



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**  
UNIDAD ACADÉMICA YUCATÁN

**Ecología trófica de un gremio de aves en la costa norte de Yucatán**

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

**JOCELYN ALVAREZ ANGUIANO**

TUTOR PRINCIPAL:

**DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MÉRIDA

COMITÉ TUTOR:

**DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM

**DR. CARLOS YAÑEZ ARENAS**

PARQUE CIENTÍFICO Y TECNOLÓGICO DE YUCATÁN

**DR. LUIS DANIEL ÁVILA CABADILLA**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA

**DR. GUILLERMO JUAN FERNÁNDEZ ACEVES**

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA UNAM

SISAL, YUCATÁN JULIO 2018



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.



## **Ecología trófica de un gremio de aves en la costa norte de Yucatán**

### **T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

**JOCELYN ALVAREZ ANGUIANO**

TUTOR PRINCIPAL:

**DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MÉRIDA

COMITÉ TUTOR:

**DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA UNAM

**DR. CARLOS YAÑEZ ARENAS**

PARQUE CIENTÍFICO Y TECNOLÓGICO DE YUCATÁN

**DR. LUIS DANIEL ÁVILA CABADILLA**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA

**DR. GUILLERMO JUAN FERNÁNDEZ ACEVES**

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA UNAM

SISAL, YUCATÁN JULIO 2018

## Agradecimientos

A la **Máxima Casa de Estudios UNAM**.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (**PCMyL**) por albergarme y por el apoyo económico para las actividades complementarias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACyT**) por la beca, sin la cual no hubiera sido económicamente viable mi vida durante el desarrollo de este proyecto y mi estancia en Sisal.

Al director de esta tesis, el **Dr. Xavier Chiappa Carrara**, por aceptar ser mi tutor, por la confianza que depositó en mí, por el seguimiento y compromiso que han permitido la culminación de este trabajo.

Al Comité Tutor y Jurado **Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo, el Dr. Carlos Yáñez Arenas, el Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla y el Dr. Guillermo Fernández Aceves** por sus importantes contribuciones y sus valiosísimas observaciones.

A la **M. en C. Maribel Badillo Alemán técnico del Laboratorio de Ecología Costera** que ha sido un pilar fundamental en esta tesis, agradezco poner a mi disposición de forma muy generosa, equipo, material, tiempo y apoyo en el laboratorio y en campo.

A la **M. en C. Korynthia López Aguiar** y a la **Dra. Norma Angélica Marquéz Velázquez**, responsables del **Laboratorio de Química** ya que me permitieron el uso del espacio, la liofilizadora, material y tiempo para explicarme todo.

Al **Dr. Alfredo Gallardo Torres** por el apoyo, atención y tiempo brindado en mi estancia en el **Laboratorio de Biología de la Conservación** en el **Parque Científico y Tecnológico de Yucatán**.

A **M. en C. Diana Juárez Bustos**, por su amabilidad, atención y apoyo.

Al **Dr. Edlin Guerra** por la ayuda, asesoramiento y disponibilidad con el uso del software Primer.

Al **Dr. Norberto Colín** y el **Dr. Héctor Gutiérrez** por los comentarios aportados en este escrito.

Al **Biól. Pedro Javier Robles Toral** por su ayuda y compromiso en campo, su inestimable ayuda en el procesamiento de las muestras y por las observaciones para la elaboración de esta tesis.

## Agradecimientos personales

Le agradezco a la persona más importante de mi vida, **María Anguiano** mi mamá, la que ha consagrado gran parte de su vida en mi formación y educación, la que me inculcó el amor a la ciencia y a la biología.

A **Ricardo Gaytan**, por apoyarme en cada decisión que tomé a lo largo de este proyecto, por motivarme y ayudarme tanto y por su amor.

Al Dr. **Xavier Chiappa** porque aprendí mucho de él y que además de ser un excelente tutor y docente es una persona excepcional.

A **Maribel** por su amistad, su apoyo y porque se involucró de manera fraternal en mis vivencias personales.

Al **Dr. Luis Daniel** que siempre tuvo tiempo de apoyarme.

A mi amiga, mi hermana, mi diseñadora y artista favorita, **Karla Paulina Hernández Martínez del Campo** porque nos llevamos en el corazón y en la mente.

A **Magda Arreola**, por la confianza que depositó en mí y la ayuda que me brindó todo el tiempo.

A **Negrito, Juanita y Nico** que se convirtieron en parte de mi familia y recibirme en su casa con los brazos abiertos.

A mis amigos que a lo largo de estos años me han ayudado a vivir y disfrutar el calor yucateco :) **César, Melo, Ale, Fer, Tona, Charly, Issac, Leslie, Dani y Pedro**, gracias por todos los buenos momentos.

A mis amigas **Alma y Andrea** por las innumerables risas, desvelos, km y lágrimas desde que comenzó esta travesía.

A mis amigos **Gil y Lola** por que han estado siempre y porque fueron parte esencial de mi vida en la maestría en el tiempo libre y por su manera de ver la vida.

A mis amigas que están en Michoacán, **Alina, Mayrita, Harumi, Cinthia y Mimi**, porque aun estando lejos, estamos juntas.

A **Enrique Mex Esquivel** por su ayuda en campo y el conocimiento aportado.

Al fotógrafo **Carlos Riquelme** por brindarme sus excelentes fotografías que forman parte de este trabajo.

*Dedico este trabajo con todo mi amor a Ricardo que siempre estuvo a mi lado.*

## Índice

Índice de figuras.....	VII
Índice de tablas.....	VII
Índice de gráficos.....	VIII
Resumen .....	9
Abstract.....	11
Introducción .....	13
Antecedentes .....	15
Justificación .....	18
Hipótesis .....	19
Predicciones .....	19
Objetivo general.....	20
Objetivos particulares.....	20
Metodología .....	21
Área de estudio.....	21
Especies de aves objeto de estudio .....	23
Caracterización de la dieta de las aves piscívoras. ....	29
Caracterización de las crías objeto de estudio. ....	31
Caracterización de la comunidad de peces.....	32
Análisis de datos .....	32
Caracterización de la dieta de las crías de un gremio de aves piscívoras....	32
Comparar las diferentes especies de aves en relación a su dieta.....	33
Evaluar el grado de selectividad de las presas y los atributos seleccionados .....	35
Resultados.....	37
Caracterización de la dieta de las crías de un gremio de aves piscívoras....	38
Comparar las diferentes especies de aves en relación a su dieta.....	43
Evaluar el grado de selectividad de las presas y los atributos seleccionados .....	48
Discusión .....	53
Conclusiones.....	62

Referencias.....	63
Anexo 1.....	72
Anexo 2.....	72

## Índice de figuras

<b>Figura 1</b> Área de estudio a) Ubicación geográfica de la RECYMCNY. b) Vista panorámica de la ciénaga Homochén donde se aprecia el petén. c) Vista aérea de la ciénaga y petén, 144m Tomada y modificada de Google Earth 2017. _____	23
<b>Figura 2</b> Cormorán oliváceo <i>Phalacrocorax brasilianus</i> a) adulto b) pollo. Fotografías: Carlos A. Ricalde / Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera _____	24
<b>Figura 3</b> Garza blanca <i>Ardea alba</i> a) adulto y b) pollo. Fotografías: Carlos A. Ricalde _____	25
<b>Figura 4</b> Garza de dedos amarillos <i>Egretta thula</i> a) adulto y b) pollo. Fotografías: Carlos A. Ricalde/ Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera _____	26
<b>Figura 5</b> Garza tricolor <i>Egretta tricolor</i> a) adulto y b) pollo Fotografías: Carlos A. Ricalde/ Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera. _____	27
<b>Figura 6</b> Garza rojiza <i>Egretta rufescens</i> a) adulto (morfotipo oscuro) y b) pollos morfotipo blanco y oscuro. Fotografías: Carlos A. Ricalde / Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera _____	28
<b>Figura 7</b> Garza cucharón <i>Cochlearius cochlearius</i> a) adulto y b) pollo. Fotografías: Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera / Carlos A. Ricalde _____	29
<b>Figura 8</b> Obtención del bolo a partir del regurgito de los polluelos. _____	30
<b>Figura 9</b> Obtención de las medidas de las presas a) Longitud total b) Altura _____	31
<b>Figura 10</b> Obtención de las medidas de cada polluelo a) ancho del pico b) longitud total de la unla y c) longitud total del pico. _____	32
<b>Figura 11</b> Red de interacciones entre las especies de aves y las presas. _____	51
<b>Figura 13</b> Distribución espacial de los peces en la ciénaga a-Jpul b-Cart c-Mcol d-Fpol e-Pvel f-Bbel g-Gyuc h-Curo i-Fper j-Eusp. Los números corresponden a zonas respecto al petén a la orilla. Las letras corresponden a la Columna de Agua siendo S-aguas superfici ales M-media agua B-Bentos. _____	73

## Índice de tablas

<b>Tabla 1</b> Se asignó un acrónimo a cada especie en las gráficas y cuadros con la primera letra del género y las tres primeras letras de la especie.....	37
<b>Tabla 2</b> Número total de muestras de bolo alimentario de cada especie. Número de muestras obtenidas directamente de las crías. ....	38

**Tabla 3** Listado taxonómico de las presas consumidas por el gremio de aves piscívoras. Hábitat, ambiente y talla máxima (Longitud total o Longitud estándar) de las presas consumidas por el gremio de aves piscívoras (Gallardo-Torres, et al., 2012; WoRMS)..... 40

**Tabla 7** Clasificación de cada una de las especies de peces en función del número de especies de aves que la consumen (número de interacciones), con relación al total de las especies de peces: Especies centrales (C); especies con un número intermedio de interacciones (I) y especies periférica (P). Las especies de peces están ordenadas (de arriba hacia abajo) en orden decreciente con relación al número de especies de aves que la consumen. Las especies de aves están ordenadas (de izquierda a derecha) en orden decreciente con respecto al número de especies de peces centrales en su dieta..... 52

## Índice de gráficos

**Gráfico 1** Intervalos de talla de las presas consumidas por las especies que forman el gremio de aves piscívoras. Las cajas representan la variación en los tamaños de peces encontrados en los bolos de cada ave. La línea en las cajas representa el promedio de las tallas consumidas. La línea vertical representa el tamaño mínimo y máximo de las presas consumidas. Todas las tallas están representadas en Longitud estándar (Ls). Ordenado de menor a mayor número de especies de presas. Indicando el número de presas analizadas. De acuerdo a la prueba de permutaciones realizada, las diferencias en los tamaños de las presas de cada especie es significativamente distinta ( $P < 0.05$ ). ..... 41

**Gráfico 2** Consumo porcentual por sexo de las presas con dimorfismo sexual. .... 42

**Gráfico 3** Contenido calórico (Cal/g) de las especies de presas del gremio de aves piscívoras del periodo de anidación enero a junio. En las barras se muestra la media  $\pm$  desviación Estándar. .... 43

**Gráfico 4** Curvas de rango-abundancia, (arriba) se muestra el espectro trófico de cada especie de ave por individuos consumidos (abajo) se muestra por la biomasa de los individuos consumidos. En el eje X las especies de aves, en el eje Y la abundancia relativa de las presas  $\text{Log}(pi+1)$ . (1 Pvel 2 Cart 3 Fpol 4 Gyuc 5 Jpul 6 Bbel 7 Fgra 8 Fper 9 Eucisp 10 Curo 11 Mcol 12 Ppug 13 Mcur)..... 45

**Gráfico 5** Índice de Importancia Relativa (IIR). Representación gráfica de la relación porcentual de número de presas consumidas (%N), biomasa de las presas consumidas (%P) y frecuencia de ocurrencia (%FO) de las distintas especies de presas en las distintas especies de aves del gremio..... 46

**Gráfico 6** Relaciones morfométricas entre el peso del ave y el peso de la presa. Los puntos representan los individuos consumido por el ave. .... 50

## Resumen

Conocer los hábitos alimentarios de las aves aporta información básica y necesaria para comprender el papel ecológico que desempeñan en el ecosistema y dilucidar los mecanismos que permiten su coexistencia, considerando que las aves acuáticas anidan en colonias. El objetivo de este estudio fue caracterizar la dieta de pollos de aves piscívoras en la laguna costera de la costa norte de Yucatán. Para esto, se obtuvo el contenido estomacal de 38 polluelos de cinco especies de aves (*Egretta rufescens*, *E. tricolor*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Cochlearius cochlearius* y *Ardea alba*) durante la temporada de reproducción de febrero a junio del 2016. Todas las presas (n = 692) se identificaron a nivel de especie se determinó su contenido calórico. Asimismo, se evaluó la relación entre el tamaño de las presas y algunas variables morfométricas de las crías. Además, se calculó la amplitud de nicho y el grado de selectividad alimentaria de las especies. En las muestras se identificaron 12 especies de peces representando 7 familias: *Belonesox belizanus*, *Gambusia yucatanana* y *Poecilia velifera* (familia Poeciliidae); *Cyprinodon artifrons*, *Floridichthys polyommus* y *Jordanella pulchra* (familia Cyprinodontidae); *Fundulus grandissimus* y *F. persimilis* (familia Fundulidae); *Cichlasoma urophthalmum* (familia Cichlidae); *Menidia colei* (familia Atherinopsidae), *Eucinostomus* spp. (familia Gerreidae) y *Mugil curema* (familia Mugilidae). En general, las especies mejor representadas en las muestras por número de individuos y por biomasa fueron *C. artifrons*, *P. velifera* y *G. yucatanana*. El intervalo de tamaño de los organismos consumidos fue de 10 a 99 mm. Los resultados de este trabajo indican que las aves alimentan a sus crías seleccionando activamente un conjunto particular de presas y, en algunos casos, existen preferencias por el sexo; por ejemplo, las hembras de *P. velifera*, que se encuentran entre los organismos con el mayor valor calórico, son seleccionadas sobre los machos por todas las especies de aves. La selección de presas permite maximizar la cantidad de energía ingerida que es necesaria para satisfacer los requerimientos nutricionales de las crías en desarrollo. Respecto a la amplitud de nicho, presentan una estrategia generalista ya que consumen homogéneamente las presas excepto *E. thula* que presenta una mayor especialización por *G. yucatanana* y *P. velifera*. El grado de selectividad fue alto al momento en el que los padres alimentaron a sus crías. La dinámica de las poblaciones de peces es un factor clave para garantizar el éxito reproductivo de las aves

acuáticas, especialmente cuando se considera que algunos tipos de presas son especies endémicas con bajos rangos de distribución dentro de los humedales costeros de Yucatán considerando que las aves están estrechamente relacionadas con sus recursos tróficos y se distribuyen en función de la disponibilidad de peces.

## Abstract

The know the feeding habits of aquatic birds' species constitute basic and necessary information to understand the ecological roll who play this species in the ecosystem and determinate the mechanisms that modulate the coexistence, considering that the aquatics birds nest in colonies. The aim of this study was to characterize the diet of a guild of a chicks piscivorous birds in the wetlands of the northern coast of Yucatan. For this, the stomach contents of 38 chicks of five bird species (*Egretta rufescens*, *E. tricolor*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Cochlearius cochlearius*, and *Ardea alba*) was obtained during the breeding season of 2016, that spanned from February to June. All the prey (n = 692) were identified at the lowest taxonomic level and calorimetric analysis of each species were performed to determine their caloric contents. Relationships between the size of the prey and some morphometric variables of the bird's offspring were obtained. The niche amplitude and food selectivity degree of the species was calculated. In general, 12 species of fish belonging to seven families, were identified as components of the diet of the guild: *Belonesox belizanus*, *Gambusia yucatanana*, *Poecilia velifera* (Poeciliidae); *Cyprinodon artifrons*, *Floridichthys polyommus*, *Jordanella pulchra* (Cyprinodontidae); *Fundulus grandissimus*, *F. persimilis* (Fundulidae); *Cichlasoma urophthalmum* (Cichlidae); *Menidia colei* (Atherinopsidae); *Eucinostomus* spp. and (Gerreidae); *Mugil curema* (Mugilidae). The most consumed species by number and biomass were *C. artifrons*, *P. velifera*, and *G. yucatanana*. The size range of the organisms consumed was 10 to 99 mm, total length. Results indicate that birds feed their offspring by actively selecting a particular set of prey and, in some cases, there is a statistical bias towards a particular sex. Females of *P. velifera*, which are among the organisms with the highest caloric value, are preferred food items among several bird species. This selective behavior allows maximizing the amount of energy ingested necessary to satisfy the nutritional requirements of developing young individuals. The niche amplitude represents a generalist strategy due the bird's species consume homogenously the preys except *E. thula*, who represent a major specialization for *G. yucatanana* and *P. velifera*. The degree of selectivity was high when the parents feeding to their offspring. Populations dynamics of the fish is a key factor needed to guarantee the success of the offspring, especially when considering that some prey types are endemic species with narrow ranges of distribution

within the coastal wetlands of Yucatan considering that the birds have a strong relationship their trophic resources and are distributed in function of the availability of the fishes.

## Introducción

Los estudios de ecología trófica se enfocan en entender los mecanismos en los que el hábitat en conjunto con las relaciones bióticas determina el tipo de dieta y el régimen alimentario necesarios para satisfacer los requerimientos fisiológicos de las especies (Jaramillo-Londoño, 2009). En este sentido, uno de los grupos zoológicos que más se ha estudiado es el de las aves, ya que es uno de los mejores representados en cualquier ecosistema y hábitat (González, 2002). Gran parte de las especies de aves acuáticas son un elemento clave en cadena trófica ya que por lo general son consumidores secundarios en ecosistemas húmedos, aportan materia orgánica, modificadores del ambiente, además de constituir un recurso económico de gran valor (González, 1999; Blanco, 2011; Gónzález, 2002; Méndez y Derriba, 2002). Resulta de interés conocer cómo y cuándo estos organismos obtienen alimento (López de Casenave, 2001), así como comprender la dinámica de las relaciones ecológicas que existen entre las especies.

Conocer los hábitos alimentarios de cualquier organismo y, en este caso, el de las aves, aporta información básica y necesaria para comprender el papel ecológico que desempeña cada especie en el ecosistema. El alimento constituye uno de los factores extrínsecos que determinan la sobrevivencia de los organismos y por ende afecta la persistencia de sus poblaciones (Nikolsky, 1963; Wootton, 1999).

Se han realizado estudios para dilucidar los mecanismos que permiten la coexistencia de las especies, en especial considerando organismos como las aves acuáticas, que anidan en colonias multiespecíficas (Ramo y Busto, 1993; Yanosky *et al.*, 2000; Marín-Guevara y Bastidas, 2003). Los asentamientos reproductivos de las aves acuáticas suelen ubicarse en sitios próximos a fuentes abundantes de alimento, entre otros factores (Buckley y Buckley, 1980).

Varias especies de aves acuáticas ocupan nichos funcionales similares y comparten atributos morfológicos, fisiológicos, conductuales y de su historia de vida (Martínez-Ramos, 2008).

Por ejemplo, la morfología de las patas que comparten varias especies para poder caminar en aguas poco profundas o bien nadar, y la forma del pico que permite capturar las presas en fondos arenosos, cazar a las presas mientras nadan o la sensibilidad en el pico para detectar a las presas (Mugica, 2012). Al conjunto de especies que despliegan estrategias alimentarias similares se les conocen como gremios (Chapin et al., 2002; Dodds, 2002; Keddy, 2010), mismos que se definen como agrupaciones de especies que explotan de forma similar el mismo tipo de recursos presentes en el ambiente y (Smith y Smith, 2007).

El éxito reproductivo de las aves requiere que la disponibilidad de las presas sea suficiente y continua durante toda la época reproductora (Weller, 1999). Además de cubrir los requerimientos energéticos de las crías, el tipo de alimento que los padres pueden suministrarles se encuentra limitado por el tamaño de presas que pueden ser ingeridas por las crías (McLay et al., 2009). El estudio de la dieta de las aves provee información sobre la presencia de amenazas para las especies y sus poblaciones, indicando, por ejemplo, períodos de escasez de alimento (Daszak *et al.*, 2000, Becker 2003), modificaciones en las tramas tróficas (Loiselle y Blake, 1990; Brown y Ewins, 1996; Barret *et al.*, 2007). Cuando los recursos son limitados, la coexistencia de dos o más especies funcionalmente parecidas implica que hacen uso de dichos recursos de forma diferencial por lo que los nichos que ocupan están bien diferenciados (Gause, 1934; MacArthur, 1958; Smith y Smith, 2007).

En este estudio, se analizaron los recursos alimentarios que utilizan los padres de aves piscívoras para alimentar a sus pollos que comparten un sitio de anidación en la costa norte de Yucatán. En particular, evalué las dietas de cada especie de ave en relación con la composición específica del conjunto de presas potenciales y el grado de selectividad alimentaria que despliega cada especie de ave. Asimismo, estudié la progresión del tamaño de las presas que consumen las crías a lo largo de su desarrollo y calculé la cantidad de energía que aporta cada una de las especies de peces. En suma, el presente trabajo se enfocó al estudio de la ecología alimentaria de un gremio de aves piscívoras de un humedal en la costa norte de la península de Yucatán durante la época de cría con el objetivo de brindar indicios para entender los mecanismos que permiten la coexistencia de estas especies.

## Antecedentes

Uno de los componentes más carismáticos de los humedales son las aves acuáticas, estas pueden hacer uso de estos ambientes durante sólo una parte del año o por una determinada etapa como la nidificación y cría o la muda del plumaje (Blanco, 2011), muchas especies de aves acuáticas se caracterizan por nidificar en colonias generalmente grandes (Anderson y Palacios, 2007). Por ello es importante conocer los mecanismos de coexistencia y conocer los hábitos alimentarios de las especies para saber cuáles son las relaciones que se establecen entre organismos que habitan en un sitio determinado y la manera en la cual las especies se reparten los recursos alimentarios.

Al respecto, las aves acuáticas se han adaptado a las condiciones del hábitat tal es el caso de las garzas que han desarrollado técnicas de pesca y caza, que, con su aguda visión binocular, pueden calcular el ángulo exacto en el que su presa se encuentra bajo el agua, compensando la distorsión que ésta provoca. Prefieren los ambientes acuáticos donde utilizan sus largas y delgadas patas para posarse y de esta forma, se mantienen estáticas y de pie hasta que la presa pase frente a ellas. Las vértebras de su cuello están modificadas, lo que lo hace extremadamente flexible y le permite “plegarse”, obteniendo esa característica forma de “S”. Para capturar a sus presas mueven su cuello a gran velocidad y así convierten su pico en una flecha (Mugica, 2012).

Las técnicas de muestreo que sirven para conocer la alimentación varían. Se han empleado métodos invasivos, tales como la inspección visual de los tractos digestivos en garzas (Zaccagnin y Beltzer, 1982) y los lavados de estómagos. Asimismo, se han usado métodos indirectos, que consisten en la observación de las aves mientras se alimentan, el análisis de sus heces o regurgitados, así como la colecta de distintos tejidos para análisis de isótopos estables o ácidos grasos dependiendo la información que se necesite (Jenni, 1969; Ramo y Busto, 1993; Yanosky *et al.*, 2000; Holderby *et al.*, 2014; León *et al.*, 2015; González-Medina *et al.*, 2017).

La eficacia de los métodos de análisis depende de qué tan accesibles están las aves. Por ejemplo, es durante la temporada de reproducción cuando las aves acuáticas se encuentran más accesibles puesto que están cerca de la costa y están sujetas a atender el nido, ya que mientras las aves no están en temporada de reproducción están dispersas (Barret, *et al.*, 2007). Por esta razón, se ha obtenido poca información acerca de los hábitos alimentarios de las aves acuáticas adultas.

Entre los estudios en los que se ha descrito la alimentación de aves acuáticas está el realizado por Yanosky *et al.* (2000), en el que se analizaron los requerimientos de hábitat y alimentarios de 19 especies de aves vadeadoras que cohabitan en un humedal en Argentina. A pesar de que el uso espacial y temporal de los recursos se traslapa entre varias especies, las aves no tienen los mismos requerimientos alimenticios. Moreno *et al.* (2005) mencionan que la coexistencia de algunas especies de garzas se debe a las diferencias en el conjunto de presas de las que se alimentan y las diferentes profundidades en las cuales capturan a sus presas. En los estudios realizados con organismos pertenecientes a los géneros *Egretta*, *Ardea* y *Phalacrocorax*, se concluye que el componente principal en la dieta de estas aves son los peces, seguido de los insectos, anfibios y reptiles (Britto, 2013; Gianuca, *et al.*, 2012; Denis y Jiménez, 2009; Salazar *et al.*, 2005; Willard, 1985).

En México, los estudios de ecología alimentaria son aún escasos a pesar de lo importante que resultan las aves acuáticas y las interacciones ecológicas de las que forman parte. Para el área de la península de Yucatán existen algunos listados de especies y guías de aves en los que se hace una primera descripción de la dieta de algunas especies (Mackinnon, 1993; Mackinnon, 2013; Ibáñez y Álvarez, 2007). El primer acercamiento al conocimiento de las colonias de aves acuáticas en la península de Yucatán fue realizado por López-Ornat y Ramo (1986) a lo largo de los humedales de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, cuando contabilizaron las aves, áreas de crianza y sitios de alimentación.

Si bien la mayoría de los estudios sobre la ecología alimentaria de aves acuáticas se han realizado con garzas adultas, pocos hacen referencia a la dieta de los polluelos. Ramo y Busto (1993) estudiaron el hábitat, la composición y el tamaño de las presas de seis especies de

garzas de la misma colonia estudiada por López-Ornat y Ramo (1986). Utilizaron el contenido del bolo alimentario de los polluelos para estudiar la dieta y concluyen que la dieta de las diversas especies de garzas es distinta; consumen diferentes especies de presas como consecuencia de los diferentes hábitats que utilizan para anidar y no alejarse para comer.

De Dios (2014) estudió el gremio de aves en un sitio de la costa norte de Yucatán, reportando que la dieta de los polluelos (*Phalacrocorax brasilianus*, *Egretta rufescens*, *Cochlearius cochlearius*, *E. thula*, *Ardea alba*, *Nycticorax nycticorax* y *Platalea ajaja*) está compuesta, en más del 95%, por peces de 17 especies. Las dietas de las especies que estudió fueron muy similares en composición y sugiere que los recursos no deben ser limitantes para permitir la coexistencia de estas especies.

## **Justificación**

La Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán (RECYMCNY), presenta ecosistemas y una biodiversidad muy característicos, por lo cual su conservación es prioritaria para asegurar el desarrollo equilibrado y sustentable tanto de la región costera como del resto del Estado de Yucatán.

A pesar de la importancia ecológica de esta zona, no se conocen detalles sobre los sitios de anidación y de alimentación de la avifauna acuática que ahí habita. Por ello, ubicar las colonias, su composición y el número de individuos de cada especie además de obtener información detallada sobre la ecología trófica de esas especies, para entender los mecanismos que permiten la coexistencia de especies con hábitos alimentarios similares y sumados al conocimiento sobre la distribución y la abundancia de los recursos alimentarios presentes en los sitios de reproducción de las aves, resultan ser la base necesaria para formular programas de manejo y establecer zonas prioritarias para la conservación.

Este trabajo aporta información acerca del espectro trófico y sobre la manera en la que un gremio de aves acuáticas piscívoras utiliza los recursos alimentarios presentes en un sitio particular en la costa norte de Yucatán, conocido como el petén de Homochén. En éste, las aves no sólo comparten un espacio reducido para anidar, sino que se alimentan de un conjunto de presas que provienen de las mismas zonas de forrajeo. Por lo tanto, es posible abordar preguntas relacionadas con los mecanismos que permiten la coexistencia de estas especies. Para ello, se evaluó la selección de las presas que hacen los padres para satisfacer las necesidades energéticas a lo largo del desarrollo de las crías.

## **Hipótesis**

1. El uso diferencial de los recursos alimentarios ya sea por especie, sexo o talla de las presas, favorece la coexistencia de las especies de aves puesto que así se reduce la competencia interespecífica.
2. Las presas que los padres seleccionan para sus crías son las que mayor contenido calórico aportan, debido a los requerimientos energéticos de las crías en crecimiento.
3. Conforme las crías crecen, las presas que los padres les brindan serán más grandes.

## **Predicciones**

- Los recursos alimentarios no son ilimitados por lo que, para reducir la competencia interespecífica, cada especie accederá a un conjunto diferente de presas ya sea de especies diferentes, de tallas diferentes o seleccionando el sexo. El espectro trófico de las crías de cada especie será distinto considerando la composición específica de la dieta.
- Dada la alta demanda energética que exige la etapa de crecimiento y generación de plumas, se espera que los padres alimenten a sus crías de las especies de presas de mayor aporte calórico para satisfacer dichos requerimientos energéticos. La proporción sexual de las presas presentes en el contenido estomacal de las crías de las especies de aves piscívoras analizadas, presentarán sesgos significativos hacia las hembras.
- En el grupo de especies de aves estudiadas, los padres brindan presas completas a las crías. Por ello, el intervalo de tamaños de los peces consumidos será más amplio en las crías más grandes, puesto que tienen la capacidad de alimentarse de presas más grandes.

- 

## **Objetivo general**

- Inferir la ecología alimentaria de los polluelos un gremio de aves piscívoras en un humedal de la Costa Norte de Yucatán.

## **Objetivos particulares**

### 1. CARACTERIZACIÓN DE LA DIETA DE LAS CRÍAS DE UN GREMIO DE AVES PISCÍVORAS

- Caracterizar la dieta de las crías de un gremio de aves piscívoras, a través de la obtención del bolo alimentario (identidad taxonómica, tamaño y sexo de cada presa).
- Determinar el valor energético de cada especie y sexo de las presas consumidas.

### 2. COMPARAR LAS DIETAS DE LAS ESPECIES DE AVES

- Estimar y comparar la amplitud de nicho trófico del gremio de aves piscívoras en el área de estudio

### 3.- EVALUAR EL GRADO DE SELECTIVIDAD POR LAS PRESAS

- Determinar la selectividad de los recursos de acuerdo a la abundancia de la ictiofauna presente en el sitio de anidación.
- Evaluar la relación entre el tamaño de las crías y el tamaño de los peces consumidos para determinar la selectividad de las presas con base en su tamaño.

## Metodología

### Área de estudio

La Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán (RECYMCNY) se localiza en los municipios de Hunucmá, Ucú, Progreso, Ixil, Motul, Dzemul, Telchac Puerto, Sinanché, Yobaín, Dzidzantún y Dzilam de Bravo, abarcando una superficie total de 54,776.726 hectáreas. (Figura 1a). Esta reserva colinda al Norte con el Golfo de México, al Oeste con la Reserva Estatal El Palmar, enlistada entre los humedales de importancia como Sitio Ramsar, al Este con la Reserva Dzilam de Bravo y a 50 km al sur se encuentra la capital Mérida (de Dios, 2014).

La RECYMCNY es una terraza cárstica de topografía plana. Esta configuración permite la infiltración del agua de lluvia, la cual disuelve la roca formando “karst”, facilitando el flujo de aguas subterráneas. La región tiene un clima cálido seco a semi seco: BSI (h) w (i’), con una temperatura que va desde los 24 a los 28 °C, y una precipitación media anual de 700-800 mm.

Se presentan tres temporadas climáticas, la temporada de secas, lluvias y nortes.

La temporada de Secas (marzo a mayo) se caracteriza por presentar las precipitaciones mínimas, que van de 0 – 30 mm y las temperaturas más altas (36 - 38°C); lluvias (junio a octubre) con 125 mm promedio de precipitación y la temporada de nortes (noviembre a febrero) que se caracteriza por la influencia de vientos polares, acompañados por bajas presiones atmosféricas, temperatura media de 23°C y precipitación de 40 mm (Echeverría y Piña, 2003).

La costa de la reserva presenta una gran heterogeneidad ambiental que abarca hábitats tanto acuáticos como terrestres. Los paisajes naturales empiezan a partir de la plataforma sumergida caracterizada por su poca pendiente a la que le sigue un conjunto de islas de barrera (García de Fuentes *et al*, 2011). Al interior de las barras arenosas, se extiende una banda de lagunas rodeadas por manglares y petenes (islotos con vegetación de selva mediana

que se desarrollan entre el manglar) (Flores y Espejel, 1994). La vida de estos islotes gira en torno de un cenote o manantial y el equilibrio se mantiene entre el aporte de agua dulce y salada (Vega-Cendejas, 2004; Berlanga-Robles *et al.*, 2008; García *et al.*, 2011). Enseguida de los manglares, se puede encontrar una franja de sabana formada por pastizales y selvas inundables. En el interior, destaca la selva baja caducifolia y hacia el occidente, una pequeña porción de selva mediana subperennifolia, ambas muy alteradas por el desarrollo de actividades agropecuarias (García *et al.*, 2011).

En la región noreste de la RECYMCNY, a los 21°11'52.8" N y 89°56'48.6" O se ubica la ciénaga Homochén que forma parte de una franja de amortiguamiento y conectividad entre el mar y la tierra (Figura 1a). La ciénaga Homochén es el hábitat natural de una gran diversidad de especies de vida silvestre, incluyendo aves migratorias. Cuenta con un pequeño petén que cubre un área de 6,500 m<sup>2</sup> (Figura 1b, c) compuesto por asociaciones vegetales de mangle rojo (*Rhizophora mangle*), blanco (*Laguncularia racemosa*), negro (*Avicennia germinans*) y botoncillo (*Conocarpus erectus*). En el interior del petén se encuentra un manantial que vierte agua dulce a la ciénaga durante todo el año, lo que permite el crecimiento y desarrollo de peces, crustáceos, moluscos y reptiles permanentemente (de Dios, 2014).

Las características de este petén hacen que sea el sitio elegido para alimentarse y reproducirse por aves migratorias y residentes tales como patos, garzas, cormoranes, espátulas entre otras especies (*Phoenicopterus ruber*, *Egretta rufescens*, *Laucophaeus atricilla*, *Fulica americana*, *Phalacrocorax brasilianus*, *Eudocimus albus*, *Platalea ajaja*). Además, algunas de estas especies tienen importancia económica, ecológica y/o están bajo un estatus de protección nacional e internacional.

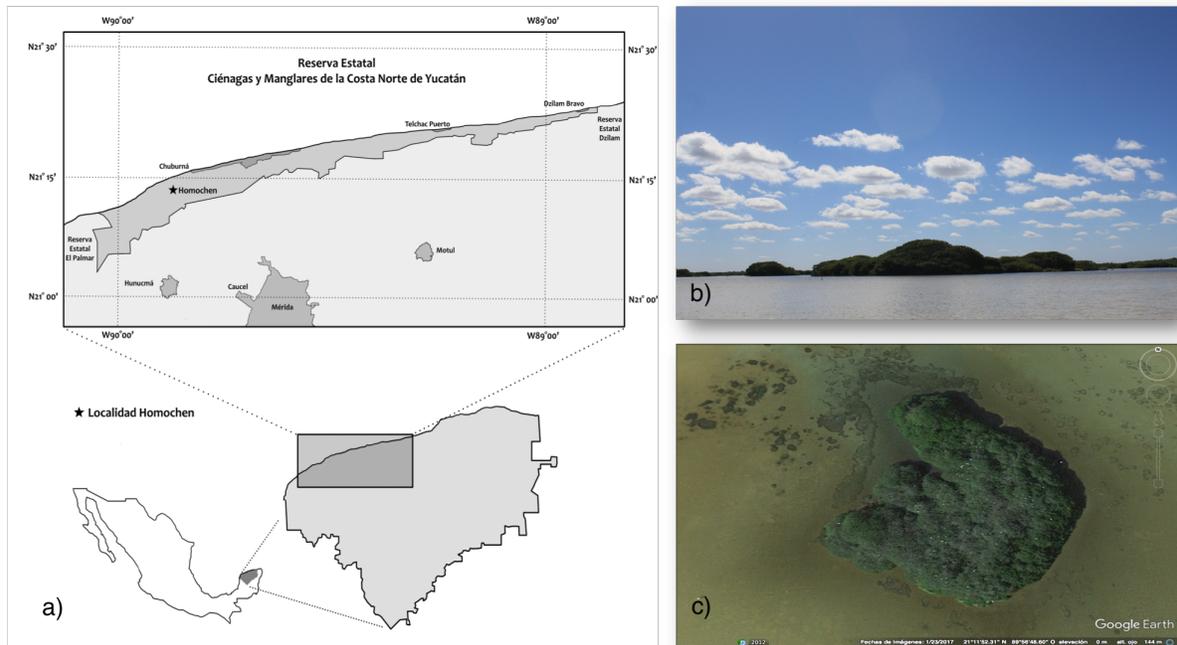


Figura 1 Área de estudio a) Ubicación geográfica de la RECVMNY. b) Vista panorámica de la ciénaga Homochén donde se aprecia el petén. c) Vista aérea de la ciénaga y petén, a 144 m de altura snmm (Tomada y modificada de Google Earth 2017).

## Especies de aves objeto de estudio

Descripción de las especies que forman el gremio de aves piscívoras. Se ordenaron sistemáticamente de acuerdo con la lista de especies de la AOS (American Ornithologists Society). (Chesser *et al*, 2018)

Orden: Suliformes

Familia: *Phalacrocoracidae*

- *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin, 1789) Cormorán oliváceo

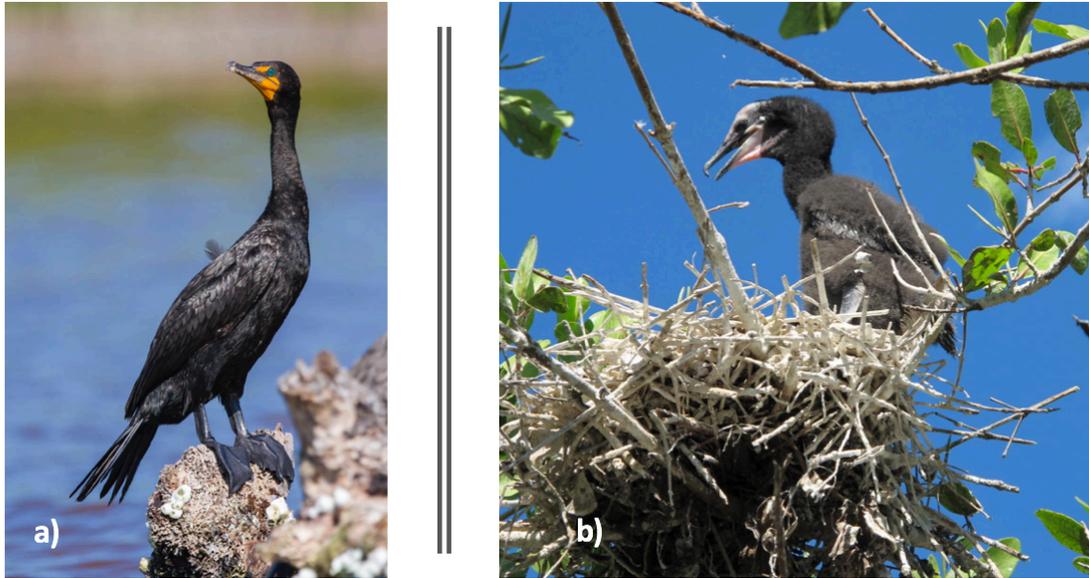


Figura 2 Cormorán oliváceo *Phalacrocorax brasilianus* a) adulto b) pollo. Fotografías: Carlos A. Ricalde / Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera

Los cormoranes son aves con plumaje de color negro, poseen cuerpos delgados, de cuello largo y alas relativamente cortas, picos largos con un gancho en la punta, patas palmeadas y negras. Los cormoranes son aves buceadoras que se alimentan debajo del agua propulsándose con sus patas (Ashmole, 1971). Estos se alimentan principalmente de peces bentónicos y de pequeños invertebrados, que capturan durante sus buceos en aguas de poca profundidad, en las cercanías de la costa (Johnsgard, 1993). Se agrupa en colonias para anidar sobre las copas de los mangles, pone de 3 a 4 huevos blancuzcos en un nido construido con palos y ramas secas, cubierto con hojas. La eclosión de los pollos es asincrónica (Badillo Alemán, *et al.*, 2014).

Orden: Ciconiiformes

Familia: Ardeidae

- *Ardea alba* (Linnaeus, 1758) Garza blanca



Figura 3 Garza blanca *Ardea alba* a) adulto y b) pollo. Fotografías: Carlos A. Ricalde

Ave grande blanca (1040 mm Longitud máxima), pico largo y amarillo, patas largas y negras. Reproducción: Pone de 3 a 5 huevos de coloración azul verdoso. Anida en colonias junto a otras especies de garzas y tienden a hacer sus nidos en lugares elevados. Esta especie es fundamentalmente piscívora, aunque también se ha encontrado en su dieta insectos, crustáceos, anfibios y en ocasiones ratones y aves pequeñas (Lorenzon, *et al.*, 2012; de Dios, 2014). Para cazar, deja que la presa se acerque hasta poder alcanzarlas con el pico, el cual utiliza como arpón (Badillo Alemán, *et al.*, 2014; Olivares, 1973; Stiles y Skutch, 1998; Peterson y Chalif, 2008; Hume, 2011, NAS, 2016)

Orden: Ciconiiformes

Familia: Ardeidae

- *Egretta thula* (Molina, 1782) Garza dedos amarillos



*Figura 4 Garza de dedos amarillos Egretta thula a) adulto y b) pollos. Fotografías: Carlos A. Ricalde/ Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera*

Es una pequeña (675 mm longitud máxima) garza de color blanco con pico delgado y negro, patas negras y dedos amarillos. La ausencia de esta ave en marismas, pantanos y bahías puede reflejar disturbios en el ecosistema tales como contaminación del suelo o del agua, pérdida de hábitat o disturbios humanos. Anida en colonias y pone de 3 a 5 huevos de color verde azulado sobre una plataforma de palos en arbustos, suelo o mangle. A menudo se alimenta activamente, caminando o corriendo en aguas poco profundas, también permanece quieta esperando que la presa se acerque, o puede agitar los sedimentos del fondo con las patas para asustar a la presa en movimiento. Su dieta es variada, compuesta principalmente peces, pero también se encuentran crustáceos, anfibios, reptiles, insectos y hasta pequeños mamíferos (Badillo Alemán, *et al.*, 2014, NAS, 2016).

Orden: Ciconiiformes

Familia: Ardeidae

- *Egretta tricolor* (Statius Muller, 1776) Garza tricolor



*Figura 5 Garza tricolor Egretta tricolor a) adulto y b) pollo Fotografías: Carlos A. Ricalde/ Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera.*

Garza mediana (740 mm de longitud máxima) de cuerpo delgado y serpenteado, principalmente color gris con cuello café y vientre blanco. Pone de 3 a 4 huevos de color verde azulados. Se le ve anidando con otras garzas. Principalmente se alimenta de pequeños peces, aunque también se han encontrado crustáceos, insectos y anfibios. Busca su alimento en aguas poco profundas parándose quieta y esperando que se acerque su presa, a veces es muy activo y remueve los sedimentos del fondo con las patas o corriendo en busca de bancos de peces (Badillo Alemán, *et al.*, 2014; NAS, 2016).

Orden: Ciconiiformes

Familia: Ardeidae

- *Egretta rufescens* (Gmelin, 1789) Garza rojiza

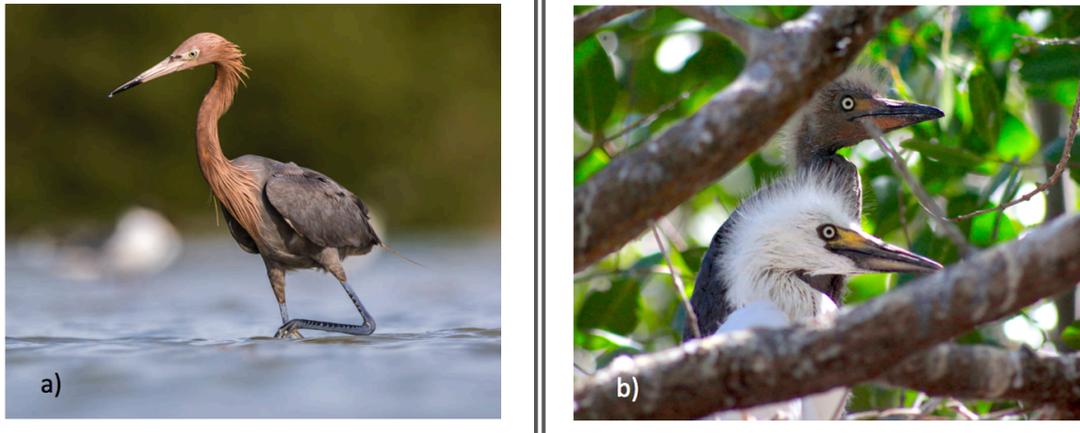


Figura 6 Garza rojiza *Egretta rufescens* a) adulto (morfotipo oscuro) y b) pollos morfotipo blanco y oscuro. Fotografías: Carlos A. Ricalde / Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera

Es una garza de talla mediana (760 mm Longitud máxima), cuyo plumaje presenta dos morfotipos oscuro y blanco, en el oscuro el cuerpo es gris neutro con la cabeza y el cuello color café oxidado, pico color carne y negro con negro en la punta, patas azulosas. El morfotipo blanco es escaso, las plumas son totalmente blancas, el pico y patas igual que el morfotipo oscuro. Pone de 3 a 4 huevos de color verde azulado. Anida en colonias sobre el manglar con otras especies de garzas. Esta especie tiene gran variedad de comportamientos de alimentación, a menudo muy activo, corriendo con la cabeza inclinada y cambiando de dirección o saltando de lado, se puede quedar quieta y desplegar las alas, así los peces pequeños buscan refugio de manera instintiva en el área sombreada. Se alimenta principalmente de pequeños peces, aunque también se ha encontrado anfibios y crustáceos (Badillo Alemán, *et al.*, 2014).

Orden: Ciconiiformes

Familia: Ardeidae

- *Cochlearius cochlearius* (Linnaeus, 1766) Garza cucharón

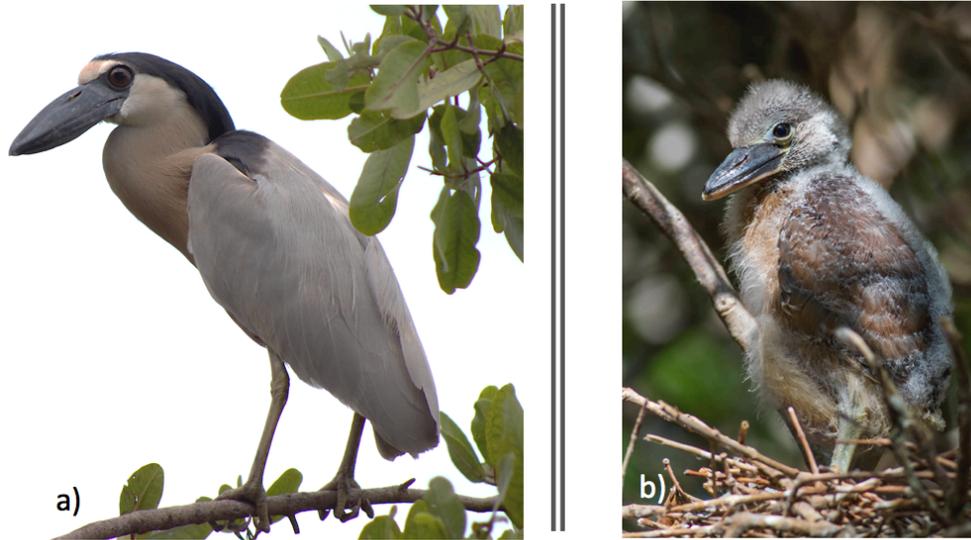


Figura 7 Garza cucharón *Cochlearius cochlearius* a) adulto y b) pollo. Fotografías: Imágenes del Laboratorio de Ecología Costera / Carlos A. Ricalde

Garza robusta y pequeña (530 mm Longitud máxima), fornida, cabezona, ojos grandes, oscuros, enorme y ancho pico en forma de zapato. Adultos presentan corona y nuca color negro que contrasta con el color de su frente, presentan una cresta larga que se mantiene recostada sobre su nuca. Tímida de hábitos nocturnos. Percha y anida en colonias. Deposita de 2 a 3 huevos de color blanco-azulados (Badillo Alemán *et al.*, 2014). Busca su alimento utilizando su pico en movimientos de “cuchareo” bajo el agua poco profunda, generalmente se alimenta de peces o ranas.

Caracterización de la dieta de las aves piscívoras.



*Figura 8 Obtención del bolo a partir del regurgito de los polluelos.*

El bolo alimentario de cada especie se obtuvo a partir del regurgito espontáneo de los polluelos ubicados en nidos de fácil acceso (Figura 8). Algunas muestras se obtuvieron directamente de las crías durante la toma de medidas, en algunos casos el polluelo era inaccesible y sólo se obtuvo el regurgito para la especie. La captura y manipulación de los polluelos estuvo de acuerdo con las leyes del gobierno mexicano y contó con la autorización de la Dirección General de Fauna Silvestre (SGPA/DGVS/02210/13). Los bolos alimentarios colectados se enjuagaron con agua destilada, para posteriormente colocarlos en papel de aluminio y en una bolsa de plástico con cierre hermético, la cual se mantuvo en hielera para su posterior análisis en el laboratorio. Este se utilizó para la caracterización de la dieta del gremio de aves piscívoras, a través de la identificación de las presas contenidas. En total, se realizaron siete muestreos para la colecta del bolo alimentario de las crías, entre las 10:00 y 15:00 h, durante la temporada reproductora (enero y junio). El traslado al sitio de muestreo se realizó a bordo de una embarcación de remos. Una vez en el petén, se ubicaron los nidos de las garzas de cada especie por medio de la técnica “búsqueda libre” (nidos detectados en el área). Los nidos de cada especie se identificaron ya sea por la presencia de los pollos, adultos o por la estructura del nido. La identificación de las especies de aves se realizó con ayuda de Badillo-Alemán *et al.* (2014).

En el laboratorio, el bolo alimentario se procesó separando las diferentes presas que lo conformaban. Las presas en su mayoría eran peces o restos de peces los cuales se identificaron hasta el nivel taxonómico posible con base en literatura especializada y con ayuda del Catálogo de peces de la Costa de Yucatán (Gallardo Torres *et al.*, 2014). De cada presa (peces) contenida en los bolos alimentarios se obtuvo la longitud total (LT,  $\pm 0.1$  cm)

(Figura 10a) y el peso húmedo con una balanza digital ( $\pm 1$  g) y se registró el número de machos y hembras en las especies con dimorfismo sexual. Una vez registradas las variables morfométricas, las presas fueron congeladas para su posterior análisis.



Figura 9 Obtención de las medidas de las presas: a) Longitud total y b) Altura

Para estimar la preferencia alimentaria de las aves con base en el aporte calórico de cada tipo de presa, se utilizó la técnica de calorimetría. Esta técnica consiste en estimar el contenido calórico o energético de una muestra en peso seco a través de su combustión en una bomba calorimétrica. Para ello, las muestras de peces se liofilizaron y se molieron en un molino de café, para posteriormente conformar pastillas de 0.3 g por triplicado, de cada presa y de cada sexo en las especies de peces con dimorfismo sexual. Finalmente, las pastillas se procesaron en una Bomba Calorimétrica Parr 6725, para lo cual se obtuvo el peso inicial y final del alambre y de la pastilla de combustión (Rosas *et al.*, 2002).

### Caracterización de las crías objeto de estudio.

A cada una de las crías de las cuales se obtuvo el bolo alimentario se le midió la longitud del ala derecha con un Vernier ( $\pm 0.1$  cm) (Figura 10b), la longitud total del culmen expuesto (desde la base del cráneo hasta la punta) ( $\pm 0.1$  cm) y la longitud estándar del pico (desde los orificios nasales hasta la punta) ( $\pm 0.1$  cm) (Figura 10c). Asimismo, se midió la altura y el ancho del pico (de un costado a otro) a nivel de los orificios nasales con un vernier ( $\pm 0.1$  mm). El peso de cada individuo se obtuvo con un dinamómetro previamente calibrado

colgando un saco de manta y colocando al organismo dentro de éste ( $\pm 0.1$  g). Al finalizar el registro de datos y la recolecta del bolo alimentario, los pollos fueron reintegrados a sus nidos.



*Figura 10 Obtención de las medidas de cada polluelo a) ancho del pico b) longitud total de la unla y c) longitud total del pico.*

## Caracterización de la comunidad de peces

La abundancia de presas en los alrededores del petén estudiado fue estimada a partir de datos generados por el Laboratorio de Ecología Costera de la UMDI- Sisal. La obtención de estos datos fue a través de la colecta mensual de peces durante un año en la ciénaga Homochén (PERMISO DE COLECTA: DGOPA.05112.230508). Se realizaron muestreos desde octubre de 2015 hasta agosto de 2016 en 3 diferentes sitios, Estación 1 (orilla de la ciénaga), Estación 2 (zona Oeste del petén Homochén: área de influencia de agua dulce) y Estación 3 (zona Este del petén Homochén: área con reducida influencia directa de agua dulce). Se realizaron arrastres en cada estación de muestreo utilizando un chinchorro de 25 m de longitud con una caída de 1 m y una abertura de malla de 3 mm (Solano-Mendoza, 2017).

## **Análisis de datos**

Caracterización de la dieta de las crías de un gremio de aves piscívoras.

Las especies de las presas se identificaron hasta nivel de especie o género y se anotó la presencia esporádica de otros taxa. Se estimó el porcentaje numérico de las presas y su biomasa para cada especie de ave. Se cuantificó la presencia de machos y hembras de los peces consumidos que presentan dimorfismo sexual externo (*Floridychthys polyommus*, *Cyprinodon artifrons* y *Poecilia velifera*).

La estimación del contenido energético de las presas se realizó con individuos de especies consumidas por las aves en los meses de enero a junio para lo que se seleccionaron individuos de diferentes sexos. El contenido energético se calculó a partir de la siguiente fórmula

$$Hg = \frac{(\Delta T \text{ } ^\circ\text{C} * W) - e1 - e2}{m}$$

dónde:

Hg = energía bruta de la muestra (cal/g)

$\Delta T \text{ } ^\circ\text{C}$  = diferencia de temperatura entre T  $^\circ\text{C}$  inicial y T  $^\circ\text{C}$  final.

W = constante de estandarización (391.0742472) para evaluaciones en el Parque Científico Yucatán

e1 = valor de corrección por el gasto de NaOH

e2 = valor de corrección de combustión del alambre (peso inicial del alambre – peso final del alambre \* 1400)

m = peso de la muestra (g)

El resultado obtenido se extrapoló al peso total seco del ejemplar y finalmente al peso húmedo, con lo cual se obtuvo el aporte energético medio de cada una de las presas identificadas.

### Comparar las especies de aves en relación a su dieta

Se realizaron curvas de rango-abundancia; estas curvas permiten una comparación gráfica de la riqueza trófica (número de puntos), sus abundancias relativas, la forma de las curvas

(equidad) y, además, conservan la identidad de las presas que componen el espectro trófico de las especies (Feinsinger, 2004).

El muestreo de los bolos alimentarios permitió estimar el porcentaje numérico de las presas y la biomasa de cada grupo por especie de ave.

Para identificar las posibles preferencias alimentarias del gremio de aves piscívoras, se estimó la Frecuencia de ocurrencia (FO) de una presa en los bolos alimentarios de las crías y también se estimó el índice de importancia relativa (IIR).

La Frecuencia de Ocurrencia consiste en contabilizar las veces que aparece una presa determinada en el contenido estomacal (Hyslop, 1980; Pinkas *et al.*, 1971). Este método indica las posibles preferencias alimenticias y se calcula con la siguiente fórmula:

$$\%FO = \frac{E}{NE}$$

%FO = Porcentaje de frecuencia de ocurrencia

E = Número de estómagos que presentaron un determinado tipo de alimento.

NE = Número total de estómagos con alimento.

Con el porcentaje de peso y la frecuencia de aparición, se obtiene el índice de importancia relativa sugerido por Pinkas *et al.*, (1971) que es útil para interpretar de mejor manera la importancia de las presas; de esta forma, se puede determinar cuáles son las presas más importantes expresadas en porcentaje, y así permitir comparaciones entre especies con la siguiente fórmula de Índice de Importancia Relativa (Cortés, 1997).

$$IIR = \frac{(AR + FO)}{2}$$

AR = Abundancia relativa

FO = Frecuencia de ocurrencia

La evaluación de la amplitud del espectro trófico permite evaluar el nivel de especialización de los organismos. Esta medida se determinó mediante el índice de Levins (1968), el cual propone que la amplitud puede ser estimada a partir de la uniformidad de la distribución de los individuos entre los diversos recursos alimentarios (Krebs, 1999). Los valores obtenidos fueron estandarizados con el método de Hurlbert (1978); este índice ( $B_A$ ) adquiere valores de 0 a 1. Cuando  $B_A \approx 0$ , el índice indica a dietas especializadas, es decir cuando los individuos se alimentan preferentemente de un único tipo de alimento (mínima amplitud de la dieta, máxima especialización). Cuando  $B_A \approx 1$  indica un consumo generalista cuando la especie consume los diferentes recursos alimentarios en la misma proporción, lo que significa que la especie no discrimina entre los recursos alimentarios y por lo tanto su nicho trófico es más amplio posible. El índice se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$B_A = \frac{\left(\frac{1}{\sum p_i^2}\right)^{-1} - 1}{n_i - 1}$$

donde  $p_i$  es la proporción con la cual cada categoría de la presa  $i$  contribuye a la dieta, y  $n_i$  es el número de posibles componentes alimentarios

### Selectividad de las presas y atributos seleccionados

Se relacionaron los hábitos alimentarios de cada especie de ave con la abundancia de la ictiofauna en el ambiente. Para establecer si los animales seleccionan los recursos alimenticios que consumen se cuantificó su grado de selección usando el Índice de selectividad de Ivlev ( $E_i$ ) (Ivlev, 1961):

$$E_i = \frac{[r_{(i)} - p_{(i)}]}{[r_{(i)} + p_{(i)}]}$$

$r_i$  es la proporción relativa (%) del ítem consumido

$p_i$  es la proporción del ítem de alimento presente en el ambiente (%)

Los valores de  $E_i$  fluctúan entre -1 (que implica rechazo o selección negativa de un alimento) y 1 (que implica preferencia o selección positiva), mientras que un valor de  $E=0$  supone un consumo de alimento aleatorio (al azar o en proporción a su oferta ambiental).

Se obtuvieron las relaciones morfométricas entre crías y peces consumidos, para esto sólo se tomaron en cuenta las muestras de alimento obtenidas directamente de los polluelos para poder relacionar las tallas de las crías con el de las presas. Se aplicó una prueba de correlación de Pearson en Graphpad Prism 5.0 (GraphPad Software Inc., San Diego, CA).

Se identificaron las especies presas periféricas y centrales estimando su índice central-periféricas en la red ( $G_c$ ).

$$G_c = \frac{(K_i - K_{mean})}{SD_K * K_i}$$

donde:

$K_i$  es el número de interacciones para las especies de aves,  $K_{mean}$  es la cantidad media de enlaces en la red para todas las especies de aves, y  $SD_K$  es la desviación estándar del número de enlaces para las especies de aves ( $G_c > 1$  especies centrales y  $G_c < 1$  para las especies periféricas).

$G_c > 1$  indica especies con mayor número de interacciones en relación con otras y se considera que constituyen el núcleo generalista.

$G_c < 1$  indica especies con menor número de interacciones en relación con otras del mismo nivel trófico y se considera que constituyen la periferia de las redes.

## Resultados

Se identificaron anidando siete especies de aves acuáticas. En el mes de enero se encontró a *Phalacrocorax brasilianus* y *Egretta rufescens*. En febrero las mismas especies más *E. thula*. En marzo se encontró *E. tricolor*, *Cochlearius cochlearius* y *Ardea alba* y a finales de abril comenzó la anidación de *Platalea ajaja*.

La especie *Platalea ajaja* no pudo ser considerada en este estudio ya que anida en el petén, pero no fue posible obtener ningún bolo alimentario de las crías.

*Tabla 1 Acrónimo asignado a cada especie formado por la primera letra del género y las tres primeras letras de la especie.*

Familia	Género	Especie	Acrónimo
<i>Phalacrocoracidae</i>	<i>Phalacrocorax</i>	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Pbra
<i>Ardeidae</i>	<i>Ardea</i>	<i>Ardea alba</i>	Aalb
	<i>Egretta</i>	<i>Egretta thula</i>	Ethu
		<i>Egretta tricolor</i>	Etri
		<i>Egretta rufescens</i>	Eruf
	<i>Cochlearius</i>	<i>Cochlearius cochlearius</i>	Ccoc

## Caracterización de la dieta de las crías de un gremio de aves piscívoras.

En total se obtuvieron 63 muestras, 35 de ellas fueron directo de las crías y las demás fueron regurgitos espontáneos y no se identificó a qué pollo pertenecía el bolo alimentario como se muestra en la Tabla 2.

**Tabla 2** Número total de muestras de bolo alimentario de cada especie. Número de muestras obtenidas directamente de las crías.

Especie	<i>n</i>	Directo de crías
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	13	3
<i>Ardea alba</i>	9	4
<i>Egretta thula</i>	12	6
<i>Egretta tricolor</i>	12	8
<i>Egretta rufescens</i>	13	10
<i>Cochlearius cochlearius</i>	4	4
TOTAL	63	35

Nota: *n*= tamaño de la muestra

Se obtuvieron 679 peces, con las familias Cyprinodontidae y Poeciliidae mejor representadas en los bolos y 9 camarones del género *Palaemon* de todas las especies de aves seleccionadas (Tabla 3). Se identificaron 12 especies de peces pertenecientes a 7 familias y una especie de camarón.

Se determinó el tamaño y sexo de las presas para cada especie de presa. *Ardea alba* consumió presas con intervalos de talla más grandes (de 35 mm hasta 90 mm de longitud total) que las demás aves, sus presas van. En cambio, *Cochlearius cochlearius* consumió las presas consistentemente más pequeñas (< 35 mm de longitud total). En las demás especies de aves, el intervalo de las tallas de los peces que consumen fue amplio (Gráfico 1). De acuerdo con la determinación de sexo en las presas, las especies del gremio de aves consumieron mayoritariamente las hembras de las especies con dimorfismo sexual, como *Poecilia velifera*, *Cyprinodon artifrons* y *Floridychtys poliomus*. Las presas de *Egretta thula* fueron hembras en su totalidad; *Cochlearius cochlearius* consumió sólo cuatro individuos machos de la

especie *Cyprinodon artifrons*. *Egretta tricolor* también consumió sólo hembras de *P. velifera* y de *F. poliommus*, así como algunos machos de *C. artifrons*. En la dieta de *A. alba* se encontró solamente *P. velifera* de las especies con dimorfismo y se encontró un consumo preferencial por las hembras de esta especie. *Egretta rufescens* consumió más hembras que machos de las tres presas con dimorfismo. *Phalacrocorax brasilianu*, que consumió mayor número de machos que de hembras de la especie *Floridychtys poliommus* (Gráfico 2).

En general, los valores energéticos de los peces consumidos en los meses de enero a junio variaron de 3000 a 4500 Cal/g (Gráfico 3). Los organismos con más contenido energético fueron las hembras de *Poecilia velifera*, seguidos por *Gambusia yucatanana*. Los organismos con menor menor contenido energético pertenecen a *Mugil curema* y los machos de *Poecilia velifera*.

*Tabla 3 Listado taxonómico de las presas consumidas por el gremio de aves piscívoras. Hábitat, ambiente y talla máxima (Longitud total Lt de la punta del hocico hasta la punta de la aleta caudal o Longitud estándar (Ls) desde el hocico hasta el final de las escamas) de las presas consumidas por el gremio de aves piscívoras (Gallardo-Torres et al., 2012; WoRMS).*

<i>Familia</i>	Género	Especie	Hábitat	Ambiente	Logitud máx (mm)
Mugilidae	<i>Mugil</i>	<i>Mugil curema</i>	Bentopelágico	Marino	910mm <sub>Lt</sub>
Atherinopsidae	<i>Menidia</i>	<i>Menidia colei</i>	Pelágica	Salobre	52.4mm <sub>Lt</sub>
Fundulidae	<i>Fundulus</i>	<i>Fundulus grandissimimus</i>	Bentopelágico	Agua dulce-salobre	200mm <sub>Lt</sub>
		<i>Fundulus persimilis</i>	Bentopelágico	Agua dulce-salobre	108mm <sub>Ls</sub>
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon</i>	<i>Cyprinodon artifrons</i>	Bentopelágico	Agua dulce-salobre-marino	60mm <sub>Lt</sub>
	<i>Floridychtys</i>	<i>Floridychtys poliommus</i>	Bentopelágico	Agua dulce-salobre	110mm <sub>Lt</sub>
	<i>Jordanella</i>	<i>Jordanella pulchra</i>	Demersal	Agua dulce-salobre	40mm <sub>Lt</sub>
Poeciliidae	<i>Belonesox</i>	<i>Belonesox belizanus</i>	Demersal	Agua dulce-salobre	200mm <sub>Lt</sub>
		<i>Gambusia yucatana</i>	Bentopelágico	Agua dulce-salobre	55mm <sub>Ls</sub>
		<i>Poecilia velifera</i>	Bentopelágico	Agua dulce-salobre	150mm <sub>Ls</sub>
Gerridae	<i>Eucinostomus</i>	<i>Eucinostomus</i> spp	Demersal	Agua salobre-marino	230mm <sub>Lt</sub>
Cichlidae	<i>Cichlasoma</i>	<i>Cichlasoma urophthalmum</i>	Bentopelágico	Agua dulce-salobre	394mm <sub>Lt</sub>
Palaemonidae	<i>Palaemon</i>	<i>Palaemon</i> sp.	—	Agua dulce-salobre	—

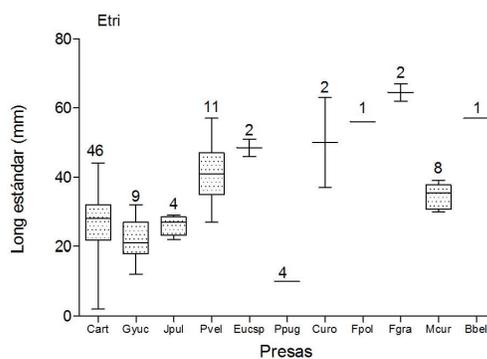
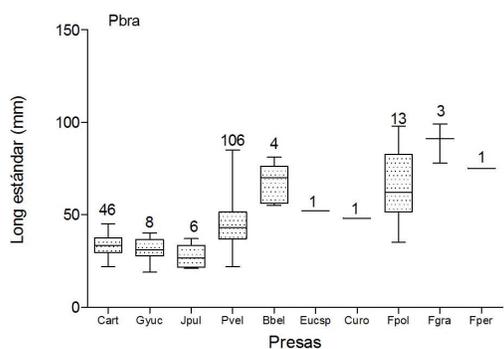
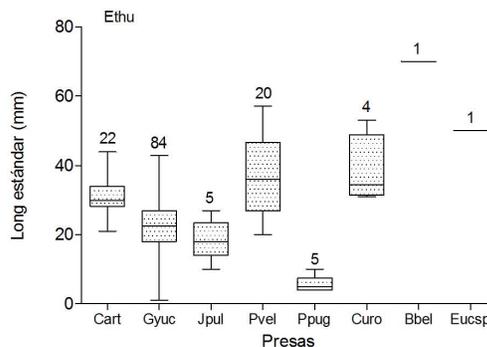
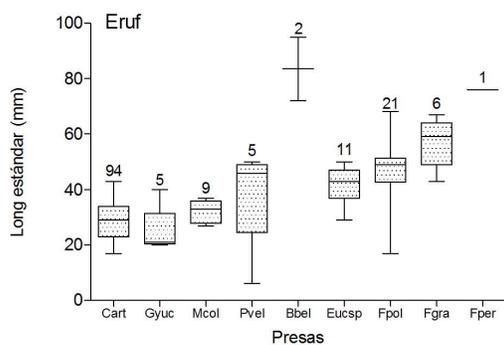
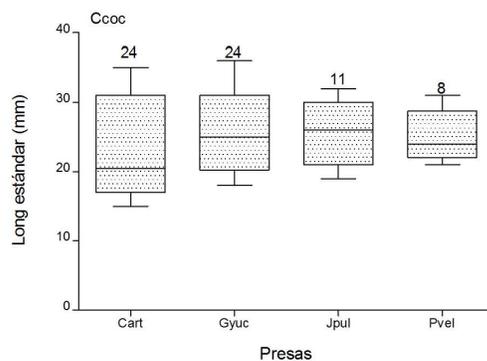
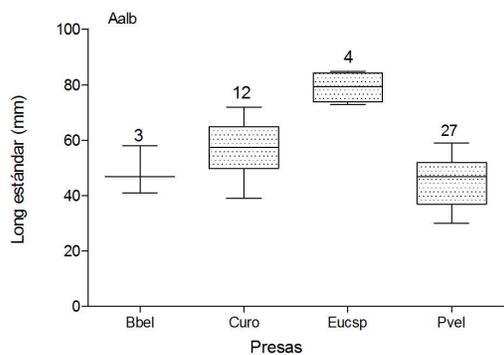


Gráfico 1 Intervalos de talla de las presas consumidas por las especies que forman el gremio de aves piscívoras. Las cajas representan la variación en los tamaños de peces encontrados en los bolos de cada especie de ave. La línea en las cajas representa el promedio de las tallas de las presas consumidas. La línea vertical representa el intervalo de talla de las presas consumidas. Todas las tallas están representadas en longitud estándar (Ls). Se indica el número de presas analizadas. De

acuerdo a la prueba de permutaciones realizada, las diferencias en los tamaños de las presas consumidas por cada especie son significativas ( $P < 0.05$ ).

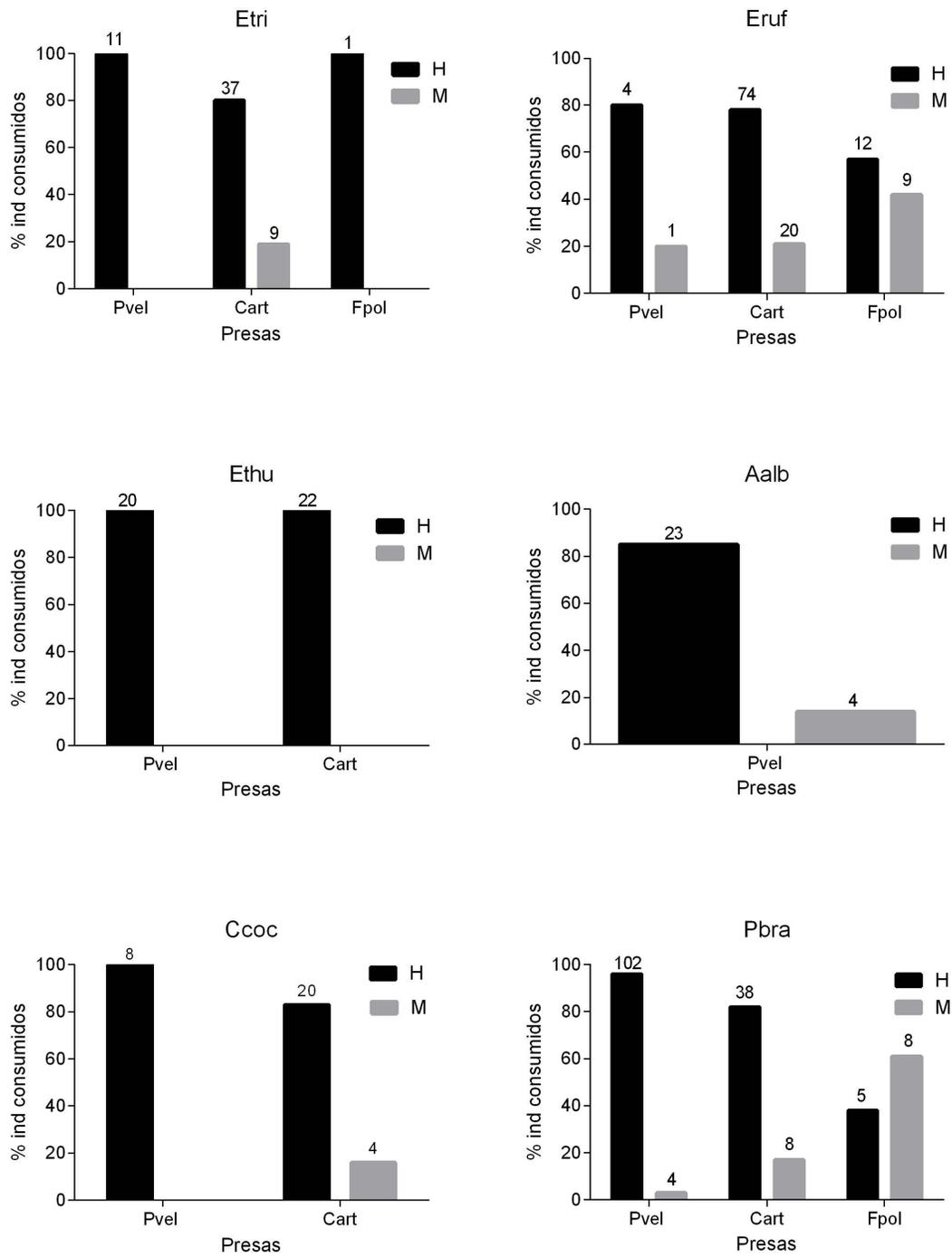


Gráfico 2 Consumo porcentual por sexo de las presas con dimorfismo sexual.

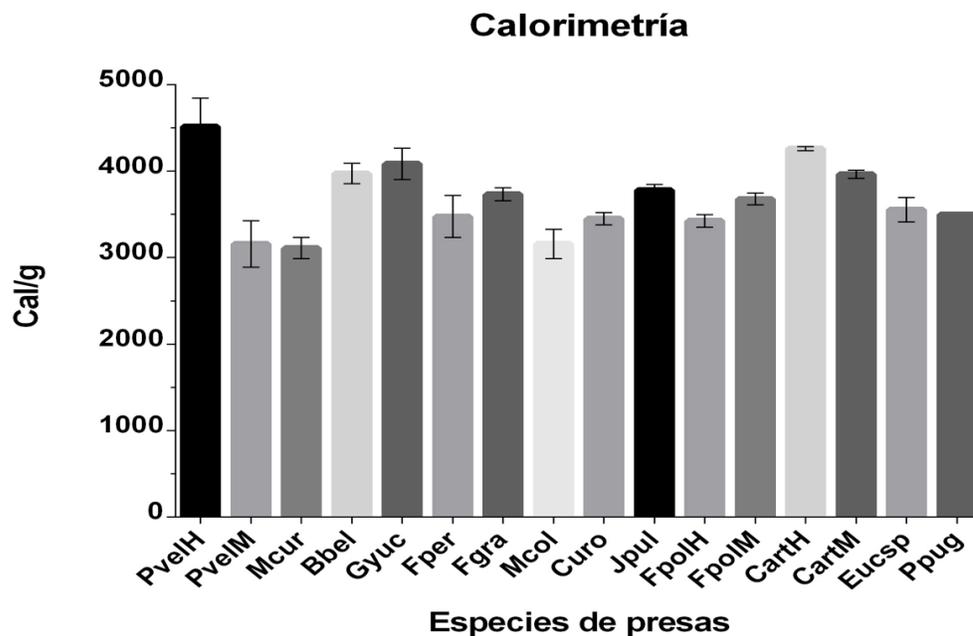


Gráfico 3 Contenido calórico (Cal/g) de las especies de presas del gremio de aves piscívoras del periodo de anidación enero a junio. En las barras se muestra la media  $\pm$  desviación estándar.

### Comparación de las dietas de las especies de aves estudiadas

*Egretta tricolor* presentó el espectro trófico más amplio consumiendo 11 especies, *Ardea alba* y *Cochlearius cochlearius* el más bajo consumiendo sólo 4 especies (Gráfico 4). *Phalacrocorax brasilianus*, *Egretta rufescens*, *Egretta thula*, *Ardea alba* *Cochlearius cochlearius* y *Egretta tricolor* tuvieron preferencia por el consumo de alguna especie de presa (Gráfico 4).

De acuerdo con los resultados de Índice de Importancia Relativa (Gráfico 5), *Poecilia velifera* fue la presa con mayor importancia relativa para *Phalacrocorax brasilianus*, *Ardea alba* y *Egretta thula* mientras que *Cyprinodon artifrons* lo fue para *Egretta tricolor*, *Egretta rufescens* y *Cochlearius cochlearius* también *G. yucatanana* fue una especie relativamente importante para *Egretta thula* y *Cochlearius cochlearius*

*P. brasilianus* presentó una amplitud de nicho baja con relación a las demás especies del gremio (Gráfico 5, Tabla 4), ya que existe una preferencia muy marcada por la especie *P.*

*velifera*. Por el contrario, hubo heterogeneidad en el consumo de las presas de *C. cochlearius* (Gráfico 5) lo que se reflejó en los valores del índice de importancia relativa (Anexo 1). Sin embargo, los valores del índice de amplitud de nicho de Levins indican una mayor especialización de la especie *E. thula* por *G. yucatanana* y *P. velifera*, y las demás especies presentaron una estrategia generalista ya que en todos los casos están por arriba de 0.6 y los consumos de distintas presas son homogéneos ya sea en la abundancia o en el número de especies de presas consumidas (Gráfico 5, Tabla 4).

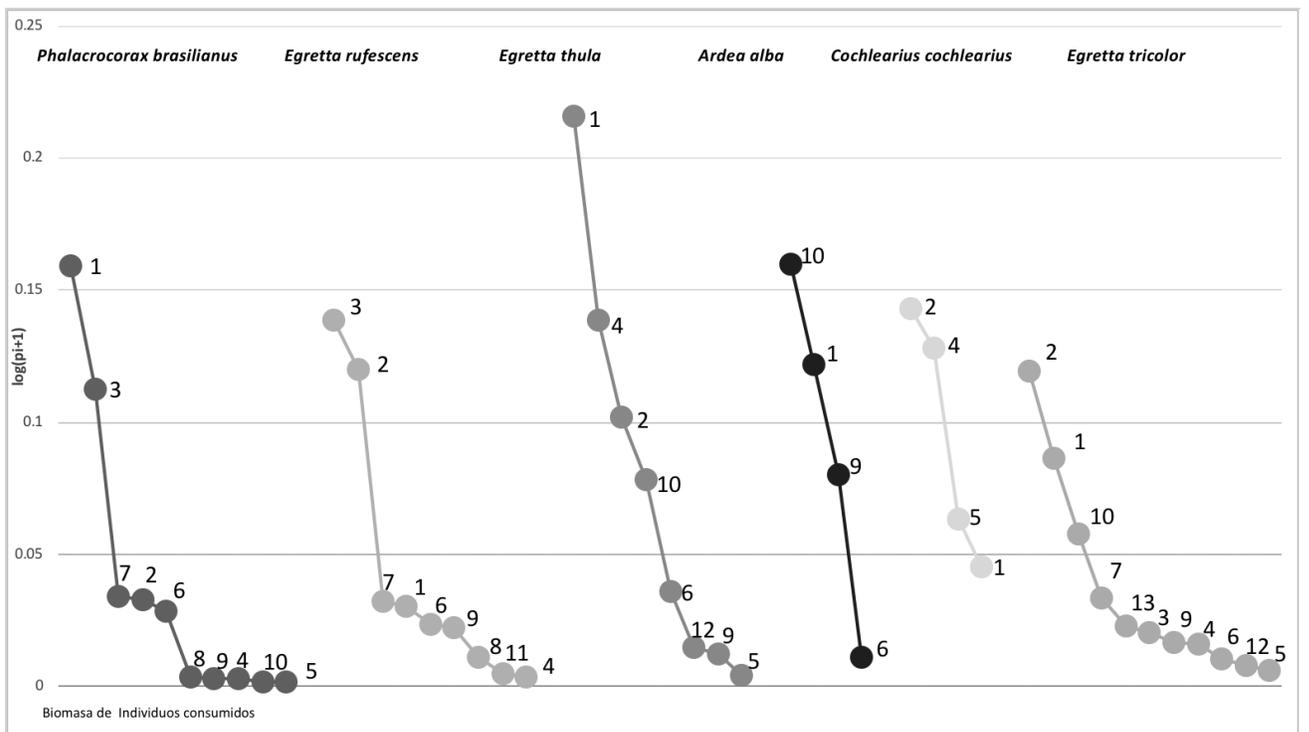
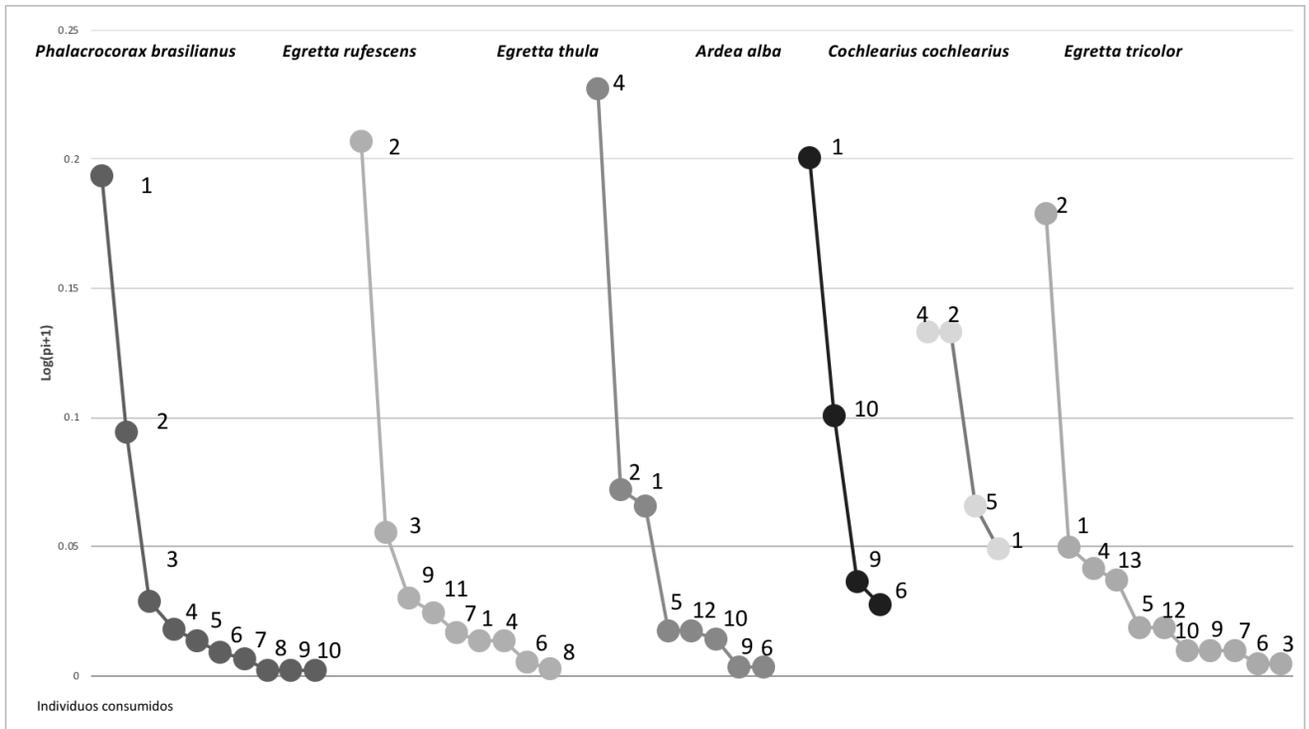


Gráfico 4 Curvas de rango-abundancia, (arriba) se muestra el espectro trófico de cada especie de ave por individuos consumidos (abajo) se muestra por la biomasa de los individuos consumidos. En el eje X las especies de aves, en el eje Y la abundancia relativa de las presas  $\text{Log}(p_i+1)$ . (1 Pvel 2 Cart 3 Fpol 4 Gyuc 5 Jpul 6 Bbel 7 Fgra 8 Fper 9 Eucisp 10 Curo 11 Mcol 12 Ppug 13 Mcur).

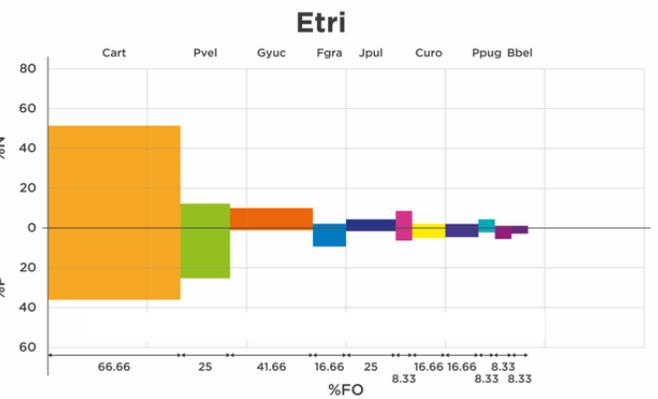
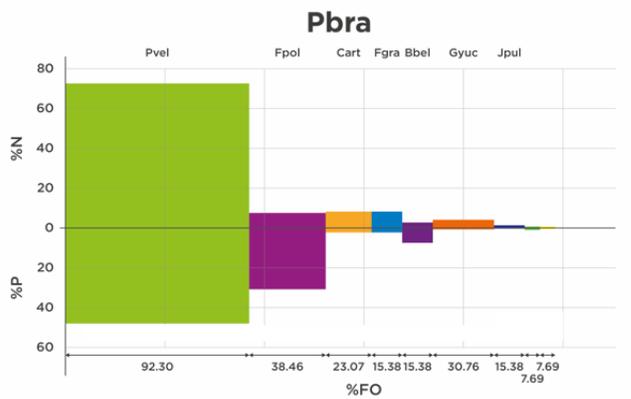
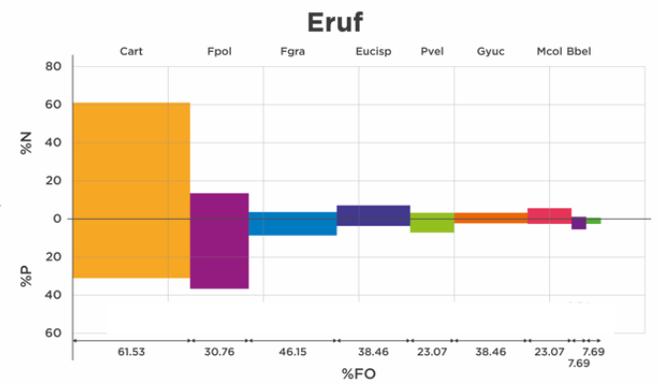
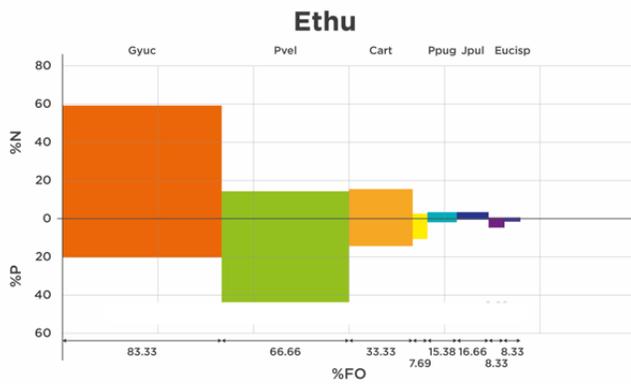
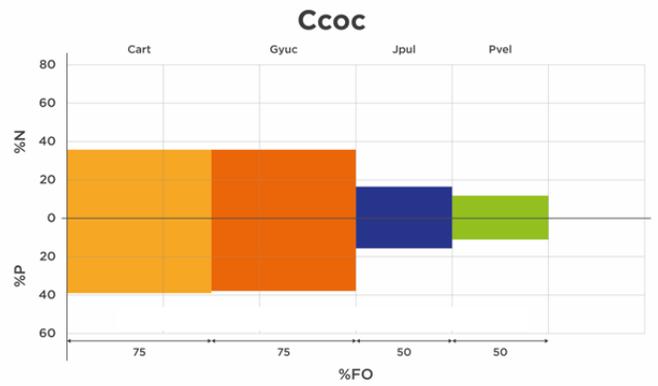
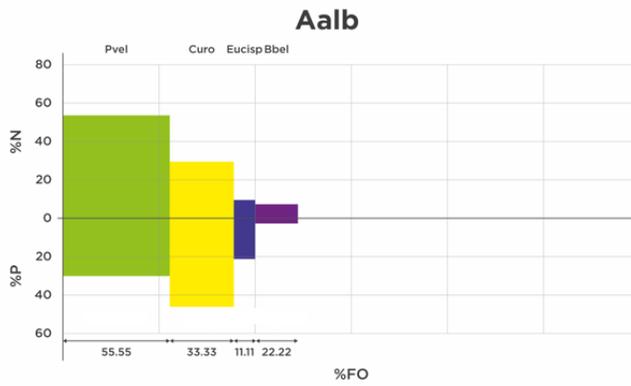


Gráfico 5 Índice de Importancia Relativa (IIR). Representación gráfica de la relación porcentual de número de presas consumidas (%N), biomasa de las presas consumidas (%P) y frecuencia de ocurrencia (%FO) de las distintas especies de presas en las distintas especies de aves del gremio.

*Tabla 4 Valores del Índice de Levins ( $B_A$ ) de las seis especies del gremio de aves piscívoras en la Costa Norte de Yucatán*

<b>Especie</b>	<b><math>B_A</math></b>
<i>Phalacrocorax</i>	0.49
<i>brasilianus</i>	
<i>Ardea alba</i>	0.70
<i>Egretta thula</i>	0.51
<i>Egretta tricolor</i>	0.62
<i>Egretta rufescens</i>	0.74
<i>Cochlearius cochlearius</i>	0.94

## Evaluar el grado de selectividad por las presas

Los valores del índice de Ivlev muestran una alta selectividad por algunas especies, como *P. velifera*, *F. polyommus*, *G. yucatanana*, *C. artifrons* y *C. urophtalmun*.

Las relaciones morfométricas entre las crías de las aves del gremio y las presas resultaron significativas ( $P < 0.05$ ) (Gráfico 6). Los pollos de *Ardea alba*, *Egretta thula*, *Egretta tricolor* y *Egretta rufescens* recibieron alimento de mayor tamaño conforme aumentaron de talla. Sin embargo, *Phalacrocorax brasilianus* y *Cochlearius cochlearius* conforme aumentaban de tamaño, las presas que consumieron fueron más pequeñas.

La especie de pez que fue consumida por una mayor cantidad de especies de aves y que puede considerarse como central en la red de interacción ave-pezu es *Poecilia velifera*. Esta especie a su vez es un elemento central en la dieta de *Egretta thula*, *Phalacrocorax brasilianus* y *Ardea alba* cuando se analizan de manera independiente. Otras especies de peces de gran relevancia en la dieta de las especies de aves son *Cyprinodon artifrons* (considerada como central para *E. tricolor* y *E. rufescens*) y *Gambusia yucatanana* (considerada como central para *E. tricolor* y *E. thula*). Asimismo, las especies de peces menos relevantes para la comunidad de aves fueron *Fundulus grandissimus*, *Floridichthys polyommus*, *Paeleomon sp.* y *F. persimilis*.

Tabla 5 Selectividad con índice de Ivlev.

	<i>Aalt</i>	<i>Bbel</i>	<i>Curo</i>	<i>Cart</i>	<i>Eucisp</i>	<i>Fpol</i>	<i>Fgra</i>	<i>Fper</i>	<i>Gyuc</i>	<i>Jpul</i>	<i>Lrho</i>	<i>Mcol</i>	<i>Pvel</i>	<i>Ppug</i>	<i>Mcur</i>
ENERO															
<i>Pbra</i>	-	-1	-	-0.244	-1	0.952	1	1	-1	-0.624	-	-1	0.840	-	-
<i>Eruf</i>	-	-1	-	0.299	-0.049	0.953	1	-	0.728	-1	-	-0.705	-0.348	-	-
FEBRERO															
<i>Pbra</i>	-1	0.979	1	-0.664	-1	1	-1	-	-0.327	-0.914	-	-1	0.749	-	-
<i>Eruf</i>	-1	-1	-	0.784	-1	-	-1	-	-1	-1	-	-1	-1	-	-
<i>Ethu</i>	-1	-1	-	0.633	-1	-	-1	-	0.586	-1	-	-1	-1	-	-
MARZO															
<i>Pbra</i>	-	-	-	0.377	-1	-1	0.858	-	-0.764	-1	-1	-1	0.517	-	-
<i>Etri</i>	-	1	1	0.847	0.011	-0.351	0.854	-	-0.676	-0.642	-1	-1	-0.583	-	1
ABRIL															
<i>Eruf</i>	-	-	-	0.160	-1	0.623	-1	1	-1	-1	-	-1	-1	-	-
<i>Ethu</i>	-	-	-	-0.641	-1	-1	-1	-	0.989	-0.781	-	-1	0.655	-	-
<i>Etri</i>	-	-	1	0.049	0.497	-1	-1	-	0.935	-0.812	-	-1	0.794	-	-
<i>Aalb</i>	-	1	1	-1	-1	-1	-1	-	-1	-1	-	-1	0.890	-	-
<i>Ccoc</i>	-	-	-	-0.097	-1	-1	-1	-	0.978	-0.404	-	-1	0.575	-	-
MAYO															
<i>Eruf</i>	-	1	-1	-	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-	-1	0.702	-	-
<i>Ethu</i>	-	1	0.986	-	-0.807	-1	-1	-1	-	0.444	-	-1	0.428	1	-
<i>Etri</i>	-	-	-1	-	-1	-1	-1	-1	0.938	-1	-	-1	-1	1	-
<i>Aalb</i>	-	1	0.988	-	-0.011	-1	-1	-1	-1	-1	-	-1	0.702	-	-

Seleccionado (0.5 a 1), poco seleccionado (0.1 a 0.49), azar (0.09 a 0.09), poco evitado (0.1 a 0.49), muy evitado (0.5 a 1). ( - )ausente en el ambiente y en la dieta.

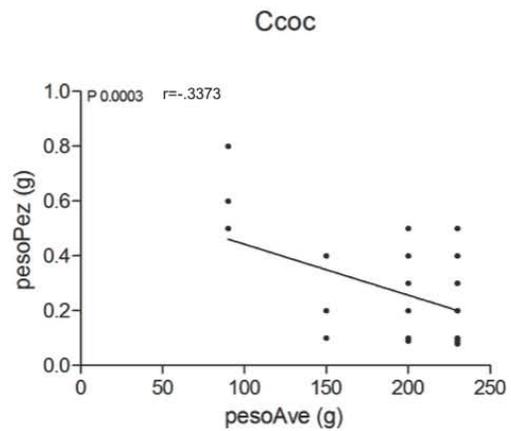
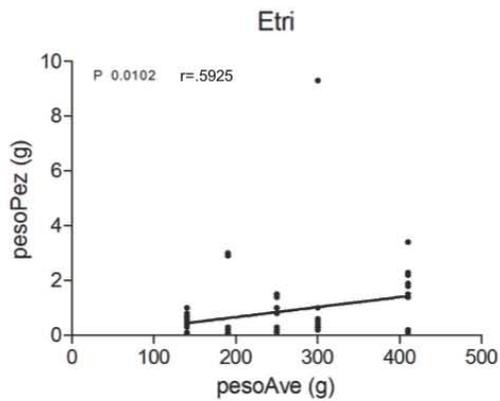
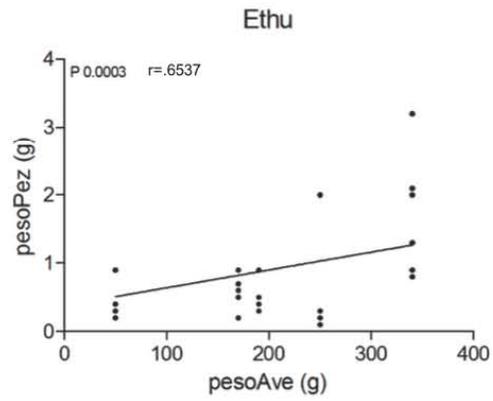
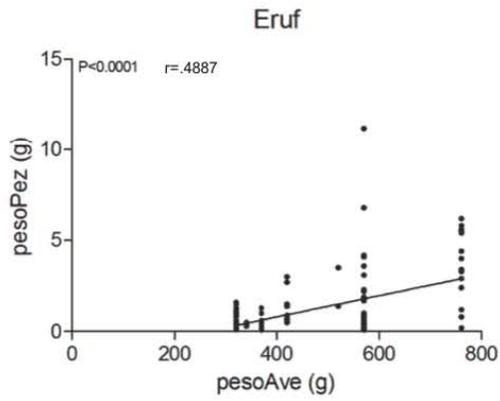
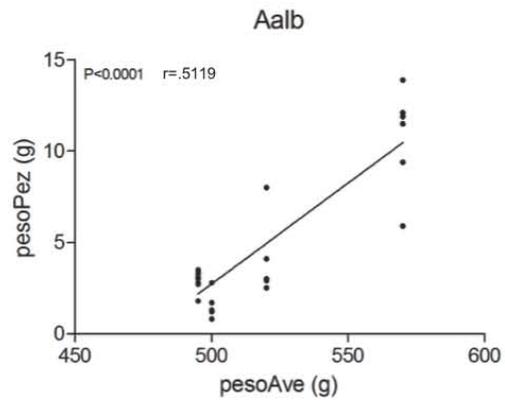
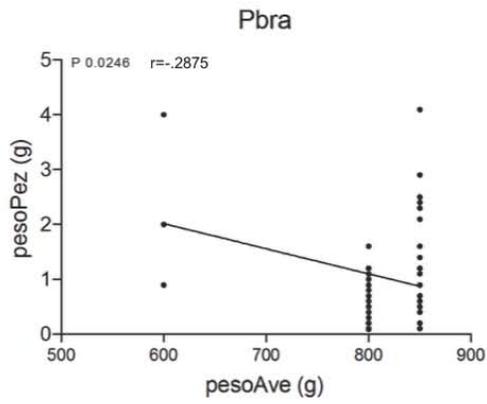


Gráfico 6 Relaciones morfométricas entre el peso del ave y el peso de la presa. Los puntos representan los individuos consumido por el ave.

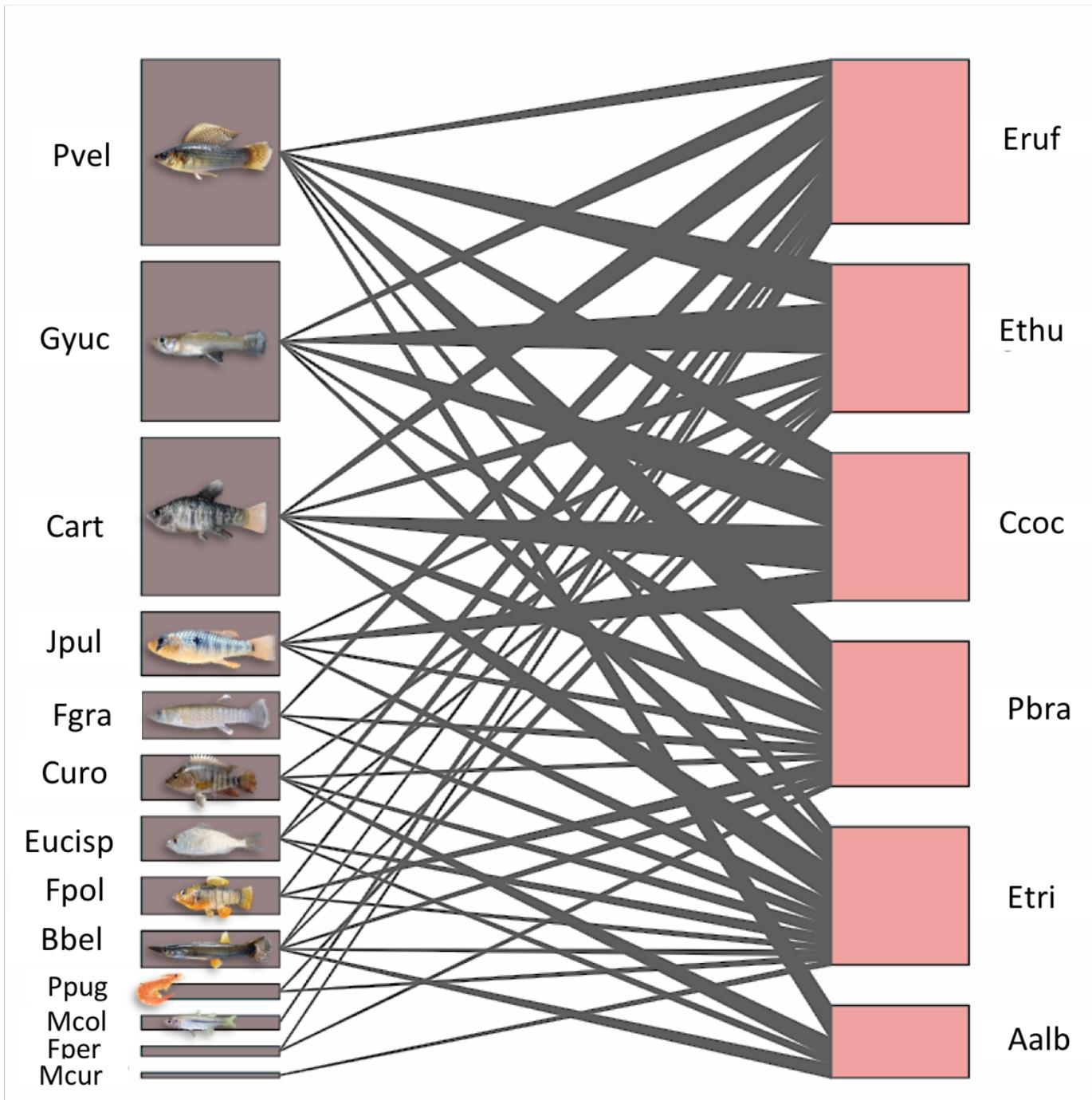


Figura 11 Red de interacciones entre las especies de aves y las presas.

*Tabla 6 Clasificación de cada una de las especies de peces en función del número de especies de aves que la consumen (número de interacciones), con relación al total de las especies de peces: Especies centrales (C); especies con un número intermedio de interacciones (I) y especies periférica (P). Las especies de peces están ordenadas (de arriba hacia abajo) en orden decreciente con relación al número de especies de aves que la consumen. Las especies de aves están ordenadas (de izquierda a derecha) en orden decreciente con respecto al número de especies de peces centrales en su dieta.*

PECES	ESPECIES DE AVES						
	<b>Etri</b>	<b>Ethu</b>	<b>Eruf</b>	<b>Pbra</b>	<b>Ardald</b>	<b>Coccoc</b>	<b>Todas</b>
<b>PVEL</b>	0.24	<b>1.25</b>	-0.44	<b>2.46</b>	<b>1.32</b>	-0.87	<b>1.57</b>
<b>CART</b>	<b>2.32</b>	0.07	<b>1.75</b>	0.42	-	0.87	0.95
<b>GYUC</b>	<b>1.28</b>	<b>1.83</b>	0.44	0.13	-	0.87	0.95
<b>EUCISP</b>	-0.28	-0.81	0.44	-	-1.02	-	0.33
<b>CURO</b>	-0.28	-0.51	-	-0.74	0.15	-	0.33
<b>JPUL</b>	0.24	-0.51	-	-0.45	-	-0.87	0.33
<b>BBEL</b>	-0.81	-0.81	-1.31	-0.45	-0.44	-	0.95
<b>FGRA</b>	-0.28	-	0.87	-0.45	-	-	-0.29
<b>FPOL</b>	-0.81	-	0	-0.16	-	-	-0.29
<b>CARO</b>	-0.81	-0.51	-	-	-	-	-0.91
<b>FPER</b>	-	-	-1.31	-0.74	-	-	-0.91
<b>MCOL</b>	-	-	-0.44	-	-	-	-1.53
<b>MCUR</b>	-0.81	-	-	-	-	-	-1.53

## Discusión

Este estudio se realizó en un área natural protegida denominada Reserva Estatal Ciénagas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán (RECYMCNY). El manglar está en buen estado de conservación y ha sido catalogado como de “muy bajo impacto ambiental”, debido a que aún existe poca infraestructura urbana, industrial y el uso de los recursos es a escala artesanal e intermitente (Diario Oficial del Estado de Yucatán, 2010).

El sitio seleccionado para realizar este estudio se denomina Homochén, cuya complejidad estructural permite la existencia de una gran variedad de microhábitats y sitios que resultan idóneos para sostener una gran diversidad de especies tanto vegetales como animales. Éste es el caso de las aves, que son especies conspicuas en este lugar pues, tal y como lo menciona Weller (1999), las aves acuáticas anidan en sitios que satisfacen los requerimientos esenciales para realizar esta función. Las garzas y cormoranes prefieren humedales de aguas permanentes con abundantes poblaciones de peces (Crome, 1988) por lo que el petén de Homochén es un sitio adecuado para la anidación pues ésta depende de la disponibilidad de alimento (Kushlan *et al.*, 2002). El petén de Homochén se encuentra bordeado de sitios que proveen gran diversidad y abundancia de presas potenciales (Bonilla-Goómez y Chiappa-Carrara, 2013; Solano-Mendoza, 2017).

La concentración en colonias de anidación es una característica biológica característica de muchas especies de aves acuáticas. En la época reproductiva estas concentraciones pueden ser multiespecíficas como una respuesta a las presiones de depredación, ya que los individuos realizan llamadas de alerta cuando un posible depredador se acerca (Bergman, Swain y Weller 1970) o bien para enfrentar otras restricciones ecológicas como ahuyentar los depredadores (Kushlan *et al.*, 2002).

Se ha señalado que las especies que forman el gremio de aves piscívoras estudiado, también coexisten de forma similar en otras partes de la península de Yucatán, como en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, el estado de Quintana Roo (Ramo y Busto, 1993; Rangel-Salazar

*et al.*, 1993), en el Área de Protección de Flora y Fauna Yum Balam (MacKinnon, 1993), en Isla Contoy (Berlango *et al.*, 2008) así como en otras partes de México, Estados Unidos de América, Centroamérica y Sudamérica (Frederick *et al.*, 1992; Moreno *et al.*, 2004; Yanosky *et al.*, 2000).

Si bien no se cuantificó el tamaño poblacional de ninguna especie, el número de individuos en las colonias de *E. rufescens* y *E. thula* fue el más alto en la temporada (Robles-Toral, 2018). *P. brasilianus* estaba terminando su anidación, que va de noviembre a marzo (Contreras-Navarrete, 2014). Según Robles-Toral, (2018) (datos no publicados) el número de individuos de *C. cochlearius* y *P. ajaja* de esta temporada fue más bajo, comparado con los datos reportados en los trabajos de tesis de Contreras-Navarrete (2014) y de Dios (2014).

Las muestras utilizadas durante este estudio provienen de los bolos alimentarios obtenidos de las distintas especies de aves que anidan en el petén y, durante los muestreos realizados para elaborar este trabajo, se observaron conductas particulares desplegadas por cada especie de ave ya que el grupo de trabajo representó una amenaza para ellas. Por ejemplo, los pollos y juveniles de *P. brasilianus* regurgitaron en cuanto nos vieron por lo que, en la mayoría de las ocasiones, no fue posible obtener las muestras directamente de las crías porque, al momento de ser capturadas, tenían el estómago vacío. Aun así, las presas obtenidas aportan información sobre el espectro trófico de la especie y del gremio en general. Las crías de *E. rufescens*, *E. thula* y *E. tricolor* parecen ser más tolerantes al disturbio y, en su mayoría, regurgitaron después de ser manipuladas.

En esta investigación se registraron datos de la dieta de las crías de seis especies de aves de las siete que conforman el gremio durante el periodo de anidación del año 2016. La comunidad estuvo dominada por *Egretta rufescens*, *Egretta thula* y *Egretta tricolor*. El mayor número de muestras se obtuvieron de *Egretta tricolor* (n=11) y *Phalacrocorax brasilianus* (n=10). Las muestras de *Cochlearius cochlearius* fueron las menos abundantes (n=4). Estas presentaron una dieta predominantemente piscívora, coincidentemente con los reportes correspondientes a otras áreas (Ramo y Busto, 1993; Smith, 1997; Yanosky *et al.*,

2000; Moreno *et al.*, 2004). Del mismo modo, el intervalo de tamaños consumidas fue similar al reportado por Ramo y Busto (1993).

Las presas que fueron más importantes, tanto en número como en biomasa, corresponden a individuos de *Poecilia velifera*, *Cyprinodon artifrons* y *Gambusia yucatanana*, pertenecientes a la familia *Cyprinodontidae* y *Poeciliidae*. *Floridychtys poliommus*, de la familia *Fundulidae*, fue consumida en la misma proporción que *Gambusia yucatanana*. La mayoría de los peces identificados forman parte de la ictiofauna residente del lugar; *Cyprinodon artifrons* se distribuye en Centroamérica desde la península de Yucatán hasta Belice y se encuentra regularmente en fondos sin vegetación de las lagunas costeras y manglares, *Gambusia yucatanana* también se encuentra en Centroamérica desde el sur de México hasta Guatemala y Belice, éste se localiza en aguas tranquilas y someras en cenotes, humedales, estanques y está asociado a pastos marinos. *Floridichthys polyommus* es una especie endémica a la Península de Yucatán ésta se encuentra sobre fondos lodosos, arenosos y con hojarasca y, por último, *Poecilia velifera*, también especie endémica, sólo se encuentra en la península de Yucatán, habita en manglares, cenotes, lagunas, estuarios, arroyos mareales y estanques de agua dulce cercanos a la costa, así como las demás presas que tienen una forma de vida similar (Gallardo-Torres, 2014) (Tabla 3). Estas especies pueden encontrarse en agua dulce, salobre o marina y a diferentes profundidades a pesar de que la columna de agua en Homochén no excede el metro. (Anexo 2). El crustáceo representó una categoría accesoria del alimento para las especies *Egretta thula* y *E. tricolor* en porcentajes numéricos y gravimétricos muy pequeños.

En la Laguna La Carbonera, que forma parte del mismo sistema de humedales en el que se encuentra el área de estudio, se han registrado más de 60 especies de peces que habitan en el ambiente estuarino o marino característico del lugar (Gallardo-Torres *et al.*, 2012a). En el cenote de agua dulce de Homochén, se han registrado 20 especies de peces (Solano-Mendoza, 2017) de este conjunto de especies ícticas, el gremio de aves estudiado hace uso de 12 y la mayoría perteneciente al ambiente estuarino (Tabla 3) a diferencia del trabajo realizado por de Dios (2014), que reportó el consumo de 17 especies ícticas en el gremio de aves considerado en su estudio.

De las especies obtenidas en los bolos alimentarios, *Fundulus persimilis* es endémica del estado de Yucatán y cuatro más son endémicas a la península de Yucatán como es el caso de *Fundulus grandissimus*, *Menidia colei*, *Poecilia velifera* y *Floridichthys polyommus*, que se encuentran incluidas en la lista de especies en riesgo en la NOM59 (SEMARNAT, 2010).

Las especies que fueron más abundantes en la ciénaga de Homochén en el año 2016 fueron *Cyprinodon artifrons* (30.7%), *Menidia colei* (26.3%), *Jordanella pulchra* (14.6%), *Poecilia velifera* (9.4%), *Eucinostomus harengulus* (6.9%) y *Floridichthys polyommus* (4.5%) (Solano-Mendoza, 2017). Estos rangos de abundancia no coinciden con los porcentajes numéricos de las presas de cada especie obtenidas en los bolos alimentarios. Esto indica que las aves seleccionan, positiva o negativamente, algunas especies (Tabla 5). Por ejemplo, en los bolos alimentarios de las crías de las especies del gremio de aves, se encontró que las especies más abundantes fueron *C. artifrons* (33%), *P. velifera* (28%), *G. yucatanana* (18%) y *F. polyommus* (5%). Además, es notable el consumo preferente que las aves hacen por las hembras de *P. velifera*, *C. artifrons* y *F. polyommus*. La excepción fue *P. brasilianus* que, al alimentarse de *F. polyommus* consume proporcionalmente más machos.

Estos peces son también particularmente importantes para otra de las especies de ave que conforma el gremio: *E. rufescens*, que es considerada como una garza rara en Norteamérica debido a la especificidad de los hábitats que ocupa y a su alta vulnerabilidad (Paul, 1991). Vale la pena mencionar que ésta fue la única especie del gremio estudiado que se encuentra en *estatus* de riesgo en México y está ubicada en la categoría “Sujeta a Protección Especial” (SEMARNAT, 2010).

Los resultados de este trabajo son consistentes con los estudios que consideran a las garzas y cormoranes fundamentalmente piscívoros. Sin embargo, en muchos estudios se han considerado a las garzas como especies oportunistas ya que, además, consumen otros ítems alimenticios (Whitfield y Blaber, 1979; Bancroft et al., 1990; Frederick, 1993). En el trabajo realizado por Miranda y Collazo (1997) se reporta que, si bien los peces representaron una categoría importante, la dieta de *Egretta thula* y *Ardea alba* estuvo dominada por un género de crustáceos. En el caso de *Ardea alba* también se ha reportado el consumo de roedores,

reptiles y otras aves (Sick, 1997; Campbell y Wolf, 1977; Kushlan *et al.*, 2005; Nelson, 2005).

Se ha reportado que *P. brasiliensis* presenta plasticidad trófica o comportamiento oportunista en el consumo de especies a lo largo del tiempo, puesto que sus presas pueden variar de acuerdo con las variaciones en abundancia y disponibilidad que presentan en el ambiente (Rodríguez-Ferraro y Letino, 2002; Barquete *et al.*, 2008; Muñoz-Gil *et al.*, 2012; 2013). Hernández-Vásquez (2000), señala que *P. brasiliensis* es más exitoso pescando cuando el nivel de agua se encuentra bajo. En estas condiciones puede capturar a sus presas con mayor facilidad, ya que al reducirse el nivel del agua aumenta la densidad y la facilidad de captura de las presas. Por ello existe una relación entre la temporada de anidación y las estrategias alimentarias de las especies. Los cormoranes anidan en la temporada de secas, cuando el nivel del agua es bajo por lo que no tienen que desplazarse a otros lugares para poder capturar rápidamente las presas que les serán ofrecidas a sus crías.

Los resultados de este trabajo indican que *P. brasiliensis*, *E. rufescens*, *A. alba* y *Cochlearius cochlearius*, se alimentan exclusivamente de peces que habitan en los humedales de la costa norte de Yucatán. Esto puede ser una consecuencia de los valores de abundancia de la comunidad íctica y de la facilidad con que pueden ser capturados. Aunque Blanco (2007) encontró que las poblaciones de *P. brasiliensis* aumentan cuando las poblaciones de las garzas *Egretta thula* y *Ardea alba* disminuyen en la primavera en Brasil, esto concuerda con las temporadas de reproducción reportadas por Contreras-Navarrete (2014).

De Dios (2014) reporta que las dietas de *E. rufescens* y *C. cochlearius* son similares y las presas dominantes son *C. artifrons* y *F. Polyommus*. Observaciones similares fueron hechas por Ramo y Busto (1993) en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. En este caso, las presas dominantes fueron *Cyprinodon variegatus* y *Floridychthys carpio*. Es decir, en zonas distintas, *E. rufescens* y *C. cochlearius* se alimentan de especies del mismo género.

Si bien en este trabajo los resultados sobre la dieta de *E. rufescens* concuerdan con los de Dios (2014), difieren con respecto a la alimentación de *C. cochlearius*. Para esta especie, de

Dios (2014) no encontró ningún organismo de *F. polyommus* en la dieta, pero encontró valores de consumo similares de presas como *C. artifrons* y *G. yucatanana* (Gráfico 4a). Es importante considerar que estas diferencias pueden deberse al tamaño de muestra reducido para el caso de *C. cochlearius* o a variaciones interanuales en la abundancia de las poblaciones ícticas que habría que estudiar más a fondo.

Ramo y Busto (1993) sugieren que *E. rufescens* y *C. cochlearius* muestran preferencia por hábitats en los que estas especies de peces son abundantes, pero esto no puede generalizarse ya que algunas de las especies de peces mencionadas son endémicas. Cabe señalar que el número de muestras obtenido por De Dios (2014) fue más alto (n=108) en comparación con el número de muestras obtenidas en este trabajo, realizado en 2016 (n=63). La diferencia puede atribuirse al efecto que han tenido las visitas turísticas al petén que se han incrementado en los últimos años. Esta perturbación podría tener efectos negativos en el número de parejas y polluelos encontrados en esa temporada.

Las aves del gremio tienen la capacidad de aventurarse en aguas abiertas debido al largo de sus tarsos aprovechando zonas más profundas del humedal. Por tal motivo y a pesar de que la dieta de las aves es fundamentalmente piscívora, existen diferencias con respecto a los tamaños de presas más frecuentemente consumidas. Los padres de las crías de *A. alba* obtienen frecuentemente presas de tamaño comprendido entre los 35 y los 90 mm, mientras que los padres de las crías de *C. cochlearius* depredan sobre presas más chicas (15 a 35mm). Los padres de las crías de las demás especies del gremio obtienen peces cuyos tamaños oscilan entre 10 y 70 mm. Estos resultados son consistentes, por un lado con la idea de que, en aves adultas, existe una relación directa entre el tamaño del ave y el de sus presas (Brabata y Carmona, 1999; Lorenzón et al., 2012). Por el otro, son consistentes también con las variaciones en el nivel hídrico del humedal (Bonilla-Gómez y Chiappa-Carrara, 2013; Solano-Mendoza, 2017).

En este estudio se encontró una relación entre el tamaño de las crías de las aves de gremio y el tamaño de sus presas. Ésta fue positiva en el caso de *A. alba*, *E. tricolor*, *E. rufescens* y *E. thula*, es decir, conforme las crías crecen, las presas que los padres les ofrecen son más

grandes. Puede pensarse que esto es debido a la morfología similar que presentan estas especies, así como en sus estrategias de forrajeo que también son similares. En cambio, en *P. brasiliensis* y *C. coclearius* la relación fue negativa traduciéndose así en que las presas que les brindan a sus crías son más pequeñas conforme van creciendo, en este caso puede deberse a que pueden llevar más individuos de menor tamaño; otro punto importante es que hace falta que el tamaño de la muestra sea más grande para poder comprobar esta suposición.

*P. velifera* y *G. yucatanensis* aportan un alto valor nutricional evidente en la contribución volumétrica de cada especie y son depredados con intensidad. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que el alto consumo puede ser una consecuencia de la abundancia de estas especies en el ambiente, de la etología o de la técnica o habilidad de escape. El ciclo reproductor de *P. velifera* coincide con la temporada de reproducción de las aves: las hembras de esta especie se encuentran grávidas en el periodo de anidación de las aves. En esta etapa, aumentan de peso y de volumen (Britton y Moser, 1982; Trexler *et al.*, 1994; de Dios, 2014) y se incrementa su contenido de energía por ítem y por gramo. Dado que la optimización de la energía ingerida se puede lograr seleccionando peces grasos o más grandes o grávidos (Montevecchi y Piatt, 1984; Hipslop *et al.*, 1991; Lawson *et al.*, 1998), el consumo de las hembras grávidas de *P. velifera* puede resultar ventajoso para las crías. Los padres también deben mantenerse a sí mismos de tal manera que deben repartir los recursos de manera óptima entre ellos y sus crías. El gremio de aves evita la especie *M. colei*, si bien sus abundancias son muy altas en el ambiente, se encontraron pocos individuos en los bolos de las crías de aves.

Las seis especies de aves estudiadas muestran una apropiada partición de los recursos alimentarios. El nivel de especialización de las dietas y los bajos valores en general de los traslapes en las dietas refuerzan la idea de que no existen indicadores de competencia. Un recurso trófico puede ser consumido por muchas especies en una comunidad sin generar relaciones antagónicas entre éstas mientras los recursos no sean limitantes (Shoener, 1974; Ross, 1986; Hynes, 2001). Esto favorece la coexistencia de un mayor número de individuos y especies que, por el contrario, puede vulnerar la estabilidad de una comunidad cuando la

disponibilidad y abundancia de los recursos disminuyen por factores espaciales o temporales provocando interacciones competitivas (Bulman et al. 2002).

Estos resultados sobre la ecología alimentaria del gremio de aves piscívoras que anida en la costa norte de Yucatán pueden ser incorporados en los planes de manejo y conservación. Se evidencia que la dinámica de las poblaciones de los peces es un factor clave para garantizar el éxito de la anidación de las aves. Esto es particularmente importante cuando se considera que algunas presas son especies endémicas con ámbitos de distribución pequeños en los humedales costeros de Yucatán. Considerando que las aves están estrechamente relacionadas con sus recursos tróficos y se distribuyen en función de la disponibilidad de peces, pequeñas alteraciones en la disponibilidad de las presas podrían tener efectos importantes en las poblaciones de las aves.

Los ecosistemas acuáticos que presentan evidencias de degradación difícilmente pueden albergar a las poblaciones de las aves que los habitan, sobre todo a aquellas especies que se concentran en grandes colonias para la nidificación y cría, que son particularmente vulnerables a cambios en el ambiente (Myers *et al*, 1984). El petén de Homochén, a pesar de que se encuentra en buen estado de conservación, no está exento de sufrir alteraciones debido a las acciones antrópicas (contaminación, crecimiento urbano o turismo) que comienzan a ser evidentes cerca del área de estudio y que pueden dañar directa e indirectamente el ecosistema. Una consecuencia de la contaminación es la homogeneización de la comunidad íctica; esta pérdida de diversidad está acompañada de la reducción de las poblaciones de aves piscívoras más vulnerables.



## Conclusiones

Los resultados obtenidos confirman lo observado en estudios previos sobre los requerimientos alimentarios de las crías de las distintas especies del gremio de aves piscívoras en la península de Yucatán (Ramo y Busto, 1993; de Dios, 2014). En este estudio se obtuvo que la dieta de las aves está formada por un 99% de peces (en términos numéricos se encuentran *P. velifera*, *C. artifrons* y *G. yucatanana* y en términos de biomasa destacan *P. velifera*, *C. artifrons*, *F. polyommus* y *G. yucatanana*).

El gremio de las aves piscívoras consume preferentemente las hembras de *P. velifera* y *C. artifrons* y los machos de *F. polyommus*. Los tamaños de las presas que los padres de las especies *A. alba*, *E. tricolor*, *E. rufescens*, y *E. thula* ofrecen a sus crías estuvieron correlacionados positivamente con el peso corporal. Este patrón no se presenta en *P. brasilianus* ni en *C. cochlearius* ya que las presas fueron más pequeñas conforme los pollos aumentaban de tamaño. El intervalo de tamaños de las presas consumidas por el gremio fue de 10 a 99mm. Sin embargo, los resultados sugieren que cada especie de ave consume distintos tamaños de presas, este puede ser un mecanismo para reducir la competencia interespecífica, de esta manera aunque consuman la misma especie de presa, la preferencia por el tamaño es distinto.

Los peces que más contenido calórico aportan (Cal/g) son *P. velifera* hembra, *C. artifrons* hembra y *G. yucatanana* y las presas de menor contenido calórico son *Menidia coleii*, *P. velifera* macho y *Mugil curema*. Esto concuerda con los tipos de presas preferentemente consumidos por las aves. La captura selectiva que realizan los padres brinda a sus crías la posibilidad de satisfacer los requerimientos energéticos de los polluelos en crecimiento.

La especie que presentó una amplitud de nicho trófico menor fue *P. brasilianus*, esto debido a su interacción y preferencia por el consumo de *P. velifera*. Al contrario, *C. cochlearius* presentó una amplitud de nicho muy alta debido a la homogeneidad en el consumo de las distintas especies en su dieta. Sin embargo, la mayor diversidad alimentaria la presentó *P. brasilianus* y la menor fue de *A. alba* y *C. cochlearius*.

Existen diferencias en las presas encontradas por de Dios (2014), lo que refleja variaciones interanuales en la abundancia y disponibilidad de las presas.

Los resultados de este trabajo pueden ser incorporados en los planes de manejo y conservación. Se evidencia que la dinámica de las poblaciones de los peces es un factor clave para garantizar el éxito de la anidación de las aves.

## Referencias

Anderson, D.W. y Palacios, E. (2007). Aves Acuáticas. Bahía de los Angeles: recursos naturales y comunidad línea base. México City: Semarnat; 2008. 523p

Ashmole, N. P. (1971). Sea bird ecology and the marine environment. In: Farner, D.S. and King, J.R. (eds.). Avian biology. Volume I. New York; Academic Press:223-286.

Badillo-Alemán, M., López, M.F., Gallardo, T.A. y Chiappa-Carrara, X. (2014). Catálogo de aves de la costa norte de Yucatán. Ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Consejo de Ciencia, Innovación y Tecnología del Estado de Yucatán, primera ed., 173 p.

Bancroft, G.T., Jewell, S.D. y Strong, A.M. (1990). Foraging and nesting ecology of herons in the lower Everglades relative to water conditions (Final report). Water Management District, West Palm Beach: South Florida, Florida

Barquete, V., Bugoni, L. y Vooren C.M. (2008). Diet of Neotropic cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) in an estuarine environment. Marine Biology 153: 431-443.

Barrett, R.T., Camphuysen, C.J., Anker-Nilssen, T., Chardine, J.W., Furness, R.W., Garthe S., Huppopp, O., Leopold, M.F., Montevecchi, W.A. y Veit R.R. (2007). Diet studies of seabirds: a review and recommendations. ICES Journal of Marine Science, 64: 1675-1691.

Becker, P. H. (2003). Biomonitoring with birds. In: Markert, B. A., Breure, A.M. y Zechmeister, H. G. (eds.) Bioindicators and biomonitors. Elsevier, pp. 677-736.

Bergman, R.D., Swain, P. y Weller, M.W. (1970). A comparative study of nesting Forester's and black terns. Wilson Bulletin 82:435-444.

Berlanga, H., Rodríguez-Contreras, V., Oliveras de Ita, A., Escobar, M., Rodríguez, L., Vieyra, J. y Vargas, V. (2008). Red de Conocimientos sobre las Aves de México (AVESMX). CONABIO.

Bonilla-Gómez, J.L. y 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. ISBN 978-3-659-06270-

Brabata, G. y Carmona, R. (1999). Conducta alimentaria de cuatro especies de aves playeras (Charadriiformes: Scolopacidae) en Chametla, B.C.S., México. *Revista de Biología Tropical* 47:239-243

Britto, V.O. (2013). Ecologia alimentar do colhereiro (*Platalea ajaja*) e da garça-branca-grande (*Ardea alba*) em ambiente límnico e estuarino no sul do Brasil. Dissertação (Mestrado em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais), Rio Grande, 54 p.

Britton, R.H. y Moser, M.E. (1982). Size Specific Predation by Herons and its Effect on the Sex-Ratio of Natural Populations of the Mosquito Fish *Gambusia affinis* Baird and Girard. *Oecologia* 53:146-151.

Brown, K.M. y Ewins P.J. (1996). Technique-dependent biases in determination of diet composition: an example with ring-billed gulls. *The Condor*, 98: 34-41.

Bostock, M. (2015.) Data-Driven Documents, [d3js.org](http://d3js.org).

Buckley, F.G. y Buckley, P.A. (1980). Habitat selection and marine birds. En: Burger, J., Olla, B.L. y Winn, H.E. (Eds.). *Behavior of marine animals*. New York: Plenum. Pp. 69-112.

Campbell, E.G. y Wolf, G.A. (1977). Great egret predation on a Virginia Rail. *Western Birds* 8, 64.

Chapin III, F.S., Matson, P.A y Mooney, H.A. (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Ed. Springer. New York. EU.

Chesser, R. T., Burns, K. J., Cicero, C., Dunn, J. L., Kratter, A. W., Lovette, I. J., Rasmussen, P. C., Remsen, J. V., Stotz, D. F., Winger, B. M. y K. Winker. (2018). Check-list of North American Birds (online). American Ornithological Society. <http://checklist.aou.org/taxa>

Clode, D. y MacDonald, D.W. (1995). Evidence for food composition between mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*) on Scottish island. *Journal of Zoology* 237:435-444

Contreras-Navarrete, E. (2016). Estudio de un gremio de aves acuáticas en un petén de la Costa Norte de Yucatán durante la temporada de Nortes. (Tesis de licenciatura). Universidad Autónoma de México. Cd. México.

Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, pp. 726-738

Crome, H.J. (1988). To drain or not to drain? Intermittent swamp drainage and waterbird breeding. *Emu* 88; 243–248.

Daszak, P., Cunningham, A.A. y Hyatt, A.D. (2000) Emerging infectious diseases of wildlife: threats to biodiversity and human health. *Science* 287:443-449.

De Dios Arcos, C. (2014). Ecología trófica de un gremio de aves acuáticas durante la temporada de reproducción en la costa de Yucatán. (Tesis de Maestría). Universidad Autónoma de México. Cd. México.

Denis, D., y Jiménez, A. (2009). Nestling diet in five species of herons and egrets in Birama swamp, Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology*, 22(1), 26-31.

Diario Oficial del Gobierno del Estado de Yucatán. (2010). Decreto que establece el área Natural Protegida denominada Reserva Estatal Ciénegas y Manglares de la Costa Norte de Yucatán. 4-19.

Dodds, W.K. (2002). Types of aquatic organisms. In: *Freshwater ecology, concepts and applications*. Academic Press. 119-120.

Echeverría, G.W. y Piña, H.A. (2003). Ficha informativa de los Humedales de Ramsar. Departamento de Áreas Naturales Protegidas de la Secretaría de Ecología del Estado de Yucatán, México.

Feinsinger, P. (2004). El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad Santa Cruz de la Sierra, Editorial FAN

Frederick, P.C. (1993). Wading bird nesting success studies in the Water Conservation Areas of the Everglades, 1992 (Final report). South Florida Water Management District: West Palm Beach, Florida.

Flores-Guido, J.S. y Espejel, I. (1994). Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*, Fascículo 3. 135 pp

García de Fuentes, A., Xool Koh, M., Euán Ávila, J., Munguía Gil, A. y Cervera Montejano M. D. (2011). La costa de Yucatán en la perspectiva del desarrollo turístico. CONABIO

Gallardo-Torres, A., Badillo-Alemán, M., Galindo De Santiago, C., Loera-Pérez, J., Rioja-Nieto, R. y Chiappa-Carrara, X. (2012a). 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. ISBN 978-607-9060-08-4

Gallardo-Torres, A., Badillo-Alemán, M., Rivera, F.V., Rubio, M.J., Galindo, de S.C., Loera, P.J., García, G.T., Chiappa-Carrara, X. (2014). Catálogo de peces de la costa norte de Yucatán. UNAM, Sisal. 2da ed. México.

García de Fuentes, A., Xool, K. M., Euán, A.J., Munguía, G.A., Cervera M. M. (2011). La costa de Yucatán en la perspectiva del desarrollo turístico. Colección Corredor Biológico Mesoamericano México: Conocimientos, Acciones, Diálogos.

Gause, G.F. (1934). *The struggle for existence* (edición de 1969). Hafner.

Gerking, D.S. (1994). Feeding ecology of fish. Academic Press. San Diego.

Gianuca, D., Gianuca, A.T., y Vooren, C. M. (2012). Abundance, breeding and food of the Little Blue Heron *Egretta caerulea* (Aves, Ardeidae) in the Patos Lagoon estuary, a recently colonized area in southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 102(1), 19-25.

Hurlbert, S.H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59:67–77. 1984.

González, H. (1999) Estado de las comunidades de aves residentes y migratorias en ecosistemas cubanos en relación con el impacto provocado por los cambios globales. Informe Final de Proyecto del Programa Nacional de Cambios Globales. Instituto de Ecología y Sistemática, p.118.

González, H. (2002) Las migraciones de las aves. Ed. Hiram González. Aves de Cuba. UPC Print, Vaasa, Finland, p.16-19.

González, M.E., Castillo, G.J., Herzka, S. Z. y Fernández, G. (2017). Flexibility in food resource allocation in parents and selectivity for offspring: variations in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values during breeding of the blue-footed booby. *Mar Biol*, 164:38.

Goszcynski, J. (1986). Diet of foxes and martens in central Poland. *Acta Theriologica*, 31, pp. 491-506.

Holderby, Z., Hill, A., Palacios, E., Green, M.C., Amador, E. y de Dios C. (2014). Comparisons of Reddish Egret (*Egretta rufescens*) diet during the breeding season across its geographic range. *Waterbirds* 37:136-143.

Hynes, B.N. (2001). The ecology of running waters. Blackburn Press, Caldwell.

Hipslop, J.E. (1980). Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411-429.

Hislop, J.R.G., Harris, M.P., and Smith, J.G.M. (1991). Variation in the calorific value and total energy content of the lesser sandeel (*Ammodytes marinus*) and other fish preyed on by seabirds. *Journal of Zoology (London)*, 224: 501–517.

Ibáñez–Hernández, P.G. y Álvarez–Solórzano, T. (2007). Listados Faunísticos de México. XII. Aves de la Reserva de Ría Lagartos, Yucatán, Instituto de Biología, UNAM, México.

Ivlev, V.S. (1961) *Experimental Ecology of the Feeding of Fish*. Yale University Press, New York, 302.

Jaramillo-Londoño, A.M. (2009). Estudio de la ecología trófica de cinco especies de peces bentónicos de la costa de cullera, relaciones con la acumulación de metales pesados. (Tesis Doctoral). Universidad Politécnica de Valencia. Valencia, España.

Jenni, D.A., (1969). A study of the ecology of four species of herons during the breeding season at Lake Alice, Alachua County, Florida, *Ecol. Monogr.* **39**:245–270.

Johnsgard, P.A. (1993). *Cormorants, Darters, and Pelicans of the World*. Smithsonian Institution Press Washington.

Keddy, P.A. (2010). *Wetland ecology. Principles and conservation*. Ed. Cambridge University Press, Reino Unido. Segunda edición, 349-350.

Krebs, J.R. y Davies, N.B. (1981). *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell, Oxford.

Krebs, C.J. (1999). *Ecological methodology*, 620 p. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA. Labropoulou, M., and A. Eleftheriou.

Kushlan, J., Steinkamp, M.J., Parsons, K., Capp, J., Cruz, M.A., Coulter, M., Davidson, I., Dickson, L., Edelson, N., Elliot, R., Erwin, R.M., Hatch, S., Kress, S., Milko, R.S., Miller, K., Mills, R., Paul, R., Phillips, J., Saliva, E., Sydeman, B., Trapp, J., Wheeler, J. and Wohl, K. (2002). *Waterbirds for the Americas. The North American Waterbird Conservation Plan, Version 1*. Washington DC: Waterbirds for the Americas Initiative.

Kushlan, J.A., and Hancock, J.A. (2005). *The Herons*. Oxford University Press, Oxford, U.K.

Lawson, J.W., Anderson, J.T., Dalley, E.L., and Stenson, G.B. (1998). Selective foraging by harp seals *Phoca groenlandica* in nearshore and offshore waters of Newfoundland, 1993 and 1994. *Marine Ecology Progress Series*, 163: 1–10.

León, E.J., Olgún, P.F. y Beltzer, A.H. (2015). Aportes al conocimiento de la dieta del mirasol chico (*Ixobrychus inollucris*) (Aves: Ardeidae) en el valle de inundación del río Paraná Medio, Argentina.

Levins, R. (1968). *Evolution in changing environment*. Princeton University Press: Princeton, New Jersey, USA.

Loiselle B.A. y Blake J.G. (1990). Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: Seasonality and resource abundance. 91-103 in *Avian Foraging: Theory, Methodology and applications studies in avian*. No. 13 (Morrison M. L., Ralph C. J., Verney J. y Johl R. eds)

Lopez de Casenave J. (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina, 115.

López-Ornat A. y Ramo C. (1992). Colonial waterbird population in the Sian Ka'a Biosphere reserve (Quintana Roo, México). *Wilson Bull*, 104 (3): 501-515.

Lorenzón, R. E., Ronchi, V. A. L. y Beltzer, A. H. (2012) Ecología trófica de la Garza blanca *Ardea alba* (Pelecaniformes: Ardeidae) en un humedal del río Paraná, Argentina. Cuadernos de Investigación UNED (ISSN: 1659-4266) Vol. 5.

MacArthur, R.H 1958. Population ecology of some warblers of north-eastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599–619.

MacArthur, R.H y Pianka, E. R. (1966). On optimal use of patchy environment. *American Naturalist*, 100, pp. 603-609.

Mackinnon H.B. (1993). Important breeding colonies of aquatic birds on islands within Laguna Yalahau, Quintana Roo, Mexico. *Sian Ka'an Journal* 1: 57–58.

MacKinnon, H.B. (2013). Sal a pajarear Yucatán: Guía de aves. Ed. La vaca independiente. México

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.

McLay L.J., Page B., Goldsworthy S.D., Ward T.M. y Paton D.C. (2009). Size matters: variation in the diet of chick and adult crested terns. *Mar Biol* 156: 1765-1780.

Martínez-Ramos, M. (2008). Grupos funcionales. Capital natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 365-412.

Méndez, M. y Derriba, J. (2009). Estudio de la conducta trófica de las aves: una vía para proteger su biodiversidad.

Miranda, L. y Collazo, J.A. (1997). Food habits of 4 species of wading birds (Ardeidae) in a tropical mangrove swamp. *Colonial Waterbirds* 20, 413-418.

Montevecchi, W.A., y Piatt, J.F. (1984). Composition and energy contents of mature inshore spawning capelin (*Mallotus villosus*): implications for seabird predators. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 67: 15–20.

Moreno, A.B., Lagos, A.R. y Alves, M.A. (2004). 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.

Mugica, L., Acosta, M., Jiménez, A. y Rodríguez, A. (2012) Current knowledge and conservation of cuban waterbirds and their habitats. *Journal of Caribbean Ornithology*. 25: 64-76.

Muñoz-Gil, J., Marín-Espinoza, G., Andrade-Vigo, J., Zavala, R. y Mata, A. (2012). Trophic position of the Neotropical Cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*): integrating diet and stable isotope analysis. *Journal of Ornithology* 154:13-18.

NAS (National Audubon Society) (2016). Publicación electrónica. Disponible en:  
< <https://www.audubon.org/bird-guide> > (Consulta noviembre 2017)

Navia-Gine, W.G., Loaiza, J.R., y Miller, M.J. (2013). Mosquito-host interactions during and after an outbreak of equine viral encephalitis in eastern Panama.

Nelson, B. (2005). Pelicans, cormorants, and their relatives: Pelecanidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Anhingidae, Fregatidae, Phaethontidae. Oxford University Press. pp. 406-407.

Nikolski, C.V. (1963). The ecology of fishes. Academic Press, London, 352pp.

Paul, R.T. (1991). Status Report *Egretta rufescens* (Gmelin) Reddish Egret. Houston, Texas, U.S. Fish & Wildlife Service, 73 p.

Peterson, T.R., Chalif, L.E. (2008). Aves de México: Guía de campo. Ed Diana.

Pinkas, L., Oliphant, M.S. y Iverson, Z.L. (1971). Food habits of albacore bluefin tuna and bonito in California waters. Dept. Fish Game, Fish Bulletin 152, 1-105.

Ramo, C. y Busto, B. (1993). Resources used by herons in a Yucatan wetland during the breeding season. Wilson Bull., 105 (4): 573-586.

Rangel-Salazar, J.L., Enriquez-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. Salazar-Vallejo S. I. Y González N. E. (eds). Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México, 865.

Robles-Toral, P.J. (2018)

Rodriguez-Ferraro, A., Lentino, M. (2002). Population, diet and impact of neotropical cormorants in relation to shrimp production in Northeastern Venezuela. In: XXIII International Ornithological Congress, Beijing, p 217.

Ronquist, F., Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, D.L., Rasnitsyn, A.P., Forthcoming. (2012). A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. Syst. Biol.

Rosas, C., Sánchez, A., Chimal, M.A. y Brito, R. (2002). Manual de métodos para la evaluación del balance energético en crustáceos. Facultad de Ciencias, UNAM.

Ross, S.T. (1986). Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies Copeia, 2 pp. 352-388

Salazar, R.D., Riddiford, N.J., y Vicens, P. (2005). A comparative dietary study of Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*) and Little Egrets (*Egretta garzetta*) in S'Albufera Natural Park, Mallorca. Boll Soc Hist Nat Balears, 48, 153-162.

Schoener, T. (1974). Resource partitioning in ecological communities *Science*, 185, pp. 27-39

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.

Sick, H. (1977). *Ornitología brasileira*. Nova Fronteira: Río de Janeiro, Brasil.

Smith, J.P. (1997). Nesting Season Food Habits of 4 Species of Herons and Egrets at Lake Okeechobee, Florida. *Colonial Waterbirds* 20, 198 – 220.

Smith, T.M. y Smith R.L. (2007). *Ecología*. Ed. Pearson Addison Wesley, Madrid, España. Sexta edición. 358.

Solano, Mendoza, 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 de Yucatán. (Tesis de Licenciatura) Universidad Autónoma de México. Cd. De México.

Stiles, G. y A. Skutch. (1998). *Guía de Aves de Costa Rica*. 2ed. INBio. Heredia, Costa Rica. 580 p.

Svärdson, G. (1949). Competition and habitats selection in birds. *Oikos* 1: 157-174.

Taper, M.L. y Marquet, P.A. (1996). How do species really divide resources? *American Naturalist* 147:1072-1082

Trexler, J.C., Tempe, R.C y Travis, J. (1994). Size-selective predation of Sailfin Mollies by two species of heron. *Oikos* 69(2): 250-258.

Vega-Cendejas, M.E. y Hernández, M. (2004). Fish community structure and dynamics in a coastal hypersaline lagoon: Río Lagartos, Yucatán, México. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60:285-299.

Weller, M.W. (1999). *Wetland birds: habitat resources and conservation implications*. Cambridge University Press, London, 271

Whitfield, A.K. & Blaber, S.J. (1979). Feeding ecology of piscivorous birds at Lake St. Lucia, Part 2: wading birds. *Ostrich* 50, 1-9.

Willard, D. E. (1985). Comparative feeding ecology of twenty-two tropical piscivores. *Ornithological Monographs*, 788-797.

Wootton, R. J. (1999). *Ecology of teleost fishes*. Second Edition. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 386 pp.

Yanosky, A.A., Escalante, A., Schuchmann, K. & Kittlein, M. (2000). Ecología de una Comunidad de Aves Vadeadoras en el Nordeste Argentino. En: E. Cabrera, C. Mercolli & R. Resquin (eds.). Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Latinoamérica (pp. 219 – 236).

Zaccagnini, M.E. y A.H. Beltzer. 1982. Alimentación de *Bubulcus ibis ibis* L. 1758 y su relación trófica con *Egretta thula thula* (Molina, 1782) en Leales, Tucumán (Ciconiiformes: Ardeidae). Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral, 13: 73-80.

## Anexo 1

*Tabla 7 Contribución en porcentaje del Índice de Importancia Relativa (IIR) de las presas encontradas en los bolos del gremio de aves piscívoras.*

	Cart	Fpol	Eucsp	Mcol	Fgra	Pvel	Gyuc	Bbel	Fper	Jpul	Curo	Mcur	Ppug
Pbra	27.18	42.22	0	0	16.41	128.60	32.82	16.75	8.035	16.07	8.03	0	0
Aalb	0	0	15.98	0	0	82.38	0	25.88	0	0	47.96	0	0
Ethu	41.08	0	8.68	0	0	73.70	112.91	8.68	0	18.42	9.10	17.14	0
Etri	92.22	8.88	17.77	0	17.77	31.11	46.66	8.88	0	27.22	17.77	10.55	12.77
Eruf	92.05	37.58	42.03	25.99	48.10	24.70	40.08	8.34	8.01	0	0	0	0
Ccoc	92.91	0	0	0	0	55.97	92.91	0	0	58.20	0	0	0

## Anexo 2

De acuerdo con observaciones y algunos datos de Solano-Mendoza (2017), se puede decir que las especies no están distribuidas uniformemente en la ciénaga, algunas especies tienen preferencia por algunas zonas y profundidades en la columna de agua. Entonces *Jordanella pulchra* y *Cyprinodon artifrons* prefieren estar en las zonas con menos profundidad (1)(S), *Gambusia yucatanana* se puede encontrar en todas las zonas (1:5) y normalmente se encuentra en la superficie (S). *Menidia colei* prefiere zonas con pastos (3,4) y en la columna de agua se encuentra desde la superficie hasta media agua (S, M), *Floridichthys polyommus*, *Cichlasoma urophthalmum*, *Poecilia velifera* y *Belonesox belizanus* prefieren zonas con más profundidad, cerca del cenote (4,5), y en la columna de agua se encuentran a media agua hasta el bentos (M, B). *Eucinostomus* sp normalmente está en toda la columna de agua (S, M, B) y prefiere zonas con mayor profundidad. *Fundulus grandissimus* se encuentra asociada a las raíces del manglar (5) y zonas de mayor profundidad (M, B).

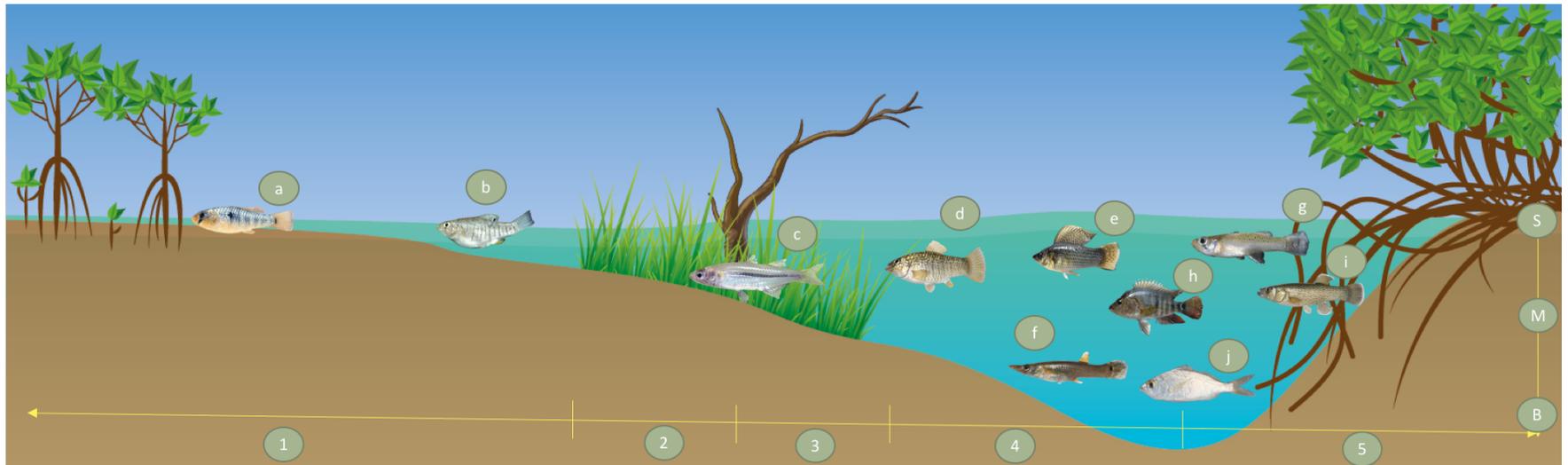


Figura 12 Distribución espacial de los peces en la ciénaga a-*Jordanella pulchra* b-*Cyprinodon artifrons* c-*Menidia colei* d- *Floridichthys polyommus* e-*Poecilia velifera* f-*Belonesox belizanus* g-*Gambusia yucatanana* h-*Cichlasoma urophtalmun* i-*Fundulus persimilis* j-*Eusinostranus sp.* Los números corresponden a zonas respecto al petén a la orilla. Las letras corresponden a la Columna de Agua siendo S-aguas superficiales M-media agua B-Bentos.