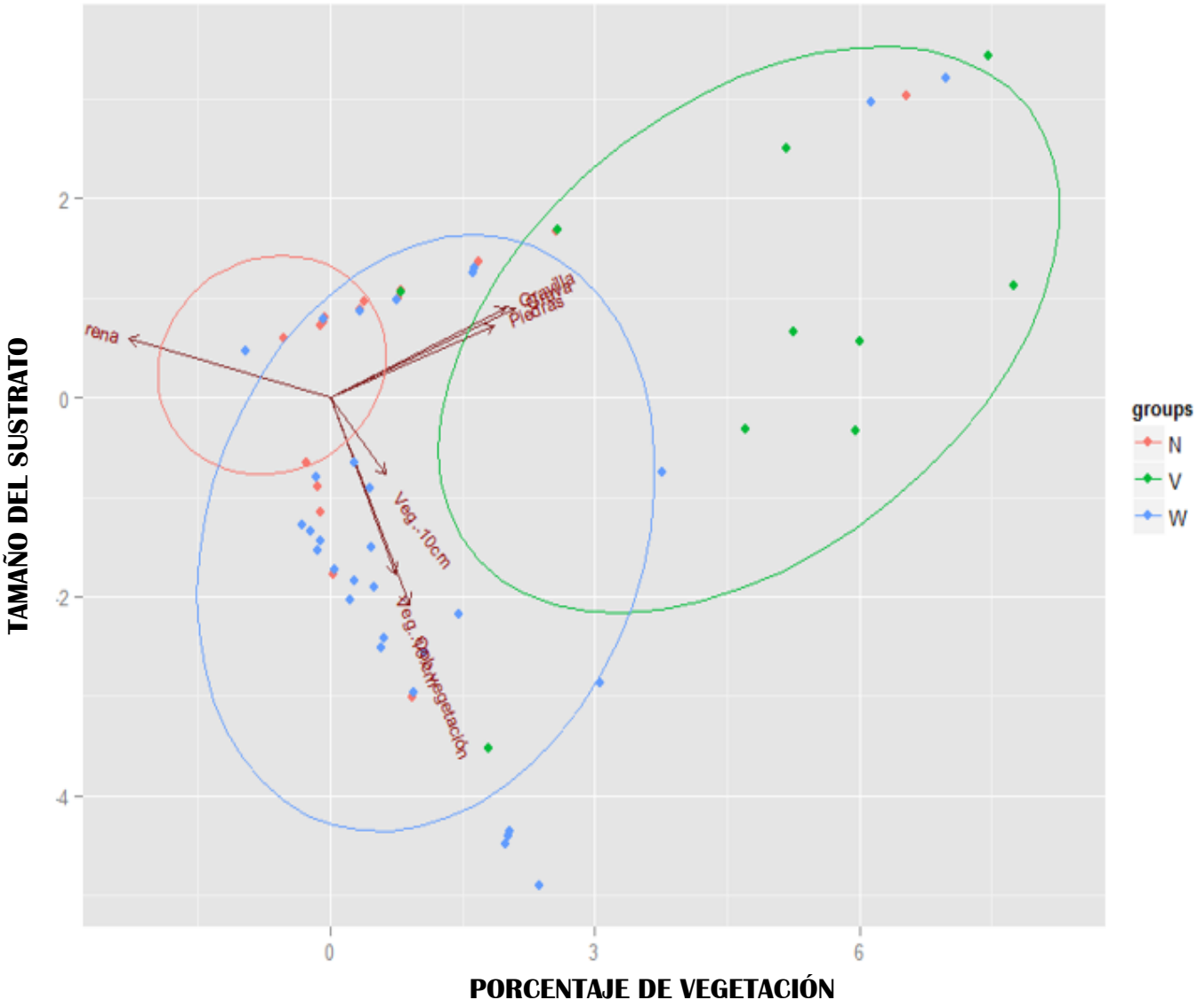


Figura 17. Análisis de Componentes principales, que muestra el patrón de selección del sitio de anidación de *Charadrius nivosus, vociferus y wilsonia,* durante los tres años de estudio, en la Bahía de Ceuta, Sinaloa. Los puntos en color rojo representan a *C. nivosus;* los verdes a *C. vociferus* y los de color azul a *C. wilsonia.* Los círculos de correlaciones muestran las agrupaciones resultantes de las correlaciones entre las características del microhábitat y los individuos.

ÉXITO DE ECLOSIÓN

Las pendientes de la proporción de eclosión entre especies con respecto al tamaño de sustrato (C.P.1) y la cobertura de vegetación (C.P.2) no fueron diferentes, ya que la interacción entre la especie y los dos componentes principales no fue significativa (Tabla 5). El mejor modelo simplificado según la prueba de radios de verosimilitud solamente contiene a la variable Especie como factor influyente sobre el éxito de eclosión (X^2 = 25.68, p <0.001).

Sin embargo ya que en el gráfico del ACP se observa que la mayoría de individuos de las tres especies no se sobrelapan en cuanto al tamaño del sustrato, se procedió a evaluar las variables especie y C.P.1 en modelos separados para detectar si de esta manera existe algún efecto del tamaño del sustrato. Y se obtuvo que también ésta variable ejerce influencia sobre el éxito de eclosión de los chorlitos, aunque el efecto de la especie es mayor (LRT = 16.93, para el C.P.1 vs 25.68, para la especie). Además la tabla de contrastes muestra que *C. vociferus* y *C. wilsonia* tienen mayor probabilidad de eclosión que *C. nivosus* (Tabla 6).

Tabla 5. Resultado del Modelo Lineal Generalizado Binomial de la proporción de eclosión en función de la especie y los dos Componentes Principales

FACTOR	GL	DEVIANZA (X2)[A]	P	%
ESPECIE	2,157	25.685	<0.001	4.55
C.P1	1,158	16.930	<0.001	3.0
C.P2	1,155	2.043	0.152	0.36
ESPECIE:C.P1	2,154	2.062	0.356	0.35
ESPECIE:C.P2	2,151	0.071	0.964	0.12
DEVIANZA RESIDUAL		516.999		91.62

[A]: Valor global de cada término obtenido por LRT

Tabla 6. Tabla de contrastes del Modelo Lineal Generalizado binomial de la proporción de eclosión de los chorlitos con respecto a la especie, de los tres años de estudio.

	VALOR ESTIMADO[B]	ERROR ESTÁNDAR	VALOR DE Z	PR(>|Z|)
INTERCEPTO	-0.177	0.107	-1.652	0.098
ESPECIE	-----	-----	-----	-----
VOCIFERUS	2.086	0.546	3.819	0.001***
WILSONIA	0.591	0.232	2.542	0.011*

[B]: Valor de la proporción de eclosión de *C. vociferus* y *C. wilsonia* con respecto a *C. nivosus* (termino intercepto)

Con respecto al C. P. 2 se puede observar que los individuos pertenecientes a las especies *C. vociferus* y *C. wilsonia,* en su mayoría colocaron sus nidos cerca de vegetación y son las especies que presentaron mayor éxito de eclosión a diferencia de *C. nivosus*.

EXPERIENCIA PROPIA

Se registraron 40 individuos que anidaron más de una vez en nuestra área de estudio, de los cuales 21 fueron machos y 19 hembras. La mayoría de ellos anidó dos veces, cinco machos y ocho hembras anidaron tres veces y dos hembras anidaron 4 veces en Ceuta, por lo que tuvimos un total de 57 nidos en los que se pudo evaluar la experiencia propia.

Se observa una tendencia por parte de los individuos exitosos a no cambiar las características de su sitio de anidación para su siguiente intento reproductivo, en ambos sexos (Figura 18). Sin embargo, no existe influencia del resultado reproductivo previo individual (exitoso o fallido) ni del sexo, sobre el cambio en las características del sitio de anidación en el siguiente evento reproductivo (Tabla 7).

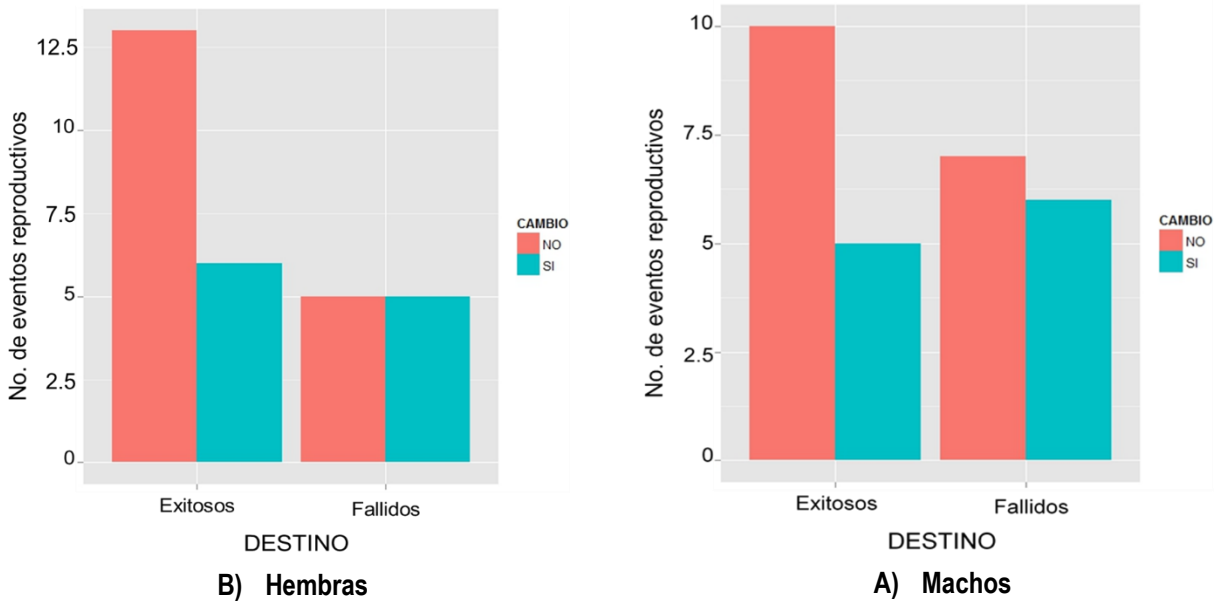


Figura 18. Número de nidos (eventos reproductivos) que presentaron cambio en las características de su microhábitat después de que sus padres presentaran un nido anterior en Ceuta, durante los tres años de estudio.

Tabla 7. Resultado del Modelo Lineal Generalizado Mixto del cambio en las características del sitio de anidación en el tiempo t+1, con respecto al resultado reproductivo previo (RR T-1) y al sexo. Tomando como factor aleatorio al individuo.

FACTOR	GL	DEVIANZA (X^2)[A]	P	%
RR T-1	1	1.342	0.246	0.177
SEXO	1	0.031	0.858	0.041
RRT-1:SEXO	1	0.017	0.895	0.022
DEVIANZA RESIDUAL		74.398		99.76

[A]: Valor global de cada término obtenido por LRT

INFORMACIÓN PÚBLICA

Primero evaluamos el supuesto de que la heterogeneidad espacial afecta la calidad de las subcolonias de anidación, por lo que ésta va a depender de factores locales tales como la depredación. Obtuvimos que la depredación sí es un factor que influye en el éxito reproductivo promedio de *C. nivosus* y por lo tanto en la calidad de las subcolonias (β = -0.62 +-0.13, gl = 1,34, t= -4.68, $p < 0.01$), ya que las subcolonias con menor depredación presentan mayor éxito reproductivo (Figura 19).

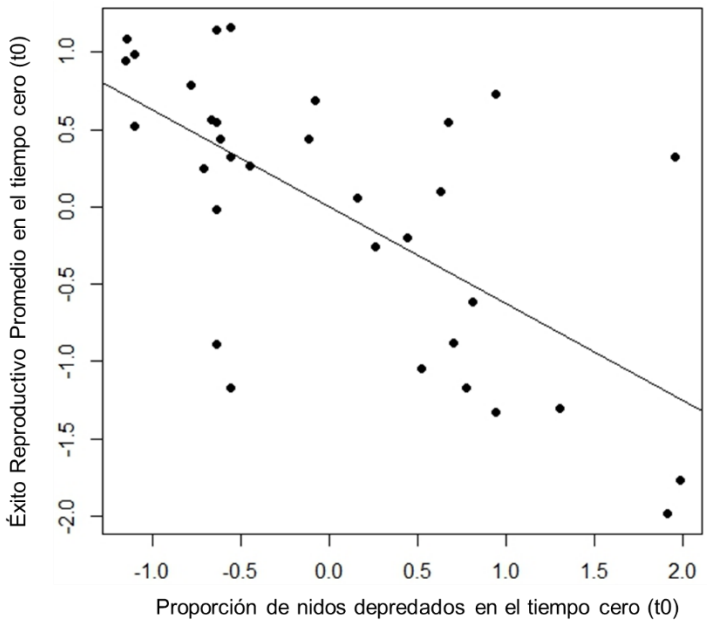


Figura 19. Relación entre la depredación y el éxito reproductivo promedio en cada parche durante los ocho años de monitoreo de la población de *Charadrius nivosus* en Ceuta.

Según otro supuesto de la teoría de la "información pública", la información que es colectada sobre la calidad local de los hábitats es predecible en periodos de tiempo cortos, por lo que nosotros utilizamos la abundancia, éxito reproductivo promedio y proporción de depredación de cada parche para evaluar la predictibilidad de la calidad de las subcolonias. Se esperaría que ninguna de estas variables cambie significativamente entre dos años consecutivos. Los resultados mostraron solo la proporción de depredación de las subcolonias fueron diferentes de un año al siguiente (β = 0.23 +_ 0.16, gl = 1,34, t = 1.38, *p* = 0.17). Sin embargo el éxito reproductivo promedio y la abundancia de las subcolonias sí permanecieron estables entre periodos de tiempo cortos (β = 0.37+_ 0.15, gl = 1,34, t = 2.32, *p* = 0.02; β = 0.42+_0.13, gl = 1,34, t =2.74, *p* = 0.009, respectivamente Figura 20).

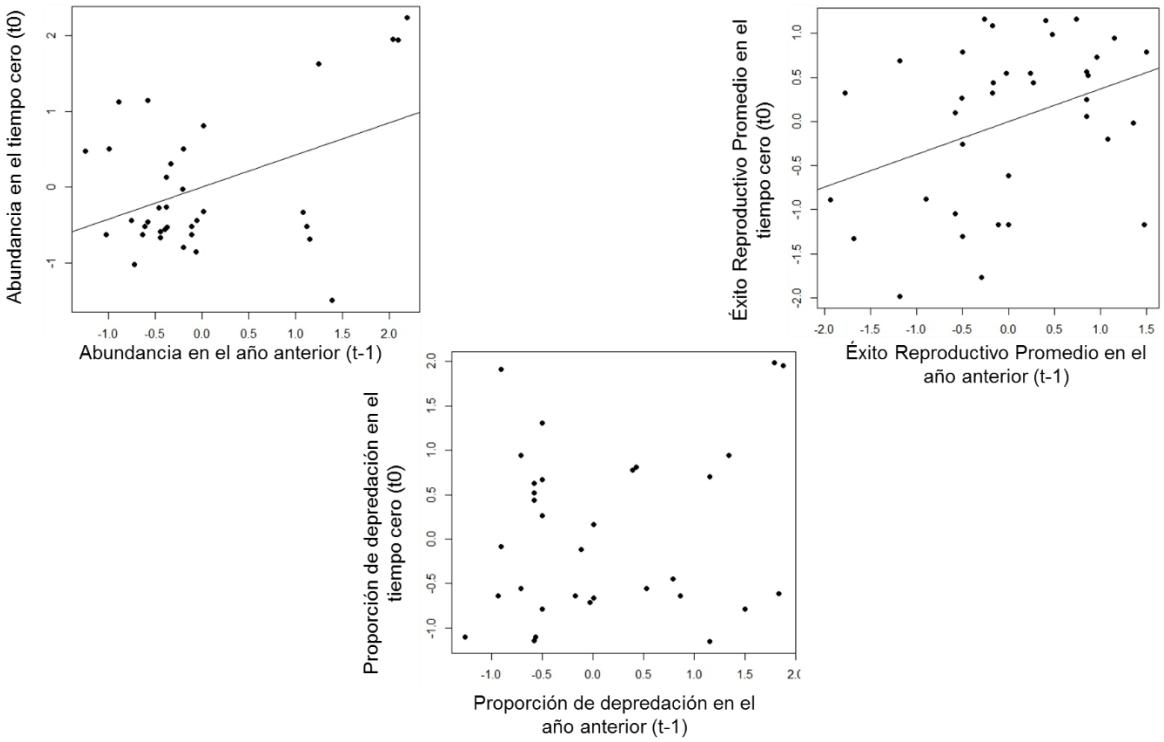


Figura 20. Relación de la abundancia, éxito reproductivo promedio y proporción de depredación de todos los parches que estableció *Charadrius nivosus* en dos años consecutivos en Ceuta.

De acuerdo a la teoría de la "información pública", los animales eligen un hábitat de anidación con base en la información generada por sus conespecíficos durante una temporada reproductiva. En nuestro estudio los parches donde se presentó mayor abundancia en determinado año hubo mayor número de inmigrantes al siguiente año (β = 0.62 +_ 0.14, gl = 1,30, t = 4.41, $p < 0.01$), a diferencia del éxito reproductivo promedio (β =0.048+_0.18, gl = 1,30, t = 0.26, $p = 0.79$), que no fue una pista de calidad de las subcolonias para los inmigrantes que llegaron al siguiente año (Figura 21). En el caso de la depredación, los parches donde hubo mayor proporción de depredación hubo menor número de inmigrantes (β = -0.35+_0.17, gl = 1, 30, $t = -2.09$, $p = 0.04$; Figura 22), es decir, la abundancia y depredación son las pistas que los chorlitos evalúan para escoger su primer parche en Ceuta o para cambiarlo al siguiente año.

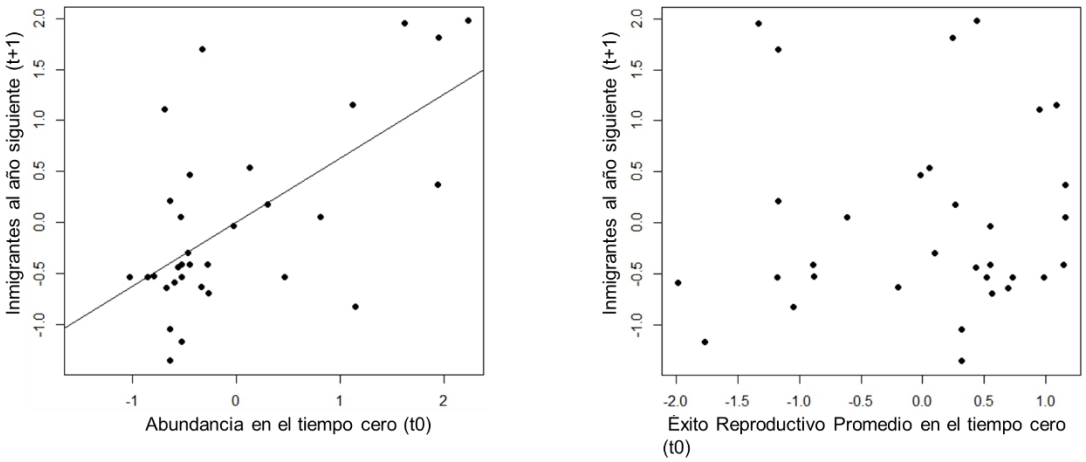


Figura 21. Relación entre las pistas de información pública (abundancia y éxito reproductivo promedio) de determinado año y el número de inmigrantes en cada parche, al siguiente año de *Charadrius nivosus* durante los ocho años del monitoreo de su población en Ceuta.

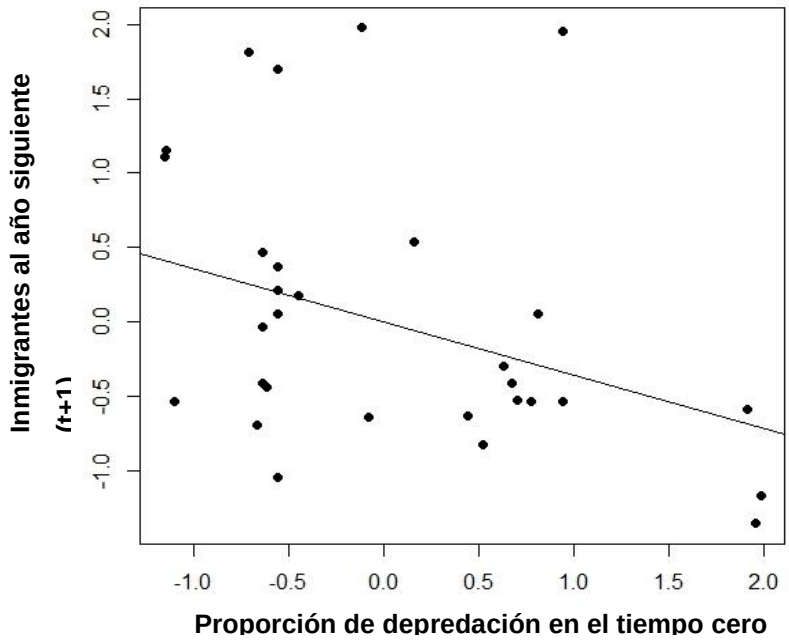


Figura 22. Relación entre la proporción de depredación y el número de inmigrantes de cada parche durante los ocho años de monitoreo de la población de *Charadirus nivosus* en Ceuta.

DISCUSIÓN

De nuestro estudio obtuvimos resultados que contribuyen a incrementar el conocimiento sobre el proceso de selección del hábitat de anidación de las tres especies de chorlitos que anidan en simpatría en la Bahía de Ceuta. Primero, sabemos que existe una selección segregada en los recursos para la construcción de nidos entre las tres especies de estudio. Segundo, dentro de la zona de estudio, los hábitats con presencia de sustratos más gruesos y heterogéneos proporcionan mayor éxito de eclosión, probablemente debido a que confieren mayor cripsis y un microclima adecuado para la incubación. Finalmente, *C. nivosus* también usa su información privada e información pública de sus conespecíficos para seleccionar el sitio de anidación. Se observó que en los individuos que anidaron más de una vez en Ceuta y tuvieron nidos exitosos hubo una tendencia por repetir las características del microhábitat en sus nidos posteriores. Además se obtuvo que la abundancia de conespecíficos y proporción de depredación en las subcolonias reproductivas influyeron sobre los inmigrantes al siguiente año.

La depredación es la causa principal de fracaso de los nidos en aves que anidan en el suelo (Gómez y López 2014; Ricklefs 1969; Sargeant et al. 1984) y se conoce que el patrón de coloración de los huevos influye sobre su ocultamiento hacia los depredadores y por lo tanto en su sobrevivencia (Byrkjedai 1989; Colwell et al. 2011). Esto debido a que la homogeneidad entre la coloración de los huevos y los sustratos que los rodean influye sobre la visibilidad de los depredadores para detectar a los nidos (Lloyd et al. 2000). En nuestro estudio los huevos de las tres especies monitoreadas presentan patrones de coloración diferentes por lo que cada especie podría estar seleccionando las características del microhábitat que favorezcan el emparejamiento del color entre sus huevos y los sustratos que los rodean y al mismo tiempo la cripsis de sus nidos (Solis y De Lope 1995; Merilaita et al. 2001). Esto explicaría el patrón de selección diferenciado entre las tres especies de chorlitos que anidan en simpatría en la Bahía de Ceuta, tal como observaron Connors et al. (1993) en otras dos especies de *Charadrius.* Además, esta segregación en la selección observada en nuestro estudio podría deberse a que las tres especies están evitando la competencia por los recursos para la construcción de sus nidos, lo que a su vez, podría conducir a la disminución o extinción en la zona de la población de la especie con estrategias de selección que proporcionen menor adecuación, tal como afirma el principio de exclusión competitiva (Hardin, G. 1960; Seppänen y Forsman 2007).

Con base en la idea de que la depredación es un factor que influye sobre el éxito reproductivo de las aves se puede deducir que los individuos que escojan sustratos que oculten mejor a sus huevos se verán favorecidos por la selección natural (Saalfeld et al. 2012). Se ha observado que los nidos establecidos en sustratos gruesos (Colwell et al. 2011) y heterogéneos presentan mayor sobrevivencia, ya que son menos depredados (Lloyd et al. 2000; Merilaita et al. 2001) y propician un mejor microclima (Colwell et al. 2011). Nuestros resultados muestran precisamente que los individuos que anidaron sobre sustratos más gruesos y heterógeneos, que en su mayoría fueron individuos de *Charadrius wilsonia* y C. *vociferus,* tuvieron mayor éxito de eclosión. Sin embargo, *C. wilsonia* fue la especie con mayor número de nidos depredados (54%). Ya que todos los individuos de esta especie colocaron sus nidos cerca de vegetación, su porcentaje de depredación podría ser evidencia de la disyuntiva que existe entre la poca visibilidad de los adultos incubadores para detectar el acercamiento de los depredadores y el microclima adecuado para los nidos generados por el cubrimiento de la vegetación (Amat y Masero 2004; Gómez y López 2014; Mayer et al. 2009). Así mismo, varios estudios afirman que las aves eligen su hábitat de anidación basados en las posibilidades que la estructura del hábitat les proporcione para alejarse de los nidos cuando se acercan los depredadores (Lima 1992; Lima 1993) y precisamente la cobertura vegetal evita que las aves detecten rápidamente el acercamiento de los depredadores (Götmark et al. 1995; Lauro y Nol 1995; Walters 1990; Muir y Colwell 2010). Además, anidar cerca de la vegetación tiene la desventaja de que los depredadores pueden aprender a buscar en los sitios donde haya presencia de vegetación (Burger 1987); posiblemente en Ceuta a los depredadores les sea más eficiente buscar nidos en los manchones de vegetación en lugar de recorrer toda la salina y para *C. wilsonia* la vegetación puede ser un factor que le impida alejarse del nido antes de que los depredadores lo detecten. A pesar de este hecho, el porcentaje de vegetación no es un factor que influye sobre el éxito reproductivo de las tres especies en estudio. Esto podría deberse a que, como es evidente, por la poca varianza que explican nuestro factores, hace falta considerar otras variables del microhábitat de anidación que aporten información sobre cómo el ambiente influye en la selección realizada por nuestros modelos de estudio, tales como la humedad, ocultamiento del nido, pH, absorción y reflexión de los rayos solares etc (que a su vez están relacionados con el tipo de sustrato y vegetación del microhábitat de anidación). Así como también podría deberse a que existen depredadores que también utilizan el olfato para detectar a los nidos, por lo que por este medio podrían estar

detectando los nidos de los individuos que no anidan cerca de la vegetación (Amat y Masero 2004). Además de que los nidos de *C. nivosus* se vieron afectados por las inundaciones, lo que influyó en que esta especie tuviera menor éxito de anidación.

Por lo tanto, se podría pensar que para *C. wilsonia* la presión por conseguir un microhábitat que proporcione un microclima adecuado para la sobrevivencia de sus nidos es más fuerte que la de evitar la depredación. Su selección también podría deberse a que en los climas extremos, los individuos que anidan cerca de vegetación son los que presentan baja condición corporal y son incapaces de hacerle frente a las consecuencias fisiológicas que se propician al anidar en sitios expuestos al sol (Amat y Masero 2004; Wiebe y Martin 1998). En el caso de *C. nivosus,* a pesar de que varios estudios afirman que tiene mayor sobrevivencia cuando anida sobre grava (Colwell et al. 2005, 2011), en nuestro estudio la mayoría de nidos se establecieron sobre arena y sin vegetación (Muir y Colwell 2010; Page et al. 1985; Powell 2001), características que al parecer le funcionan a esta especie para disuadir la depredación, ya que aunque fue la especie con menor proporción de eclosión solo presentó 15% de nidos depredados. Se ha observado que en climas extremos los padres intercambian el tiempo de incubación, lo cual es una estrategia eficiente para controlar el microclima de los nidos y los efectos de las altas temperaturas ambientales sobre los adultos (AlRashidi et al. 2010; Saalfeld et al. 2012; Smith et al. 2007). Por lo que probablemente la depredación sea un factor que ha moldeado más fuertemente las características de su historia de vida, principalmente las que tienen que ver con la selección del hábitat de anidación (Ibañez-Álamo et al. 2015), ya que para ellos podría ser más ventajoso anidar en sitios abiertos que les permita una mejor visibilidad de los depredadores que se acercan a sus nidos. Además la coloración, comportamiento de los adultos incubadores, y la estrategia de anidar cerca de *Sternula antillarum*, que es una especie con respuestas antidepredatorias más activas, también podrían estar evitando que los depredadores detecten sus nidos, incluso aquellos que utilizan el olfato (Powell 2001).

Según la teoría de las “reglas de decisión” en la selección del sitio de anidación existe un patrón general en el que los individuos que tienen nidos exitosos en una temporada retornan al mismo sitio, con las mismas características, en su siguiente intento reproductivo y los individuos que presentan un nido fallido, en la siguiente temporada se dispersan, de esta forma los individuos utilizan su experiencia reproductiva propia para evaluar la calidad del hábitat (Gavin y Bollinger, 1998; Haas 1998;Parejo et al. 2006; Paton

y Edwards 1996; Switzer 1997). Por ello en este estudio se esperaba que los individuos de *C. nivosus* exitosos escogieran las mismas características de su microhábitat de anidación en su siguiente intento reproductivo y los individuos fallidos las cambiaran, predicción que se cumplió para los individuos exitosos pero no para los fallidos. Esto podría deberse a que el 48% de los nidos fallidos fueron inundados por lo que las características del microhábitat de esos nidos no necesariamente fueron de mala calidad ya que la inundación es un factor impredecible. Probablemente para estos individuos sería más costoso cambiar las características de su sitio de anidación en un intento siguiente (Burger 1982; Hoover 2003; Naves et al. 2006). Además, el 64% de estos individuos solo habían anidado en Ceuta uno o dos años anteriormente, por lo que podrían considerarse individuos con poca experiencia, a diferencia del 36% restante que anidaron en esta zona desde el 2006 o 2007. Varios estudios muestran que los individuos de mayor edad y por lo tanto con mayor experiencia, son los de mayor calidad (Arnold et al. 2004; Bollinger y Gavin 1989; Brinkhof et al. 1997; Callum 1980; Coulson 1966; Dittmann y Becker 2003; Hatchwell 1991; Holmes et al. 1996) y son los que basan su selección principalmente en su información propia, por lo que aunque sus nidos fracasen en etapas tempranas (antes de eclosionar), en las que hay menos gasto de energía, frecuentemente deciden ser fieles a sus hábitats de anidación, ya que probablemente las características de esos hábitats sean de calidad (Payne y Payne 1993). Austin (1945) y Naves et al. (2006) afirman que esta conducta influye sobre la productividad local y el desarrollo de la colonia. Podría pensarse que en nuestro estudio hubo un efecto de adherencia o atracción de los individuos de *C. nivosus* con menos experiencia por las colonias de individuos de alta calidad, en los que había individuos con más experiencia (Bollinger y Gavin 1989; Hoover 2003; Naves et al. 2006; Serrano et al. 2001). Esta idea se refuerza porque el 85% de los individuos que fueron fallidos, en su siguiente intento colocaron su nido en las colonias con más éxito reproductivo promedio y abundancia y con menos depredación. Sin embargo para corroborar la idea de que la experiencia propia es un factor que influye sobre la futura selección del hábitat de anidación, tendrían que hacerse análisis más detallados, que pongan a prueba si el número de años que un individuo ha anidado en Ceuta (experiencia) influye sobre su dispersión o cambio en las características del hábitat de anidación en dos años consecutivos.

Las desviaciones del patrón general sustentado por la teoría de “las reglas de decisión” son comunes en las aves, lo que sugiere que existen otros tipos de información en los que se basan para seleccionar su hábitat de anidación (Naves et al. 2006). Una

alternativa a esta teoría es la de la “Información pública” o “copia del hábitat”, que supone que los individuos reproductivos realizan actividades de prospección para evaluar el éxito reproductivo de sus conespecíficos en las diferentes subcolonias, ya que existe una heterogeneidad espacial en el ambiente (tasas de depredación, parasitismo, altura sobre el nivel del mar etc.) que afecta la calidad de los parches reproductivos y esta información colectada es predecible a lo largo del tiempo por lo que los individuos pueden usarla para seleccionar su futuro hábitat de anidación (Boulinier et al. 1996; Brown 2000; Danchin et al. 1998; Doligez 2002; Parejo et al. 2006).

En nuestro estudio encontramos que la abundancia y el éxito reproductivo promedio de las subcolonias de *C. nivosus* son factores predecibles entre años (Bollinger y Gavin 1989; Brown 2000; Hoover 2003). Clark y Mangel (2000) argumentan que los individuos reproductivos tienen que actualizar su información sobre la calidad del hábitat constantemente ya que los cambios ambientales impredecibles pueden alterar la calidad del ambiente. Probablemente en Ceuta la depredación no es un factor predecible debido a las variaciones ambientales que se presentaron durante los años de estudio. Los cambios en las mareas y en la cantidad de agua que entraba a la Salina llevo a que los chorlitos se movieran a los hábitats disponibles en cada temporada, y se formaran diferentes subcolonias, que cada año fueron menos y con menor abundancia, y los depredadores podrían ser capaces de seguir el cambio en las abundancias de las subcolonias. Sin embargo, ya que la depredación fue un elemento que influyó sobre el éxito reproductivo de las subcolonias (por lo tanto en su calidad) de *C. nivosus*, podría pensarse que éste también es un factor que los chorlitos predicen indirectamente. Idea que se soporta con las observaciones hechas en los inmigrantes, ya que nuestros resultados muestran que los parches donde existió menos depredación se presentó un mayor número de inmigrantes en el siguiente año. En un estudio realizado por Naves et al. (2006) se argumenta que el fallo temprano (en etapa de huevos) provocado por factores que ocurren en años consecutivos, como la depredación, son componentes predecibles asociados a la calidad del hábitat.

Además de la depredación, la abundancia de conespecíficos también influyó sobre el número de inmigrantes que se presentó en el siguiente año, en cada parche (Parejo et al. 2006). Esto apoya la idea planteada anteriormente de que los individuos de mayor experiencia, que son los que llegan antes en la temporada, basan su selección en la experiencia propia debido a que es una información más fácil de obtener ya que ya conocen

la calidad (éxito reproductivo) de las subcolonias (Dittmann y Becker 2003; Stamps 2001). Sin embargo, los individuos nuevos en Ceuta o que deciden cambiar de parche (en algunos de ellos porque el intento anterior fue fallido), se ven atraídos por las subcolonias con mayor abundancia porque tienen menor experiencia, es decir, estos individuos copian la información de sus vecinos. Esta teoría de la copia del hábitat también podría explicar el sobrelapamiento en los microhábitats de anidación de *Charadrius nivosus y wilsonia* (Tuomo 2015).

CONCLUSIONES

En Ceuta el patrón diferenciado de selección del microhábitat de anidación es evidencia indirecta de un proceso evolutivo, en el que el factor depredación ha influido sobre las características de la historia de vida de estas tres especies de chorlitos, tales como la coloración de adultos y huevos, dando como resultado la adaptación local de estrategias de selección que favorecen la adecuación de cada especie. Al parecer para *C. wilsonia* la presión por mantener sus nidos con un microclima adecuado es más fuerte que la de evitar la depredación, a diferencia de *C. nivosus,* ya que esta es una especie con estrategias de comportamiento eficientes para controlar el microclima de sus nidos y evitar la depredación. Y *C. vociferus* selecciona sustratos que generan cripsis y un microclima adecuado, por lo que fue la especie con mayor proporción de eclosión.

Así mismo, podemos concluir que para *C. nivosus* la experiencia propia sobre su éxito reproductivo y el de sus conespecíficos también son tipos de información que influyen sobre su selección y probablemente el uso de cada una depende de la experiencia reproductiva de cada individuo. Es decir, si la información del éxito reproductivo propio no le permite al individuo predecir confiablemente su éxito futuro podría ser más benéfico para el individuo confiar en la información generada por sus conespecíficos. En Ceuta ésta información probablemente fue evaluada a través de la abundancia y éxito reproductivo promedio de los conespecíficos, ya que son los factores que fueron predecibles durante el estudio. Así como también por medio de la evaluación indirecta de la proporción de depredación en cada colonia, debido a que fue un factor que influyó sobre la selección de los inmigrantes.

Las diferentes habilidades de los nevados en Ceuta para seleccionar sus hábitats conllevaron a un uso heterogéneo del hábitat, que resultó en subcolonias de calidad diferencial, lo cual tuvo efectos sobre las tasas de eclosión y mortalidad de pollos (debida a la depredación) y migración de adultos. Este tipo de patrón apoya el modelo de distribución "ideal despótica" (Zimmerman et al. 2002), en el que los individuos con estrategias de selección más eficientes, por lo tanto con ventajas competitivas, son los que acceden a los hábitats de mayor calidad.

IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

Es importante considerar que la disponibilidad de hábitats de calidad en Ceuta se ha visto afectada por la perturbación antropogénica y natural. A partir del 2012 hubo cambios drásticos en la disponibilidad de agua en la salina, ya que el cambio en el nivel del mar fue impredecible y los diques de contención en la salina están deteriorados, por lo que en específico *C. nivosus* empezó a colocar sus nidos más cerca de la Bahía y eventualmente fueron inundados. Debido a estos cambios climáticos las temporadas reproductivas se han hecho más cortas y la población de nevados ha disminuido a menos de la mitad de lo que era en el 2006 (Küpper et al. 2012). Como ya se mencionó la tasa de depredación de esta especie es menor a la de *C. wilsonia,* es decir, su selección del hábitat podría definirse como eficiente, por lo que hay que considerar que el éxito de anidación de esta especie en peligro de extinción aumentaría si la inundación de nidos disminuyera, ya que esta causa de fracaso se encontró entre los primeros dos más presentes durante los tres años de estudio. Debido a esto se hacen sugerencias para controlar el deterioro de la salina:

- Reparación de la presa y canales de agua que abastecen la salina, de esta manera los chorlitos podrían contar con suficiente agua durante su temporada reproductiva sin la necesidad de tener que acercarse a la Bahía y verse afectados por las mareas.
- Delimitación de los estanques antiguos de agua, para que existan espacios donde los chorlitos puedan colocar sus nidos.
- Programas de manejo que eviten el aumento de la tala de vegetación circundante, presencia de fauna doméstica y humanos y acumulación de basura.

La aplicación de estas sugerencias intervendría sobre el aumento, accesibilidad y conservación de los microhábitats que *C. nivosus* utiliza en la salina, lo que a su vez influiría en el aumento y éxito reproductivo de los individuos y estos patrones a su vez atraerían a

más individuos, tal como lo muestran nuestros resultados sobre información pública. Lo que es de vital importancia para esta especie que está en peligro de extinción.

Se hacen estas observaciones considerando solo a *C. nivosus* debido a que su monitoreo se ha llevado a cabo durante más años y se cuenta con mayor información, a diferencia de *C. wilsonia* y *C. vociferus,* de los que no se obtuvieron demasiados registros. Además no se observó una gran dispersión de estas dos especies durante los años de estudio y fueron las que presentaron mayor proporción de eclosión por lo que las sugerencias para la conservación de la salina también ayudarían a preservar los hábitats que estas especies seleccionan.

LITERATURA CITADA

- AlRashidi, M., Kosztolányi, A., Küpper, C., Cuthill, C.I., Javed, S. y Skély Tamás. 2010. The influence of a hot environment on parental cooperation of a ground – nesting shorebird, the Kentish plover *Charadrius alexandrines.* Frontiers in Zoology 7: 1-10.
- Amat, A. J. y Masero, A. J. 2004. Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. Animal Behaviour 67: 293– 300.
- Andres, A.B., Smith, A.P., Morrison, G.R.I., Gratto-Trevor, L.C., Brown, C.S. y Friis, A.C. 2012. Population estimates of North American shorebirds, 2012. Wader Study Group Bulletin 119(3): 178–194.
- Arnold, M.J., Hatch, J.J. y Nisbet, T. C. 2004. Seasonal declines in reproductive success of the common tern *Sterna hirundo*: timing or parental quality?. Journal of avian biology 35: 33-45.
- Austin, L.O. 1945. The role of longevity in successful breeding by de Common tern (*Sterna hirundo*). Bird-Banding 16 (1): 21-28.
- Bette, J. y Jerome, J.A. Killdeer (*Charadrius vociferus*) [en línea]. The Birds of North America. Cornell Lab of Ornithology y American Ornithologists´ Union, 2000 [fecha de consulta: 23 de noviembre de 2014]. Disponible en : http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/517/articles/introduction
- Bollinger, K.E. y Gavin, A. T. 1989. The effects of site quality on breeding-site fidelity in Bobolinks. The Auk 106 (4): 584-594.
- Boulinier, T., Danchin, E., Monnat, J. Y., Doutrelant, C. y Cadiou, B. 1996. Timing of prospecting and the value of information in a colonial breeding bird. Journal of Avian Biology 27: 252-256.
- Brinkhof, W.G.M., Cave, J.A. y Perdeck, C.A. 1997. The seasonal decline in the first-year survival of juvenile coots: an experimental approach. Journal of Animal Ecology. 66 (1): 73-82.
- Brown, R.C., Brown, B.M. y Danchin, E. 2000. Breeding hábitat selection in Cliff swallows: te effect of conspecific reproductive succes on colony choice. Journal of Animal Ecology 69: 133-142.

- Brown, S., Hickey, C., Harrington, B., Gill, R y editors. 2001. The U.S. Shorebird Conservation Plan, 2nd Edition. Manomet Center for Conservation Science, Manomet, Massachusetts, USA.
- Burger, J. 1982. The role of reproductive succes in colony-site selection and abandonment in Black skimmers (*Rynchops niger*). The Auk 99(1): 109-115.
- Burger, J. 1987. Physical and social determinants of nest-site selection in Piping plover in New Jersey. The Condor 89: 811-818.
- Byrkjedai, I. 1989. Nest habitat and nesting success of Lesser Golden-Plovers. Wilson Bulletin 101:93- 96.
- Callum, S.T. 1980. Certain aspects of the breeding biology of the kittiwake (*rissa tridactyla*). Tesis de Doctorado. Universidad de Durham.
- Casado, E. B. 2002.Dinámica de una poblaciónen crecimiento de Aguila Calzada en el Parque Nacional de Doñana: heterogeneidad de hábitat y ajuste individual. Tesis de Doctorado. Universidad de Sevilla.
- Clark, C. W. y Mangel, M. 2000. Dynamic state variable models in ecology-methods and applications. Oxford University Press, Nueva York, EUA.
- Colwell, A.M., Meyer, J.J., Hardy, A.M., Macallister, E.S., Transou, N.A., Levalley, R.R. y Dimsmore, J.S. 2011. Western Snowy Plovers Charadrius alexandrinus nivosus select nesting substrates that enhance egg cripsis and improve nest survival. Ibis 153: 303-311.
- Colwell, A.M., Millet, B.C., Meyer, J.J., Hall, N.J., Hurley, J.S., McAllister, E.S., Transou, N.A. y LeValley, R.R. 2005. Snowy Plover reproductive success in beach and rivers hábitats. Journal of Field Ornithology 76(4): 373-382.
- Connors, G.P., McCaffery, J.B. y Maron L.J. 1993. Speciation in Golden-Plovers, *Pluvialis dominica* and *P. fulva*: evidence for de breeding grounds. The Auk 110(1): 9-20
- Corbat, A.C. y Bergstrom, W.P. Wilson´s Plover (*Charadrius wilsonia*) [en línea]. The Birds of North America. Cornell Lab of Ornithology y American Ornithologists´ Union, 2000 [fecha de consulta: 23 de noviembre de 2014]. Disponible en : http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/516/articles/introduction
- Coulson, C.J. 1966. The influence of the pair- bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull *Rissa tridactyla.* Animal Ecology 35 (2): 269-279.

- Cruz, L.M. 2012. Características asociadas con el éxito reproductivo del Chorlito Nevado (*Charadrius nivosus*). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Danchin, E., Boulinier, T. y Massot, M. 1998. Conspecific reproductive succes and breeding hábitat selection: implications for the study of coloniality. Ecology 79(7): 2415-2428.
- Davis J.M. y Stamps, J.A. 2004. The effect of natal experience on hábitat preference. TRENDS in Ecology and Evolution 19 (8): 411-416.
- Dittmann, T. y Becker, H. P. 2003. Sex, age, experience and condition as factors affecting arrival date in prospecting common terns, *Sterna hirundo.* Animal Behaviour 65: 981-986.
- Doligez, B., Danchin, E. y Clobert, J. 2002. Public information and breeding hábitat selection in a wild bird population. Science 297: 1167-1170
- Douglas, H. J. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology 61(1): 65-71.
- Garshelis, D.L. 2000. Delusions in hábitat evaluation: measuring use, selection, and importance. (pp:11-153) En: Boitani, L. y Fuller, T.K. (Ed). Research techniques in animal ecology: controversies and consequences. Columbia University Press, Nueva York, EUA.
- Gavin, A.T. y Bollinger K. E. 1998. Reproductive correlates of breeding-site fidelity in bobolinks (Dolichonyx Oryzyvorus). Ecology 69 (1): 96-103.
- Gómez, S.M.A. y López, L.P. 2014. Nest-site selection by Kentish Plover suggests a trade-off bettween nest-crypsis and predator detection strategies. Plos One 9(9): 1-9.
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O. C. y Bergkvist, J. 1995. Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings?. Journal of Avian Biology 26(4): 305-312.
- Haas, A.C. 1998. Effects of prior nesting succes on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach. The Auk 115 (4): 929-936.
- Hall, S.L., Krausman, R.P. y Morrison, L.M. 1997. The hábitat concept and a plea for standard terminology. Wildlife Society Bulletin 25(1): 173-178.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. Science 131 (3409): 1292-1297.

- Hatchwell, B.J. 1991. An Experimental study of the effects of timing of breeding on the reproductive success of Common Guillemots (*Uria aalge*). Journal of Animal Ecology 60: 721-736.
- Holmes, T. R., Marra, P.P. y Sherry, W. T. 1996. Hsbitat-specific demography of breeding Black-throated Blue Warblers (*Dendroica caerulescens*) implications for population dynamics. Journal of Animal Ecology 65 (2): 183-195.
- Hoover, P.J. 2003. Decisión rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler. Ecology 84 (2): 416-430.
- Ibañez-Álamo, D.J., Magrath, D.R., Oteyza, C.J., Chalfoun, D.A., Haff, M.T., Schmidt, A.K., Thomson, L.R. y Martin, E.T. 2015. Nest predation research: recent findings and future perspectives. J. Ornithol: 1-16.
- Interlocking Concrete Pavement Institute. Sección 4: Características y compactación del suelo. [en línea] USA, 2011 [fecha de consulta: 28 de marzo de 2011]. Disponible en: http://www.icpi.org/sites/default/files/7th_edition-Section_4-SPANISH.pdf.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology 61: 65-71.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian Ecology: a critical review. The Auk 118(2): 557-562.
- Jorgensen, G.J., Mccarty, P.J. y Lareesa, W.L. 2009. Killdeer *Charadrius vociferus* breeding abundance and hábitat use in the Eastern Rainwater Basin, Nebraska. Wader Study Group Bulletin 116 (2): 1-4.
- Küpper, C., Cruz, L. M., Alvarado, C.C.L., Fonseca, P.J. y Bucio, P.M. 2009. Ecología reproductiva de chorlos *Charadrius* en la Bahía de Ceuta, México. Reporte no publicado. University of Bath. pp. 3.
- Küpper, C., Cruz, L.M., Rojas, A. W., Lozano, A. L. y Serrano, M.M.A. *Severe decline of threatened plovers at Bahía Ceuta, Sinaloa, México.* [en línea]. Conservation of snowy plovers in Ceuta Bay. Inglaterra: Univesity of Sheffield, Noviembre 2012 [fecha de consulta: 10 de febrero de 2013]. Disponible en: http://www.chorlito.org
- Lauro, B. y Nol, E. 1995. Patterns of habitat use for pied and sooty oystercatchers nesting at the Furneaux Islands, Australia. Condor 97(4): 920-934.
- Lengyel S. 2006. Spatial differences in breeding succes in the pied avocet *Recurvirostra avosetta*: effects of hábitat on hatching succes and chick survival. Journal of avian biology 37: 381-395.

- Lima, S. L. 1992. Strong preference for apparently dangerous habitats? A consequence of differential escape from predators. Oikos 64(3): 597-600.
- Lima, S. L. 1993. Ecological and evolutionary perspectives on escape from predatory attack: a survey of North American birds.The Wilson Bulletin 105: 1-47.
- Lloyd, P., Plaganyi, E., Lepage, 43 tle, R.M. y Crowe, T.M. 2000. Nest-site señection, eggpigmentation and clutch predation in the ground-nesting Namaqua sandgrouse *pterocles namaqua.* Ibis 142: 123-131.
- Martínez-Sarabia, P. 2012. Selección de sitios de anidación del chorlo nevado (*Charadirus nivosus*) en Marismas Nacionales, Nayarit, México y el Gran Lago Salado, UTAH, Estados Unidos. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Nayarit.
- Mayer, M. P., Smith, L. M., Ford G. R., Watterson, C. D., McCutchen, D.M. y Ryan, R. M. 2009. Nest construction by a ground-nesting bird represents a potential trade-off between egg crypticity and thermoregulation. Oecologia 159(4): 893-903.
- Meraz, H.J.F. 1999. Visualizando en el campo la distribución libre ideal de los individuos. Ciencia y Mar 7: 47-50.
- Merilaita, S., Lyytinen, A. y Mappes, J. 2001. Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. Biological Sciences 268: 1925–1929.
- Muir, J.J. y Colwell, A.M. 2010. Snowy plovers select open habitats for courtship scrapes and nests. The concor 112 (3): 507-510.
- Naves, C. Liliana., Yves, M.J. y Cam, E. 2006. Breeding performance, mate fidelity, and nest site fidelity in a long-lived seabird: behaving against the Current?. Oikos 115: 263-276.
- North American Bird Conservation Initiative, U.S. Committee. 2014. The State of the Birds 2014 Report. U.S. Department of Interior, Washington, D.C. 1-16.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección Ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestresCategorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- Page, W.G., Stenzel, E.L. y ribic, A.C. 1985. Nest site selection and clutch predation in the Snowy plover. The auk 102: 347-353.
- Page, G. W., Warriner, J.S., Warriner, J.C. y Paton, P.W. Snowy Plover (*Charadrius nivosus*). [en línea]. The Birds of North America. Cornell Lab of Ornithology y American Ornithologists´ Union, Noviembre 2009 [fecha de consulta: 23 de

noviembre de 2014]. Disponible en : http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/154/articles/introduction

- Parejo, D., Oro, D. y Danchin, E. 2006. Testing hábitat copying in breeding hábitat selection in species adapted to variable environments. Ibis 148: 146-154.
- Paton, W.C. P., Edwards, C. T. y Jr. 1996. Factors affecting interannual movements of Snowy plovers. The Auk 113 (3): 534-543.
- Payne, B.R. y Payne, L.L. 1993. Breeding dispersal in Indigo Buntings: circumstances and consequences for breeding success and population structure. The Condor 95 (1): 1-24.
- Powell, N.A. 2001. Habitat characteristics and nest succes of Snowy plovers associated with California Least Tern colonies. The Condor 103: 785-792.
- Pulliam, H.R. y Danielson, B.J. 1991. Sources, sinks, and hábitat selection: a landscape perspective on population dynamics. The American Naturalist 137: 50-66.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. Smithsonian Contributions to Zoology 9: 1-48.
- Saalfeld, T.S., Conway, C.W., Haukos, A.D. y Johnson, P.W. 2012. Alleviation of nest thermal extremes by incubating Snowy Plovers in the Southern High Plains of Texas. Wader Study Group Bulletin. 119(2): 77–83.
- Saalfeld, T.S., Conway, C.W., Haukos, A.D. y Johnson P. W. 2012. Snowy Plover nest site selection, spatial patterning, and temperatures in the Southern High Plains of Texas. The Journal of Wildlife Management 76 (8): 1703-1711.
- Sanzenbacher, M.P. y Haig, M.S. 2001. Killdeer population trends in North America. Journal of Field Ornithology 72 (1): 160-169.
- Sargeant, A. B., Allen, S. H. y Eberhardt, R. T. 1984. Red fox predation on breeding ducks in midcontinent North America. Wildlife Monographs 89: 1-41.
- Seppänen, T. J. y Forsman, T. J. 2007. Interspecific social learning: novel preference can be acquired from a competing species. Current Biology 17: 1248-1252.
- Smith, A.P., Gilchrist, G.H. y Smith, M.N.J. 2007. Effects of nest habitats, food and parental behavior on shorebird nest success. The Condor 109(1): 15-31.
- Solis, J.C. y de Lope, F. 1995. Nest and egg crypsis in the ground-nesting Stone-Curlew Burhinus oedicnemus. Avian Biology 26: 135–138.

- Stamps, J. 2001. Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches (pp: 230-242). En: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A. y Nichols. (Ed). Dispersal. Oxford University Press, Nueva York, EUA.
- Switzer, V. P. 1997. Past reproductive success affects future habitat selection. Behavioral Ecology and Sociobiology 40 (5): 307-312.
- Székely, T., Argüelles, T.A., András 45 Küpper C. *Practical guide for investigating breeding ecology of Kentish plover.* [en línea]. Inglaterra: Univesity of BATH, Abril 2008 [fecha de consulta: 25 de abril de 2011]. Disponible en: http://www.bath.ac.uk/bio-sci/biodiversity-lab/pdfs/KP_Field_Guide_v3.pdf.
- Tuomo, J., Kivelä, M. S., Meier, M. C. y Forsman T. J. 2015. The use and relative importance of intraspecific and interspecific social information in a bird community. Behavioral Ecology 26 (1): 55-64.
- United States Fish and Wildlife Service. 2007. Recovery Plan for the Pacific Coast Population of the Western Snowy Plover (Charadrius alexandrinus nivosus). Sacramento, California. Vol.1: Recovery Plan. 290 p.
- Walters, R. J. 1990. Anti-predatory behavior of lapwings: field evidence of discriminative abilities. Wilson Bulletin 102(1): 49-70.
- Wiebe, L.K. y Martin, K. 1998. Costs and benefits of nest cover for ptarmigan: changes within and between years. Animal Behaviour 56: 1137-1144.
- Woodard, D. J. y Murphy, T. M. 1998. Sex roles, parental experience and reproductive success of eastern kindbirds, *Tyrannus tyrannus*. Animal Behaviour 57 (1): 105-115.
- Zdravkovic, M.G. 2013. Conservation Plan for the Wilson's Plover (Charadrius wilsonia). Version 1.0. Manomet Center for Conservation Sciences, Manomet, Massachusetts, USA.
- Zimmerman, S. G., LaHaye, S.W. y Gutiérrez, R. J. 2002. Empirical support for a despotic distribution in a California spotted owl population. Behavioral Ecology 14 (3): 433-437.