

## ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CHORLO DE DOBLE COLLAR (*CHARADRIUS FALKLANDICUS*) EN PENÍNSULA VALDÉS, ARGENTINA

Gabriel Ernesto García-Peña<sup>1</sup>, María de los Ángeles Hernández<sup>2</sup>, & Luis Oscar Bala<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Biology and Biochemistry, University of Bath, 4 South 1.27, Bath, BA2 7AY, UK. *E-mail*: gegp20@bath.ac.uk

<sup>2</sup>Laboratorio Humedales utilizados por Aves Playeras Migratorias, Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET), Boulevard Brown 2825, Puerto Madryn, Chubut, U9120ACF, Argentina.

**Abstract.** – **Breeding ecology of Two-banded Plover (*Charadrius falklandicus*) in Valdés Peninsula, Argentina.** – Developing strategies to mitigate human impacts on shorebird populations require knowledge on the conservation status of shorebird species. The conservation status of endemic Neotropical species is poorly understood as information on population size, migratory movements and reproductive ecology is scanty. Here we investigate the breeding ecology of a Neotropical species, the Two-banded Plover (*Charadrius falklandicus*), in three study sites in Chubut, Argentina. We found 1) that this species aggregates in reproductive habitats despite presenting variation in nesting sites; and 2) that hatching success decreases with the date of the breeding season and is lower than fledging success. Long term monitoring of individually ringed birds will provide information on mate fidelity, breeding site fidelity, breeding success and migratory destinies during austral winter. This information will allow to estimate demographic parameters for a better understanding of the conservation status of this species.

**Resumen.** – Para desarrollar estrategias que mitiguen los impactos de la actividad humana sobre las poblaciones de aves playeras, es necesario conocer el estado de conservación de las especies. El estado de conservación de las especies de aves playeras endémicas del Neotrópico es poco entendido debido a la escasa información sobre el tamaño de las poblaciones, sus destinos migratorios y su ecología reproductiva. En este estudio investigamos la ecología reproductiva del Chorlo de Doble Collar (*Charadrius falklandicus*), un ave endémica del Neotrópico, en tres sitios de estudio en Chubut, Argentina. Nuestros resultados muestran que esta especie 1) se agrupa en hábitats de reproducción aunque presenta variación en los sitios donde construye los nidos, y 2) que el éxito de incubación disminuye al transcurrir la temporada y es menor que el éxito de crianza. El monitoreo de las aves anilladas, a largo plazo, permitirá investigar la fidelidad a la pareja y la fidelidad a los sitios de reproducción, así como los destinos migratorios durante el invierno austral. Esta información permitirá estimar parámetros demográficos para entender el estado de conservación de esta especie. *Aceptado el 30 de Noviembre de 2007.*

**Key words:** Two-banded Plover, breeding ecology, Neotropical shorebirds, waders, plovers, Charadriidae, *Charadrius*.

### INTRODUCCIÓN

El estado de conservación de las distintas especies de aves playeras es difícil de entender

debido a que éstas han evolucionado una gran movilidad durante su migración estacional (Bart *et al.* 2007). Sin embargo, gracias al monitoreo a largo plazo y al estudio de la eco-

logía reproductiva, se han podido documentar reducciones en el tamaño de las poblaciones de muchas especies de playeros en el mundo (e.g., Browne *et al.* 1996, Gratto-Trevor *et al.* 1998, Wetlands International 2002, Bart *et al.* 2007). La reducción del tamaño de las poblaciones puede estar relacionada con la degradación de los hábitats de reproducción o con la degradación de los hábitats de parada migratoria (Gratto-Trevor *et al.* 1998, Baker *et al.* 2004, Thomas *et al.* 2006). Estos estudios han aportado importante información sobre el estado de conservación de muchas especies de playeros y permiten desarrollar estrategias para mitigar el impacto de la actividad humana en sus poblaciones. Sin embargo, en el caso particular de las poblaciones de las especies endémicas del Neotropico, tanto la falta de monitoreos a largo plazo como la carencia de estudios sobre la ecología reproductiva de las distintas especies difícilmente permiten tener un panorama claro sobre su estado de conservación (Piersma *et al.* 1997, Wetlands Internacional 2002).

En el presente estudio investigamos la ecología reproductiva de una especie endémica Neotropical, el Chorlo de Doble Collar (*Charadrius falklandicus*). Iniciamos el anillado individual de los individuos en la población de estudio. A largo plazo, la observación de aves anilladas en el sitio de reproducción y en distintos sitios en su área de distribución permitirá establecer las fechas y los destinos de migración.

El Chorlo de Doble Collar tiene la categoría de conservación de poca relevancia a nivel global (Least Concern, BirdLife International 2004). Esta categoría fue determinada considerando la amplia distribución de la especie (990 000 km<sup>2</sup>) y su abundancia (46 000–100 000 individuos) (Wetlands International 2002). Sin embargo su ecología reproductiva se desconoce a la fecha.

El área de distribución de esta especie comprende un amplio espectro de latitudes,

desde Tierra del Fuego (~54°S) hasta el sur de Brasil y la región norte de Chile (~30°S). Se ha reportado que las poblaciones del sur migran hacia latitudes norteañas, mientras que las poblaciones del norte permanecen en los sitios de reproducción durante el invierno austral (Wiersma 1966). Sin embargo, no se conoce cuales aves migran y cuales permanecen residentes durante el invierno, debido a que no se han realizado estudios de anillado y monitoreo.

El objetivo de este estudio es investigar 1) la distribución espacial y temporal, y 2) el éxito reproductivo del Chorlo de Doble Collar durante la temporada de reproducción. Con este estudio se inicia un esquema de anillado individual y la colección de muestras sanguíneas (DNA). En un mediano y largo plazo, el seguimiento de las historias individuales durante la época reproductiva y la no reproductiva, y el análisis molecular permitirán conocer tanto la fidelidad a los sitios de reproducción, la variabilidad genética y el flujo genético entre las poblaciones reproductivas, como también el área real de distribución y sus diferentes destinos durante la migración.

## MÉTODOS

*Sitio de estudio.* Desde el 26 de Octubre 2006 al 11 de Enero 2007, estudiamos la ecología reproductiva del Chorlo de Doble Collar en tres sitios: playa Fracasso (42°25'S, 64°07'W) dentro de la reserva natural Península Valdés, y dos playas aledañas a la ciudad de Puerto Madryn, Paraná (42°59'S, 64°07'W) y Doradillo (42°39'S, 64°59'W), en Chubut, Argentina.

Los tres sitios de estudio cubrieron un área total de 1,2 km<sup>2</sup>. La forma y área de cada sitio de estudio fueron delimitadas por la presencia de acantilados y elevaciones en donde no se han encontrado nidos de Chorlo de Doble Collar. Terrenos elevados y accidentados probablemente dificultan el acceso a los

sitios en donde las crías forrajeaban (i.e., en superficies planas y bajas cercanas a la línea de la costa). Así, los sitios de estudio cubrieron áreas de distinto tamaño: Fracasso es de 0,53 km<sup>2</sup>, Paraná de 0,07 km<sup>2</sup> y Doradillo de 0,59 km<sup>2</sup>.

*Censo de Chorlos de Doble Collar.* El número de chorlos adultos y emplumados (anillados y no anillados) fue cuantificado realizando censos cada 2 días (rango = 1–15) en cada sitio de estudio. Los censos empezaron el 1 de Noviembre de 2006 en Fracasso y Paraná, y el 26 del mismo mes en Doradillo, día en que se identificó este último sitio de reproducción. Así, las fechas de censo fueron distintas entre los sitios de estudio. Sin embargo, el intervalo entre censos consecutivos fue similar entre los sitios de estudio.

*Distribución espacial y temporal de los nidos.* Durante los censos se identificaron nidos de Chorlo de Doble Collar. La posición geográfica de los nidos fue registrada con un GPS (Global Position System) utilizando el sistema de coordenadas Mercator Transversal Universal (UTM).

Para estimar si la distribución de los nidos fue similar a la esperada de la distribución aleatoria uniforme de nidos en los sitios de estudio, comparamos la distancia mínima entre los nidos en cada sitio con la distancia mínima entre puntos aleatorios dentro de cada sitio de estudio. Se estimó un polígono de cada sitio de estudio y se agregaron 10 m a la periferia del polígono, que corresponden a la distancia máxima a la que un nido puede ser detectado por un observador. Una vez delimitado el polígono de cada sitio de estudio, éste se dividió en cuadrantes de 1 m<sup>2</sup>. Aleatoriamente, se escogió el mismo número de cuadrantes que número de nidos en cada sitio de estudio. Se estimó la distancia mínima entre los cuadrantes, asumiendo que un nido ocupa un metro cuadrado, y se comparó con la dis-

tancia mínima entre los nidos utilizando una prueba de suma de rangos de Wilcoxon.

La fecha de puesta fue determinada flotando los huevos en agua dulce, utilizando una escala estandarizada (Székely & Kosztolányi 2006). Debido a que el vitelo en un huevo es catabolizado por el embrión, el porcentaje de aire en el huevo incrementa a medida que el embrión se desarrolla, y por ello flota gradualmente desde la fecha de puesta (Noszály & Székely 1993, Székely & Kosztolányi 2006).

*Éxito reproductivo.* Para determinar el momento y éxito de la incubación, los nidos fueron observados diariamente desde el día 20 de incubación, determinado al flotar los huevos en agua dulce (Székely & Kosztolányi 2006). El éxito de la incubación fue determinado para 45 nidos de 47 nidos encontrados durante la temporada. Las familias anilladas fueron observadas durante los censos para conocer 1) el éxito reproductivo, 2) la identidad de los padres, y 3) la división del cuidado parental entre la pareja (uniparental o biparental).

El éxito de crianza se observó en 25 familias, y se cuantificó como el número de crías emplumadas en una familia. Una cría se consideró como emplumada a los 20 días después de la eclosión, edad en la que las crías alcanzan una talla aproximada a los 30 g de masa corporal y pueden desplegar vuelos de corta distancia (García-Peña observ. pers.). Utilizando modelos lineales generalizados asumiendo una distribución Poisson, se probó si el número de crías emplumadas estaba relacionado con la fecha en la temporada, los sitios de estudio o el cuidado parental (uniparental o biparental). Las familias fueron clasificadas como biparentales o uniparentales si se veía a ambos padres o a uno solo cuidando a las crías, respectivamente. Las familias clasificadas como uniparentales fueron observadas 2 veces (mediana, rango: 1–4,  $N = 12$ ).

El éxito de la incubación se clasificó a los nidos en una de dos categorías: exitoso si al menos uno de los huevos en el nido eclosionó, y no exitoso si ningún huevo en el nido eclosionó. De igual forma, el éxito de crianza se obtuvo al clasificar las familias como exitosa si al menos un pichón de la nidada sobrevivió hasta alcanzar los 30 g de masa corporal, o no exitosa si se vio a los padres sin las crías. Para comparar las diferencias entre el éxito de incubación y el éxito de la crianza, se utilizó una prueba de  $\chi^2$ .

*Captura y anillado individual de adultos y pichones.* Se utilizó un programa de anillado individual para seguir las historias individuales y el éxito reproductivo durante la temporada de reproducción. Gracias a esto también se cuantificó el número de intentos de nidificación de las hembras.

Los chorlos adultos fueron capturados con una trampa túnel de malla metálica (de ~2 cm de diámetro de luz) mientras que se utilizó al nido como carnada para atraer a los padres. En caso de encontrar una familia, las crías < 30 g fueron capturadas utilizando un trazo delgado de algodón. En cuanto a las crías mayores a 30 g fueron capturadas generalmente durante la noche, utilizando la técnica de lampareo con una lámpara de 1 000 000 de candelas. La metodología de captura y manipulación de los chorlos siguió protocolos estandarizados que ponen particular énfasis en la seguridad de las aves adultas y crías (Székely & Kosztolányi 2006).

Para identificar individualmente a los chorlos (adultos y crías), se colocó un anillo de acero inoxidable (3,3 mm de diámetro interno) con un código numérico individual. Adicionalmente, se colocaron tres anillos de darvic de colores en los adultos, utilizando una combinación individual de colores. Sin embargo, al inicio de este estudio, 13 chorlos fueron anillados con 5 anillos de colores y uno de metal siguiendo un sistema de anillado

proporcionado por la coordinación para plajeros sudamericanos en Argentina.

*Análisis de datos.* El análisis de los datos fue realizado en R 2.2.3 (R Development Core Team 2005) utilizando procedimientos paramétricos [modelos lineales generales y generalizados (glm)] y pruebas no paramétricas. Al utilizar los modelos generalizados se realizó una prueba de Shapiro-Wilk para probar la distribución normal de los residuales. El polígono de los sitios de estudio y los datos espaciales (i.e., cuadrantes aleatorios dentro del polígono) fueron estimados en ArcView 3.2 (ESRI).

## RESULTADOS

*Densidad de chorlos.* La densidad de Chorlos de Doble Collar (i.e., número de chorlos por km<sup>2</sup>) fue mayor en Paraná que en los otros dos sitios (Paraná: 216 adultos/km<sup>2</sup> y 47 emplumados/km<sup>2</sup>; Fracasso: 32 adultos/km<sup>2</sup> y 3 emplumados/km<sup>2</sup>; Doradillo: 20 adultos/km<sup>2</sup> y 5 emplumados/km<sup>2</sup>). En promedio, se contaron 16 adultos (rango: 2–52) y 2.8 (rango: 0–28) emplumados en los tres sitios de estudio, y el número de chorlos adultos se incrementó con la temporada de reproducción en todos los sitios de estudio (glm:  $Z = 2,903$ ,  $P = 0,004$ ,  $df = 5,45$ ).

Durante el estudio se marcaron individualmente a 27 machos, 42 hembras y 74 crías. Ningún Chorlo de Doble Collar anillado se observó en dos sitios de estudio durante la temporada reproductiva. De igual forma, observamos que una hembra fue capaz de poner hasta tres puestas en la temporada, siempre después de abandonar el nido previo.

*Distribución espacial y temporal de los nidos.* El Chorlo de Doble Collar nidifica en superficies planas de grava y arena en la costa. El sustrato sobre el que nidifican los chorlos puede variar, desde arena, algas, o grava, a la vez que



FIG. 1. Diversidad de sustratos y material de construcción de nidos de Chorlo de Doble Collar. 1) Nido de conchas sobre grava (Foto: M. Hernández), 2) Nido de conchas sobre arena (Foto: G. García), 3) Nido de ramas sobre grava (Foto: M. Munguía), 4) Nido sobre algas y conchas (Foto: M. Hernández).

utilizan distintos materiales para construir el nido (Fig. 1).

Las hembras de Chorlo de Doble Collar pusieron puestas de tres huevos (a veces de dos huevos) entre el 7 de Octubre al 23 de Diciembre; la mayor cantidad de nidos activos se encontraron el día 8 de Noviembre (mediana,  $N = 47$ ). Durante esta temporada de reproducción, se encontraron 47 nidos y 25 familias de Chorlo de Doble Collar. El número de nidos fue diferente entre los sitios de estudio (23 nidos en Paraná, 17 nidos en Fracasso, y 7 nidos en Doradillo).

La distancia mínima observada entre los nidos fue de 31,7 m (mediana, rango: 1,4–198,2) y ésta fue menor a la distancia mínima esperada si los nidos se disponen en forma uniformemente aleatoria (mediana = 83,1,

rango: 7,0–989,9;  $W = 576$ ,  $P < 0,025$ ,  $N = 94$ ).

*Éxito reproductivo.* De 45 nidos, en 17 eclosionó al menos un huevo. Observamos que el éxito de incubación fue influenciado por diversos factores, entre ellos la depredación del nido, la deserción de los padres, y la destrucción de los nidos por la actividad humana (e.g., el paso de vehículos 4 x 4 en la playa). El éxito de la incubación disminuyó al avanzar la temporada (glm: fecha de puesta:  $Z = -2,294$ ,  $P = 0,022$ ,  $N = 45$ ,  $df = 3$ ), sin diferencias entre los sitios estudio (glm: Fracasso:  $Z = 0,383$ ,  $P = 0,701$ , Paraná:  $Z = 0,990$ ,  $P = 0,322$ ,  $df = 3$ ;  $N = 45$ ).

Durante este estudio, se contaron 40 crías emplumadas de 25 familias. El número de crías emplumadas por cada familia no cambió

con la fecha en la temporada (glm: fecha:  $Z = -0,252$ ,  $P = 0,801$ ,  $df = 5, 19$ ), ni con el número de pichones iniciales en cada familia, antes del emplumado (glm:  $Z = 1,215$ ,  $P = 0,224$ ,  $df = 5, 19$ ). El número de emplumados tampoco fue distinto entre los sitios de estudio (Fracasso:  $Z = -0,564$ ,  $P = 0,572$ ; Paraná:  $Z = -0,242$ ,  $P = 0,809$ ,  $df = 5, 19$ ), y tampoco lo fue entre las familias biparentales de las uniparentales (glm:  $Z = 1.835$ ,  $P = 0,066$ ,  $df = 5, 19$ ).

En general, el éxito de la incubación fue menor que el éxito de crianza ( $\chi^2 = 5.04$ ,  $P < 0.025$ ,  $df = 1$ ). De 45 nidos, en 18 eclosionó al menos un huevo del nido, y en 17 de 25 familias al menos una cría sobrevivió hasta los 30 g de masa corporal.

## DISCUSIÓN

Nuestros resultados brindan información relevante sobre tres aspectos de la ecología reproductiva del Chorlo de Doble Collar.

Primero, los chorlos se agregan durante la época de reproducción. Los censos muestran que los Chorlos de Doble Collar estuvieron presentes en una mayor densidad en Paraná que los otros dos sitios, si consideramos la diferencia en el tamaño de las áreas de estudio. De igual forma, la distancia mínima observada entre los nidos fue menor a la esperada si los nidos se disponen de forma aleatoria y uniforme dentro de los sitios de estudio. Lo anterior sugiere que los Chorlos de Doble Collar se agrupan para nidificar.

Es probable que los chorlos se agreguen porque utilizan hábitats de alta productividad durante la reproducción, o por que faltan hábitats disponibles. Encontramos que el Chorlo de Doble Collar nidifica en distintos sustratos y que utiliza distintos materiales para construir el nido. Probablemente, los chorlos modifican el hábitat de nidificación, cambiando el material con el que construyen el nido, y regulan diversos factores como la tem-

peratura, la humedad y la depredación. Esta diversidad sugiere que esta especie puede nidificar en diversos microhábitats costeros, y es probable que los chorlos se agreguen para nidificar más por el uso de sitios de alta productividad que por la falta de hábitats de nidificación. Sin embargo, es necesario el estudio detallado sobre el uso de hábitats de reproducción para entender lo anterior.

Una explicación alterna a la anterior es que los chorlos se encuentren agregados debido a que ello puede reducir el riesgo individual de depredación o incrementar el número de copulas potenciales (Bennet & Owens 2002). Cualquiera de las posibilidades antes descritas amerita investigaciones futuras.

Un aspecto importante sobre el patrón espacial de los Chorlos de Doble Collar durante la temporada de reproducción es que la agregación puede reducir el flujo genético entre las poblaciones y el tamaño de la población efectiva si está acompañada por una fuerte fidelidad a los sitios de reproducción. En nuestro estudio, ningún Chorlo de Doble Collar anillado fue visto en dos sitios de estudio diferentes durante la temporada, lo que sugiere que en la temporada de reproducción un chorlo mantiene el mismo sitio de reproducción. De igual forma, la fidelidad al sitio de reproducción se ha registrado entre temporadas reproductivas. Por ejemplo, chorlos anillados en la temporada 2000 y 2001 en Playa Fracasso, siguen siendo vistos en la actualidad (2006) en el mismo sitio de estudio (Luis Bala observ. pers.). Esperamos que la recaptura de anillados en las siguientes temporadas y el análisis molecular nos proporcionen esta información en el futuro.

Segundo, el éxito de la incubación disminuye al transcurrir la temporada de reproducción. Las causas por las que se perdieron los nidos son diversas, y entre ellas pudimos detectar que muchos nidos fueron destruidos por la actividad humana en las playas.

Las especies de aves playeras tienen la capacidad de reponer nidos y esta capacidad ha servido de hipótesis para explicar la evolución de sistemas poligámicos (Graul *et al.* 1977). De igual forma, el Chorlo de Doble Collar puede producir varias puestas en la temporada reproductiva cuando se ha perdido una. Por ejemplo, en nuestro estudio, observamos a una hembra formar tres puestas consecutivas en la temporada. Así, al ser capaz de reponer puestas y, debido a que el éxito de incubación es menor al éxito de crianza, es probable que la reducción en el éxito de la incubación no represente un problema tan grave para la conservación de esta especie como lo puede ser la reducción en el éxito de crianza. Sin embargo, al ser la incubación una fase con una probabilidad de éxito baja (27 nidos de 45 se perdieron durante la temporada), es necesario su monitoreo en las siguientes temporadas, debido a que se desconoce el efecto del éxito de la eclosión en la dinámica demográfica de la población.

Tercero, el cuidado parental del Chorlo de Doble Collar es muy variable pues encontramos familias uniparentales y biparentales. En este estudio no encontramos diferencias significativas entre el éxito de crianza de las familias uniparentales y el de las familias biparentales. Determinar si la deserción de uno de los padres está ligada a incrementar la sobrevivencia del padre que deserta o a obtener un mayor número de parejas en la temporada (Székely *et al.* 1996) permitirá entender las presiones selectivas que operan en esta especie, y su probable respuesta a presentes cambios en los hábitats de reproducción. Si la deserción no está ligada a algún beneficio reproductivo, es probable que los chorlos deserten a las crías en respuesta a condiciones desfavorables en los hábitats de reproducción. El seguimiento de las aves anilladas entre temporadas reproductivas y durante los periodos no reproductivos permi-

tirá conocer los patrones demográficos de la población.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a todas las personas involucradas en este estudio: al Dr. Tamás Székely de la Universidad de Bath quien nos enseñó las técnicas de muestreo y estudio, al personal del Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET), a Mariana Munguía, Aldana Salati, Lujan Villabriga, Luciana Musmeci, Cecilia Carballo y Laura Agüero por su ayuda en el trabajo de campo, a las autoridades y ornitólogos de Argentina, a Graciela Escudero por su apoyo logístico, a Patricia González y Adrian S. Di Giacomo por brindarnos los códigos de anillado individual, a los dos revisores anónimos quienes brindaron importantes comentarios para mejorar este trabajo, y a la familia Bala (Dora, Yudith, Julian y Luisina) por su amistad y hospitalidad. Durante la realización de este proyecto, Gabriel E. García-Peña fue financiado por la Universidad de Bath y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT, beca número: 172784).

## REFERENCIAS

- Baker, A. J., P. M. González, T. Piersma, L. J. Niles, I. Lima Serrano do Nascimento, P. W. Atkinson, N. A. Clark, C. D. T. Minton, M. K. Peck, & G. Aarts. 2004. Rapid population decline in Red Knots: fitness consequences of decreased refuelling rates and late arrival in Delaware Bay. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 271: 875–882.
- Bart, J., S. Brown, B. Harrington, & G. Morrison. 2007. Survey trends of North American shorebirds: population declines or shifting distributions? *J. Avian Biol.* 38: 73–82.
- Bennet, P. M., & I. P. F. Owens. 2002. Evolutionary ecology of birds. Life histories, mating systems and extinction. Oxford Univ. Press, New York, New York.
- BirdLife International. 2004. *Charadrius falklandicus*.

- In IUCN 2007. IUCN Red List of Threatened Species. 29 March 2007. <http://www.iucnredlist.org/>
- Browne, S., G. Austin, & M. M. Rehfisch. 1996. Evidence of decline in the United Kingdom's non-estuarine coastal waders. Wader Study Group Bull.80: 25–27.
- Gratto-Trevor, C. L., V. H. Johnston, & S. T. Pepper. 1998. Changes in shorebird and eider abundance in the Rasmussen lowlands, NWT. Wilson Bull. 110: 316–325.
- Graul, W. D., S. R. Derrickson, & D. W. Mock. 1977. The evolution of avian polyandry. Am. Nat. 111: 812–816.
- Noszály, G., & T. Székely. 1993. Clutch and egg-size variation in the Kentish Plover (*Charadrius alexandrinus*) during the breeding season. Aquila 100: 161–179.
- 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.
- R Development Core Team. 2005. A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Székely, T., & A. Kosztolányi. 2006. Practical guide for investigating breeding ecology of Kentish plover, *Charadrius alexandrinus*. Univ. of Bath, Bath, UK.
- Székely, T., A. I. Houston, & J. M. McNamara. 1996. An evolutionary approach to offspring desertion in birds. Curr. Ornithol. 13: 271–331.
- Thomas, G. H., R. B. Lanctot, & T. Székely. 2006. Can intrinsic factors explain population declines in North American breeding shorebirds? A comparative analysis. Anim. Conserv. 9: 252–258.
- Wetlands International. 2002. Waterbird population estimates. 3<sup>rd</sup> ed. Wetlands International Global Series No. 12, Wageningen, The Netherlands.
- Wiersma, P. 1966. Family Charadriidae (Plovers): Species accounts. Pp. 411–444 in del Hoyo, J., A. Elliott, & J. Sargatal (eds.). 1996. Handbook of the birds of the world. Volume 3: Hoatzin to auks. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.