

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Características asociadas con el éxito reproductivo del Chorlito nevado (*Charadrius nivosus*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Medardo Cruz López

Director

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Tlaxcala, Tlax.

Septiembre, 2012



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Características asociadas con el éxito reproductivo
del Chorlito nevado (*Charadrius nivosus*)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Medardo Cruz López

Comité Tutorial

Director

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Tutores

Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Tlaxcala, Tlax.

Septiembre, 2012

**LINEAMIENTOS PARA LA TESIS DE GRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Medardo Cruz López** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Características asociadas con el éxito reproductivo del chorlito nevado (Charadrius nivosus)”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., AGOSTO 31 DE 2012

DR. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

DR. ARTURO ESTRADA TORRES

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

DR. RAÚL CUEVA MENDOZA DEL CASTILLO

DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoctbcuat@gmail.com
Tlaxcala, Tlax.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente agradecer al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Tlaxcala por todo el apoyo recibido durante mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de posgrado (beca CONACYT No. 248125) y por el apoyo recibido para llevar a cabo gran parte de este proyecto (Ciencia Básica 2010-01, proyecto número 157570).

A los miembros de mi comité tutorial (Dr. Martín Serrano, Dr. Carlos Lara y Dr. Raúl Cueva) que durante dos años me estuvieron apoyando con sugerencias y comentarios críticos, los cuales hicieron posible este trabajo final.

A los miembros invitados del comité evaluador (Dra. María del Coro Arizmendi, Dr. Arturo Estrada, Dr. Amando Bautista, Dr. Carlos Chávez) por aceptar ser parte de este trabajo y sus aportaciones para la mejora del mismo.

Al profesor Tamás Székely porque en un principio fue gracias a él que este proyecto se echó a andar.

Agradecimientos a título personal

Al **Dr. Clemens Küpper** por ser mi maestro y amigo, es gracias a ti que se lo poco o mucho de los nevados, por los consejos y buena charlas que tuvimos, por compartir tu sangre para que no solo me atacaran los jejenes y moscos a mí en Ceuta. Por el apoyo recibido durante todo este tiempo que hemos trabajados juntos. Besten Dank!

DEDICATORIA

A mis padres (Felipa y Carlos) porque siempre han sido mi apoyo, mi escuela y uno de mis motivos para seguir superándome en esta vida, porque son un ejemplo de lucha constante y porque en muchas ocasiones tuvieron que sacrificar algo para que yo pudiese obtener otra cosa a cambio, por eso y muchas cosas más GRACIAS.

A mis hermanos (Carlos y Oscar) por estar siempre cuando se les necesita y por ser parte de mis triunfos, fracasos, alegrías y tristezas. Por supuesto a sus hijos y sus inicios de adecuación (mis sobrinos Milo y Alejandro).

A mis abuelos o mejor dicho mis otros padres (don Chuy Cruz y doña Jovita) porque gracias a ustedes es que me nace este amor por la naturaleza, aún recuerdo cuando vivía en la ciudad y siempre buscaba un pretexto para regresar al rancho (El Mezquital) a pastorear vacas, chivos y buscar un buen canal para darnos un baño, mientras las vacas y chivos se cuidaban solos; extraño esos días.

A mi bisabuela (la lipa) porque se me fue y no me fue posible estar a tu lado en ese momento (se extraña tu grito de guerra “hijo de un chingado”).

A mis amigos de siempre y los nuevos amigos para siempre que conocí en estas tierras (Aldo, Alejandro; el jefe, Hugo; el morrito, Jaco, Lucy, Kenia, Bélgica, Miguelito; el chileno, Kata, Miguel de Bélgica, Helen, Chefa y muchos otros). Gracias por su ayuda, pláticas y convivencias.

Por último agradecer a esa persona tan especial en mi vida a Juany, porque llegaste para quedarte y formar parte de mi vida, por tu apoyo incondicional y por toda tu ayuda para superar los retos que he y hemos tenido que enfrentar; simplemente GRACIAS.

RESUMEN

El éxito reproductivo se refiere al número de crías producidas por un determinado individuo. En general existen individuos que presentan ciertas características que les confieren ventajas reproductivas sobre otros de su misma especie, y por ende, un mayor éxito reproductivo. En este trabajo me propuse: a) investigar cómo se encuentra la población reproductora en la Bahía de Ceuta (parámetros poblacionales), b) investigar si características morfológicas (tamaño y peso corporal) y de historias de vida (edad de los individuos, fechas de establecimiento de nidada, tiempo de deserción) se encuentran asociadas con el éxito reproductivo de machos y hembras de *Charadrius nivosus*, y c) investigar si las características asociadas con el éxito reproductivo de esta ave podrían tener un componente heredable utilizando estimados de repetibilidad. Para llevar a cabo este trabajo utilicé datos de una población natural durante seis años consecutivos. El monitoreo a largo plazo demuestra que la población ha disminuido en más del 50% en número de reproductores y nidos durante estos seis años. Por otro lado, encontramos que el éxito reproductivo de los machos se encuentra determinado por la edad, la fecha de establecimiento de nidos y los días que permanecen juntos ambos padres. Por otro lado, el éxito reproductivo de las hembras se encuentra determinado por las fechas de puesta, el número de días que permanecen juntos ambos padres y el peso corporal de las mismas. Las fechas en las que establecen sus nidos los machos fueron repetibles y en hembras lo fue el peso, lo cual nos sugiere que ambas características podrían ser heredables. Es necesario tomar medidas de conservación urgentes para evitar la extinción de esta población.

ÍNDICE

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Adecuación y éxito reproductivo.....	1
1.2 Conflicto de intereses entre los sexos y sus repercusiones en la adecuación de los individuos.....	4
1.3 Determinantes de éxito reproductivo en aves.....	6
1.4 Repetibilidad de características asociadas con el éxito reproductivo.....	7
1.5 <i>Charadrius nivosus</i> como sistema biológico de estudio.....	9
2. HIPÓTESIS.....	12
3. OBJETIVOS.....	13
3.1 Objetivos particulares.....	13
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
4.1 Sitio de estudio.....	14
4.2 Trabajo de campo y obtención de datos de <i>Charadrius nivosus</i>.....	15
4.2.1 Búsqueda y manejo de nidos.....	15
4.2.2 Captura de adultos y sus crías.....	16
4.2.3 Seguimiento de familias.....	16
4.3 Análisis estadísticos.....	17
4.3.1 Estimación de los parámetros que determinan el éxito reproductivo de <i>Charadrius nivosus</i>.....	17
4.3.2 Repetibilidad de características de historias de vidas y medidas morfológicas.....	19
4.3.3 Programas estadísticos utilizados para los análisis.....	19
5. RESULTADOS.....	20
5.1 Parámetros poblacionales de <i>Charadrius nivosus</i> en Bahía de Ceuta.....	20
5.2 Datos obtenidos para la estimación del éxito reproductivo de <i>Charadrius nivosus</i>.....	21
5.2.1 Determinantes del éxito reproductivo de los machos.....	22
5.2.2 Determinantes del éxito reproductivo de las hembras.....	24

5.3 Edad de los individuos y su relación con las fechas de puesta.....	26
5.4 Edad de los machos y su relación con las fechas de puesta.....	27
5.5 Repetibilidad de las características asociadas al éxito reproductivo.....	28
6. DISCUSIÓN.....	29
6.1 Situación poblacional de <i>Charadrius nivosus</i> en la Bahía de Ceuta.....	29
6.2 Éxito reproductivo.....	29
6.3 Repetibilidad de características asociadas al éxito reproductivo.....	35
7. CONCLUSIONES.....	37
8. REFERENCIAS.....	38
9. ANEXOS.....	46
10. PUBLICACIONES.....	49

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Adecuación y éxito reproductivo

La adecuación hace referencia a la habilidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse y generalmente es medida como el número de crías con las que el individuo contribuye a la siguiente generación (Grant y Grant 2011). La adecuación total de un individuo es la suma de su éxito reproductivo a través de su periodo de vida (Burger 1982). La adecuación ha sido igualada con tasas de crecimiento poblacional, como la medida no especificada de habilidad reproductiva y de supervivencia, la tendencia de dejar menos o mayor número de crías, o el producto de fertilidad y supervivencia (MacGraw y Caswell 1996). De manera más general, la adecuación podría ser definida como la contribución relativa de una cierta unidad de selección (por ejemplo una especie, un individuo o un gen) para las generaciones subsecuentes (Blanckenhorn 2010). Existen diversos estimadores de adecuación dependiendo del área de estudio, el cual puede ser organizado de manera jerárquica en términos de calidad, precisión y factibilidad (Endler 1986, ver también Blanckenhorn 2010, Tabla 1). Los ecólogos conductuales y evolutivos comúnmente consideran a los individuos como la unidad de selección: por tal motivo el éxito reproductivo durante su periodo de vida (medido con el número total de crías) es la medida ideal de adecuación (Blanckenhorn 2010), y de manera frecuente el éxito reproductivo se utiliza como un componente o medida de adecuación (*fitness*) en animales (Burger 1982).

Algunos individuos presentan características que les confieren ventajas reproductivas sobre otros individuos de su misma especie y por ende un mayor éxito reproductivo (Darwin 1871, Andersson 1994). El éxito reproductivo es definido como el pase de genes de una generación a otra y que a su vez estos genes puedan ser transmitidos a subsecuentes generaciones (Clutton-Brock 1988). En términos prácticos esto hace referencia al número de crías producidas por un determinado individuo (Clutton-Brock 1988). La selección natural es la parte de los cambios evolutivos en características heredables que son dirigidos por el diferencial éxito reproductivo individual de los organismos. El éxito reproductivo recibe mucha atención debido a que este conlleva a cambios evolutivos que genera adaptación biológica, y por lo tanto conduce a que

los organismos presenten o no ciertas características (Gardner y cols. 2011). Darwin (1859) argumentó que la selección natural favorece a aquellos individuos los cuales logran el máximo éxito reproductivo, los individuos por lo tanto aparecerán con características que maximicen su éxito reproductivo (actualmente conocido como adecuación Darwiniana) (ver Gardner y cols. 2011)

Uno de los ejes centrales en ecología evolutiva es la identificación de los factores que determinan el éxito reproductivo de los individuos (Crowell y Rothstein 1981). El éxito reproductivo puede ser afectado por la morfología, edad, conducta, sexo, tipo y éxito de apareamiento, optimización de la tamaño de huevos y de puesta (en aves e insectos, por ejemplo), selección del hábitat adecuado, longevidad y supervivencia (Carillo-Hidalgo 2005).

Tabla 1. Estimadores de adecuación y sus niveles por jerarquías (modificado de Endler 1986).

Estimadores de adecuación		
Componentes de adecuación individual		
-número de nietos		
-números de crías = éxito reproductivo		
l_x (supervivencia)	m_x (fecundidad)	éxito de apareamiento
-longevidad	-crías/durante la vida	-apareamiento durante la vida
-supervivencia invernal	-crías/temporada	-número de parejas/días
-reservas energéticas antes de invernarse	-tamaño de nidada	-probabilidad de apareamiento
-incremento en masa corporal	-inversión de energía/nidada	-apareamiento/no apareado una vez
-alimentos acumulados	-tiempo de inversión/nidada	
-tiempo de forrajeo		

Cuando se hace referencia a adecuación Darwiniana, comúnmente se hace referencia a cuatro componentes principales de historias de vida: supervivencia hasta la edad reproductiva, duración de vida reproductiva, fecundidad promedio por año durante la vida y supervivencia de crías desde su nacimiento hasta la edad de independencia o bien edad reproductiva. Tal concepto es central en el área de ecología y biología evolutiva, y es a menudo la variable dependiente de interés en estudios teóricos y empíricos (Brown 1988). De manera general, la supervivencia, fecundidad y éxito de apareamiento, o más precisamente el éxito de fertilización, son los componentes más importantes de la adecuación de los individuos (Arnqvist y Rowe 2005). Aquellos individuos que se desempeñan mejor que otros individuos en su misma población (en estos componentes) tienen una alta adecuación (Figura 1. modificado de Arnqvist y Rowe 2005).

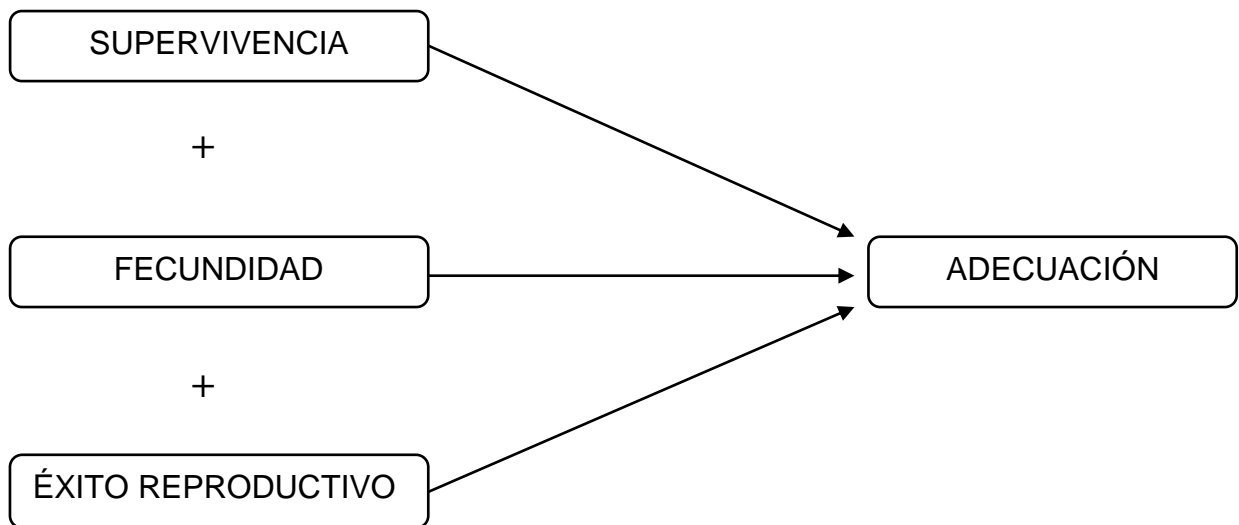


Figura 1. La adecuación puede ser dividida en tres componentes de adecuación: supervivencia, fecundidad, éxito reproductivo.

1.2 Conflicto de intereses entre los sexos y sus repercusiones en la adecuación de los individuos

Durante muchos años la gran mayoría de biólogos consideraron el apareamiento como un evento armonioso en el que machos y hembras cooperan el uno con el otro para producir progenie. En una especie monógama el éxito reproductivo de un miembro de la pareja se encontraría atado al éxito reproductivo del otro individuo. En dicha situación cualquier acción que elevara el éxito reproductivo de un miembro de la pareja, inmediatamente elevará el éxito reproductivo del otro miembro (Arnqvist y Rowe 2005). En general, esta visión del proceso de reproducción prevalece hasta el día de hoy, pero a menudo es incorrecta (Arnqvist y Rowe 2005). Los intereses evolutivos de dos individuos son raramente idénticos debido a que en general no comparten los mismos alelos para todos los loci. En términos generales, cuando esta situación ocurre, habrá competencia entre dichos alelos (Arnqvist y Rowe 2005). Debido a que los individuos tienen diferentes genotipos, los intereses evolutivos de dichos individuos entran en conflicto. Estrictamente definido como conflicto en los intereses evolutivos de los sexos (Parker 1979), el conflicto sexual surge dados los diferentes roles de los sexos en la reproducción. El conflicto de intereses puede surgir antes o después de que la fertilización tenga lugar, es decir puede ser precigótico (antes de la cópula) o postcigótico (después de la cópula) (Royle y cols. 2002).

El conflicto sexual precigótico surge por las diferencias en el éxito reproductivo que pueden alcanzar hembras y machos como resultado del número de parejas o cópulas que obtengan. Bateman (1948) demostró que los machos son capaces de incrementar su éxito reproductivo aumentando el número de parejas sexuales, mientras que las hembras fertilizan sus huevos después de uno o pocos apareamientos (Bateman 1948, Arnqvist y Nilsson 2000). De tal forma, los machos tratan de atraer a las hembras mediante el uso de señales sexuales o bien forzándolas a copular. Las hembras, por otra parte, debido a un número limitado de gametos y los altos costos de su producción, mantienen generalmente un papel selectivo, en el que ellas eligen a sus parejas potenciales o bien se resisten a la manipulación infligida por el macho (Gavrilets y cols. 2001).

El conflicto sexual postcigótico es comúnmente identificado durante el cuidado parental. El cuidado parental es una característica de historia de vida fundamental, la cual afecta la adecuación de los individuos mediante su impacto en la supervivencia y calidad de las crías (Clutton-Brock 1991, Dor y Loten 2010). El cuidado a las crías es costoso para los padres ya que implica un alto gasto de energía, los hace más susceptibles a depredación y reduce su futuro éxito reproductivo (Balshine-Earn y cols. 2002). Cada padre se podría beneficiar si el otro lleva a cabo todo o la mayor parte del cuidado de sus crías (Houston y cols. 2005). Este conflicto puede ser resuelto si alguno de los padres turna por completo el cuidado a su pareja mediante la desertión de las crías, o si ambos padres permanecen con su familia y cooperan para criar a su prole. Esta disyuntiva costo-beneficio del cuidado a las crías tiene implicaciones para la evolución del cuidado parental y las estrategias reproductivas (Thomas y Székely 2005), ya que el costo-beneficio para una estrategia reproductiva depende claramente de las oportunidades de apareamiento y las estrategias de cuidado. Primero, el número y calidad de machos sin pareja en una población y si las parejas potenciales cuidarán de la familia o no, determinan el costo-beneficio de aceptar o rechazar a la pareja. Segundo, el costo-beneficio de desertar también dependerá de las oportunidades de apareamiento. Cuando un macho deserta de su familia y busca una nueva pareja, éste cambia las oportunidades de apareamiento de todos los animales en la población. En particular, las oportunidades de apareamiento en este caso incrementarían para las hembras (Székely y cols. 2000).

El conflicto sexual a través de apareamientos (conflicto pre-cigótico) y la inversión parental (conflicto post-cigótico) representan presiones selectivas que determinan las características de historias de vida y pueden generar especiación (Royle y cols. 2002). En especies con cuidado paterno biparental el conflicto de intereses podría ocurrir debido a las diferencias en el nivel óptimo de inversión a su descendencia para cada uno de los padres (Trivers 1972). Los beneficios de proveer cuidado parental podrían darse en función del aumento de la supervivencia de las crías y la oportunidad de retener a la pareja para futuros eventos reproductivos (Székely y cols. 2000). Entre los beneficios de desertar del cuidado de las crías se encuentra la posibilidad de alcanzar eventos reproductivos adicionales con otras parejas, disminuir el riesgo de depredación y el desgaste energético causado por el cuidado parental

(Arnqvist y Rowe 2005). Sin embargo, la deserción conlleva costos como la disminución en la probabilidad de eclosión de los nidos, disminución en el número de volantones producidos o bien una mala calidad de las crías (Marques 2004).

1.3 Determinantes de éxito reproductivo en aves

En los animales, diversas estrategias conductuales y características maximizan el éxito reproductivo de los individuos (Sumner y cols. 2010). La fecha de puesta, la edad de los reproductores, la cantidad de cuidado parental y el número de crías afectan el éxito reproductivo. Se ha observado que el éxito reproductivo varía estacionalmente en especies animales de diversos taxa (aves, insectos, mamíferos y peces; (ver Verhulst 1995).

Estas características varían dependiendo de la condición de los padres. Así, en aves marinas la disponibilidad de alimento afecta la condición de los padres y esto puede repercutir en su desempeño reproductivo, fechas de inicio reproductivo, tamaño de los huevos, tamaño de nidada y mortalidad de las crías. Además, la disponibilidad de alimento frecuentemente se relaciona a las condiciones ambientales (Thyen y Becker 2006). También la fecha de puesta impacta el número de crías que podrían tener y sus expectativas de sobrevivencia (Verhulst y Nilsson 2008). Aquellos individuos que se reproducen al inicio de la temporada reproductiva tienen un mayor número de huevos, comparado con los reproductores tardíos (Rowe y cols. 1994). Ejemplos de esto se han observado en gansos que anidan en el ártico, rapaces de zonas templadas y muchos passeriformes (ver Rowe y cols. 1994). Lack (1947) describió cómo la llegada a las áreas reproductivas de los individuos coincidía con el pico en abundancia de alimento (cf Ricklefs 2000) y diversos trabajos han demostrado que las aves anidan más temprano cuando las condiciones de alimento son mejores (Daan y cols. 1990). De tal manera, los patrones estacionales de éxito reproductivo en aves podrían ser una consecuencia del cronometraje o coordinación *per se* (hipótesis de fecha), afectando a todos los individuos de la misma manera, o reflejando la diferente calidad entre reproductores indistintamente del cronometraje o coordinación de la reproducción (hipótesis de calidad), ambas hipótesis relacionadas estrechamente con éxito reproductivo y otros componentes de adecuación

(Verhulst y Nilsson 2008). También el tamaño de nidada en aves evolucionó por selección natural, maximizándose el éxito reproductivo de los padres (Lack (1947).

Recientemente otros factores asociados a éxito reproductivo han llamado la atención de investigadores. Un claro ejemplo es lo que se observa en aves reproductoras viejas, las cuales son más exitosas que algunas aves jóvenes. El incremento en el éxito reproductivo en individuos más viejos puede resultar del aprendizaje o experiencia adquirida a través de los años, un mejor desarrollo fisiológico o bien el incremento en la inversión reproductiva como un valor residual debido al declive reproductivo (DuVal 2012). También los individuos viejos suelen ser los que se reproducen más temprano en una población, producen nidadas más grandes y llevan a más crías a la edad de volantón, comparados con los individuos jóvenes (Hepp y Kennamer 1993). Comprender como la edad influye en el éxito reproductivo es de importancia para estudios de evolución de historias de vida y demografía poblacional (Komdeur 1996).

Otro aspecto fundamental y que se ha investigado como influye en el éxito reproductivo de los individuos es el tamaño y el peso corporal. Individuos grandes podrán ser más pesados y tener un mayor éxito reproductivo que los pequeños (Blums y cols. 2002). El éxito reproductivo puede estar relacionada con el tamaño corporal (LeBoeuf y Reiter 1988, en machos de elefantes marinos (*Mirounga angustirostris*); Kruuk y cols. 2002, en machos y hembras de ciervos rojos (*Cervus elaphus*); Grant y Grant 2000, en ambos sexos de pinzones de Darwin (*Geospiza fortis* y *G. scandens*) (ver Jensen y cols. 2002)). La influencia de masa corporal o peso sobre componentes de adecuación, como fecundidad y supervivencia ha sido establecida para algunas especies de aves. Las hembras pesadas producen nidadas más grandes y los machos con mayor peso logran un alto éxito reproductivo y altas tasas de supervivencia (Gibbons 1989, Chastel y cols. 1995).

1.4 Repetibilidad de características asociadas con el éxito reproductivo

Los organismos varían en su éxito reproductivo; la correlación de esta variación en éxito reproductivo con características es la selección natural. De tal manera que las causas de

selección natural son aquellas razones del por qué los organismos varían en éxito reproductivo y por qué el éxito reproductivo se encuentra correlacionado con ciertas características. Por otro lado, la selección natural causa que características asociadas con el éxito reproductivo sean heredables y estas se incrementen en frecuencia y puedan ser mantenidas. Es decir, una característica responde a selección natural si ésta varía entre individuos, es heredable, y se encuentra correlacionada con el éxito reproductivo (Stearn y Hoekstra 2000).

Ciertas características de historias de vida y morfológicas se encuentran asociadas al éxito reproductivo y por tal motivo éstas podrían ser heredables de una generación a otra; por lo tanto, conocer las heredabilidades de estas características es de importancia para lograr una mejor comprensión del diferencial éxito reproductivo entre individuos y los cambios que ocurren entre los individuos de una población (Falconer y Mackay 1996). Para estimar heredabilidad es necesario contar con datos de individuos con parentescos y más de una generación; esto complica la correcta estimación de heredabilidad en organismos que viven por muchos años y sobre todo en condiciones naturales (Kruuk y Hill 2008). Cuando no es posible estimar las heredabilidades, se suelen utilizar los estimados de repetibilidad (R), ya que diversos estudios de genética cuantitativa han demostrado que la repetibilidad fija los límites superiores de heredabilidad, al incluir los componentes genéticos y varianza permanente en su fórmula (Falconer y Mackay 1996, Naya 2010).

La medida R , es un concepto derivado de la teoría de genética cuantitativa, la cual describe la proporción de la varianza que ocurre entre individuos, más que dentro de los individuos (Lessells y Boag 1987, Falconer y Mackay 1996). Las estimaciones de repetibilidad son usadas en una amplia variedad de campos en ecología y evolución y son obtenidas de las medidas repetidas de algunos individuos (Lessells y Boag 1987, Wolak y cols. 2011). Conocer los estimados de R es de importancia debido a que si los individuos son altamente repetibles, sugiere que puede existir una base genética para la expresión de las características de nuestro interés (Boake 1989, Dohm 2002), y por otro lado, cuando se encuentra baja repetibilidad de las características, otros factores como por ejemplo factores ambientales podrían ser los principales determinantes de la expresión de las características de interés (Boake 1989, Dohm

2002). Estas aproximaciones de heredabilidad son útiles en áreas como ecología evolutiva, donde la dificultad de obtener estimaciones correctas de heredabilidad bajo condiciones naturales ha impedido en muchas ocasiones estudios acerca de la heredabilidad y evolución de caracteres (Boake 1989, Falconer y Mackay 1996, Wolak y cols. 2011). La medida común de R puede ser expresada como la proporción de la varianza total explicada por la diferencia entre grupos (Nakagawa y Schielzeth 2010).

$$R = \frac{\sigma_{\alpha}^2}{\sigma_{\alpha}^2 + \sigma_{\varepsilon}^2}$$

Donde σ_{α}^2 es la varianza entre grupos y σ_{ε}^2 es la varianza dentro los grupos. La suma de σ_{α}^2 y σ_{ε}^2 es conocido como el total de la varianza fenotípica (V_P) (Nakagawa y Schielzeth 2010). Características que muestran relativamente baja varianza dentro de individuos, en comparación con alta varianza entre individuos, denota características que son más repetibles. Es decir, cuando los individuos son consistentes a través del tiempo, y cuando los individuos se comportan de manera diferente uno de otro, entonces la característica es repetible (Bell y cols. 2009). Conocer la repetibilidad de características es de importancia en los procesos de selección, debido a que las fuerzas de selección dependen parcialmente de la repetibilidad de las características (Nakagawa y cols. 2007).

1.5 *Charadrius nivosus* como sistema biológico de estudio

El Chorlito nevado (*Charadrius nivosus*) es un ave pequeña (15-17 cm largo, 30-48 g; Fig. 2), la cual forma parte de una súperespecie junto con otros chorlitos similares (por sus parecidos morfológicos y conductuales): *C. alexandrinus* en Eurasia, *C. marginatus* en Africa y *C. ruficapillus* en Australia (Küpper y cols. 2009a). *Charadrius nivosus* es de interés debido a que exhibe una conducta reproductiva muy flexible, por lo que ha servido como un modelo ideal para estudiar evolución de la conducta reproductiva (Lessell 1984, Warriner y cols. 1986, Székely y cols. 1999). En una misma población y entre poblaciones es posible encontrar diferentes sistemas de apareamiento (monogamia, poliginia y poliandria) y el cuidado a las crías puede ser uniparental o biparental (Warriner y cols. 1986).



Figura 2. Macho de *Charadrius nivosus* durante la temporada reproductiva en la antigua salina, Bahía de Ceuta, Sinaloa.

En el caso donde sólo un padre se hace cargo de la familia, el padre desertor frecuentemente busca otra pareja para aparearse tan pronto le sea posible (poliandria o poliginia secuencial). Sin embargo, las frecuencias de estos sistemas de apareamiento y cuidado parental difieren dentro y a través de las poblaciones (Székely y Lessells 1993, Amat y cols. 1999) y tales variaciones permanecen poco comprendidas. La población de la Bahía de Ceuta con la cual trabajo presenta poliandria secuencial, es decir las hembras abandonan a los pocos días después de que eclosionan sus crías para buscar otro macho con quien reproducirse.

Los trabajos que se han realizado sobre éxito reproductivo en *Charadrius nivosus* se han centrado en evaluar éxito reproductivo desde una perspectiva de calidad de hábitats (Warriner y cols. 1986, Colwell y cols. 2005, Colwell y cols. 2011) y poco se sabe sobre cómo influyen características morfológicas (peso y tamaño) y de historia de vida (fechas de puesta, edad de los individuos reproductores y deserción) en el éxito reproductivo de esta especie. Comprender como estas características influyen en su éxito reproductivo es de importancia para comprender los patrones de apareamiento y cuidado parental en esta especie.

Gracias a los sitios donde *Charadrius nivosus* se reproduce (playas arenosas, salinas y orillas de lagos) y a la facilidad de observar su conducta reproductiva y darle seguimiento, esta especie se presta para realizar estudios de éxito reproductivo. Además contamos con datos de seis años de una población de *Charadrius nivosus* del Pacífico mexicano, lo cual nos permitió investigar si características morfológicas y de historias de vida se encuentran asociadas con su éxito reproductivo. Por otro lado, utilizar las medidas de repetibilidad nos puede dar el antecedente de la posible heredabilidad de las características asociadas con el éxito reproductivo en esta especie.

2. HIPÓTESIS

Hipótesis: El éxito reproductivo de machos y hembras de *Charadrius nivosus* se encuentra determinado por características morfológicas, así como características de historia de vida.

- Predicción 1: Machos y hembras más grandes tendrán un mayor éxito reproductivo que los individuos pequeños.
- Predicción 2: Machos y hembras más pesados tendrán un mayor éxito reproductivo que individuos ligeros.
- Predicción 3: Se espera que individuos más viejos tengan un mayor éxito reproductivo que individuos jóvenes.
- Predicción 4: Aquellos individuos que tengan sus nidos al principio de la temporada reproductiva tendrán un mayor éxito reproductivo que los reproductores tardíos.
- Predicción 5: Padres donde ambos sexos cuidan juntos por más tiempo a sus crías tendrán mayor éxito reproductivo que padres donde alguno de los sexos deserta rápidamente de la familia después de la eclosión.

3. OBJETIVOS

Determinar si características de historia de vida y características morfológicas se encuentran asociadas con el éxito reproductivo de *Charadrius nivosus* en una población natural.

3.1 Objetivos particulares

En *Charadrius nivosus*:

1. Describir los parámetros poblacionales a través de los diferentes años de estudio.
2. Determinar si características de historia de vida (edad de los reproductores, fechas de puesta de nidos y tiempo de deserción) influyen en su éxito reproductivo.
3. Determinar cómo las características morfológicas (tamaño y peso corporal) influyen en su éxito reproductivo.
4. Evaluar si las características relacionadas al éxito reproductivo son consistentes (tienen alta repetibilidad) o son inconsistente (no son repetibles).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Sitio de estudio

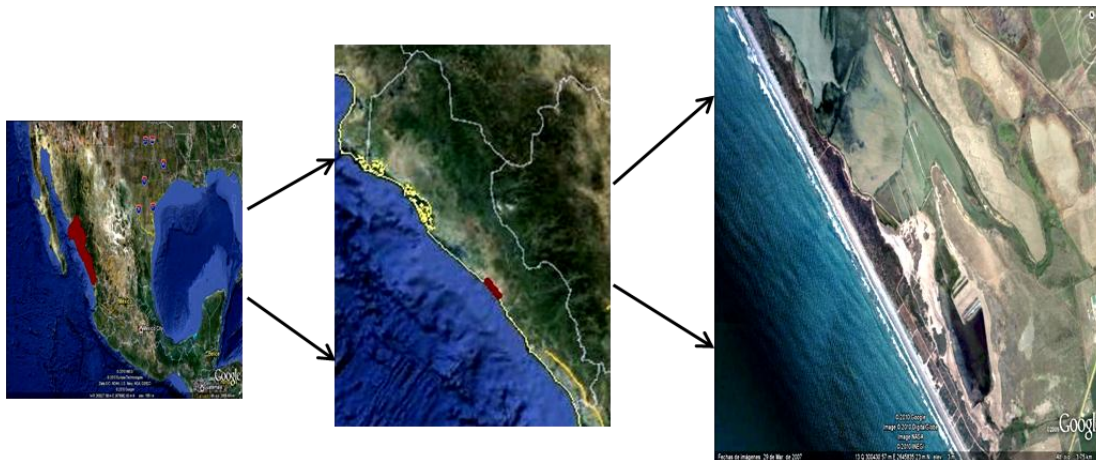


Figura 3. Ubicación de la antigua salina en la Bahía de Ceuta-Tempehuaya, municipio de Elota, Sinaloa.

El sitio de estudio se encuentra ubicado en la Bahía de Ceuta-Tempehuaya, municipio de Elota, Sinaloa ($24^{\circ} 06'$ y $24^{\circ} 15'$ N y $107^{\circ} 11'$ y $107^{\circ} 24'$ O) (Figura 3). En 1986 la playa fue declarada como santuario de tortuga marina por el gobierno mexicano, es un 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). El sitio donde se reproduce *Charadrius nivosus* es una antigua salina dividida con bordes de tierra, con una extensión aproximada de 150 hectáreas. En la parte norte, se localizan las aguas de la bahía, las cuales son someras y tranquilas, y separadas del Mar de Cortés por un brazo de vegetación sub-caducifolia y manglar. Su clima es seco estepario, cálido, con lluvias en el verano y una temperatura media anual de 23.3°C (máxima de 41°C y mínima de 3°C) (Muñoz del Viejo y Vega, 2002).

Durante seis temporadas reproductivas de *Charadrius nivosus* (cada temporada comprende de Abril a Julio; 2006 a 2011), obtuve datos de los reproductores asentados en la antigua salina de la Bahía de Ceuta, sitio donde se reúnen la mayoría de los individuos a reproducirse. Durante estos años se han obtenido diversas medidas morfológicas, de historia de vida y otros

parámetros poblacionales (número de reproductores, destino de los nidos, etc), por lo cual contamos con una robusta base de datos de los individuos de esta población.

4.2 Trabajo de campo y obtención de datos de *Charadrius nivosus*

4.2.1 Búsqueda y manejo de nidos

La metodología seguida para el trabajo de campo y la obtención de datos fue la establecida por Székely y colaboradores en sus trabajos con *Charadrius alexandrinus* (Székely y cols. 2008). Para la búsqueda de nidos usé un escondite móvil con la finalidad de disminuir la perturbación a los individuos reproductores (Székely y cols. 2003; Anexo 1). Los escondites móviles fueron ubicados en un punto donde la visión de la zona fue amplia y con el uso de un telescopio se realizaba un barrido de la zona, los nidos se ubicaron cuando fue posible observar a los adultos incubando. Otra técnica para ubicar los nidos fue realizar recorridos por las zonas y cuando observamos a los adultos realizar la conducta de ala rota, nos alejamos algunos metros logrando con esto que los individuos regresaban a sus nidos a incubar, lo cual delataba la ubicación del nido.

Cuando un nido fue localizado, se procedió a tomar su ubicación geográfica utilizando un GPS manual y una marca se colocó a aproximadamente 10 m del nido para su fácil ubicación a distancia. A cada huevo se le asignó un código y se le tomaron medidas de largo y ancho con un vernier (medidas tomadas en milímetros). Los huevos fueron flotados en un recipiente con agua, con la finalidad de estimar las fechas de puesta del nido y la fecha de eclosión de estos (Anexo 2). Al colocar los huevos en un recipiente con agua éstos toman diversos ángulos y alturas en la columna de agua dependiendo del desarrollo del embrión, con lo cual podemos estimar el tiempo transcurrido desde su puesta. Tomamos la edad del huevo con menor tiempo de puesta como la edad del nido y consideramos una edad de incubación de 25 días. Los nidos fueron visitados frecuentemente (4-7 días) para conocer su destino (abandonado, depredado, inundado, desconocido, eclosionado). Cuando los nidos alcanzaron una edad de 20 días fueron visitados todos los días y cuando se escucha tocar o piar a los pollos las visitas fueron de 3 veces por día para lograr capturar a las crías al momento de su eclosión (las crías son precociales y abandonan el nido a las pocas horas después de eclosionar).

4.2.2 Captura de adultos y sus crías

Los adultos fueron capturados cuando éstos se encontraban incubando sus huevos. Para realizar las capturas me aseguré que el nido estuviese completo o que tuviese más de cinco días de puesto, ya que de no ser así el riesgo de que fuesen abandonados los nidos aumentaba. Para la captura de los adultos utilicé las trampas de embudo (Anexo 3), las cuales fue colocada sobre el nido ubicando a este en el centro, después me alejé entre 150 a 200 metros para que el adulto regresara a incubar. Los machos fueron capturados por lo general durante las noches y las hembras durante las mañanas o tardes, esto, porque presentan ese patrón de incubación (los machos incuban por la noche y las hembras durante el día) (AlRashidi y cols. 2010).

A aquellos adultos que fueron capturados y que no contaban con anillos se les colocó una combinación única de tres anillos de color de plástico y un anillo de acero con un código numérico (cada combinación es única para cada individuo), con la finalidad de obtener datos morfométricos (para responder a diversas preguntas de investigación en un futuro) se le tomaron medidas de longitud de tarso, longitud alar (ambas en milímetros) y peso (utilizando una pesola de 50 g).

Las crías, al ser precociales, abandonan el nido a las pocas horas de haber eclosionado, por lo cual fue necesario capturarlas en el nido. Cuando las crías fueron capturadas, se les colocó un anillo de plástico de color y un anillo de acero con un código numérico. A las crías de una misma familia se les colocaron anillos de diferente color para su reconocimiento en futuras observaciones a distancia. Datos de longitud de tarso (en milímetros) y peso (utilizando pesola de 10 g) fueron tomados.

4.2.3 Seguimiento de familias

Las familias de Chorlito nevado son altamente móviles y dejan el nido a las pocas horas después de que eclosionan las crías. Por ello fue necesario darles seguimiento para lograr conocer cuál de los padres proveyó el cuidado y saber cuántas crías llegaron a la edad de independencia (se consideran independientes a los 25 días). De igual manera, gracias a este seguimiento se logró conocer cuál o cuáles de las crías sobrevivieron durante la temporada

reproductiva. Cada familia fue reconocida por la combinación única de anillos de color de los padres o del padre que proveía el cuidado.

Cuando las familias fueron localizadas, tomamos el punto de ubicación del observador y estimamos la distancia entre la familia y el observador; con esto se logró tener una ubicación más precisa de la familia. Durante cada registro obtuvimos la identidad del padre que se encontraba con la familia y cuál de las crías sobrevivía; cuando algún miembro de la familia no se observó, se realizó una observación de aproximadamente 15 minutos a la familia para declarar la ausencia del padre. El abandono de las familias por alguno de los padres se determinó si después de tres encuentros con la misma familia el mismo padre estuvo ausente. Tomamos la media entre la última observación cuando ambos padres atendían a la familia y la primera observación sin alguno de los padres como fecha de deserción.

4.3 Análisis estadísticos

4.3.1 Estimación de los parámetros que determinan el éxito reproductivo de Charadrius nivosus

Utilicé los datos obtenidos en los años 2006 a 2011. Los datos fueron obtenidos de aquellas familias a las cuales se logró darles seguimiento durante cada temporada reproductiva y de las cuales conocíamos el destino final (familias que llevaron a por lo menos una cría a la edad de independencia o familias que sus pollos murieron antes de alcanzar la edad de independencia). El éxito reproductivo de los individuos fue medido como el número de crías que una pareja o un individuo llevó hasta la edad de 25 días (cuando a una cría se le considera independiente).

Para explicar si las características de historia de vida edad de los reproductores, fecha de puesta de nidos (las cuales fueron estandarizadas; ver abajo) y días en los que deserta la hembra, así como características morfológicas tamaño y peso corporal se encuentran ligadas al éxito reproductivo de machos y hembras, utilicé un Modelo Lineal Generalizado Mixto (GLMM por sus siglas en Inglés) con variable respuesta con distribución de Poisson para los datos de machos y otro para datos de hembras. Elegí este modelo dado que en nuestros datos contamos con medidas repetidas de los individuos y nuestros datos no presentan distribución

normal (Zuur y cols. 2009). En ambos modelos introduje como variable de respuesta el número de crías (0, 1, 2, 3) que llegaron a la edad de independencia y las características de historias de vida y morfológicas antes mencionadas como variables explicativas. Presento el modelo general del GLMM con los estimados de las variables (estimado) \pm su error estándar (E.E), al igual que su valor z y la probabilidad (P). En ambos modelos (machos y hembras) incluí sus interacciones y fui removiendo manualmente aquellas variables e interacciones que fueron menos significativas, para determinar cual modelo se adecuaba mejor comparé los modelos usando el criterio de información de Akaike (AIC [Akaike's Information Criteria] donde el modelo que presenta valores más bajos es el modelo mejor adecuado).

Para investigar si la edad de los individuos reproductores (machos y hembras), se encuentra asociada a las fechas de puesta, utilicé un modelo de Ecuación de Estimación Generalizada (GEE por sus siglas en Inglés). La elección de dicho análisis se basó en que nuestros datos se presentan medidas repetidas de los individuos y no son balanceados. En este análisis utilicé la identidad de los individuos como sujeto (para justificar las medidas repetidas de los individuos machos y hembras). Se presenta el modelo general con los valores de X^2 , grados de libertad (gl), tamaño de muestra (n) y su valor de probabilidad (P). Además, presento el valor beta del intercepto (β) con su error estándar (E.E) y los intervalos de confianza (IC) inferiores y superiores al 95%.

Para evaluar si los individuos reproductores de *Charadrius nivosus* adquirirían experiencia en cuanto a la fechas de puesta con la edad, realicé un análisis de regresión con más de un valor en Y por cada valor de X (Sokal y Rohlf 1995). En el eje Y utilicé las fechas de puesta de los individuos y en el eje X la edad de los individuos.

Para evitar sesgos con la variable fecha de puesta se omitieron todos aquellos datos de nidos de segundas puestas, tanto de machos como hembras, y solo se usó la primera puestas de cada año, además, las fechas de puesta fueron estandarizadas substrayendo la media de la fecha de puesta para cada año y dividiendo este valor por la desviación estándar, de tal manera que cero es la media de los datos con \pm desviaciones estándar en el eje de la variable dependiente

(Laaksonen y cols. 2002), los valores negativos de la media se refiere a nidadas que son producidas temprano, mientras que, los valores positivos se refiere a la fecha de puesta después que la media de la población. Las edades de los reproductores fue calculada gracias a los registros de los individuos anillados, asumí que para los individuos durante el 2006 fue su primer año como reproductores y se les asignó la edad de 1 año (exceptuando a los individuos marcados por Pronatura en años anteriores), en los casos donde tuve nuevos individuos como reproductores en la población (en los años subsecuentes al 2006) les consideré como si fuese su primer año reproductivo. Como una medida de tamaño corporal tomamos el promedio de la longitud de los tarsos de los individuos. Esta medida es aceptada debido al hecho que el crecimiento del tarso es completado justo antes de ser volantones en muchas especies (Potti y Merino 1994)

4.3.2 Repetibilidad de características de historias de vidas y medidas morfológicas

Para los análisis de repetibilidad utilicé el paquete estadístico *rptR* del programa estadístico R R Development Core Team 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>), desarrollado por Nakagawa y Schielzeth (2010). El modelo utilizado para estimar repetibilidad fue el modelo lineal de efectos mixtos, el cual se programa con la función *rpt.remlLMM* debido a que estos modelos estiman directamente las varianzas entre grupos y la varianza dentro los grupos, las cuales son necesarias y suficientes para los estimados de repetibilidad. Además, estos modelos son capaces de trabajar apropiadamente tanto con diseños balanceados como desbalanceados y nos permiten utilizar datos con distribuciones normales, así como datos que se alejen ligeramente de la normalidad (Nakagawa y Schielzeth 2010).

4.3.3 Programas estadísticos utilizados para los análisis

Los análisis de repetibilidad y los GLMM se llevaron a cabo en el programa R versión 2.14.0. En el caso de los análisis de éxito reproductivo usé un GLMM con la función *lmer* del paquete *lme4*. Los análisis GEE se llevaron a cabo en el programa IBM SPSS versión 19 (Chicago, Illinois 2010)

5. RESULTADOS

5.1 Parámetros poblacionales de *Charadrius nivosus* en Bahía de Ceuta

En total, 616 nidos han sido reportados en el periodo 2006-2011. De estos nidos, 332 eclosionaron (54%); nidos sin eclosionar fueron 23 (4%); el número de nidos depredados ha sido de 115 (19%); abandonados 44 (7%); inundados 40 (6%), por último, no se conoce el destino de 62 nidos (10%). En cuanto al porcentaje de eclosión, éste se mantuvo constante durante los años de estudio. La mayor causa de pérdida de nidos es la depredación, seguida por el abandono de nidos, los nidos inundados y por último aquellos nidos que no eclosionaron. En la Tabla 2 se muestra el destino del total de nidos acumulados durante los seis años de estudio, así como el destino de los nidos para cada año.

Tabla 2. Destino de los nidos durante el periodo 2006 a 2011 en la Antigua Salina de Bahía de Ceuta.

Año	Eclosionados	Depredados	Inundados	Abandonados	No Eclosionado	Desconocidos	Total
2006	64 (40%)	41 (25%)	0 (0%)	11 (7%)	7 (4%)	38 (24%)	161
2007	83 (59%)	23 (16%)	0 (0%)	7 (5%)	12 (9%)	15 (11%)	140
2008	44 (58%)	10 (13%)	11 (14%)	10 (13%)	1 (2%)	0 (0%)	76
2009	47 (64%)	6 (8%)	13 (18%)	2 (3%)	3 (4%)	2 (3%)	73
2010	59 (61%)	22 (23%)	1 (2%)	7 (7%)	0 (0%)	7 (7%)	96
2011	35 (50%)	13 (19%)	15 (21%)	7 (10%)	0 (0%)	0 (0%)	70
Total	332	115	40	44	23	62	616

El número total de huevos que tuvimos para cada temporada fue de: 2006; 456, 2007; 389, 2008; 206, 2009; 231, 2010; 271, 2011; 203. Entre otras cosas, tuvimos durante el 2006 la cantidad de 143 huevos eclosionados de los cuales 25 crías llegaron a la edad de volantón y 313 huevos sin eclosionar, para el 2007; 217 con 53 volantones y 172 sin eclosionar, 2008; 102 y 18 volantones y 104 no eclosionados, 2009; 110 y 36 volantones con 121 huevos sin eclosionar, 2010; 156 y 43 volantones y 115 huevos que no eclosionaron y finalmente durante

el 2011 a 95 huevos que eclosionaron con un total de 41 volantones producidos y 108 huevos sin eclosionar. En la Figura 4 se muestra en las barras el destino de los huevos para cada temporada reproductiva.

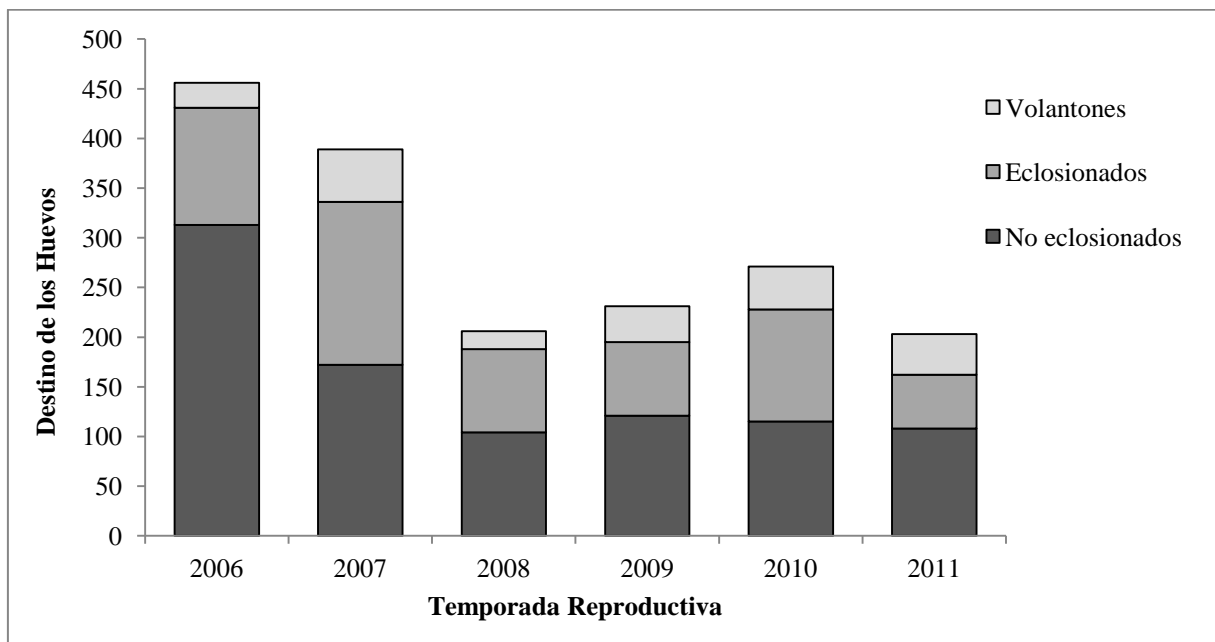


Figura 4. Destino del total de huevos por temporada reproductiva. La barra completa representa el 100% de los datos, en el caso de huevos eclosionados el total es representado con la sumatoria de “Eclosionados” y “Volantones”.

5.2 Datos obtenidos para la estimación del éxito reproductivo de *Charadrius nivosus*

Obtuve el destino de las familias para 135 individuos machos con 198 observaciones para estos machos (algunos individuos se repiten entre años, lo cual hace que difiera el número de observaciones e individuos), mientras que para las hembras conocí el destino de las familias de 122 hembras y 175 observaciones de las mismas (misma observación que arriba). Para machos tuve 105 familias donde las crías que no llegaron a la edad de independencia y 93 en los cuales al menos una de sus crías llegó a ser independientes. Para las hembras tuve un total 82 datos con destino conocido de no llevar a ninguna de sus crías a ser independientes y 93 con destino de al menos una cría con edad de independencia.

5.2.1 Determinantes del éxito reproductivo de los machos

El éxito reproductivo de los machos se encuentra asociado a su edad, las fechas en las cuales establecen sus nidos y el tiempo que permanecen ambos padres juntos (deserción) (Tabla 3). Los machos más viejos tuvieron un mayor éxito reproductivo que aquellos machos jóvenes (GLMM: (estimado \pm E.E) 0.11 ± 0.055 , $z = 2.03$, $P = 0.04$) (Figura 5; Edad). En cuanto a las fechas de establecimiento de nidos, aquellos machos que tuvieron sus nidos más temprano durante la temporada reproductiva fueron más exitosos (GLMM: -0.27 ± 0.10 , $z = -2.55$, $P = 0.01$) (Figura 5; FechasEst). El tiempo que tardó en desertar la hembra de las familias se encontró asociado con el éxito reproductivo de los machos, en este caso, el éxito reproductivo de machos se incrementó en aquellas familias donde la hembra permaneció más tiempo proveyendo cuidado junto con el (GLMM: 0.03 ± 0.008 , $z = 3.79$, $P = 0.0001$) (Figura 5; Deserción).

Tabla 3. Estimados de los parámetros del mejor modelo adecuado del GLMM en los machos. El modelo explica el éxito reproductivo de los machos. La identidad de los individuos fue incluida como un efecto aleatorio. La variable de respuesta fue el número de crías que alcanzaron la edad de independencia. El número de observaciones es 130, mismas que fueron tomadas de 84 individuos.

Predictores del Modelo	Estimados	Error Estándar	z	P
Intercepto	0.389	3.297	0.118	0.906
Edad	0.113	0.055	2.035	0.041
Fecha de Puesta	-0.273	0.106	-2.558	0.010
Deserción	0.032	0.008	3.792	0.001
Tarso	0.042	0.129	0.329	0.741
Peso	-0.051	0.034	-1.500	0.133

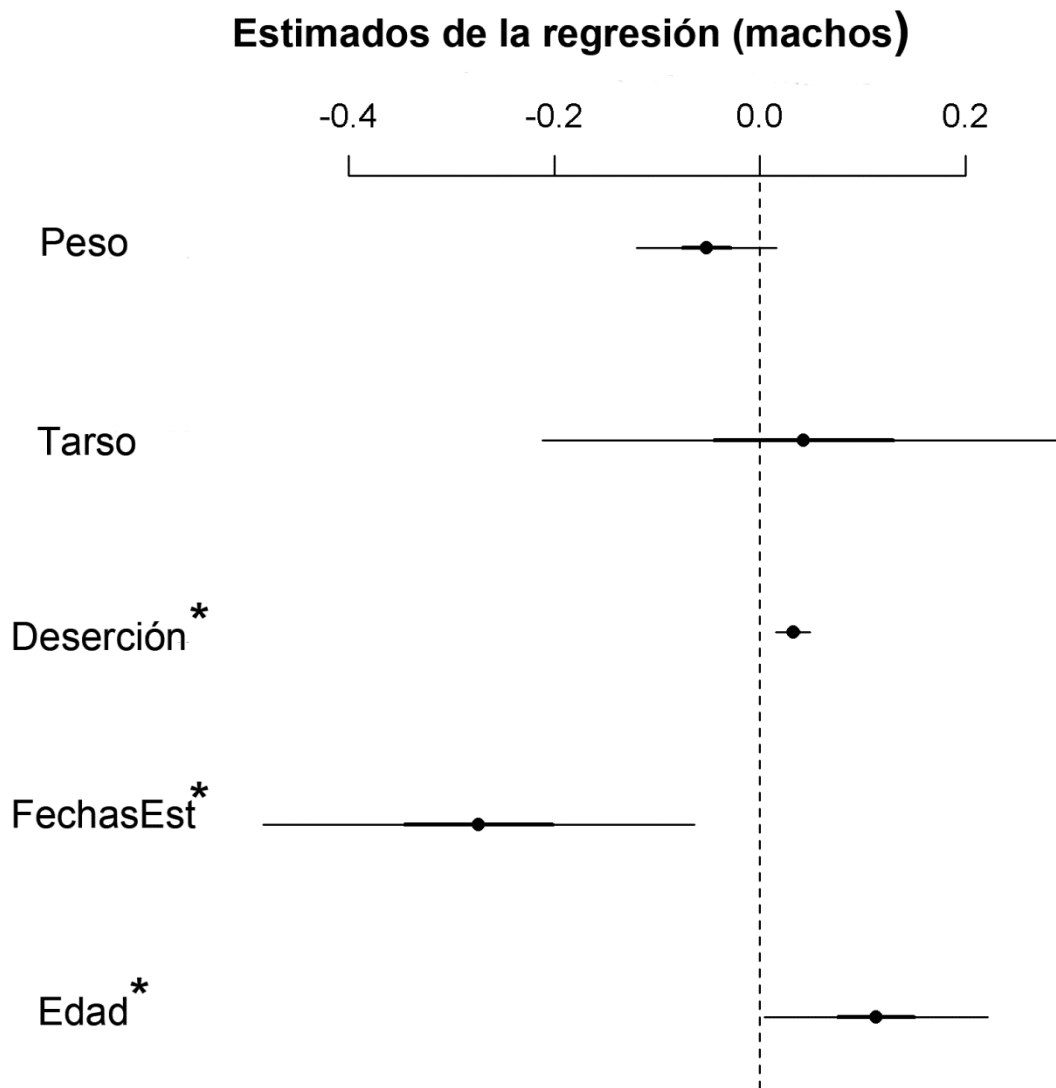


Figura 5. Presentación visual de los estimados de regresión de los GLMM con sus intervalos de confianza (IC) al 95% (línea delgada) para evaluar las características que se encuentran asociadas con el éxito reproductivo en los machos, en el caso donde los intervalos de confianza no tocan o cruzan cero (línea punteada) estas variables son estadísticamente significativas (marcadas con asteriscos; ver Tabla 3).

5.2.2 Determinantes del éxito reproductivo de las hembras

El éxito reproductivo de hembras de *Charadrius nivosus* se encuentra asociado a las fechas de puesta de sus nidos, el tiempo que permanecen ambos padres proveyendo cuidado (deserción) y a su peso (Tabla 4). Las hembras que tienen sus nidos más temprano en la temporada reproductiva logran un mayor éxito reproductivo, que aquellas que ponen sus nidos después de la media de puesta de la población (GLMM: (intercepto \pm E.E) -0.24 ± 0.09 , $z = -2.47$, $P = 0.01$) (Figura 6; FechasEst). El tiempo que transcurre hasta que las hembras desertan estuvo asociado con su éxito reproductivo, donde, hembras que permanecen más tiempo junto con su familia logran un mayor éxito reproductivo (GLMM: 0.03 ± 0.008 , $z = 3.83$, $P = 0.0001$) (Figura 6; Deserción). En el caso del peso, hembras que son más ligeras tuvieron mayor éxito reproductivo que hembras pesadas (GLMM: -0.10 ± 0.04 , $z = -2.54$, $P = 0.01$), (Figura 6; Peso).

Tabla 4. Estimados de los parámetros del mejor modelo adecuado en un GLMM, el cual explica el éxito reproductivo en las hembras (la identidad de los individuos fue incluida como un efecto aleatorio en este modelo, y los datos fueron de 118 observaciones de 81 individuos), variable de respuesta fue el número de crías que alcanzaron la edad de independencia.

Predictores del Modelo	Estimados	Error Estandar	z	P
Intercepto	4.930	2.825	1.745	0.081
Edad	0.095	0.060	1.570	0.116
Fecha de puesta	-0.243	0.098	-2.476	0.013
Deserción	0.031	0.008	3.833	0.001
Tarso	-0.057	0.128	-0.446	0.655
Peso	-0.103	0.040	-2.545	0.010

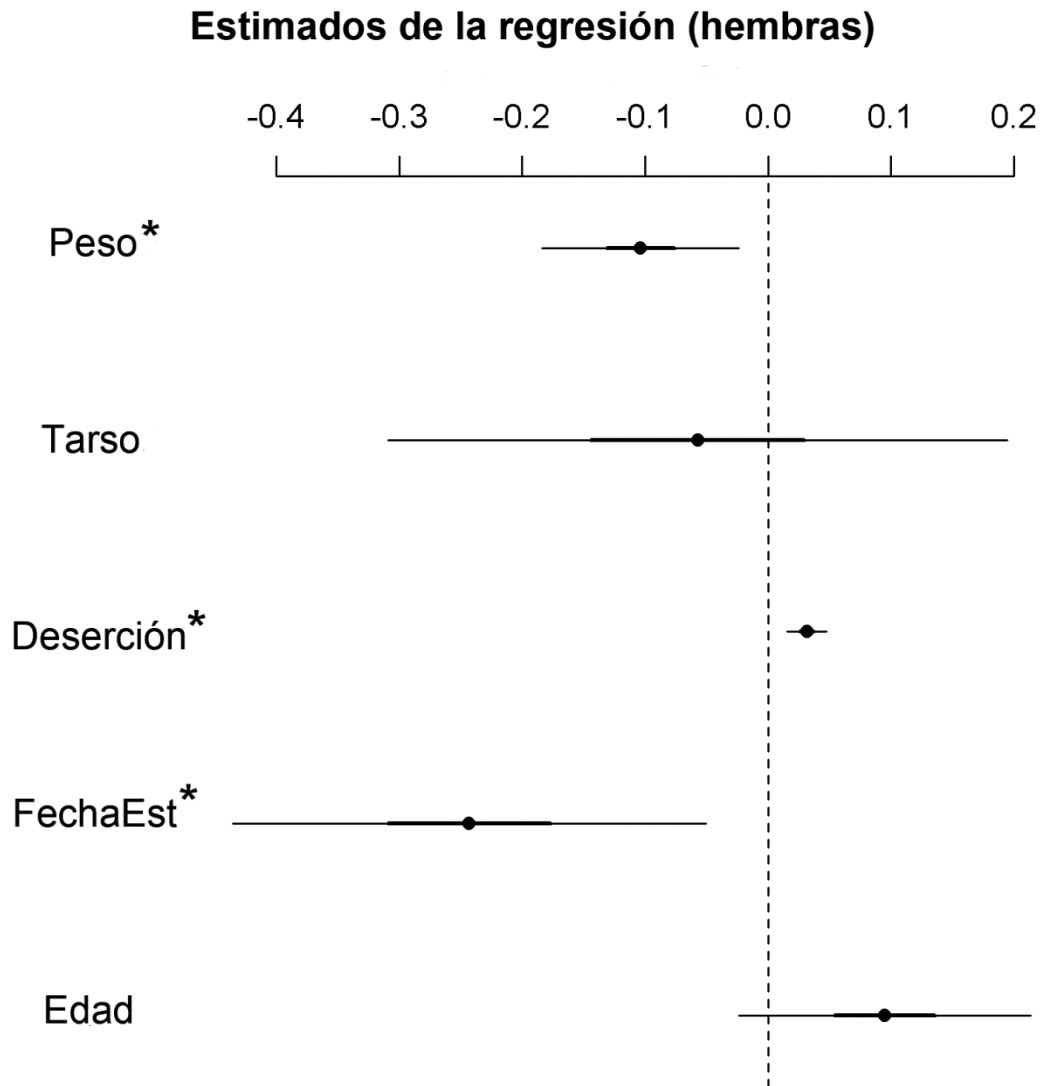


Figura 6. Presentación visual de los estimados de regresión de los GLMM con sus intervalos de confianza (IC) al 95% (línea delgada) para evaluar las características que se encuentran asociadas con el éxito reproductivo en las hembras, en el caso donde los intervalos de confianza no tocan o cruzan cero (línea punteada) estas variables son estadísticamente significativas (marcadas con asteriscos; ver Tabla 4).

5.3 Edad de los individuos y su relación con las fechas de puesta

La fecha en que los machos establecen sus nidos difiere entre la edad de los individuos (GEE: X^2 de Wald = 114.09, gl = 5, n = 151, P = 0.0001); los machos más jóvenes tienden a anidar más tarde que los machos más viejos (prueba post-hoc LSD; edad 1 vs edad 5 y edad 1 vs edad 6, P = 0.001 en ambos casos; β = -0.942, E.E = 0.039, IC inferior al 95% = -1.02, IC superior al 95% = -0.86, P = 0.0001; Fig. 7). Las hembras no muestran una tendencia clara, ya que ponen sus nidos tanto en fechas tempranas como tardías, independientemente de su edad (GEE: X^2 de Wald = 31.77, gl = 5, n = 126, P = 0.0001); sin embargo, las hembras no mostraron diferencias en las fechas de puesta entre los individuos más jóvenes con respecto a los más viejos (prueba post-hoc LSD; edad 1 vs edad 5 y edad 6, P > 0.70; β = 0.521, E.E = 0.60, IC inferior al 95% = -0.67, IC superior al 95% = 1.71, P = 0.39; Fig. 7).

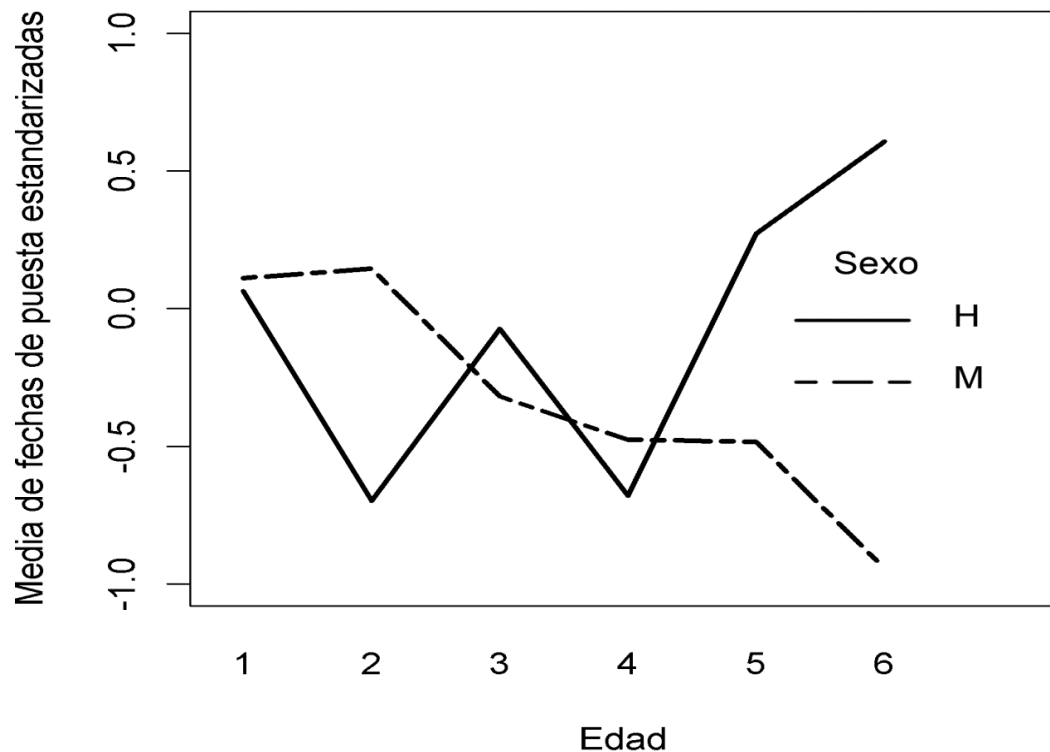


Figura 7. Relación entre las edades de los individuos reproductores en ambos sexos y sus medias en las fechas de establecimiento de nidos (fechas estandarizadas; ver método en sección de *Análisis Estadísticos*). En el caso de los machos (línea punteada) se observa que conforme aumenta su edad, tienden a anidar en fechas más tempranas. Para hembras (línea sólida) no existe un patrón claro, al presentar una alta variación en las fechas de puesta con respecto a su edad.

5.4 Edad de los machos y su relación con las fechas de puesta

Encontramos una relación negativa entre la edad de los machos y la fecha cuando establecen sus nidos. Los resultados obtenidos de la regresión nos muestran que la edad de los machos estuvo relacionada negativamente con la fecha de puesta (Figura 8): los machos más viejos ponen sus nidos más temprano durante la temporada reproductiva ($F_{1, 419} = 31.573$, $R^2 = 0.070$, $\beta = -0.174$, $P < 0.001$).

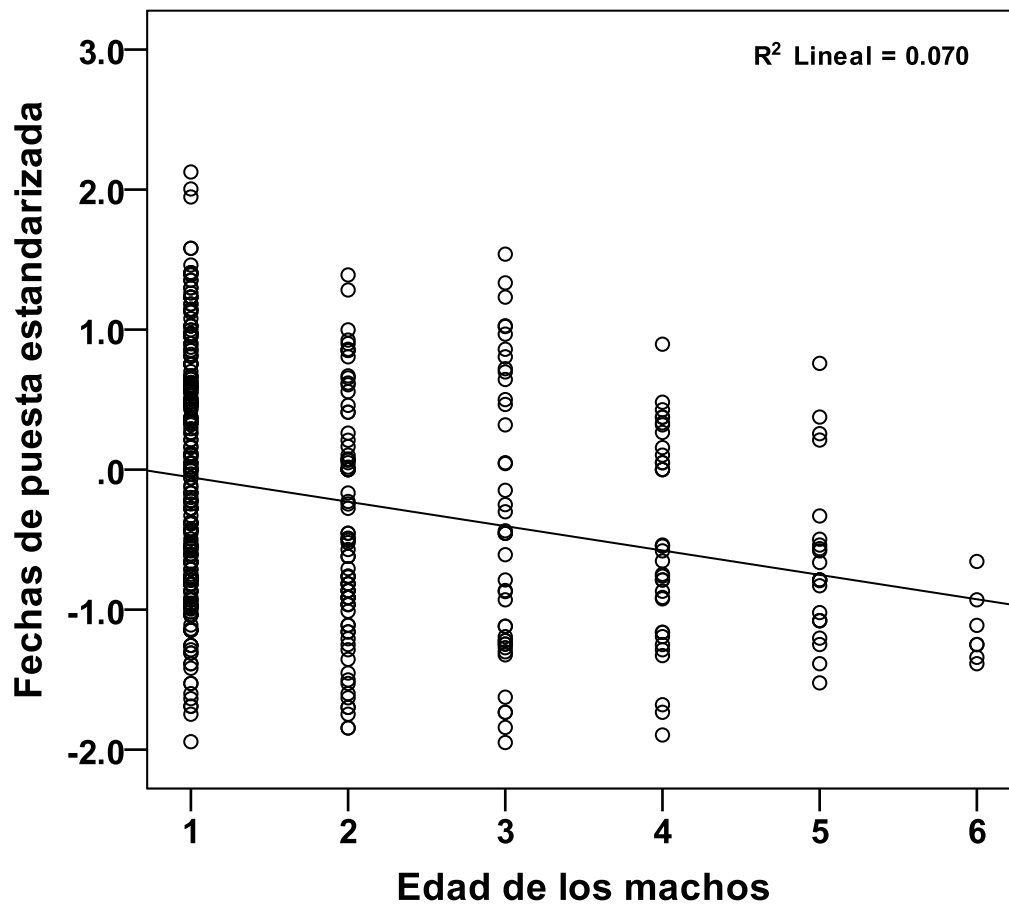


Figura 8. Se muestra la relación negativa que existe entre edad de los machos y las fechas de establecimiento de sus nidos.

5.5 Repetibilidad de las características asociadas al éxito reproductivo

Las fechas de en las cuales establecen sus nidos los machos fueron considerablemente repetibles ($R = 0.241$, 95% CI: 0.10 a 0.37, $P = 0.0004$; Tabla 5). Para las hembras, las fechas de puesta, al igual que el tiempo de deserción fueron no consistentes o no repetibles (Tabla 5); sin embargo encontramos que el peso de las hembras fue significativamente repetible ($R = 0.41$, 95% CI: 0.25 a 0.55, $P < 0.0001$; tabla 5).

Tabla 5. Consistencia de características asociadas al éxito reproductivo de *Charadrius nivosus*. Repetibilidades (R) y su error estándar (E.E), los valores de P asociados a los estimados, así como el número de observaciones n (o), y número de individuos n (i).

	R (E.E)	P	n (o), n (i)
Machos			
Fechas de Puesta	0.241 (0.069)	< 0.001	286, 97
Hembras			
Fechas de Puesta	0.033 (0.052)	1	225, 81
Peso	0.414 (0.075)	< 0.001	225, 74
Deserción	0.273 (0.136)	0.120	81, 31

6. DISCUSIÓN

6.1 Situación poblacional de *Charadrius nivosus* en la Bahía de Ceuta

El monitoreo a largo plazo de esta población nos ha mostrado que la población de Ceuta de *Charadrius nivosus* se encuentra en declive. Al igual que en otras poblaciones del Pacífico en Norteamérica, la presencia de los humanos y sus actividades afecta a las poblaciones reproductoras de esta especie (Lafferty y cols. 2006). Del año 2006, cuando se inicio este proyecto, al año 2011, la población de *Charadrius nivosus* en Ceuta ha declinado en más de un 50%, tanto en número de nidos como número de individuos reproductores. Esto se debe principalmente al deterioro de la antigua salina (por causas naturales y antropogénicas) ya que, la calidad del hábitat ha declinado a través de los años asociado principalmente con la erosión de los bordos que dividen los estanques y al nulo manejo de entrada de agua a la salina, lo que permite el paso libre del agua a las zonas de anidación y como consecuencia se pierden nidos por inundación y sitios de anidación. Por otro lado, el agua de la salina permanece tan solo hasta Mayo al no recibir agua de mareas hasta el mes de Julio (el agua se evapora rápidamente entre Marzo y Mayo cuando el área no recibe aporte de agua de mareas) y la falta de agua durante el pico de eclosión (finales de Mayo y todo Junio) provoca la muerte por inanición de la mayoría de las crías, afectando el éxito reproductivo de los individuos reproductores y sus crías (Küpper y cols. 2009b).

6.2 Éxito reproductivo

Los resultados obtenidos sobre éxito reproductivo muestran que la edad de los individuos, la fecha de establecimiento de nidadas, así como el tiempo que transcurre hasta la deserción por parte de las hembras estuvo asociada con el éxito reproductivo de los machos. Por otro lado las fechas de puesta, el tiempo que transcurre hasta la deserción de sus nidadas y el peso corporal estuvo asociado con el éxito reproductivo de las hembras.

La edad de los machos de *Charadrius nivosus* estuvo asociada a su éxito reproductivo: los machos más viejos fueron más exitosos que los jóvenes. Diversos trabajos han encontrado que individuos jóvenes de aves son menos exitosos que los individuos viejos (Curio 1983, Geslin y

cols. 2004). Estos trabajos muestran que el desempeño reproductivo podría mejorar con la edad en individuos viejos gracias a que son más eficientes en sus técnicas de forrajeo, en búsqueda de sitio óptimos de reproducción y de parejas de alta calidad (*constraint hypotheses*; Curio 1983). De manera interesante, los resultados que obtuve muestran que la edad de los machos está relacionada con las fechas de puesta, ya que individuos más viejos tuvieron sus nidos más temprano durante las temporadas reproductivas. Este resultado concuerda con la hipótesis de experiencia reproductiva (*breeding experience hypotheses*; la cual forma parte de la *constraint hypotheses*), que predice que los individuos podrían acumular experiencia reproductiva en cuanto a la construcción de nidos, defensa de crías y búsqueda de alimento (entre otras características) conforme aumenta su edad (Komdeur 1996, Robertson y Rendell, 2001). Pärt en el 2001, demostró vía experimentos que el incremento en el éxito reproductivo conforme aumenta la edad se debe principalmente a que con la edad los individuos tienen acceso a territorios de alta calidad, debido a la experiencia acumulada. Mis resultados sugieren que los machos más exitosos en nuestra especie de estudio adquieren experiencia al paso de las temporadas, lo que los llevaría a llegar más temprano al sitio de reproducción, escoger los mejores sitios para anidar y formar parejas, año con año. Para las hembras no sería el caso, debido a que hembras siempre encuentran una pareja y pueden anidar siempre temprano porque existe un exceso de machos en la población (Küpper y cols. datos sin publicar).

Para las aves y otros organismos que habitan ambientes estacionales, el tiempo de reproducción es una decisión de suma importancia, debido a que esta característica está asociada fuertemente con el éxito reproductivo o la adecuación de los individuos. A esto se le conoce como la hipótesis de fecha de puesta (*laying date hypotheses*) (Verhulst y Nilsson 2008). Nosotros encontramos que las fechas de puesta son determinantes del éxito reproductivo de machos y hembras: ambos sexos mostraron ser más exitosos cuando sus nidos fueron puestos más temprano durante la temporada reproductiva. Un hecho bien documentado en la literatura de aves es que la probabilidad de que una nidada eclosiona y las crías alcancen la madurez sexual usualmente declina conforme avanza la temporada reproductiva (Perrins 1970, Daan y cols. 1990). Esto podría ser un efecto de la calidad de los individuos o de la calidad ambiental (tiempo durante la temporada en el cual ponen sus nidos) o bien una

combinación de ambas, al no ser mutuamente excluyentes. Además, es bien sabido que el esfuerzo para llevar un determinado número de crías hasta la edad de independencia es menor en fechas tempranas durante la temporada reproductiva y esto refleja la calidad del ambiente en un inicio (Verhulst y Nilsson 2008). Es necesario contar con mejores estimados de condición individual para poner a prueba la hipótesis de calidad individual; sin embargo, mis resultados se ajustan tanto a la hipótesis de la fecha de puesta como la hipótesis de calidad ambiental, puesto que mediante observaciones en campo se ha observado que durante el tiempo que el agua no se encuentra disponible (Junio y parte de Julio), alrededor del 90% de las crías que nacen en tal periodo mueren y podría ser por la falta de alimento, debido a las malas condiciones ambientales propias del avance de la temporada reproductiva (Küpper y cols. 2009b).

Otro de los factores determinantes de éxito reproductivo es la calidad y cantidad de cuidado provisto por los padres. Se sabe que dos padres pueden incrementar las posibilidades de supervivencia de sus crías más que un solo padre y esto se podría dar por diferentes vías (Clutton-Brock 1991). En primer lugar dos padres son capaces de alimentar mejor a sus crías que un solo padre; segundo, dos padres son capaces de proveer y dividirse las tareas como el calentar a sus crías (la cual es una conducta de gran importancia para la supervivencia de crías donde la independencia térmica es alcanzada a determinada edad). En tercer lugar, dos padres defienden mejor a sus crías de depredadores y conspecíficos que un solo padre (Székely y Cuthill 1999). Yo investigué como podría influir la deserción por parte de las hembras en el éxito reproductivo de ambos sexos. Los resultados muestran que tanto para machos y hembras el tiempo que transcurre hasta la deserción (días que permanecen ambos padres cuidando de las crías después que estas eclosionan) es de suma importancia para el éxito reproductivo de los individuos reproductores. Cuanto más tiempo permanecen la hembra y macho juntos proveyendo cuidado, mas crías llegan a la edad de independencia para ambos sexos, o bien, mayores son las probabilidades de que una cría alcance la edad de la independencia. En el caso de *Charadrius nivosus*, cuyas crías son precociales y se alimentan por si solas, el primer punto podría ser descartado (dos padres alimentan mejor a sus crías); en cambio los otros dos enfoques son posibles en esta especie. Sin embargo, en este trabajo no fue posible evaluar si

conductas específicas de cuidado parental, como el calentar a las crías (*brooding*), podría estar asociada a la supervivencia de las mismas. Por otro lado, el hecho de que dos padres cuidan mejor contra depredadores y conspecíficos es más acertado con nuestros resultados, pues observaciones en campo (Cruz López, M., observación personal) dejan ver tal tendencia. Además, trabajos realizados con *Charadrius alexandrinus* (una especie cercanamente relacionada a *Charadrius nivosus*, con alta similitud morfológica y conductual) muestran la misma tendencia: dos padres pueden cuidar mejor de las crías que uno solo (*brood defense hypotheses*) (Székely y Cuthill 1999, Kosztolányi y cols. 2006).

Mis resultados sugieren que la deserción tardía por parte de las hembras (en promedio una ventana de deserción de 6.5 días más que aquellos individuos que no llevaron a crías a la edad de independencia) incrementa las posibilidades de supervivencia de las crías de manera significativa. Esto se traduce en un aumento en el éxito reproductivo de machos y hembras. Esta situación, sin embargo, plantea una nueva pregunta: si la permanencia de la hembra con las crías aumenta la probabilidad de supervivencia de las mismas, ¿por qué no todas las hembras permanecen con las crías y su pareja durante más tiempo? La respuesta podría encontrarse en la divergencia en los intereses de los sexos. Estudios realizados en machos y hembras de *Charadrius alexandrinus* sugieren que dentro de una misma temporada existe una disyuntiva entre cuidar y desertar. Esto es, las hembras incrementan su éxito reproductivo al permanecer y cuidar de su familia pero también podrían incrementar su éxito reproductivo al desertar de la familia y tener una segunda pareja, y por lo tanto, una segunda nidada (Székely y Cuthill 2000). Esto se ha observado en poblaciones de California, Hungría y Turquía, donde el 37%, 27% y 41% (respectivamente) de las hembras que desertan tienen una segunda nidada en la temporada reproductiva (Warriner y cols. 1986, Székely y Williams 1995, Kosztolányi y cols. 2006). Sin embargo, las hembras a menudo suelen moverse a otros sitios alrededor de unos 100 km para iniciar una segunda nidada, por tal razón cuantificar su éxito reproductivo se torna complicado (Stenzel y cols. 1994). Los costos-beneficios asociados al cuidado parental son en gran medida un determinante de la adecuación de los reproductores y sus crías. Se asume que en animales las crías requieren un determinado esfuerzo parental para alcanzar su adecuación (viabilidad x éxito reproductivo esperado en el futuro) en el caso donde el esfuerzo

o cuidado parental es bajo puede traer como consecuencia final cero adecuación de las crías, debido principalmente a que éstas necesitan de un umbral de cuidado para sobrevivir (Parker y cols. 2002). Por otro lado, cuando alguno de los sexos se desentiende del cuidado de las crías y deserta, el sexo que deserta generalmente incrementa su éxito reproductivo debido a que se reaparea y logra tener un mayor número de crías durante la temporada, comparado con el sexo que permanece invirtiendo en las crías (Arnqvist y Rowe 2005). La deserción por alguno de los sexos a sus crías, suele depender en gran medida de la capacidad que tiene alguno de los sexos de llevar por si solo a sus crías hasta la edad de independencia (Møller 2000), donde la calidad del ambiente juega un papel fundamental, pues se dice que cuando existe alimento suficiente (hábitats de alta calidad) un solo padre podría hacerse cargo del cuidado de las crías. Sin embargo, en trabajos realizados con *Charadrius alexandrinus*, se ha demostrado que la supervivencia de las crías no difiere a pesar del tipo de cuidado (uniparental o biparental) cuando las condiciones ambientales son óptimas (sitios con suficiente disponibilidad de alimento), mientras, bajo malas condiciones ambientales el cuidado uniparental suele no ser tan efectivo en llevar a sus crías hasta la independencia comparado con el cuidado biparental (Székely y Cuthill 1999). Entre otras cosas, en la misma especie se ha encontrado que hembras y machos difieren en su oportunidad de encontrar una nueva pareja, siendo las hembras las que tienen mejor oportunidad de tener una nueva pareja, esto debido a que la proporción sexual operacional (OSR; *Operational Sex Ratio*) se encuentra sesgada hacia machos en la gran mayoría de las poblaciones de *Charadrius alexandrinus* (Székely y cols. 1999). En nuestra población de estudio sucede algo similar, pues la proporción sexual operacional se encuentra sesgada hacia machos (capturamos mas machos que hembras en temporada reproductiva). Una posible explicación para esta observación es que crías machos sobreviven mejor que las hembras (esto es muy probable suceda en otras poblaciones y explicar el OSR sesgado a machos) (dos Remedios y cols. en preparación), por lo tanto, las hembras en nuestra población tiene mayores oportunidades de encontrar una nueva pareja y tener una nueva nidada. Esto explicaría hasta cierto punto por que la hembra deserta de su familia. Además, hembras que desertan rápidamente de la familia pueden tener ventajas sobre hembras que desertan mas tarde o duran más tiempo con la familia, pues las oportunidades de reapareamiento

disminuyen conforme avanza la temporada reproductiva para ambos sexos, al disminuir el número de individuos disponibles para reproducirse (Székely y cols. 1999)

La mayoría de los trabajos que evalúan la influencia del peso corporal de los individuos en su éxito reproductivo, suelen encontrar que individuos más pesados son más exitosos (Gibbons 1989, Chastel y cols. 1995). Mi trabajo muestra que el peso corporal de las hembras influye en su éxito reproductivo, aunque en una forma contraria a mi predicción original: las hembras más ligeras son más exitosas que las hembras más pesadas. Una interpretación somera llegaría a la conclusión de que para que las hembras sean más exitosas (en términos reproductivos) éstas deberían ser ligeras. Sin embargo, podría también argumentarse que las hembras más exitosas han invertido sustancialmente en la reproducción, lo cual podría reflejarse en una importante pérdida de peso. Por ejemplo, en ciertas especies que tienen desarrollo precoz, este patrón de pérdida de peso en hembras no es raro (Rands y cols. 2006). En la mayoría de dichas especies, uno de los padres (usualmente la hembra), muestra pérdida de peso durante la incubación. Esto se debe principalmente a la constante necesidad de mantener a los huevos en una temperatura óptima para el desarrollo de los embriones (incubación) y protegerlos contra depredadores (Rands y cols. 2006). El que un padre permanezca más tiempo en el nido permite un mejor desarrollo de los embriones, y por lo tanto a aumentar la probabilidad de supervivencia de las crías (por el rápido desarrollo y pronta eclosión) pero podría incrementar la pérdida de peso en los padres (Tieleman y cols. 2004, Rands y cols. 2006). *Charadrius nivosus* presenta un patrón de incubación similar al *Charadrius alexandrinus*, donde las hembras incuban la mayor parte del día y los machos lo hacen durante las noches (Amat y Masero 2004, AlRashidi y cols. 2010), este patrón de incubación podría explicar cómo hembras en nuestra especie de estudio podrían estar perdiendo peso por el esfuerzo puesto en la incubación en las horas más extremas del día. La falta de datos de incubación en nuestra población, sin embargo, no nos permite poner a prueba tal argumento, pero en un futuro es posible ponerlo a prueba. Otra aproximación acerca del éxito reproductivo en hembras con menor peso podría ser el costo de la reproducción. Un trabajo realizado por Hanssen y colaboradores (2004) con un pato marino (*Somateria mollissima*) demostró que la alta demanda en cuanto a incubación resulta en costos en términos de alta pérdida de masa y

además reduce la función inmune comparado con aquellos individuos que incuban menos. En el caso en el que las hembras se reproducen constantemente a través de las temporadas reproductivas, éstas podrían tener un alto éxito reproductivo y estos constantes eventos reproductivos pueden traer consecuencias como no recuperar el peso inicial debido a su inversión en la incubación o el cuidado de las crías; sin embargo más datos son necesarios para poner a prueba esta hipótesis.

6.3 Repetibilidad de características asociadas al éxito reproductivo

En este trabajo evalué únicamente la consistencia o repetibilidad de aquellas características (morfológicas y de historia de vida) que estuvieron asociadas con el éxito reproductivo de machos y hembras de *Charadrius nivosus*. Los machos mostraron medianas repetibilidades en las fechas de establecimiento de sus nidos (repetibilidad = 0.24) pero estadísticamente significativos, contrario a las hembras que tuvieron repetibilidades muy bajas en las fechas de puestas (repetibilidad = 0.03) y no son estadísticamente significativos. Dicho hallazgo en machos, aunado al hecho de que adquieren experiencia al paso de las temporadas reproductivas, sugiere que esta conducta podría tener un componente genético, probablemente derivado de selección constante impuesta por el ambiente y por la necesidad de llegar temprano a los sitios reproductivos. Los bajos niveles de repetibilidad en fecha de establecimiento de nidos en machos podrían deberse a los cambios a través de la edad (machos viejos anidan más temprano). En un estudio similar, Hochachka (1993) muestra que la repetibilidad de fechas de puesta de hembras de *Melospiza melodia* tiende a incrementar con la edad y algo similar puede estar pasando con los machos de nuestra especie de estudio. Por otro lado, parece no existir un componente genético en esta conducta en hembras. Esto es consistente con mis resultados de éxito reproductivo en hembras, ya que las hembras no muestran el patrón o tendencia de los machos a poner en fechas tempranas. En el caso de aves donde los machos tienen que buscar un territorio, defenderlo y construir un nido, la llegada temprana a los sitios de reproducción juega un rol importante, pues esto les da ventajas sobre los que llegan tarde a reproducirse al obtener los sitios de mejor calidad y darles oportunidad de tener más de un evento reproductivo en la misma temporada (Betty y cols. 2003, Drent y cols. 2003). Las hembras, al tener el papel selectivo y debido al mayor número de machos en

nuestra población, podrían darse el lujo de llegar un poco más tarde y escoger a los machos y sus territorios disponibles.

En el caso de hembras encontramos que el peso de estas fue consistente a través de temporadas reproductivas con alta repetibilidad y estadísticamente significativo (repetibilidad = 0.41), la fecha de deserción para hembras tuvieron bajas repetibilidades y no fueron significativas estadísticamente (repetibilidad = 0.27) y como se mencionó más arriba, las fechas de puesta en hembras no mostraron ser repetibles. Este resultado de hembras presentado alta repetibilidad en su peso, nos permite suponer que tal característica tiene un componente genético. Se ha dicho que el peso en los individuos que podría estar determinado mayormente por influencia ambiental que influencia genética. Alatalo y colaboradores (1993) asumen que la condición corporal no puede tener un componente heredable, aunque estudios más recientes encontraron heredabilidad significativa de condición corporal, la cual es definida como la masa corporal (peso) corregido por el tamaño del esqueleto (Kruuk y cols. 2001). Es por esta última aproximación que se piensa que el peso podría tener un componente genético y ser heredable entre los individuos. El peso suele estar afectando ciertas características de historia de vida como la supervivencia de adultos y crías, longevidad, fecundidad y éxito reproductivo de los individuos y suele estar asociada también al dimorfismo sexual de los individuos (individuos grandes suelen ser más pesados) (Réale y cols. 1999). Conocer el punto hasta el cual el peso corporal puede ser heredable es importante, por las implicaciones que tiene en las características de historia de vida asociadas al éxito reproductivo.

7. CONCLUSIONES

- El éxito de eclosión se mantiene constante durante las diferentes temporadas reproductivas.
- El número de individuos reproductores y nidos ha declinado en más de un 50% entre 2006 y 2011.
- El éxito reproductivo de machos se encuentra asociado con características de historia de vida como edad de los individuos, fechas de puesta y tiempo que tarda en desertar la hembra de la nidada. Mientras que en hembras su éxito reproductivo estuvo asociado con las fechas de puestas de sus nidos, el tiempo que permanece cuidando de sus crías, así como su peso.
- Machos y hembras que tienen sus nidos más temprano durante la temporada reproductiva son más exitosos; esto se debe mayormente a la calidad ambiental, la cual es mejor al principio de la temporada (abundancia de alimento y menos competencia intra-específica e inter-específica).
- Machos más viejos ponen sus nidos más temprano durante la temporada reproductiva, lo cual nos sugiere un componente de aprendizaje y experiencia adquirida por la edad.
- Tanto para machos como hembras el tiempo que permanecen juntos cuidando de sus crías es de importancia para su propia adecuación; sin embargo, las hembras desertan de las familias y en aquellos casos donde la hembra deserta muy temprano las crías mueren. Esto nos indica que existe conflicto sexual por la cantidad de cuidado parental que cada padre proveerá a sus crías, por otro lado, estas hembras que desertan podrían tener un alto éxito reproductivo comparado con hembras que no desertan o bien tardan más tiempo en desertar.
- Hembras más ligeras muestran un mayor éxito reproductivo y esto se puede deber al desgaste que tiene durante los largos periodos de incubación en horas extremas durante el día, lo cual concuerda con la hipótesis del costo de la reproducción.
- Las fechas de puesta son significativamente repetibles en machos, mientras que en hembras el peso muestra tener una alta repetibilidad y es significativa, esto sugiere que ambas características (fechas de puesta en machos y peso en hembras) son heredables.

8. REFERENCIAS

- Alatalo RV, Gustafsson L y Lundberg A. 1990. Phenotypic selection on heritable size traits: environmental variance and genetic response. *The American Naturalist* 135:464-471.
- AlRashidi M, Kosztolányi A, Küpper C, Cuthill IC, Javed S y Székely T. 2010. The influence of a hot environment on parental cooperation of a ground-nesting shorebird, the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Frontiers in Zoology*. 7:1-10.
- Amat JA, Fraga RM y Arroyo GM. 1999. Brood desertion and polygamous breeding in the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*. 141: 596-607.
- Amat JA y Masero JA. 2004. How Kentish Plovers, *Charadrius alexandrinus*, cope with heat stress during incubation. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 56:26-33.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton University. Press. Princeton, USA.
- Arnqvist G y Nilsson T. 2000. The evolution of polyandry: Multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*. 60:145-164.
- Arnqvist G y Rowe L. 2005. Parental care and sexual conflict. *Sexual conflict*. Princeton University Press. Princeton, USA.
- Balshine-Earn S, Kempenaers B y Székely T. 2002. Conflict and cooperation in parental care-introduction. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 357: 237-240.
- Bateman AJ. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*. 2: 349-368.
- Bell AM, Hankison SJ, Laskowski KL. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*. 77: 771-783.
- Betty J, Gautier G y Giroux JF. 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *The American Naturalist*. 162: 110-121.
- Blanckenhorn W. 2010. The quantitative study of sexual and natural selection in the wild and in the laboratory. En: Kappeler P. (Ed.). *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Springer-Verlag Berlin.
- Blums P, Clark RG y Mednis A. 2002. Patterns of reproductive effort and success in birds: path analyses of long-term data from European ducks. *Journal of Animal Ecology*. 71: 280-295.

- Boake CRB. 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behavior. *Evolutionary Ecology*. 3: 173-182.
- Brown D. 1988. Components of Life Time Reproductive Success. En: Clutton-Brock T. H. (Ed.). *Reproductive success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Burger J. 1982. An Overview of Proximate Factors Affecting Reproductive Success in Colonial Birds: Concluding Remarks and Summary of Panel Discussion. *Colonial Waterbirds*. 5: 58-65.
- Carrillo-Hidalgo J. 2005. Factores determinantes del éxito reproductivo del cernícalo vulgar *Falco tinninulus* en la isla de Tenerife. Tesis Doctoral. Universidad de la Laguna Tenerife.
- Chastel O, Weimerskirch H, y Jouventin P. 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the blue petrel. *The Auk*. 112: 964-972.
- Clutton-Brock T.H. 1988. Introduction. En: Clutton-Brock TH (Ed.). *Reproductive success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock TH, Albon SD y Guinness FE. 1988. Reproductive success in male and female red deer. En: Clutton-Brock TH (Ed.). *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock T.H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Colwell MA, Burrell NS, Hardy MA, Kayano K, Muir JJ, Pearson WJ, Peterson SA, y Sesser KA. 2011. Arrival times, laying dates, and reproductive success of Snowy Plovers in two habitats in coastal northern California. *J. Field Ornithol*. 81:349-360.
- Colwell MA, Millett CB, Meyer JJ, Hall JN, Hurley SJ, McAllister SE, Transou AN, y LeValley RR. 2005. Snowy Plover reproductive success in beach and river habitats. *J. Field Ornithol*. 76: 373-382.
- Crowell KL y Rothstein SI. 1981. Clutch sizes and breeding strategies among Bermudan and North American passerines. *Ibis*. 123: 42-50.
- Curio E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125: 400-404.

- Daan S, Dijkstra CL y Tinbergen JM. 1990. Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the ultimate control of variation in laying date and clutch size. *Behaviour*. 114: 83-116.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: Murray, first edition.
- Dohm MR. 2002. Repeatability estimates do not always set an upper limit to heritability. *Functional ecology*. 16: 273-280.
- Dor R. y Loten A. 2010. Parental effort and response to nestling begging in the house sparrow: repeatability, heritability and parent-offspring co-evolution. *J. Evol. Biol.* 23: 1605-1612.
- Drent R, Both C, Green M, Madsen J y Piersma T. 2003. Pay-offs and penalties of competing migratory schedules. *Oikos*. 103: 274-292.
- DuVal EH. 2012. Variation in annual and lifetime reproductive success of lance-tailed manakins: alpha experience mitigates effects of senescence on siring success. *Proc. R. Soc. B.* 279: 1551-1559.
- Falconer DS y Mackay TFC. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Editorial Longman Group Ltd, Harlow.
- Gardner A, West SA y Wild G. 2011. The genetical theory of kin selection. *J. Evol. Biol.* 24: 1020-1043.
- Geslin T, Questiau S y Eybert MC. 2004. Age-related improvement of reproductive success in Bluethroats *Luscinia svecica*: Capsule Young birds are less likely to have high reproductive success compared with older ones because of a lack of several skills influencing breeding performance. *Bird Study*. 51: 178-184.
- Gibbons W. 1989. Seasonal reproductive success of the Moorhen *Gallinula chloropus*: The importance of male weight. *Ibis*. 131:57-68.
- Grant PR y Grant BR. 2000. Non-random fitness variation in two populations of Darwin's finches. *Proc. R. Soc. B.* 267: 131-138.
- Gavrilets S, Arnqvist G y Friberg U. 2001. The evolution of female mate choice by sexual conflict. *Proc. R. Soc. B.* 268: 531-539.

- Hanssen SA, Hasselquist D, Folstad I y Erikstad KE. 2004. Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proc. R. Soc. B.* 272: 1039-1046.
- Hepp GR y Kennamer RA. 1993. Effects of age and experience on reproductive performance of Wood Ducks. *Ecology.* 74: 2027-2036.
- Hochachka WM. 1993. Repeatable reproduction in Song Sparrow. *The Auk.* 110: 609-613.
- Houston A, Székely T y McNamara J. 2005. Conflict between parents over care. *Trends in Ecology & Evolution.* 20: 33-38.
- Jensen H, Sæther BE, Ringsby TH, Tufto J, Griffith SC y Ellegren H. 2002. Lifetime reproductive success in relation to morphology in the house sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Animal Ecology.* 73: 599-611.
- Komdeur J. 1996. Influence of age on reproductive performance in the Seychelles warbler. *Behavioral Ecology.* 7:417-425.
- Kosztolányi A, Székely T, Cuthill IC, Yilmaz KT y Berberoglu S. 2006. Ecological constraints on breeding system evolution: the influence of habitat on brood desertion in Kentish plover. *Journal of Animal Ecology.* 75: 257-265.
- Kruuk LEB y Hill WG. 2008. Introduction. Evolutionary dynamics of wild populations: the use of long-term pedigree data. *Proc. R. Soc. B.* 275: 593-596.
- Kruuk LEB, Merila J y Sheldon BC. 2001. Phenotypic Selection on a Heritable Size Trait Revisited. *The American Naturalist.* 158:557-571.
- Kruuk LEB, Slate J, Pemberton JM, Brotherstone S, Guinness F y Clutton-Brock TH. 2002. Antler size in red deer: heritability and selection but no evolution. *Evolution.* 56:1683-1695.
- Küpper C, Augustin J, Kosztolányi A, Burke T, Figuerola J y Székely T. 2009a. Kentish versus Snowy Plover: Phenotypic and Genetic Analyses of *Charadrius alexandrinus* Reveal Divergence of Eurasian and American Subspecies. *The Auk.* 126: 839-852.
- Küpper C, Cruz-López M, Alvarado-Castro K, Fonseca-Parra J, Bucio-Pacheco M. 2009b. Breeding ecology of *Charadrius* plovers at Ceuta Bay, Mexico. Unpublished report. University of Bath. pp. 14.

- Laaksonen T, Korpimäki E y Hakkarainen H. 2002. Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls. *Journal of Animal Ecology*. 71:23-31.
- Lack D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis*. 89:302-352.
- Lafferty KD, Goodman D y Sandoval CP. 2006. Restoration of breeding by snowy plovers following protection from disturbance. *Biodiversity and Conservation*. 15:2217-2230.
- LeBoeuf BJ y Reiter J. (1988) Lifetime reproductive success in northern elephant seals. En: Clutton-Brock TH (Ed.). *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. University of Chicago Press, Chicago.
- Lessell CM. 1984. The mating system of Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*. 126: 474-483.
- Lessells CM y Boag PT. 1987. Unrepeatable repeatabilities a common mistake. *The Auk*. 104: 116-121.
- MacGraw JB y Caswell H. 1996. Estimation of individual fitness from life-history data. *The American Naturalist*. 147: 47-64.
- Marques PAM. 2004. Parental Care, Male Desertion, and Reproductive Success in the Spanish Sparrow, *Passer hispaniolensis*. *Zoological Studies*. 43: 123-131.
- Møller AP. 2000. Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. *Behavioral Ecology*. 11: 161-168.
- Muñoz del Viejo A, Vega X. 2002. Efectos de disturbios en la reproducción del charrancito americano (*Sterna antillarum*) en ecosistemas costeros de Sinaloa, Noroeste de México. *Ornitología Neotropical*. 13: 235-45.
- Nakagawa S, Gillespie DOS, Hatchwell BJ y Burke T. 2007. Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. *J. Evol. Biol.* **20**: 1674-1681.
- Nakagawa S y Schielzeth H. 2010. Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol. Rev.* 85: 935-956.
- Naya DE. 2010. Why May Repeatability of Highly Flexible Traits Say Little about their Evolutionary Potential?. *The Open Ecology Journal*. 3: 26-28.

- Parker G. 1979. Sexual selection and sexual conflict. In: Sexual selection and reproductive competition in insects, Blum MS, Blum NA, (Eds). New York: Academic Press.
- Parker G, Royle NJ y Hartley IR. 2002. Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 357: 295-307.
- Pärt T. 2001. Experimental evidence of environmental effects on age-specific reproductive success: the importance of resource quality. *Proc. R. Soc. B.* 268: 2267-2271.
- Perrins CM. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis.* 112: 242-255.
- Potti J y Merino S. 1994. Heritability estimates and maternal effects on tarsus length in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Oecologia*.
- Potti J, Moreno J y Merino S. 1999. Repeatability of parental effort in male and female pied flycatchers as measured with doubly labeled water. *Can. J. Zool.* 77: 174-179.
- Rands SA, Cuthill IC y Houston AI. 2006. Explaining individual variation in patterns of mass loss in breeding birds. *Theoretical Biology and Medical Modelling.* 3: 1-8.
- Réale D, Festa-Bianchet M y Jorgensonà JT. 1999. Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity.* 83: 526-532.
- Ricklefs RE. 2000. Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. *The Condor.* 102: 9-22.
- Robertson RJ y Rendell WB. 2001. A long-term study of reproductive performance in tree swallows: the influence of age and senescence on output. *Journal of Animal Ecology.* 70: 1014-1031.
- Royle NJ, Hartley IR y Parker GA. 2002. Sexual conflict reduces offspring fitness in zebra finches. *Nature.* 416: 733-736.
- Rowe L, Ludwig D y Schluter D. 1994. Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist.* 143: 698-722.
- Sokal RR y Rohlf FJ. (1995). *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*, 3rd edition. WH Freeman and Company, New York.
- Stenzel LE, Warriner JC, Warriner JS, Wilson KS, Bidstrup FC, Page GW. 1994. Long-Distance Breeding Dispersal of Snowy Plovers in Western North America. *Journal of Animal Ecology.* 63: 887-902.

- Stearns SC y Hoekstra RF. 2000. Adaptive evolution: in Evolution an introduction, 1er edition. Oxford University Press, New York.
- Székely T y Cuthill IC. 1999. Brood desertion in Kentish Plover: the value of parental care. Behavioral Ecology. 10: 191-197.
- Székely T y Cuthill IC. 2000. Trade-off between mating opportunities and parental care: brood desertion by female Kentish plovers. Proc. R. Soc. Lond. B. 267:2087-2092.
- Székely T, Cuthill IC y Kis J. 1999. Brood desertion in Kentish plover: sex differences in remating opportunities. Behavioral Ecology. 10: 185-190.
- Székely T, Kis J y Kosztolányi A. 2003. Using a mobile hide in wader research. Wader Study Group Bull. 103: 40-41.
- Székely T, Kosztolányi A y Küpper C. 2008. Practical guide for investigating breeding ecology of Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. University of Bath.
- Székely T y Lessells CM. 1993. Mate change by Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. Ornis Scandinavica. 24: 317-332.
- Székely T y Williams TD. 1995. Costs and benefits of brood desertion in female Kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 37: 155-161.
- Székely T, Webb JN y Cuthill IC. 2000. Mating patterns, sexual selection and parental care: an integrative approach. Vertebrate Mating Systems. Apollonio M, Festa-Bianchet M y Mainardi D (eds) Editorial. World Science Press, London.
- Sumner S, Kelstrup H y Fanelli D. 2010. Reproductive constraints, direct fitness and indirect fitness benefits explain helping behaviour in the primitively eusocial wasp, *Polistes Canadensis*. Proc. R. Soc. B. 277: 1721-1728.
- Thyen S y Becker PH. 2006. Effects of individual life-history traits and weather on reproductive output of Black-headed Gulls *Larus ridibundus* breeding in the Wadden Sea, 1991–97. Bird Study. 53: 132-141.
- Thomas GH y Székely T. 2005. Evolutionary pathways in shorebird breeding systems: sexual conflict, parental care, and chick development. Evolution. 59:2222-2230.
- Tieleman BI, Williams JB y Ricklefs RE. 2004. Nest attentiveness and egg temperature do not explain the variation in incubation periods in tropical birds. Functional Ecology. 18:571-577.








- Trivers RL. 1972. Parental and investment and sexual selection. In: Sexual Selection and the Decent of Man. B. Campbell (Ed). Aldine, Chicago, IL.
- Verhulst S. 1995. Seasonal decline in reproductive success of the great tit: variation in time or quality?. Ecology. 76: 2392-2403.
- Verhulst S y Nilsson J. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. Phil. Trans. R. Soc. B. 363: 399-410.
- Warriner JS, Warriner JC, Page G y Stenzel L. 1986. Mating system and reproductive succes of a small population of poligamous snowy plovers. Wilson Bulletin. 98: 15-37.
- Wolak ME, Fairbairn DJ y PaulsenYR. 2011. Guidelines for estimating repeatability. Methods in Ecology and Evolution. 3: 129-137.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA y Smith GM. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York.

9. ANEXOS

Anexo 1. Escondite móvil usado en trabajo de campo.



Anexo 2. Esquema de estadios de flotación de huevos con relación al número de días incubados y tabla para estimar las fechas de puesta de nidos en el Chorlito nevado.

	A tojás pozíciója és hossz tengelyének a vízszintessel bezárt szöge position of egg and angle of its longitudinal axis horizontal	lebegési stádium stage of floating
	az edény alján fekszik lays on the bottom of the dish 0	A
	az edény alján fekszik, a hegyes vég leér, de a tompa vég nem emelkedik fel the pointed edge approaches the bottom, but the blunt edge has not risen < 45	AB
	az edény alján fekszik, a hegyes vég leér, a tompa vég felemelkedik the pointed edge is on the bottom, the blunt edge takes off < 45	B
	az edény alján fekszik, a hegyes vég leér, a tompa vég emelt the pointed edge is on the bottom, the blunt edge erected 45 < és < 90	C
	áll az edény alján, a hegyes vég leér the egg stands at the bottom on the pointed edge 90	D
	lebeg the egg takes off and floats	E
	a tompa vég a felszínre bukkan, a tojás úszik the blunt egg appears on the water surface	F

Incubation stage	A	AB	B	C	D	E	F
Number of days incubated (mean ± SE)	0 ± 0	0.8 ± 0.3	2.4 ± 0.4	5.0 ± 0.7	8.0 ± 0.7	10.0 ± 0.8	11.2 ± 1.2
Number of eggs used for calibration	5	7	7	6	3	3	3

Anexo 3. Trampas de embudo para la captura de adultos.





Aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México.

Juanita Fonseca,¹ María José Pérez-Crespo,¹ Medardo Cruz,¹ Bélgica Porras,¹ Enrique Hernández-Rodríguez,² José Luis Martínez y Pérez³ y Carlos Lara.^{3*}

¹Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Km 1.5 carretera Tlaxcala-Puebla s/n. Colonia La Loma Xicohtécatl, Tlaxcala, 90070, México.

²Licenciatura en Biología, Universidad de la Sierra Juárez, Oaxaca. Avenida Universidad s/n, Ixtlán de Juárez, Oaxaca, 68725, México.

³Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Km 10.5 Autopista Tlaxcala-San Martín Texmelucan, San Felipe Ixtacuixtla, Tlaxcala, 90120, México. Correo electrónico: *laracar@posgradouatx.com.mx.

Resumen

Estudiamos la abundancia y distribución estacional de las aves acuáticas en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México. De febrero de 2011 a enero de 2012, realizamos censos en puntos de conteo para el registro de las especies. Registramos un total de 36 especies de aves acuáticas con una abundancia total acumulada de 48,794 individuos. Doce de las especies registradas fueron residentes, 10 migratorias y 14 fueron especies transitorias o de registro accidental. Observamos que la mayor riqueza de especies y abundancia de aves fueron en invierno, cuando la mayoría de las especies migratorias llegaron a la laguna. Nuestros resultados muestran que esta área es importante para especies de aves acuáticas tanto residentes como migratorias, y refleja la necesidad de un mayor número de estudios sobre el papel de las lagunas continentales como reservorios de biodiversidad.

Palabras clave: estacionalidad, humedales, monitoreo.

Aquatic birds of the Acuitlapilco lake, Tlaxcala, Mexico.

Abstract

We studied waterbird abundance and seasonal distribution in the Acuitlapilco lake at Tlaxcala, Mexico. We recorded a total of 36 waterbird species with a total cumulative abundance of 48,794 individuals from February 2011 through January 2012. Twelve of the recorded species were residents, 10 were migratory and 14 were transient species or accidental records. We observed that the highest species richness and abundance were in winter, when most migratory species arrived. Our results show that this area is important for resident and migratory aquatic birds, and reflects the necessity of additional studies on the role of the continental lakes as biodiversity reservoirs.

Keywords: seasonality, wetlands, monitoring.

HUITZIL (2012) 13(2): 104-109

Introducción

Las aguas epicontinentales son cuerpos permanentes que se encuentran sobre la superficie de la tierra, alejados típicamente de las zonas costeras. Ejemplos de estos son las lagunas endorreicas, cuyos cuerpos de agua poseen propiedades y usos dominados por los acontecimientos permanentes, estacionales o intermitentes de inundación (Aguilar 2003). El régimen hidrológico al que se encuentran sometidas, junto con el tamaño y heterogeneidad de los hábitats que los conforman determinan la gran productividad de estos ecosistemas (Blanco 2000, Ma *et al.* 2010). Asimismo, sus altos niveles de productividad les permiten sustentar muchas especies de aves migratorias y residentes (Wamock y Takekawa 1995), particularmente las que tienen hábitos

acuáticos (Davidson *et al.* 1991, Ens *et al.* 1994). Aun cuando se sabe que numerosas especies de aves acuáticas neárticas utilizan los humedales costeros de México (Howes y Bakewell 1989, Hernández-Vázquez y Mellink 2001, Hernández-Vázquez 2005), existe relativamente poca información con respecto al uso de las aguas epicontinentales por este grupo de aves (*e.g.* Ramírez-Bastida 2000, Barragán *et al.* 2002, Vázquez-Rivera 2004, Pineda-López y Arellano-Sanaphre 2010).

Hasta hace 15 años, Tlaxcala era considerado como uno de los estados con menor conocimiento sobre su biodiversidad (Flores-Villela y Gerez 1994). A la fecha, el conocimiento de grupos específicos como las aves ha despuntado considerablemente; sin embargo, los listados publicados recientemente sobre las especies de

aves acuáticas incluyen únicamente como fuente de registro los municipios de Atlangatepec (Presa de Atlangatepec y laguna de Jalnene) y el Carmen Tequexquitla (lago de Vicencio, lago de Zacatepec y ciénegas de Tequesquitla), e ignoran completamente la laguna de Acuitlapilco. Este último es uno de los cuerpos de agua más representativos de la región en cuanto a historia y tradiciones (Ciudad Real 1976), y con el mayor riesgo de desecación por causas antropogénicas (Sumner 2002). Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue realizar la primera descripción detallada de la composición de especies, abundancia, y distribución estacional de las aves acuáticas de esta laguna.

Métodos

Área de estudio

La laguna de Acuitlapilco se localiza en la parte sur del estado de Tlaxcala, entre los municipios de Tlaxcala (capital del estado) y Tepeyanco (19°16'36"N, 98°16'30"O). La superficie del cuerpo de agua es variable a lo largo del año y el aporte de agua es principalmente por lluvia. La laguna tiene una cuenca de captación de 10.3 km² con una precipitación media anual de 839.3 mm tomando como estación base al Observatorio Meteorológico de la ciudad de Tlaxcala y considerando un periodo de observación de 40 años (1967-2006). El volumen escurrido medio anual es de 1.97 millones de m³. El almacenamiento que llega a tener la laguna puede desaparecer en el estiaje, y en época de precipitaciones la laguna conserva un espejo de agua muy variable (CONAGUA com. pers.). Dado que el principal aporte de agua depende exclusivamente de las precipitaciones, la superficie del cuerpo de agua es usualmente impredecible entre temporadas y entre años, variando de 30 hasta 70 ha. En la temporada de lluvias, la profundidad alcanza un máximo de 1.8 m, y en época de secas un máximo de 0.8 m. Esta laguna se encuentra rodeada por asentamientos humanos, los cuales típicamente establecen cultivos de maíz (*Zea mays*) que incluso llegan a adentrarse hasta los límites de la misma. Las especies vegetales predominantes en la zona perimetral corresponden a *Cynodon dactylon*, *Cyperus hermaphroditus*, *Gnaphalium luteo-album*, *Paspalum distichum* y *Pennisetum clandestinum*. En la zona de transición con el cuerpo de agua domina *Echinochloa holcifformis* y *Polygonum punctatum*. Al interior encontramos principalmente *Juncus arcticus* y *Polygonum punctatum*.

Colecta de datos

Realizamos los censos quincenalmente de febrero de 2011 a enero de 2012. Para ello, establecimos puntos fijos de observación cada 300 m siguiendo la periferia de la laguna. Debido a que el tamaño del cuerpo de agua fluctúa a través del año, establecimos 9 puntos durante su

menor tamaño y 13 puntos cuando alcanzó el máximo. En cada punto, registramos las aves presentes en un radio de 150 m aproximadamente. Los recorridos a pie comenzaron una hora después de la salida del sol, en puntos y direcciones distintas en cada muestreo para evitar efecto de orden, prolongándose hasta por cinco horas. En cada punto, y durante 10 min, una pareja de observadores registró el número de individuos de cada especie detectada. Las aves se identificaron de forma visual con la ayuda de binoculares 10x50 y con el apoyo de las guías de campo de Sibley (2003) y van Perlo (2006). Para los fines de este estudio se empleó la nomenclatura y arreglo taxonómico propuesto por la American Ornithologists' Union (AOU 2011).

Resultados

Con una abundancia acumulada de 48,794 individuos a lo largo del estudio, obtuvimos el registro de 36 especies de aves acuáticas en la laguna, de las cuales una especie es un nuevo registro para Tlaxcala, *Chen caerulescens* (Anatidae).

La abundancia de las especies fue variable durante el año, lo que nos permitió poder establecer la ocurrencia de 12 especies residentes, 10 migratorias y 14 especies transitorias o de registro accidental (Apéndice 1). La abundancia mayor de aves se dio entre los meses de octubre a febrero, obteniendo un conteo máximo de 8,430 individuos en diciembre. Por el contrario, en marzo el número de individuos presentes en este cuerpo de agua mostró una notable disminución, llegando hasta los 534 individuos en mayo, y posteriormente un incremento que se torna importante a partir de septiembre. La oscilación temporal en el número de individuos observados presentó una concordancia con la riqueza de especies. De esta manera, la laguna albergó el mayor número de especies entre los meses de septiembre a enero, alcanzando en enero un máximo de 26 especies determinadas. Al igual que la abundancia de individuos, la riqueza disminuyó a partir de marzo, aunque se presenta un ligero repunte antes de disminuir notablemente en junio (Figura 1).

Anatidae fue la familia con mayor abundancia acumulada durante el estudio (22,321 individuos). Dos especies de patos estuvieron presentes todo el año, incluso con la presencia de polluelos: *Oxyura jamaicensis* (septiembre-octubre) y *Anas platyrhynchos* (octubre), esta última incluida en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010) con categoría de amenazada. Asimismo, aunque *Anas discors* la pudimos detectar a lo largo del año, no la observamos en mayo, junio y agosto. *Anas clypeata* fue no sólo el pato más abundante, sino la especie con mayor número de avistamientos (12,150). Las especies *Anas americana* y *Anas strepera* sólo las observamos en enero, mientras que dos individuos de *C. caerulescens* únicamente los vimos en noviembre. *Anas acuta*, *A. crecca* y *A.*

cyanoptera las registramos durante el otoño-invierno en la laguna, pero estuvieron ausentes particularmente durante la primavera-verano (Apéndice 1).

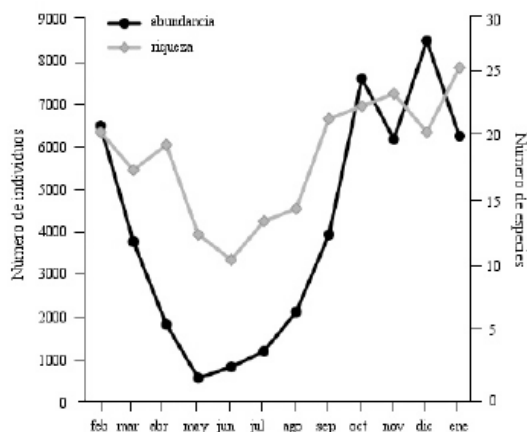


Figura 1. Riqueza y abundancia mensual (febrero 2011-enero 2012) de aves acuáticas en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala.

Dos especies de zambullidores (Podicipedidae) las encontramos en la laguna (Apéndice 1). De estas, *Podiceps nigricollis* la observamos todo el año, y con crías en época reproductiva (septiembre-octubre). Mientras que *Podilymbus podiceps* obtuvo pocos registros y estuvo ausente del sitio durante el invierno.

Las garzas (Ardeidae) fueron representadas en la laguna por siete especies, ocupando el tercer lugar en abundancia total (Apéndice 1). *Bubulcus ibis*, la observamos de septiembre a diciembre y fue la garza más abundante de la familia (6,741 registros). Las otras especies de garzas identificadas mostraron pocos registros. Pese a ello, *Egretta thula* la reportamos todo el año, excepto en marzo. *Ardea alba*, la avistamos de septiembre a enero. *Ardea herodias*, *Egretta caerulea*, *E. tricolor* y *Butorides virescens* las registramos un solo mes durante el estudio.

Plegadis chihi, única especie de la familia Threskiornithinae, obtuvo su mayor abundancia en febrero (1,750); sin embargo, mantuvo registro de individuos a lo largo del estudio.

Las gallaretas (Rallidae) representaron el segundo grupo más abundante en la laguna (Apéndice 1). *Fulica americana*, residente todo el año en la laguna, fue el rálido más abundante e incluso con presencia de polluelos (agosto-septiembre). *Porzana carolina*, obtuvo sólo un registro en marzo y diciembre, ambos en zonas de vegetación inundada. *Gallinula galeata* la observamos todo el año, con excepción de mayo. Aun cuando esta

especie fue poco abundante, también la vimos con crías (julio-agosto).

Los chorlos (Charadriidae), estuvieron representados en la laguna por dos especies (Apéndice 1). *Charadrius vociferus* presentó avistamientos todo el año y con abundancias fluctuantes entre 15 y 80 individuos. Un solo individuo de *Charadrius semipalmatus*, especie migratoria, la registramos en febrero y abril.

Dos especies de avocetas (Recurvirostridae) las observamos durante el estudio. De éstas, *Himantopus mexicanus* estuvo presente casi todo el año, y sólo un individuo de *Recurvirostra americana* lo registramos en el mes de julio (Apéndice 1).

En la familia Scolopacidae, compuesta por siete especies, sólo tres de ellas mostraron gran abundancia, *Calidris minutilla*, *Phalaropus tricolor* y *Limnodromus scolopaceus*. *Calidris minutilla* la observamos todo el año, excepto en junio y julio. *Phalaropus tricolor*, especie migratoria, sobrepasó los 900 individuos en agosto y los 600 individuos en septiembre. *Limnodromus scolopaceus* la registramos en los meses de invierno en grupos de hasta 350 individuos. *Actitis macularius*, *Calidris melanotos*, *Gallinago delicata* y *Tringa flavipes* las registramos con abundancias menores con respecto a las especies mencionadas y con una marcada variación durante los meses de registro (Apéndice 1).

Por último, la familia Laridae incluyó registros ocasionales de dos especies, *Leucophaeus pipixcan* y *Larus delawarensis*. En abril y mayo respectivamente, registramos grupos de 38 y 17 individuos de *L. pipixcan*; mientras que el registro de *Larus delawarensis*, correspondió a un solo individuo (Apéndice 1).

Discusión

El presente estudio muestra el primer listado de la avifauna acuática de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. A través de un monitoreo sistemático documentamos la presencia de 36 especies de aves acuáticas, lo que representa el 12% de las especies acuáticas reportadas para México (Aguilar 2003) y el 58% de las aves acuáticas reportadas para Tlaxcala (Fernández *et al.* 2007). La ocurrencia de una especie sin previo registro en Tlaxcala, el anátido *C. caerulescens*, evidencia la falta de estudios sistemáticos en el estado y la necesidad de mayores esfuerzos de muestreo en los cuerpos de agua que alberga la región.

Nuestro trabajo muestra que esta laguna es usada por especies migratorias y residentes e incluso, algunas de estas últimas la utilizan para su reproducción. Asimismo, la presencia de especies con cierto grado de vulnerabilidad, como *A. platyrhynchos* (NOM-059-SEMARNAT-2010) y *P. tricolor* (Red Hemisférica de Reservas de Aves Playeras), resalta la importancia de esta laguna endorreica como un hábitat acuático importante para conservación.

La riqueza y abundancia de especies observada a lo largo del año mostró una tendencia al aumento a partir del mes de septiembre, coincidiendo tanto con el inicio del decremento en el tamaño de la laguna tras alcanzar su máxima extensión, así como con el arribo de especies migratorias. Esta relación sugiere dos cosas; por un lado, que el aumento en el tamaño de la laguna la posibilita para albergar más aves (Colwell y Taft 2000), y por otro lado que la contracción del cuerpo de agua pone a disposición más hábitats y recurso disponible para el forrajeo (Taft et al. 2002, Kingsford et al. 2004). En nuestro estudio, durante la temporada con mayor tamaño de la laguna se registraron las mayores abundancias de anátidos, tanto residentes (*O. jamaicensis*) como migratorios (*A. chryseata*). Esta relación entre la abundancia de anátidos y el tamaño del cuerpo de agua ha sido previamente reportada por Colwell y Taft (2000) en 25 humedales de California, EUA. Por otro lado, la abundancia registrada de algunas especies como las vadeadoras (Charadriidae y Scolopacidae) fue mayor en los meses de contracción del cuerpo de agua, lo cual promovió la aparición de zonas someras (profundidad <15 cm) y lodosas que favorecieron particularmente las abundancias de especies como *C. minutilla* y *L. scolopaceus*. Esto coincide con la correlación observada por Hernández-Vázquez (2005) en dos sistemas acuáticos de la costa de Jalisco, México, donde con la disminución de la profundidad del agua se incrementa la abundancia de aves vadeadoras. De esta manera, nuestros resultados de abundancias podrían estar indicando que los cambios mensuales en abundancia de la mayoría de las especies de aves acuáticas son afectados por la estacionalidad de los niveles de agua, como ha sido sugerido para otros sistemas lacustres en EUA (Taft et al. 2002), España

(Fortuna 2003), Australia (Kingsford et al. 2004) y Chile (González-Gajardo et al. 2009).

El registro de individuos de algunas especies tales como *P. chihui* y *B. ibis* pudo haber sido subestimado en nuestro estudio. Observaciones realizadas fuera del horario de muestreo, nos permitió corroborar que ambas especies usan principalmente la laguna como sitio de descanso desde el atardecer hasta el amanecer. Por ello, algunas parvadas de estas especies las pudimos no haber contabilizado durante los recorridos. Por otro lado, especies crípticas como *P. carolina*, asociada a zonas de la laguna con mucha vegetación, las observamos poco durante el estudio, por lo que sus números también los pudimos haber subestimado.

Finalmente, resulta significativo que el 72% de las especies de aves acuáticas que registramos en la laguna de Acuitlapilco pueden ser observadas en la Presa de Atlangatepec (50 especies reportadas por Pérez y Badillo en 1996), un cuerpo de agua 17 veces mayor. Lo anterior sugiere que, a pesar de su tamaño relativamente pequeño, la laguna de Acuitlapilco es un importante reservorio de aves acuáticas y por ello son, sin duda alguna, de prioridad regional la definición de legislaciones para la protección de este cuerpo de agua.

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias al manuscrito. A CONAGUA Delegación Tlaxcala por la información compartida. A A. Cortés Martín por compartir su material fotográfico y de video sobre las especies de aves acuáticas de la laguna. Dedicamos este trabajo a las personas y organizaciones civiles que han luchado tenazmente por el rescate y conservación de la laguna de Acuitlapilco.

Literatura citada

- Aguilar, V. 2003. Aguas continentales y diversidad biológica de México: un recuento actual. *Biodiversitas* 48:2-16.
- AOU (American Ornithologists' Union) (online). 2011. Check-list of North American Birds. <www.aou.org/checklist/north/> (consultado en diciembre 2011).
- Barragán, S.J., E. López-López y K.A. Babb. 2002. Spatial and temporal patterns of a waterfowl community in a reservoir system of the Central Plateau, Mexico. *Hidrobiología* 467:123-131.
- Blanco, D. 2000. Los humedales como hábitat de aves acuáticas. Boletín UNESCO. Montevideo, Uruguay.
- Ciudad Real, A. 1976. Tratado curioso y docto de las grandezas de la Nueva España. Relación breve y verdadera de algunas cosas de las muchas que sucedieron al Padre Fray Alonso Ponce en las Provincias de la Nueva España siendo Comisario General en aquellas partes; 2 Vols. Instituto de Investigaciones Históricas, UNAM. México, DF.
- Colwell, M.A. y O.W. Taft. 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth. *Waterbirds* 23:45-55.
- Davidson, N.C., D.A. Laffoley, J.P. Doody, L.S. Way, J. Gordon, R. Key, C.M. Drake, M.W. Pienkowski, R. Mitchell y K.L. Duff. 1991. Nature conservation and estuaries of Great Britain. Nature Conservancy Council. Peterborough, Reino Unido.
- Ens, B.J., T. Piersma y R.H. Drent. 1994. The dependence of waders and waterfowl migrating along the East Atlantic Flyway on their coastal

- food supplies: what is the most profitable research program? *Ophelia Supplement* 6:127-151.
- Fernández, J., J. Windfield-Pérez y M.C. Corona. 2007. Tlaxcala. Pp. 137-164. *In*: R. Ortiz-Pulido, A. Navarro-Sigüenza, H. Gómez de Silva, O. Rojas-Soto y T.A. Peterson (eds.). *Avifaunas Estatales de México*. CIPAMEX. Pachuca, Hidalgo, México.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. UNAM, CONABIO. México, DF.
- Fortuna, M.A. 2003. Dependencia hídrica de la comunidad ornítica acuática de la laguna de Manjavacas: la importancia de la desecación estival. *Oxyura* 11:85-98.
- González-Gajardo, A., P.V. Sepúlveda y R. Schlatter. 2009. Waterbird assemblages and habitat characteristics in wetlands: influence of temporal variability on species-habitat relationships. *Waterbirds* 32:225-233.
- Hernández-Vázquez, S. 2005. Aves acuáticas de la Laguna de Agua Dulce y el Estero El Hermitaño, Jalisco, México. *Revista de Biología Tropical* 53:229-238.
- Hernández-Vázquez, S. y E. Mellink. 2001. Coastal waterbirds of El Chorro and Majahuas, Jalisco, México, during the non-breeding season, 1995-1996. *Revista de Biología Tropical* 49:357-365.
- Howes, J. y D. Bakewell. 1989. Shorebird studies manual. Asian Wetland Bureau (ABW) Publication N°55. Kuala Lumpur, Malasia.
- Kingsford, R.T., K.M. Jenkins y J.L. Porter. 2004. Imposed hydrological stability on lakes in arid Australia and effects on waterbirds. *Ecology* 85:2478-2492.
- Ma, Z., Y. Cai, B. Li y J. Chen. 2010. Managing wetland habitats for waterbirds: an International Perspective. *Wetlands* 30:15-27.
- Pérez, R.R. y A. Badillo. 1996. Aves acuáticas y su entorno limnológico en la Presa de Atlangatepec, Tlaxcala. *Académico CBS 20*, Universidad Autónoma Metropolitana. México, DF.
- Pineda-López, R. y Arellano-Sanaphre, A. 2010. Noteworthy records of aquatic birds in the state of Querétaro, México. *HUITZIL* 11:49-59.
- Ramírez-Bastida, P. 2000. Aves de humedales en zonas urbanas del noroeste de la Ciudad de México. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección. México, DF.
- Sibley, D.A. 2003. *The Sibley field guide to birds of Western North America*. Knopf Publishing Group. New York, EUA.
- Sumner, J.A. 2012. Ni una sola gota: the politics of water in late nineteenth century Tlaxcala. 2012 Congress of the Latin American Studies Association. San Francisco, California, EUA.
- Taft, O.W., M.A. Colwell, R.I. Craig y R.J. Safran. 2002. Waterbird responses to experimental drawdown: implications for the multispecies management of wetland mosaics. *Journal of Applied Ecology* 39:987-1001.
- van Perlo, B. 2006. *Birds of Mexico and Central America*: Princeton University Press. New Jersey, EUA.
- Vázquez-Rivera, H. 2004. Preferencias de hábitat por la avifauna presente en la laguna Chimaliapan, Ciénagas del Lerma, Estado de México. Tesis de maestría, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla, Estado de México, México.
- Warnock, E.S. y J.Y. Takekawa. 1995. Habitat preference of wintering shorebirds in a temporally changing environment: Western Sandpipers in the San Francisco Bay estuary. *The Auk* 112:920-930.

Recibido: 15 de marzo de 2012; Revisión aceptada: 3 de agosto de 2012.
Editor asociado: Fabio Germán Cupul Magaña.

Apéndice 1. Abundancia mensual (febrero 2011 - enero 2012) por especie de ave acuática en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. Se describe para cada especie la estacionalidad (E): residente (R), migratoria (M) y transitoria o accidental (T).

Especie	E	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Total
Anatidae														
<i>Chen caerulescens</i>	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Anas strepera</i>	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39	39
<i>Anas americana</i>	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	31	31
<i>Anas platyrhynchos</i>	R	15	65	25	102	167	61	132	22	4	15	183	73	864
<i>Anas discors</i>	T	8	11	13	0	0	2	0	2	30	23	28	45	162
<i>Anas cyanoptera</i>	T	15	23	8	0	0	0	0	0	10	28	30	39	153
<i>Anas clypeata</i>	M	1,772	1,242	558	8	0	0	0	845	2,136	1,698	1,964	1,927	12,150
<i>Anas acuta</i>	M	119	0	0	0	0	0	0	131	134	421	216	62	1,083
<i>Anas crecca</i>	M	466	234	7	0	0	0	0	0	263	568	556	422	2,516
<i>Oxyura jamaicensis</i>	R	147	824	374	50	57	143	139	149	488	317	1,492	1,141	5,321
Podicipedidae														
<i>Podilymbus podiceps</i>	R	0	0	0	0	3	2	1	0	1	2	4	2	15
<i>Podiceps nigricollis</i>	R	43	11	3	0	6	5	22	35	46	41	41	36	289
Ardeidae														
<i>Ardea herodias</i>	T	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Ardea alba</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	5	10
<i>Egretta thula</i>	R	2	0	3	8	8	13	13	6	6	6	4	6	75
<i>Egretta caerulea</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
<i>Egretta tricolor</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3
<i>Bubulcus ibis</i>	R	4	243	0	16	7	40	107	1,679	1,610	1,454	1,502	79	6,741
<i>Butorides virescens</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Threskiornithinae														
<i>Plegadis chihi</i>	R	1,750	1	4	61	25	6	7	28	57	1	0	4	1,944
Rallidae														
<i>Porzana carolina</i>	M	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Gallinula galeata</i>	R	6	10	5	0	2	4	2	1	5	3	6	13	57
<i>Fulica americana</i>	R	1,046	515	420	197	486	859	637	177	2,532	1,283	1,386	1,276	10,814
Charadriidae														
<i>Charadrius semipalmatus</i>	T	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Charadrius vociferus</i>	R	72	32	15	18	35	36	34	26	34	50	80	27	459
Recurvirostridae														
<i>Himantopus mexicanus</i>	R	39	9	8	8	3	0	0	14	24	19	25	34	183
<i>Recurvirostra americana</i>	T	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Scolopacidae														
<i>Actitis macularius</i>	R	3	5	15	35	0	0	4	5	7	6	10	11	101
<i>Tringa flavipes</i>	T	29	28	3	1	0	0	6	4	0	2	11	10	94
<i>Calidris minutilla</i>	M	578	320	94	13	0	0	2	78	43	121	521	594	2,364
<i>Calidris melanotos</i>	M	0	0	0	0	0	0	0	17	3	0	0	0	20
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	T	306	148	53	0	0	0	0	0	36	42	350	346	1,281
<i>Gallinago delicata</i>	M	0	0	0	0	0	0	0	1	2	20	20	21	64
<i>Phalaropus tricolor</i>	T	20	0	149	0	0	1	989	667	67	0	0	0	1,893
Laridae														
<i>Leucophaeus pipixcan</i>	T	0	0	38	17	0	1	0	0	0	0	0	0	56
<i>Larus delawarensis</i>	T	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Total mensual		6,441	3,722	1,796	534	799	1,174	2,096	3,893	7,540	6,124	8,430	6,245	48,794