

DIETA DE TRES ESPECIES DE AVES PLAYERAS MIGRATORIAS EN PENÍNSULA VALDÉS, PATAGONIA ARGENTINA

María de los Ángeles Hernández, Luis Oscar Bala, & Luciana Raquel Musmeci

Centro Nacional Patagónico, CENPAT-CONICET, Boulevard Brown 2825, U9120ACF, Puerto
Madryn, Argentina.

Correo electrónico: marianh@cenpat.edu.ar

Abstract. – Diet of three migratory shorebird species at Península Valdés, Patagonia Argentina. –

The shores of Peninsula Valdés are annually frequented by diverse species of shorebirds, among these: Red Knots (*Calidris canutus rufa*), White-rumped Sandpipers (*Calidris fuscicollis*), and Hudsonian Godwits (*Limosa haemastica*). These species stop to feed and rest between March and April, when they migrate towards the North Hemisphere. We investigate the diet of these shorebird species, by analyzing their droppings, determining the selection of preys and comparing the diet between species. The clam *Darina solenoides* was mainly preferred by the three shorebird species, but they preferred preys of different length. The White-rumped Sandpipers consumed clams of 5 to 24 mm, preferring clams between 7 to 16 mm, Red Knots consumed clams of 3 and 29 mm, preferring clams of 9 to 26 mm, and Hudsonian Godwits consumed clams of 3 to 34 mm, preferring clams of 9 to 34 mm. The secondary main prey in the diet was different between the three shorebird species. Hudsonian Godwits consumed polichaetes *Glycera americana*, Red Knots consumed *Tellina petitiiana*, and White-rumped Sandpipers consumed insects as their secondary main prey. Overall, we suggest that the trophic economy of these shorebird species is mainly dependent on the clam *Darina Solenoides*. This species is present in high densities at the beaches of Peninsula Valdés, and it suffers the predatory pressure on different status of lengths, especially within the interval from 9 to 16 mm.

Resumen. – La costa de Península Valdés es frecuentada anualmente por diversas especies de aves playeras migratorias, entre las que se destacan el Playero Rojizo (*Calidris canutus rufa*), el Playero de Rabadilla Blanca (*Calidris fuscicollis*), y la Becasa de Mar (*Limosa haemastica*) entre otras. Estas especies realizan aquí paradas de alimentación y descanso entre Marzo y Abril, cuando se desplazan hacia el Hemisferio Norte. El objetivo del trabajo consistió en estudiar la dieta de las aves mediante el análisis de sus heces y determinar la selección de presas. Se encontró una presa preferente común a las 3 especies de aves, la almeja *Darina solenoides*. El Playero de Rabadilla Blanca consume almejas de tallas 5 a 24 mm y selecciona positivamente aquellas entre 7 a 16 mm. El Playero Rojizo consume almejas de tallas entre 3 y 29 mm, pero selecciona individuos de 9 a 26 mm, y la Becasa de Mar consume almejas de 3 a 34 mm, pero selecciona aquellas entre 9 a 34 mm. La segunda presa en importancia para cada especie de ave es diferente, la Becasa de Mar preda poliquetos *Glycera americana*, en cambio el Playero Rojizo lo hace sobre la almeja *Tellina petitiiana*, y el Playero de Rabadilla Blanca sobre insectos. Más allá de lo anterior, la economía trófica de las aves es estrictamente dependiente de la almeja *Darina solenoides*, especie que presenta poblaciones muy densas en playas de la Península Valdés, y que sufre la presión predatoria sobre diferentes rangos de tallas, aunque el más afectado es el intervalo de 9 a 16 mm. Aceptado el 12 de Diciembre de 2007.

Key words: Shorebirds, Calidris, diet, Península Valdés, clams.

INTRODUCCIÓN

Las aves playeras migratorias realizan una de las más grandes migraciones conocidas, uniendo el Ártico canadiense con las costas patagónicas (Hayman *et al.* 1986). A lo largo de la migración, las aves playeras utilizan sitios a lo largo del continente americano para alimentarse y descansar. Tales sitios se destacan por la oferta de alimento que brindan (Pienkowski 1981, Evans & Dugan 1984, Bala *et al.* 2001a, 2001b, 2001c). Debido a la alta dependencia de las aves playeras a los sitios de parada específicos, éstos actuarían como un cuello de botella (Hernández 2007).

Durante su migración hacia el norte, utilizan diferentes áreas en Argentina, como sitios de alimentación y descanso. Por ejemplo, se puede mencionar el Estuario de Río Gallegos (Ferrari *et al.* 2002), la Península Valdés (Brayton & Schneider 2000), San Antonio Oeste (González *et al.* 1996), y la Bahía Samborombón (Ribeiro *et al.* 2004). Playa Fracasso es un sitio importante como parada para varias especies de aves playeras migratorias (Brayton & Schneider 2000, Bala *et al.* 2001a, 2001b, 2001c, DAmico *et al.* 2004, Hernández *et al.* 2004a, Hernández & Bala 2007).

Piersma *et al.* (1997) resumió la información existente de diferentes aves playeras migratorias y marco el déficit de información para muchas de las especies, especialmente en lo referente a la utilización de recursos. En consecuencia, el objetivo de este trabajo fue evaluar la oferta y selección de presas consumidas por el Playero Rojizo, la Becasa de Mar, y el Playero de Rabadilla Blanca en relación con sus estrategias de alimentación durante la escala migratoria en Playa Fracasso, Península Valdés, Argentina.

MÉTODOS

Sitio de estudio. Playa Fracasso (42°25S, 64°04W) es un humedal marino/costero

situado en el extremo SE del Golfo San José, Península Valdés, Argentina. En el mismo, se pueden definir un ambiente intermareal y una albufera. Posee forma de media luna, con una amplitud de 3 km entre sus extremos, mientras que en la parte central alcanza una extensión de 0,8 km durante la bajamar. Estos dos ambientes reciben el aporte de agua marina por la acción de las mareas de régimen semi-diurno. La amplitud de mareas en el sitio es grande (amplitud media de 5,8 m y máxima de 8,7 m).

Recolección de datos. Las heces fueron recolectadas entre el 10 y 11 de Abril de 2003 para el Playero Rojizo (parvada monoespecífica de 1000 individuos) y para el Playero de Rabadilla Blanca (parvada monoespecífica de 250 individuos). Con respecto a las heces de la Becasa de Mar, las mismas fueron colectadas el 12 de Abril de 1995 en presencia de una parvada de 30 individuos. La metodología utilizada consistió en seguir a las parvadas, desde marea alta hasta marea baja y, cada 50 min aproximadamente, se reunían entre 20 y 25 heces, las cuales se guardaban individualmente.

Oferta de alimento. Para conocer la disponibilidad de alimento, se analizó la composición bentónica en la zona intermareal en las fechas en que se colectaron las heces. Se tomaron 36 muestras siguiendo un transecto perpendicular a la línea de marea, con un corer de 20 cm de diámetro, el cual permitió remover los invertebrados infaunales contenidos en los 15 cm superficiales del sedimento. Las muestras fueron lavadas *in situ* sobre un cedazo metálico de 0,5 mm de abertura de malla. Las especies encontradas fueron separadas, identificadas y cuantificadas.

Análisis de la dieta. La reconstrucción de la dieta se basó en la metodología descripta por Dekinga & Piersma (1993) con modificacio-

TABLA 1: Densidad media (individuos/m²) de las especies de invertebrados más conspicuos encontrados en las muestras bentónicas del intermareal de Playa Fracasso en los años 1995 y 2003.

Especies	Año 1995		Año 2003		
	Densidad (ind/m ²)		Densidad (ind/m ²)		
	Media	DE	Media	DE	
Almejas	<i>Darina solenoides</i>	543,6	730,5	1348,2	1651,3
	<i>Tellina petitiiana</i>	226,7	519,8	295,5	683,0
Poliquetos	<i>Glycera americana</i>	3,7	6,0	10,6	11,6
Gasterópodos	<i>Olivella plata</i>	272,6	660,4	79,6	184,7
	<i>Buccinanops globulossum</i>	19,7	55,8	22,1	31,9
Crustáceos	<i>Excirolana</i> sp.	6,2	11,9	309,6	756,2
	<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	10,6	11,6	10,6	11,6
	<i>Ciclopeberis pousenii</i>	28,4	52,8	23,3	28,0
	Anfípodos sp.	154,2	81,2	422,9	274,8

nes, bajo el supuesto que no hay destrucción diferencial de los remanentes de las presas que aparecen en las heces. Se considera por ello que el número de individuos presa identificados por excreta es equivalente al número de presas ingeridas. La modificación consistió en que, previo al lavado de la excreta, se observó la muestra disuelta en agua destilada bajo lupa. De este modo, es posible detectar ciertas estructuras claves muy pequeñas, tales como quetas de poliquetos, que generalmente sobrenadan en la solución y que se perderían durante el tamizado. Este paso es particularmente importante para poder identificar la presencia de poliquetos no mandibulados.

Para inferir el largo (mm) y la biomasa (mg) de las presas consumidas, se utilizaron las siguientes regresiones: Talla *Darina solenoides* (mm) = 13,476 altura charnela -0,1191 ($r = 0,98$, $N = 165$) y biomasa (mg peso seco libre de cenizas o PSLC) = 0,0036 Talla^{2,8382} ($r = 0,98$, $N = 60$); talla *Tellina petitiiana* (mm) = 29,84 altura de charnela -0,9877 ($r = 0,95$, $N = 72$) y biomasa (g PSLC) = 0,65 (0,00002 talla^{2,8691}) ($r = 0,99$, $N = 72$); Talla *Glycera americana* (mm) = 114,08 longitud de mandíbula -18,456 ($r = 0,75$, $N = 30$) y biomasa (g PSLC) = ((0,0368 (longitud de mandí-

bula)^{2,4263}) 0,85) ($r = 0,87$, $N = 30$) (DAmico & Bala 2004). Se determinó la frecuencia de ocurrencia de cada presa, expresada como el porcentaje de presencia de cada presa sobre el total de heces en forma independiente (Yorio & Bertellotti 2002).

Índice de Savage. Para determinar las clases de tallas de individuos seleccionados positivamente por las aves, se utilizó el Índice de Savage $W_i = U_i/Q_i$, donde U_i es la proporción de cada clase de talla de presa consumida, y P_i es la proporción de dicha clase de talla presente en la población. El índice puede presentar valores entre 0 (selección negativa) e infinito (selección positiva). El valor 1 indica ausencia de selección (Manly *et al.* 1993).

Se realizó un análisis de *Chi* cuadrado para comparar las tallas de *D. solenoides* consumidas por los playeros. Las frecuencias de tallas fueron agrupadas en tres categorías (0–10, 11–22 y 23–34).

RESULTADOS

Las especies de invertebrados encontradas en mayor densidad en la zona intermareal de Playa Fracasso en los años 1995 y 2003 fueron

TABLA 2: Presas de las distintas aves playeras migratorias en Playa Fracasso en los años 1995 y 2003. % = Porcentaje de presencia, N = número de individuos, B = biomasa expresado en g, (*) = presa no cuantificable, (—) = presa no registrada.

Especies	Playero Rojizo			Playero Rabadilla Blanca			Becasa de Mar		
	N = 124 heces			N = 120 heces			N = 76 heces		
	%	N	B	%	N	B	%	N	B
<i>Darina solenoides</i>	0,76	445	1,37	0,78	399	0,86	0,63	211	2,63
<i>Tellina petitiana</i>	0,23	76	0,2	0,02	3	0,01	0,06	22	0,83
Anfípodos sp.	0,13	*	*	0,08	*	*	—	—	—
<i>C. pousenii</i>	0,08	*	*	0,08	*	*	—	—	—
Insectos sp.	0,08	*	*	0,23	*	*	—	—	—
<i>Glycera americana</i>	—	—	—	0,04	5	0,20	0,64	138	5,97
<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	—	—	—	—	—	—	0,06	*	*

las almejas *Darina solenoides* y *Tellina petitiana*, seguidas por el gasterópodo *Olivella plata*, y el isópodo *Excirolana* sp., respectivamente. El poliqueto *Glycera americana* y el gasterópodo *Buccinanops globulosum*, respectivamente, presentaron las menores densidades (Tabla 1).

Dieta de las aves playeras. 124 heces fueron colectadas del Playero Rojizo, 120 de Playero de Rabadilla Blanca, y 76 de la Becasa de Mar. Con respecto a esta última y, considerando que la parvada era solamente de 30 individuos, es posible que hayamos tomado dos ó más heces de un mismo individuo, las cuales fueron tratadas como si fueran de diferentes individuos. Las presas en común para las tres especies de aves fueron las almejas *D. solenoides* y *T. petitiana* (Tabla 2).

Playero Rojizo. Se contabilizaron 445 almejas *D. solenoides* (3,5 individuos por excreta), de talla promedio 13,2 mm (DS = 6,0), y de biomasa promedio de 8,3 mg PSLC (DS = 8,4), y 76 almejas *T. petitiana* (0,6 por excreta) de talla 16,1 (DS = 3,4), y de biomasa 7,3 mg PSLC (DS = 4,5). Mediante la utilización del índice de Savage, se determinó que, si bien el playero consumió individuos de *D. solenoides* de tallas

comprendidas entre 3 a 29 mm, seleccionó aquellas de 9 a 20 mm y 25 a 26 mm, ($P < 0,05$). Del mismo modo, consumió *T. petitiana* de 3 a 24 mm y seleccionó las tallas comprendidas entre 9 a 24 mm, pero con un $P < 0,05$ solo para los rangos 9 a 10 mm, 15 a 18 mm y 23 a 24 mm.

Playero de Rabadilla Blanca. Se contabilizaron 399 almejas *D. solenoides* (3,3 almejas por excreta). La talla promedio fue 8,5 mm (DS = 3,1) y su biomasa promedio de 2,2 mg PSLC (DS = 2,7). A estas se agregan 3 individuos de *T. petitiana* de talla promedio 18,4 (DS = 7,8) y de biomasa media de 0,11 mg PSLC (DS = 0,09). Respecto del poliqueto *G. americana*, se encontraron 5 individuos de talla promedio 94,4 (DS = 29,4) y de biomasa 39,2 mg PSLC (DS = 21,8). La aplicación del índice de Savage determinó que el playero consume almejas de tallas que están comprendidas entre 5 a 24 mm, pero selecciona tallas de 7 a 16 mm ($P < 0,001$).

Becasa de Mar. Se contabilizaron 211 almejas *D. solenoides* (2,8 almejas por excreta). La talla promedio fue 16,3 mm (DS = 5,1) y su biomasa promedio de 12,5 mg PSLC (DS = 12,4). Se agregan 22 individuos de *Tellina peti-*

tiana (0,3 almejas por excreta) de talla promedio 15,5 (DS = 3,4) y de biomasa media de 37,9 mg PSLC (DS = 25,1). Respecto del poliqueto *G. americana*, se encontraron 138 individuos (1,9 poliquetos por excreta) de talla promedio 105,8 (DS = 33,3) y de biomasa 43,3 mg PSLC (DS = 27,6). La aplicación del índice de Savage determinó que si bien la Becasa consume almejas *D. solenoides* de tallas que están comprendidas entre 3 a 34 mm, selecciona tallas de 9 a 24, 27 a 28 y 33 a 34 mm, pero solo el rango 9–22 y 33–34 mm corresponde a un $P < 0,001$. Con respecto al poliqueto *G. americana* consumió tallas de 60 a 200 mm, seleccionando positivamente tallas de 120 a 199 mm, pero con un $P < 0,001$ el rango 120 a 179 mm.

El análisis de *Chi-cuadrado* mostró diferencias significativas en las tallas de almejas ingeridas por parte de las aves playeras migratorias ($\chi^2 = 213,68$, $P < 0,001$).

DISCUSIÓN

En Playa Fracasso las dietas del Playero Rojizo, del Playero de Rabadilla Blanca y de la Becasa de Mar se basan principalmente en la almeja *D. solenoides*, que es el recurso más abundante en la localidad.

La aplicación del índice de Savage establece que el Playero Rojizo y la Becasa de Mar consumen almejas *D. solenoides* de tallas de 9 a 20 y 25 a 26 mm para el primero, y 9 a 22 y 33 a 34 mm para el segundo. Esta discontinuidad puede deberse a un muestreo sesgado de la oferta de alimento, a que la densidad de esas clases de tallas no estaban bien representadas en el intermareal o a una selección diferencial por sexos (Nebel *et al.* 2000). Si superponemos las tallas de almejas seleccionadas por las tres especies de aves playeras, solo encontramos un solapamiento en las tallas 9 a 16 mm. La talla media de almeja consumida por cada ave es diferente (Playero Rojizo 13,2 mm, Playero Rabadilla Blanca 8,5 y Becasa de Mar

16,3 mm); de esta manera, a pesar de utilizar el mismo recurso trófico, la carga extractiva es parcialmente diferente y marcaría una tendencia hacia la segregación trófica.

Cada especie utiliza diferentes presas secundarias. El Playero Rojizo aprovecha el recurso *T. petitiiana*. Como describen Hernández & Bala (2007), *D. solenoides* y *T. petitiiana* no presentan solapamiento en sus distribuciones en el intermareal de Playa Fracasso; la primera se distribuye en los niveles superiores y medios, mientras que la segunda lo hace en los niveles inferiores. Por lo tanto cuando disminuye la densidad de una de las especies, aumenta la de la otra y es en ese momento que el playero la ingiere.

La Becasa de Mar consume tanto a la almeja *D. solenoides* como al poliqueto *G. americana*. Este poliqueto es un depredador activo (Fauchald & Jumar 1979); probablemente debido a sus movimientos en la superficie del sustrato, las aves detectan su presencia y lo consumen preferentemente como en el caso del Chorlo Doble Collar (*Charadrius falklandicus*) (DAmico & Bala 2004, DAmico *et al.* 2004).

El Playero de Rabadilla Blanca no utiliza el recurso *T. petitiiana*, lo que puede deberse a que esta almeja no resulte presa palatable (Hernández & Bala 2007). Tampoco consume *G. americana*, ya que, al ser muy activo, presenta movimientos de escape (DAmico *et al.* 2004). Tampoco consume al poliqueto *Travisia olens* (Hernández & Bala 2007), debido al registro de su ausencia en el intermareal durante ese año. En este estudio consume secundariamente insectos que aparecen ocasionalmente en la playa.

Finalmente, la estrategia trófica observada en este trabajo se encuentra en concordancia con la teoría de forrajeo óptimo de McArthur & Pianka (1966), ya que permite que las aves se alimenten de las presas más abundantes. Pero si la densidad del alimento disminuye, o no satisface totalmente los requerimientos de

los predadores, éstos se vuelven menos selectivos y amplían el espectro trófico incluyendo en la dieta presas secundarias. Con respecto a la talla ingerida, cada especie posee un tamaño máximo de presa que puede ingerir (Dekinga & Piersma 1993, González *et al.* 1996, Hernández *et al.* 2004b). La mayor carga extractiva se enfocó en tallas intermedias, en donde cada especie reduce el tiempo invertido en manipular presas muy grandes o muy pequeñas (Zwarts & Blomert 1992).

Consideraciones particulares. El estudio de la dieta mediante el análisis de las heces presenta la desventaja de la destrucción diferencial de los restos inorgánicos por el proceso de digestión (Ralph *et al.* 1985). Sin embargo al menos el 70% del presupuesto energético de las especies podría ser explicado por el análisis de las heces (Alerstam *et al.* 1992, Piersma *et al.* 1994) y permite un alto grado de comparación entre especies, sitios y fechas (Isaac *et al.* 2005).

En 1995, fue cuando se encontraron en la playa mayor cantidad de becasas, mientras que en los años subsiguientes el máximo observado fue de 3 individuos (Bala *et al.* 2000, 2001; Hernández *et al.* 2004a). La recolección de heces de la Becasa de Mar se produjo en 1995, mientras que las heces de las otras dos especies se colectaron durante 2003; sin embargo creemos que es posible la comparación debido a que se utiliza la misma metodología en ambos casos.

AGRADECIMIENTOS

A Gabriel García Peña y Guillermo Fernández por sus sugerencias al manuscrito. A Héctor Galeli y Javier Klaich por su ayuda en los análisis estadísticos. Al comité organizador del VIII Congreso Ornitología Neotropical y al comité de becas de viaje para estudiantes por permitir al primer autor asistir al congreso. A los revisores anónimos del manus-

crito, quienes mejoraron sustancialmente el trabajo.

REFERENCIAS

- Alerstam, T., G. A. Gudmundsson, & K. Johannesson. 1992. Resources for long distance migration: intertidal exploitation of *Littorina* and *Mytilus* by Knots *Calidris canutus* in Iceland. *Oikos* 65: 179–189.
- Bala L. O., V. L. DAmico, & M. A. Hernández 2001a. Changes in patterns of wetland utilization by the Red Knot, *Calidris canutus rufa*, in Península Valdés: A need or an approximation to the optimum. *Wader Study Group Bull.* 95: 21
- Bala, L. O., M. A. Hernández, & V. L. DAmico. 2001b. Shorebirds present on Fracasso Beach (San José Gulf, Valdés Península, Argentina): Report of the 1999's migrating season. *Wader Study Group Bull.* 94: 27–30.
- Bala, L. O., M. A. Hernández, & V. L. DAmico 2001c. The importance of Fracasso Beach (Península Valdés, Argentina) as a stop-site used by migrating shorebirds. *Wader Study Group Bull.* 95: 22
- Brayton, A. F., & D. C. Schneider. 2000. Shorebird abundance and invertebrate density during the boreal winter and spring at Península Valdés, Argentina. *Waterbirds* 23: 277–282.
- DAmico, V. L., & L. O. Bala. 2004. Prey selection and feeding behavior of the Two-banded Plover in Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 27: 264–269.
- DAmico, V. L., M. A. Hernández, & L. O. Bala. 2004. Selección de presas en relación con las estrategias de forrajeo de aves migratorias en Península Valdés, Argentina. *Ornitología Neotrop.* 15: 357–364.
- Dekinga, A., & T. Piersma. 1993. Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a mollusc-eating wader, the Knot *Calidris canutus*. *Bird Study* 40: 144–156.
- Evans, P. R., & P. J. Dugan. 1984. Coastal birds: numbers in relation to food resources. Pp. 8–28 in Evans, P. R., J. D. Goss-Custard, & W. G. Hale (eds). *Coastal waders and wildfowl in winter*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

- Fauchald, F., & P. A. Jumars. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 17: 193–284.
- Ferrari S., C. Albrieu, & P. Gandini. 2002. Importance of the Río Gallegos estuary, Santa Cruz, Argentina, for migratory shorebirds. *Wader Study Group Bull.* 99: 35–40.
- Gonzlez, P. M., T. Piersma, & Y. Verkuil. 1996. Food, feeding, and refuelling of Red Knots during northward migration at San Antonio Oeste, Ro Negro, Argentina. *J. Field Ornithol.* 67: 575–591.
- Hayman, P., J. Marchant, & T. Prater. 1986. *Shorebirds: An identification guide to the waders of the world.* Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts.
- Hernández, M. A. 2007. *Ecología trófica del Playero Rojizo (*Calidris canutus rufá*), Playero de Rabadilla Blanca (*Calidris fuscicollis*) y Playero Blanco (*Calidris alba*) en Península Valdés.* Tesis Doc. Univ. Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Hernández, M. A., & L. O. Bala. 2007. Prey selection and foraging patterns of the White-Rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*) at Península Valdés, Patagonia, Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 18: 37–46.
- Hernández, M. A., V. L. DAmico, & L. O. Bala. 2004a. *Shorebirds surveys at beaches of Península Valdés, Patagonia, Argentina: Report for the years 2001 and 2002.* Wader Study Group Bull. 105: 101–103.
- Hernández, M. A., V. L. DAmico, & L. O. Bala. 2004b. *Presas consumidas por el Playero Rojizo (*Calidris canutus*) en bahía San Julián, Santa Cruz, Argentina.* *Hornero* 19: 7–11.
- Isacch, J. P., C. A. Darrieu, & M. M. Martínez. 2005. Food abundance and dietary relationships among migratory shorebirds using grasslands during the non-breeding season. *Waterbirds.* 28: 238–245.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, & D. L. Thomas. 1993. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies.* Chapman & Hall, London, UK.
- MacArthur, R. H., & E. R. Pianka 1966. On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100: 603–609.
- Pienkowski, M. W. 1981. How foraging plovers cope with environmental effects on invertebrate behaviour and availability. Pp. 179–192 in Jones N. V., & W. J. Wolff (eds). *Feeding and survival strategies of estuarine organisms.* Plenum Press, New York, New York.
- Piersma, T., Y. Verkuil, & I. Tulp. 1994. Resources for long-distance migration of Knots *Calidris canutus islandica* and *C. c. canutus*: how broad is the temporal exploitation window of benthic prey in the western and eastern Wadden Sea? *Oikos* 71: 393–407.
- Piersma, T., P. Wiersma, & J. van Gils. 1997. The many unknowns about plovers and sandpipers of the world: introduction to a wealth of research opportunities highly relevant for shorebird conservation. *Wader Study Group Bull.* 82: 23–33.
- Ralph, C. P., S. E. Nagata, & C. J. Ralph. 1985. Analysis of dropping to describe diets of small birds. *J. Field Ornithol.* 56: 165–174.
- Ribeiro, P. D., O. O. Iribarne, D. Navarro, & L. Jauregui. 2004. Environmental heterogeneity, spatial segregation of prey, and the utilization of southwest Atlantic mudflats by migratory shorebirds. *Ibis* 146: 672–682.
- Nebel, S., T. Piersma, J. Van Gils, A. Dekinga, & B. Spaans. 2000. Length of stopover, fuel storage and sex-bias in the occurrence of Red Knots *Calidris c. canutus* and *C. c. islandica* in the Wadden Sea during southward migration. *Ardea* 88: 165–176.
- Yorio P., & M. Bertellotti. 2002. Espectro trófico de la Gaviota Cocinera *Larus dominicanus* en tres áreas protegidas del Chubut, Argentina. *Hornero* 17: 91–95.
- Zwarts, L., & A. M. Blomert. 1992. Why Knot *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. *Mar. Ecol. Pro. Ser.* 83: 113–128.

