



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**USO DE HÁBITAT DE UNA COLONIA DE AVES ACUÁTICAS
(AVES: ARDEIDAE, THRESKIORNITHIDAE Y
PHALACROCORACIDAE) EN LA RESERVA ESTATAL DE
CIÉNEGAS Y MANGLARES DE LA COSTA NORTE DE YUCATÁN,
MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

PEDRO JAVIER ROBLES TORAL

TUTOR PRINCIPAL:

DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA

(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM; ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES - MÉRIDA)

COMITÉ TUTOR:

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

(FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM)

DR. CARLOS ALBERTO YAÑEZ ARENAS

(PARQUE CIENTÍFICO TECNOLÓGICO DE YUCATÁN, UNAM)

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DRA. GABRIELA MENDOZA GONZÁLEZ

(PARQUE CIENTÍFICO TECNOLÓGICO DE YUCATÁN, UNAM)

MÉRIDA, YUCATÁN, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**USO DE HÁBITAT DE UNA COLONIA DE AVES ACUÁTICAS (AVES:
ARDEIDAE, THRESKIORNITHIDAE Y PHALACROCORACIDAE) EN
LA RESERVA ESTATAL DE CIÉNEGAS Y MANGLARES DE LA
COSTA NORTE DE YUCATÁN, MÉXICO.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

PEDRO JAVIER ROBLES TORAL

TUTOR PRINCIPAL:

DR. FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA

(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM;
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES - MÉRIDA)

COMITÉ TUTOR:

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

(FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM)

DR. CARLOS ALBERTO YAÑEZ ARENAS

(PARQUE CIENTÍFICO TECNOLÓGICO DE YUCATÁN, UNAM)

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DRA. GABRIELA MENDOZA GONZÁLEZ

(PARQUE CIENTÍFICO TECNOLÓGICO DE YUCATÁN, UNAM)

MÉRIDA, YUCATÁN, 2019

**Para el desarrollo de este trabajo se contó
con el financiamiento de los proyectos PAPIIT-DGAPA-UNAM (IN219515;
IN220318) y CONACYT (280704)**

Agradecimientos

Al Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara, por la toda la confianza, libertad y apoyo brindado para la realización de este trabajo, por todos los comentarios, críticas y sugerencias para mejorar el trabajo de campo y este escrito, así como haberme permitido formar parte de su equipo de trabajo.

A mi comité tutor y jurado la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, el Dr. Carlos Alberto Yáñez Arenas, el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza y la Dra. Gabriela Mendoza González, por todas sus valiosas observaciones y consejos que contribuyeron a la realización de este trabajo.

A lo M. en C. Maribel Badillo Alemán y Alfredo Gallardo Torres, Técnicos Académicos del Laboratorio de Biología de la Conservación del Parque Científico Tecnológico de Yucatán (UNAM), por todo su apoyo logístico, técnico y en campo.

A la Dra. Patricia Escalante Pliego, Curadora de la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología (UNAM) y al M. en C. Marco Antonio Gurrola Hidalgo, por facilitar el acceso a las colecciones.

Al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, Curador de la Colección Ornitológica del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias (UNAM) y la M. en C. María Fanny Rebón Gallardo, por permitir el acceso a las colecciones.

Al Dr. Edlin Guerra Castro por la asesoría para el procesamiento de la información recopilada.

A la M. en C. Adriana Lucia García Rueda, por todas las observaciones y sugerencias en la elaboración de este escrito.

A la M. en C. Claudia Isabel Rodríguez Flores, por toda la ayuda y asesoría brindada a lo largo de este trabajo.

A la M. en C. Jocelyn Álvarez Anguiano, por su gran ayuda en campo, procesamiento de muestras y por todas las observaciones para la elaboración de este trabajo.

Agradecimientos personales

A mis padres, abuelos y hermano que son una parte muy importante de mi vida, por todo el cariño y apoyo que me han brindado a lo largo de toda mi vida; sin ustedes esto hubiera sido posible.

A mis amigos de toda la vida: Liliana, Hanen, Gabriela, Luis, César, Ricardo y Mahuiztli. Que a pesar del tiempo y la distancia seguimos siendo buenos amigos.

A Adriana por apoyarme y motivarme en la culminación de este proyecto, por brindarme su cariño y estar siempre a mi lado.

A mis amigos sisaleños Yaxiri, Pamela, Azeneth, Jocelyn, Lesli, Gabriela, María, Alejandra, Tonali, Isaac, Gabriel, César, Fernando, Oscar, Marco, David, Carlos, Daniel. Que a lo largo de estos años me han ayudado a vivir más a gusto.

A Maribel por brindarme su amistad, apoyo y sobre todo por la confianza que depositó en mí durante todo este tiempo.

A Luis, Nico, Juana y Willi que siempre me abrieron las puertas de su casa y me adoptaron como parte de su familia.

A Enrique, y Jorge Mex y al Zurdo por su valiosa ayuda en campo.

A Kaan' Ek que siempre ha estado a mi lado y que, aunque quiera no me puede abandonar.

CONTENIDO

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Hipótesis	7
Objetivos	8
Objetivo general	8
Objetivos particulares	8
Materiales y métodos	9
Área de estudio	9
La colonia de aves estudiada	11
Método	12
Fenología de anidación	12
Caracterización ambiental de Homochén	13
Uso de la vegetación	14
Estrategias de alimentación	15
Descripción de las dietas de los polluelos de la colonia	17
Trabajo de gabinete	17
Estadísticos	18
Resultados	20
Fenología de anidación	20
Uso de la vegetación	32
Estrategias de alimentación	41
Dieta de los polluelos de la colonia	46
Descripción de la dieta de los polluelos	48

<i>Ardea alba</i>	48
<i>Cochlearius cochlearius</i>	48
<i>Egretta rufescens</i>	49
<i>Egretta thula</i>	50
<i>Egretta tricolor</i>	51
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	52
Relación de las variables ambientales con la abundancia de nidos	55
Discusión	57
Conclusiones	73
Literatura citada	76
ANEXOS	83
ANEXO I. Aves que forman la colonia reproductora en Homochén	84
ANEXO II. Especie de mangle que son utilizadas como sustrato para la construcción de nidos	86
ANEXO III. Presas consumidas por la colonia de aves acuáticas de Homochén ...	87
ANEXO IV. Ambiente y hábitat de las presas consumidas por la colonia de aves acuáticas de Homochén	90

Índice de figuras

Figura 1. Área de estudio: Reserva Ecológica de Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán, México (modificado de Unidad Académica Sisal, 2016).	10
Figura 2. Vista panorámica del petén Homochén (Foto: J. Álvarez-Anguiano).....	11
Figura 3. Cuadrantes de 15 x 15 m establecidos dentro de Homochén. Imagen elaborada con Google Earth 2017.	13
Figura 4. Variables morfométricas consideradas A) largo de pico, B) largo de la tibia y C) largo del tarso.	15
Figura 5. Esquema de las principales medidas utilizadas para determinar la profundidad de forrajeo a través de fotografías. A) largo de la pata, B) porción observada de la pata fuera del agua, C) profundidad estimada de la columna de agua en la que ocurre el forrajeo y D) medida de calibración.	16
Figura 6. Abundancia de nidos, huevos y polluelos de la colonia en el petén Homochén durante la temporada 2016.	21
Figura 7. Conteo acumulado de nidos, huevos, polluelos y volantones de la colonia en el petén Homochén durante la temporada 2016.	22
Figura 8. Abundancia relativa de nidos de las siete especies de aves piscívoras de la colonia en el petén Homochén en 2016.	23
Figura 9. Número total de nidos de cada especie de la colonia reproductora encontrados en el petén Homochén en 2016. A. alba (Ar al), C. cochelarius (Co co), E. rufescens (Eg ru), E. thula (Eg th), E. tricolor (Eg tr), P. brasilianus (Ph br), P. ajaja (Pl aj).	24
Figura 10. Abundancia relativa de juveniles de las especies que forman la colonia en el petén durante la temporada 2016 en Homochén.	27
Figura 11. Porcentaje mortalidad de huevos y polluelos, así como de sobrevivencia hasta la etapa de juvenil de las especies de la colonia durante la temporada 2016 en Homochén.	28
Figura 12. Nido y polluelo de <i>Bubo virginianus</i> en Homochén (Foto: J. Robles Toral). ...	29
Figura 13. Número de nidos registrados en la colonia de aves acuáticas en Homochén durante las temporadas 2014, 2015 y 2016. (datos de Chiappa-Carrara, 2015 y Contreras, 2016). Promedio de frentes fríos presentes de 1981 a 2016 (SMN).....	30
Figura 14. Composición de especies de la colonia formada en Homochén durante las temporadas 2014, 2015 y 2016 (datos de Chiappa-Carrara, 2015 y Contreras, 2016). A. alba (Ar al), C. cochelarius (Co co), E. rufescens (Eg ru), E. thula (Eg th), E. tricolor (Eg tr), P. auritus (Ph au), P. brasilianus (Ph br) y P. ajaja (Pl aj).	31

Figura 15. Relación entre el número de nidos vs. cobertura (m ²), DAP (cm) y altura (m).	34
Figura 16. Índice de Ivlev (1961) del número de nidos de todas las especies de aves de la colonia construidos en cada especie de mangle.	35
Figura 17. Número de árboles utilizados por las aves de la colonia y número de nidos de cada especie de ave presente en cada especie de mangle en 900 m ² en Homochén. A. alba (Ar al), C. cochelarius (Co co), E. rufescens (Eg ru), E. thula (Eg th), E. tricolor (Eg tr), P. brasilianus (Ph br) y P. ajaja (Pl aj).	36
Figura 18. Altura a las que se encontraron los nidos de cada especie de ave de la colonia en Homochén. Se muestra media, valor mínimo y máximo de altura. A. alba (Ar al), C. cochelarius (Co co), E. rufescens, (Eg ru), E. thula (Eg th), E. tricolor (Eg tr), P. brasilianus (Ph br) y P. ajaja (Pl aj).	39
Figura 19. Altura promedio en el dosel del manglar de los nidos de cada especie de la colonia. Se muestra error estándar. A. alba (Ar al), C. cochelarius (Co co), E. rufescens, (Eg ru), E. thula (Eg th), E. tricolor (Eg tr), P. brasilianus (Ph br) y P. ajaja (Pl aj).	40
Figura 20. Distribución espacial de la zona de forrajeo de las siete especies de la colonia en Homochén. Imagen elaborada con Google Earth 2018.	42
Figura 21. Distribución espacial de la zona de forrajeo de las siete especies de la colonia en Homochén ante el descenso de la profundidad. Imagen elaborada con Google Earth 2018.	42
Figura 22. Profundidad de alimentación de cada una de las aves de la colonia en Homochén. Se muestra media, valor mínimo y máximo de profundidad. A. alba (Ar al), C. cochlearius (Co co), E. rufescens (Eg ru), E. thula (Eg th), E. tricolor (Eg tr) y P. ajaja (Pl aj).	43
Figura 23. Altura promedio de la profundidad de alimentación de las aves del. Se muestra error estándar. A. alba (Ar al), C. cochelarius (Co co), E. rufescens, (Eg ru), E. thula (Eg th), E. tricolor (Eg tr), P. brasilianus (Ph br) y P. ajaja (Pl aj). Letras iguales indican grupos homogéneos.	45
Figura 24. Bolo alimentario obtenido directamente del polluelo (A). Bolo alimentario recuperado del suelo (B). (Fotos: J. Álvarez-Anguiano, J. Robles-Toral).	46
Figura 25. Abundancia relativa de las presas consumidas por los polluelos de la colonia de aves piscívoras en Homochén.	47
Figura 26. Abundancia relativa de las presas encontradas en los bolos alimentarios de seis especies de aves de la colonia en Homochén. B. belizanus (Be be), M. urophthalmus (Ma ur), C. artifrons (Cy ar), Eucinostomus sp. (Eu sp), F. polyommus (Fl po), F. grandissimus	

(Fu gr), F. percimilis (Fu pe), G. yucatana (Ga yu), J. pulchra (Jo pu), M. colei (Me co), M. curema (Mu cu), P. velífera (Po ve). Palaemon sp. (Pa sp).....	53
Figura 27. Dendrograma obtenido del análisis de agrupamientos de los bolos alimentarios de las crías de las especies que forman la colonia en Homochén. A. alba (Ar al), C. cochelarius (Co co), E. rufescens, (Eg ru), E. thula (Eg th), E. tricolor (Eg tr) y P. brasilianus (Ph br).	54
Figura 28. Fluctuación de las variables ambientales medidas durante la temporada de anidación y la fenología de nidos de la colonia en Homochén.	55
Figura 29. Correlación de Spearman que muestra que no existe relación entre las variables ambientales y la abundancia de nidos en Homochén ($\rho = -0.028$)......	56

Índice de cuadros

Cuadro 1. Número de nidos, huevos y polluelos por nido de cada especie de ave de la colonia en Homochén. Se muestran los valores máximos y los promedios y la desviación estándar (DS).	25
Cuadro 2. Número total de nidos, huevos y polluelos nuevos censados por especie durante la temporada 2016 en Homochén.....	25
Cuadro 3. Número acumulado de nidos, huevos y polluelos censados por cada especie de la colonia en Homochén.	26
Cuadro 4. Variables morfométricas de los árboles utilizados en las parcelas en Homochén. Se muestra el promedio (mínimo – máximo).....	32
Cuadro 5. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre el número de nidos y la altura, cobertura y el DAP de las especies de mangle [significancia estadística (P = 0.05): ns = no significativo; s = significativo].	33
Cuadro 6. Valores de preferencia de sustrato para la anidación calculadas en base al índice de Ivlev (1961), para las aves de la colonia en Homochén. (+) selección, (-) selección negativa y (nsl) no selección.....	37
Cuadro 7. Altura promedio a las que se encontraron los nidos de cada especie de la colonia. Se muestra (mínimo - máximo).....	38
Cuadro 8. Profundidad promedio de la columna de agua en la que se alimenta cada especie de la colonia obtenida mediante el material fotográfico analizado. Se muestra (mínimo -	

máximo). Se muestra largo total del pico, tarso – tibia y DS de cada especie (N de cada especie).....	44
Cuadro 9. Presas encontradas en cada bolo alimentario de <i>A. alba</i> . Se muestra número de individuos de cada especie.....	48
Cuadro 10. Presas encontradas en cada bolo alimentario de <i>C. cochlearius</i> . Se muestra número de individuos de cada especie.....	48
Cuadro 11. Presas encontradas en cada bolo alimentario de <i>E. rufescens</i> . Se muestra número de individuos de cada especie.....	49
Cuadro 12. Presas encontradas en cada bolo alimentario de <i>E. thula</i> . Se muestra número de individuos de cada especie.....	50
Cuadro 13. Presas encontradas en cada bolo alimentario de <i>E. tricolor</i> . Se muestra número de individuos de cada especie.....	51
Cuadro 14. Presas encontradas en cada bolo alimentario de <i>P. brasilianus</i> . Se muestra número de individuos de cada especie.....	52

Resumen

Uno de los desafíos centrales para establecer programas efectivos para la conservación de la biodiversidad es determinar de qué manera la disponibilidad de recursos y los cambios ambientales afectan a las poblaciones. El objetivo de este trabajo fue caracterizar el hábitat y determinar de qué forma son utilizados los recursos disponibles durante la temporada de anidación por cada una de las especies de aves que integran la colonia ubicada en Homochén. Para ello se realizó el seguimiento de la anidación de la colonia de enero a mayo de 2016, caracterizando el sitio de anidación considerando de la altura, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la cobertura vegetal de las especies arbóreas utilizadas para la construcción de nidos, así como mediante la determinación de la altura a la cual se construyeron los nidos, la identificación de las especies ícticas consumidas por los polluelos y de los depredadores presentes en la colonia. Asimismo, se estimó la profundidad de la columna de agua en la que los adultos obtienen el alimento y se evaluaron los principales descriptores ambientales. Se registraron 338 nidos de siete especies de aves acuáticas: *Phalacrocorax brasilianus*, *Ardea alba*, *Egretta rufescens*, *E. tricolor*, *E. thula*, *Cochlearius cochlearius* y *Platalea ajaja*. *E. thula* y *E. rufescens* fueron las especies más abundantes con el 80 % de los nidos encontrados en la colonia. Se encontró que Homochén está formada por cuatro especies de mangle: *Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*, mismas que son utilizadas por la colonia como sustrato para la construcción de nidos. La colonia selecciona a *Rhizophora mangle* para la construcción de nidos debido a que representa un buen sustrato al ofrecer firmeza y una amplia superficie para sostener a los nidos, así como protección ante depredadores y adversidades climáticas. Las aves de la colonia seleccionan la altura para anidar de acuerdo con su talla y capacidad física, de tal forma que las aves de mayor talla o con menor habilidad se ubicaron en la parte superior del dosel. Se identificaron tres estrategias de alimentación: de “acecho”, utilizada por *A. alba*, *C. cochlearius*, *E. rufescens*, *E. thula* y *E. tricolor*; de “filtrador”, realizada por *P. ajaja* y de “zambullidor”, empleada por *P. brasilianus*. Dichas estrategias de alimentación permiten explotar una misma zona de forrajeo de distintas maneras evitando competir. El análisis de la dieta permitió determinar 12 especies de peces que son consumidas por la colonia: *Mugil curema*, *Menidia colei*, *Cyprinodon artifrons*, *Floridichthys polyommus*, *Jordanella pulchra*, *Fundulus grandissimus*, *F. persimilis*, *Belonesox belizanus*, *Gambusia yucatanana*, *Poecilia velifera*, *Mayaheros urophthalmus* y *Eucinostomus* sp. De ellas, *C. artifrons*, *P. velifera* y *G. yucatanana* fueron las más consumidas debido a que son especies de amplia distribución y abundancia. Los resultados obtenidos permiten conocer cómo cada especie hace uso de los recursos de entre las distintas alternativas disponibles, así como los mecanismos que permiten la coexistencia de las especies dentro de la colonia. Esta información permite definir el conjunto de criterios biológicos y ecológicos necesarios para identificar zonas prioritarias para emprender acciones de conservación.

Palabras clave: conservación, humedales, avifauna, manglar, uso de hábitat

Abstract

One of the main challenges for the conservation of biodiversity is knowing how the availability of natural resources and environmental changes affect biological populations. The aim of this study was to characterize the habitat and the use of resources during the nesting season of the avian species that form a colony in a site of the northern coast of Yucatan named Homochen. To achieve this goal, the nesting season that took place between January and May of 2016 was monitored. Habitat characterization was carried out by measurements height, diameter-at-breast height (DBH) and vegetation coverage of the mangrove species used for nest support. Also, high of the nest, diet of the chicks, predators, adults' hunting depth, water column level, and several environmental variables, were also evaluated. 388 nests from seven seabird's species (*Phalacrocorax brasilianus*, *Ardea alba*, *Egretta rufescens*, *E. tricolor*, *E. thula*, *Cochlearius cochlearius* and *Platalea ajaja*) were registered. The majority of the nests belong to *E. thula* and *E. rufescens*, with 80% of the nests. All four mangrove species in Homochen (*Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle*) are a suitable substrate for nest construction, but *R. mangle* is actively selected due to its characteristics, such as stability. Nest height was related to seabird's size and strength: bigger or weaker organisms were found at the upper canopy. Three feeding strategies were identified: "stalker" for *A. alba*, *C. cochlearius*, *E. rufescens*, *E. thula* and *E. tricolor*; *P. ajaja* is a "filter feeder", while *P. brasilianus* is a "diver". Such feeding strategies allow seabirds to exploit the same foraging sites in different ways avoiding competition. Preys consisted of 12 fish species: *Mugil curema*, *Menidia colei*, *Cyprinodon artifrons*, *Floridichthys polyommus*, *Jordanella pulchra*, *Fundulus grandissimus*, *F. persimilis*, *Belonesox belizanus*, *Gambusia yucatanana*, *Poecilia velifera*, *Mayaheros urophthalmus* and *Eucinostomus* sp. Due to their wide distribution and availability, *C. artifrons*, *P. velifera* and *G. yucatanana* were the most consumed. Results reflect the patterns of resources selection between several available options in a wild guild, as well as understand some mechanisms for coexistence. This information is useful for defining the biological and ecological criteria for potential conservation sites identification.

Key words: conservation, wetland, avian species, mangrove, habitat use.

Introducción

Los humedales son reconocidos como uno de los ecosistemas más importantes del planeta en términos de biodiversidad y productividad (Carrera y de la Fuente, 2003). En la Convención Ramsar (Ramsar, 2008) se reconoce que los humedales son ambientes con una enorme importancia para el bienestar, salud y seguridad de las personas que viven cerca de ellos. Mitsch y Goseelink (1993) los llaman el “supermercado biológico”, ya que soportan una extensa cadena alimenticia, una gran biodiversidad y proveen de un hábitat único a una gran diversidad de especies de flora y fauna, algunas de ellas endémicas o en peligro de extinción. Dentro de los humedales podemos encontrar a las aves acuáticas, que constituyen uno de los componentes más conspicuos, carismáticos y conocidos que habitan en ellos. Las aves acuáticas utilizan a los humedales como sitio de descanso y alimentación para continuar la migración, como lugar de refugio, nidificación y crianza (Correa-Sandoval y Contreras-Balderas, 2008). Es decir, mientras algunas pueden hacer uso de estos hábitats durante todo el año otras, como las aves migratorias, hacen uso de él durante un periodo corto o para cubrir una determinada parte de su ciclo de vida (Navarro-Sigüenza y Benítez, 1995; Blanco, 1999).

La dinámica de las poblaciones de aves acuáticas depende de factores como la salinidad, pH, la presencia de vegetación emergente y la disponibilidad de alimento puesto que la estructura trófica de las comunidades es un atributo importante involucrado en su regulación (Goodsell, 1990; Parker *et al.*, 1992; Halse *et al.*, 1993; Murkin *et al.*, 1997; Buckton *et al.*, 1998). Esa es una de las razones por las cuales las aves piscívoras se distribuyen en función de la disponibilidad de sus presas (Kerekes *et al.*, 1997). Otra variable de gran importancia es la estructura de la vegetación, de la cual depende la posibilidad de utilizar un hábitat particular como sitio de percha, de refugio o de anidación (White *et al.*, 2005).

La selección del hábitat está determinada por un conjunto de procesos que conducen a una especie a utilizar un recurso en particular de entre distintas

alternativas disponibles. En estos procesos están involucradas una serie de decisiones de comportamiento innatas o adquiridas, que dependen de las características de los sitios que son utilizados por las especies para realizar diferentes actividades (Hutto, 1985).

Si bien cada especie despliega un conjunto de preferencias particulares, hay consideraciones que pueden clasificarse como comunes. Por ejemplo, al momento de la anidación, una especie preferirá un sitio que proporcione protección contra los predadores, permita acceder a los materiales necesarios para la construcción del nido y provea protección contra inclemencias ambientales (Hilaluddin y Shawl, 2003; García-Borboroglu y Yorio, 2004). Estos requerimientos en común conllevan a que varias especies seleccionen el mismo un mismo hábitat lo que resulta en la formación de colonias.

El colonialismo es un fenómeno dinámico ha sido observado en cerca del 13% de las aves. En las aves acuáticas es mucho más común lo que ha llevado a Siegel-Causey y Kharitonov (1990) a clasificarlo como un comportamiento recurrente. Dentro de los factores relacionados con la adecuación del hábitat para propiciar la formación de colonias destacan la asequibilidad y disponibilidad de los alimentos, la calidad y distancia a los sitios de forrajeo, la estructura de la vegetación y la presión ante los depredadores (Fasola y Alieri, 1992). El establecimiento de colonias se ha interpretado como una respuesta evolutiva a las condiciones dinámicas del ambiente acuático, en el cual los sitios de alimentación suelen ser efímeros e impredecibles (Jiménez, 2006). El comportamiento colonial permite también el aprendizaje comunal durante la crianza incrementando la supervivencia de las crías (Hutto, 1985).

Algunas especies de aves acuáticas, principalmente Suliformes y Ciconiformes, seleccionan a los humedales como sitios de anidación debido a que les brindan los recursos necesarios para completar la reproducción, anidación y crianza (Cairns y Kerekes, 2000). La ubicación de las colonias depende de la accesibilidad a sitios cercanos con una buena disponibilidad y calidad de alimentos (Buckley y Buckley, 1980; Cairns y Kerekes, 2000).

Algunos trabajos sobre la repartición de recursos en colonias de aves acuáticas han servido para conocer cuáles son los mecanismos que permiten la coexistencia entre las especies (Ramo y Busto, 1993; Yanosky *et al.*, 2000; Marín *et al.*, 2003). En México la mayoría de los trabajos realizados sobre colonialismo y uso de hábitat en aves acuáticas se han realizado en la parte centro y norte del país (Becerril y Carmona, 1997; Palacio-Núñez *et al.*, 2000; Capul-Magaña, 2000; Capul-Magaña, 2004; Alvarado, 2014). Para el caso de la península de Yucatán existen pocos estudios en colonias y uso de hábitat de aves acuáticas.

López-Ornat y Ramo (1992) realizaron el primer estudio sobre colonialismo en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an (RBSK). Ahí encontraron 12 sitios de crianza y alimentación de más de 30 especies entre Pelecaniformes y Ciconiformes que formaron colonias a lo largo de los humedales. Posteriormente, Ramo y Busto (1993) estudiaron la composición de la dieta de seis especies de garzas en la RBSK. Utilizaron a las crías como modelo de estudio de la dieta, encontrando más de 25 diferentes tipos de presas entre peces, aves, insectos y crustáceos. Concluyeron que la dieta de cada especie es distinta debido a que utilizan diferentes hábitats para forrajear.

De Dios (2014) estudió el sitio de anidación de un gremio de aves piscívoras conocido como Homochén que se encuentra dentro de la Reserva Estatal de Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán. Encontró siete especies entre Suliformes y Ciconiformes que utilizan este sitio para la anidación, incluida *Egretta rufescens* que se encuentra bajo protección especial (SEMARNAT, 2010). Utilizó los polluelos de esta colonia como modelo para describir la dieta de cada especie y encontró 17 tipos de presas que son consumidas por el gremio durante la crianza. Contreras (2016) reportó que cinco especies utilizaron Homochén como sitio de anidación y encontró que algunas mantuvieron su presencia en ambas temporadas. Por otro lado, reportó cuatro especies de mangle que son utilizadas como sustrato para construir nidos.

Wilson *et al.* (2012) mencionan dentro del “Plan de Acción de Manejo de *Egretta rufescens*” que la costa norte de Yucatán es uno de los principales sitios de anidación de esta especie en México. Señalan que Homochén es una de las tres colonias reproductivas más grandes del país, además de que existen algunas colonias periféricas a este sitio. También mencionan que aún se desconoce mucha información sobre el uso del hábitat, así como sus relaciones con otras especies. Debido a esto, en el presente trabajo se estudió espacial y temporalmente de qué forma y con qué intensidad son aprovechados los recursos alimentarios y el sustrato vegetal disponibles en Homochén por la colonia de aves acuática durante la temporada de anidación.

Esta información es necesaria para generar los planes de manejo necesarios para la adecuada conservación de la colonia de aves acuáticas estudiada puesto que la relación de las aves con su hábitat puede ser un criterio útil para redefinir los límites de las zonas núcleo de las áreas naturales protegidas. Las especies sujetas a algún régimen de protección, por su estatus de especie amenazada o endémica, actúan como especies bandera o sombrilla (Roberge y Angelstam, 2004). Su conservación favorece también la de otras especies menos llamativas o que coexisten con ellas en estos ecosistemas (Berlanga-Cano *et al.*, 2000; Correa-Sandoval *et al.*, 2000).

Hipótesis

Formar colonias reproductivas es un fenómeno conductual comúnmente utilizado por las aves acuáticas para asegurar su éxito reproductivo, especialmente si la ubicación de la colonia se encuentra cerca de sitios de forrajeo que permitan asegurar un suministro de presas abundante y de calidad que, por lo tanto, no constituya un factor limitante. Dado que en el sistema acuático cercano a Homochén se ha reportado la presencia de una comunidad abundante de peces, se espera que las especies de aves que forman la colonia compartan los sitios de forrajeo y utilicen de forma similar los recursos alimentarios disponibles para la crianza de sus polluelos durante la temporada de anidación.

La anidación en colonias es una estrategia frecuentemente utilizada por aves acuáticas que habitan en humedales y que despliegan ciclos reproductivos sincrónicos. Sin embargo, este tipo estrategia puede conducir a la competencia por el espacio particularmente en hábitats reducidos, como es el caso del petén de Homochén. Por ello, se espera que las especies coloniales de este sitio utilicen la vegetación de manera diferencial durante la temporada de anidación para así alcanzar el éxito reproductivo.

Objetivos

Objetivo general

Caracterizar el hábitat y determinar de qué forma son utilizados los recursos disponibles durante la temporada de anidación por cada una de las especies que integran la colonia reproductiva en Homochén y resaltar la importancia de este sitio en la Reserva Estatal de Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán.

Objetivos particulares

- Estimar las variaciones temporales a “corto plazo” (dentro de una época de reproducción) para establecer los patrones de anidación y el número de nidos presentes en Homochén.
- Analizar las variaciones temporales a “largo plazo” (entre tres temporadas de reproducción consecutivas) para establecer la existencia de cambios interanuales como los patrones de anidación o la cantidad de nidos por temporada en Homochén.
- Determinar las características de las especies arbóreas que son utilizadas como sustrato por las aves de la colonia para construir los nidos en Homochén, así como determinar si existe preferencia por alguna de ellas.
- Estimar la profundidad de la columna de agua que es utilizada por las aves de la colonia durante la captura de las presas, describir las estrategias de forrajeo utilizadas, así como la ubicación de las zonas de forrajeo de cada una de las especies de la colonia en Homochén.
- Describir la dieta de los polluelos de las aves de la colonia en Homochén, así como determinar si existen diferencias en las dietas de las aves de la colonia y cuáles son las especies de peces que son más consumidas ellas.
- Relacionar el éxito reproductivo de las especies que forman la colonia con las variables hidrológicas (como la temperatura, la conductividad, la salinidad, el pH y el TDS), así como con las características físicas del ambiente (la velocidad del viento, la humedad relativa y la temperatura ambiental).

Materiales y métodos

Área de estudio

El presente trabajo se realizó en la Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán (desde ahora RECMCNY), la cual forma parte del corredor de humedales costeros, según el Diario Oficial del Gobierno del Estado de Yucatán (DOGEY, 2010; Fig. 1).

La franja costera de la RECMCNY presenta un clima seco a semi seco BSI (h) w (i'), con sitios que se caracterizan por tener escasas lluvias y altas temperaturas. De acuerdo con el Sistema Meteorológico Nacional, la precipitación media anual oscila entre los 600 mm y 1000 mm y la temperatura promedio va de los 26°C a 36°C (SMN, 2016). La zona inundable es alimentada por lluvias, escurrimientos superficiales, descargas de agua subterráneas y mareas; la mayor inundación genera una elevación promedio del espejo de agua de +0.42 m snm en época de lluvias, mientras que en temporada de secas desciende hasta -0.12 m snm (Gobierno del Estado de Yucatán-Secretaría de Ecología, 2006).

En general, las comunidades vegetales más comunes de la reserva están formadas por ciénagas, manglares y pastizales inundables (DOGEY, 2010) que rodean a los sistemas lagunares de la RECMCNY. Estos se encuentran dominados por gramíneas, ciperáceas y por manglares permanentemente inundados compuestos por *Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Avicennia germinans* (mangle negro), *Conocarpus erectus* (botoncillo) y en menor número por *Languncularia racemosa* (mangle blanco). Estos en ocasiones forman islotes cuya inundación depende del régimen hidrológico. Existen también petenes, que son islas de vegetación arbórea (principalmente mangle) en las que se presentan afloramientos de agua dulce.

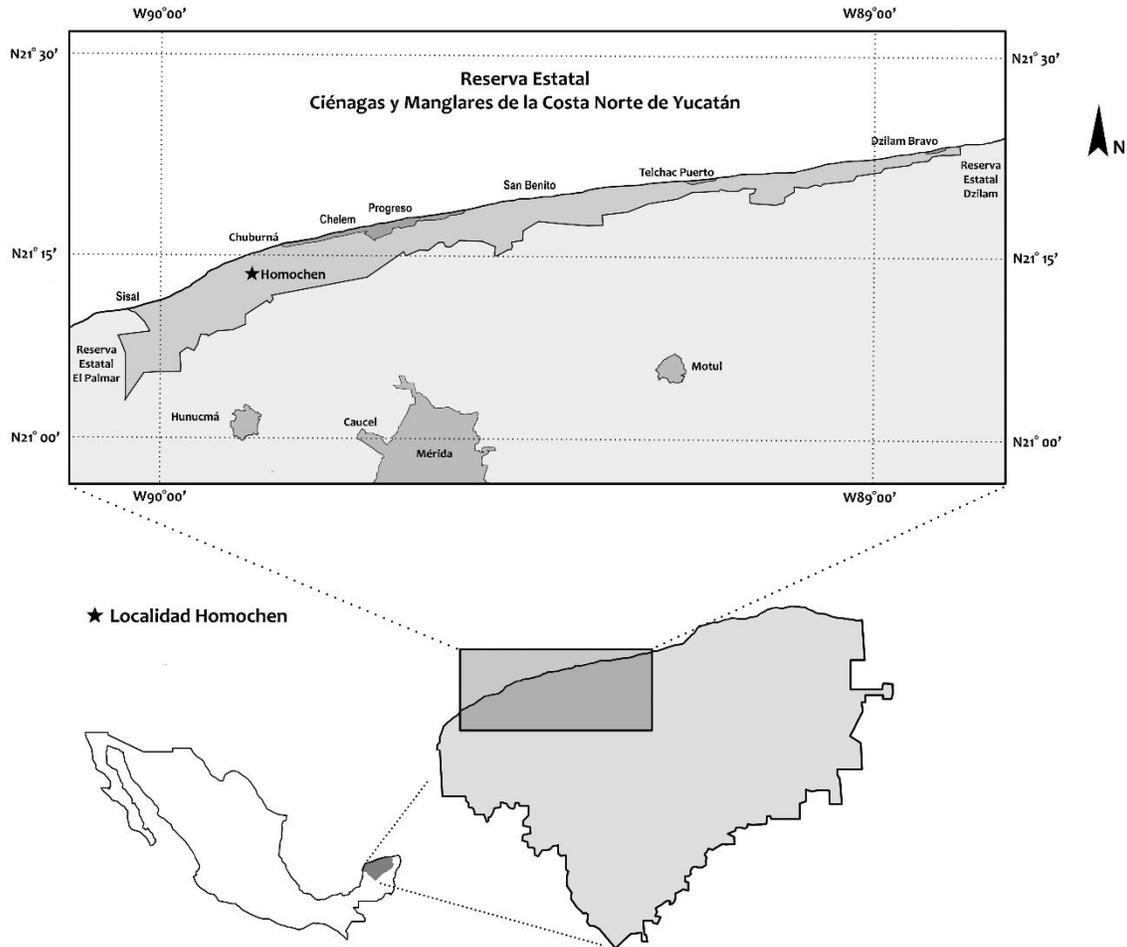


Figura 1. Área de estudio: Reserva Ecológica de Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán, México (modificado de Unidad Académica Sisal, 2016).

El trabajo de campo se realizó en la porción occidental de la RECMCNY en la que también predominan las ciénegas, manglares, petenes de manglar, seibadales y pastizales inundables. En esta área se encuentra la localidad conocida como “Homochén” en la que se localiza un petén de manglar ($21^{\circ}11'5.1''$ N, $89^{\circ}56'49.1''$ O), que es una isla de vegetación de aproximadamente $6,500 \text{ m}^2$ formada por una matriz de las cuatro especies de mangle mencionadas. En este petén se presentan varios afloramientos de agua dulce que provienen del subsuelo calcáreo (Fig. 2). Este petén es utilizado por varias especies de aves acuáticas como sitio de percha, refugio, reproducción y anidación (De Dios Arcos, 2014).



Figura 2. Vista panorámica del petén Homochén (Foto: J. Álvarez-Anguiano).

La colonia de aves estudiada

La colonia estudiada está formada por tres familias de aves (Ardeidae, Threskiornithidae y Phalacrocoracidae), seis géneros y ocho especies: *Ardea alba*, *Cochlearius cochlearius*, *Nycticorax nycticorax*, *Egretta thula*, *Egretta rufescens*, *Egretta tricolor*, *Platalea ajaja*, *Phalacrocorax brasilianus* y *Phalacrocorax auritus* (Badillo-Alemán *et al.* 2014; De Dios, 2014 y Contreras, 2016). Este conjunto de especies ha sido observado anidando en Homochén de manera constante, sin embargo, nunca han sido reportadas todas juntas durante una misma temporada (ANEXO I).

Método

El trabajo de campo se realizó de enero a mayo de 2016 en el petén Homochén ubicado en la RECMCNY. En este sitio se avistaron, identificaron y contaron las aves piscívoras presentes en las zonas de anidación. En cada muestreo, cuya intensidad temporal varió de acuerdo con las épocas de anidación, se llevaron a cabo las siguientes actividades: 1) Se describió la fenología de anidación; 2) Se realizó la caracterización ambiental de Homochén; 3) Se describió la manera en la que cada especie de ave hace uso de la vegetación; 4) Se estudiaron las estrategias de forrajeo de las aves y 5) Se describieron las dietas de los polluelos de las aves de la colonia.

Fenología de anidación

Se realizaron nueve muestreos durante la temporada de anidación, separados temporalmente por 15 días entre cada uno de ellos. Las observaciones comenzaron a las 9:30 h y terminaron a las 13:30 h. Durante cada muestreo la metodología de la fenología de anidación se dividió en dos partes: la primera que consistió en la búsqueda y contabilización de nidos nuevos y la segunda que se refirió al conteo de nidos activos acumulados. Los nidos se contaron dentro de cuatro cuadrantes de 15 x 15 m (900 m² en total), cuyos vértices se dirigieron a cada uno de los puntos cardinales (Fig. 3).

Conteo de nidos nuevos

En cada cuadrante se registró el número de nidos de cada especie con base en la identificación del adulto que se encontró empollando en el nido, en las características físicas de su construcción (tamaño o forma) y/o en las características físicas de los huevos (color o tamaño), las cuales son diferentes en cada una de las especies. Para cada nido se determinó la altura en el dosel a la cual había sido construido, se contabilizó el número de polluelos y/o huevos presentes según fuera el caso mediante observaciones directas con ayuda de binoculares o una garrocha con un espejo en uno de los extremos. Cada nido fue marcado con una etiqueta

plastificada para su posterior seguimiento.

Conteo nidos acumulados

La cuantificación de nidos acumulados se realizó con el recuento de cada nido marcado durante los 9 muestreos realizados y se registró el número de huevos y polluelos presentes en cada nido.



Figura 3. Cuadrantes de 15 x 15 m establecidos dentro de Homochén. Imagen elaborada con Google Earth 2017.

Caracterización ambiental de Homochén

Para relacionar el número de nidos con la marcha temporal de las variables ambientales durante el periodo de anidación, en el ojo de agua del petén se registraron distintas variables hidrológicas como la temperatura, la salinidad, el pH y la cantidad de sólidos totales disueltos (TDS) con una sonda multiparamétrica YSI 865. Se registraron también las características físicas del ambiente como la velocidad del viento, la humedad relativa y la temperatura ambiental. La profundidad de la columna de agua en el petén se midió colocando un tubo de PVC graduado en cada uno de los cuadros establecidos.

Uso de la vegetación

Con el objetivo de conocer si las aves seleccionan alguna de las especies arbóreas para construir sus nidos, se marcaron cada uno de los árboles aprovechados y con ayuda de literatura especializada (Agraz-Hernández, 2006) se identificaron las especies arbóreas sobre las que se encontró cada uno de los nidos; se cuantificó el número de individuos utilizados, la altura total del árbol, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la cobertura. Para obtener este parámetro se midió el diámetro largo y diámetro corto de cada una de las copas de los árboles y se calculó la cobertura utilizando la fórmula propuesta por Flores y Álvarez-Sánchez (2004).

$$Cobertura = \frac{D1 + D2}{2 (\pi)}$$

Donde:

D1: Diámetro mayor

D2: Diámetro menor

Para conocer la afinidad de las aves de la colonia por las especies de mangle para la construcción de nidos se utilizó el índice de selectividad de Ivlev (E), el cual relaciona las proporciones utilizadas de cada recurso con su porcentaje en el ambiente. Valores cercanos a -1 indican una selección negativa, los valores iguales o cercanos a 0 indican que no existe selección y los valores cercanos a 1 indican una selección positiva (Ivlev, 1961).

$$E = (ri - pi)/(ri + pi)$$

Donde:

ri: Proporción del recurso utilizado

pi: Proporción del recurso utilizado dentro del sistema

Estrategias de alimentación

Se realizaron observaciones directas de los sitios que son utilizados por las aves de la colonia para alimentarse para conocer si existe un uso diferencial de Homochén.

Para determinar la posible profundidad de forrajeo de cada una de las especies de la colonia, se utilizaron 108 ejemplares depositados en la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología y del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

De cada uno de los ejemplares revisados se registraron las siguientes medidas morfométricas: A) largo del pico, y para cada una de las patas ($\text{cm} \pm 0.1$), B) largo de la tibia desde la articulación tibio-tarsal hasta donde comienzan las plumas ($\text{cm} \pm 0.1$) y C) largo del tarso [$(\text{cm} \pm 0.1)$; fig. 4]. Posteriormente se obtuvieron los valores promedio de cada una de tres medidas morfométricas.

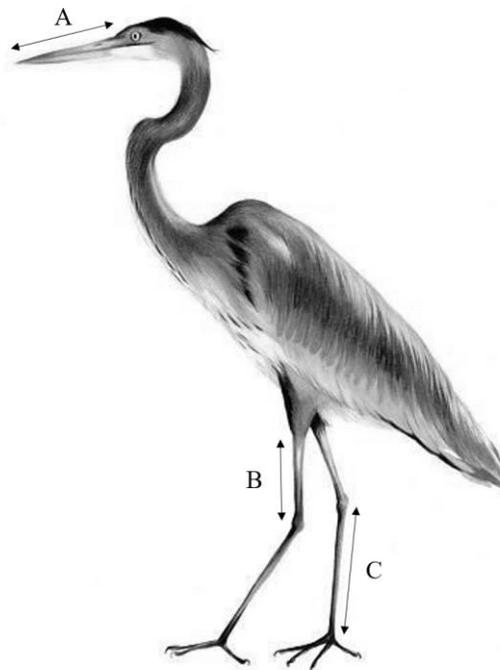


Figura 4. Variables morfométricas consideradas A) largo de pico, B) largo de la tibia y C) largo del tarso.

Para calcular la profundidad de la columna de agua en la que se alimentan las especies de la colonia, se tomaron y analizaron 190 fotografías de aves en los sitios de alimentación o en posición de caza, ya sea de manera individual o grupal. A partir de las fotografías se analizaron 315 aves; mediante el software ImageJ (Rueden *et al.*, 2017) fue posible ampliar el tamaño de la imagen y calcular sobre ésta la diferencia entre la porción observada del tarso o la tibia menos los valores promedio del tarso o la tibia según fuese el caso (Fig. 5).

En el caso particular de *Phalacrocorax brasilianus* se utilizó un profundímetro para estimar profundidad a la cual se estaba alimentando, dado que su estrategia de forrajeo no permite utilizar material fotográfico.

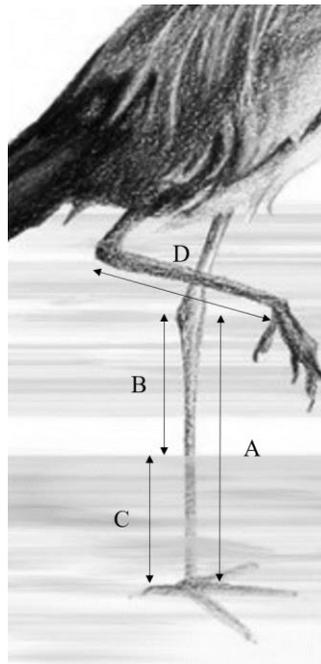


Figura 5. Esquema de las principales medidas utilizadas para determinar la profundidad de forrajeo a través de fotografías. A) largo de la pata, B) porción observada de la pata fuera del agua, C) profundidad estimada de la columna de agua en la que ocurre el forrajeo y D) medida de calibración.

Descripción de las dietas de los polluelos de la colonia

Se recolectaron muestras de alimento de las crías a partir de la regurgitación oportuna que se dio durante la manipulación de los polluelos, así como la inducida. El bolo alimentario obtenido se etiquetó, se envolvió en papel aluminio y colocó en bolsas plásticas dentro de una hielera para su traslado y posterior procesamiento y análisis.

Trabajo de gabinete

Para realizar la comparación interanual entre tres distintos periodos de anidación se realizó una revisión de la base de datos del periodo de anidación 2014 (Contreras, 2016). Se elaboró la base de datos del periodo de 2015 y 2016 con la información de los censos colectada por el equipo de trabajo del Laboratorio de Ecología de Zonas Costeras de la Unidad Académica de la UNAM en Yucatán (desde ahora LEZC). Se reconstruyó la fenología de las de tres temporadas consecutivas y se determinó la cronología y el pico de máxima producción de nidos, así como la riqueza y composición de especies para cada temporada.

Para calcular el índice de Ivey (1963) se realizó una revisión de la base de datos de la abundancia de la vegetación presente en Homochén. Para realizar la comparación de la estructura de la vegetación presente en Homochén con respecto a la de otros sitios potenciales de anidación, se realizó una revisión de las bases de datos de la estructura de la vegetación presente en un manglar, un petén de selva y un petén de manglar realizada por el equipo de trabajo del LEZC.

Los bolos alimentarios colectados fueron separados y analizados. Las presas encontradas se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible, con base en literatura especializada (Gallardo Torres *et al.*, 2012).

Para relacionar la abundancia de las presas que forman parte de la dieta de los polluelos de la colonia, se realizó una revisión de la base de datos de los muestreos ictiofaunísticos realizados de enero a junio de 2016 en Homochén por el equipo de trabajo del LEZC.

Estadísticos

Para determinar si existe una relación entre la ubicación de los nidos de la colonia y las propiedades morfométricas de cada una de las especies de árboles utilizadas como sustrato se calculó el índice de correlación de Pearson mediante el paquete estadístico Graph pad Prism 6 (Windows, GraphPad Software, La Jolla California EE. UU., www.graphpad.com) para cada una de las combinaciones posibles: número de nidos en *Avicennia germinans* vs. altura, DAP y cobertura de *A. germinans*; número de nidos en *Conocarpus erectus* vs. altura, DAP y cobertura de *C. erectus*; número de nidos en *Laguncularia racemosa* vs. altura, DAP y cobertura de *L. racemosa*; y número de nidos en *Rhizophora mangle* vs. altura, DAP y cobertura de *R. mangle*.

Para determinar si el número de nidos de la colonia está relacionado con las características morfométricas de los árboles, se realizaron regresiones lineales considerando el número de nidos vs. altura, número de nidos vs. DAP y el número de nidos vs. cobertura, mediante el paquete estadístico Graph pad Prism 6 (Windows, GraphPad Software, La Jolla California EE. UU., www.graphpad.com).

Para conocer si existen diferencias entre la altura a la que se encuentran los nidos de las aves de la colonia en el dosel de los árboles se realizó una prueba de ANOVA, una vez determinada esta diferencia se hizo una prueba de Tukey para conocer las diferencias entre cada una de las especies, mediante el paquete estadístico Graph pad Prism 6 (Windows, GraphPad Software, La Jolla California EE. UU., www.graphpad.com).

Para conocer si existen diferencias entre las medidas morfométricas de las patas izquierdas y derechas de cada especie de ave, se realizó una prueba de t-Student, mediante el paquete estadístico Graph pad Prism 6 (Windows, GraphPad Software, La Jolla California EE. UU., www.graphpad.com). En caso de aceptar la hipótesis nula ($p > 0.05$) se promediaron los valores del largo de la tibia y del tarso de todas las patas medidas para cada especie de la colonia. Se obtuvieron las medias aritméticas de la longitud del pico de cada una de las especies.

Las aves de la colonia presentan distintas estrategias de forrajeo, sin embargo, compartieron las mismas zonas de alimentación por lo que se realizó una prueba de ANOVA para conocer si existe diferencia en la altura de la columna de agua que es explotada. A continuación, se hizo una prueba de Tukey para conocer las diferencias entre cada una de las especies de la colonia estudiada, utilizando el paquete estadístico Graph pad Prism 6 (Windows, GraphPad Software, La Jolla California EE. UU., www.graphpad.com).

Para determinar la similitud de las dietas de los polluelos de las aves de la colonia, se realizó un análisis de similitud a partir de una matriz de Bray-Curtis mediante el paquete estadístico PRIMER 7 (Anderson *et al.*, 2008) con la información obtenida de los bolos alimentarios colectados.

Resultados

Fenología de anidación

En el 2016, el periodo de anidación de la colonia abarcó desde enero hasta la primera quincena de mayo. En los nueve muestreos realizados en dicho periodo se registraron siete especies de aves piscívoras que utilizaron el petén de Homochén para anidar: *Phalacrocorax brasilianus* (Phalacrocoracidae), *Ardea alba*, *Egretta thula*, *Egretta rufescens*, *Egretta tricolor*, *Cochlearius cochlearius*, (Ardeidae) y *Platalea ajaja* (Threskiornitidae) (ANEXO I). Por otro lado, también se observó la presencia de *Nycticorax nycticorax* y *Phalacrocorax auritus*, sin embargo, no se encontraron nidos de éstas a pesar de contar con su plumaje nupcial.

Como resultado de la búsqueda de nidos nuevos se localizaron 338. En ellos se encontraron 725 huevos y 116 polluelos. El número mayor de nidos encontrados se obtuvo durante la segunda quincena de febrero con un total de 100. El mayor número de huevos registrados también se obtuvo en la segunda quincena de febrero con 270 huevos nuevos encontrados. El mayor registro de polluelos ocurrió durante la primera quincena de abril con 37 polluelos nuevos registrados (Fig. 6). Posterior a la segunda quincena de abril no se hallaron nidos o huevos nuevos.

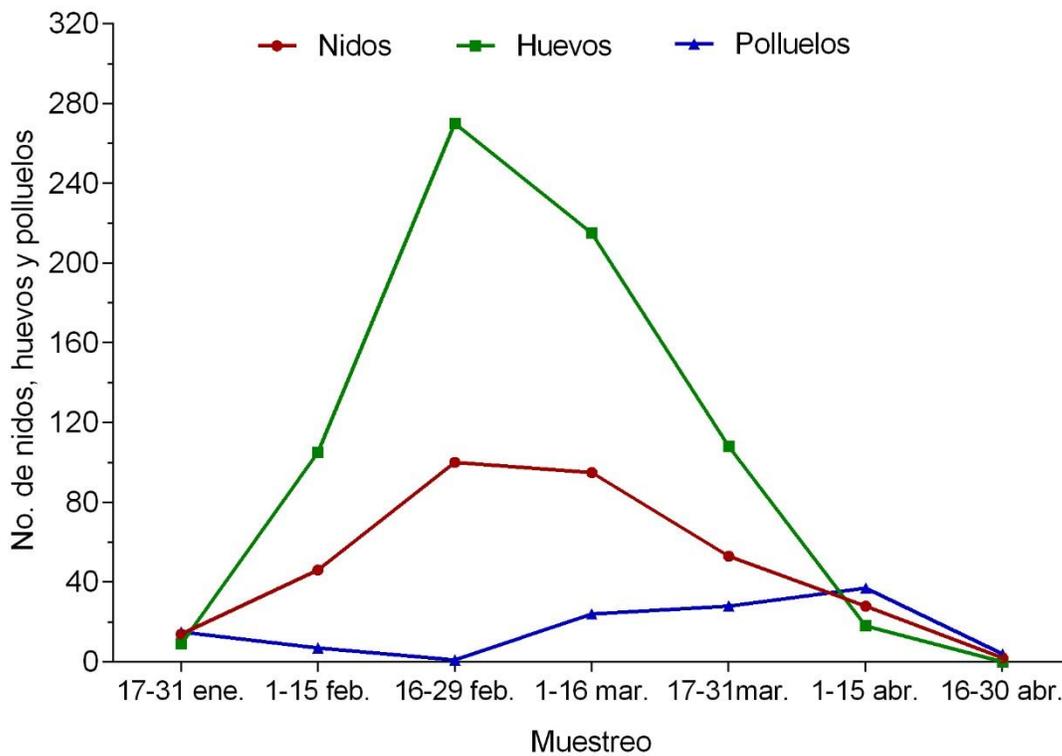


Figura 6. Abundancia de nidos, huevos y polluelos de la colonia en el petén Homochén durante la temporada 2016.

Durante el conteo acumulado se registraron un total de 1,240 huevos y 722 polluelos en los 338 nidos censados. También se registraron 289 volantones fuera de los nidos. El mayor número de huevos acumulados ocurrió durante la primera quincena de marzo con 382 huevos. El mayor número de polluelos acumulados se encontró en la segunda quincena de marzo, alcanzando 235 polluelos. A partir del mes de mayo se avistaron los primeros juveniles, alcanzando un pico de abundancia en la segunda quincena de este mes [n = 160 (Fig. 7)].

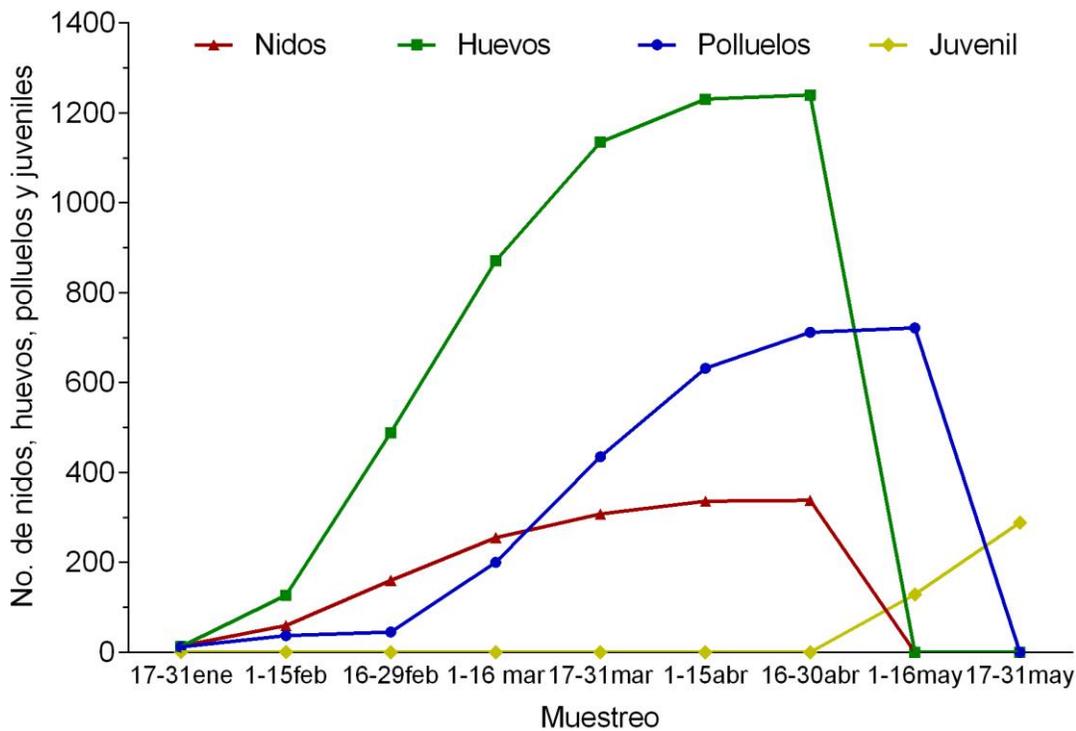


Figura 7. Conteo acumulado de nidos, huevos, polluelos y volantones de la colonia en el petén Homochén durante la temporada 2016.

De los 338 nidos encontrados de las siete especies de aves piscívoras, los de *E. thula* (164 nidos) y *E. rufescens* (108 nidos) fueron los más abundantes (correspondientes al 80.5% del total), seguidos por los nidos de *P. brasilianus* (24 nidos), *E. tricolor* (21 nidos), *P. ajaja* (10 nidos) y *A. alba* (8 nidos), sumando el 18.64%. El menor número de nidos correspondió a *Cochlearius cochlearius* (3 nidos), representando el 0.89% de los nidos registrados (Fig. 8).

De acuerdo con las observaciones realizadas, Homochén puede ser considerado como un sitio estructuralmente homogéneo, por lo que los cuadrados implementados para estimar el tamaño de la colonia pueden ser considerados representativos del área estudiada. Considerando que, en 2016, se encontraron 338 nidos en los 900m² de los cuadrantes, se estima que la abundancia de nidos en la colonia pudo haber alcanzado 2,841 nidos en los 6500 m² que conforman a Homochén.

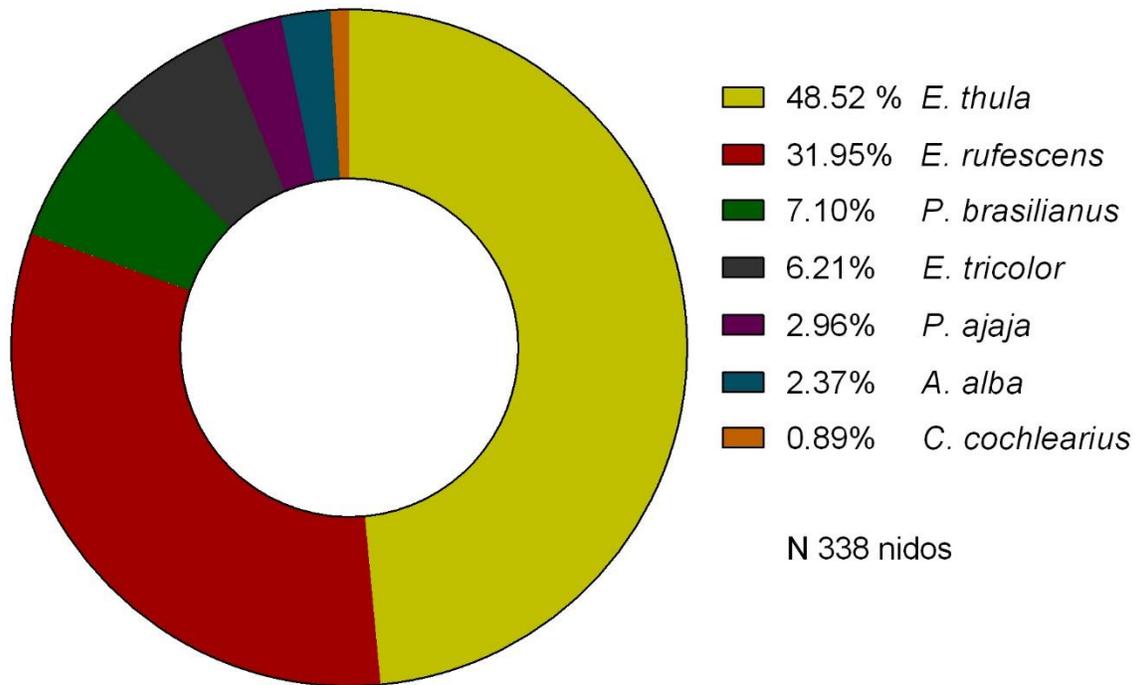


Figura 8. Abundancia relativa de nidos de las siete especies de aves piscívoras de la colonia en el petén Homochén en 2016.

A lo largo de la temporada de anidación se observó un desfase en los picos de anidación en las especies que forman la colonia. Fue posible identificar cuatro períodos de mayor actividad; el mayor número de nidos de *P. brasilianus* se presentó durante la segunda quincena de enero, mientras que el mayor número de nidos de *E. rufescens* ocurrió en la segunda quincena de febrero. El mayor número de nidos de *A. alba*, *C. cochlearius* y *E. thula* se presentaron en la primera quincena de marzo; finalmente *E. tricolor* y *P. ajaja* tuvieron picos de anidación hacia el final de marzo. Si bien los picos de anidación de algunas especies se traslaparon, las especies más abundantes como *E. thula* y *E. rufescens* despliegan un desfase en los periodos de máxima actividad de anidación (Fig. 9).

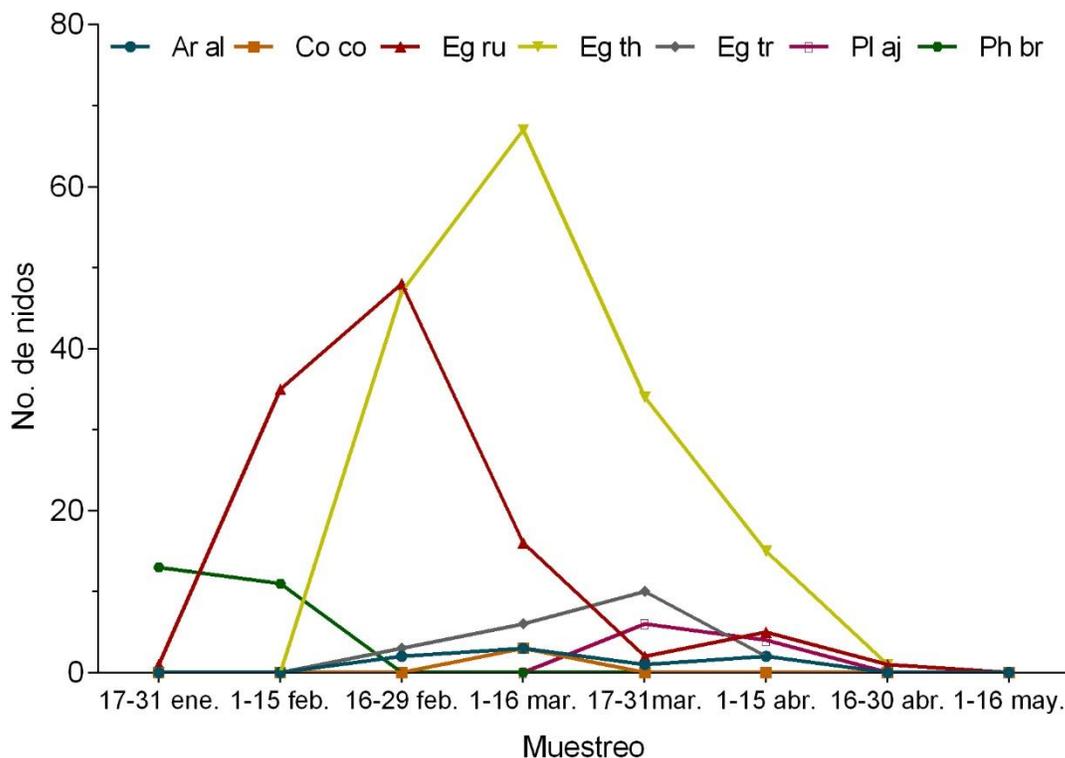


Figura 9. Número total de nidos de cada especie de la colonia reproductora encontrados en el petén Homochén en 2016. *A. alba* (Ar al), *C. cochlearius* (Co co), *E. rufescens* (Eg ru), *E. thula* (Eg th), *E. tricolor* (Eg tr), *P. brasilianus* (Ph br), *P. ajaja* (Pl aj).

En general, la mayoría de las especies que forman la colonia ponen, en promedio, dos huevos por nido. Particularmente, *E. rufescens* y *E. thula* tuvieron en promedio tres huevos y fueron las especies que registraron el mayor número de huevos en un nido con seis y cinco huevos respectivamente. En los nidos de *C. cochlearius* y *E. tricolor* se encontraron hasta cuatro huevos y, finalmente, *A. alba*, *P. brasilianus* y *P. ajaja* pusieron un máximo de tres huevos cada una.

Con respecto al número de polluelos se observó que las especies de la colonia tienen en promedio dos polluelos creciendo en cada nido. *E. rufescens* y *E. thula* fueron las especies que presentaron el mayor número de polluelos al mismo tiempo en un nido con hasta cuatro crías cada una de ellas. Numéricamente siguen los polluelos de *A. alba*, *E. tricolor* y *P. brasilianus* que presentaron un máximo de

tres polluelos por nido; por último *C. cochlearius* y *P. ajaja* presentaron dos polluelos como máximo (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número de nidos, huevos y polluelos por nido de cada especie de ave de la colonia en Homochén. Se muestran los valores máximos y los promedios y la desviación estándar (DS).

Especie	Nidos	Huevos			Polluelos		
		Max	\bar{X}	DS	Max	\bar{X}	DS
<i>A. alba</i>	10	3	2	0.88	3	2	0.88
<i>C. cochlearius</i>	3	4	2	1.09	2	2	0.58
<i>E. rufescens</i>	108	6	3	0.97	4	2	0.74
<i>E. thula</i>	164	5	3	0.89	4	2	0.76
<i>E. tricolor</i>	21	4	2	0.98	3	2	0.68
<i>P. brasilianus</i>	10	3	2	0.76	3	2	0.77
<i>P. ajaja</i>	24	3	2	0.73	2	2	0.49

Durante la búsqueda de nidos nuevos, se observó que *E. thula* fue la especie que presentó la mayor abundancia de huevos y polluelos (368 huevos y 46 polluelos), seguida de *E. rufescens* (249 huevos y 27 polluelos) y *C. cochlearius* con el menor número de ellos (4 huevos y 0 polluelos) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número total de nidos, huevos y polluelos nuevos censados por especie durante la temporada 2016 en Homochén.

Especie	Nidos	Huevos	Polluelos
<i>A. alba</i>	10	8	11
<i>C. cochlearius</i>	3	4	0
<i>E. rufescens</i>	108	249	27
<i>E. thula</i>	164	368	46
<i>E. tricolor</i>	21	53	7
<i>P. brasilianus</i>	10	27	22
<i>P. ajaja</i>	24	16	3

En cuanto al número de huevos y polluelos resultante del conteo acumulado de nidos se observó la misma tendencia que en la búsqueda de nidos nuevos. *E. tula* acumuló la mayor cantidad de ellos (566 huevos y 297 polluelos), seguida de *E. rufescens* (486 huevos y 293 polluelos) y *C. cochlearius* con la menor cantidad (11 huevos y 6 polluelos) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Número acumulado de nidos, huevos y polluelos censados por cada especie de la colonia en Homochén.

Especie	Nidos	Huevos	Polluelos
<i>A. alba</i>	10	19	19
<i>C. cochlearius</i>	3	11	6
<i>E. rufescens</i>	108	486	293
<i>E. thula</i>	164	566	297
<i>E. tricolor</i>	21	61	31
<i>P. brasiliensis</i>	10	76	65
<i>P. ajaja</i>	24	22	9

Al final de la temporada fue complicado cuantificar a los volantones dentro de los cuadrantes debido a los patrones de movimiento que despliegan. Fue posible identificar 160 juveniles de seis especies, de las cuales *E. rufescens* (79 individuos), *E. thula* (37 individuos) y *P. brasiliensis* (24 individuos) fueron las especies con la mayor abundancia relativa, que alcanzó el 86.81% del total de juveniles de todas las especies de la colonia. En cambio, *E. tricolor* (11 individuos), *A. alba* (7 individuos) y *P. ajaja* (3 individuos) fueron las especies con la menor abundancia relativa; en el caso de *C. cochlearius* no se encontraron juveniles (Fig. 10).

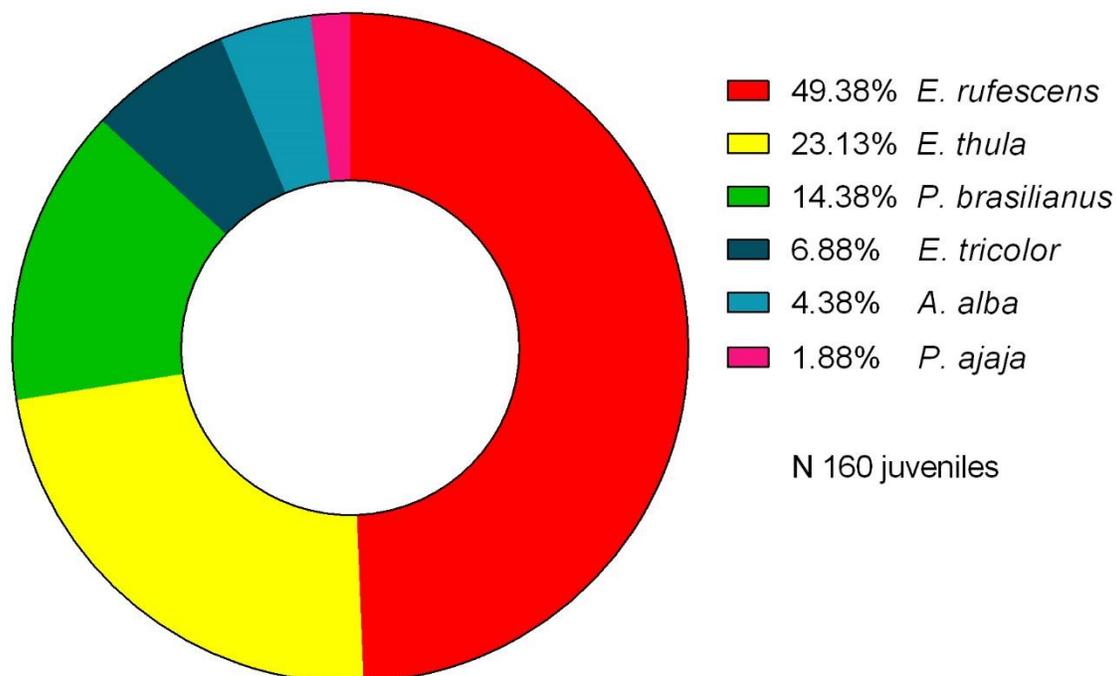


Figura 10. Abundancia relativa de juveniles de las especies que forman la colonia en el petén durante la temporada 2016 en Homochén.

La tasa de supervivencia de las aves en la colonia fue del 12.9% ya que, de los 1,240 huevos registrados durante todo el muestreo, únicamente 160 llegaron a la etapa de juvenil en los 900 m² muestreados (Fig. 11H). *A. alba* tuvo la mejor tasa de supervivencia (36.84%) y no presentó depredación durante la fase de incubación (Fig. 11A). *P. brasilianus* presentó la segunda mejor tasa de supervivencia (30.26%) y también se observó que presentó una baja depredación durante la etapa de incubación (Fig. 11F). *E. thula* fue la especie con la tasa más alta de depredación (93.46%) a pesar de ser la especie más abundante de la colonia (Fig. 11D). *P. ajaja* fue la especie que tuvo el mayor porcentaje de huevos depredados (59.9%) y la segunda con la más baja supervivencia de juveniles (13.64%) de la colonia (Fig. 11 G). En el caso de *C. cochlearius* todos los huevos y polluelos fueron depredados por lo que no se encontraron juveniles (Fig. 11 B).

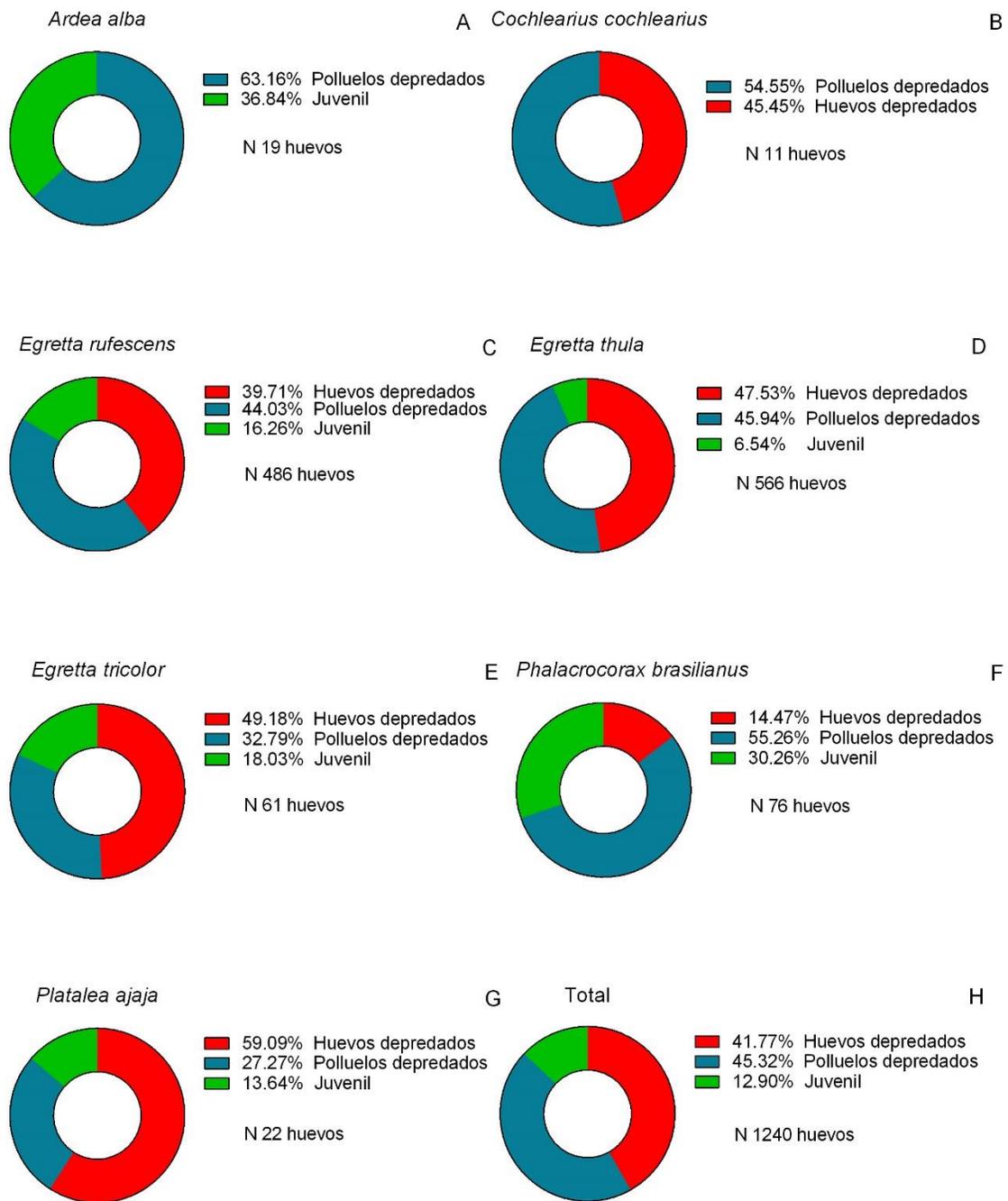


Figura 11. Porcentaje mortalidad de huevos y polluelos, así como de sobrevivencia hasta la etapa de juvenil de las especies de la colonia durante la temporada 2016 en Homochén.

A lo largo del estudio se realizaron observaciones generales sobre los depredadores de huevos, polluelos y volantones. El zanate mayor (*Quiscalus mexicanus*) aprovechó la ausencia de los padres en los nidos para consumir los huevos descuidados; no se observó una preferencia para alimentarse de alguna especie en particular. Se observó la presencia de un nido de búho cornudo (*Bubo virginianus*) que utilizó los polluelos para alimentar a su cría. Una vez llegado a la etapa de juvenil, el búho cornudo practicó técnicas de acecho y cacería con los polluelos y volantones de las garzas para alimentarse (Fig. 12).

Se observó que, cuando las aves de la colonia alcanzaron la etapa de juveniles, formaron bandadas y se agredieron entre sí causándose heridas graves y, en ocasiones, hasta la muerte.



Figura 12. Nido y polluelo de *Bubo virginianus* en Homochén (Foto: J. Robles Toral).

El periodo de anidación durante la temporada 2016 fue de enero a mayo, con un pico en el mes de febrero. Como resultado de la reconstrucción de la fenología en temporadas anteriores se encontró que De Dios (2014) documentó el periodo de anidación de noviembre de 2012 a febrero de 2013; Contreras (2016) reportó que la temporada 2014 abarcó de septiembre de 2013 a marzo de 2014, alcanzando su máximo en la anidación en el mes de febrero; Chiappa-Carrara (2015) encontró que la temporada 2015 comprendió de febrero a mayo y presentó el mayor número de nidos el mes de marzo (Fig. 13).

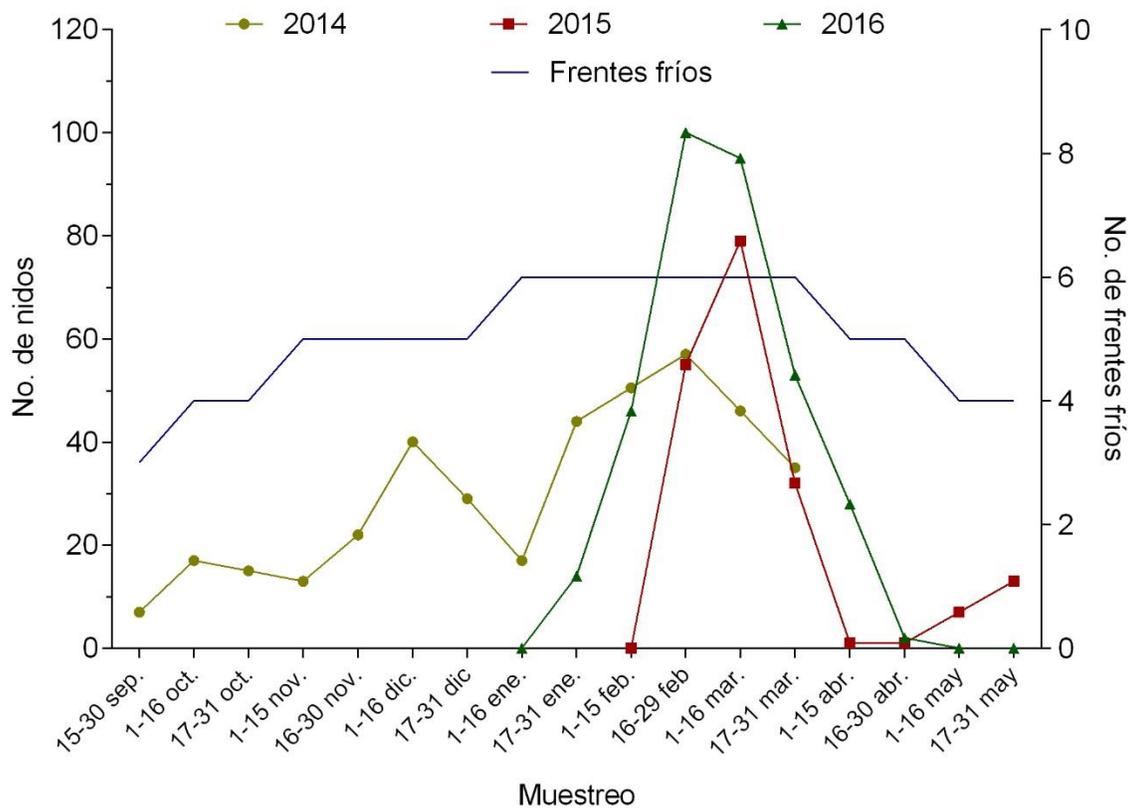


Figura 13. Número de nidos registrados en la colonia de aves acuáticas en Homochén durante las temporadas 2014, 2015 y 2016. (datos de Chiappa-Carrara, 2015 y Contreras, 2016). Promedio de frentes fríos presentes de 1981 a 2016 (SMN).

Se encontró que la colonia formada durante la temporada 2016 en Homochén presentó una riqueza de siete especies de aves acuáticas anidando: *Ardea alba*, *Cochlearius cochlearius*, *Egretta thula*, *E. rufescens*, *E. tricolor*, *Platalea ajaja*, *Phalacrocorax brasilianus*. También fueron observadas *Nycticorax nycticorax* y *Phalacrocorax auritus* con plumaje reproductivo utilizando las perchas disponibles, sin embargo, no anidaron en este petén. De Dios (2014) reportó una riqueza de seis especies que anidaron en el petén durante la temporada 2013: *A. alba*, *C. cochlearius*, *E. thula*, *E. rufescens*, *P. ajaja* y *P. brasilianus*. Contreras (2016) encontró una riqueza de siete especies en la temporada 2014; la colonia estuvo formada por *A. alba*, *C. cochlearius*, *E. thula*, *E. rufescens*, *P. ajaja*, *P. brasilianus* y *P. auritus*. Chiappa-Carrara (2015) señaló que durante el periodo 2015 la colonia presentó una riqueza de cinco especies y estuvo formada por *A. alba*, *E. thula*, *E. rufescens*, *E. tricolor* y *P. ajaja* (Fig. 14).

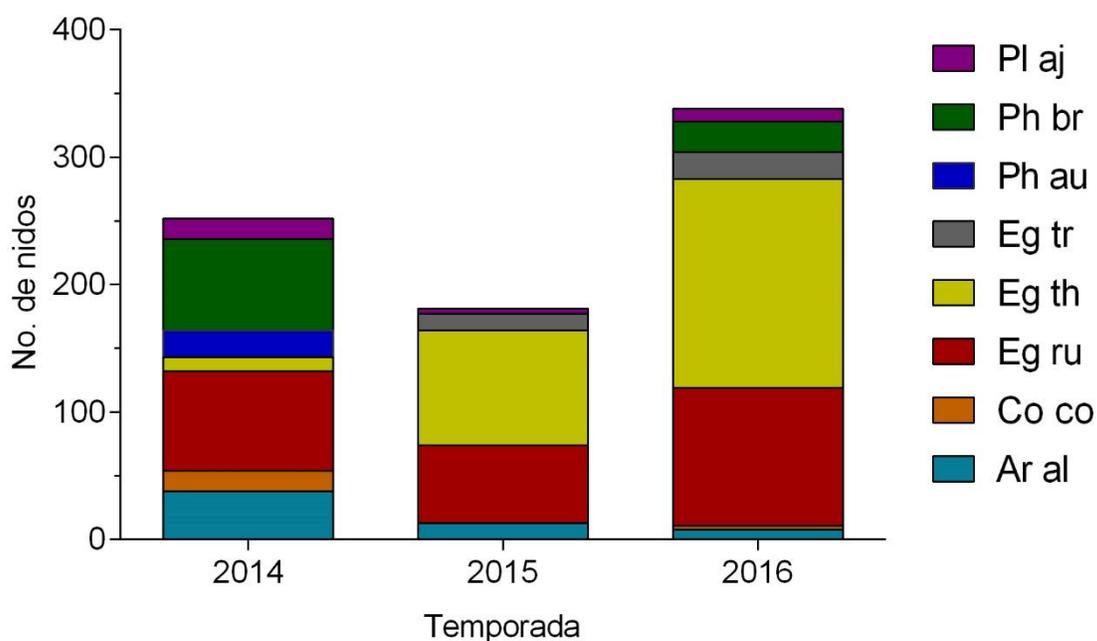


Figura 14. Composición de especies de la colonia formada en Homochén durante las temporadas 2014, 2015 y 2016 (datos de Chiappa-Carrara, 2015 y Contreras, 2016). *A. alba* (Ar al), *C. cochlearius* (Co co), *E. rufescens* (Eg ru), *E. thula* (Eg th), *E. tricolor* (Eg tr), *P. auritus* (Ph au), *P. brasilianus* (Ph br) y *P. ajaja* (Pl aj).

Uso de la vegetación

Durante cada muestreo se registró la especie, la altura, la cobertura y el DAP de cada uno de árboles utilizados por las aves para la construcción de sus nidos en Homochén.

En las cuatro parcelas muestreadas se identificaron 70 árboles de mangle que fueron utilizados por la colonia como sustrato para su anidación: *Avicennia germinans* (16 individuos) *Conocarpus erectus* (6 individuos), *Laguncularia racemosa* (16 individuos) y *Rhizophora mangle* (32 individuos) (ANEXO II). La altura (A) promedio de los árboles utilizados para anidar fue de 6.01 m ($2.5 \leq A, m \leq 9$); *L. racemosa* fue la especie que alcanzó mayor altura. El DAP promedio de los árboles fue de 9.85 cm ($2.5 \leq DAP, cm \leq 22$), el mayor DAP observado corresponde a un individuo de *L. racemosa*. La cobertura (C) promedio fue de 17.41 m² ($7.85 \leq C, m^2 \leq 30.63$) y *R. mangle* fue la especie con la mayor cobertura (Cuadro 4).

Cuadro 4. Variables morfométricas de los árboles utilizados en las parcelas en Homochén. Se muestra el promedio (mínimo – máximo).

Especie	Altura (m)	Cobertura (m ²)	DAP (cm)
<i>A. germinans</i> (N 16)	6.31 (8 - 5)	15.41 (21.21 – 10.99)	8.71 (13 - 4)
<i>C. erectus</i> (N 6)	5.50 (6 - 5)	17.15 (26.70 - 11.78)	9.42 (10.5 - 8)
<i>L. racemosa</i> (N 16)	6.31 (9 - 3)	18.95 (27.48 – 7.85)	11.63 (18 - 3)
<i>R. mangle</i> (N 32)	5.81 (8 - 2.5)	17.69 (30.63 – 7.85)	9.86 (22 - 3)

Las regresiones lineales realizadas para cada una de las combinaciones posibles no fueron significativas considerando las variables como el número de nidos y la altura, ni cobertura y el DAP de los árboles. Sin embargo, se obtuvo una relación significativa entre el número de nidos y el DAP de *R. mangle* ($r = 0.58$, $P = 0.0004$) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre el número de nidos y la altura, cobertura y el DAP de las especies de mangle [significancia estadística ($P = 0.05$): ns = no significativo; s = significativo].

Especie	Altura	Cobertura	DAP
<i>A. germinans</i> (N 16)	$r = 0.3196$ $P = 0.2276$ ns	$r = 0.2689$ $P = 0.3140$ ns	$r = 0.4944$ $P = 0.0515$ ns
<i>C. erectus</i> (N 6)	$r = 0.2425$ $P = 0.6433$ ns	$r = 0.2862$ $P = 0.5824$ ns	$r = 0.5913$ $P = 0.2165$ ns
<i>L. racemosa</i> (N 16)	$r = 0.2194$ $P = 0.4143$ ns	$r = 0.2815$ $P = 0.2909$ ns	$r = 0.4912$ $P = 0.0534$ ns
<i>R. mangle</i> (N 32)	$r = 0.2894$ $P = 0.1081$ ns	$r = 0.3413$ $P = 0.0559$ ns	$r = 0.5858$ $P = 0.0004$ s

Por otro lado, se obtuvo una relación significativa entre el número total de nidos y la cobertura, así como el DAP, mas no considerando la altura del mangle: número de nidos vs. cobertura ($F_1 = 13.48$, $P = 0.0005$; Fig. 15A), número de nidos vs. DAP ($F_1 = 22.20$, $P = <0.0001$; Fig. 15B) y número de nidos vs. altura ($F_1 = 2.666$, $P = 0.1071$; Fig. 15C).

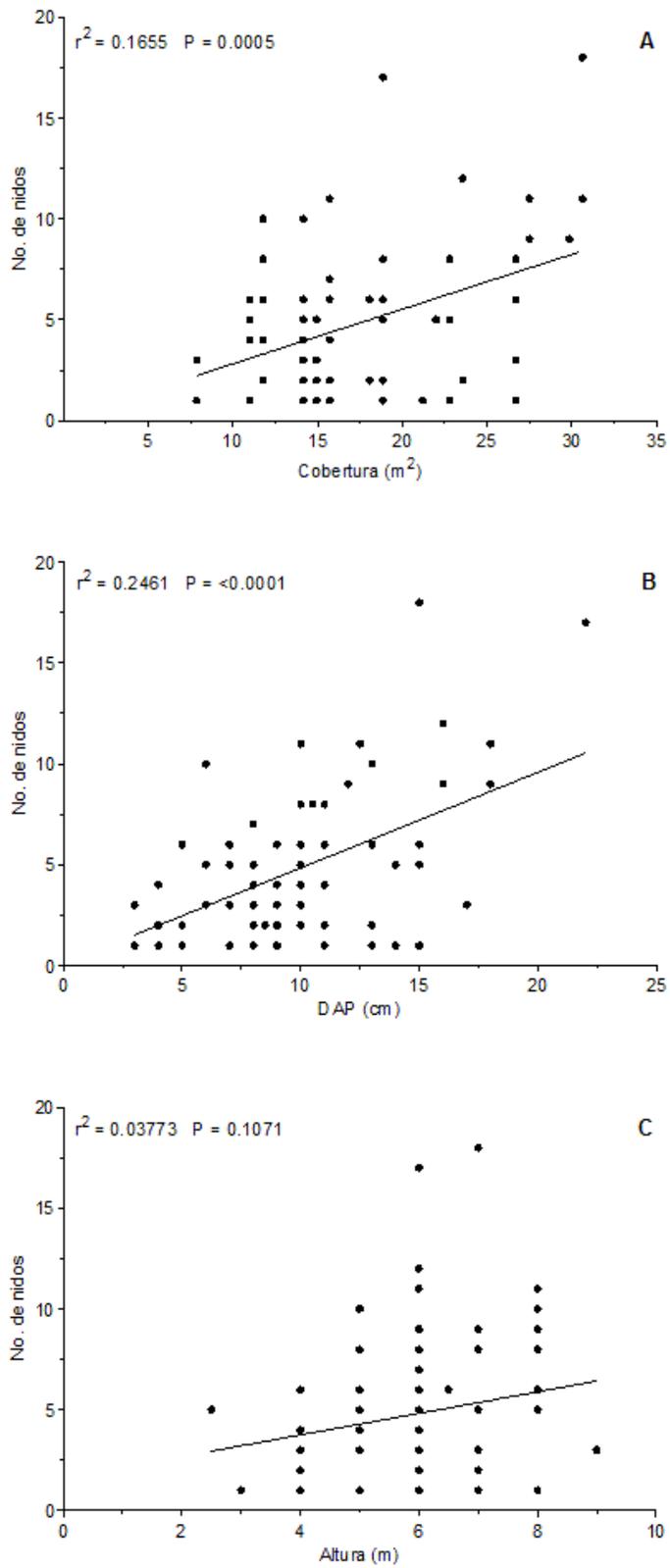


Figura 15. Relación entre el número de nidos vs. cobertura (m^2), DAP (cm) y altura (m).

Las aves de la colonia usan con más frecuencia a *R. mangle* en comparación con las demás especies de mangle, con 32 árboles; *A. germinans* y *L. racemosa* fueron utilizadas con la misma intensidad registrándose 16 individuos para cada una de estas especies; y finalmente *C. erectus* fue especie menos usada con solo 6 mangles.

El índice de selectividad de Ivlev (1961) mostró que *R. mangle* ($E = 0.47$) fue la única especie seleccionada como sustrato para la construcción de nidos, a diferencia de *C. erectus* ($E = -0.16$) y *L. racemosa* ($E = -0.32$) que presentaron una selección negativa ya que son utilizadas en menor medida de lo que se esperaría por azar. En el caso de *A. germinans* ($E = -0.08$) no existió una selección por parte de las aves de la colonia y su uso como sustrato se debe a un proceso estocástico (Fig. 16).

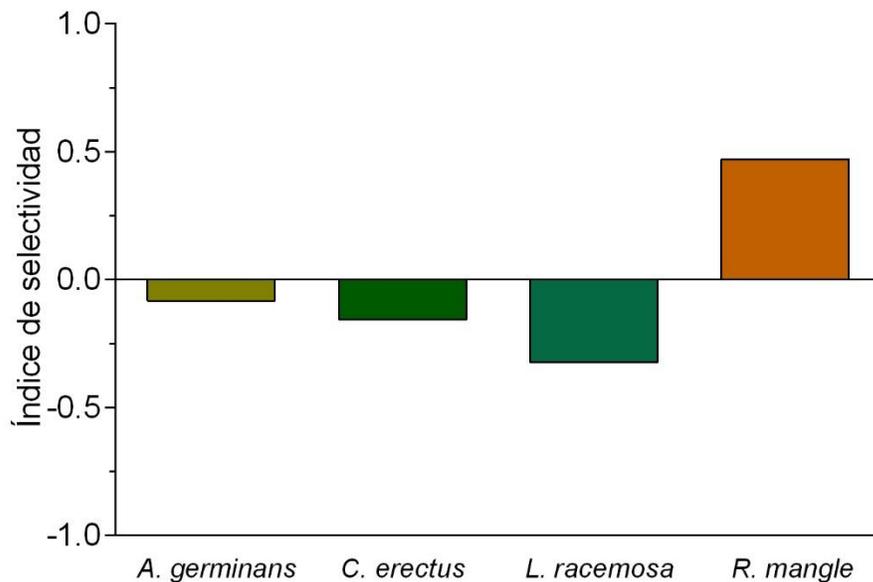


Figura 16. Índice de Ivlev (1961) del número de nidos de todas las especies de aves de la colonia construidos en cada especie de mangle.

Dentro las parcelas muestreadas las aves de la colonia ocuparon de forma diferencial las cuatro especies de mangle disponibles en Homochén. Se encontró que *E. rufescens* y *E. thula* son las que utilizaron la mayor cantidad de árboles de

todas las especies de mangle como sustrato para anidar, por otro lado *C. cochlearius* y *P. ajaja* fueron las que ocuparon la menor cantidad y diversidad de árboles para la construcción de sus nidos (Fig. 17 A, B, C y D).

A. germinans y *C. erectus* presentaron la menor diversidad de aves anidando con cuatro especies cada una de ellas: *P. brasilianus*, *E. rufescens*, *E. thula* y *E. tricolor* para *A. germinans*, y *A. alba* para *C. erectus* (Fig. 17 A y B). *L. racemosa* fue el segundo mangle más utilizado por la colonia para anidar ya que es aprovechado por las cinco especies antes mencionadas (Fig. 17 C). *R. mangle* fue la que presento la mayor riqueza ya que es utilizada por todas las especies de la colonia para anidar (Fig. 17D).

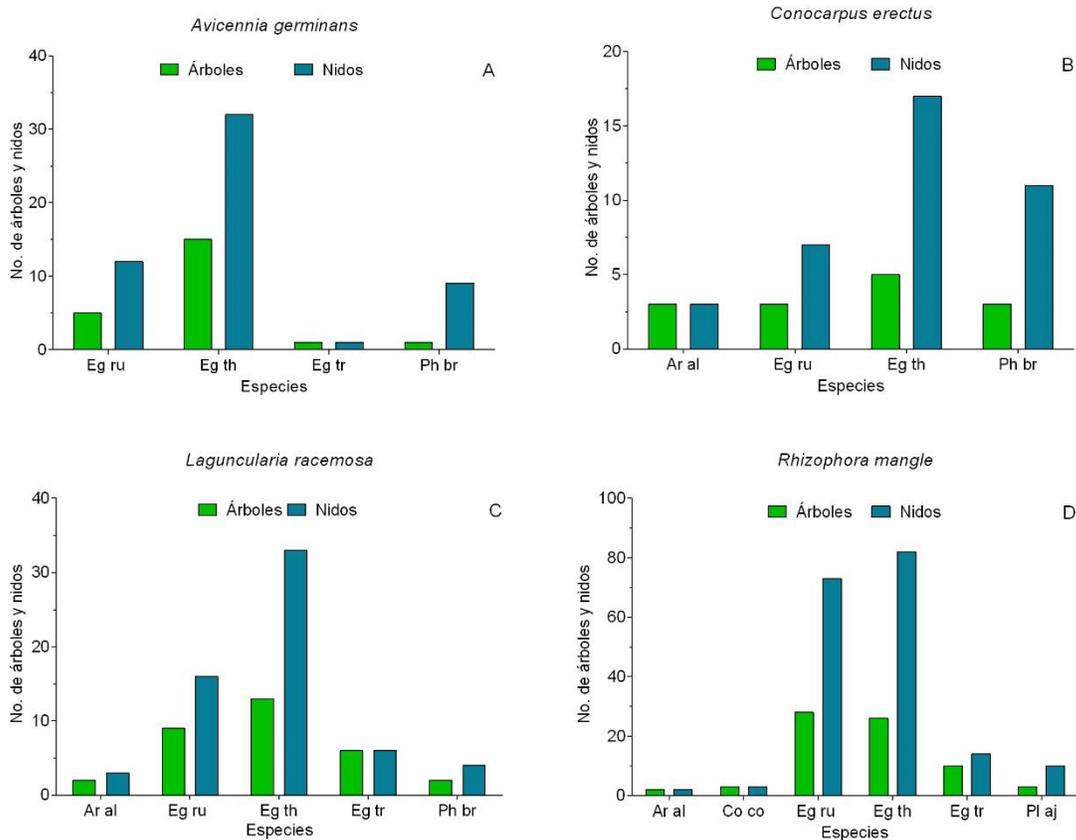


Figura 17. Número de árboles utilizados por las aves de la colonia y número de nidos de cada especie de ave presente en cada especie de mangle en 900 m² en Homochén. A. *alba* (Ar al), *C. cochlearius* (Co co), *E. rufescens* (Eg ru), *E. thula* (Eg th), *E. tricolor* (Eg tr), *P. brasilianus* (Ph br) y *P. ajaja* (Pl aj).

El índice de selectividad de Ivlev (1961) mostró que *P. brasilianus* seleccionó a *C. erectus* como sustrato para nidificar y evitó a *R. mangle*; *A. alba* eligió con mayor intensidad a *C. erectus* que a *R. mangle* para anidar. En cambio, el resto de las especies que forman la colonia mostraron valores de selección elevados en relación con *R. mangle* para la construcción de sus nidos. Se pudo observar que tanto *C. cochlearius* como *P. ajaja* evitaron anidar sobre *A. germinans*, *C. erectus* y *L. racemosa*, mientras que seleccionaron *R. mangle* ya que solo fueron encontradas en esta especie. No se encontró ningún nido de *E. tricolor* en *C. erectus* (Cuadro 6).

Cuadro 6. Valores de preferencia de sustrato para la anidación calculadas en base al índice de Ivlev (1961), para las aves de la colonia en Homochén. (+) selección, (-) selección negativa y (nsl) no selección.

Especie	<i>A. germinans</i>	<i>C. erectus</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i>
<i>A. alba</i>	-1 (nsl)	0.57 (+)	-0.27 (-)	0.27 (+)
<i>C. cochlearius</i>	-1 (nsl)	-1 (nsl)	-1 (nsl)	0.72 (+)
<i>E. rufescens</i>	-0.42 (-)	-0.28 (-)	-0.38 (-)	0.58 (+)
<i>E. thula</i>	-0.03 (-)	-0.16 (-)	-0.34 (-)	0.46 (+)
<i>E. tricolor</i>	-0.64 (-)	-1 (nsl)	-0.12 (-)	0.56 (+)
<i>P. brasilianus</i>	-0.24 (-)	0.62 (+)	-0.15 (-)	-1 (nsl)
<i>P. ajaja</i>	-1 (nsl)	-1 (nsl)	-1 (nsl)	0.72 (+)

Los nidos de las aves de la colonia fueron construidos tanto en el dosel como en las raíces del mangle. La altura promedio a la cual fueron construidos los nidos fue de 3.8 m con una altura mínima de 0.5 m (*E. thula*) y máxima de 7.5 m (*A. alba*). Los valores más elevados del promedio de altura a la que se ubicaron los nidos mostraron que *P. ajaja* ocupó las partes más altas del dosel ($\bar{X}=5.8 \text{ m} \pm 0.94 \text{ DS}$) mientras que *C. cochlearius* anidó en las partes más bajas ($\bar{X}=2.3 \text{ m} \pm 0.35 \text{ DS}$). El intervalo de las alturas a las que se encontraron los nidos fue amplio, por lo que existieron traslapes en la mayoría de ellos (Fig. 18 y Cuadro 7).

Cuadro 7. Altura promedio a las que se encontraron los nidos de cada especie de la colonia. Se muestra (mínimo - máximo).

Especie	Altura (m)	Altura máxima (m)	Altura mínima (m)	DS (m)
<i>A. alba</i>	5.3	7.5	4.0	1.26
<i>C. cochlearius</i>	2.3	2.7	2.5	0.35
<i>E. rufescens</i>	2.8	5.0	1.2	0.93
<i>E. thula</i>	2.9	5.0	0.5	0.83
<i>E. tricolor</i>	2.7	4.5	1.0	0.97
<i>P. brasiliensis</i>	5.1	6.7	4.0	0.70
<i>P. ajaja</i>	5.8	7.0	4.6	0.94

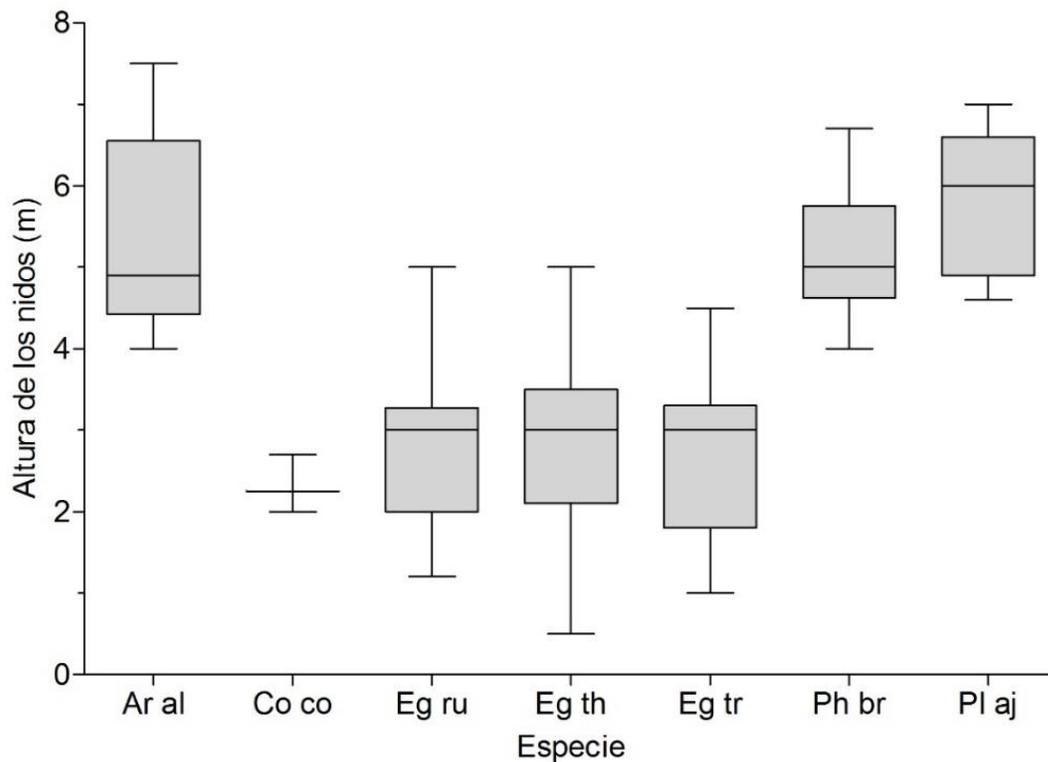


Figura 18. Altura a las que se encontraron los nidos de cada especie de ave de la colonia en Homochén. Se muestra media, valor mínimo y máximo de altura. *A. alba* (Ar al), *C. cochlearius* (Co co), *E. rufescens*, (Eg ru), *E. thula* (Eg th), *E. tricolor* (Eg tr), *P. brasilianus* (Ph br) y *P. ajaja* (Pl aj).

El ANOVA realizado a los datos de altura a la que anida cada una de las especies de la colonia permite decir que existieron diferencias significativas ($F=48.68$, $P<0.0001$) entre ellas. La prueba de Tukey ($P<0.05$) indicó que las especies de aves que comprenden la colonia de estudio se dividen en dos grupos. El primero, formado por las especies más grandes, como *P. ajaja*, *A. alba* y *P. brasilianus*, que anidaron en la parte superior del dosel (Fig. 19, A) y el segundo grupo, integrado por las especies más pequeñas, como *E. thula*, *E. rufescens*, *E. tricolor* y *C. cochlearius* que optaron por ocupar la parte media-baja del dosel, así como las raíces del mangle (Fig. 19, B).

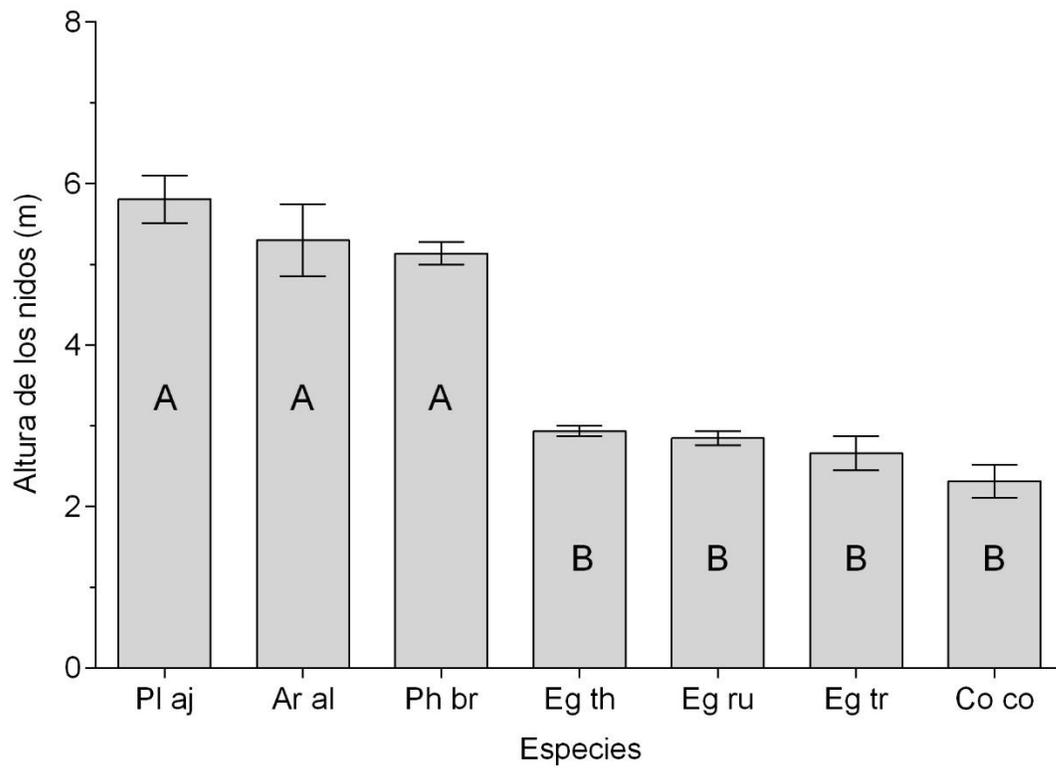


Figura 19. Altura promedio en el dosel del manglar de los nidos de cada especie de la colonia. Se muestra error estándar. *A. alba* (Ar al), *C. cochelarius* (Co co), *E. rufescens*, (Eg ru), *E. thula* (Eg th), *E. tricolor* (Eg tr), *P. brasilianus* (Ph br) y *P. ajaja* (Pl aj).

Estrategias de alimentación

Se identificaron tres diferentes estrategias de alimentación que son utilizadas por las aves de la colonia. La estrategia “de acecho” fue utilizada por *A. alba*, *C. cochlearius*, *E. rufescens*, *E. thula* y *E. tricolor*; la de “filtrador” fue realizada por *P. ajaja* y la de “zambullidor” fue llevada a cabo por *P. brasilianus*.

El éxito de cada una de estas estrategias de alimentación está relacionado con la profundidad de la columna de agua, misma que permitió definir cuatro zonas de alimentación: la zona más somera del humedal, que es utilizada principalmente por los adultos de *P. ajaja*; la zona intermedia, utilizada por los adultos de *A. alba*, *E. rufescens*, *E. thula* y *E. tricolor*, la zona más profunda, utilizada por los adultos de *P. brasilianus* y la zona periférica al petén utilizada por *C. cochlearius* que suele iniciar el asalto (*foraging bout*) a las presas desde algún tronco o rama a diferencia de las demás especies vadeadoras que se alimentan dentro del agua (Fig. 20). Sin embargo, al disminuir la profundidad de la ciénaga se observó que la colonia rompió su aparente distribución y se agruparon en la parte más profunda, añadiéndose *Nyctanassa violacea*, *Pelecanus erythrorhynchos* y *P. occidentalis*. En el caso de *C. cochlearius*, éste únicamente cambió su ubicación dentro de Homochén, situándose en las partes más profundas para alimentarse (Fig. 21).



Figura 20. Distribución espacial de la zona de forrajeo de las siete especies de la colonia en Homochén. Imagen elaborada con Google Earth 2018.

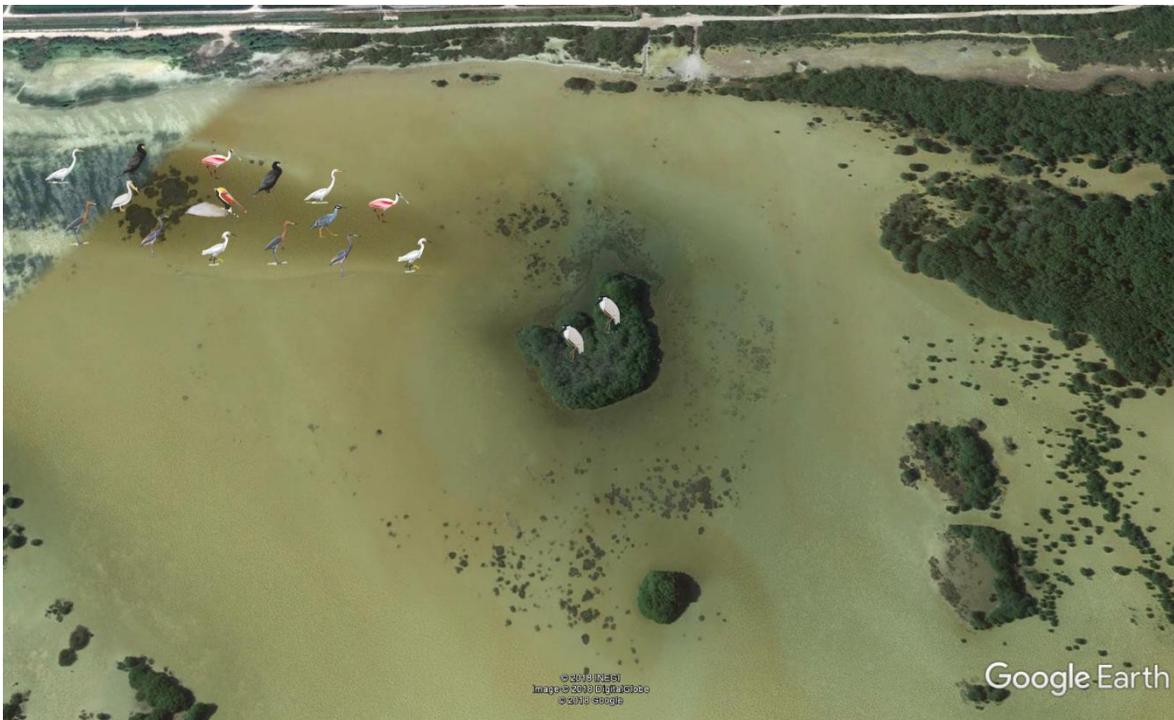


Figura 21. Distribución espacial de la zona de forrajeo de las siete especies de la colonia en Homochén ante el descenso de la profundidad. Imagen elaborada con Google Earth 2018.

El análisis del material fotográfico mostró que la profundidad de la columna de agua en la cual se alimentan los adultos de las aves de la colonia fue muy variada, ésta oscila entre los 3 y los 32 cm. *E. rufescens* fue la especie que se alimentó en sitios con la mayor dispersión de los valores de profundidad (Cuadro 8). En el caso de *C. cochlearius* no fue posible obtener suficiente material fotográfico debido a sus hábitos de alimentación, durante la noche y a que fueron observadas alimentándose desde ramas o sitios elevados (Fig. 22).

En el caso de *P. brasiliensis* no fue posible estimar la profundidad a la cual se alimenta mediante la metodología implementada debido a que esta especie bucea para obtener su alimento. Sin embargo, con la ayuda de profundímetros colocados en las zonas de alimentación se pudo observar que utiliza sitios con más de 40 cm de profundidad.

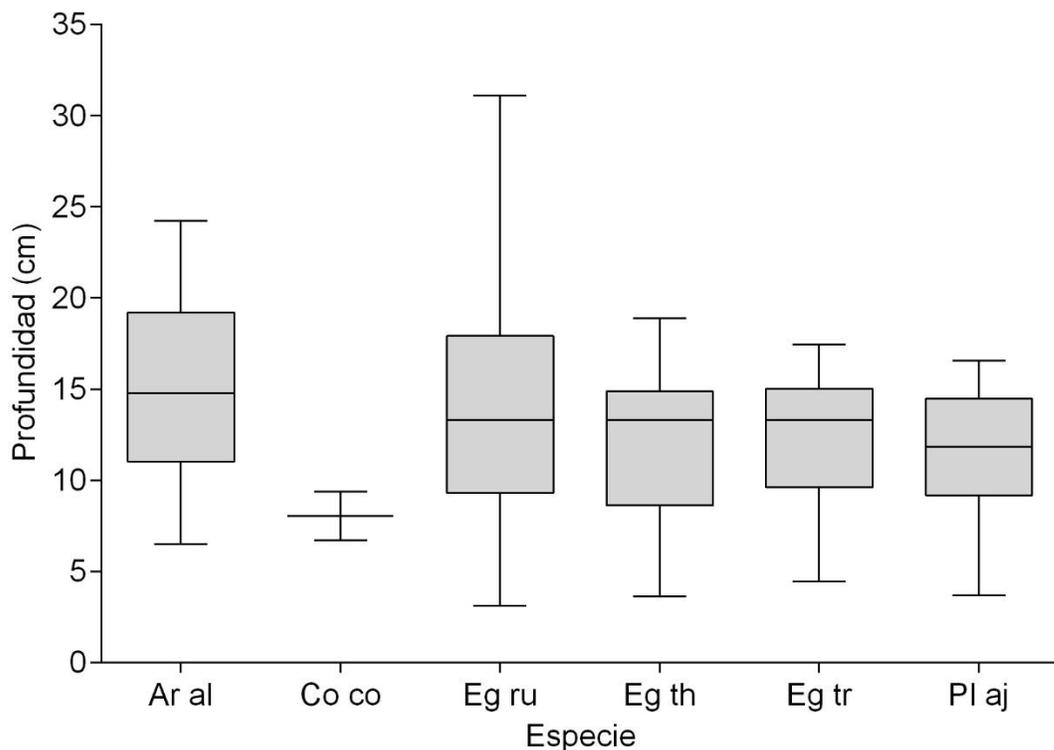


Figura 22. Profundidad de alimentación de cada una de las aves de la colonia en Homochén. Se muestra media, valor mínimo y máximo de profundidad. *A. alba* (Ar al), *C. cochlearius* (Co co), *E. rufescens* (Eg ru), *E. thula* (Eg th), *E. tricolor* (Eg tr) y *P. ajaja* (Pl aj).

Al determinar la profundidad a la cual se están alimentando los adultos de la colonia se encontró que *A. alba* y *E. rufescens* son las especies con la mayor posibilidad de explotar las zonas de alimentación debido al largo de sus patas lo que les permite incursionar en sitios más profundos (profundidad máxima 24.23 cm y 31.10 cm respectivamente) para obtener alimento. El resto de las especies utilizan sitios con profundidades menores a los 20 cm. Sin embargo, algunas especies como *E. rufescens* y *E. thula* fueron observadas alimentándose incluso cuando el nivel del agua alcanzó su cuello (Cuadro 8).

Cuadro 8. Profundidad promedio de la columna de agua en la que se alimenta cada especie de la colonia obtenida mediante el material fotográfico analizado. Se muestra (mínimo - máximo). Se muestra largo total del pico, tarso – tibia y DS de cada especie (N de cada especie).

Especie	Profundidad (cm)	Largo del pico (cm)	Largo tibia-tarso (cm)
<i>A. alba</i>	15.23 (6.51 – 24.23) (N 33)	11.05 ± 0.83 (N 26)	25.41 ± 1.55 (N 26)
<i>C. cochlearius</i>	8.03 (6.70 – 9.36) (N 2)	8.05 ± 0.56 (N 11)	10.20 ± 0.95 (N 11)
<i>E. rufescens</i>	13.76 (3.17 – 31.10) (N 127)	9.85 ± 0.40 (N 6)	22.03 ± 1.22 (N 6)
<i>E. thula</i>	11.53 (6.63 – 18.88) (N 73)	8.15 ± 0.68 (N 28)	14.86 ± 1.21 (N 28)
<i>E. tricolor</i>	12.29 (4.46 – 17.44) (N 39)	9.61 ± 0.37 (N 14)	15.09 ± 0.81 (N 14)
<i>P. ajaja</i>	11.50 (3.68 – 16.55) (N 30)	16.64 ± 1.31 (N 10)	16.35 ± 0.98 (N 10)
<i>P. brasilianus</i>	más de 40		

El ANOVA realizado con los datos de profundidad de la columna de agua que es utilizada por los adultos de cada especie de la colonia para alimentarse señala que existieron diferencias significativas ($F= 4.446$, $P= 0.0017$) entre las especies. La prueba de Tukey ($p<0.05$) permite formar dos grupos; el primero que comprende las especies con las patas más largas, *A. alba* y *E. rufescens* (Fig. 23 A), que pueden alimentarse en zonas con mayor profundidad que las aves del segundo grupo formado por *E. thula*, *E. tricolor* y *P. ajaja* (Fig. 23 B).

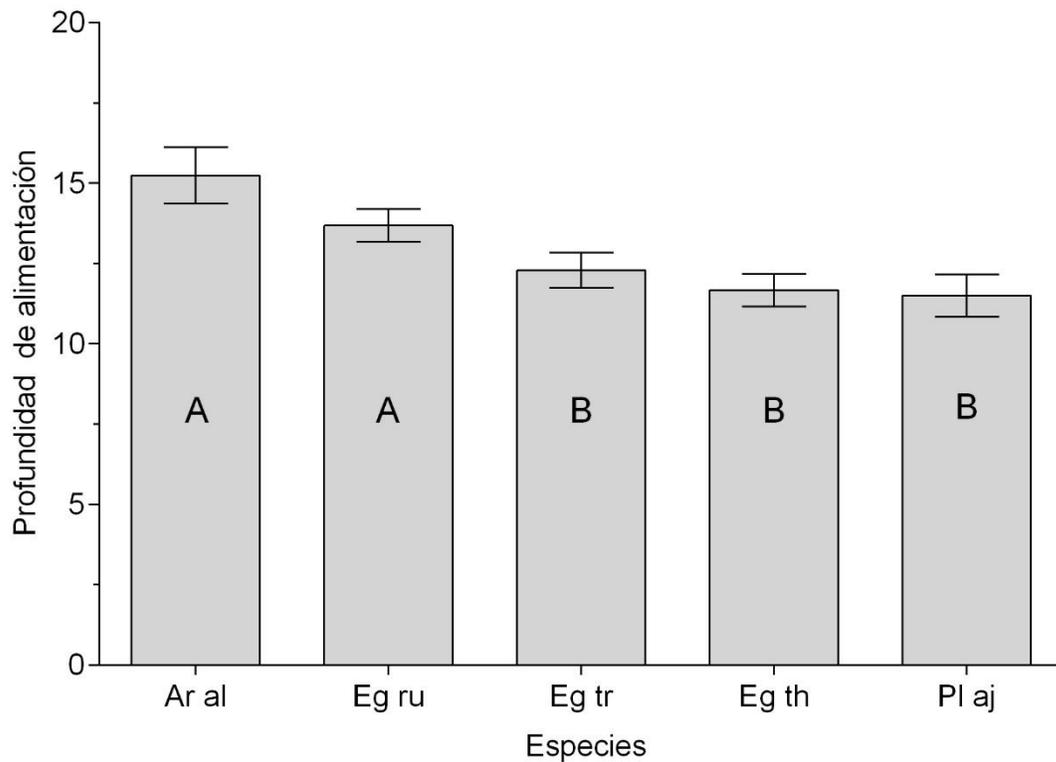


Figura 23. Altura promedio de la profundidad de alimentación de las aves del. Se muestra error estándar. *A. alba* (Ar al), *C. cochelarius* (Co co), *E. rufescens*, (Eg ru), *E. thula* (Eg th), *E. tricolor* (Eg tr), *P. brasilianus* (Ph br) y *P. ajaja* (Pl aj). Letras iguales indican grupos homogéneos.

Dieta de los polluelos de la colonia

Se colectaron 63 bolos alimentarios de los polluelos de las aves de la colonia de estudio, ya sea directamente de ellos u obtenidos del suelo (Fig. 24). Únicamente fue posible recuperar los bolos de seis especies: *P. brasiliensis* (N = 15), *E. rufescens* (N = 12), *E. thula* (N = 12), *E. tricolor* (N = 12), *A. alba* (N = 8) y *C. cochlearius* (N = 4), en el caso de *P. ajaja* no fue posible obtener ninguna muestra alimenticia, debido a que éstas no respondieron al estímulo para su regurgitación.



Inducción de la regurgitación para la obtención del bolo alimentario



Obtención del bolo alimentario del suelo

Figura 24. Bolo alimentario obtenido directamente del polluelo (A). Bolo alimentario recuperado del suelo (B). (Fotos: J. Álvarez-Anguiano, J. Robles-Toral).

En los bolos alimentarios se contabilizaron 640 presas. Se encontraron organismos pertenecientes a 12 especies de peces, que se agrupan en siete familias: Mugilidae (*Mugil curema*), Atherinopsidae (*Menidia colei*), Cyprinodontidae (*Cyprinodon artifrons*, *Floridichthys polyommus* y *Jordanella pulchra*), Fundulidae (*Fundulus grandissimus* y *F. persimilis*), Poecillidae (*Belonesox belizanus*, *Gambusia yucatanana* y *Poecilia velifera*), Gerridae (*Eucinostomus* sp.) y Cichlidae (*Mayaheros urophthalmus*) (ANEXO III). Asimismo, se encontraron algunos camarones que sólo pudieron ser identificados hasta nivel de género. No todas las especies que forman el conjunto de las presas de estas aves fueron consumidas con la misma intensidad. Las presas numéricamente más abundantes en las muestras obtenidas de los polluelos fueron *C. artifrons*, *P. Velífera* y *G. yucatanana* que, en conjunto, representaron el 77.85% de la dieta de las aves (Fig. 25). *P.*

velifera fue la única presa consumida por todas las especies de aves analizadas; *G. yucatanana* y *C. artifrons* fueron consumidas por cinco de las especies de garzas de la colonia y *M. colei* y *M. curema* solo fueron consumidas por una especie de ave respectivamente.

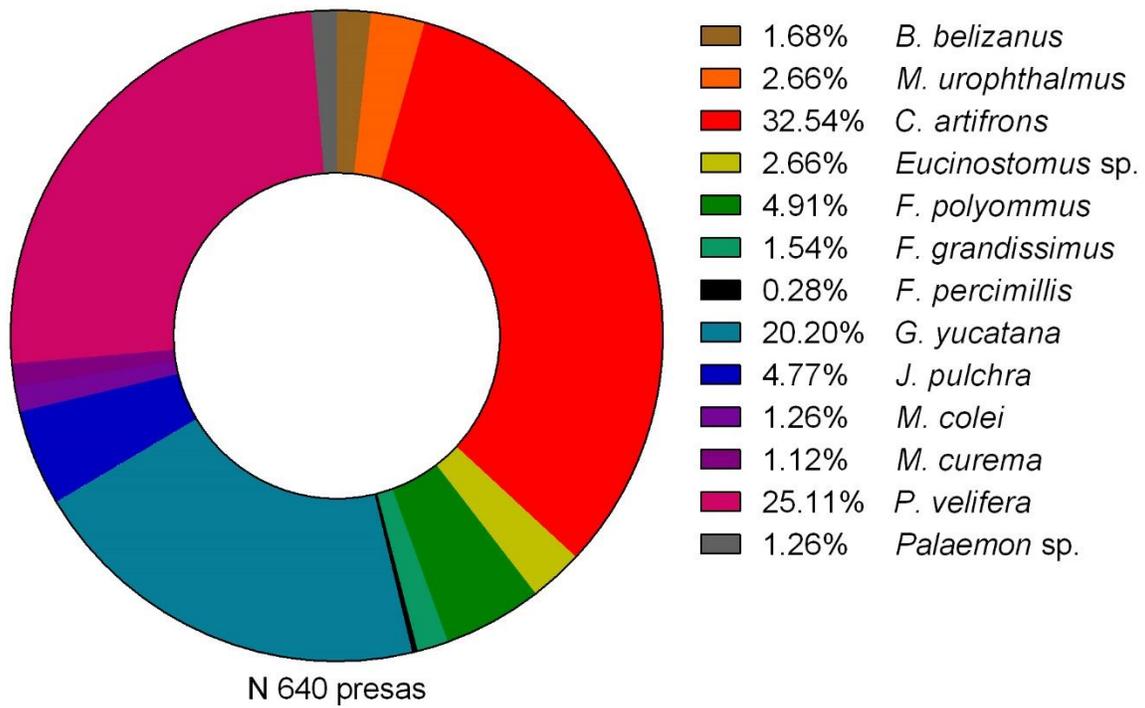


Figura 25. Abundancia relativa de las presas consumidas por los polluelos de la colonia de aves piscívoras en Homochén.

Descripción de la dieta de los polluelos

Ardea alba

Se recolectaron ocho bolos alimentarios en los que se identificaron 39 organismos de cuatro especies: *B. belizanus*, *M. urophthalmus*, *Eucinostomus* sp. y *P. velifera* (Cuadro 9). Las especies más abundantes dentro de la dieta fueron *P. velifera* 58.70% y *M. urophthalmus* con 26.09%, mientras que *B. belizanus* fue la especie menos consumida, representando el 6.52% de la dieta (Fig. 26 A).

Cuadro 9. Presas encontradas en cada bolo alimentario de *A. alba*. Se muestra número de individuos de cada especie.

<i>A. alba</i>	Bolos alimentarios								Total	
	Presas	1	2	3	4	5	6	7		8
<i>B. belizanus</i>			2					1		3
<i>M. urophthalmus</i>			5		5	2				12
<i>P. velifera</i>		11		4			5	5	2	27
<i>Eucinostomus</i> sp.						4				4

Cochlearius cochlearius

Se recuperaron cuatro bolos alimentarios en los que se identificaron 57 individuos de cuatro especies: *C. artifrons*, *G. yucatanana*, *J. pulchra* y *P. velifera* (Cuadro 10). Las especies más abundantes dentro de la dieta fueron *G. yucatanana* 41.76 % y *C. artifrons* con 26.37%, por otro lado, *P. velifera* fue la especie menos consumida con el 10.99% de la dieta (Fig. 26 B).

Cuadro 10. Presas encontradas en cada bolo alimentario de *C. cochlearius*. Se muestra número de individuos de cada especie.

<i>C. cochlearius</i>	Bolos alimentarios				Total	
	Presas	1	2	3		4
<i>C. artifrons</i>		4	7	13	24	
<i>G. yucatanana</i>			20	4	14	38
<i>J. pulchra</i>			11		8	19
<i>P. velifera</i>			8		2	10

Egretta rufescens

Se obtuvieron doce bolos alimentarios en los que se identificaron 154 organismos de nueve especies: *B. belizanus*, *C. artifrons*, *Eucinostomus* sp., *F. polyommus*, *F. grandissimus*, *F. persimilis*, *G. yucatanana*, *M. colei* y *P. velifera* (Cuadro 11). Si bien su dieta fue muy variada, la presa principal fue *C. artifrons* que representa el 61.04% seguida de *F. polyommus* con el 13.64% de los individuos consumidos, mientras que *F. persimilis* fue la especie menos consumida con tan solo el 0.65%. *M. colei* únicamente fue encontrada en los bolos alimentarios de esta especie de garza (Fig. 26 C).

Cuadro 11. Presas encontradas en cada bolo alimentario de *E. rufescens*. Se muestra número de individuos de cada especie.

<i>E. rufescens</i>	Bolos alimentarios												Total
Presa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Total
<i>B. belizanus</i>												2	2
<i>C. artifrons</i>	27	29					1	16	3	12	6		94
<i>F. polyommus</i>		8	5		5						2		21
<i>F. grandissimus</i>		1	1	1	1	1			1				6
<i>F. persimilis</i>											1		1
<i>G. yucatanana</i>		2	1		1		1						5
<i>M. colei</i>		1					1	7					9
<i>P. velifera</i>		1							2			2	5
<i>Eucinostomus</i> sp.			1	2		2		3	3				11

Egretta thula

Se recolectaron 12 bolos alimentarios e identificaron 142 presas pertenecientes a siete especies: *B. belizanus*, *M. urophthalmus*, *C. artifrons*, *Eucinostomus* sp., *G. yucatanana*, *J. pulchra* y *P. velifera*; además de haber encontrado camarones en las muestras revisadas (Cuadro 12). El 88.72% de la dieta está constituida por tres especies: *G. yucatanana* representa el 59.15%, *C. artifrons* el 15.49% y *P. velifera* el 14.08%. Por otro lado, *Eucinostomus* sp. fue la especie menos consumida con una abundancia numérica de 0.70% en la dieta. En número, los camarones del género *Palaemon* alcanzaron el 3.52% de su alimentación (Fig. 26 D).

Cuadro 12. Presas encontradas en cada bolo alimentario de *E. thula*. Se muestra número de individuos de cada especie.

<i>E. thula</i>	Bolos alimentarios												Total	
	Presa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		12
<i>B. belizanus</i>										1				1
<i>M. urophthalmus</i>											1		3	4
<i>C. artifrons</i>	14	1		6				1						22
<i>G. yucatanana</i>	12	12	12	7	13	5	10	11		1	1			84
<i>J. pulchra</i>				4				1						5
<i>P. velifera</i>		2	5		4	1	1	3	1	3				20
<i>Eucinostomus</i> sp.									1					1
<i>Palaemon</i> sp.										1	4			5

Egretta tricolor

Se obtuvieron 12 bolos alimentarios y se encontraron 80 organismos de diez especies. La garza tricolor fue la especie en la que se obtuvo el espectro alimentario más variado, compuesto por: *B. belizanus*, *M. urophthalmus*, *C. artifrons*, *Eucinostomus* sp., *F. polyommus*, *F. grandissimus*, *G. yucatanana*, *J. pulchra*, *M. curema* y *P. velifera*; también fueron encontrados camarones en las muestras revisadas (Cuadro 13). El 72.53% de la dieta está constituida por tres especies, de las cuales *C. artifrons* representa el 50.55%, *P. velifera* 12.09% y *G. yucatanana* el 9.89%. Por otro lado, *F. polyommus* fue la menos consumidas con 1.10%. Los camarones del género *Palaemon* conformaron el 4.40% de su alimentación. Por otro lado *M. curema* únicamente fue encontrada en la dieta de esta especie de garza (Fig. 26 E).

Cuadro 13. Presas encontradas en cada bolo alimentario de *E. tricolor*. Se muestra número de individuos de cada especie.

<i>E. tricolor</i>	Bolos alimentarios												Total	
	Presa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		12
<i>B. belizanus</i>						1							1	2
<i>M. urophthalmus</i>				1						1				2
<i>C. artifrons</i>	9	17	2		1	5	10	2						46
<i>F. polyommus</i>				1										1
<i>F. grandissimus</i>			1		1									2
<i>G. yucatanana</i>		2			1			2		1	3			9
<i>J. pulchra</i>	1	2					1							4
<i>M. curema</i>		8												8
<i>P. velifera</i>	2					2		7						11
<i>Eucinostomus</i> sp.		1						1						2
<i>Palaemon</i> sp.											4			4

Phalacrocorax brasilianus

Se analizaron 15 bolos alimentarios y se identificaron 146 organismos de 10 especies: *B. belizanus*, *M. urophthalmus*, *C. artifrons*, *Eucinostomus* sp. *F. polyommus*, *F. grandissimus*, *F. persimilis*, *G. yucatanana*, *J. pulchra* y *P. velifera* (Cuadro 14). El 81.30% de la dieta está constituida por dos especies *P. velifera* con el 56.66% y *C. artifrons* con el 24.60%. Las especies menos consumidas son *Eucinostomus* sp. *F. persimilis* y *M. urophthalmus* fueron las especies menos abundantes en la dieta con el 0.53% cada una de ellas (Fig. 26 F).

Cuadro 14. Presas encontradas en cada bolo alimentario de *P. brasilianus*. Se muestra número de individuos de cada especie.

<i>P. brasilianus</i>	Bolos alimentarios															Total
Presa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Total
<i>B. belizanus</i>							3	1								4
<i>M. urophthalmus</i>								1								1
<i>C. artifrons</i>	7		4	23	5	2		1		1					3	46
<i>F. polyommus</i>	2					5	2						4			13
<i>F. grandissimus</i>					2										1	3
<i>F. persimilis</i>					1											1
<i>G. yucatanana</i>				2				2	1					2	1	8
<i>J. pulchra</i>				4		1			1							6
<i>P. velifera</i>	2	4			8	6	6	8	20	5	11	10		3	23	106
<i>Eucinostomus</i> sp.	1															1

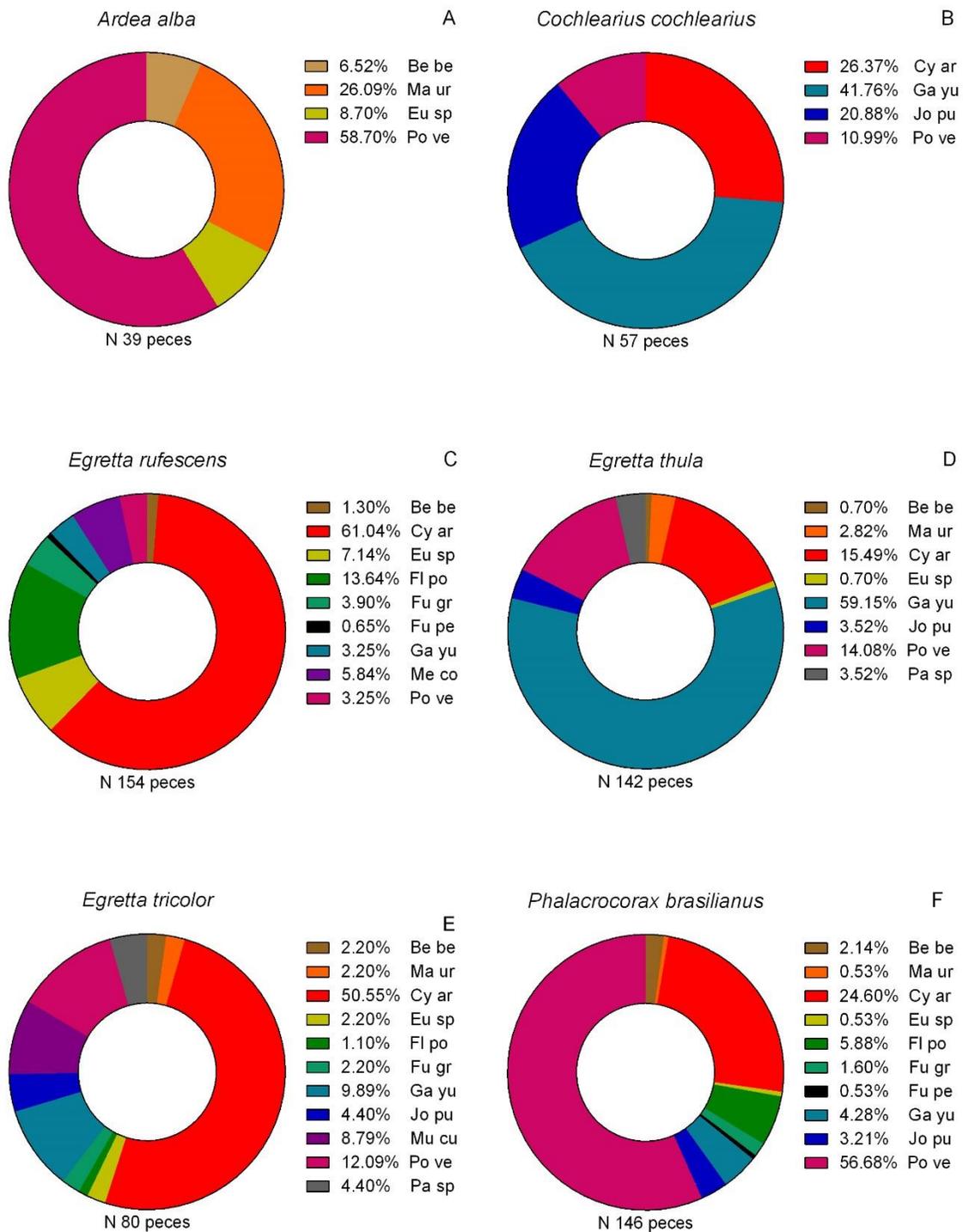


Figura 26. Abundancia relativa de las presas encontradas en los bolos alimentarios de seis especies de aves de la colonia en Homochén. *B. belizanus* (Be be), *M. urophthalmus* (Ma ur), *C. artifrons* (Cy ar), *Eucinostomus* sp. (Eu sp), *F. polyommus* (Fl po), *F. grandissimus* (Fu gr), *F. percimilis* (Fu pe), *G. yucatanana* (Ga yu), *J. pulchra* (Jo pu), *M. coleii* (Me co), *M. curema* (Mu cu), *P. velífera* (Po ve), *Palaemon* sp. (Pa sp).

De acuerdo con la información de las dietas de los polluelos de cada especie de la colonia, se identificaron tres grupos alimentarios. El análisis de agrupamiento permitió clasificar a las especies de la colonia con base en la similitud en sus dietas. El dendrograma señala que el primer grupo formado por *E. rufescens*, *E. tricolor* y *P. brasilianus* tuvo un 70.37% de similitud dietética. El segundo grupo conformado por *C. cochlearius* y *E. thula* tuvo una similitud del 71.62%. Las diferencias encontradas en la dieta de *A. alba* indican que esta especie pertenece a un tercer grupo alimentario, con una similitud de 33.8% respecto a las demás especies (Fig. 27).

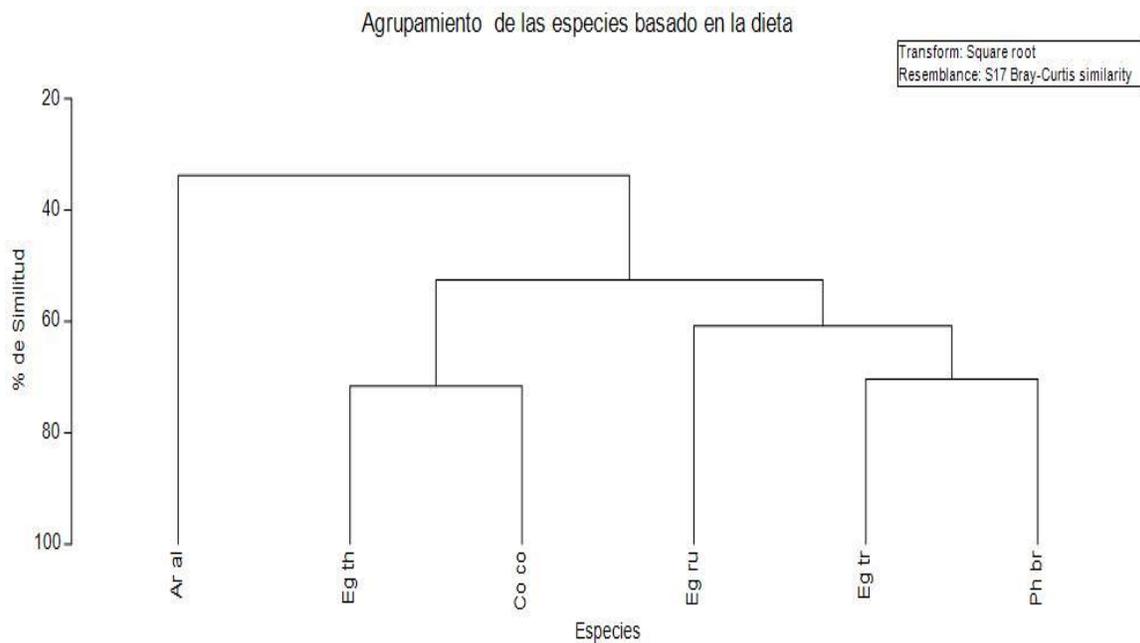


Figura 27. Dendrograma obtenido del análisis de agrupamientos de los bolos alimentarios de las crías de las especies que forman la colonia en Homochén. *A. alba* (Ar al), *C. cochlearius* (Co co), *E. rufescens*, (Eg ru), *E. thula* (Eg th), *E. tricolor* (Eg tr) y *P. brasilianus* (Ph br).

Relación de las variables ambientales con la abundancia de nidos

Las variables ambientales consideradas durante el periodo de anidación no presentaron fluctuaciones considerables entre cada uno de los muestreos, éstas se mantuvieron relativamente constantes a lo largo del tiempo (Fig. 28).

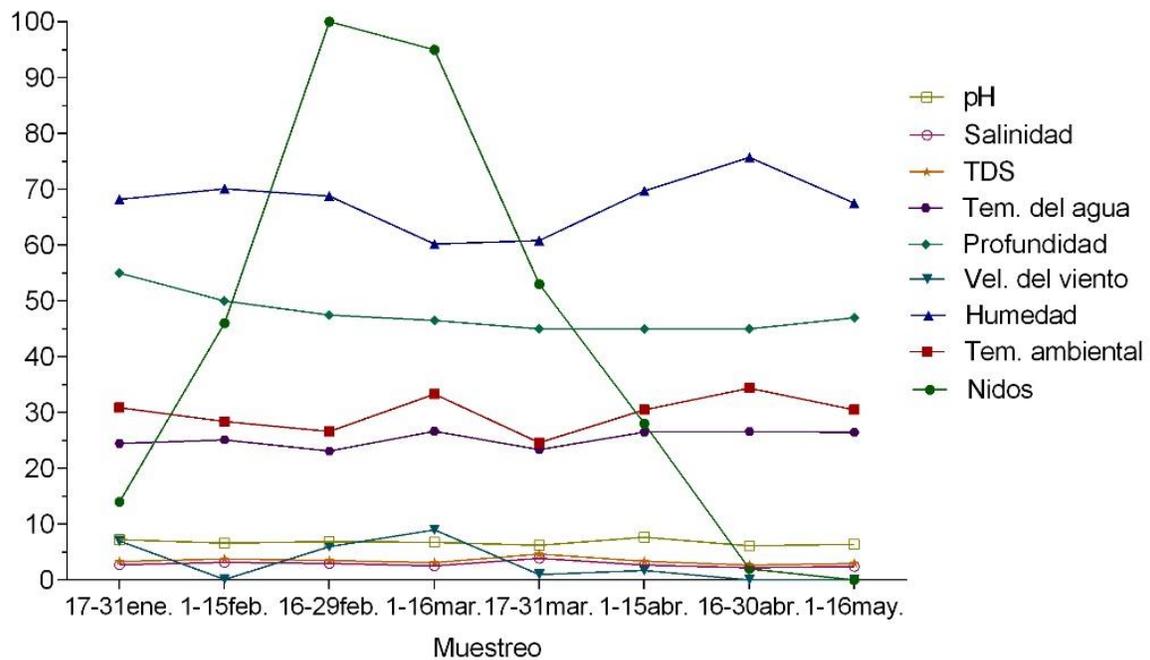


Figura 28. Fluctuación de las variables ambientales medidas durante la temporada de anidación y la fenología de nidos de la colonia en Homochén.

Al realizar el análisis de correlación de Spearman entre el número de nidos y las variables ambientales (pH, salinidad, TDS, temperatura del agua, profundidad de la columna de agua, velocidad del viento, humedad relativa y temperatura ambiental) no se encontró que el número de nidos de las aves de la colonia ubicada en Homochén esté asociado con alguna de las variables medidas ($\rho = -0.028$, Fig. 29).

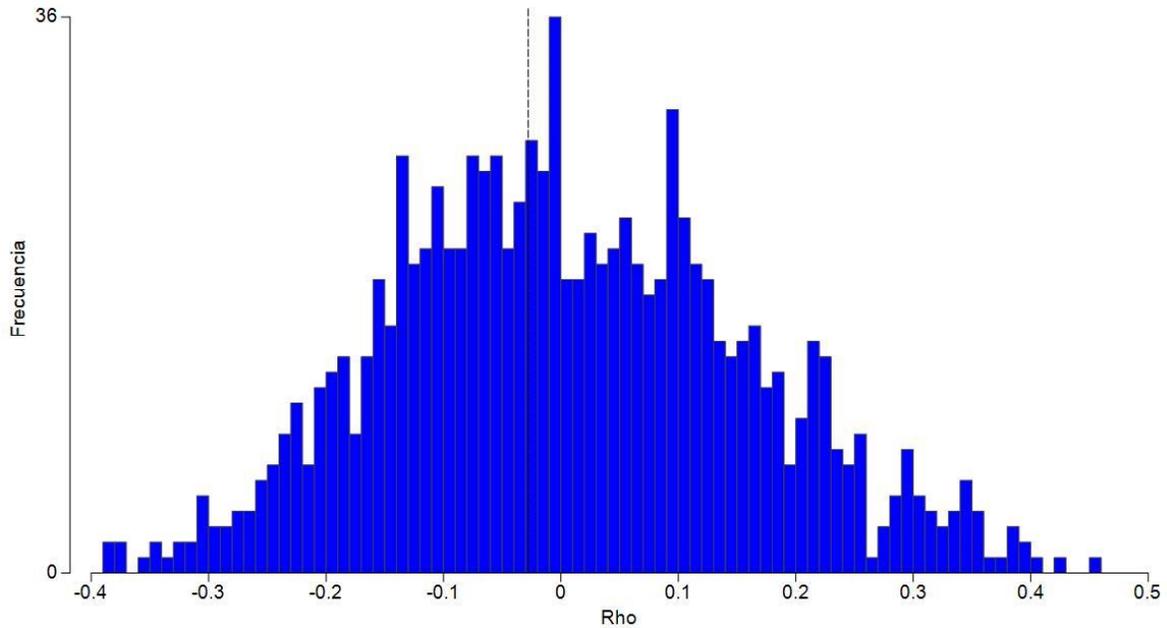


Figura 29. Correlación de Spearman que muestra que no existe relación entre las variables ambientales y la abundancia de nidos en Homochén ($\rho = -0.028$).

Discusión

La información recopilada sobre el periodo de anidación de una colonia de aves acuáticas en Homochén permite decir que esta temporada inicia en enero y culmina en mayo, con un pico en la anidación en febrero–marzo. El análisis de “largo plazo”, que incluyó información de tres años consecutivos permite aseverar que la temporada de anidación coincide con la temporada de nortes (frentes fríos) en la península de Yucatán. Los picos en la anidación las temporadas de anidación en esos tres años corresponden a los meses con el mayor número de frentes fríos (SMN, 2018, Fig. 13). Esto sugiere que la anidación en la península de Yucatán está influenciada por la cantidad de frentes fríos ocurridos, a diferencia de lo observado en Cuba, en donde la anidación de las colonias de garzas ocurre durante la temporada de lluvias (Denis, 1999). En el caso particular de la temporada 2014, se presentó un inicio temprano en la anidación, debido posiblemente a que 2014 fue un año con una temporada de huracanes inusualmente por debajo del promedio (SMN, 2018), lo que pudo haber traído las condiciones necesarias para provocar la anidación.

En la temporada 2016 se obtuvo el mayor número de nidos de la serie de tiempo analizada (2,841 nidos). Contreras (2016), para la temporada 2014, obtuvo 1,820 nidos y Chiappa-Carrara (2015), en la temporada 2015, reporta 1,307 nidos encontrados en Homochén. El tamaño de la colonia depende de diferentes factores como la cantidad de parejas reproductoras, el reclutamiento o la presencia de depredadores, las condiciones climáticas, la vegetación disponible para anidar, la calidad y asequibilidad de los sitios de forrajeo, por lo que es complicado atribuir esta característica un solo factor, sino que es el resultado del conjunto de todas ellas, por lo que cada temporada tiene características particulares que la definen.

Existen especies que han estado presentes a lo largo de las tres temporadas: *A. alba*, *E. thula*, *E. rufescens* y *Platalea ajaja*. Si bien *P. brasilianus* se registró solo en dos temporadas Chiappa-Carrara en 2015 no consideró el mes de enero dentro

de los censos, descartando así la posibilidad de avistarlo ya que suele anidar desde principios de diciembre (Contreras, 2016) a finales de enero, por lo que es posible que haya utilizado Homochén para su anidación y no haya sido avistado. El género *Egretta* presentó consistentemente el mayor número de nidos a lo largo del período analizado. Las aves de este género son de hábitos altamente gregarios, lo que favorece la formación de grandes colonias (Kushlan y Hancock, 2005). Por otro lado *C. cochlearius*, *E. tricolor*, *N. nycticorax* y *P. auritus* utilizan de forma intermitente Homochén para anidar. Aún en ausencia de nidos en Homochén se observaron volantones de estas especies en las inmediaciones, lo que sugiere que utilizan otros petenes para formar sus colonias reproductoras.

En la península de Yucatán se han registrado otras colonias de aves con una composición de especies similar a la encontrada en Homochén, como en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, el Parque Nacional Isla Contoy y el Área de Protección de Flora y Fauna Yum Balam (Rangel-Salazar *et al.*, 1993; MacKinnon, 1993; Ramo y Busto, 1993, Berlanga *et al.*, 2008). Asimismo, una composición semejante se ha presentado en otras partes de la costa de México como en la ensenada de La Paz, Baja California Sur, en Boca Negra y Puerto Vallarta, Jalisco, en Río Verde, San Luis Potosí y en el Lago de Catemaco, Veracruz (Becerril y Carmona, 1997; Palacio-Núñez *et al.*, 2000; Capul-Magaña, 2000; Capul-Magaña, 2004; Alvarado, 2014).

La de Homochén es considerada como una de las colonias más importantes debido a alta concentración de nidos en un área pequeña: 2,841 nidos en 6,500 m². Si bien las colonias de aves acuáticas suelen ser de gran tamaño muchas de ellas también suelen ocupar extensiones de área muy grandes como la reportadas por Parsons (1995) con 12,000 parejas anidando en 1'250,000 m² en Pea Patch Island en E.U.A. Denis (2016), en la Ciénega de Biramas, Cuba, observó más de 10,000 nidos en 88,000 m² y López-Ornat y Ramo (1992) encontraron más de 3,200 nidos de garzas en unos 15 islotes en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an, México.

Homochén es un sitio que ha sido seleccionado periódicamente por las aves acuáticas para formar una colonia. Este petén presenta un buen *estado de salud*, permite el acceso de las aves a fuentes de alimentación de gran calidad y cercanas

al sitio, una vegetación adecuada para la construcción y protección de nidos. Además, está protegido por un cuerpo de agua lo que lo rodea, ideal para establecer un sitio de crianza. Estas características son necesarias para la formación de una colonia reproductiva.

Sin embargo, la agregación en colonias trae consigo algunas desventajas como la competencia intraespecífica e interespecífica por los sitios para anidar y las fuentes de alimentación (Baxter, 1996). Una manera de disminuir la competencia por los recursos es la partición del hábitat. Para evitar la competencia intraespecífica e interespecífica las aves que forman la colonia en Homochén presentaron un arribo asincrónico. Las primeras en ocupar el petén de forma intensiva fueron *P. brasiliensis*, *E. rufescens* y *E. thula* seguidas de *E. tricolor*, *A. alba*, *C. cochlearius* y finalmente *P. ajaja*. Como resultado de la segregación temporal, los picos en la anidación también fueron asíncronos: encontramos que las especies más abundantes, como *P. brasiliensis*, *E. rufescens* y *E. thula*, tuvieron su máxima producción de nidos antes que el resto de las especies se presentara. Weber (1975) menciona que existen diferencias en las fechas de llegada de las distintas especies de una colonia por lo que los picos en la anidación ocurren en diferentes momentos, reduciendo así la competencia por los sitios de anidación.

El tamaño de la puesta de las especies que forman la colonia de estudio fue de uno a seis huevos. En promedio se encontraron de dos a tres huevos por nido, lo que coincide con las observaciones de Hancock y Kushlan (1984) que plantean que existe un menor tamaño en las puestas (dos a tres huevos) debido fundamentalmente a diferencias en las latitudes. La nidada promedio en las familias Ardeidae, Treskiornitidae y Phalacrocoracidae fue de tres a cuatro huevos (Hancock y Kushlan, 1984; Orta *et al.*, 2018). El tamaño de la puesta en un intento reproductivo depende de distintos factores como: el estado de salud de la hembra, la experiencia previa en la reproducción, la disponibilidad de alimento, el instante en que ocurre el evento reproductivo dentro del periodo de anidación, la altitud y el clima. Sin embargo, el intervalo entre la puesta de uno y otro huevo (2.1 días) (Maxwell y Kale, 1977), el momento en que fue recabada la información y la presión de los

depredadores presentes en el área de estudio pudieron influir en el tamaño de las puestas.

Dentro de Homochén se registró la presencia de una pareja de *Bubo virginianus* (búho cornudo) que, al igual que las aves de la colonia, utilizó el petén para anidar. Se ha reportado que el búho cornudo suele anidar dentro de colonias de garzas (De la Peña, 1986; Eaton, 1988; köning y Weick, 2010) o junto a ellas, particularmente las formadas por *Ardea alba*, *Nycticorax nycticorax*, *Egretta rufescens* y *Tigrisoma mexicanum* (Enríquez-Rocha y Rangel-Salazar, 1996; Pagano y Chiale, 2016). La pareja de búhos reutilizó un nido abandonado de *Platalea ajaja* ubicado sobre un árbol de *Rhizophora mangle*. De la misma manera, Enríquez-Rocha y Rangel-Salazar (1996) observaron que el búho cornudo reutiliza nidos abandonados o desplazando los huevos fuera de los nidos activos de *E. rufescens* y *T. mexicanum* dentro de una isla de manglar en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an. Durante el periodo de crianza la madre alimentó al polluelo con otras aves, reptiles y pequeños mamíferos según los restos encontrados debajo del nido. Estos búhos se alimentan de forma oportunista de una gran variedad de presas y suele aprovecharse de las colonias de garzas y garcetas (Eckert y Karalus, 1987; Gretch, 1987). De hecho, una vez alcanzada la etapa de volantón, la cría comenzó su práctica y depredó los polluelos de todas las especies que forman la colonia, pero poniendo especial interés en las crías de *Egretta thula* ya que ésta es la especie más pequeña, la más abundante y la que construyó el mayor número de nidos en las cercanías del búho cornudo; Si bien no se cuantificó en detalle el impacto de la depredación por parte del búho cornudo, se observó que durante el crecimiento de la cría hubo un incremento el número de nidos depredados, abandonados o desaparecidos. Al respecto, Nisbet y Welton (1984) y Holt (1994) mencionan que la depredación por parte de lechuzas que anidan dentro de colonias de aves marinas propicia el abandono de nidos, incrementando la mortalidad de adultos y juveniles.

Dentro de la colonia se observaron algunos nidos de *Quiscalus mexicanus* (zanate mayor) a lo largo del periodo de anidación. Los individuos de esta especie

depredan los huevos de las demás aves aprovechando el momento en que los padres dejan el nido en busca de alimento para perforar los huevos y consumirlos. Alvarado (2004) y Villarreal-Orias *et al.* (2010) reportaron que el zanate mayor aprovecha los nidos desprotegidos por los padres para consumir los huevos y polluelos en colonias de aves acuáticas. No se observó que existiera una preferencia por los huevos de alguna especie de la colonia debido a que el zanate es oportunista y despliega un amplio espectro trófico (Gurrola-Hidalgo *et al.*, 2009). La distancia desde su propio nido podría ser un factor importante de selección que, en este trabajo, no pudo medirse.

Algunos autores (Hoogland y Sherman, 1976; Van Vesseem y Draulans, 1986) mencionan que los individuos que anidan en los bordes de la colonia presentan mayor pérdida de pichones por efecto de la depredación que los que se ubican en el centro de la colonia. Sin embargo, esto no fue observado en Homochén debido a que los depredadores de la colonia anidaron dentro de ella y fueron capaces de acceder a nidos ubicados en distintas posiciones. Sin embargo, los nidos ubicados en la periferia del dosel de los árboles estuvieron más expuestos a los daños que provoca el viento, a comparación de los nidos situados en la parte interna del dosel. Se observó que los vientos contribuyeron a la mortalidad de la colonia, particularmente aquellos con velocidades de entre 80 y 120 km/h que se presentaron durante la temporada de nortes (SMN, 2018). En los muestreos realizados resultó frecuente encontrar en el suelo, después de un evento de norte, a huevos, polluelos e incluso los nidos completos que habían sido construidos en la periferia del dosel. En cambio, los que se ubicaron en el centro del dosel fueron protegidos gracias a la arquitectura de los manglares que los resguardan.

También fue posible evidenciar que la presencia humana dentro de la colonia afecta de manera importante la mortalidad de las aves. Se observó que los padres al percatarse de nuestra presencia abandonaron los nidos por periodos de tiempo de 10 a 15 min. En ese lapso, los polluelos comenzaron a regurgitar el bolo alimentario como mecanismo de defensa. En los casos en los que la regurgitación no reducía la amenaza, los polluelos abandonaron el nido o se arrojaron del nido.

Anderson y Keith (1980) mencionan que los disturbios humanos pueden provocar grandes pérdidas de las nidadas como consecuencia del descuido de los nidos por parte de los padres, el abandono prematuro de los nidos por los pichones y la pérdida de peso como consecuencia de la regurgitación de los bolos alimenticios.

La calidad de Homochén como sitio para que una colonia se ubique ahí a fin de realizar actividades de reproducción puede deberse a factores como la presencia de una matriz de vegetación formada por cuatro especies de mangle (*Avicennia germinans*, *Conocarpus erectus*, *Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle*), que son comúnmente utilizadas por otras colonias de garzas para anidar en regiones tropicales (Lefebvre *et al.*, 1994; Becerril y Carmona, 1997; Lefebvre y Poilin, 1997; Palacio-Núñez *et al.*, 2000; Capul-Magaña, 2000; Capul-Magaña, 2004; Alvarado, 2014). La compleja estructura de esta matriz de vegetación forma un bosque de manglar que es aprovechado por la colonia de aves acuáticas para anidar debido a que permite resguardar a los nidos de las inclemencias del tiempo y de los depredadores.

Se ha documentado que la aglomeración de nidos en un área pequeña puede tener efectos negativos y reducir la abundancia de la vegetación que es utilizada por las aves debido a la hipertroficación (acumulación de nitrógeno) de los suelos y la guanotrofia producto del efecto defoliante de las heces fecales de las aves (Baxter y Fairweather, 1994). Sin embargo, las colonias ubicadas en suelos anegados, como el de Homochén, presentan mayor estabilidad en el tiempo en comparación con colonias terrestres debido a que el nitrógeno producto de las heces y se disuelve y moviliza con los movimientos de las masas de agua (Dusi y Dusí, 1987).

Los bosques de manglares son de gran importancia para las colonias de aves acuáticas (Mohd-Azlan, 2010). En Homochén, Contreras (2014) no encontró ningún patrón de la anidación entre la ubicación de los nidos y la estructura de la vegetación. Sin embargo, los resultados de este estudio muestran que existe una correlación entre la abundancia de los nidos de la colonia y la cobertura vegetal ($r^2 = 0.1655$; $P = 0.0005$). Al ocupar árboles con mayor cobertura los nidos tuvieron un mayor resguardo ante depredadores y las inclemencias del tiempo. Se observó que

los nidos construidos en la periferia del dosel fueron más propensos a ser destruidos durante un evento de norte y al ataque de depredadores. Sin embargo, la altura de los árboles no mostró relación con la abundancia de los nidos ($r^2 = 0.03773$; $P = 0.1071$), debido a que la colonia ocupó un amplio espectro de altura para ubicar sus nidos y considerando la homogeneidad presente en el sitio en cuanto a la altura de la vegetación (Salinas-Peba, 2016).

Contrario a lo ocurrido en el presente estudio, Contreras (2014) reportó que la colonia de aves acuáticas en Homochén no tiene preferencia por alguna especie de mangle para la construcción de sus nidos. Los resultados de este trabajo muestran que, en general, las especies que forman la colonia utilizaron de manera diferencial la vegetación disponible en Homochén. Por ejemplo, Salinas-Peba (datos no publicados obtenidos en 2016) muestra que *R. mangle* es una de las especies de menor abundancia relativa en Homochén y, sin embargo, fue el árbol más utilizado por la colonia para anidar (47% de los árboles ocupados). *R. mangle* fue seleccionada de entre las demás especies arbóreas ($E = 0.47$) por la colonia para anidar. Esta selección ocurrió probablemente debido a que posee una arquitectura más compleja que las demás especies de mangle presentes. Esta complejidad estructural tiene por consecuencia una extensa cobertura, un enramado y enraizado particular que resulta en un buen soporte y protección a los nidos y a las crías de la colonia.

P. ajaja es una garza de gran tamaño y que puede llegar a pesar hasta 1.5 kg (Howell y Webb, 1995). Esta especie construye nidos en forma de plataforma debido a que son reutilizados año con año y soportan un peso considerable (Harrison y Castell, 1998). *P. ajaja* seleccionó exclusivamente *R. mangle* ($E = 0.72$) seguramente porque son árboles más firmes ya que presentan raíces en forma de zancos, que ofrecen buena estabilidad en suelos fangosos por lo que pueden soportar mayor peso que las demás especies. Por otro lado, la disposición de sus ramas ofrece buena protección a los nidos, así como un área de contacto entre los nidos y el árbol dando mejor estabilidad a los nidos, sobre todo durante la crianza.

E. rufescens, *E. thula*, *E. tricolor* y *C. cochlearius* son garzas de tallas medianas y pequeñas con pesos entre 400 y 600 g (Howell y Webb, 1995). Éstas construyen nidos con “forma de plato”, es decir con una ligera depresión para contener a los huevos (Harrison y Castell, 1998). Estas especies poseen hábitos gregarios, por lo que seleccionaron a *R. mangle* (E = 0.58, E = 0.46, E = 0.56 y E = 0.72 respectivamente) posiblemente porque el entrecruzamiento tanto de las rices como de las ramas ofrecen mayor área disponible para la construcción de los nidos. Además de ofrecer mayor protección y estabilidad a los nidos, así como, poder soportar el peso de varios nidos a la vez.

A. alba y *P. brasiliensis* son aves con características muy diferentes entre sí: *A. alba* es una garza grande, de hasta 1.10 m de altura, con una envergadura de hasta 1.70 m y 1.140 kg, por otro lado *P. brasiliensis* es un cormorán pequeño, de 0.66 m altura de, 1.02 m de envergadura y hasta 1.4 kg (Howell y Webb, 1995; Hancock y Kushlan, 1984). *A. alba* y *P. brasiliensis* presentaron una selección (E = 0.62 y E = 0.57 respectivamente) por *C. erectus* para anidar. Las limitantes que tienen estas aves para moverse dentro de la vegetación no les permiten utilizar de forma efectiva otras especies de mangle estructuralmente más complejas por lo que eligieron a *C. erectus* para anidar. Por otro lado, se observó que estas especies ocuparon la parte central de la colonia para anidar, posiblemente como una estrategia para evitar la depredación, tal y como lo plantean Van Vessem y Draulans (1986). Cabe destacar que el mayor número de individuos más altos de *C. erectus* se encontraron justamente en el centro de la colonia, debido a la presencia de un ojo de agua, el cual permite a esta especie alcanzar alturas mayores y una estructura más sólida al evitar el estrés causado por la salinidad (Zaldívar *et al.*, 2004). La selección de *C. erectus* como sustrato para anidar es resultado de esta combinación de factores.

Contreras (2014) encontró que no existe un patrón en la estratificación de las especies sobre el dosel de los árboles en Homochén. Sin embargo, se observó que las aves de la colonia ocuparon de forma diferencial la altura de la vegetación y se distribuyeron según su tamaño corporal y su capacidad de movimiento. Este

comportamiento ha sido descrito anteriormente en colonias de garzas en las que las especies se distribuyen en diferentes alturas del dosel en función de su talla y su movilidad (Fasola y Alieri, 1992). Las aves de la colonia estudiada en Homochén se separaron en dos grandes grupos, el primero formado por las especies más grandes y/o con menor movilidad las cuales anidaron en la parte superior del dosel (*P. ajaja*, *A. alba* y *P. brasilianus*). La parte más alta de la vegetación fue ocupada por *P. ajaja* y *A. alba* (5.8 y 5.3 m de altura respectivamente); éstas son especies que, debido a su talla, les resulta difícil moverse libremente dentro de la vegetación y emprender el vuelo, por lo que situaron sus nidos en la parte superior del dosel, pero protegidos por una pequeña capa de vegetación. Contrario a lo observado con *P. Brasilianus*, que es la segunda especie más pequeña de la colonia, y ocupó la parte más alta del dosel (5.1 m de altura), libre de otros obstáculos. Esto facilita emprender el vuelo pues le es necesario revolotear para ganar impulso, necesitando un espacio amplio para despegar. Asimismo, su capacidad de movilidad dentro del manglar se ve restringida por la longitud de sus patas que no le permiten moverse ágilmente en el enramado.

El segundo grupo de especies está integrado por las aves de menor talla (*E. thula*, *E. rufescens*, *E. tricolor* y *C. cochlearius*), mismas que ocuparon la parte interna de las zonas media y baja del manglar. El grado de segregación de las especies en las colonias de garzas es más pronunciado cuando la vegetación presenta mayor homogeneidad (McCrimmon, 1978). Homochén representa un hábitat homogéneo en cuanto a la diversidad, abundancia relativa, altura y disposición espacial de las especies (datos no publicados de Salinas-Peba, 2016.); estas características del hábitat permiten una mejor repartición de los recursos, evitando así la competencia intraespecífica.

La parte media y baja del dosel fue utilizada por *E. rufescens* (2.9 m de altura), que es una especie de talla mediana dentro de la colonia. Ésta utilizó tanto la parte interna como externa del dosel, aunque tuvo preferencia por la periferia ya que su tamaño, en ocasiones, le dificulta moverse con destreza en hábitats estructuralmente complejos. *E. thula*, *E. tricolor* y *C. cochlearius* son las especies

de menor talla en la colonia y se ubicaron en la sección media y baja del dosel, así como las raíces del manglar para anidar (2.9, 2.7 y 2.3 m de altura respectivamente). Ocuparon indistintamente las partes internas y periféricas del manglar, pues su pequeño tamaño y mayor agilidad les permite moverse con libertad a través de la vegetación.

Se observó que la distribución espacial de la colonia en las zonas de forrajeo se ve influenciada por la dinámica hidrológica ocurrida durante las temporadas de nortes (noviembre - febrero) y secas (marzo-mayo). La profundidad de la columna del agua en las inmediaciones de Homochén presentó pequeñas fluctuaciones a lo largo del periodo de anidación, sin embargo fue posible apreciar mayores cambios en la profundidad de la ciénaga pasando de 60 cm durante la temporada de nortes hasta 15 cm en la temporada de secas en la parte media de la ciénaga.

Durante la temporada de nortes las aves que anidaron se distribuyeron en las zonas de alimentación en función de sus estrategias de forrajeo, así como de la profundidad de la columna de agua. El largo de las patas actuó como una limitante al momento de la repartición del recurso: las aves con patas más largas pudieron explotar las zonas más profundas a diferencia de las aves más pequeñas puesto que la profundidad de alimentación en las aves zancudas a menudo depende de la longitud de sus piernas (Custers y Osborn, 1978).

Se observó que los adultos de *P. ajaja* utilizaron los bordes de la ciénaga en profundidades no mayores a 10 cm. Primelles (2016) señala que estas aves son forrajeadores táctiles que dependen de la concentración de presas en un punto para que su alimentación sea efectiva, lo que las hace más susceptibles a los cambios ambientales que determinan la abundancia de sus presas (Gawlik, 2002). *A. alba*, *E. rufescens*, *E. thula* y *E. tricolor* ocuparon la parte media de la ciénaga, mismas que utilizan el acecho como estrategia de forrajeo. *A. alba* y *E. rufescens* se alimentaron hasta los 25 cm y *E. thula* y *E. tricolor* hasta los 15 cm de profundidad. Este patrón ha sido observado con anterioridad en distintos trabajos sobre búsqueda y eficiencia de captura de presas en garzas en distintos sistemas lagunares (Farmer, 1991; Ntiamoa-Baidu *et al.*, 1998; Moreno *et al.*, 2005).

Como zonas de alimentación dentro de la ciénaga, *P. brasilianus* utilizó sitios con una columna de agua de al menos 40 cm de profundidad. Esta especie se alimenta buceando por periodos cortos de tiempo en zonas relativamente profundas (Quintana *et al.*, 2004).

C. cochlearius, a diferencia de las demás especies de la colonia, es un ave de hábitos crepusculares y nocturnos, sin embargo, en ocasiones fue posible observarla alimentándose durante el día en profundidades de hasta 10 cm, utilizando una rama como soporte para acechar a sus presas en las orillas del petén. Un comportamiento similar fue observado por Mock (1975) que encontró que *C. cochlearius* es un ave especializada en hábitats lodosos para su alimentación y que durante la anidación se alimentan estrictamente durante las noches.

Si bien existe una aparente distribución espacial de las especies en la ciénaga derivada de sus estrategias de forrajeo, la profundidad de la columna de agua y sus limitaciones físicas se observó que, durante la temporada de secas al disminuir la profundidad de la ciénaga, el recurso alimenticio se concentró en algunos puntos lo que ocasionó que las aves de la colonia rompieran dicha distribución y se agruparan en los sitios más ricos en peces para poder conseguir alimento para ellas y sus crías. Este comportamiento es común en las aves que forman colonias pues no solo comparten el sitio de anidación, sino que también las zonas con mejor calidad y abundancia de alimento (Fasola y Alieri, 1992).

Cuando disminuye el nivel de la columna de agua de la laguna, los peces se concentran en zonas de mayor profundidad por lo que algunas especies se vieron obligadas a compartir las zonas de alimentación. Por ejemplo, *A. alba* y *P. brasilianus*, y algunas garzas, como *E. rufescens*, que estuvieron presentes en sitios con profundidades de hasta 31 cm, superando los límites señalados por Moreno *et al.* (2005) y Atiamoa-Baidu *et al.* (1998). *P. ajaja* se adentró hasta sitios con columnas de agua de 17 cm, superando en casi el doble lo observado por Primelles (2016). *E. thula* se alimentó en sitios de hasta 19 cm de profundidad, incrementando las observaciones de Moreno *et al.* (2005). *E. tricolor* estuvo presente en sitios de 18 cm de profundidad esto debido al ser un ave pequeña con una talla similar a la

de *E. thula*. En el caso de *C. cochlearius* sus hábitos crepusculares no permitieron registrar este tipo de variaciones.

Una vez alcanzada la etapa de juvenil, las crías comenzaron a alimentarse por sí mismas utilizando únicamente las charcas existentes dentro del petén. Las aves se agruparon según su especie y observaron e imitaron a las demás aves cuando se alimentaban llegando a competir por las fuentes de alimento. Esta competencia es tan intensa que puede llevar a matar a sus competidores. La obtención de información sobre los sitios de alimentación es una ventaja que se presenta comúnmente en las colonias (Ward y Zahavi, 1973). Por otro lado, el colonialismo tiene como desventaja el incremento en la competencia intraespecífica e interespecífica por los sitios de forrajeo (Baxter, 1996).

Tanto garzas como cormoranes poseen una gran plasticidad trófica que les permite alimentarse de una amplia variedad de presas como peces, crustáceos, insectos, anfibios, reptiles y otras aves (Ramo y Busto, 1993; Kushlan y Hancock, 2005; Nelson, 2005). Sin embargo, son consideradas piscívoras debido a que sus dietas están constituidas principalmente por peces (Kneib, 1982; Britton y Moser, 1982; Draulans, 1988; Barquete *et al.*, 2008; Žydelis y Kontautas, 2008). Por lo que uno de los recursos que determinan la permanencia de una colonia es la disponibilidad de sitios de alimentación de buena calidad (Kushlan *et al.*, 2002).

Homochén es un sitio apropiado para una colonia de aves piscívoras. Se encuentra rodeado de aguas salobres y a 500 m de la línea de costa, además de contar con un ojo de agua dulce en el centro del petén. Esta ubicación provee a Homochén de una amplia diversidad de sitios de alimentación con gran riqueza y abundancia de presas potenciales (Bonilla-Gómez y Chiappa-Carrara, 2013; Solano-Mendoza, 2017). El humedal Boca de la Carbonera forma parte al mismo sistema lagunar en el que se encuentra Homochén. Dentro de la Carbonera se han registrado más de 60 especies de peces que habitan los diferentes ambientes dulceacuícolas, salobres y marinos; 20 de ellas presentes principalmente dentro de la ciénaga, manglares y cenotes costeros (Gallardo-Torres *et al.*, 2012a). De este conjunto de presas potenciales los adultos de la colonia de aves acuáticas hicieron

uso de 12 de ellas, *Mugil curema*, *Menidia colei*, *Cyprinodon artifrons*, *Floridichthys polyommus*, *Jordanella pulchra*, *Fundulus grandissimus*, *F. persimilis*, *Belonesox belizanus*, *Gambusia yucatanana*, *Poecilia velifera*, *Mayaheros urophthalmus* y *Eucinostomus* sp. Estos resultados son similares a los encontrados por De Dios (2014) que encontró que los padres utilizaron 17 especies de peces para alimentar a sus crías en Homochén.

Debido a la dificultad que conlleva obtener los contenidos estomacales de algunas especies utilizando la técnica de la regurgitación, solo fue posible obtener bolos alimentarios de seis de las siete especies: *A. alba*, *C. cochlearius*, *E. thula*, *E. rufescens*, *E. tricolor* y *P. brasilianus*. Las presas utilizadas por la colonia para alimentar a las crías poseen una amplia distribución ya que son consideradas como eurihalinas, es decir, estas se encuentran presentes en ambientes dulceacuícolas, salobres y marinos, así como en hábitats demersales, bentónicos, bentopelágicos y pelágicos (ANEXO IV). La mayor parte de las presas encontradas en los bolos alimentarios provenían de ambientes estuarios, a pesar de haber observado a los adultos de la colonia alimentándose en el mar o dirigirse hacia la colonia provenientes de la costa. Este comportamiento sugiere que los adultos seleccionan una dieta diferente para los polluelos. Durante la temporada 2014, De Dios (2014) encontró que los adultos utilizaron con mayor intensidad el ambiente marino, ya que se encontró mayor riqueza de especies marinas en los bolos alimentarios analizados, sin embargo, el ambiente estuarino fue más utilizado. Esta diferencia puede deberse a que la distribución y abundancia de las especies ícticas dependerá de cambios en las características fisicoquímicas del agua (Bonilla-Gómez y Chiappa-Carrara, 2013).

Las especies de peces más consumidas por los polluelos de la colonia fueron *C. artifrons* (32%), *P. velífera* (25%), *G. yucatanana* (20%), *F. polyommus* (5%) y *J. pulchra* (5%). Tradicionalmente la tasa de consumo de las especies ícticas por parte de la colonia refleja la abundancia y riqueza de las presas disponibles, sin embargo, Solano-Mendoza (2017) reportó que las especies más abundantes en Homochén fueron *C. artifrons* (31%), *M. colei* (26%), *J. pulchra*, *P. velífera* (9%), *Eucinostomus*

harengulus (7%) y *F. poluommus* (4.5%). Esta diferencia entre la abundancia y composición de las especies en la Homochén y de las especies encontradas en los bolos alimentarios de los polluelos sugieren que existe una selección por parte de los padres por determinadas presas. Esta diferencia puede deberse a que *P. velífera*, *C. artifrons* y *G. yucatanana* fueron las especies que ofrecieron el mayor contenido calórico (Cal/g) de todas las presas consumidas durante la temporada 2016 (Álvarez-Anguiano, 2018). *M. colei* es una de las especies más abundantes en Homochén (Solano-Mendoza, 2017), sin embargo, se encontraron pocos individuos de esta especie en los bolos alimentario, esto debido a que *M. colei* es la presa con el menor aporte calórico (cal/g) de todas las presas analizadas de la colonia (Álvarez-Anguiano, 2018) por lo que esta especie no es seleccionada por los padres para alimentar a los polluelos.

El periodo de anidación de la colonia coincide con el ciclo reproductor de *P. velífera* por lo que se encontró presente en las dietas de las seis especies de aves analizadas. Durante este periodo las hembras se encuentran grávidas por lo que aumentan en peso, volumen y se incrementa el contenido energético tanto por gramo como por individuo (Britton y Moser, 1982; Trexler *et al.*, 1994; Álvarez-Anguiano, 2018), convirtiéndola en un excelente recurso alimentario. *C. artifrons* es una especie eurihalina de amplia distribución, por lo que es posible encontrarla en diversos ambientes. Esta especie prefiere los fondos sin vegetación, además es atraída con facilidad hacia la superficie al detectar movimiento (Schmitter-Soto, 1998). Debido a esto es considerada como una presa asequible y de gran contenido energético (Álvarez-Anguiano, 2018). Éstas son algunas de las razones por las que se encontró presente en la mayoría de los estómagos de los polluelos de la colonia. *G. yucatanana* presenta una alta tolerancia a la salinidad por lo que está presente en diversos sitios cercanos a Homochén, prefiere una profundidad no mayor a 20 cm por lo que nada apenas por debajo del espejo de agua (Schmitter-Soto, 1998) convirtiéndola en una presa fácil para los padres de la colonia y rica en contenido calórico (Álvarez-Anguiano, 2018).

Se ha reportado que algunas garzas de la familia Ardeidae presentan una dieta formada principalmente por crustáceos (Miranda y Collazo, 1997), lo cual contrasta con lo encontrado en el presente estudio, en donde los crustáceos representan tan solo el 1% de las presas registradas, a pesar de que la colonia está ubicada a 300 m distancia de una granja camaronera. Esta granja representa una fuente constante de alimento a lo largo del periodo de anidación por lo que se esperaba encontrar gran cantidad de camarones en los bolos alimentarios. El bajo consumo de crustáceos refuerza la idea de que los padres seleccionan una dieta especial para sus crías.

De acuerdo con la información de las dietas de los polluelos de cada especie de la colonia, se calcularon los valores de similitud de la dieta y se obtuvieron tres grupos alimentarios. Las dietas de *E. rufescens*, *E. tricolor* y *P. brasilianus* tuvieron un 70% de similitud. *E. rufescens*, *E. tricolor* presentan una composición y abundancia de presas muy parecida con *C. artifrons* como la principal presa de estas garzas, junto con *P. velifera* que es la principal presa de *P. brasilianus*; *C. artifrons* es la segunda especie más consumida por este cormorán. Dado que este conjunto de aves presenta una gran similitud en las dietas, podría suponerse la existencia de una competencia intraespecífica por los recursos. Sin embargo, algunas características morfológicas, como el largo de las patas, y conductuales, como las diferentes estrategias de forrajeo, les permiten alimentarse en sitios diferentes en función de la profundidad de la columna de agua. Por otro lado, los picos en la nidación de cada una de estas ocurrieron de manera desfasada uno del otro por lo que la presión ejercida por cada especie de ave sobre las presas ocurrió en diferentes momentos de la anidación.

C. cochlearius y *E. thula* presentan el 72% de similitud en sus dietas, estas además de tener a *C. artifron* y *P. velifera* como presas importantes, tuvieron preferencia por *G. yucatanana* que, además de presentar alto contenido calórico, es fácilmente detectable debido a que nada apenas por debajo del espejo de agua. Este comportamiento convierte a *P. velifera* en una presa fácil para *C. cochlearius* y *E. thula*. Cada una de estas aves se alimenta en sitios distintos: *E. thula* forrajea

en las orillas o partes elevadas cuando la profundidad de la columna de agua es mayor mientras que *C. cochlearius* inicia sus ataques desde alguna rama de mangle en el peten. Por otro lado, los hábitos crepusculares de *C. cochlearius* facilitan la repartición de los recursos.

A. alba presentó la dieta con mayor diferencia colonia, solo el 34% de la dieta es similar a la de los demás miembros. Esta disimilitud puede deberse a que si bien *P. velifera* representa la mayor parte de la dieta, el resto de las presas consumidas por esta *A. alba* están presentes en porcentajes muy bajos en las otras aves de la colonia. El tamaño de esta garza le permite explorar zonas más profundas que las demás garzas por lo que tiene acceso a otras presas evitando así competir por los recursos. Los recursos tróficos pueden ser consumidos por diversas especies sin llegar a la competencia cuando los recursos no son limitados (Ross, 1986; Hynes, 2001), de esta manera se favorece la coexistencia de mayor número de individuos y especies. Sin embargo, cuando estos recursos disminuyen por diversos factores conlleva a la competencia intraespecífica e interespecífica por los recursos (Bluman *et al.*, 2002).

No fue posible recolectar bolos alimentarios de *P. ajaja*, sin embargo, ésta fue observada alimentándose en las orillas, al disminuir la profundidad de la ciénaga esta se alimentó junto a las demás especies, por lo que se podría pensar que tienen una dieta similar a las demás. Especies como *C. artifrons* forman grandes grupos cuando los niveles de profundidad disminuyen (Schmitter-Soto, 1998) por lo que su gran contenido calórico, abundancia y asequibilidad, hacen posible que sea consumida por *P. ajaja*.

Las similitudes en las dietas de los polluelos de las aves de la colonia encontrados en este trabajo no concuerdan con lo reportados por De Dios (2014). De acuerdo con sus resultados, las aves de la colonia formaron dos grupos con dietas similares. El primero formado por *A. alba* y *E. thula*, y el segundo grupo integrado por *P. brasiliensis*, *E. rufescens* y *C. cochlearius*. Las diferencias en la diversidad y abundancia de las presas consumidas por cada especie de ave de la colonia dependerán de la abundancia y asequibilidad de las presas en el medio, la

cual está estrechamente relacionada con los cambios en las características fisicoquímicas del agua, los regímenes hídricos, así como los cambios en la morfología del área (Bonilla-Gómez y Chiappa-Carrara, 2013).

Los resultados sobre el uso del hábitat de la colonia de aves acuáticas que anida en Homochén recalcan la importancia de los petenes como sitios en los cuales las aves realizan funciones importantes de sus ciclos de vida gracias a la compleja estructura vegetal que poseen, misma que brinda sustrato y protección a los nidos a la vez que permite la existencia de comunidades de presas diversas y abundantes.

Conclusiones

En la temporada de nortes 2016 fueron registradas siete especies de aves acuáticas que utilizaron el petén Homochén para anidar: *A. alba*, *C. cochlearius*, *E. rufescens*, *E. thula*, *E. tricolor*, *P. brasiliensis* y *P. ajaja*, que formaron una colonia de enero a mayo de 2016. Durante este periodo se contabilizaron 338 nidos en un área muestreada de 900 m². *E. thula* y *E. rufescens* fueron las especies con el mayor número de nidos de la colonia.

El arribo de las distintas especies al petén es asincrónico, como también lo son los picos de producción de nidos de cada especie. Se presume que este patrón ayuda a evitar la competencia interespecífica.

En general la colonia de aves acuáticas hizo uso de las cuatro especies de mangle disponibles en Homochén para la construcción de sus nidos: *A. germinans*, *C. erectus*, *L. racemosa* y *R. mangle*. Sin embargo, se observó que la colonia seleccionó a *R. mangle*, debido quizá a su cobertura y enramado que ofrece mayor área de sustrato y protección a las aves durante la nidificación y crianza. La compleja arquitectura que presenta *R. mangle* confiere mayor resistencia a los nidos ante los fuertes vientos presentes durante la temporada de Nortes, al mismo tiempo

que brinda mayor protección a los nidos ante el ataque de depredadores que las demás especies de mangle.

Las aves de la colonia anidaron de forma estratificada sobre las raíces y el dosel del manglar. La estratificación de las especies ocurrió en función de la talla, el peso y de la habilidad de las aves para desplazarse dentro del manglar. Las aves más grandes o de poca movilidad como *A. alba*, *P. ajaja* y *P. brasiliensis* utilizaron la parte más alta del dosel y las aves más pequeñas o de mayor agilidad, como *E. rufescens*, *E. thula*, *E. tricolor* y *C. cochlearius*, ocuparon la parte media, baja e interna del manglar. Se presume que la anidación estratificada es una forma de repartición de los recursos que reduce la competencia interespecífica.

Las aves que forman la colonia utilizaron tres estrategias de alimentación. La estrategia “de acecho” utilizada por *A. alba*, *C. cochlearius*, *E. rufescens*, *E. thula* y *E. tricolor*; la de “filtrador” realizada por *P. ajaja* y la de “zambullidor” llevada a cabo por *P. brasiliensis*. Estas estrategias de alimentación, así como el largo de sus patas permiten la explorar y explotar diferentes áreas en las zonas de forrajeo, disminuyendo así la competencia interespecífica. Sin embargo, en los momentos en los que se reduce el nivel de la columna de agua se concentran las especies ícticas en algunas pozas más profundas, por lo que las aves de la colonia compiten por estos recursos.

La dieta de los polluelos de la colonia fue 99% piscívora, se registraron 13 especies de peces y una de crustáceos. Las presas más consumidas fueron *C. artifrons*, *P. velifera* y *G. yucatanensis*, que son especies consideradas como eurihalinas, de amplia distribución y de fácil acceso. Asimismo, poseen gran contenido calórico en comparación con otras presas potenciales presentes en Homochén, por lo que son presas ideales durante la etapa de crecimiento y formación de plumas de los polluelos.

Homochén es un sistema con recursos vegetales y alimentarios limitados; sin embargo la coexistencia de las especies, mediada por la reducción de la competencia interespecífica, se debe a la asincronía en el arribo de las especies

para anidar en el petén y en la producción máxima de nidos; a las capacidades físicas de las aves que determinan su distribución espacial en el manglar; las diferentes estrategias de forrajeo que utilizan para alimentarse; así como a la compleja arquitectura de la vegetación presente en el petén.

La principal amenaza para la prevalencia de los nidos de las aves de la colonia son los fuertes vientos que azotan la zona en la época de “nortes”. Otra de las causas de mortalidad es la depredación que, sobre huevos y crías: *Q. mexicanus* en el caso de huevos y el volantón de *B. virginianus* en el caso de polluelos aprovechan la ausencia de los padres que abandonan el petén en busca de alimento. El turismo alternativo resulta ser otra amenaza para la estabilidad de la colonia debido a que la presencia humana induce el abandono de los nidos por parte de los padres, poniendo en riesgo el éxito de la nidada.

Literatura citada

- Anderson, M. J., Gorely, R. N., y Clarke, K. R. (2008). *PERMANOVA+Primer: Guide to Software and Statistical Methods*. Plymouth, UK: PRIMER-E Ltd.
- Agraz-Hernández, C.M., Noriega-Trejo, R., López-Portillo, J., Flores-Verdugo, F.J. y Jiménez-Zacarias, J.J. 2006. Guía de campo. Identificación de los manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. 45 p.
- Alvarado, G. M. 2004. Importancia de los islotes del Parque Nacional Manuel Antonio, Costa Rica como sitios de anidación y descanso para aves acuáticas. *Brenesia* 61: 105-108.
- Álvarez-Anguiano, J. 2018. Ecología trófica de un gremio de aves en la costa norte de Yucatán. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Anderson, D.W. y Keith, J.O. 1980. The human influence on seabird nesting success: conservation implications. *Biological Conservation* 18: 65-80.
- Badillo, A.M., M.F. López, T.A. Gallardo y C.X. Chiappa. 2014. Catálogo de aves de la costa norte de Yucatán. CONACYT, UNAM, México, 167 pp.
- Barquete, V., Bugoni, L. y Vooeren C.M. 2008. Diet of neotropic cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) in an estuarine environment. *Marine Biology* 153: 1-443.
- Baxter, G.S. 1996). Provision of supplementary nest material to colonial egrets. *Emu. Moonee Ponds* 96(3): 145-150.
- Baxter, G.S. y Fairweather P.G. 1994. Phosphorus and nitrogen in wetlands with and without egret colonies. *Australian J. Ecology*. 19: 409-416.
- Becerril F, Carmona R. 1997. Nesting of water birds in Ensenada de La Paz, Baja California Sur, Mexico (1992–1994). *Cienc. Mar.* 23: 265–271.
- Berlanga, H., V., Rodríguez-Contreras, A., Oliveras de Ita, M., Escobar, M., Rodríguez, L., Vieyra, y J., Vargas. 2008. Red de Conocimientos sobre las Aves de México (AVESMX). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Blanco D. 1999. Los Humedales como Hábitat de aves acuáticas. *Boletín UNESCO, Uruguay.*: 208-217.
- Berlanga-Cano, M., P. Wood, J. Salgado-Ortiz, E.M. Figueroa-Esquivel y J. Correa-Sandoval. 2000. Laguna de Términos. In: M.C. Arizmendi & L. Márquez (eds.). Áreas de importancia para la conservación de las aves de México. CIPAMEX-CONABIO, pp. 67-70.
- Bonilla-Gómez J.L., Chiappa-Carrara X. 2013. Efectos ambientales en peces costeros lagunares de Yucatán, México: Un enfoque del análisis espacio-temporal utilizando métodos multidimensionales. Editorial Académica Española, España. 60 p.
- Britton, R.H. y Moser, M.E. 1982. Siza Specific predation by herons and its effect on the sex-ratio of natural populations fish *Gambusia affinis* Baird and Girard. *Oecologia* 53:14-151.

- Buckley, F.G. y Buckley, P.A. 1980. Habitat selection and marine birds. In Burger, J., Olla, B.L. & Winn, H.E. (eds) *Behavior of Marine Animals*, Vol. 4: 69–112. Plenum Press, New York.
- Buckton, S. T., Brewin, P. A., Lewis, A., Stevens, P. y Ormerod, S. J. 1998. The distribution of dippers, *Cinclus cinclus* (L.), in the acid-sensitive region of Wales, 1984-95. *Freshwater Biology*, 39: 387-396.
- Cairns, D. K. y Kerekes, J. J. (2000). Fish harvest by common loons and common mergansers in Kejimikujik National Park, Nova Scotia, Canada, as estimated by bioenergetic modelling. En, Comín, F. A.; Herrera, J. A. y Ramírez, J. (eds.): *Limnology and aquatic birds. Monitoring, modelling and management. Proceedings of the 2nd International Symposium on Limnology and Aquatic Birds*, 125-135 pp. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida.
- Capul-Magaña F. 2000. Aves acuáticas del estero El Salado, Puerto Vallarta, Jalisco. *Huitzil* 1(1),0.
- Capul-Magaña, F.G. 2004. Observaciones sobre la anidación de tres especies de ardéidos en el estero Boca Negra, Jalisco, México. *Huitzil* 5 (1):7-11.
- Carrera, E. y De la Fuente G. 2003. *Inventario y Clasificación de Humedales en México*. Parte I, Ducks Unlimited de México A.C., México.
- Chiappa-Carrara, X. 2015. Consideraciones bio-ecológicas para establecer las zonas prioritarias para la conservación de la biodiversidad costera de Yucatán. Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica IN219515.
- Contreras, L. 2016. Estudio de una comunidad reproductora de aves acuáticas en un petén de la costa norte de Yucatán durante la temporada de nortes. Tesis de licenciatura. 55 pp.
- Correa-Sandoval, J. y Contreras Balderas A.J. 2008. Distribution and abundance of shorebirds in the coastal wetlands of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Wader Study Group Bulletin*. 115 (3): 148-156. *Wader Study Group Bulletin*. 115. 148-156.
- Correa-Sandoval, J., S. Hernández-Betancourt, M. Berlanga-Cano, B. MacKinnon, P. Wood & J. Salgado-Ortiz. 2000. Humedales costeros del norte de la península de Yucatán. In: M.C. Arizmendi & L. Márquez (eds.). *Áreas de importancia para la conservación de las aves de México*. CIPAMEXCONABIO, 75-76 pp.
- Custer, T. y Osborn, R. 1978. Feeding Habitat Use by Colonially-Breeding Herons, Egrets, and Ibises in North Carolina. *The Auk*, 95(4), 733-743.
- De Dios A.C. 2014. Ecología trófica de un gremio de aves acuáticas durante la temporada de reproducción en la costa norte de Yucatán. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- De la Peña, M. R. 1986. Guía de aves argentinas. Planes de Ciencia y Técnica. 1. Buenos Aires, Argentina.
- Denis, D. 2016. Diferencias morfométricas entre pichones hermanos en siete especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga de Birama, Cuba. *Revista cubana de ciencias biológicas*. 4. 67-75.

- Denis, D., Mugica, L. y Torrella L. 1999. Nuevos reportes sobre la época reproductiva de aves acuáticas coloniales en Cuba. *El Pitirre* (1): 7-9.
- Diario Oficial del Gobierno del Estado de Yucatán. 2010. Decreto que establece el Área Natural Protegida denominada Reserva Estatal de Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán. 4-19 pp.
- Draulans D. 1988. Effects of fish-eating birds on freshwater fish stocks: an evaluation. *Biological Conservation*. 44. 251-263.
- Dusi, J.L. y Dusi R.D. 1987. A thirty-four-year summary of the status of Heron colony sites in the coastal plain of Alabama, USA. *Colonial Waterbirds* 10(1): 27-37.
- Eaton, S. W. 1988. Great Horned Owl *Bubo virginianus*. Pp. 204 in Andrlle, R. F., & J. R. Carroll (eds.). *The atlas of breeding birds in New York Stat~ Ithaca, New York*.
- Eckert, A. W. y Karalus, K. E. 1987. *The owls of North America (North of Mexico)*. Weathervane Books. New York, USA.
- Enríquez-Rocha, P. L. y Rangel-Salazar, J. L. 1996. Nest site records of the Yucatan Great Horned Owl in Sian ka'an, Mexico. *Ornitología Neotropical*. 7 (2): 149-151.
- Ivlev, V. S. 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press. New Haven.
- Farmer, M. 1991. Reddish egret of the lower Laguna Madre. Texas. U.S Lower Rio Grande National Wildlife Refuge. Texas. U.S.A.
- Fasola, M., y Alieri, R. (1992). Nest Site Characteristics in Relation to Body Size in Herons in Italy. *Colonial Waterbirds*, 15(2), 185-191.
- Gallardo-Torres A., Badillo-Alemán M., Galindo De Santiago C., Loera-Pérez J., García-Galano T. y Chiappa-Carrara X. 2012. Catálogo de Peces de la Costa Norte de Yucatán. Universidad Nacional Autónoma de México, 182 p.
- Gallardo-Torres A., Badillo-Alemán M., Galindo De Santiago C., Loera-Pérez J., Rioja-Nieto R. y Chiappa-Carrara X., 2012. Listado taxonómico de los peces de la Laguna Boca de la Carbonera, Yucatán: un primer paso para el manejo y evaluación de los recursos costeros del norte de Yucatán. En Sánchez AJ, Chiappa-Carrara X, Brito Pérez R (eds) *Recursos Acuáticos Costeros del Sureste*. CONCIYTEY - UNAM, 1106 p.
- García-Borboroglu, P. y Yorrio, P. 2004. Habitat requirements and selection by Kelp Gull (*Larus dominicanus*) in central and northern Patagonia, Argentina. *Auk* 121:243-252.
- Gawilik, D. 2002. The effects of prey availability on the numerical response of wading birds. *Ecological Monographs*. 72 (3), 329-346.
- Goodsell, J. T. 1990. Distribution of waterbird broods relative to wetland salinity and pH in south-western Australia. *Aust. Wildl. Res.* 17: 219-229.
- Gretch, M. 1987. Great Horned Owl predation of Great Blue Heron. *The Kingbird*. (37):6.

- Gobierno del Estado de Yucatán- Secretaría de Ecología. 2006. Programa de manejo de la Reserva Estatal El Palmar. 17-18 pp.
- Guadarrama P., Salinas-Peba L., Chiappa-Carrara X. y Ramos-Zapata J.A. 2018. Florística, composición y estructura de las comunidades vegetales de la porción occidental de la Reserva Estatal Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89 (2018): 784 – 805.
- Gurrola-Hidalgo, M.A., Sánchez-Hernández C. y Romero-Almaraz M.L. 2009. Dos nuevos registros de alimentación de *Quiscalus mexicanus* y *Cyanocorax sanblasianus* en la costa de Chamela, Jalisco, México. *Act. Zool. Mex.* 25(2): 427- 430.
- Halse, S., Williams, M., Jaensch, R. y Lane, J. 1993. Wetland characteristics and waterbird use of wetlands in South-western Australia. *Wildlife Research.* 20. 103-126.
- Hancock, J. y J.A. Kushlan (1984): *The heron handbook*. Harper and Row, New York.
- Harrison, C. y Castell, P. 1998. *Bird Nests, Eggs and Nestlings of Britain and Europe*. London: HarperCollins.
- Hilaluddin, J.N.S. y Shawl, T.A. 2003. Nest site selection and breeding success by Cattle Egret and Little Egret in Amroha, Uttar Pradesh, India. *Waterbirds* 26:444-448.
- Holt, D.W. 1994. Effects of Short-eared Owls on Common Tern colony desertion, reproduction and mortality. *Colon. Waterbirds* 17:1-6.
- Hoogland, J.L. y P.W. Sherman. 1976. Advantages and disadvantages of Bank Swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecological Monogr.* 46: 33-58.
- Howell S.N.G. y Webb S. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press. New York. USA.
- Hutto, R.L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Pages 455-476 in *Habitat Selection in Birds* (M. L. Cody, Ed.). Academic Press, New York.
- Hynes, B.N. 2001. *The ecology of running waters*. Blackburn Press. Caldwell.
- Ivlev, V. S. 1961. *Experimental Ecology of The Feeding of Fishes*. Yale University Press, New York. 302.
- Kerekes, J., Duggan, M., Tordon, R., Boros, G. y Bronkhorst, M. 1997. Abundance and distribution of fish-eating birds in Kejimikujik National Park, Canada (1988-1994). En, Faragó, S. y Kerekes, J. J. (eds.): *Limnology and waterfowl. Monitoring, modelling and management*, pp. 211-227. Wetlands International Publication, 43. Sopron.
- 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*. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 14:159-165.
- Kushlan, J.A. y Hancock, J.A. 2005. *The Herons*. Oxford University Press. 433 pp.

- Kushlan, J.A., Steinkamp, M.J., Parsons, K.C., Capp, J., Acosta-Cruz, M., Coulter, M., Davidson, I., Dickson, L., Edelson, N., Elliot, R., Erwin, R.M., Hatch, S., Kress, S., Milko, R., Miller, S., Mills, K., Paul, R., Phillips, R., Saliva, J.E., Sydeman, B., Trapp, J., Wheeler J. y Wohl, K. 2002. Waterbird Conservation for the Americas: The North American Waterbird Conservation Plan, Version 1. Washington, DC: Waterbird Conservation for the Americas; 78 p.
- König C. y Weick F. 2010. Owls of the world. A&C Black, London.
- Lefebvre, G. and Poulin, B. 1997. Bird community in Panamian black mangroves: potential effects of physical and biotic factors. *Journal of Tropical Ecology*, 13:97-113.
- Lefebvre, G., Poulin, B. and McNeil, R. 1994. Temporal dynamics of mangrove bird communities in Venezuela with special reference to migrant warblers. *The Auk* 111(2):405-415.
- López-Ornat, A. y Ramo, C. 1992. Colonial waterbird populations in the Sian Ka'an Biosphere Reserve (Quintana Roo, México). *Wilson Bull.* 104(3): 501-515.
- MacKinnon H.B. 1993. Important breeding colonies of aquatic birds on island within Laguna Yalahau, Quintana Roo, México. *Sian ka'an Journal* 1: 57-58.
- Marín, G.E., Guevara, E.V. y Bastidas L.V. 2003. Algunos componentes y aspectos ecológicos de la dieta de aves Ciconiiformes en ecosistemas marino-costeros. *Saber, Universidad de Oriente* 15, 99-105.
- Maxwell II, G.R. y H. W. Kale II (1977) Breeding biology of five species of herons in coastal Florida. *Auk* 94(2):689-700.
- McCrimmon, D.A., Jr. 1978. Nest site characteristics among five species of herons on the North Carolina coast. *Auk* 95(2): 267-280.
- Miranda, L. and J. A. Collazo. 1997b. Food habits of 4 species of wading birds (Ardeidae) in a tropical mangrove swamp. *Colonial Waterbirds* 20: 413-418.
- Mitsch, W.J. y Gosselink, J.G. 2000. *Wetlands*, 3rd ed. John Wiley, New York.
- Mock, D.W. 1975. Feeding methods of the boat-billed heron: a deductive hypothesis. *Auk*, 92: 590–592.
- Mohd-Azlan, J. 2010. Community Ecology of Mangrove Birds. Ph D. Thesis. Charles Darwin University. Darwin
- Moreno A. B., Lagos, A.R. y Alves, M.A. 2005. Water depth selection during foraging and efficiency in prey capture by the egrets *Casmerodius albus* and *Egretta thula* (Aves: Ardeidae) in an urban lagoon in Rio de Janeiro state, Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.* 95 (1) 107-109.
- Murkin, H. R., Murkin, E. J. y Ball, J. P. 1997. Avian habitat selection and prairie wetland dynamics: a 10-year experiment. *Ecological Applications*, 7: 1144-1159.
- Navarro, A. y Benítez, H. 1995. El dominio del aire. 216. La ciencia desde México. Fondo de Cultura Económica SEP-CONACYT Edición 1ª. México. 138 p.

- Nelson, B. 2005. Pelicans, cormorants and their relatives: Pelecanidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Anhingidae, Phaethontidae. Oxford University Press. Oxford. U.K. 406-407pp.
- Nisbet, I.C.T. y Welton, M.J. 1984. Seasonal variations in breeding success of common terns – consequences of predation. *Condor* 86: 53–60.
- Ntiamo-Baidu, Y., Piersma, T., Wiersma, P., Poot, M., Battley, P. y Gordon, C. 1998. Water depth selection, daily feeding routines and diets of waterbirds in coastal lagoons in Ghana. *Ibis*, 140: 89-103.
- Palacio-Nuñez, J., Clemente-Sánchez, F., Herrera-Haro, J. Ortega-Escobar, M., García-Bojalil, C. y Larqué-Saavedra A. 2000. Ornitofauna acuática y ribereña del ecosistema de la media luna, Rio Verde, San Luis Potosí, México. *Agrociencia* 34 (3) 303-310.
- Pagano, L. y Chiale, M.C. 2016. Ñacurutú (*Bubo virginianus*) nidificando en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. *Nuestras Aves*. 61.
- Parker, G. R., Petrie, M. J. y Sears, D. T. 1992. Waterfowl distribution relative to wetland acidity. *Journal of Wildlife Management*, 56: 268-274.
- Parsons, K.C. 1995. Heron nesting at Pea Patch Island, Upper Delaware Bay, USA: abundance and reproductive success. *Colonial Waterbirds* 18(1): 69-78.
- Primelles, J. 2016. Ecología reproductiva de la Seviya (*Platalea ajaja*, Aves: Threskiornithidae), en la Bahía del Jato, Camagüey, Cuba. *Revista cubana de ciencias biológicas*. 4, 20-66.
- Quintana F., Yorio P., Lisnizer N., Gatto A. y Soria G. 2004. Diving behavior and foraging areas of the Neotropic Cormorant at a marine colony in Patagonia, Argentina. *Wilson Bulletin* 116:83–88.
- Ramo, C. y Busto, B. 1993. Resource use by herons in Yucatan wetland during the breeding season. *The Wilson Bulletin*. 105 (4): 573-586.
- Rangel-Salazar, J.L., Enríquez-Rocha, P.L. Y Guzman-Poó J. 1993. Colonias de reproducción de aves costeras en Sian Ka'an. 833-840. En: *Biodiversidad marina y costera de México*. S.I., Salazar-Vallejo y N.E. González (eds). Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México, 865.
- RAMSAR. 2008. Declaración de Changwon sobre el bienestar humano y los humedales. 10ª Reunión de la Conferencia de las Partes en la Convención RAMSAR,
- Roberge, J.M., Angelstam, P. 2004. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology* 18(1):76-85.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* 2, 352-388 pp.
- Rueden, C. T.; Schindelin, J. y Hiner, M. C. et al. (2017), "ImageJ2: ImageJ for the next generation of scientific image data", *BMC Bioinformatics* 18:529, PMID 29187165
- Schmitter-Soto, J. J. 1998. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. Guías Científicas ECOSUR. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas: 239 pp.

- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental, especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010. 1-30.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2016. <http://smn.cna.gob.mx/es/>
- Siegel-Causey, D. y Kharitonov, S.P. 1990. Colony formation in seabirds. *Current Ornithology* 5:223-271.
- Solano, M.F. 2017. Estructura de las comunidades de peces y aves en un humedal costero: Estudio base para la conservación de la biodiversidad de la costa norte de Yucatán. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Trexler, J.C., Tempe, R.C. y Travis, J. 1994. Size-Selective Predation of Sailfin Mollies by Two Species of Heron. *Oikos*. 69. 250-258.
- Van Vessem, J. y Draulans D. 1986. The adaptive significance of colonial breeding in the Grey Heron: inter and intra colony variability in breeding success. *Ornis Scand* 17: 356-362.
- Villarreal-Orias, J., Pereira-Chaves, J. y Salazar-Chacón, M. 2010. Colonia de piqueros morenos (*Sula leucogaster*) del Caribe sur, Costa Rica: una supervivencia amenazada. *Zeledonia*. 14. 14-20.
- Weber, W. J. (1975): Notes on Cattle Egret breeding. *Auk* 92(1): 111-117.
- Wilson, T., Green, W. y Palacios E. 2012. Reddish egret conservation action plan. Reddish egret conservation planning workshop. 54 pp.
- White, J.G., Antos, M.J., Fitzsimons, J.A. & Palmer, G.C. 2005: Non-uniform bird assemblages in urban environments: the influence of streetscape vegetation. — *Landscape and Urban Planning* 71: 123–135.
- Yanosky, A.A., Escalante, A., Schuchmann, K. y Kittlein, M. 2000. Ecología de una comunidad de aves vadeadoras en el noreste argentino. En E. Cabrera, C. Mercolli y R. Resquin (eds.). *Manejo de fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica*. 219-236 pp.
- Zaldívar, A. 2004. Cambios en los patrones de estructura y productividad en manglares sometidos a gradientes ambientales en una laguna costera cárstica en la Península de Yucatán (SE, México). Tesis de Maestría. CINVESTAV-IPN Unidad Mérida. Mérida, Yucatán, México. 78 p.
- Žydelist, R. y Kontautas, A. 2008. Piscivorous birds as top predators and fishery competitors in the lagoon ecosystem. *Hydrobiologia* 611, 45-54.

ANEXOS

ANEXO I. Aves que forman la colonia reproductora en Homochén



Ardea alba.



Cochlearius cochlearius.



Egretta rufescens.



Egretta thula.



Egretta tricolor.



Phalacrocorax brasilianus.



Platalea ajaja.

Imágenes: Robles-Toral y Badillo-Alemán

ANEXO II. Especie de mangle que son utilizadas como sustrato para la construcción de nidos



Avicennia germinans



Conocarpus erectus



Laguncularia racemosa



Rhizophora mangle



Imágenes: Salinas-Peba y Naturalista.org

ANEXO III. Presas consumidas por la colonia de aves acuáticas de Homochén



Menidia colei



Mayaheros urophthalmus



Mugil curema



Eucinostomus argenteus



Eucinostomus gula



Eucinostomus harengulus



♂



♀

Cyprinodon artifrons

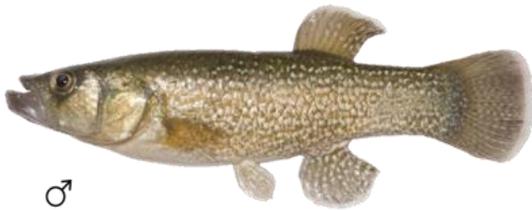


♂



♀

Jordanella pulchra



♂



♀

Fundulus grandissimus



♂



♀

Fundulus persimilis



Floridichthys polyommus



Poecilia velifera



Belonesox belizanus



Gambusia yucatana

Imágenes tomadas de Gallardo *et al.* (2014)

ANEXO IV. Ambiente y hábitat de las presas consumidas por la colonia de aves acuáticas de Homochén

Ambiente y hábitat de las especies de peces consumidos por los polluelos de la colonia (Gallardo-Torres *et al.*, 2012b).

Especie	Ambiente				Hábitat		
	Dulceacuícola	Salobre	Marino	Demersal	Bentónico	Bentopelágico	Pelágico
<i>M. curema</i>		X	X			X	
<i>M. colei</i>		X					X
<i>C. artifrons</i>	X	X	X		X		
<i>F. polyommus</i>	X	X				X	
<i>F. grandissimus</i>	X	X				X	
<i>F. percimilis</i>	X	X				X	
<i>J. pulchra</i>	X	X		X			
<i>B. belizanus</i>	X	X		X			
<i>G. yucatanana</i>	X	X				X	
<i>P. velifera</i>	X	X				X	
<i>Eucinostomus</i> sp.	X	X	X			X	
<i>M. urophthalmus</i>	X	X				X	