

# UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

## SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ECOLOGIA DE LA ALIMENTACION DE LOS CORRELIMOS (AVES:  
SCOLOPACIDAE) DE UNA PLAYA FANGOSA DEL GOLFO  
DE NICOYA, COSTA RICA.

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del  
Programa de Estudios de posgrado en Biología para  
optar al grado de Magister Scientiae.

**ANA ISABEL PEREIRA PEREZ**

CIUDAD UNIVERSITARIA "RODRIGO FACIO" COSTA RICA

**1 9 9 0**

## AGRADECIMIENTOS

Al personal del Criadero de Camarones de Chomes, S.A., por permitirme utilizar las instalaciones, principalmente a Don Roque por todas sus amabilidades durante mi estadía allí.

A Gilbert, por el gran apoyo que significó para mí, tanto durante el trabajo de campo, donde su ayuda fue indispensable en el muestreo de invertebrados, así como por sus valiosos comentarios durante la revisión de los manuscritos y por su apoyo constante, principalmente en los momentos críticos de esta investigación.

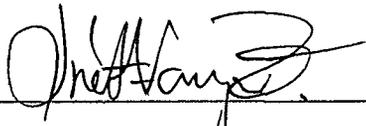
A los miembros del comité, por su colaboración durante el trabajo de campo y laboratorio, así como durante la redacción de esta tesis. Muy especialmente agradezco al doctor William Eberhard, por revisar con gran ética cada uno de los capítulos de esta tesis y por aceptar ser miembro de mi comité al final de esta investigación, con la responsabilidad que eso implica.

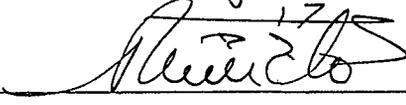
A Michael Montoya por la identificación de los bivalvos y al personal del Centro de Informática, principalmente a don Edwin Chaverri y Juan Tobar.

A mis padres por el apoyo que me dieron en todo momento.

Este trabajo fue parcialmente financiado por una beca NOYES obtenida a través de la Organización para Estudios Tropicales.

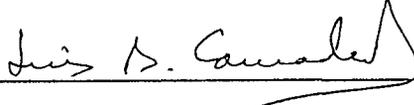
"Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae"

  
\_\_\_\_\_  
Director Suplente \* José A. Vargas Z. Ph. D.

  
\_\_\_\_\_  
Miembro del Comité Ricardo Soto S. M. Sc.

  
\_\_\_\_\_  
Miembro del Comité William Eberhard C. Ph. D.

  
\_\_\_\_\_  
Directora Programa Julieta Carranza V. Ph. D.

  
\_\_\_\_\_  
Decano Luis Camacho Ph. D.

\* En sustitución de F. Gary Stiles

## INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	ii
PREFACIO.....	vi
RESUMEN.....	vii
INTRODUCCION.....	x
LISTA DE CUADROS.....	xii
LISTA DE FIGURAS.....	xvi
Capítulo	
I. ECOLOGIA DE LA ALIMENTACION DE <u>Numenius</u> <u>phaeopus</u> , <u>Catoptrophorus semipalmatus</u> y <u>Limnodromus griseus</u> (AVES: SCOLOPACIDAE) EN CHOMES, COSTA RICA.....	1
Resumen.....	2
Introducción.....	4
Materiales y Métodos.....	6
Resultados.....	13
I. Aspectos morfológicos y patrones de comportamiento.....	13
II. Abundancia de presas a través de la época de invernación.....	15
III. Dieta, técnicas y sustratos utilizados.....	15
A. <u>N. phaeopus</u> .....	16
B. <u>C. semipalmatus</u> .....	19
C. <u>L. griseus</u> .....	22
IV. Efecto de la abundancia de correlimos sobre el forrajeo.....	24

Discusión.....	50
I. Uso del habitat.....	50
II. Efecto de la abundancia de correlimos sobre el forrajeo.....	51
III. Cambios en la intensidad de forrajeo a través de la época.....	52
Referencias.....	54
Capítulo	
II. EFECTO DEL FORRAJEO DE LOS CORRELIMOS (AVES: SCOLOPACIDAE) SOBRE LAS POBLACIONES DE INVERTEBRADOS DE LA ZONA DE ENTREMAREAS DE LA PLAYA DE CHOMES, COSTA RICA.....	58
Resumen.....	59
Introducción.....	60
Materiales y Métodos.....	61
Resultados.....	64
Discusión.....	76
Referencias.....	80
Anexo.....	84
APENDICE I.	
Conclusiones generales.....	85
APENDICE II.	
Literatura citada.....	87
APENDICE III.....	94

## PREFACIO

Esta tesis está escrita de acuerdo al Reglamento de Tesis del Sistema de Estudios de Postgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica.

Incluye dos capítulos, cada uno escrito de acuerdo al formato de la Revista Biología Tropical.

## RESUMEN

Se estudió la dieta y el comportamiento de forrajeo de Numenius phaeopus (Linnaeus), Catoptrophorus semipalmatus (Gmelin) y Limnodromus griseus (Gmelin) (Aves: Scolopacidae), así como el impacto que el forrajeo de los correlimos en general tuvo sobre las poblaciones de invertebrados de la playa fangosa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica, en la época de invernación de estas aves correspondiente al período que va de agosto de 1986 a abril de 1987.

La zona de entremareas de dicha playa se dividió en siete sustratos: sustrato sumergido, borde sumergido, borde emergido, barro, arenoso, raizoso y húmedo. Se anotó, para cada especie, las presas capturadas, el sustrato utilizado, las técnicas de forrajeo empleadas, así como las interacciones agresivas intra e interespecíficas. Se realizó un censo de correlimos cada dos semanas, para lo que se recorrió un transecto de 1.5Km a lo largo de la playa. Se protegió tres áreas de 25m<sup>2</sup> cada una, para evitar que los correlimos ingresaran en ellas. De cada una se recolectaron 6 muestras fuera y 6 dentro mediante un nucleador de 5.5cm de diámetro. Las muestras se preservaron en agua de mar con formalina al

10% y rojo bengala, luego se separaron e identificación los invertebrados. La abundancia de cangrejos se estimó en treinta cuadrículas de 4m<sup>2</sup> cada una, distribuidas en tres transectos de 100m de largo, perpendiculares al borde del manglar.

Catoptrophorus semipalmatus es una especie generalista, que utiliza gran variedad de presas y sustratos. Numenius phaeopus forrajeó en barro, donde se alimentò de cangrejos, los cuales fueron capturados mediante pruebas. Limnodromus griseus forrajeò principalmente en el borde del agua, donde se alimentò de anélidos poliquetos, bivalvos y crustaceos, los cuales capturò con prueba.

El forrajeo de N. phaeopus y L. griseus es afectado por la abundancia de otros correlimos, no así el de C. semipalmetus, posiblemente por ser generalista. Al final de la época se intensificó el forrajeo de las tres especies, así como la captura de presas pequeñas.

El número de invertebrados dentro de las áreas protegidas fue significativamente mayor que fuera de ellas, sin embargo las poblaciones no sufrieron una disminución al final de la época de invernación, correspondiente a los meses de marzo y abril. Al aumentar el número de correlimos comedores de bivalvos y crustaceos, la diferencia de dichos invertebrados dentro y

fuera de las áreas aumentó significativamente, sin embargo no se encontró relación entre el número total de correlimos y la diferencia del número de invertebrados total dentro y fuera de las áreas.

Varios factores pudieron evitar que el recurso alimenticio se agotara al final de la época de invernación: 1- La constante reproducción y crecimiento de las poblaciones de invertebrados, 2- La agresividad y territorialidad de los correlimos y 3- La utilización de las presas más grandes por parte de correlimos.

## INTRODUCCION

Los correlimos son aves vadeadoras y nadadores que se reproducen en Canadá y el norte de Estados Unidos durante la primavera (Stiles & Skutch 1989). Una vez finalizada la época reproductiva migran hacia el sur, donde se distribuyen a lo largo de toda la Costa Pacífica de Centro y Sur América, donde permanecen alrededor de siete meses, hasta la próxima época reproductiva, con excepción de algunos individuos jóvenes no reproductivos que permanecen en estas áreas todo el año (Pitelka 1979).

En la ruta migratoria existen áreas de reabastecimiento donde las aves almacenan grasa y recuperan energía para poder continuar su viaje. Dichas áreas son de gran importancia ya que de ellas depende que el ave pueda llegar en buenas condiciones a su destino.

Estas áreas de reabastecimiento son playas cuya zona de entremareas es amplia y constituida principalmente por fango suave, rico en invertebrados, alimento principal de los correlimos durante la época de invernación (Wolff 1969, Pitelka 1981). Otros tipos de habitats como playas

arenosas, rocosas y manglares también son utilizados pero en menor proporción (Gerstenberg 1979).

En Costa Rica, las playas fangosas del Golfo de Nicoya son utilizadas por gran cantidad de correlimos como áreas de reabastecimiento en su ruta migratoria hacia el sur, al igual que como área definitiva de invernación por muchos otros (Fleischer 1983, Stiles & Skutch 1989).

El objetivo de esta investigación fue determinar la dieta y el comportamiento de alimentación de Numenius phaeopus (Linnaeus), Catoptrophorus semipalmatus (Gmelin) y Limnodromus griseus (Gmelin) (Aves: Scolopacidae) en la playa fangosa de Chomes, así como el efecto del forrajeo de los correlimos que utilizan esta playa sobre las poblaciones de invertebrados.

LISTA DE CUADROS

CAPITULO I. ECOLOGIA DE LA ALIMENTACION DE Numenius phaeopus, Catoptrophorus semipalmatus y Limnodromus griseus (AVES:SCOLOPACIDAE) EN CHOMES, COSTA RICA.

1. Promedio mensual de la abundancia de las especies de Charadriiformes vistos en la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica, durante la época de invernación 1986-87..... 28
2. Frecuencia de individuos de cada especie (morfoespecie) de invertebrados muestreados en cada mes de la época de invernación 1986-87 de los correlimos de la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.(en 0.047m<sup>2</sup>).. 29
3. Correlación (rho de Spearman) entre el tiempo promedio invertido en cada sustrato por N. phaeopus (Np), C.semipalmatus (Cs) y L. griseus (Lg) y el número de intentos, éxitos y eficiencia, durante la época de invernación 1986-87, en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica..... 29
4. Promedio mensual de número de intentos, eficiencia (éxitos/intentos) y tiempo invertido (min) por N. phaeopus, C. semipalmatus y L. griseus en cada sustrato de la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica..... 30

5.	Presas capturadas por <i>N. phaeopus</i> (Np), <i>C. semipalmatus</i> (Cs) y <i>L. griseus</i> (Lg) durante la época de invernación 1986-87, en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	31
6.	Amplitud de nicho (B') y equitatividad (J) correspondiente a la distribución de los intentos realizados por <i>N. phaeopus</i> , <i>C. semipalmatus</i> y <i>L. griseus</i> en los diferentes sustratos, para cada mes de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	32
7.	Número de individuos de las presas capturadas con mayor frecuencia por <i>Numenis phaeopus</i> en cada tipo de sustrato, durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	32
8.	Total de intentos realizados y eficiencia (éxitos/intentos) de cada una de las técnicas utilizadas por <i>N. phaeopus</i> , <i>C. semipalmatus</i> y <i>L. griseus</i> durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	33
9.	Número de individuos de las presas más capturadas por <i>C. semipalmatus</i> en cada tipo de sustrato.....	33
10.	Selectividad de los tipos de presa utilizados por <i>L. griseus</i> en cada mes de la época de invernación, aplicando el Índice de Ivlev, Chomes, Costa Rica.	34
11.	Número de individuos de las presas más capturadas por <i>L. griseus</i> en cada tipo de sustrato.....	34

12. Tamaño de muestra y valores de Dmax (Kolmogorov-Smirnov una muestra) para determinar cambios en la frecuencia de intentos y éxitos de *N. phaeopus*, *C. semipalmatus* y *L. griseus* a través de la época de invernación... 35

CAPITULO II. EFECTO DEL FORRAJE DE LOS CORRELIMOS (AVES: SCOLOPACIDAE) SOBRE LAS POBLACIONES DE INVERTEBRADOS DE LA ZONA DE ENTREMAREAS, CHOMES, GOLFO DE NICOYA, COSTA RICA.

1. Charadriiformes vistos en la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica, de Setiembre de 1986 a Agosto de 1987..... 69

ANEXO CAPITULO II

1. Número de individuos de cada especie de invertebrado encontrados en las áreas protegidas (D) y fuera de ellas (F) durante (I) y después (II) de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica..... 84

### ANEXO III

1. Nùmero de intentos de captura hechos por N. phaeopus en cada tipo de sustrato, a travès de la època de invernaciòn 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica..... 94
2. Frecuencia de Uca sp, S. ostrearicola y cangrejos no identificados capturados con cada tècnica de forrajeo utilizada por N. phaeopus, en cada tipo de sustrato, durante la època de invernaciòn 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica..... 94
3. Nùmero de intentos de captura hechos por C. semipalmatus con cada tècnica de forrajeo en cada uno de los sustratos, durante al època de invernaciòn 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica..... 95
4. Nùmero de individuos de cada presa capturada por C. semipalmatus con cada tècnica, en cada tipo de sustrato, durante la època de invernaciòn 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica..... 96
5. Frecuencia de presas capturadas por L. griseus con cada tipo de tècnica, durante la època de invernaciòn 1986-87, en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.. 97

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO I. ECOLOGIA DE LA ALIMENTACION DE Numenius phaeopus, Catoptrophorus semipalmatus y Limnodromus griseus (AVES: SCOLOPACIDAE) EN CHOMES, COSTA RICA.

1.	Area de estudio, localizada en la zona de entremareas de la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	36
2.	Número de cangrejos muestreados a través de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya.....	37
3.	Número de invertebrados muestreados a través de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya.....	37
4.	Porcentaje de captura por presa para <u>N. 'phaeopus</u> durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Costa Rica.....	38
5.	Número de cangrejos en el ambiente y capturados por <u>N. phaeopus</u> durante la época de invernación 1986-87, Chomes.....	39
6.	Captura de bivalvos (A), ofiùridos (B) y cangrejos (C) por parte de <u>C. semipalmatus</u> durante la época de invernación 1986-87 en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	40

7. Porcentaje de captura por presa para <u>C. semipalmatus</u> durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Costa Rica.....	42
8. Porcentaje de captura por presa para <u>L. griseus</u> durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Costa Rica.....	43
9. Número de intentos (A) y éxitos (B) realizados por <u>N. phaeopus</u> durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	44
10. Número de intentos (A) y éxitos (B) realizados por <u>C. semipalmatus</u> durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	46
11. Número de intentos (A) y éxitos (B) realizados por <u>L. griseus</u> durante la época de invernación 1986-87 en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica...	48

CAPITULO II. EFECTO DEL FORRAJE O DE LOS CORRELIMOS (AVES: SCOLOPACIDAE) SOBRE LAS POBLACIONES DE INVERTEBRADOS DE LA ZONA DE ENTREMAREAS, CHOMES, GOLFO DE NICOYA, COSTA RICA.

1. Area de estudio, localizada en la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	70
2. Número de individuos (A) y número de especies (B) de correlimos presentes durante el período de invernación 1986-87 en la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	71

3.	Número de invertebrados (A), anélidos poliquetos (B), bivalvos (C) y crustaceos (D) presentes dentro y fuera de las áreas protegidas de la zona de entremareas de la playa de Chomes, 1986-87, Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	73
4.	Número de correlinos comedores de cangrejos y número de cangrejos presentes en cada muestreo, Chomes.....	75

## CAPITULO I

ECOLOGIA DE LA ALIMENTACION DE Numenius phaeopus,  
Catoptrophorus semipalmatus y Limnodromus griseus  
EN CHOMES, COSTA RICA.

## RESUMEN

Se estudió la dieta y el comportamiento de forrajeo de Numenius phaeopus, Catoptrophorus semipalmatus y Limnodromus griseus (Aves: Scolopacidae) en la playa fangosa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica, de setiembre de 1986 a agosto de 1987.

N. phaeopus forrajó en el Barro, donde capturó principalmente cangrejos probando en el sustrato. Los individuos de esta especie son susceptibles a los cambios en la abundancia de correlimos comedores y no comedores de cangrejos, los cuales disminuyen la abundancia del recurso y la actividad de las presas respectivamente.

C. semipalmatus utilizó la mayoría de los sustratos disponibles y capturó gran cantidad de presas, siendo la especie con la dieta y el uso de técnicas de forrajeo más amplio. L. griseus por su parte dedicó la mayor parte del tiempo a forrajear en el borde del agua, donde capturó principalmente anélidos poliquetos, crustaceos y moluscos bivalvos. Esta especie amplió el uso de sustratos al disminuir el recurso alimenticio.

Las tres especies sufrieron un cambio de dieta a través de la época de invernación, intensificando el uso de ciertas presas y disminuyendo el uso de otras en los diferentes meses de la época. Al final de la misma se intensificó el forrajeo, en términos de intentos y éxitos

realizados, así como el uso de las presas pequeñas, producto de una disminución en la selectividad de las aves.

## INTRODUCCION

La mayoría de las especies de correlimos que se reproducen en latitudes altas del norte, migran hacia el sur al finalizar la época reproductiva y permanecen tres cuartas partes del año en sus áreas de invernar en Centroamérica y Sur América (Pitelka 1979, Stiles y Skutch 1989), sin embargo los estudios de estas especies se han concentrado casi en su totalidad en áreas del sur de Norteamérica.

Son varios los estudios que se han realizado para determinar en que forma utilizan los correlimos la zona de entremareas (Genstenberg 1979, Page *et al.* 1979, Pitelka 1981), así como la dieta y el comportamiento de forrajeo (Stenzel *et al.* 1976, Hartwick & Blaylock 1979) en los estuarios y playas de California, zonas utilizadas por algunas especies de correlimos como áreas de paso durante la migración hacia el sur, y por otras durante la época de invernación.

En Costa Rica, el Golfo de Nicoya es un punto estratégico en las rutas migratorias de aquellos individuos que invernan en Sur América (Pitelka 1979), ya que son importantes áreas de parada, donde se reabastecen y descansan para poder continuar su viaje al sur, sin embargo, se han llevado a cabo pocas investigaciones (Fleischer 1983, Smith & Stiles 1979 y Stiles & Smith 1980), desconociéndose la ecología de estas aves en dichas

costas. De aquí la importancia de realizar estudios acerca de la utilización del habitat, recurso alimenticio y otros aspectos ecológicos.

Por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue determinar en que forma utilizan Numenius phaeopus (Linnaeus), Catoptrophorus semipalmatus (Gmelin) y Limnodromus griseus (Gmelin) la zona de entremareas de la playa de Chomes, en términos de dieta, sustratos utilizados, uso preferencial de técnicas de forrajeo de acuerdo a la presa y/o al sustrato en que forrajean, interacciones agresivas y el efecto de la abundancia de los demás correlimos sobre el forrajeo de estas tres especies.

## MATERIALES Y METODOS

### *Area de estudio*

La presente investigación se realizó en la playa de Chomes, localizada en el Golfo de Nicoya, en la costa pacífica de Costa Rica, a  $10^{\circ}\text{N}$  y  $85^{\circ}\text{O}$  (Fig. 1).

El área de estudio comprende 50 hectáreas de la zona de entremareas de la playa de Chomes, localizada entre los esteros Chomes y Coco. La mayor parte presenta un sustrato irregular de fango suave, además se encuentran áreas de sustrato arenoso que forman lengüetas entre el fango. Las partes más bajas de la playa quedan cubiertas por una capa de agua poco profunda, durante toda la marea baja y la zona más cercana al manglar presenta restos de vegetación, como raíces y troncos pequeños.

Las observaciones de comportamiento y dieta de las tres especies de correlimos, se realizaron desde setiembre de 1986 hasta abril de 1987, en periodos de 9 días, separados por periodos de 5 días. Quincenalmente se realizó un censo de aves, un muestreo de invertebrados y un conteo de cangrejos. Los dos primeros finalizaron en agosto de 1987 y el muestreo de cangrejos finalizó en abril de 1987. Todas estas observaciones se llevaron a cabo durante la marea baja,

período utilizado por los correlimos para forrajear.

Para caracterizar el comportamiento de forrajeo se reconocieron siete tipos de sustrato: Barro (Ba), sustrato suave compuesto por partículas finas de sedimento el cual comprende un área de 47 hectàreas; Arenoso (A), constituido por partículas gruesas de sedimento cuya área abarca 0.24 hectàreas; húmedo (H), aproximadamente 2 hectàreas de barro cubierto por una película de agua durante la marea baja; raizoso (R), comprende 0.6 hectàreas en las inmediaciones del manglar, y caracterizado por la presencia de restos de raíces y troncos; sumergido (S), el cual comprendió toda el área cubierta de agua, excepto una franja de 1m de ancho a lo largo del borde del agua, la cual constituyó el sexto tipo de sustrato y que abarcó un área de 0.15 hectàreas, llamado borde sumergido (BS), y finalmente, borde emergido (BE) constituido por una franja de 1m de ancho a lo largo del borde del agua, pero, fuera de ella y con igual superficie que borde sumergido.

A pesar de que el borde sumergido y emergido se refieren a la posición del ave con respecto al agua, para fines de esta investigación serán considerados como sustrato, ya que algunas especies forrajean principalmente en el borde del agua, sin importar el tipo de sedimento en que este se encuentre.

Las observaciones de forrajeo se realizaron durante la

primer marea baja diurna, la toma de datos se inició con el ave más cercana, de cualquiera de las tres especies, mediante un telescopio 20 x 60mm, colocado a una distancia no mayor de 10m del ave. El tiempo de cada observación se cronometrò y esta finalizó cuando el ave dejó de forrajear.

Para cada observación se anotó el sustrato donde forrajeaba el ave, el número de intentos de captura hechos con cada técnica de forrajeo, el número de éxitos, el tipo de presa capturado y la técnica con la cual la capturó, la duración de la observación y cualquier tipo de interacción intra o interespecífica. El tamaño aproximado de cada presa capturada, se estimó al compararla con el tamaño del pico del ave.

Una vez finalizada cada observación, se procedió a la búsqueda de un nuevo individuo, de cualquiera de las tres especies. A partir de Enero de 1987, se utilizó una grabadora para la toma de datos.

Se definieron seis técnicas de forrajeo:

Picoteo (P): El ave pica la superficie del sustrato una o varias veces, sin introducir el pico dentro del mismo.

Prueba (Pr): El ave introduce el pico parcial (1cm) o totalmente dentro del sustrato una o varias veces.

Carrera con Picoteo (C): El ave localiza una presa visualmente, corre hacia ella y picotéa.

Barrida (B): El ave introduce el pico entreabierto

dentro del agua y lo mueve hacia los lados consecutivamente, cerrando el pico cuando detecta una presa.

Prueba en Diopatra (PD): El ave levanta con el pico las conchas y hojas que adornan los tubos del poliqueto Diopatra sp, especie muy abundante en el área y bajo hojas sueltas sobre el sustrato en busca de posibles presas, las cuales fueron capturadas con picoteo.

Espera (E): El ave espera inmóvil por varios segundos (a veces minutos), alguna presa localizada por vista y cuando está al alcance, el ave corre y picotéa.

Para estimar la abundancia de invertebrados en el área, se colectaron quincenalmente 6 muestras de barro, distribuidas en 3 áreas separadas entre sí por 50m, a una distancia de 100m del borde del manglar.

Para esto se utilizó un nucleador de 10 cm de diámetro, el cual se introdujo 15cm de profundidad. A partir de enero de 1987, se utilizó un nucleador de 5.5 cm de diámetro y el número de muestras se aumentó a 18.

Cada muestra se colocó en una bolsa con formalina al 10% en agua de mar y rojo bengala, para preservar y tefir los organismos. Una vez preservados, se lavaron las muestras en una tammiz con malla de 1 mm y se separaron los organismos utilizando un microscopio de disección. Los organismos de cada muestra se colocaron en viales con alcohol de 70% y posteriormente fueron identificados.

La abundancia de cangrejos se estimò en 30 cuadrículas de 4 m<sup>2</sup> distribuidas en tres transectos de 100m de largo, perpendiculares a la orilla del manglar y separados entre sí por 50m. Cada conteo de cangrejos se realizó a una distancia de 6m del marco, mediante binoculares 7X50, después de esperar 3 minutos para que la actividad de los cangrejos se restableciera.

El mismo día en que se hizo el muestreo de invertebrados, se realizó un censo de aves donde se anotò el número de individuos de las especie de correlimos presentes. Para ello se recorrió un transecto de 1 Km de largo, paralelo a la orilla del manglar y separado de esta por 200m, desde el Estero Chomes hasta el Estero Coco.

Para determinar de que manera fueron utilizadas las diferentes presas y como se distribuyó el número de intentos en los diferentes sustratos, se aplicó el Índice de Amplitud de Nicho (Pielou 1976).

N.phaeopus y C. semipalmatus capturaron presas grandes difíciles de muestrear con el método de nucleador. Por lo tanto, para determinar si en algún momento de la época capturaron algún tipo de presa en una proporción mayor a la presente en el ambiente se utilizó un análisis de Regresión

Linear Simple. Para Uca sp y S. ostrearicola se utilizó el número de individuos muestreados en los transectos.

El Índice de Ivlev (Mora 1987) compara la proporción de cada tipo de presa en la dieta y en el ambiente, e indica si esta es capturada preferencialmente o no. Este Índice se aplicó en el caso de L. griseus, especie cuyas presas son fáciles de muestrear con el método de nucleador.

Para detectar cambios en la dieta a través de la época de invernación se aplicó chi-cuadrado, prueba que se utilizó también para detectar captura diferencial de cada tipo de presa y uso diferencial de las técnicas de forrajeo en los diferentes sustratos. Los valores esperados se obtuvieron en base al tiempo invertido en cada sustrato.

Para determinar si la abundancia de los demás correlimos afecta el forrajeo de N. phaeopus, C. semipalmatus y L. griseus, se calcularon correlaciones no paramétricas, aplicando Correlación de Spearman (Siegel, 1972), entre los totales de intentos y éxitos por un lado y los números de correlimos (tanto de la misma especie como de otras) por el otro. En algunos casos se aplicó correlación parcial de Kendall (Siegel 1971) para eliminar el efecto que pudieran tener otras variables.

La prueba Kolmogorov-Smirnof para una muestra (Siegel 1972) se aplicó para determinar si hay cambios en el número de éxitos e intentos a través de la época de invernación.

Las frecuencias esperadas se calcularon en base al tiempo total de forrajeo en cada uno de los meses.

## RESULTADOS

### I. Aspectos morfológicos y patrones de comportamiento de *N. phaeopus*, *C. semipalmatus* y *L. griseus*.

*N. phaeopus* y *C. semipalmatus* son dos de las especies de correlimos más grandes que utilizan la playa de Chomes (Cuadro 1). Existe gran similitud entre ellas en cuanto al largo del tarso ( $59.5 \pm 4.6$  mm y  $60.7 \pm$  mm respectivamente), sin embargo el largo del pico es mucho mayor en la primera ( $83 \pm$  mm y 59 mm respectivamente), al igual que el peso ( $518 \pm$  g y  $268.5 \pm$  g respectivamente). El largo del pico de *L. griseus* es similar al de *C. semipalmatus* ( $59.5 \pm$  mm), sin embargo el tarso es mucho más pequeño ( $35.7 \pm$  mm) y el peso menor ( $88.4 \pm$  g).

*C. semipalmatus* y *N. phaeopus* son aves que forrajeaban en forma solitaria, excepto al inicio de la marea baja, cuando el área descubierta es muy pequeña. *L. griseus*, por su parte, forrajea regularmente en bandadas, siguiendo la línea de mareas.

Fue común observar interacciones agresivas intra e interespecíficas. *N. phaeopus* frecuentemente persiguió aquellos individuos que llegaban a forrajear cerca de él, o que sencillamente pasaban volando sobre el área y a menudo emitieron vocalizaciones fuertes, lo cual hace sospechar

que defienden territorios de alimentación.

C. semipalmatus también realizó persecuciones en vuelo o en carreras, emitió vocalizaciones fuertes, e inclusive finalizó en peleas. Generalmente cuando las presas capturadas eran demasiado grandes para ser tragadas inmediatamente fueron o intentaron ser robadas por algún otro individuo que forrajeaba cerca, lo cual se observó también en contra de otras especies, como L. griseus. A menudo se vieron interacciones entre estas dos especies y siempre fue C. semipalmatus el agresor, por lo que los individuos de L. griseus forrajeaban nerviosamente cuando había un individuo de esta especie cerca.

A pesar de que L. griseus forrajeó generalmente en bandadas, se observaron interacciones agresivas entre ellos, sustituciones en el sitio de forrajeo y en algunas ocasiones individuos que capturaron una presa grande corrieron y se apartaron de los individuos más cercanos.

Las tres especies presentaron cambios en su abundancia a través de la época de invernación, al igual que el resto de los correlimos que utilizaron el área, (Cuadro 1). L. griseus fue una de las especies más abundantes durante toda la época, mientras que N. phaeopus y C. semipalmatus fueron dos de las especies más grandes, lo cual facilitó la observación de las presas capturadas por ambas especies.

## II. *Abundancia de presas a través de la época de invernación*

Durante la época de invernación hubo una gran cantidad de invertebrados presentes en el sustrato, dentro de los cuales los anélidos poliquetos y bivalvos fueron los más comunes (Cuadro 2). El muestreo de invertebrados y cangrejos se realizó en el área de barro, sin embargo el área sumergida, borde sumergido y borde emergido estuvieron sobre el área muestreada en algún momento durante la marea baja, por lo que se puede considerar que las presas utilizadas por los individuos que forrajearon en estos tipos de sustratos fueron muestreadas también.

La abundancia de cangrejos y demás invertebrados cambió a través de la época de invernación (Cuadro 2, Fig 2 y 3). La abundancia de los invertebrados aumentó casi el doble a mediados de la época, posiblemente como producto de un pico en la reproducción.

## III. *Dieta, técnica y sustratos utilizados por N. phaeopus, C. semipalmatus y L. griseus.*

El número de intentos promedio realizado por *N. phaeopus*, *C. semipalmatus* y *L. griseus*, así como el número de capturas y la eficiencia en cada sustrato, están

relacionadas directamente con el tiempo invertido en cada uno de ellos (Cuadro 3 y 4), excepto para la eficiencia de N. phaeopus. Por tal razón, la utilización del hábitat por parte de las tres especies se analizó con base en el número de intentos. Así mismo no existe relación entre el área cubierta por cada sustrato y el tiempo invertido por cada especie en dichos sustratos ( $r_s=0.36$ ,  $r_s= 0.39$  y  $r_s= 0.07$ ,  $P> 0.05$ ,  $N= 6$  para N. phaeopus, C. semipalmatus y L. griseus respectivamente).

#### A. N. phaeopus

De las presas capturadas por N. phaeopus se pudo identificar 9 (Cuadro 5), de las cuales Uca sp, S. ostrearicola y otros cangrejos no identificados fueron las más utilizadas ( $B^*_1= 0.53$ ,  $J= 0.59$ , Fig. 4).

El número total de cangrejos capturados por N. phaeopus a través de la época de invernación no mostró ninguna relación con la abundancia de los mismos en el ambiente ( $r_s= 0.10$ ,  $P> 0.05$ ,  $N= 8$ ). Tampoco se dio una captura preferencial de este tipo de presa en ninguno de los meses (Fig. 6)

Se encontró una captura diferencial de presas al comparar las proporciones en que estas fueron utilizadas a través de la época ( $\chi^2= 138.55$ ,  $14gl$ ,  $P< 0.01$ ). La captura de Uca sp se dio principalmente en setiembre, mientras que

en febrero y marzo esta disminuyó significativamente (Fig 6). Por otro lado, los otros cangrejos que no pudieron ser identificados fueron poco utilizados al inicio y a partir de octubre su utilización aumentó y mantuvo proporciones similares el resto de la época .

N. phaeopus forrajó principalmente en barro, sustrato donde presentó la frecuencia de intentos más alta (Cuadro 4 y 6). Se observó una captura diferencial de presas en los distintos sustratos, de acuerdo al tiempo invertido en cada uno de ellos (Cuadro 7). Las Uca sp fueron muy utilizadas en el sustrato arenoso, A. mazatlanicus lo fue en el sustrato húmedo, arenoso y raizoso, S. ostrearicola fue capturado en forma similar en todos los sustratos, al igual que los cangrejos que no pudieron ser identificados, excepto en sustrato arenoso y raizoso, donde se capturaron mucho menos individuos de lo esperado. Borde sumergido y sustrato húmedo son los sitios donde la mayor cantidad de presas desconocidas se capturaron, de acuerdo al tiempo de forrajeo invertido en cada sustrato, mientras que en barro se presentaron los valores más bajos.

Las técnicas de forrajeo más utilizadas por N. phaeopus para capturar sus presas fueron picoteo y prueba (Cuadro 8), las cuales se utilizaron en diferente proporción en los distintos sustratos ( $\chi^2= 492.30$ ,  $P < 0.01$ , 6gl). En el área sumergida y borde sumergido se mantuvo una proporción de 1P:2Pr, en barro la utilización de prueba

aumentó considerablemente (1P:3Pr), mientras que en sustrato húmedo, arenoso, raizoso y borde emergido su uso fue similar (Cuadro 1-Anexo III).

A pesar de ser poco utilizadas, las técnicas más eficientes (éxitos/intentos) fueron barrida y espera, lo que hace suponer que estas técnicas fueron empleadas cuando la probabilidad de captura de la presa fue alta.

Prueba fue la técnica más utilizada (esperado de acuerdo al número de intentos realizados con cada técnica) en el borde emergido, barro y sustrato raizoso para la captura de cangrejos no identificados ( $\chi^2= 4.97$ ,  $\chi^2= 14.21$  y  $\chi^2= 4.43$ ,  $P < 0.05$ , 1gl respectivamente). En el sustrato sumergido, picoteo y prueba fueron usadas en forma similar ( $\chi^2= 1.01$ ,  $P > 0.05$ , 1gl) y en los otros sustratos el tamaño de muestra fue muy pequeño para un análisis estadístico (Cuadro 2-Anexo III).

En barro la captura de Uca se realizó principalmente con carrera ( $\chi^2= 158.42$ ,  $P < 0.01$ , 2 gl), en el sustrato raizoso únicamente utilizó espera, mientras que en el sustrato arenoso y borde emergido el tamaño de muestra fue muy pequeño.

S. ostrearicola generalmente se capturó con prueba. Sin embargo, en barro se utilizó picoteo y prueba en forma similar ( $\chi^2= 0.09$ ,  $P > 0.05$ , 1 gl).

Los A. mazatlanicus se capturaron en barro, sustrato raizoso, arenoso y húmedo utilizando picoteo y prueba

Todos los Góbidos, bivalvos y P. valerii fueron capturados con prueba, mientras que los gusanos fueron atrapados con picoteo.

Por lo tanto, las técnicas más utilizadas por N. phaeopus son picoteo y prueba, y únicamente para la captura de Uca en Barro, utilizó más eficientemente (éxitos/intentos) carrera, lo que nos indica que el comportamiento de forrajeo de esta especie es bastante estereotipado

#### B. Q. semipalmatus

Los individuos de Q. semipalmatus utilizan una gama amplia de recursos alimenticios ( $B^* = 0.97$ ,  $J = 0.79$ ) ya que capturaron veinte presas diferentes, de las cuales los bivalvos mitilidos, Q. geminata y los bivalvos no identificados fueron las más comunes (Cuadro 5, Fig. 6).

La captura de bivalvos, Q. geminata y cangrejos no identificados no mostró relación con la abundancia de estos en el ambiente ( $r_s = 0.38$ ,  $r_s = 0.17$  y  $r_s = 0.34$ ,  $P > 0.05$ ,  $N = 8$ , respectivamente). En enero los bivalvos fueron poco utilizados (Fig. 7), en diciembre y enero Q. geminata fue poco capturada, mientras que en marzo y abril el uso de Q. geminata se incrementó, existiendo una leve preferencia por este tipo de presa al final de la época. Poca preferencia se mostró en la captura de cangrejos en barro

tiende a aumentar en marzo.

La mayor proporción de bivalvos mitílidos y cangrejos no identificados se capturaron al inicio de la época (Fig. 6), a mediados de la misma se capturò principalmente el cangrejo Callinectes sp, mientras que al final la captura de bivalvos no identificados fue considerable ( $x^2= 104.31$ , 28 gl,  $P < 0.01$ ).

La utilización de los sustratos es bastante uniforme a través de la época (Cuadros 4 y 6), excepto en setiembre, donde un 95% de los intentos se realizaron en el sustrato húmedo y en diciembre, donde un 68% se realizó en el borde sumergido.

Tomando en cuenta el tiempo invertido en cada sustrato, se dio una captura diferencial de presas entre ellos (Cuadro 9). Los bivalvos mitílidos se capturaron principalmente en borde emergido y sustrato raizoso ( $x^2= 39.73$ ,  $P < 0.01$ , 4gl), los bivalvos no identificados fueron muy utilizados en el borde sumergido ( $x^2= 25.03$ ,  $P < 0.01$ , 4gl), los cangrejos (S. ostrearicola y no identificados) en forma similar en todos los sustratos ( $x^2= 9.11$ ,  $P > 0.05$ , 4gl), mientras que Callinectes sp fue la dieta principal de los individuos que forrajearon en el área sumergida, sustrato donde se diò la captura más baja de presas desconocidas por unidad de tiempo ( $x^2= 72.07$ ,  $P < 0.01$ , 3gl).

C. semipalmatus utilizó cinco técnicas de forrajeo,

las cuales presentaron proporciones diferentes en los distintos sustratos ( $x^2= 1449.13$ ,  $P < 0.01$ , 24gl). En el borde emergido se utilizó principalmente picoteo, prueba fue la más importante en el área sumergida, borde sumergido, sustrato arenoso y raizoso, barrida se utilizó en forma significativa en el área sumergida y borde sumergido, mientras que carrera lo fue en el sustrato húmedo. Prueba en Diopatra y carrera fueron técnicas poco utilizadas, sin embargo en barro, sustrato húmedo y raizoso llegaron a alcanzar valores mucho mayores de lo esperado (Cuadro 3-Anexo III).

Así mismo, las técnicas utilizadas para la captura de cada presa fue diferente (Cuadro 4-Anexo III). Bivalvos no identificados y el ofiùrido Q. geminata fueron capturados con picoteo y prueba, en el borde sumergido en el primer caso y en borde sumergido y barro en el segundo ( $x^2= 2.43ns$ ,  $P > 0.05$ , 2 gl,  $x^2= 0.55$ ,  $P > 0.05$ , 1gl y  $x^2= 3.39$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente). La técnica más utilizada en la captura de bivalvos mitilidos fue prueba, la frecuencia de èsta fue significativamente mayor en el borde sumergido y emergido ( $x^2= 11.85$ ,  $P < 0.01$ , 1gl y  $x^2= 49.25$ ,  $P < 0.01$ , 1gl respectivamente).

En el sustrato húmedo los cangrejos no id se capturaron principalmente con prueba en Diopatra ( $x^2= 8.84$ ,  $P < 0.01$ , 2gl), mientras que en barro lo fueron con picoteo y carrera ( $x^2= 1.58$ ,  $P > 0.05$ , 1gl). En el sustrato

sumergido la técnica más frecuente en la captura de cangrejos Callinectes sp fue Barrida, sitio donde se capturó la mayoría de los individuos de esta presa ( $\chi^2=55.28$ ,  $P < 0.01$ , 2gl).

Para el resto de las presas utilizadas por C. semipalmatus, el tamaño de la muestra fue tan pequeña que no se pudo analizar estadísticamente. Sin embargo, para S. ostrearicola, la técnica más utilizada fue carrera, mientras que para peces se utilizó con más frecuencia picoteo.

#### C. L. griseus

Las presas capturadas por esta especie fueron pequeñas (< 5mm), por lo que un 69% de ellas fueron desconocidas. De las presas que se pudo ser identificar (Cuadro 5, Fig. 8), los anélidos poliquetos y crustaceos fueron los más utilizados ( $B'_1= 0.77$ ,  $J=0.35$ ).

B. californiense, O. geminata y cangrejos no identificados fueron las presas por las cuales L. griseus mostró cierta preferencia en algunos de los meses, mientras que presas como anélidos poliquetos, que siempre fueron abundantes, nunca se capturaron preferencialmente (Cuadro 10).

L. griseus muestra un patrón poco regular en la utilización de sus presas a través de la época de

invernación ( $x^2= 264.15$ ,  $P< 0.01$ , 24gl). En setiembre y octubre capturó principalmente crustaceos no identificados, en noviembre, diciembre y enero las presas más utilizadas fueron bivalvos no identificados, *B. californiense* y *Q. geminata* respectivamente y finalmente, en enero y marzo utilizó nuevamente *Q. geminata* y *B. californiense* respectivamente. Durante los meses de setiembre a diciembre, la cantidad de presas desconocidas capturadas se mantuvo relativamente constante, aumentando en los meses de enero y febrero.

La mayoría de los intentos los realizó en el borde sumergido y emergido (Cuadro 4), sin embargo, en setiembre y noviembre dedicó más tiempo y esfuerzo de forrajeo en otros sustratos (Cuadro 6), meses en que el recurso alimenticio fue más escaso (Cuadro 2).

Esta especie capturó más crustaceos de lo esperado en el sustrato arenoso ( $x= 11.22$ ,  $P< 0.05$ , 4gl). Lo mismo sucedió con los gusanos en el sustrato húmedo ( $x= 16.89$ ,  $P< 0.01$ , 5gl) y *B. californiense* en el borde emergido ( $x= 12.84$ ,  $P< 0.01$ , 2gl). Las otras especies fueron capturadas de acuerdo a lo esperado (Cuadro 11). Los sustratos donde menos presas desconocidas se capturaron fueron el sumergido, arenoso y barro, sin embargo esto pudo deberse al poco uso de estos ( $x^2= 22.58$ ,  $P< 0.01$ , 5gl).

*L. griseus* utilizó tres técnicas para la captura de sus presas (Cuadro 10), siendo prueba la más frecuente.

Sin embargo, en el sustrato arenoso y raizoso, picoteo y prueba en Diopatra presentaron frecuencias significativamente mayores ( $\chi^2 = 2542$ ,  $P < 0.01$ , 12gl). Los anélidos poliquetos, bivalvos, gastrópodos, cangrejos, Tagelus sp y presas no identificadas fueron capturadas, en su totalidad, con prueba. Q. geminata también fue capturada con esta técnica, excepto en borde emergido y barro, donde se utilizó esporádicamente picoteo (Cuadro 5-Anexo III).

Prueba también fue utilizada para capturar crustaceos, excepto en el sustrato arenoso, donde la mayoría de presas se capturaron con Picoteo, técnica más usada en ese tipo de sustrato. Los B. californiense se capturaron con prueba, sin embargo en borde emergido se utilizó ocasionalmente picoteo.

#### IV. *Efecto de la abundancia de correlimos sobre el forrajeo*

El número de intentos realizados por N. phaeopuss no se afectó con los cambios de correlimos que forrajearon en el área ( $r_s = -0.62$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$ ), sin embargo, la captura de presas disminuye significativamente al aumentar la abundancia de los mismos, aún al eliminar el efecto que la abundancia de cangrejos en el ambiente pudiera ejercer

( $T_{xy.z} = 0.53$ ,  $P < 0.05$ ,  $N=8$ ).

La abundancia de conespecíficos tiene poca relación con el número de intentos y capturas de los individuos de esta especie ( $r_s = 0.01$ ,  $P > 0.05$ , y  $r_s = -0.033$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$  respectivamente), sin embargo tiende a aumentar al aumentar la abundancia de cangrejos en el ambiente, aunque la relación no es significativa ( $r_s = 0.61$  y  $r_s = 0.54$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$  respectivamente).

Además de N. phaeopus y C. semipalmatus, se observaron tres especies más alimentándose de cangrejos, Charadrius wilsonia, Actitis macularia y Sterna nilotica, las cuales, por lo general, forrajearon en barro. Existe una relación altamente significativa entre la abundancia de estas especies y el número de cangrejos muestreados ( $r_s = -0.96$ ,  $P < 0.01$ ,  $N=7$ ), así como una relación inversa significativa entre intentos y abundancia de correlimos comedores de cangrejos ( $T_{xy.z} = -0.59$ ,  $P < 0.05$ ,  $N=8$ ) al eliminar el efecto de la abundancia de cangrejos en el ambiente, mientras que no se encuentra relación con el número de éxitos ( $T_{xy.z} = -0.29$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$ ).

La abundancia de correlimos no afecta el forrajeo de C. semipalmatus. El número de intentos y éxitos de esta especie no tiene relación con la abundancia de correlimos ( $r_s = -0.02$  y  $r_s = -0.43$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$  respectivamente), conespecíficos ( $r_s = -0.38$  y  $r_s = -0.45$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$  respectivamente), ni con la de L. griseus ( $r_s = -0.12$  y  $r_s =$

-0.29,  $P > 0.05$ ,  $N=8$  respectivamente). Tampoco se encontró relación con el número de correlinos comedores de cangrejos ( $r_s = 0.10$  y  $r_s = 0.43$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$  respectivamente), con el número de invertebrados muestreados ( $r_s = -0.07$  y  $r_s = 0.02$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$  respectivamente), ni con la abundancia de cangrejos en el área ( $r_s = 0.05$  y  $r_s = 0.38$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=8$  respectivamente).

El forrajeo de *L. griseus* tampoco se afectó por la abundancia de los correlinos ( $r_s = 0.50$  y  $r_s = -0.04$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=7$  para intentos y éxitos respectivamente). La captura de presas tampoco se afectó con la abundancia de conoespecíficos ( $r_s = -0.36$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=7$ ), sin embargo, al aumentar la abundancia de los mismos, se da un aumento en el número de intentos, relación que se mantiene aún al eliminar el efecto producido por la abundancia del recurso ( $T_{xy.z} = 0.90$ ,  $P < 0.01$ ,  $N=7$ ), la cual afectó directamente el número de capturas ( $r_s = 0.96$ ,  $P < 0.01$ ,  $N=7$ ) y tiende a afectar el número de intentos ( $r_s = -0.64$ ,  $P > 0.05$ ,  $N=7$ ).

Tanto el número de intentos, como de éxitos hechos por cada una de las tres especies, sufrió cambios significativos a través de la época de invernación (Cuadro 12).

En las tres especies se presenta un aumento en la frecuencia de intentos y en el porcentaje de capturas al final de la época de invernación (Fig. 9-11). En estos últimos meses, las tres especies capturaron un mayor número

de presas pequeñas desconocidas (Cuadro 13) lo cual hace sospechar que al final de la época de invernación cuando las aves deben prepararse para la migración primaveral, los individuos se vuelven menos selectivos, ya que deben maximizar la tasa de ingestión en el poco tiempo que tienen disponible para forrajear, el cual depende de las mareas.

Cuadro 1: Promedio mensual de la abundancia de las especies de Charadriiformes vistos en la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica, durante la época de invernación 1986-87.

Especie	S	O	N	D	E	F	M	A
<u>Haematopus palliatus</u>	2	2	1	3				
<u>Pluvialis squatarola</u>	16	17	21	29	17	16	20	19
<u>Charadrius semipalmatus</u>	18	10	12	19	16	27	34	9
<u>Charadrius wilsonia</u>	16	22	35	29	18	49	25	4
<u>Tringa melanoleuca</u>	2		1			2		
<u>Tringa flavipes</u>					1			1
<u>Actitis macularia</u>	3		2	2	2	1	2	2
<u>Catoptrophorus semipalmatus</u>	69	71	69	75	44	54	45	25
<u>Arenaria interpres</u>	9	13	13	21	15	29	21	13
<u>Calidris canutus</u>		1	1	1				
<u>Calidris minutilla</u>								1
<u>Calidris mauri</u>	28	61	106	62	30	26	49	
<u>Calidris alba</u>		2	1	2	2	1	2	1
<u>Numenius phaeopus</u>	10	10	9	17	7	5	10	10
<u>Numenius americanus</u>	1	1						
<u>Limosa fedoa</u>	2	1	3	3	1	1	2	3
<u>Limnodromus griseus</u>	186	247	394	300	246	449	104	2
<u>Himantopus mexicanus</u>			1	1				
<u>Larus atricilla</u>			3	1		2	4	2
<u>Larus pipixcan</u>			1					
<u>Chlidonias niger</u>	10							
<u>Sterna nilotica</u>			2	1	1	1	1	
<u>Sterna maxima</u>			25	3		42	1	
<u>Sterna sandvicensis</u>				2	2	38	2	3
<u>Sterna antillarum</u>			11	11	2			
<u>Rynchops niger</u>						5		

Cuadro 2: Frecuencia de individuos de cada especie (morfoespecie) de invertebrados muestreados en cada mes de la época de invernación 1986-87 de los correlimos de la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica. (en 0.047m<sup>2</sup>).

	S	O	N	D	E	F	M	A
Anélidos poliquetos	26	63	73	72	90	90	86	71
<u>Callinectes</u> sp (C)			1					
<u>Pinnixa valerii</u> (C)	3		1	1	1	1	1	2
<u>Speocarcinus ostrearicola</u>	2	151	114	46	53	58	86	168
<u>Uca</u> sp (C)	451	300	206	268	444	312	389	300
Crustacea Reptantia	17	1		2	4	7	3	10
<u>Alpheus mazatalicus</u> (Cr)				1				
Crustacea Natantia				1	9	3	1	1
Bivalvos mitilidos								1
<u>Pitar perfragilis</u> (B)	2	3	1		4	2	2	5
<u>Tagelus</u> sp (B)		3		1	1	2	4	
<u>Tellina</u> sp (B)	1		1		3		4	4
Bivalvia no identificada	8	10	10	5	19	11	13	29
Gastropoda no ident.			3					1
<u>Glottidia audebarti</u> (Br)	2	3		8	3	8	2	9
<u>Ophiophiolis geminata</u> (E)	9	1	2	2	17	8	8	11
<u>Branchiostoma californiense</u> (A)				1	1	2	3	-
Varios		10	18	17	15	12	12	10

-----  
 Valores de S. ostrearicola y Uca sp obtenidos en muestreo de transectos, Cr= crustaceos, C= cangrejos, E= Equinodermos, A= anfioxos Br= Braquiopoda

Cuadro 3: Correlación (rho de Spearman) entre el tiempo promedio invertido en cada sustrato por N. phaeopus (Np), C. semipalmatus (Cs) y L. griseus y el número de intentos, éxitos y eficiencia, durante la época de invernación 1986-87, en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

	Np	Cs	Lg
Intentos	0.893**	0.893**	1.00**
Exitos	0.697*	0.857*	1.00**
Eficiencia	0.290ns	0.750*	0.93**

-----  
 \*= P= 0.05    \*\*= P< 0.01    ns= P> 0.05    N= 7

Cuadro 4: Promedio mensual de número de intentos, eficiencia (éxitos /intentos) y tiempo invertido (min) por N. phaeopus, C. semipalmatus y L. griseus en cada sustrato de la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

S.	<u>N. phaeopus</u>			<u>C. semipalmatus</u>			<u>L. griseus</u>		
	I	E	T	I	E	T	I	E	T
S	86.4	0.01	3.9	257	0.17	17.3	11.3	0.06	0.78
BS	48.8	0.05	3.0	355	0.06	16.7	519.5	0.16	29.12
BE	34.9	0.08	2.1	195	0.06	11.7	317.0	0.18	19.95
Ba	347.9	0.10	32.2	201	0.09	13.1	90.4	0.10	5.01
H	59.6	0.05	3.5	281	0.10	20.4	122.9	0.13	8.55
A	77.9	0.05	5.7	9	0.00	0.6	77.5	0.03	3.36
R	86.5	0.06	11.0	28	0.10	1.7	5.5	0.02	0.22

S.= Sustrato, S= sustrato sumergido, BS= borde sumergido, BE= borde emergido, Ba= barro, H= húmedo, A= arenoso, R= raizoso. I= intentos, E= eficiencia, T= Tiempo

Cuadro 5: Presas capturadas por N. phaeopus (Np), C. semipalmatus (Cs) y L. griseus (Lg) durante la época de invernación 1986-87, en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

	Np	Cs	Lg
	-----	-----	-----
Bivalvos mitílidos		76	
<u>P. perfragilis</u> (B)		3	
<u>Tagelus</u> sp (B)	1	1	2
<u>Tellina</u> sp (B)			3
Bivalvia no identif.	2	53	55
Gastropoda		1	3
<u>A. mazatlanicus</u> (Cr)	12	6	
Cangrejos no identif.	206	82	6
<u>S. ostrearicola</u> (C)	30	18	
<u>Callinectes</u> sp (C)		51	
<u>Uca</u> sp (C)	92	3	
<u>Leucosilia jurinei</u> (C)		3	
Crustacea Natantiat.		11	81
<u>P. valerii</u> (C)	5		
<u>G. audebarti</u> (L)		2	
<u>Q. geminata</u> (E) ✓		48	63
Nemertinos		1	
Anélidos poliquetos	4	1	106
<u>B. californiense</u> (H)		5	49
Picis Gobidae	7		
Desconocidos ≤ 1cm	147	318	521
Desconocidos > 1cm	3	4	2
Desc. tamaño indet.	3	92	303

B= Bivalvia, C= Cangrejos, Cr= Crustacea,  
E= Equinodermos, H= Hemicordados, Br= Brachiopoda

Cuadro 6: Amplitud de Nicho ( $B_1'$ ) y Equitatividad (J) correspondiente a la distribución de los intentos realizados por N. phaeopus, C. semipalmatus y L. griseus en los diferentes sustratos, para cada mes de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Mes	<u>N. phaeopus</u>		<u>C. semipalmatus</u>		<u>L. griseus</u>	
	$B_1'$	J	$B_1'$	J	$B_1'$	J
Set	0.0	0.0	0.18	0.09	1.31	0.67
Oct	0.0	0.0	1.35	0.69	1.51	0.77
Nov	0.64	0.33	1.63	0.84	0.94	0.49
Dic	0.68	0.35	0.97	0.50	1.51	0.77
En	1.41	0.73	1.60	0.81	1.20	0.61
Feb	0.81	0.45	1.61	0.83	0.89	0.46
Mar	1.20	0.62	1.48	0.76	1.02	0.52
Abr	1.59	0.82	1.24	0.64	0.98	0.50
Total	1.62	0.83	1.68	0.87	1.41	0.72

Cuadro 7: Número de individuos de las presas capturadas con mayor frecuencia por N. phaeopus en cada tipo de sustrato, durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

	S	BS	BE	Ba	H	A	R	Tot.	$\chi^2$	gl
Cangr. no ident.	15	13	8	120	13	7	26	202	19.25**	3
<u>Uca</u> sp			1	59		30	2	92	56.39**	3
<u>S. ostrearicola</u>	2	1	1	22			4	30	0.92ns	3
<u>A. mazatlanicus</u>				1	1	6	4	12	23.04**	1
Desconocidos	8	9	26	61	30	13	6	153	157.61**	6

\*\*=  $P < 0.01$  ns=  $P > 0.05$

Abrev.= ver cuadro 4

Cuadro 8: Total de intentos realizados y eficiencia (éxitos/ intentos) de cada una de las técnicas utilizadas por N. phaeopus, C. semipalmatus y L. griseus durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Téc	<u>Numenius</u>		<u>Catoptrophorus</u>		<u>Limnodromus</u>	
	I	E	I	E	I	E
P	2027	0.07	4842	0.08	549	0.06
Pr	3574	0.10	4347	0.06	5471	0.18
B	43	0.40	974	0.05	81	0.09
C	11	0	62	0.55	-	-
PD	90	0.10	562	0.03	-	-
E	24	0.63	-	-	-	-

Cuadro 9: Número de individuos de las presas más capturadas por C. semipalmatus en cada tipo de sustrato

	S	BS	BE	Ba	H	R	TOTAL	x <sup>2</sup>	gl
<u>Mytilus</u> sp	0	27	28	5	10	6	76	39.7**	4
Bivalvos no id.	3	25	8	8	9	0	53	25.0**	4
Cangrejos no id.	14	0	10	20	36	2	82	9.1ns	4
<u>Speocarcinus</u>	0	0	0	1	17	0	18	8.6**	1
<u>Callinectes</u> sp	39	1	0	1	10	0	51	72.1**	3
Crustaceos no id.	2	1	0	4	4	0	11	2.4ns	1
<u>Ophiopholis</u>	3	14	8	13	10	0	48	10.6*	4
Desconocidos	36	107	84	64	114	9	414	47.2**	5

\*= P < 0.05 \*\*= P < 0.01 ns= P > 0.05

Cuadro 10: Selectividad de los tipos de presa utilizados por *L. griseus* en cada mes de la época de invernación, aplicando el Índice de Ivlev, Chomes, Costa Rica.

Presa	Set	Oct	Nov	Dic	En	Feb	Mar
Gusanos	-0.62	-0.78	-0.94	-0.79	-0.60	-0.80	-0.58
Bival. no id.	-0.77	-0.13	0.15	-0.36	-0.88	-0.17	-0.25
<u>Branquiosstoma</u>		*		0.86	0.41	0.36	-0.29
Crustaceos	*	*	*				
Cangrejos	-0.50	0.62					
<u>O. geminata</u>			0.65	0.08	0.03	0.23	-0.29
Gastrópodos	*		*				-0.76
<u>Tagelus</u> sp			*				-0.76

\*= Presas en la dieta, no detectadas en el ambiente

Cuadro 11: Número de individuos de las presas más capturadas por *L. griseus* en cada tipo de sustrato.

	S	BS	BE	Ba	H	A	R	Tot	x <sup>2</sup>	gl
Gusanos	2	50	26	2	22	2	2	106	16.9**	5
Crustaceos no id.		37	26	8	2	8		81	11.2*	4
Bivalvos no id.	2	24	14	2	11	1	1	55	6.9ns	5
<u>Branquiosstoma</u>		13	28		8			49	12.8**	2
<u>Ophiopholis</u>		38	20	3	4			63	6.1ns	3
Desconocidas		282	257	46	122	28	1	826	22.6**	6

ns= P > 0.05    \*= P < 0.05    \*\*= P < 0.01

Cuadro 12: Tamaño de muestra y valores de Dmax (Kolmogorov-Smirnov una muestra) para determinar cambios en la frecuencia de intentos y éxitos de Numenius, Catoptrophorus y Limnodromus a través de la época de invernación.

	<u>N. phaeopus</u>		<u>C. semipalmatus</u>		<u>L. griseus</u>	
	N	Dmax.	N	Dmax.	N	Dmax.
Intentos	5934	0.104**	10754	0.108**	9152	0.099**
Éxitos	496	0.129**	846	0.170**	1314	0.076**

N= tamaño de muestra (total de intentos y éxitos)

\*\*= P < 0.01

Cuadro 13: Presas desconocidas capturadas por Numenius, Catoptrophorus y Limnodromus durante la época de invernación

	S	O	N	D	E	F	M	A
Np	2.78	2.2	4.49	8.93	8.33	20.75	18.41	42.05
Cs	37.29	25.88	32.35	6.31	8.29	21.13	41.53	53.45
Lg	84.91	38.06	92.71	76.67	117.05	135.34	67.79	-

(50 min. de observación por mes)

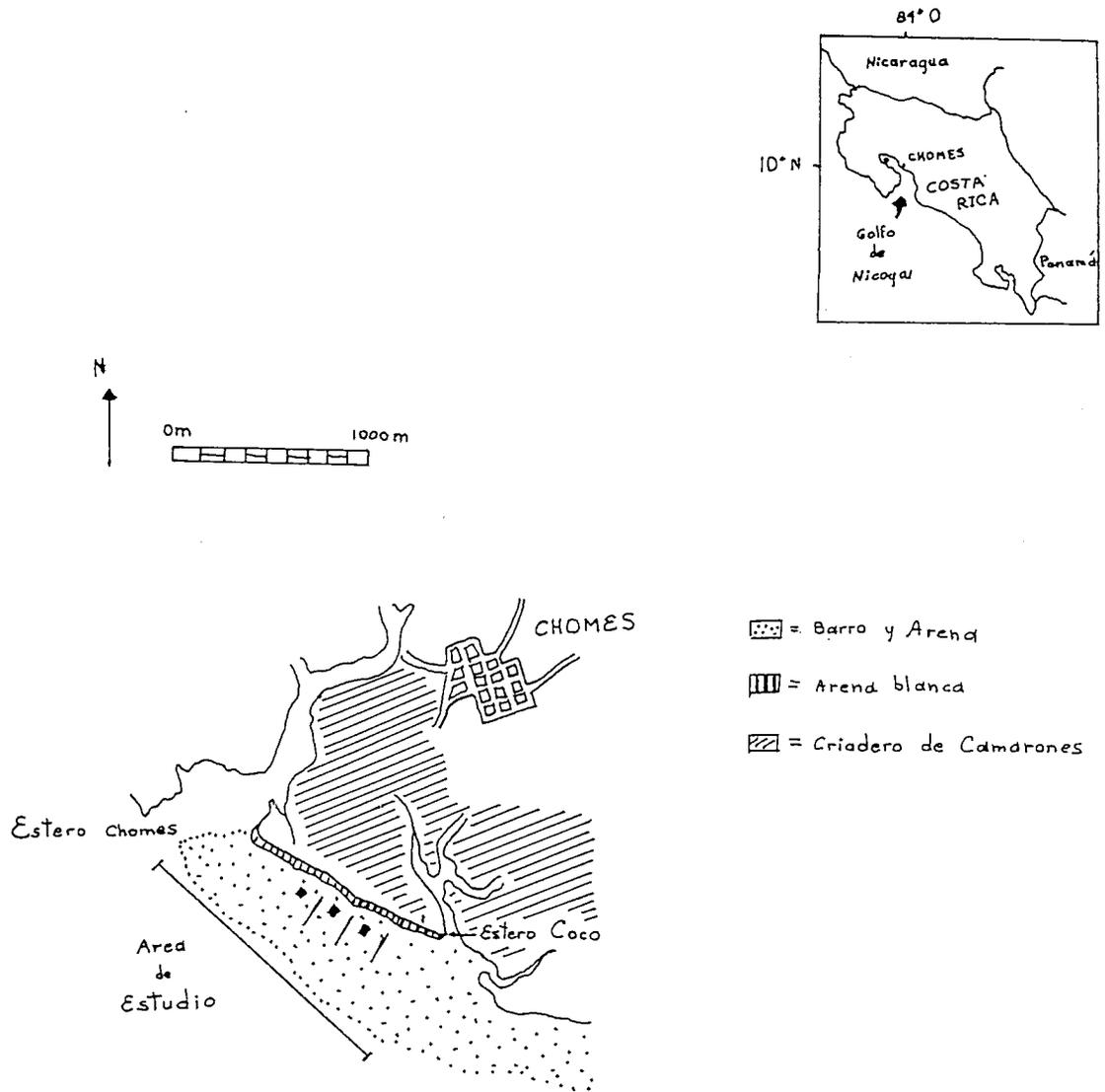


Fig. 1. Area de estudio, localizada en la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

- = Areas para muestreo de invertebrados
- | = Transectos para muestreo de cangrejos

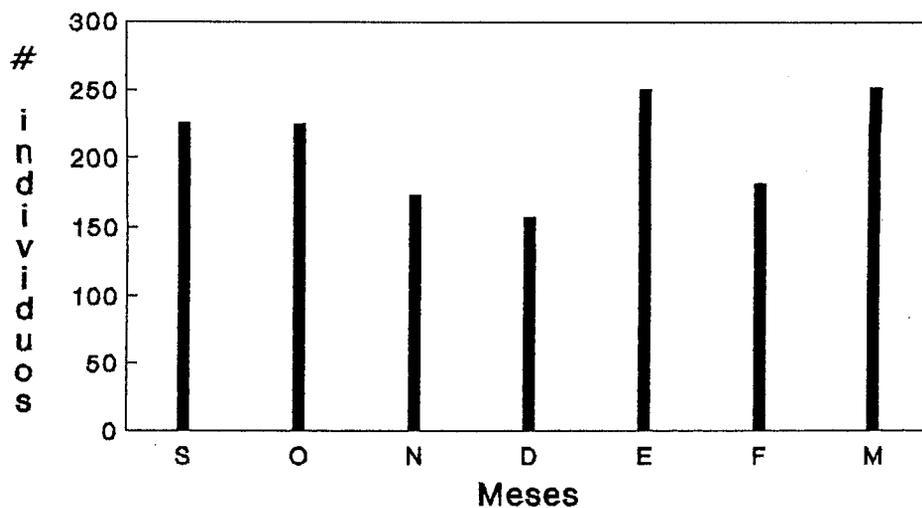


Fig 2: Número de cangrejos muestreado a través de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya.

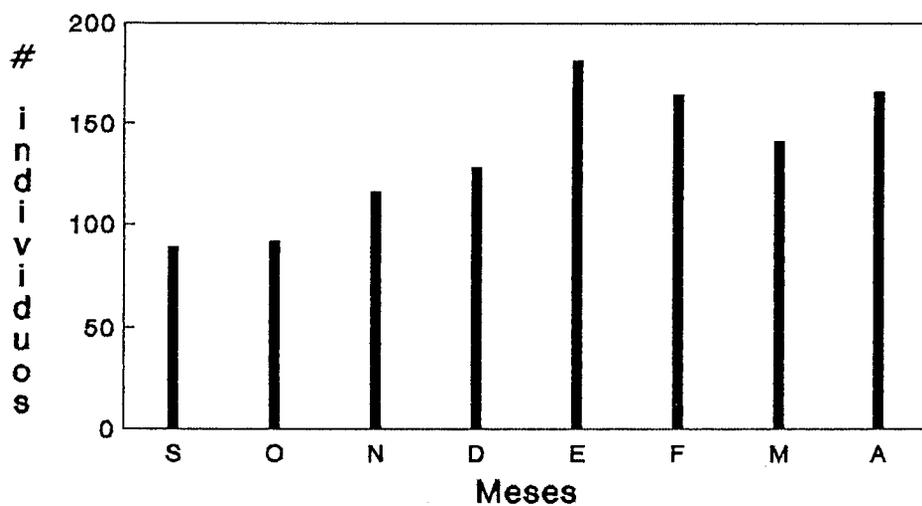


Fig. 3: Número de invertebrados muestreados a través de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya.

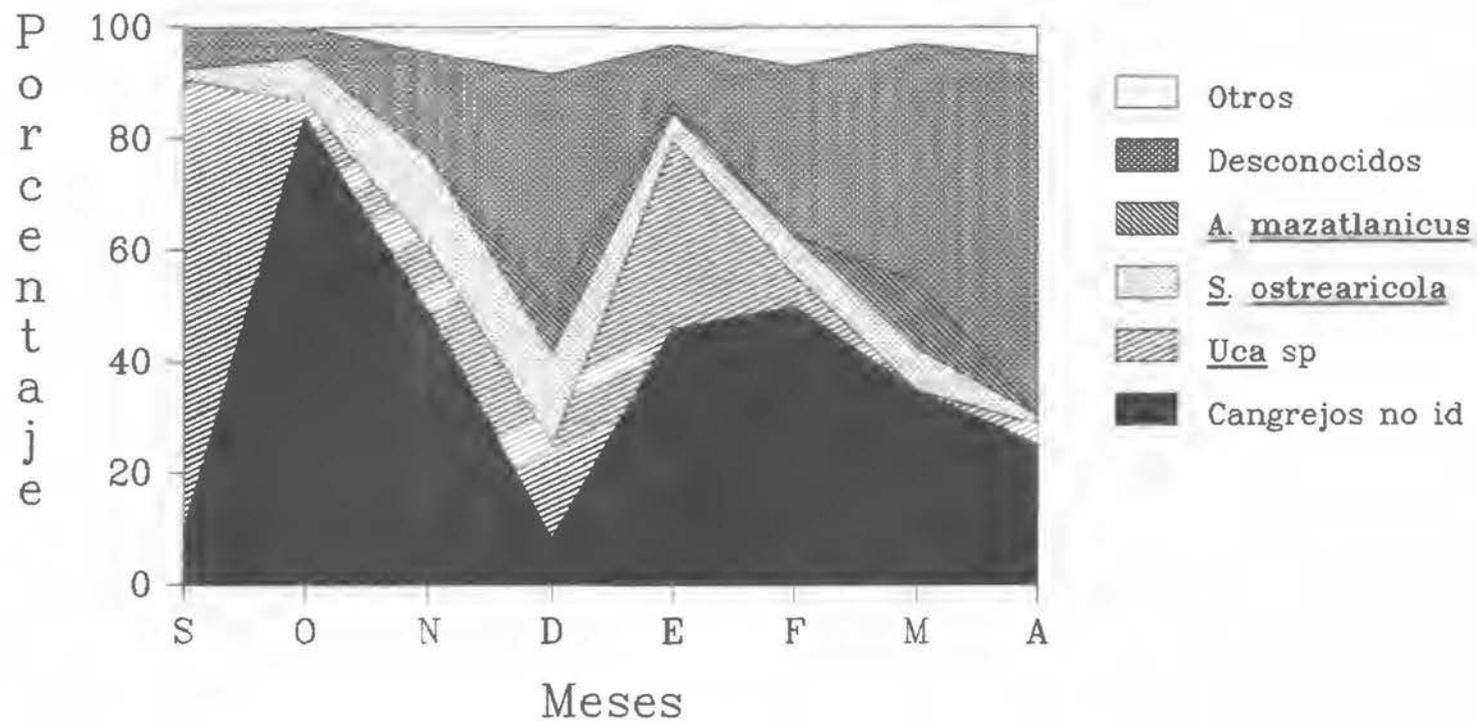


Fig. 4. Porcentaje de captura por presa para *N. phaeopus* durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Costa Rica.

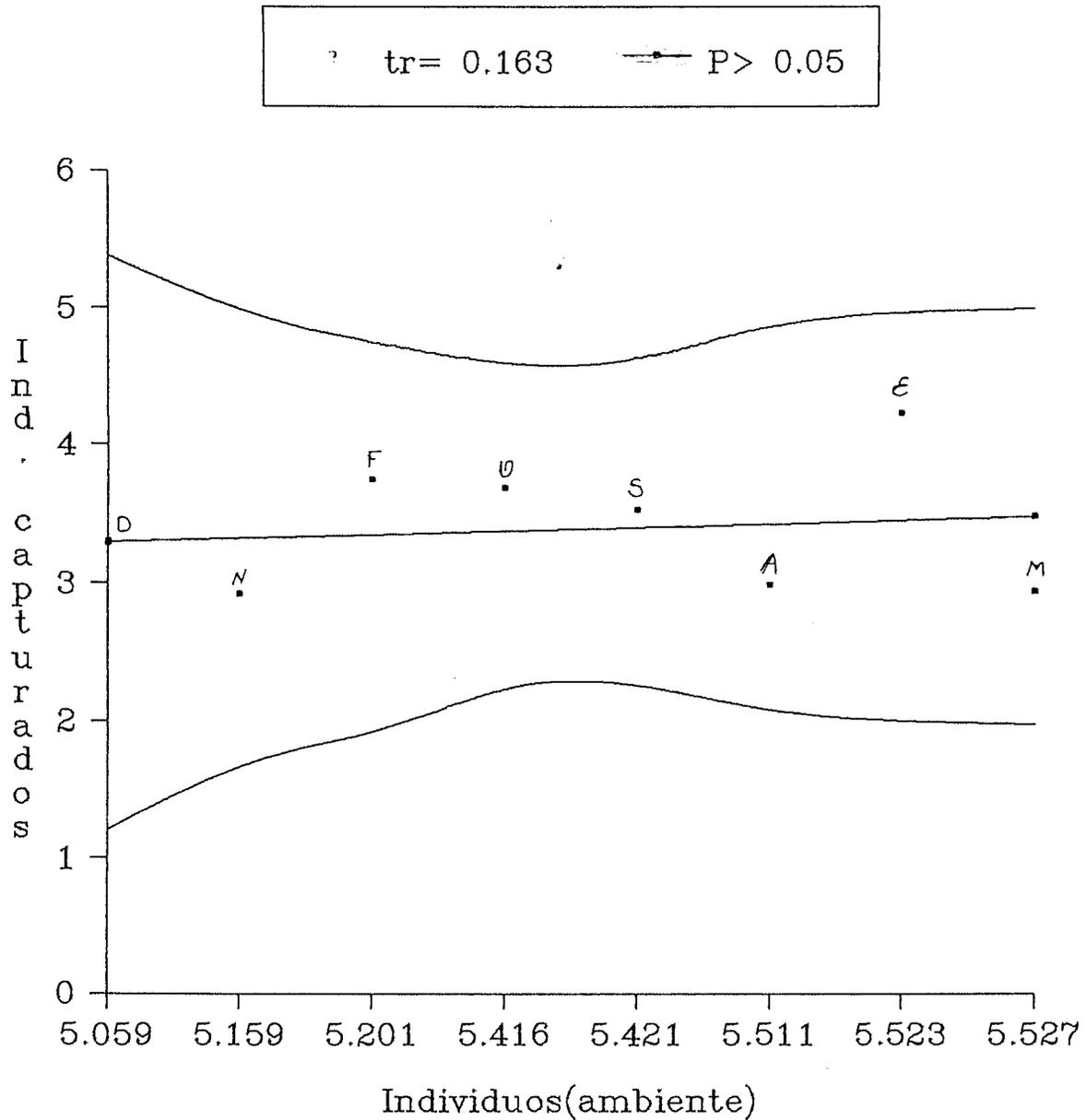
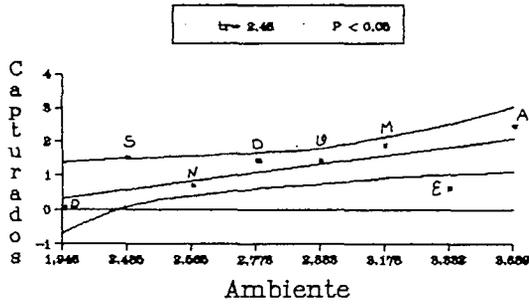
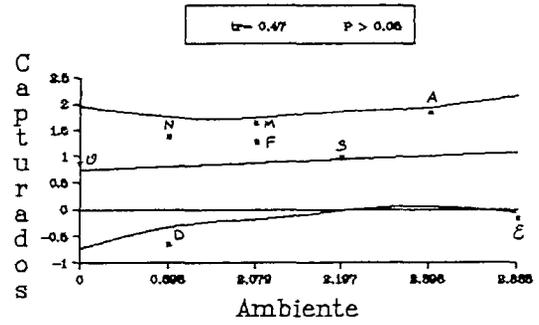


Fig. 5: Número de cangrejos en el ambiente y capturados por N. phaeopus durante la época de invernación 1986-87, Chomes.

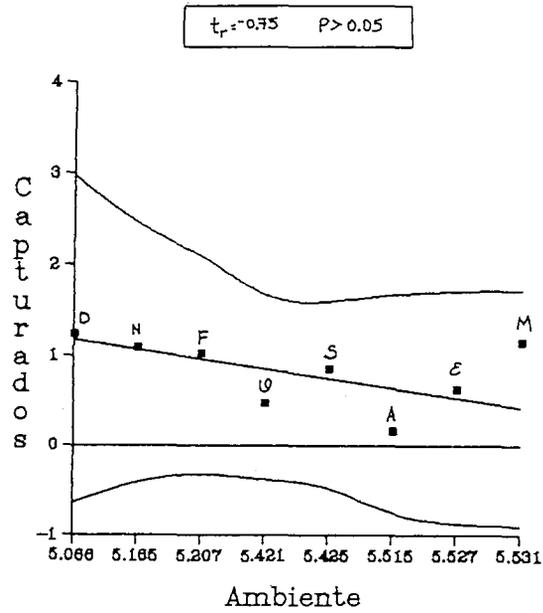
Fig. 6. Captura de bivalvos (A), ofiúridos (B) y cangrejos (C) por parte de C. semipalmatus, durante la época de invernación 1986-87 en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.



A



B



C

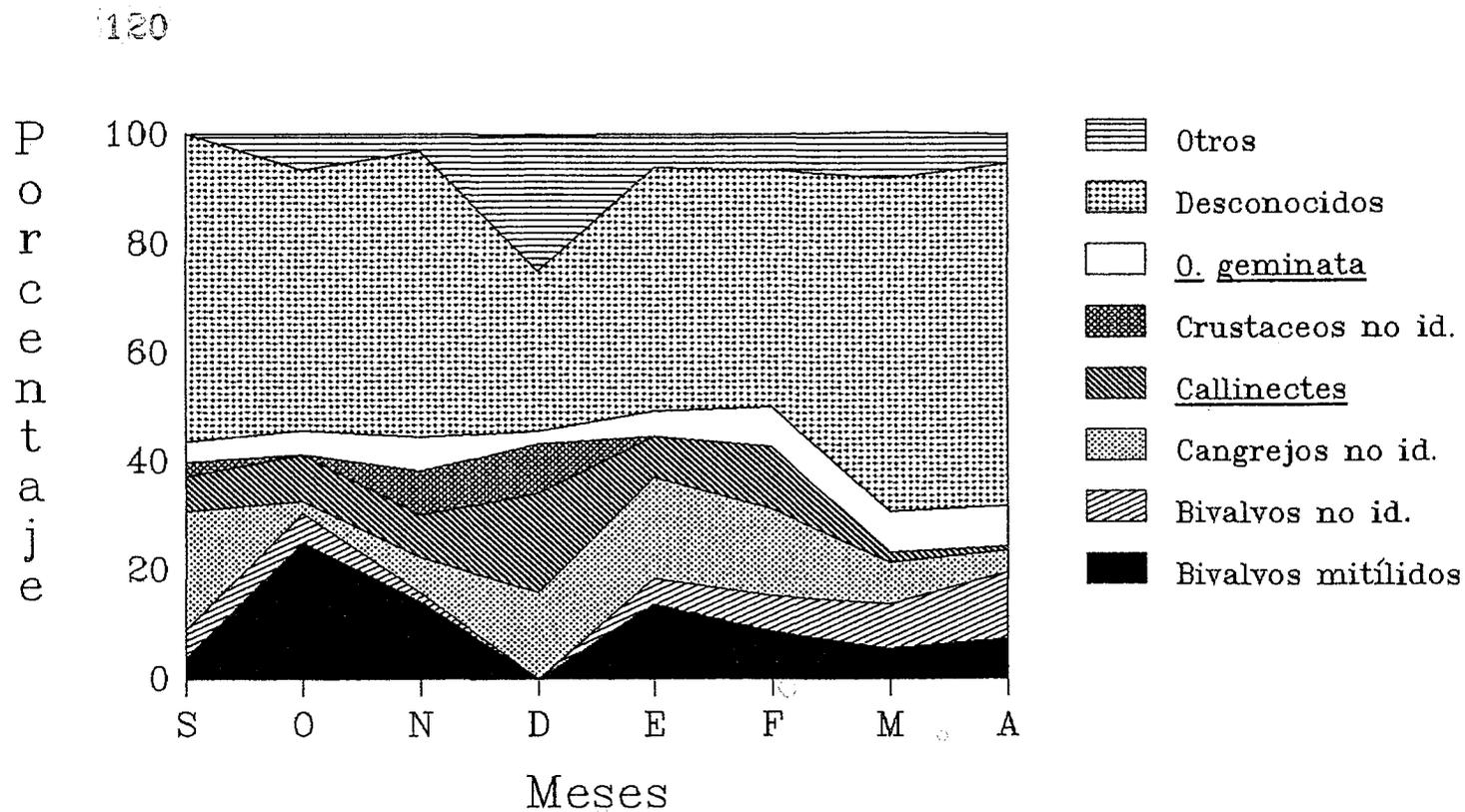


Fig. 7. Porcentaje de captura por presa para *C. semipalmatus* durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Costa Rica.

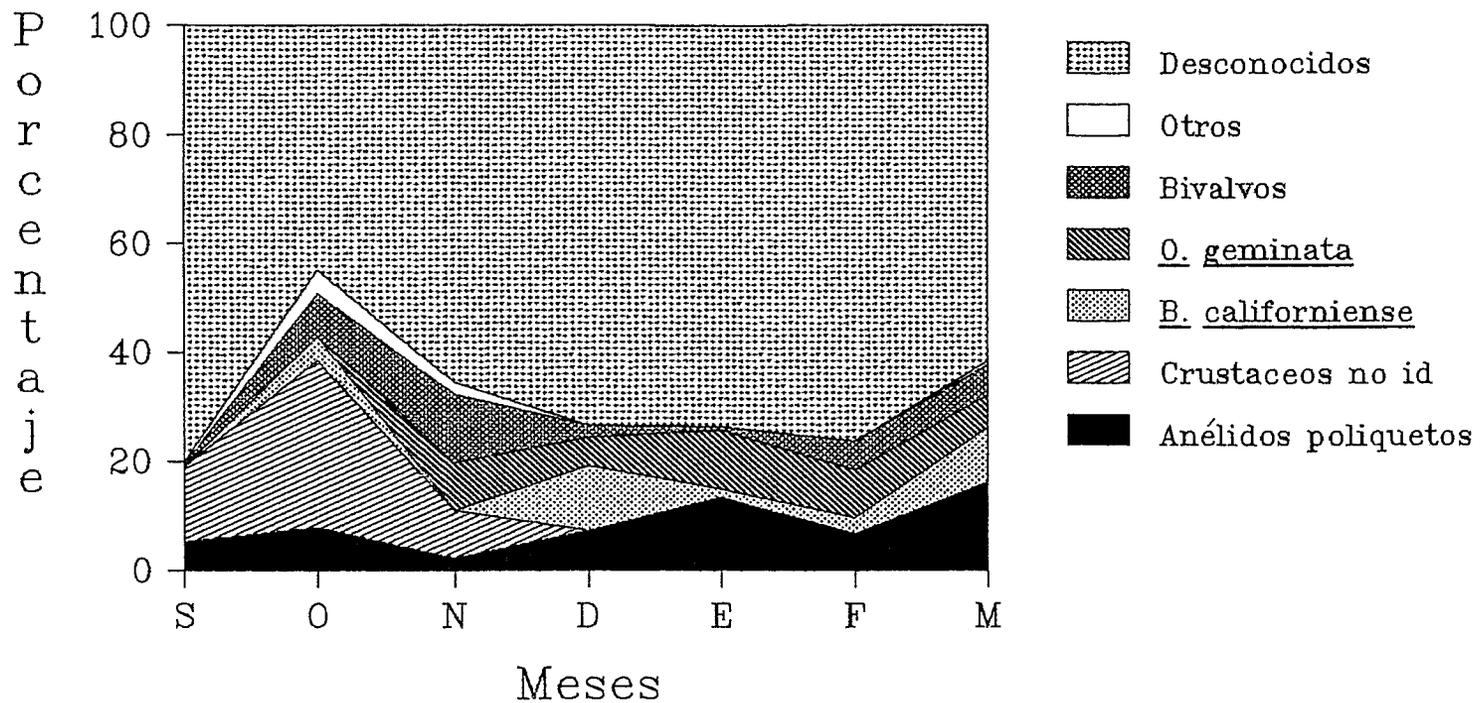
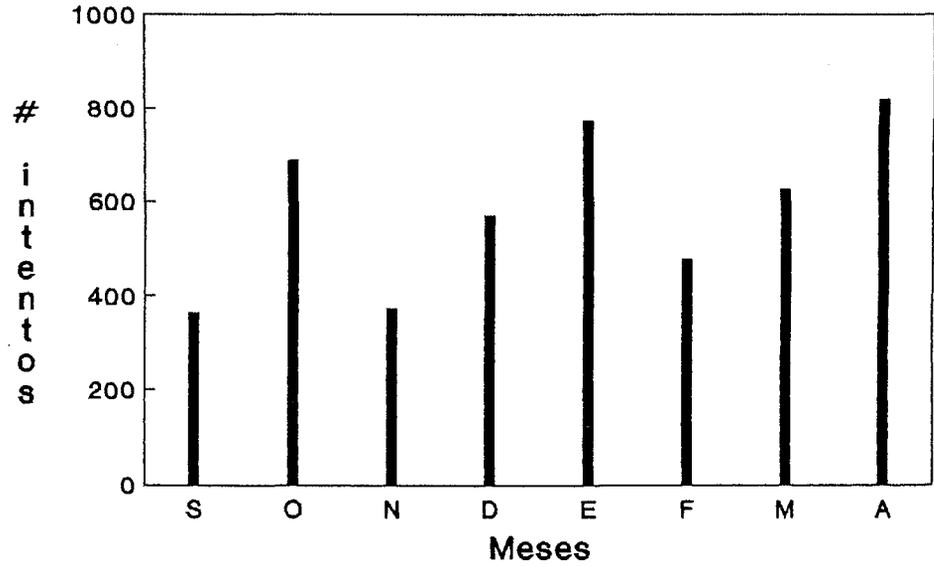
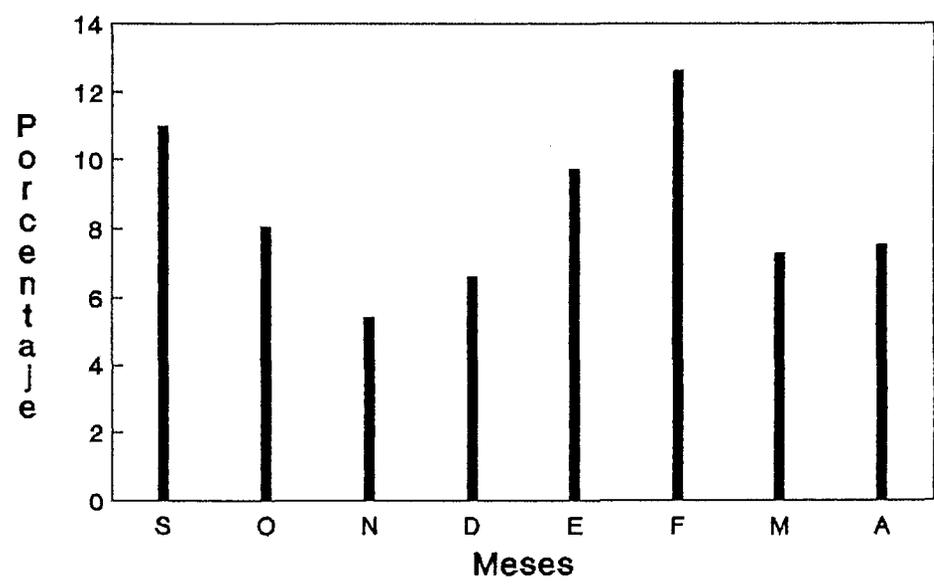


Fig. 8. Porcentaje de captura por presa para *L. griseus* durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Costa Rica.

Fig. 9. Número de intentos (A) y éxitos (B) realizados por N. phaeopus durante la época de Invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

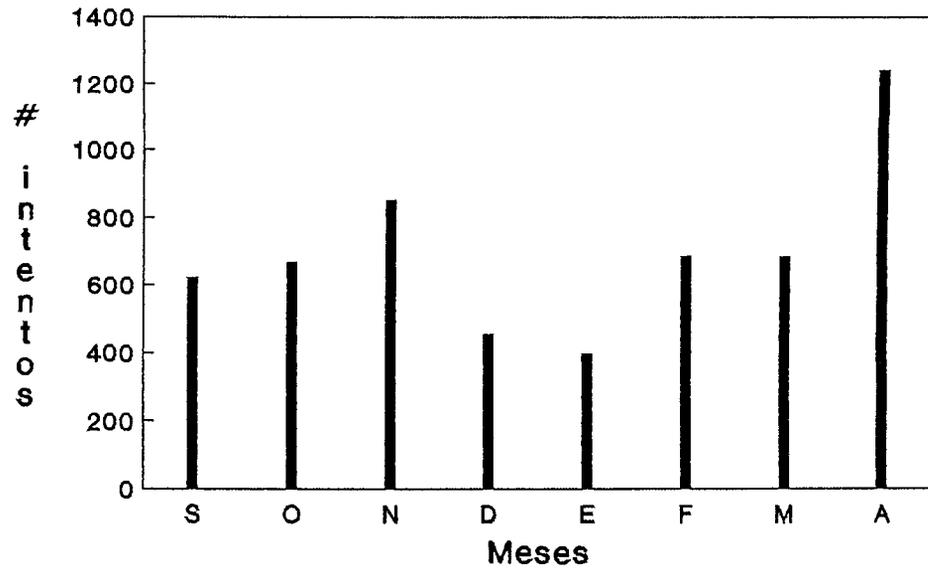


A

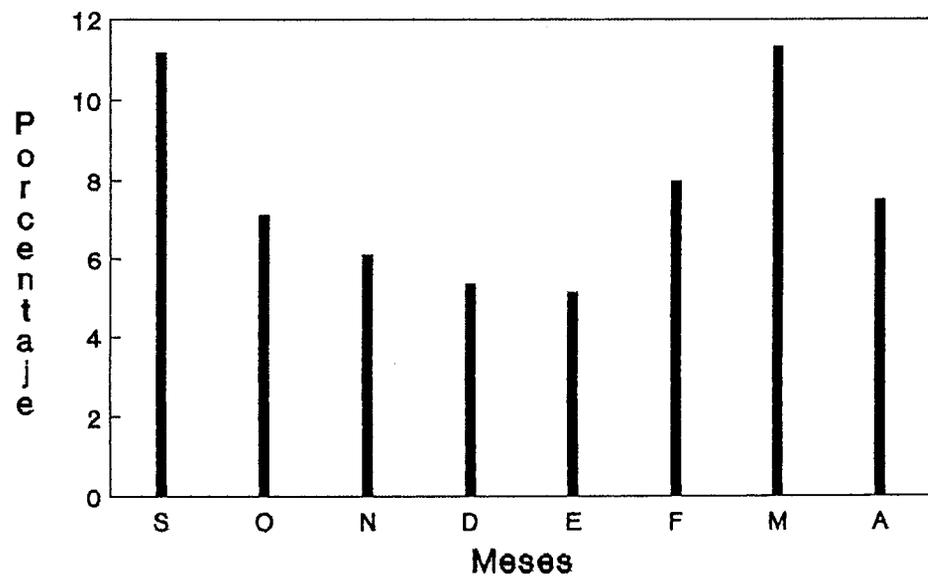


B

Fig. 10. Número de intentos (A) y éxitos (B) realizados por C. semipalmatus durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

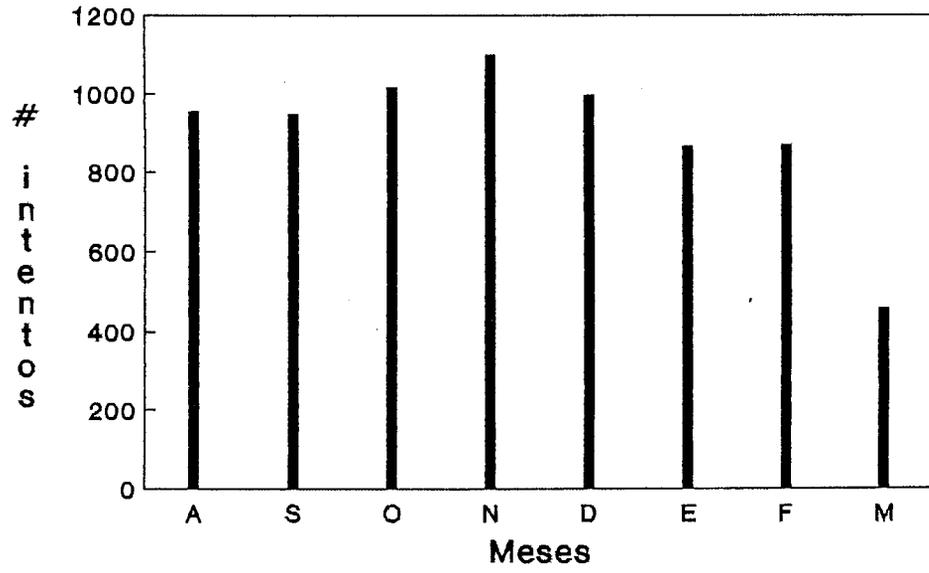


A

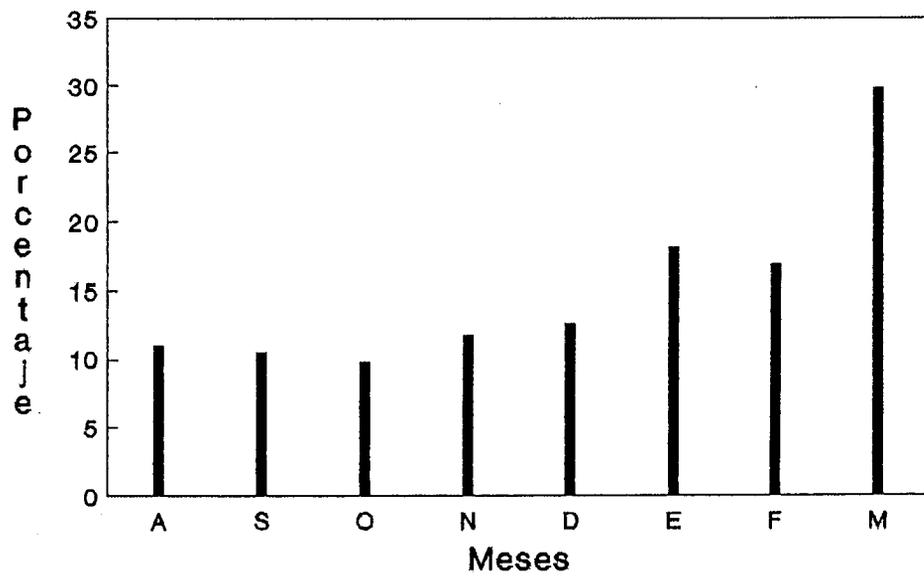


B

Fig. 11. Número de intentos (A) y porcentaje de éxitos (B) de L. griseus durante la época de Invernación 1986-87 en Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.



A



B

## DISCUSION

I. *Uso del habitat*

N. phaeopus y L. griseus muestran un grado de especialización mayor que C. semipalmatus tanto en el uso de técnicas de forrajeo como en el de sustratos.

La preferencia de estas especies por determinados sustratos, coincide con un mayor grado de actividad de las presas en los mismos, situación que no se presentó en N. phaeopus. La primera forrajeó la mayor parte del tiempo en el barro, sitio donde los cangrejos son más activos durante la marea baja (Reeder 1951, Piersma 1986). L. griseus lo hizo en el borde sumergido y emergido, lugar donde la actividad de gusanos, bivalvos y crustaceos es mayor (Evans 1976, Pienkowski 1981 y 1983), mientras que C. semipalmatus que no mostró una preferencia por ninguno de los sustratos, capturó una gran variedad de presas.

La poca preferencia por los sustratos arenoso y raizoso puede deberse a que el primero de ellos se seca rápidamente al bajar la marea, por lo que organismos como anélidos poliquetos y bivalvos se entierran mucho, por lo que se vuelve poco accesibles para los correlimos (Goss-Custard 1981, Quammen 1984), mientras que el segundo presenta gran cantidad de troncos, hojas y los tubos del poliqueto Diopatra lo que dificulta la captura de presas, además de que las áreas que presentan dichos tubos son

evadidas por las aves (Luckenback 1984). Otro factor es la poca penetrabilidad de dichos sustratos (Myers *et al.* 1980, Quammen 1982), lo cual afectó principalmente a *L. griseus* y *N. phaeopus* los cuales, a pesar de utilizar con mayor frecuencia Prueba para la búsqueda y captura de las presas, en estos sustratos utilizaron picoteo.

La utilización de sustratos poco preferidos cuando la abundancia del recurso disminuye (Mittelback 1981) se presentó únicamente en *L. griseus*, lo que coincidió con una abundancia alta de *C. semipalmatus* los cuales afectaron el forrajeo de esta especie. En *N. phaeopus* no se presentó esta relación, posiblemente por su comportamiento territorial, mientras que *C. semipalmatus* no mostró preferencia por ningún sustrato.

## II. *Efecto de la abundancia de correlimos sobre el forrajeo*

La flexibilidad en el uso de diferentes técnicas y sustratos por parte de *C. semipalmatus* posiblemente sea la razón por la cual los cambios en la abundancia de correlimos no afectó ni la cantidad de intentos realizados ni el número de capturas, lo cual sí le sucedió a *N. phaeopus* y *L. griseus*.

Un aumento en la abundancia de correlimos comedores de cangrejos produjo una disminución significativa en el número de intentos de *N. phaeopus*, posiblemente como

producto de competencia de explotación, mientras que la abundancia de los no comedores afectó la captura de presas posiblemente por un aumento en el disturbio de las mismas. El forrajeo de estas aves, según fue demostrado por Goss-Custard (1970) y Peer *et al.* (1986) provoca una disminución en la actividad de las presas debido al disturbio producido en el sustrato. El hecho de que el forrajeo de esta especie no se vea afectado al aumentar el número de conespecíficos, posiblemente se deba a que son aves territoriales que defienden cierta cantidad de recurso, por lo que un aumento en la abundancia de conespecíficos no afectará significativamente su forrajeo, a no ser que esta aumente demasiado, de tal forma que el costo de la defensa del territorio sea demasiado alto.

*L. griseus* si es afectado por el número de conespecíficos, posiblemente por su comportamiento de forrajeo en bandadas, lo cual produce una disminución más rápida del recurso, al menos en el parche en que forrajean en determinado momento, lo cual origina un aumento en el número de intentos.

### III. *Cambios en el forrajeo a través de la época*

En las tres especies de correlimos se produjo un aumento en la tasa de ingestión al final de la época de invernación, meses en que las aves deben prepararse para la migración hacia las áreas de reproducción, para ello

intensifican el forrajeo y almacenan grasa suficiente para el viaje. En estos meses el uso de presas pequeñas, difíciles de identificar, aumentaron y la captura selectiva de ciertas presas disminuyó. En este período, la búsqueda de presas determinadas ya no es ventajosa pues el ave debe incrementar la tasa de ingestión en el poco tiempo que tiene disponible para ello, por lo que aparentemente el ave no invierte demasiado tiempo en busca de presas particulares, sino que aprovecha el recurso disponible.

## REFERENCIAS

- Evans, P.R. 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. Ardea 64: 117-139.
- Fleischer, R.C. 1983. Relationships between tidal oscillations and ruddy turnstone flocking, foraging and vigilance behavior. Condor 85: 22-29.
- Genstenberg, R.H. 1979. Habitat utilization by wintering and migrating shorebirds on Humboldt bay, California. Stud. Avian Biol. N° 2: 33-40-
- Goss-Custard, J.D.. 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. pp: 3-35. In: J.H. Crook (ed). Social behavior in birds and mammals. Academic Press, London.
- Goss-Custard, J.D. 1981. Spatial and seasonal variations in the food supply of waders Charadrii wintering in the British Isles. Proc. Third Nordic Congr. Ornithol. 1981: 85-96.
- Hartwick, E.B. & W. Blaylock. 1979. Winter ecology of a black oystercatcher population. Stud. Avian Biol. N°2: 207-216.
- Luckenback, M.W. 1984. Biogenic structure and foraging by five species of shorebirds (Charadrii). Estuar. Coastal Shelf Sci 19: 691-696.

- \*) Mittelbach, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology 62: 1370-1386.
- \* Mora, J.M. 1986. Alimentación y crecimiento corporal del garrobo, Ctenosaura similis Gray, en su primer año de vida. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Myers, J.P., P.G. Connors & F.A. Pitelka. 1979. Territory size in wintering sanderlings: The effects of prey abundance and intruder density. Auk 96: 551-561.
- Myers, J.P., S.L. Williams & F.A. Pitelka. 1980. An experimental analysis of prey availability for sanderlings (Aves: Scolopacidae) feeding on sandy beach crustaceans. Can. J. Zool. 58: 1564-1574.
- Myers, J.P. 1984. Spacing behavior of nonbreeding shorebirds. In: Burger, Joanna & B.L. Olla (eds). Shorebirds: Migration and foraging behavior. Plenum Press. New York, E.U.A. Cap. 6.
- Page, G.W., L.E. Stenzel & C.M. Wolfe. 1979. Aspects of the occurrence of shorebirds on a Central California estuary. Stud. Avian Biol. N°2: 15-32.

- Peer, F.L., L.E. Linkletter y P.W. Hicklin. 1986. Life history and reproductive biology of Corophium volutator (Crustacea: Amphipoda) and the influence of shorebird predation on population structure in Chignecto Bay, Bay of Fundy, Canada. Neth. J. Sea Res. 20 (4): 359-373.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. 2° ed. John Wiley & Sons, Inc. New York, E.U.A. 383 p.
- Pienkowski, M.W. 1981. How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behaviour and availability. In: N.V. Jones y W. J. Wolff (eds). Feeding and survival strategies of marine organisms. Plenum Press. New York, U.S.A. pp: 179-192.
- Pienkowski, M.W. 1983. The effects of environmental conditions of feeding rates and prey-selection of shore plovers. Ornis Scandinavica 14: 227-238.
- Piersma, T. 1986. Eastern curlews Numenius madagascariensis feeding on Macrophthalmus and other ocypodid crabs in the Nakdon Estuary, South Korea. Emu 86: 155-160.
- Pitelka, F.A. 1979. Introduction: The pacific coast shorebird scene. Stud. Avian Biol. N°2: 1-11.
- Pitelka, F.G. 1981. Interhabitat movements by sanderlings in relation to foraging profitability and the tidal cycle. Auk 98: 49-64.

- Quammen, M.L. 1982. Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. Mar. Biol. 71: 339-343.
- \* Quammen, M.L. 1984. Predation by shorebirds, fish and crabs on invertebrates in intertidal mudflats: an experimental test. Ecology 65: 529-537.
- Reeder, W. 1951. Stomach analysis of a group of shorebirds. Condor 53: 43-45.
- Schneider, D.C. & B.A. Harrington. 1981. Timing of shorebird migration in relation to prey depletion. Auk 98: 801-811.
- Siegel, S. 1972. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. 2° ed. McGraw-Book Company. New York, E.U.A. 344 p.
- Smith, S.M. & F.G. Stiles. 1979. Banding studies of shorebirds in Costa Rica. Stud. Avian Biol. N°2: 41-47.
- Stenzel, L.E., H.R. Huber & G. Page. 1976. Feeding behavior and diet of the long-billed curlew and willet. Wilson Bull. 88: 314- 331.
- \*Stiles, F.G. & S.M. Smith. 1980. Notes on bird distributions in Costa Rica. Brenesia 17: 137-156.
- Stiles, F.G. & Skutch, A.F. 1989. A guide to the bird of Costa Rica. Cornell University Press. New York, E.U.A. 511p.

## CAPITULO II

EFECTO DEL FORRAJEO DE LOS CORRELIMOS (AVES: SCOLOPACIDAE)  
SOBRE LAS POBLACIONES DE INVERTEBRADOS DE LA ZONA DE  
ENTREMAREAS, CHOMES, GOLFO DE NICOYA, COSTA RICA.

## RESUMEN

Se determinó que el forrajeo de los correlimos en la zona de entremareas de la playa de Chomes, Costa Rica, afectó las poblaciones de invertebrados durante el período de invernación 1986-87.

Se encontró diferencias significativas en el número de invertebrados dentro y fuera de las áreas protegidas del forrajeo de los correlimos. Este mismo resultado se encontró al analizar el número de individuos de las especies de invertebrados más comunes del área, dentro y fuera de las áreas protegidas.

Existe una relación inversa entre el número de correlimos comedores de crustaceos y bivalvos y las diferencias encontradas entre las áreas protegidas y fuera de ellas, en número de individuos de estos invertebrados. Sin embargo, no se encontró relación entre el número total de correlimos que forrajearon en el área y la diferencia de invertebrados dentro y fuera de las áreas.

La abundancia de cangrejos está relacionada inversamente con el número de correlimos que se alimentan de ellos. Sin embargo, al igual que con el resto de los invertebrados, no disminuye la abundancia al final de la época.

## INTRODUCCION

Después de la reproducción en las latitudes altas del norte, los correlimos migran hacia el Sur, donde se concentran en las costas de Centroamérica y Sudamérica. Ahí pasan aproximadamente 9 meses, utilizando playas fangosas, donde se alimenta de anélidos poliquetos, bivalvos y gran variedad de invertebrados (Pitelka 1979, Stenzel et al. 1976 y Hartwick & Blaylock 1979).

En varios estudios realizados en las áreas de invernar de las zonas extratropicales se ha encontrado una reducción en las poblaciones de presas de los correlimos producto del intenso forrajeo de los mismos. En la boca del Río Tees (Inglaterra), se encontró una reducción del 90% en la cosecha de Hydrobia sp (Gastropoda) y de un 80% en la de Nereis sp (Polychaeta) debida al forrajeo de los correlimos (Evans et al. 1979). Este tipo de reducción no se ha encontrado en los trópicos (Schneider 1986, Duffy et al. 1981).

En Costa Rica, las playas fangosas del Golfo de Nicoya mantienen altas poblaciones de correlimos. Una de ellas es la playa de Chomes, utilizada como área de paso, así como área de invernación (Stiles & Skutch 1989).

El objetivo de esta investigación fue determinar si el forrajeo de los correlimos que utilizan la playa de Chomes afecta las poblaciones de invertebrados, y si este recurso alimenticio disminuye a través de la época de invernación.

## MATERIALES Y METODOS

Esta investigación se realizó de Setiembre de 1986 a Agosto de 1987, en la zona de entremareas localizada entre los esteros Chomes y Coco, en la playa de Chomes (10°N y 85° O), localizada en el Golfo de Nicoya, en la Costa Pacífica de Costa Rica (Fig. 1),

La zona de estudio comprende 50 hectáreas, cuyo sustrato está compuesto de barro suave, el cual se caracteriza por la presencia de tubos del poliqueto Diopatra sp, típicos por estar adornados con restos de hojas y conchas, material abundante en dicha área. Además existen algunos parches de sustrato arenoso.

Sobre la línea de marea se encuentra una pequeña playa arenosa e inmediatamente después se inicia el manglar, formado principalmente por Laguncularia racemosa y Avicennia germinans.

Para determinar si existe algún efecto del forrajeo de los correlimos sobre las poblaciones de invertebrados, se protegieron tres áreas de 25 m<sup>2</sup>, localizadas en la zona de entremareas, a una distancia de 50m del manglar y separadas entre sí por 100m.

En cada área se colocaron estacas de madera en las esquinas y se unieron con cuerdas de nylon a 5, 10, 15, 20 y 25 cm de altura (Fig. 1). Este tipo de protección evitó

la entrada de los correlimos a dichas áreas, pero no la de otros tipos de predadores como peces que pudieron penetrar por la parte superior de las áreas y macroinvertebrados, que pudieron pasar a través de las cuerdas.

El muestreo de invertebrados se realizó quincenalmente, al inicio de la marea baja. Durante los primeros 8 muestreos se tomaron al azar 2 muestras de barro dentro de cada área protegida y 2 fuera de ellas, a una distancia no mayor de 2m, mediante un nucleador de 10cm de diámetro, el cual se introdujo 15 cm de profundidad. A partir de Enero, se utilizó un nucleador de 5.5cm de diámetro y el número de muestras se aumentó a 6 adentro y 6 afuera de cada área.

Cada muestra de barro se colocó en una bolsa plástica con formalina al 10% en agua de mar y rojo bengala para la preservación y tinción de los invertebrados. Luego se pasó por un tamiz con malla de 1mm, se separaron los organismos mayores o iguales a este diámetro, se colocaron en viales con alcohol de 70% y posteriormente se identificaron.

La abundancia de cangrejos se estimó en tres transectos de 100m de largo perpendiculares al borde del manglar (Fig. 1). En cada transecto se colocó un marco de 4 m<sup>2</sup> cada 10m y después de esperar tres minutos, se contó el número de cangrejos observados. Cada conteo se hizo a

una distancia de 6m del cuadrante, mediante binóculos 7x50, para evitar cualquier interferencia con la actividad de los cangrejos.

Después de cada muestreo de invertebrados, se hizo un censo de todos los correlimos presentes en el área de estudio, para lo cual se recorrió un transecto de 1 Km de largo, paralelo a la playa, desde el Estero Chomes hasta el Estero Coco.

## RESULTADOS

A través del período de estudio, se observaron 27 especies de Charadriiformes (Cuadro 1), de las cuales, las 18 primeras y el charrán *Sterna nilotica* forrajearon propiamente en el área. Se llegaron a observar hasta 14 especies y hasta 713 individuos en un solo conteo (Fig. 2) y a pesar de que el número de especies se mantuvo relativamente constante hasta finales de Abril, ya en Febrero y Marzo se empezó a notar una disminución en el número de individuos presentes en el área, la cual se mantuvo hasta Agosto de 1987.

En cuanto al número de invertebrados, en 18 de los 23 muestreos se encontró un número mayor de individuos en las áreas protegidas y solo en 5 de ellos, se encontraron más individuos fuera de las áreas (Fig. 3).

Para determinar si hubo diferencias en el número total de invertebrados y el número de individuos por especie de invertebrado entre las áreas protegidas y no protegidas se aplicó la Prueba de Wilcoxon (Siegel 1972). Con esta prueba se analizó separadamente los muestreos correspondientes a la época de invernación y los correspondientes a la época en que la mayoría de los correlimos habían migrado hacia las áreas de reproducción.

El número de invertebrados en las áreas protegidas fue significativamente mayor que fuera de ellas ( $W= 55$ ,  $N= 23$ ,  $P < 0.01$ ). Lo mismo sucedió en los muestreos

correspondientes a la época de invernación de los correlimos, la cual va de setiembre a marzo ( $W= 12$ ,  $N= 13$ ,  $P < 0.01$ ), mientras que en los muestreos realizados durante la ausencia de los correlimos en el área, correspondientes a los meses de abril a agosto, las diferencias no fueron significativas ( $W= 13.5$ ,  $N= 10$ ,  $P > 0.05$ ). A pesar de esto el recurso no se agotó, ya que el número de invertebrados no disminuyó a lo largo de la época de invernación de los correlimos (Fig. 2).

Estos mismos resultados se encontraron al analizar las diferencias en el número de poliquetos dentro y fuera de las áreas ( $W= 51$ ,  $N= 23$ ,  $P < 0.01$ ,  $W= 16$ ,  $N= 13$ ,  $P < 0.05$  y  $W= 11$ ,  $N= 10$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente para 1- todos los muestreos, 2- los muestreos correspondientes a la época de invernación y 3- muestreos realizados después de la época de invernación). Para los bivalvos, únicamente se encontró diferencia significativa en los muestreos correspondientes a la época de invernación ( $W= 103$ ,  $N= 23$ ,  $P > 0.05$ ,  $W= 17.5$ ,  $N= 13$ ,  $P < 0.05$  y  $W= -27$ ,  $N= 10$ ,  $P > 0.05$ , para 1, 2 y 3 respectivamente), mientras que para los crustaceos, no se encontró diferencia significativa en ninguno de los casos ( $W= -135.5$ ,  $N= 23$ ,  $P > 0.05$ ,  $W= 32.5$ ,  $N= 13$ ,  $P > 0.05$  y  $W= -22.5$ ,  $N= 10$ ,  $P > 0.05$ , para 1, 2 y 3 respectivamente)

El número de individuos de las especies de invertebrados más abundantes, también fue

significativamente mayor dentro de las áreas protegidas durante la época de invernación ( $z = -2.78$ ,  $P < 0.01$ ,  $N = 32$ ) mientras que después de la época, las diferencias no fueron significativas ( $z = -0.85$ ,  $P > 0.05$ ,  $N = 32$ ). Las especies que más aportaron a estas diferencias fueron los poliquetos Owenia collaris, Mediomastus californiensis, Notomastus hemipodus, Linopherus spiralis y Paraonidae sp 1, el bivalvo Phlytiderma phoebe y la estrella fragil Ophiophiolis geminata, los cuales fueron, en su mayoría, las especies más abundantes. Las aves Limnodromus griseus, Charadrius semipalmatus y Pluvialis squatarola se alimentaron de anélidos poliquetos y en los contenidos estomacales de varios L. griseus que se capturaron mientras forrajeaban en el área, se encontró gran cantidad de restos de bivalvos.

Se aplicó la prueba de Correlación de Spearman para determinar si existía algún tipo de relación entre las diferencias en número de invertebrados dentro y fuera de las áreas protegidas y el número de correlimos presentes en la playa en el mismo período (P) y con el promedio de aves vistas en el mismo período y en el período anterior (P,P-1). Esto para corregir el efecto de consumo previo y la demora en reposición de las poblaciones de invertebrados.

Las diferencias encontradas en el número de invertebrados entre las áreas protegidas y fuera de ellas,

no guardó ninguna relación con el número de aves que forrajearon en la playa ( $r_s = 0.17$  y  $r_s = 0.10$ ,  $N = 21$ ,  $P > 0.05$ , respectivamente para P y P,P-1). Tampoco hay relación entre el número de aves que se alimentan de poliquetos y la diferencia de estos invertebrados entre las áreas ( $r_s = 0.25$  y  $r_s = 0.21$ ,  $N = 21$ ,  $P > 0.05$  respectivamente para P y P,P-1). Sin embargo, un aumento en el número de aves que se alimentan de crustaceos y de las que lo hacen de bivalvos, produce un aumento en la diferencia en número de individuos de ambos grupos taxonómicos dentro y fuera de las áreas ( $r_s = 0.38$ ,  $P < 0.05$ ,  $r_s = 0.30$ ,  $P > 0.05$  y  $r_s = 0.39$ ,  $r_s = 0.38$ ,  $P < 0.05$ , para bivalvos y crustaceos en períodos P y P-1 respectivamente).

Para determinar si existía relación entre el forrajeo de *N. phaeopus*, *C. semipalmatus*, *Charadrius wilsonia*, *Actitis macularia* y *Sterna nilotica* y las poblaciones de cangrejos de los cuales se alimentan estas aves, se aplicó la Correlación de Spearman entre el total de individuos de las cinco especies y el número de cangrejos muestreados en cada período (método de transecto). Esto mismo se repitió con el promedio de estos correlimos presentes en el mismo período y en el período anterior.

Estas aves, en conjunto, disminuyen significativamente las poblaciones de cangrejos ( $r_s = -0.61$ ,  $N = 15$ ,  $p < 0.05$ , Fig.2). Este efecto se dió al tomar en cuenta el promedio de las aves presentes en el mismo

período y en el período anterior. Si se toma en cuenta el efecto de estas aves en cada período, se presenta la misma tendencia aunque esta no es significativa ( $r_s = -0.32$ ,  $N = 16$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 3).

La mayoría de los cangrejos capturados por N. phaeopus y C. semipalmatus, se encontraban entre 0.6-1.0cm, mientras que los cangrejos menores de 0.5cm fueron poco capturados (Fig. 4).

Cuadro 1. Charadriiformes vistos en la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica, de Setiembre de 1986 al Agosto de 1987.

Haematopus palliatus Temminck (B)  
Pluvialis squatarola (Linnaeus) (P)  
Charadrius semipalmatus Bonaparte (P)  
Charadrius wilsonia Ord (C)  
Tringa melanoleuca (Gmelin) (P)  
Tringa flavipes (Gmelin) (P)  
Actitis macularia (Linnaeus) (C)  
Catoptrophorus semipalmatus (Gmelin) (C,B)  
Arenaria interpres (Linnaeus) (B)  
Calidris canutus (Linnaeus) (B)  
Calidris minutilla (Vieillot) (C,I)  
Calidris mauri (Cabanis) (C)  
Calidris alba (Pallas) (C)  
Numenius phaeopus (Linnaeus) (C)  
Numenius americanus Bechstein (C,P)  
Limosa fedoa (Linnaeus) (P)  
Limnodromus griseus (Gmelin) (P,B)  
Himantopus mexicanus (Müller) (C,I)  
Larus atricilla Linnaeus (Pc,C)  
Larus pipixcan Wagler (Pc)  
Chlidonias niger (Linnaeus) (Pc,C)  
Sterna nilotica (Gmelin) (C)  
Sterna maxima (Boddaert) (Pc,C)  
Sterna sandvicensis (Latham) (Pc,C)  
Sterna caspia (Pallas) (Pc,C)  
Sterna antillarum (Lesson) (Pc,C)  
Rynchops niger (Linnaeus) (Pc,C)

( )= Tipo de dieta

P= Poliquetos, C= Crustaceos, B= Bivalvos, Pc= Peces,  
I= Insectos

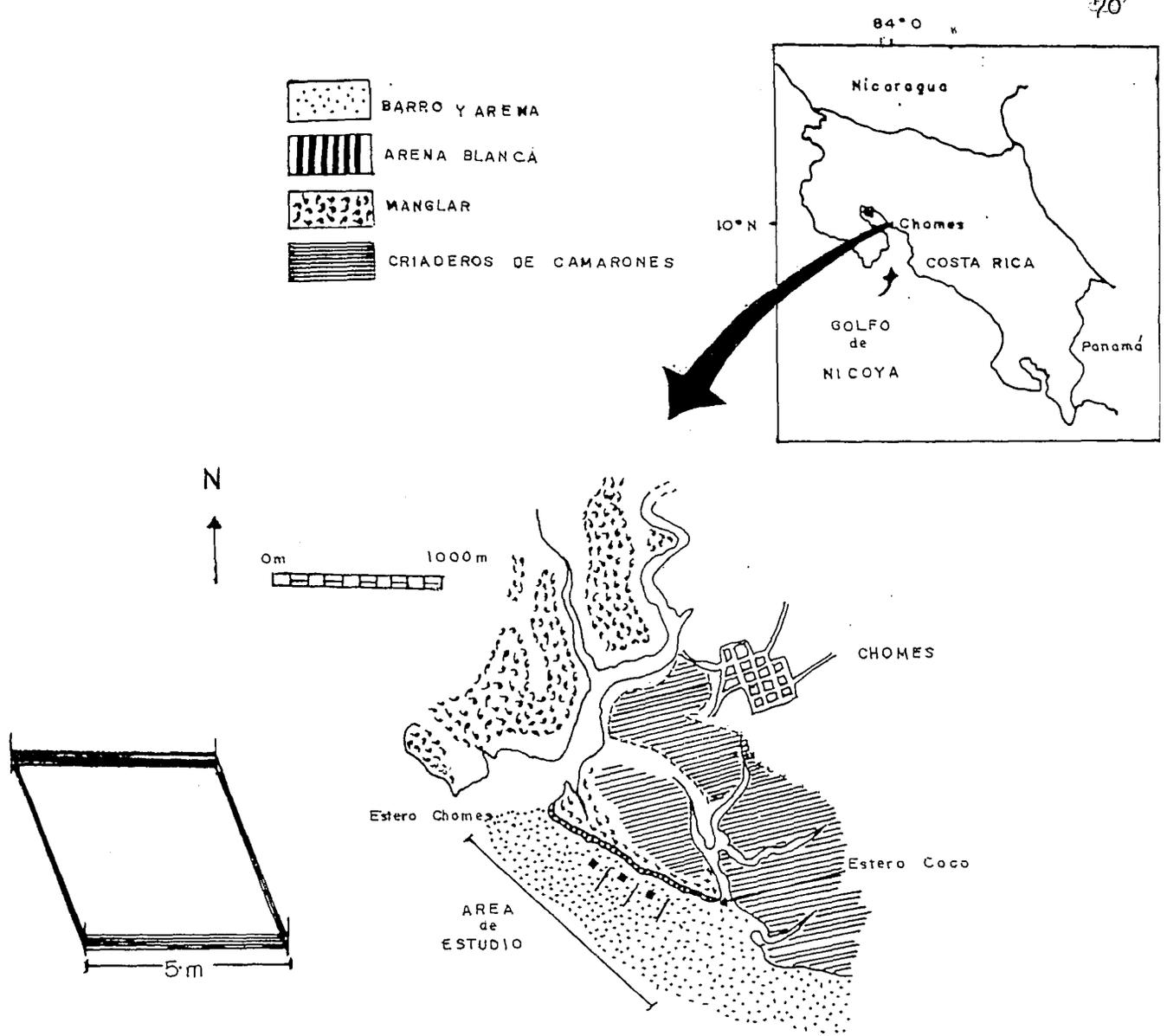
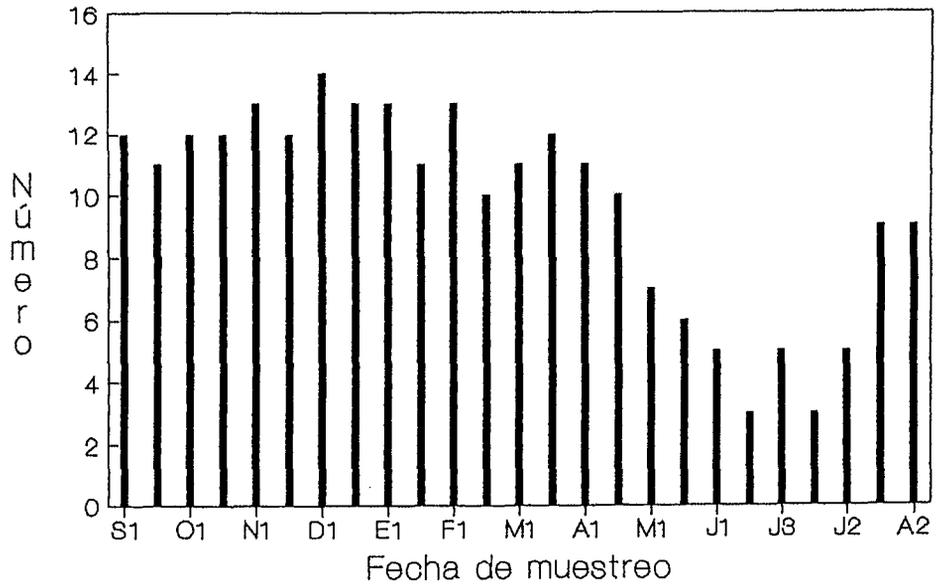


Fig. 1. Área de estudio, localizada en la zona de entremareas de la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

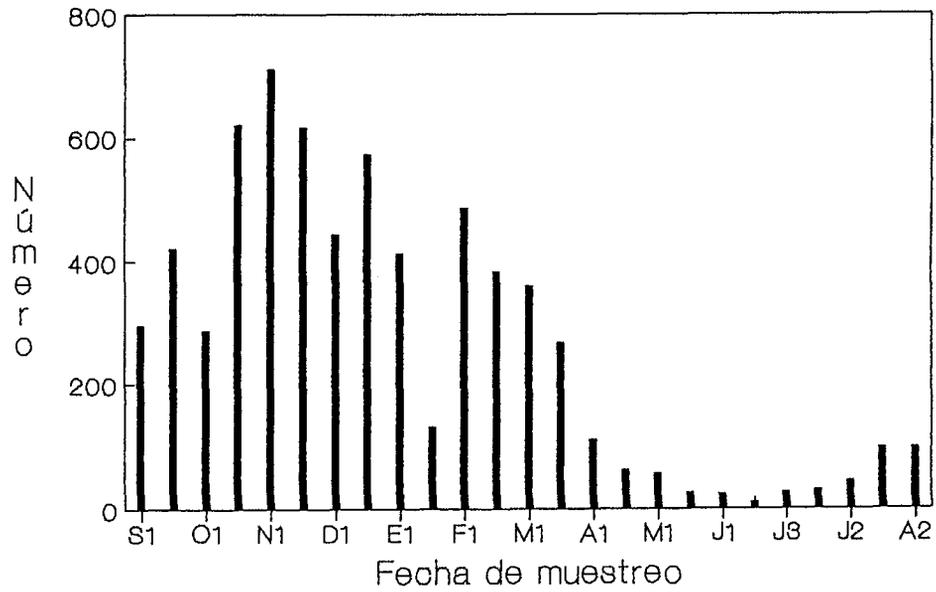
■ . AREAS PROTEGIDAS

| TRANSECTO MUESTREO DE CANGREJOS

Fig. 2. Número de individuos (A) y número de especies (B) de correlimos presentes durante el período de invernación 1986-87 en la playa de Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.



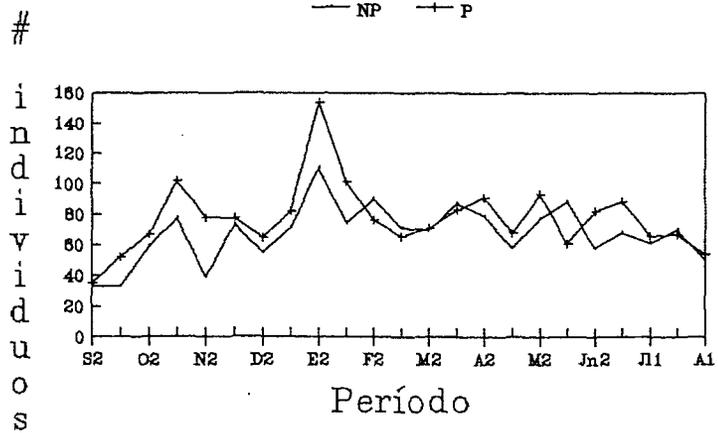
A



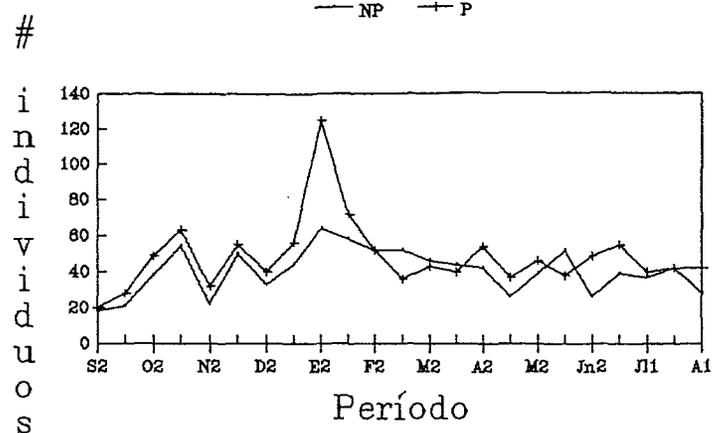
B

Fig. 3. Número de invertebrados (A), anélidos poliquetos (B), bivalvos (C) y crustaceos (D) presentes dentro y fuera de las áreas protegidas de la zona de entremareas de la playa de Chomes, 1986-87, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

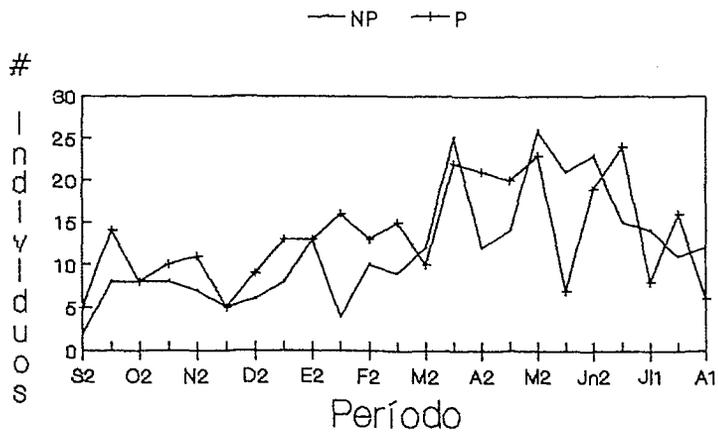
P= Areas protegidas      NP= Areas no protegidas



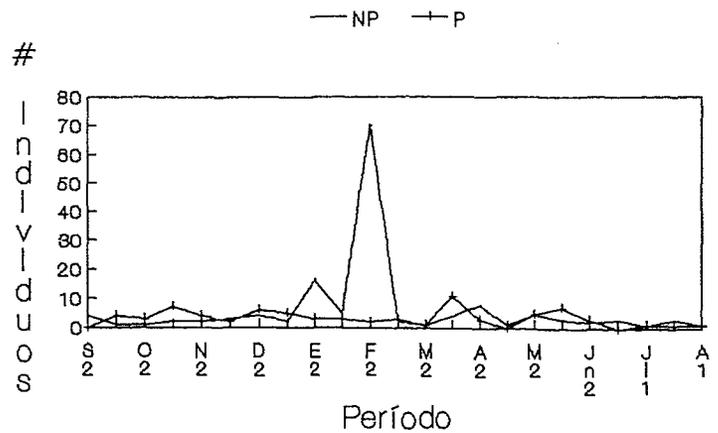
A



B



C



D

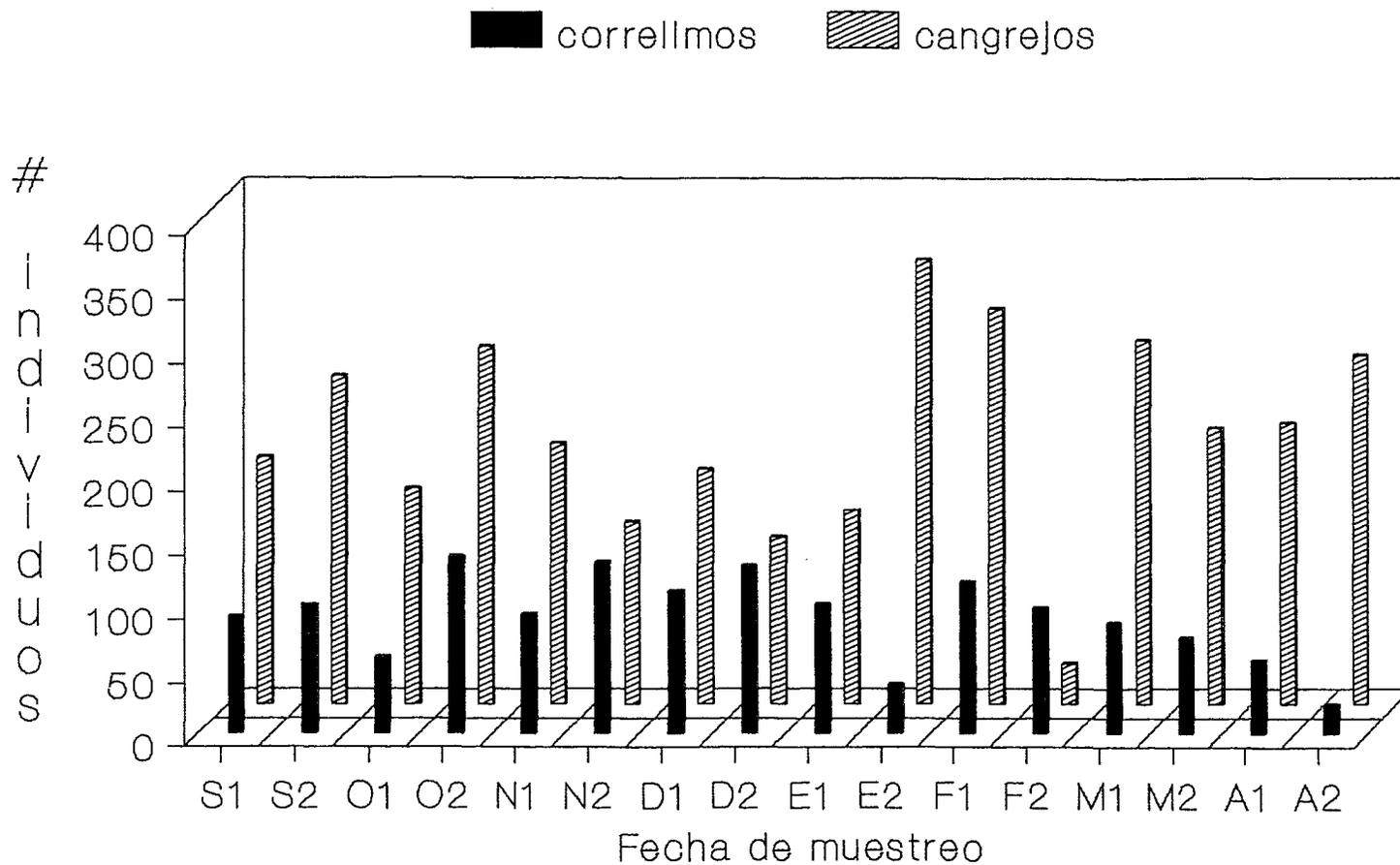


Fig.4: Nùmero de correllimos comedores de cangrejos y nùmero de cangrejos presentes en cada muestreo, Chomes.

## DISCUSION

El forrajeo de los correlimos afectó significativamente las poblaciones de invertebrados de los cuales se alimentan, sin embargo el recurso alimenticio de estas aves no fue agotado en los últimos meses de la época de invernación, como ha sido reportado para otras localidades. Posiblemente esto se deba a que en los trópicos, la reproducción de los invertebrados no está limitada a determinada época del año, como sucede en las zonas extratropicales, donde se han realizado la mayoría de estos estudios (Goss-Custard 1970b, 1976, 1977b, 1979 y 1980, Evans 1979, Pienkowski 1981 y 1983, y Peer 1986).

En el trópico se presenta estacionalidad en los ciclos reproductivos de los organismos (Cruz, 1984; Broom, 1984; Vargas, 1988), sin embargo las diferentes especies presentan estacionalidad reproductiva en diferentes épocas del año (Vargas, 1987). En un estudio realizado en una playa fangosa a 2Km del área de estudio, Vargas (1988) encontró que organismos infaunales como los anélidos Mediomastus californiensis muestran picos reproductivos en la estación seca, mientras que otros como Paraprionospio pinnata los presentan en la estación lluviosa. Otras especies como el decápodo Pinnixa valerii pueden mostrar picos reproductivos a intervalos de más de un año.

Por lo tanto, en toda la época de invernación de los

correlimos, se encontrarán especies de invertebrados en reproducción, lo que mantiene un aporte de individuos nuevos a las poblaciones. Esto podría compensar la pérdida sufrida por depredación y posiblemente esta sea una de las razones por las cuales no se dio una disminución en el número de invertebrados al final de la época de invernación. Crane (1975) reportó que en los trópicos Uca sp, género de cangrejo más abundante en el área, se reproduce durante todo el año y en un estudio de zooplancton realizado cerca del área, Dittel (1989) siempre encontró en sus muestreos larvas de este género, lo cual indica un reclutamiento de juveniles similar durante todo el año.

De las especies de Uca reportadas para la zona, el tamaño de los adultos oscila entre 0.53 y 2.5cm (Crane 1975) por lo que es de esperar que individuos menores de 0.6cm sean juveniles. N. phaeopus y C. semipalmatus capturaron cangrejos entre 0.6-1.0cm o mayores. Posiblemente es por esta razón que a pesar de que el forrajeo de los correlimos afecta las poblaciones de cangrejos, estas no se están reduciendo, pues los correlimos están capturando principalmente los individuos adultos, quedando en la población los individuos jóvenes (Goss-Custard 1977b y 1978, Hartwick & Blaylock 1979, Pienkowski 1983 y Zwarts 1985 (citado por Piersma 1986). Ahora, si el recurso alimenticio para correlimos no es

agotado ¿Por qué no hay más aves forrajeando en el área?. Una explicación podría ser el comportamiento agresivo y territorial de algunas especies como C. semipalmatus, N. phaeopus y Charadrius semipalmatus. La primera de estas defendió comúnmente ciertas áreas de la playa, principalmente contra conespecíficos, además persiguió y/o robó presas, tanto a conespecíficos como a otras especies tal como Limnodromus griseus. N. phaeopus y Ch. wilsonia son aves menos agresivas, pero frecuentemente persiguieron o amenazaron con vocalizaciones a conespecíficos que llegaban a forrajear o que simplemente pasaban volando cerca de ellos.

Este comportamiento territorial y agresivo puede tener como fin primordial la utilización exclusiva de cierta parte del recurso. Por ejemplo, N. phaeopus defiende territorios en el área de barro expuesto, donde los cangrejos, principalmente Uca sp son más abundantes. Los individuos no territoriales se ven forzados por los territoriales a forrajear en el borde del agua, donde la abundancia de cangrejos es menor

Es importante considerar que el método empleado en esta investigación evitó el forrajeo de las aves en determinadas áreas sin impedir el acceso de otros depredadores como peces y macroinvertebrados, problema presente en la metodología empleada por otros

investigadores (Schneider & Harrington 1981). Problemas de sedimentación y flujo de corrientes que pudo afectar el resultado del experimento (Quammen 1981) tampoco se presentaron.

## REFERENCIAS

- Broon, M.J. 1982. Structure and seasonality in a malaysian mud flat community. Estuar. cstl. Shelf Sci. 15: 135-150
- Crane, J. 1975. Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca. Princeton University Press, New York. 736p.
- Cruz, R.A. 1984. Algunos aspectos de la reproducción en Anadara tuberculosa (Pelecypoda: Arcidae) de Punta Morales, Puntaremas, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 32: 45-50
- Dittel, Ana I. 1989. Dispersal strategies and flux of brachyuran and anomuran crab larvae in a tropical mangrove system. Ph. D. Dissertation. University of Delaware, Lewes.
- Duffy, D.C., N. Atkins y D.C. Schneider. 1981. Do shorebirds compete on their wintering grounds?. Auk 98: 215-229.
- Evans, P. R.. 1979. Adaptations shown by foraging shorebirds to cyclical variations in the activity and availability of their intertidal invertebrate prey. pp: 357-366. In: E. Naylor y R. G. Hartnoll (eds), Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals. Pergamon Press, New York.

- Evans, P.R., D.M. Herdson, P.J. Knights y M.W. Pienkowski.  
1979. Short-term effects of reclamation of part of Seal Sands, Teesmouth, on wintering waders and sheldick. I. Shorebird diets, invertebrate densities, and the impact of predation on the invertebrates. Oecologia 41: 183-206.
- Goss-Custard, J.D. 1976. Variation in the dispersion of Redshank Tringa totanus on their winter feeding grounds. Ibis 118: 257-263.
- Goss-Custard, J.D. 1977. The energetics of prey selection by Redshank, Tringa totanus (L.), in relation to prey density. J. Anim. Ecol. 40: 1-19.
- Goss-Custard, J.C. 1978. Sequential choice for prey size by captive redshank Tringa totanus. Ibis 120: 230-232.
- Goss-Custard, J.D. 1980. Competition for food and interference among waders. Ardea 68: 31-52.
- Hartwick, B. 1981. Size gradients and shell polymorphism in limpets with consideration of the role of predation. Veliger 23: 254-264.
- Hartwick, E.B. & W. Blaylock. 1979. Winter ecology of a black oystercatcher population. Stud. Avian Biol. N°2: 207-216.

- Kneib, R.T. 1982. The effects of predation by wading birds (Ardeidae) and blue crabs (*Callinectes sapidus*) on the population size structure of the common mummichog, *Fundulus heteroclitus*. Estuar. costl. Shelf Sci. 14: 159-165.
- Myers, J.P. P.G. Connors & F.A. Pitelka. 1979a. Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density. Auk 96: 551-561.
- Myers, J.P., P.G. Connors & F.A. Pitelka. 1979b. Territoriality in nonbreeding shorebirds. Stud. Avian Biol. N°2: 231-245.
- Peer, F.L., L.E. Linkletter y P.W. Hicklin. 1986. Life history and reproductive biology of *Corophium volutator* (Crustacea: Amphipoda) and the influence of shorebird predation on population structure in Chignecto Bay, Bay of Fundy, Canada. Neth. J. Sea Res. 20(4): 359-373.
- Pienkowski, M.W. 1981. How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behaviour and availability. In: N.V. Jones y W. J. Wolff (eds). pp: 179-192. Feeding and survival strategies of marine organisms. Plenum Press. New York, U.S.A.
- Pienkowski, M.W. 1983. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. Mar. Ecol. Prog. Ser. 11: 141-150.

- Piersma, t. 1987. Production by intertidal benthic animals and limits to their predation by shorebirds: a heuristic model. Mar. Ecol. Prog. Ser. 38: 187-196.
- Quammen, M.L. 1981. Use of exclosures in studies of predation by shorebirds on intertidal mudflats. Auk 98: 812-817.
- Schneider, E. 1978. Equalisation of prey numbers by migratory shorebirds. Nature 271: 353-354.
- Siegel, S. 1972. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. 2 ed. McGraw-Book Company, New York. 344p.
- Stiles, F.G. & A.F. Skutch 1989. A guide to the bird of Costa Rica. Cornell University Press, New York. 511p.
- Vargas, J.A. 1988. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical intertidal mud flat. Rev. Biol. Trop. 36: 287-308

## ANEXO

Cuadro 1: Número de individuos de cada especie de invertebrado encontrados en las áreas protegidas (D) y fuera de ellas (F) durante (I) y después (II) de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

	I		II	
	D	F	D	F
<i>Owenia collaris</i> (P-AD)	250	172	100	84
<i>Notomastus hemipodus</i> (P-AD)	67	54	18	9
<i>Ophiophiolis geminata</i> (E-AD)	53	40	41	34
Paraonidae sp 1 (P-AD)	46	35	9	5
<i>Armandia salvadoriana</i> (P-AD)	42	34	10	13
<i>Mediomastus californiensis</i> (P-AD)	43	24	49	49
Nematoda	31	23	2	1
<i>Phlytiderma phoebe</i> (B-F)	31	18	14	26
<i>Glottidia audebarti</i> (Br-F)	22	25	8	15
<i>Tharyx parvus</i> (P-AD)	17	20	6	10
Polynoidae sp 1 (P-AD)	17	19	27	17
<i>Calyptraea mamillaris</i> (G-F)	10	17	13	9
Nemertino sp 1 (CA)	16	18	11	9
<i>Hemipodus borealis</i> (P-CA)	12	15	2	9
<i>Pitar perfragilis</i> (B-F)	13	13	26	21
<i>Glycinde armigera</i> (P-CA)	11	12	8	10
<i>Synelmis albini</i> (P-AD)	15	7	8	8
<i>Tellina tumbezensis</i> (B-F)	16	6	16	14
Sipunculidae sp 1	8	12	6	7
<i>Linopherus spiralis</i> (P-CA)	15	4	9	19
<i>Pectinaria californiensis</i> (P-AD)	12	6	2	2
<i>Neanthes</i> sp1 (P-CA)	11	6	8	2
<i>Parapinnixa</i> sp (C-OM)	8	7	3	6
<i>Mactra thracioides</i> (B-F)	10	4	10	3
<i>Encope stokesi</i> (E-AD)	8	6	12	8
<i>Tagelus bourgeoisae</i> (B-F)	7	7	12	7
<i>Lumbrineris tetraura</i> (P-AD)	4	9	7	6
<i>Ceratonereis</i> sp (P-CA)	5	8	6	4
<i>Tellina</i> sp (B-F)	11	2	6	10
<i>Pinnixa valerii</i> (C-OM)	7	6	3	10
<i>Ancistrosyllis</i> sp (P-AD)	4	5	8	10
<i>Tellidora burneti</i> (B-F)	4	5	10	12
<i>Corbula obesa</i> (B-F)	8	0	7	15
<i>Loimia medusa</i> (P-AD)	5	2	11	5

P= Poliqueto, B= Bivalvo, C= Crustaceo, E= Equinodermo, Br= Braquiopodo, F= Filtrados, AD= Alimentador de depósito, CA= Carnívoro, OM= Omnívoro

## APENDICE I

## CONCLUSIONES GENERALES

- 1- Catoptrophorus semipalmatus es una especie generalista, mientras que Numenius phaeopus y Limnodromus griseus son especialistas en el uso de sustratos, presas y técnicas.
- 2- El uso de sustratos poco preferidos al disminuir la abundancia del recurso se presentó únicamente en Limnodromus griseus.
- 3- La abundancia de correlimos afectó el forrajeo de las especies especialistas, no así el de Catoptrophorus semipalmatus.
- 4- El forrajeo de Numenius phaeopus, Catoptrophorus semipalmatus y Limnodromus griseus se intensificó al final de la época de invernación, al igual que el uso de presas pequeñas.
- 5- La abundancia de invertebrados dentro de las áreas protegidas fue significativamente mayor que fuera de ellas.

- 6- Los correlimos que se alimentaron de crustaceos y bivalvos afectaron la abundancia de estos invertebrados.
  
- 7- El forrajeo de los correlimos no disminuyó la abundancia de invertebrados al final de la época de invernación.

## APENDICE II

## LITERATURA CITADA

- Broon, M.J. 1982. Structure and seasonality in a malaysian mud flat community. Stuar. estl Shelf Sci. 15: 135-150
- Crane, J. 1975. Fiddler crabs of the world. Ocypodidae: Genus Uca. Princeton University Press, New York. 736p.
- Cruz, R.A. 1984. Algunos aspectos de la reproducción en Anadara tuberculosa (Pelecypoda: Arcidae) de Punta Morales, Puntaremas, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 32: 45-50
- Dittel, Ana I. 1989. Dispersal strategies and flux of brachyuran and anomuran crab larvae in a tropical mangrove system. Ph. D. Disertation, University of Delaware, Lewes.
- Duffy, D.C., N. Atkins y D.C. Schneider. 1981. Do shorebirds compete on their wintering grounds?. Auk 98: 215-229.
- Evans, P.R. 1976. Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. Ardea 64: 117-139.

- Evans, P. R.. 1979. Adaptations shown by foraging shorebirds to cyclical variations in the activity and availability of their intertidal invertebrate prey. pp: 357-366. In: E. Naylor y R. G. Hartnoll (eds), Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals. Pergamon Press, New York.
- Evans, P.R., D.M. Herdson, P.J. Knights y M.W. Pienkowski. 1979. Short-term effects of reclamation of part of Seal Sands, Teesmouth, on wintering waders and sheldick. I. Shorebird diets, invertebrate densities, and the impact of predation on the invertebrates. Oecologia 41: 183-206.
- Fleischer, R.C. 1983. Relationships between tidal oscillations and ruddy turnstone flocking, foraging and vigilance behavior. Condor 85: 22-29.
- Genstenberg, R.H. 1979. Habitat utilization by wintering and migrating shorebirds on Humboldt bay, California. Stud. Avian Biol. N° 2: 33-40-
- Goss-Custard, J.D.. 1970. Feeding dispersion in some overwintering wading birds. pp: 3-35. In: J.H. Crook (ed). Social behavior in birds and mammals. Academic Press, London.
- Goss-Custard, J.D. 1976. Variation in the dispersion of Redshank Tringa totanus on their winter feeding grounds. Ibis 118: 257-263.

- Goss-Custard, J.D. 1977. The energetics of prey selection by Redshank, Tringa totanus (L.), in relation to prey density. J. Anim. Ecol. 40: 1-19.
- Goss-Custard, J.D. 1978. Sequential choice for prey size by captive redshank Tringa totanus. Ibis 120: 230-232.
- Goss-Custard, J.D. 1980. Competition for food and interference among waders. Ardea 68: 31-52.
- Goss-Custard, J.D. 1981. Spatial and seasonal variations in the food supply of waders Charadrii wintering in the British Isles. Proc. Third Nordic Congr. Ornithol. 1981: 85-96.
- Hartwick, B. 1981. Size gradients and shell polymorphism in limpets with consideration of the role of predation. Veliger 23: 254-264.
- Hartwick, E.B. & W. Blaylock. 1979. Winter ecology of a black oystercatcher population. Stud. Avian Biol. N°2: 207-216.
- Kneib, R.T. 1982. The effects of predation by wading birds (Ardeidae) and blue crabs (Callinectes sapidus) on the population size structure of the common mummichog, Fundulus heteroclitus. Estuar. cstl. Shelf Sci. 14: 159-165.
- Luckenback, M.W. 1984. Biogenic structure and foraging by five species of shorebirds (Charadrii). Estuar. Cstl Shelf Sci. 19: 691-696.

- Mittelbach, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology 62: 1370-1386.
- Mora, J.M. 1986. Alimentación y crecimiento corporal del garrobo, CTENOSAURA SIMILIS Gray, en su primer año de vida. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.
- Myers, J.P. P.G. Connors & F.A. Pitelka. 1979a. Territory size in wintering sanderlings: the effects of prey abundance and intruder density. Auk 96: 551-561.
- Myers, J.P., P.G. Connors & F.A. Pitelka. 1979b. Territoriality in nonbreeding shorebirds. Stud. Avian Biol. N°2: 231-245.
- Myers, J.P., S.L. Williams & F.A. Pitelka. 1980. An experimental analysis of prey availability for sanderlings (Aves: Scolopacidae) feeding on sandy beach crustaceans. Can. J. Zool. 58: 1564-1574.
- Myers, J.P. 1984. Spacing behavior of nonbreeding shorebirds. In: Burger, Joanna & B.L. Olla (eds). Shorebirds: Migration and foraging behavior. Plenum Press. New York, E.U.A. Cap. 6.
- Page, G.W., L.E. Stenzel & C.M. Wolfe. 1979. Aspects of the occurrence of shorebirds on a Central California estuary. Stud. Avian Biol. N°2: 15-32.

- Peer, F.L., L.E. Linkletter & P.W. Hicklin. 1986. Life history and reproductive biology of Corophium volutator (Crustacea: Amphipoda) and the influence of shorebird predation on population structure in Chignecto Bay, Bay of Fundy, Canada. Neth. J. Sea Res. 20(4): 359-373.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. 2° ed. John Wiley & Sons, Inc. New York, E.U.A. 383 p.
- Pienkowski, M.W. 1981. How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behaviour and availability. In: N.V. Jones y W. J. Wolff (eds). Feeding and survival strategies of marine organisms. Plenum Press. New York, U.S.A. pp: 179-192.
- Pienkowski, M.W. 1983a. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. Mar. Ecol. Prog. Ser. 11: 141-150.
- Pienkowski, M.W. 1983b. The effects of environmental conditions of feeding rates and prey-selection of shore plovers. Ornis Scandinavica 14: 227-238.
- Piersma, T. 1986. Eastern curlews Numenius madagascariensis feeding on Macrophthalmus and other ocypodid crabs in the Nakdon Estuary, South Korea. Emu 86: 155-160.
- Pitelka, F.A. 1979. Introduction: The pacific coast shorebird scene. Stud. Avian Biol. N°2: 1-11.

- Pitelka, F.G. 1981. Interhabitat movements by sanderlings in relation to foraging profitability and the tidal cycle. Auk 98: 49-64.
- Quammen, M.L. 1981. Use of exclosures in studies of predation by shorebirds on intertidal mudflats. Auk 98: 812-817.
- Quammen, M.L. 1982. Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. Mar. Biol. 71: 339-343.
- Reeder, W. 1951. Stomach analysis of a group of shorebirds. Condor 53: 43-45.
- Schneider, E. 1978. Equalisation of prey numbers by migratory shorebirds. Nature 271: 353-354.
- Schneider, D.C. & B.A. Harrington. 1981. Timing of shorebird migration in relation to prey depletion. Auk 98: 801-811.
- Siegel, S. 1972. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. 2° ed. McGraw-Book Company. New York, E.U.A. 344 p.
- Smith, S.M. & F.G. Stiles. 1979. Banding studies of shorebirds in Costa Rica. Stud. Avian Biol. N°2: 41-47.
- Stenzel, L.E., H.R. Huber & G. Page. 1976. Feeding behavior and diet of the long-billed curlew and willet. Wilson Bull. 88: 314- 331.

- Stiles, F.G. & S.M. Smith. 1980. Notes on bird distributions in Costa Rica. Brenesia 17: 137-156.
- Stiles, F.G. & Skutch, A.F. 1989. A guide to the bird of Costa Rica. Cornell University Press. New York, E.U.A. 511p.
- Vargas, J.A. 1988. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical intertidal mud flat. Rev. Biol. Trop. 36: 287-308

APENDICE III

Cuadro 1: Número de intentos de captura hechos por N. phaeopus en cada tipo de sustrato, a través de la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Mes	N	S	BS	BE	Ba	H	A	R
Set	14	-	-	-	519	-	-	-
Oct	17	-	-	-	620	-	-	-
Nov	21	-	-	-	129	-	24	351
Dic	15	-	-	32	247	38	-	-
En	32	359	65	-	258	-	180	64
Feb	22	12	8	6	341	135	-	5
Mar	24	-	-	-	315	85	419	108
Abr	22	320	307	241	354	219	-	-

N= Número de individuos S= Sustrato sumergido,  
 BS= Borde sumergido, BE= Borde emergido, Ba= Barro,  
 H= Húmedo, A= Arenoso, R= Raizoso

Cuadro 2: Frecuencia de Uca sp, S. ostrearicola y cangrejos no identificados capturados con cada técnica de forrajeo utilizada por N. phaeopus, en cada tipo de sustrato, durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Sust.	<u>Uca</u> sp				<u>S. ostrear.</u>			Cangrejos no id.				
	P	Pr	C	E	P	Pr	C	P	Pr	C	PD	E
S						2		7	8			
BS						1		1	12			
BE		1				1		2	6			
Ba	2	41	11	2	5	16	1	10	100	2	2	1
H									10			
A		30						3	4			
R				2	1	3		8	18			

Sust.= Sustrato (Para abreviaturas ver Cuadro 1)  
 P= Picoteo, Pr= Prueba, C= Carrera, E= Espera,  
 PD= Prueba en Diopatra.

Cuadro 3: Número de intentos de captura hechos por C. semipalmatus con cada técnica de forrajeo en cada uno de los sustratos, durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

Sust.	N	P	Pr	B	C	PD	Bi'	H
S	47	875	953	287	7	14	1.047	0.651
BS	45	1252	1369	191	2	24	0.940	0.584
BE	40	1060	455	86	3	75	0.947	0.588
Ba	40	725	565	170	12	123	1.199	0.745
H	54	846	824	231	38	296	1.056	0.656
A	2	8	62	1	0	0	0.424	0.264
R	8	76	119	8	0	30	1.088	0.676
-----								
Total	236	4842	4347	974	62	562	1.127	0.700

Sust.= Sustrato (Para abreviaturas ver cuadros 1 y 2)

Cuadro 4: Número de individuos de cada presa capturada por C. semipalmatus con cada técnica, en cada tipo de sustrato, durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

	<u>Bivalvos</u>			<u>Bivalvos mitílidos</u>			<u>Cangrejos</u>					
	P	Pr	PD	P	Pr	PD	P	Pr	C	B	PD	
S												
S		3										
BS	8	16	1	4	23		3	2				
BE	4	4		2	25	1	4	2				3
Ba	2	6			5		13	6	1			
H	2	3		1	6		2	4		2		6
R					6		1	1				

	<u>Q. geminata</u>			<u>Crustaceos</u>			<u>Speocarcinus ostrearicola</u>	
	P	Pr	B	P	Pr	B	P	C
S								
S	1	2	-					
BS	8	6				1		
BE	6	1						
Ba	10	2	1	2	2			1
H	4	3		1		1	4	13

	<u>Callinectes sp</u>				<u>Alpheus mazatlanicus</u>		<u>Peces</u>		
	P	Pr	C	B	P	Pr	P	Pr	B
S									
S	18	1	1	19					
BS	1					2	1		
BE					2		1		
Ba				1			5	1	1
H	2			3		2	6	1	3

S= Sustrato

Para abreviaturas ver cuadros 1 y 2

Cuadro 5: Frecuencia de presas capturadas por L. griseus con cada tipo de técnica, durante la época de invernación 1986-87, Chomes, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

S.	Anélidos poliquetos		Crustaceos		Biv.	Gastr.	Tag.
	Pr	P	Pr	P	Pr	Pr	Pr
S	2				2		
BS	48	1	14		24	3	1
BE	20		17		14		1
Ba	2		7		2		
H	22		2		11		
A	2		1	7	1	1	
R	2				1		

S.	<u>Q. geminata</u>		<u>B. californiense</u>		Cangrejos
	Pr	P	Pr	P	Pr
BS	38		13		4
BE	19	1	25	3	1
Ba	2	1			1
H	4		8		

S.= Sustrato

Para abreviaciones ver cuadros 1 y 2

Biv.= Bivalvos, Gastr.= Gastrópodos, Tag= Tagelus