



El Colegio de la Frontera Sur

Segregación espacial y temporal de la familia Ardeidae  
(Garzas) durante una temporada reproductora en la Isla  
Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

Tesis

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural  
Con orientación en Manejo y Conservación de Recursos Naturales

Por

Ghelen Mera Ortiz

2019



# El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 2019.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Ghelen Mera Ortiz

---

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

Segregación espacial y temporal de la familia Ardeidae (Garzas) durante una  
temporada reproductora en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

---

Para obtener el grado de **Maestro (a) en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**.

	Nombre	Firma
Directora	Dra. Paula L. Enríquez Rocha	<hr/>
Asesor	M. en E. Javier Francisco Valle Mora	<hr/>
Asesor	Dr. Eduardo Palacios Castro	<hr/>
Sinodal	Dr. Eduardo J. Naranjo Piñera	<hr/>
Sinodal	M. en C. José Raúl Vázquez Pérez	<hr/>
Sinodal	Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez	<hr/>

## **DEDICATORIA**

A Dios por sostenerme.

A mi madre; que impulsa todas mis metas; por su amor, comprensión y confianza en cada momento de mi vida.

A mis hermanas; Mayelli y Sarai por su apoyo en los buenos y malos momentos.

A mis sobrinos; Braulio y Paulina, por sus ocurrencias que me hacen feliz.

En memoria de mi greñis querido, Adán Enrique Gómez González.

## **AGRADECIMIENTOS**

Estas palabras son pocas para expresar lo agradecido que estoy con todas las personas que me acompañaron de diferente manera durante esta travesía y me disculpo por cualquier omisión. Sin duda, la maestría más que una meta académica, fue una experiencia de vida y de aprendizaje constante. Gracias a todos.

En primer lugar, agradezco a mi familia, que con su apoyo, amor, paciencia me sostuvo durante todo el proceso, desde inicio a fin. A mi madre Celina Ortiz por siempre estar pendiente de mí, por procurarme, por confiar en que culminaría con este objetivo. A mis hermanas Mayelli y Sarai Mera, por entender mis estados de ánimo y alegrarme con sus ocurrencias y muestras de cariño. A mis pequeños sobrinos, “ahora no tan pequeños”, Paulina y Braulio, son fuente de luz y amor para nuestra vida; gracias por los abrazos, cartas y risas que le daban a la tía cuando estaba triste o estresada. No hay palabras suficientes para describir lo agradecida que estoy por tenerlas en mi vida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de posgrado y a El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) de permitirme participar en el programa de maestría.

Agradezco de manera muy especial a mi tutora, la Dra. Paula L. Enríquez Rocha por aceptarme como su estudiante de la maestría, por su confianza, apoyo y, sobre todo, paciencia en la dirección de este trabajo; sin duda alguna, una de las personas que ha dejado un gran aprendizaje en mi vida. A los Dres. Javier Francisco Valle Mora y al Dr. Eduardo Palacios Castro por brindarme su tiempo, conocimientos y acertados comentarios para la escritura de la tesis. Gracias a todo mi comité por el esfuerzo invertido en este proyecto.

A los Dres. Jorge E. Naranjo Piñera, Darío A. Navarrete y al M. en C. José Raúl Vázquez Pérez por acceder amablemente a participar como sinodales y enriquecer la tesis con sus valiosos comentarios.

A la familia Rosales-Domínguez por su calidad humana al abrirme las puertas de su casa durante mi estancia en campo y procurar en gran medida nuestra comodidad. Les estaré siempre agradecida. A Don Joaquín Toledo por hacer que cada uno de los viajes en lancha, fuera una experiencia única e irreplicable. A la familia López-Vila por su

apoyo invaluable e incondicional durante todo este proceso de la tesis, se les quiere y estima, gracias por brindarme siempre su amistad.

A todas las personas que colaboraron en el trabajo de campo, sin ustedes este proyecto no hubiera sido posible: Maydi Castro, Juan Carlos Ramos, Fabiola Rosales, Luis Ramos, me quedo con todas las vivencias y aprendizajes que pasamos juntos.

A Adán Gómez (+) y Chus López por alentarme a continuar con un posgrado. Su dedicación y entrega como investigadores son para mí fuente de admiración y motivación para continuar trabajando en el quehacer de la investigación. Hay personas que llegan a tu vida para quedarse, aunque ya no estén, porque no es cuestión de tiempo sino de intensidad y del impacto que hayan tenido en nuestro corazón. ¡Muchas gracias!

A mis amigos Jesús Pérez y Christian Rico por su valiosa amistad y calidad humana brindada no solo durante la maestría, sino en mi vida diaria. Gracias por cada palabra de ánimo, consejos, risas y charlas. Hay personas que llegan a tu vida para enseñarte el valor de la confianza y a aprender más de ti mismo, los quiero mucho. A Gabi, Marusia, Orquídea, Flor, Ilse, Arantxa, Oscar, Ernesto y Marco, con los que tuve la oportunidad de convivir y pasar momentos únicos durante la maestría. Por los viajes, las charlas, las desveladas, los bailes, entre muchas cosas más. A todos ¡muchas gracias por su sincera amistad!

Isla Pájaros, uno de mis lugares favoritos, gracias por todas las enseñanzas, que tus arboles y cielos continúen llenos de siluetas, vuelos y graznidos.

## ÍNDICE

RESUMEN.....	12
I. INTRODUCCIÓN.....	13
II. MARCO TEORICO.....	17
2.1. Generalidades de la familia Ardeidae.....	17
2.2. Selección de hábitat para la reproducción.....	18
2.3. Nicho y segregación ecológica.....	20
2.4. Antecedentes.....	22
III. JUSTIFICACIÓN.....	28
IV. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	31
V. HIPÓTESIS.....	32
VI. OBJETIVOS .....	33
6.1. General.....	33
6.2. Específicos.....	33
VII. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES A ESTUDIAR.....	33
VIII. MÉTODO.....	40
8.1. Área de estudio.....	40
8.2. Diseño de las unidades de muestreo.....	42
8.3. Trabajo de campo.....	44
8.3.1. Estimación del número de nidos por especie y abundancia de parejas reproductoras.....	45
8.3.2. Patrón temporal de reproducción.....	46
8.3.3. Distribución espacial de ocho especies de garzas durante una temporada reproductora.....	47
8.3.4. Caracterización de los sitios de nido.....	48
8.3.5. Estructura y composición de la vegetación.....	49
8.4. Descripción de los parches seleccionados.....	51
8.5. Análisis de datos.....	55
8.5.1. Estimación del número de nidos por especie y abundancia de parejas reproductoras.....	55
8.5.2. Patrón temporal de reproducción.....	56

8.5.3. Distribución espacial de ocho especies de garzas durante una temporada reproductora.....	57
8.5.4. Caracterización de los sitios de nido .....	58
IX. RESULTADOS.....	59
9.1. Estimación del número de nidos por especie .....	59
9.2. Patrón temporal de reproducción.....	62
9.2.1. Cronología de puesta y eclosión de huevos.....	62
9.2.2. Tamaño de nidada.....	65
9.2.3. Éxito de reproducción.....	66
9.3. Distribución espacial de ocho especies de garzas durante una temporada reproductora.....	69
9.3.1. Disposición horizontal de los nidos.....	69
9.3.2. Anidación con vecinos conespecíficos.....	74
9.3.3. Distribución vertical de los nidos.....	79
9.4. Caracterización del sitio de nido.....	86
9.5. Relación entre las especies de garzas y las características de los sitios de nido.....	91
9.6. Relación entre la abundancia de nidos y variables de vegetación-ambientales .....	93
X. DISCUSION.....	95
10.1. Número de nidos por especie.....	95
10.2. Características de los sitios de nido.....	98
10.3. Segregación temporal y espacial de ocho especies de garzas.....	101
IX. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	108
XII. LITERATURA CITADA.....	112
XIII. ANEXOS.....	124

## Índice de Figuras

Figura 1. Las nueve especies de garzas que anidan en Isla Pájaros: a) Garza blanca ( <i>Ardea alba</i> ), b) Garceta rojiza ( <i>Egretta rufescens</i> ), c) Garceta tricolor ( <i>Egretta tricolor</i> ), d) Garceta azul ( <i>Egretta caerulea</i> ), e) Garceta pie dorado ( <i>Egretta thula</i> ), f) Garza ganadera ( <i>Bubulcus ibis</i> ), g) Garza cucharón ( <i>Cochlearius cochlearius</i> ), h) Pedrete corona-negra ( <i>Nycticorax nycticorax</i> ), i) Garceta verde ( <i>Butorides virescens</i> ).....	39
Figura 2. Mapa de la Isla Pájaros (Punta Chal) Oaxaca-Chiapas y distribución de las especies de mangle.....	41
Figura 3. Parches de vegetación establecidos en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. En cada parche se presentan cuadrículas de 20 m x 15 m, donde las de color gris indican las unidades de muestreo seleccionadas para la búsqueda de nidos.....	43
Figura 4. -Etiquetado de los nidos con cintas plásticas.....	46
Figura 5.- Número total de nidos, huevos y pollos mensuales de garzas en la temporada reproductora marzo a agosto de 2018, en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	62
Figura 6.-Número total de nidos, huevos y pollos mensuales de las ocho especies de garzas, de marzo a agosto de 2018 en la Isla Pájajos, Oaxaca-Chiapas.....	64
Figura 7.- Proporción de nidos por tamaño de puesta para cada especie de garza, durante una temporada reproductora (marzo a agosto de 2018) en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas .....	66
Figura 8. Distribución espacial de los nidos de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, durante marzo a agosto de 2018.....	70
Figura 9.Distribución horizontal de los nidos de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas .....	73
Figura 10. Gráficos de Intensidad a través de un estimador no paramétrico de la distancia del vecino más cercano, que representan el grado de agregación de los nidos de ocho especies de garzas en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas (2018) .....	75



Figura 11. Gráficos de la distribución espacial de los nidos con base en la función G (Distancia al vecino más cercano) de ocho especies de garzas en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	76
Figura 12 . Altura promedio de los nidos de cada especie de garza en Isla Pájaros, mediante el modelo lineal mixto. ....	79
Figura 13. Ordenamiento multidimensional (NMDS) de las especies de garzas en función a las variables ambientales y de vegetación obtenidas de los sitios de nido.....	92
Figura 14. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de 59 parcelas permanentes con ocho especies de garzas y cinco variables de vegetación-ambientales en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. ....	94

**Índice de Cuadros**

Cuadro 1. Número de parcelas seleccionadas por parche de vegetación para la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas .....	44
Cuadro 2. Variables consideradas en la caracterización del sitio de nido de las ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	50
Cuadro 3. Variables de vegetación y ambientales (promedio $\pm$ desviación estándar) y área total de cada parche identificado en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. ....	54
Cuadro 4. Total de nidos registrados, individuos reproductores y abundancia relativa por especie en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, durante una temporada reproductora (marzo a agosto de 2018). ....	60
Cuadro 5. Área utilizada y densidad de nidos por cada especie dentro de la colonia de anidación en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	61
Cuadro 6. Media y desviación estándar ( $\pm$ ) del tamaño de nidada de las ocho especies de garzas en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	65
Cuadro 7. Cantidad de huevos totales puestos, huevos destruidos, huevos no eclosionados y huevos que eclosionan de la colonia multiespecífica de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	68

Cuadro 8. Viabilidad, fertilidad y éxito de eclosión de huevos de las ocho especies de garzas que anidan en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	69
Cuadro 9. Número de nidos de garzas por parche en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, de marzo a agosto de 2018.....	71
Cuadro 10. Frecuencia de nidos y distancia vecinos más cercano (media $\pm$ desviación estándar) de ocho especies de garzas de la la Isla Pájaros.....	78
Cuadro 11. Categoría de altura de los nidos por especie en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	80
Cuadro 12. Altura de nido (media en metros $\pm$ desviación estándar) de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. ....	83
Cuadro 13. Altura de nido (media en metros $\pm$ desviación estándar) de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	85
Cuadro 14. Total de número de nidos por especie de garza encontrados en tres especies de mangle en la Isla Pájaros. Oaxaca-Chiapas.....	86
Cuadro 15. Media y desviación estándar ( $\bar{x} \pm DE$ ) de las variables medidas a nivel del sitio de nido y parcela en la colonia de anidación de la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.....	90

## Índice de Anexos

Anexo 1. Hoja formato de campo para el registro de nidos.....	129
Anexo 2. Hoja formato de campo para la toma de datos de vegetación por parcela.....	130
Anexo 3. Número de huevos rotos o perdidos por mes de las ocho especies de garzas que anidan en la Isla Pájaros.....	132
Anexo 4. Diagrama de Sherpard donde se muestra la disimilaridad observada frente a la distancia de ordenación del NMDS.....	133
Anexo 5. Nido con huevos (izquierda) y cría de garza blanca ( <i>Ardea alba</i> ) .....	134
Anexo 6. Nido con huevos (izquierda) y cría de garza rojiza ( <i>Egretta rufescens</i> ) en fase oscura.....	134
Anexo 7. Nido con huevos (izquierda) y cría de pedrete corona negra ( <i>Nycticorax nycticorax</i> ) .....	135

Anexo 8. Nido con huevos (izquierda) y cría de la garza cucharon ( <i>Cochlearius cochlearius</i> ).....	135
Anexo 9. Nido con huevos y cría de la garceta tricolor ( <i>Egretta tricolor</i> ) .....	136
Anexo 10. Nido con huevos y cría de la garceta azul ( <i>Egretta caerulea</i> ) .....	136
Anexo 11. Nido con huevos y cría de la garceta pie dorados ( <i>Egretta thula</i> ) .....	137
Anexo 12. Nido con huevos y cría de la garza ganadera ( <i>Bubulcus ibis</i> ).....	137
Anexo 13.- Artículo sometido a la revista Caldasia.....	138

## RESUMEN

Durante la reproducción, las especies de garzas con requerimientos ecológicos similares comparten el sitio de anidación en altas densidades. Para coexistir deberían mostrar algún mecanismo de segregación ecológica en alguna dimensión del nicho. En el presente estudio se analizó la distribución espacial (horizontal y vertical) de los nidos, la cronología reproductiva de las especies y la caracterización de su hábitat para comprender los factores que influyen en la coexistencia de ocho especies de garzas durante una temporada reproductora (marzo a agosto de 2018) en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Se realizó una búsqueda mensual de los nidos en 96 parcelas. Se midieron ocho variables a nivel del sitio de nido y parcela, y se caracterizó la estructura de la vegetación en la isla. Se registró un total de 1,018 nidos, donde *Bubulcus ibis* (299 nidos), *Egretta tricolor* (213) y *Egretta thula* (142) presentaron mayor abundancia. Se registró una distribución diferencial de los sitios de nido a nivel horizontal, donde el diámetro de copa, altura de la vegetación y el DAP determinaron la posición de los nidos de *Ardea alba*, *Egretta rufescens*, *Nycticorax nycticorax* y *Cochlearius cochlearius*, mientras que el nivel de inundación y la distancia a la línea de marea inciden en *Bubulcus ibis*, *Egretta thula*, *Egretta tricolor* y *Egretta caerulea*. La alineación vertical se observó en sitios con vegetación alta y fue producto del tiempo de arribo a la colonia y competencia interespecífica dada por el tamaño corporal de las especies. La segregación temporal, aunque no tan clara para algunas especies se manifestó por diferencias en el inicio y duración del periodo de reproducción. Esta investigación permitió ampliar la comprensión de los mecanismos ecológicos que facilitan la reproducción en densidades elevadas de ocho especies de garzas. La información generada es base para el manejo reproductivo de la familia Ardeidae y de la Isla Pájaros, ambas con particulares necesidades de conservación.

**Palabras clave:** nicho ecológico, altura del nido, estructura de la vegetación, fenología reproductiva, competencia.

## **I. INTRODUCCIÓN**

La población biológica es entendida como el conjunto de individuos de la misma especie, que ocupan un lugar y momento determinados, que comparten propiedades biológicas y poseen requerimientos ecológicos similares para la supervivencia y reproducción (Morlans 2004, Miller y Spoolman 2009). Una población puede ser estudiada bajo dos dimensiones: el espacio y el tiempo; el primero hace referencia al análisis de la distribución de los organismos a lo largo del espacio y el segundo corresponde al estudio de la variación en el tiempo de los atributos espaciales o parámetros poblacionales (Morlans 2004).

Una población biológica debe concebirse como una unidad dinámica, debido a que coexiste en espacio y tiempo con otras poblaciones compartiendo los recursos de una misma zona. Dentro de la dinámica de las poblaciones el análisis de parámetros como la densidad, natalidad, mortalidad, la distribución espacial y los factores del ambiente (bióticos y abióticos) que inciden sobre éstos, son aspectos básicos para entender en primera instancia los mecanismos y estrategias de las especies para sobrevivir y reproducirse y a su vez proveen conocimiento clave para fines de conservación y manejo ante posibles disturbios antropogénicos y ambientales (Velando y Freire 1999; Ojasti y Dallmeier 2000)

En el caso de las aves, la determinación de los patrones espaciales y temporales de nidificación y de éxito reproductivo permiten identificar los mecanismos ecológicos-evolutivos que moldean importantes rasgos de su historia de vida. A su vez, durante el periodo de anidación de las aves, indicadores biológicos como índices de población y competencia reproductiva proveen información directa referente a las condiciones de productividad local, de la estructura trófica y calidad del hábitat (Kushlan et al. 2002; González-Acuña et al. 2008)

Las poblaciones pueden ser caracterizadas por sus estrategias de reproducción, que son grupos de características coadaptadas que afectan la supervivencia reproductiva. La ecología reproductiva de la mayoría de las especies de aves acuáticas está matizada por un fenómeno conductual altamente dinámico: la formación de colonias

(Denis et al. 2002; García-Quintas 2016). Una colonia de aves se define como un grupo reproductivo de una o varias especies que se agregan en altas densidades en un lugar más o menos centralizado del cual los miembros de la colonia parten para buscar comida (Kharitonov y Siegel-Causey 1988; Ospina-Álvarez 2004). Una colonia se modifica por presiones adaptativas, con costos y beneficios para los miembros de la misma (Ospina-Álvarez 2004; Gavilanes 2017).

Las garzas (Familia Ardeidae) constituyen uno de los grupos más representativos de la avifauna residente en los humedales, y generalmente algunas especies muestran un alto gregarismo durante la reproducción formando colonias mono o multiespecíficas (Hancock y Kushlan 1984). Anidar en colonia y seleccionar un buen sitio proporciona mayor protección contra depredadores, ofrece estabilidad y brinda cercanía a los materiales para la construcción del nido, además que provee protección contra inclemencias climáticas (Hilaluddin y Shawl 2003). Sin embargo, la alta densidad de individuos en las colonias también está asociada con costos tales como búsqueda de pareja, competencia por los sitios de anidación y alimento e incremento en la transmisión de las enfermedades (Brown et al. 1990; Ospina-Álvarez 2004). Debido a que estos costos-beneficios influyen fuertemente en el éxito reproductivo, las especies deben realizar un proceso de selección de los sitios de anidación. Dónde, la selección se considera un proceso evolutivo y jerárquico, que involucra una serie de decisiones comportamentales innatas y aprendidas por el animal, para poder realizar algunas de sus funciones vitales (e.g., anidación, alimentación, refugio) a diferentes escalas espaciales (desde macrohábitat a microhábitat) y temporales. La selección implica el uso desproporcionado de los recursos entre distintas alternativas disponibles en el hábitat e influye en la supervivencia y la aptitud de los individuos (Johnson 1980; Manly et al. 2002; Tapia et al. 2007).

La selección del hábitat de anidación, en aves que se reproducen en colonias, ocurre a diferentes escalas espaciales, como es el sitio de anidación y su contexto paisajístico (e.g., Isla Pájaros) y el sitio de nido (parche donde el ave coloca un nido) que hace referencia a las características del hábitat que rodean al nido. Sin embargo, está

selección espacial es moldeada por diversos factores como las presiones competitivas (inter e interespecíficas), depredación, rasgos de historia de vida, composición de especies en los sitios de anidación, las variables ambientales, los recursos alimenticios, los atributos del hábitat, entre otros (Davis 2005; Tieleman 2008; Gavilanes 2017). Con los cuales interactúa también la escala temporal, una de las principales fuentes de variabilidad en la disponibilidad y calidad de los recursos (Kamel y Mrosovsky 2006).

La coexistencia entre diferentes especies de aves influye en la selección del sitio de crianza (Martin 1993). Particularmente, las especies de garzas se encuentran estrechamente emparentadas y presentan requerimientos ecológicos y etológicos semejantes relacionadas con sus hábitos de anidación (e.g., sustrato de anidación, altura del nido, material, forma y tamaño del nido); otras se traslapan en los periodos de reproducción o se alimentan de las mismas presas. Por tal motivo, las especies con patrones similares de utilización de recursos son susceptibles a interacciones competitivas; siendo la competencia más fuerte entre especies congénicas coexistentes (Martin 1993, 2001; Mezquida 2004).

Algunas especies que se reproducen de manera conjunta, como las garzas y que compiten por los mismos recursos han desarrollado una plasticidad en el comportamiento de anidación. A través de la selección natural han adquirido adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales que les permiten utilizar ciertos elementos del ambiente-recursos-en diferentes momentos, de diferentes maneras o en diferentes lugares. Por lo tanto, la partición de recursos (también conocida como partición de nicho) al reducir o evitar la competencia permite la coexistencia entre las especies. La especialización o diferenciación sobre algún recurso da como resultado patrones característicos de segregación (Miller y Spoolman 2009; Griffin y Silliman 2011). En este sentido, se sugiere tres dimensiones de nicho donde las especies tienden a segregarse: hábitat, dieta y tiempo de ocupación del hábitat.

Durante el periodo de reproducción, cuando diferentes especies de garzas anidan en densidades elevadas se menciona que la superposición de nicho a nivel de hábitat es minimizada por una selección diferencial de microhábitat, donde los atributos que influyen principalmente son la altura del nido y la estructura de la vegetación (cobertura del dosel, altura, DAP; Fasola y Alieri 1992; Miller y Spoolman 2009). En el nicho temporal pueden ser segregadas por la fenología reproductiva de cada especie, que a su vez se relaciona con la disponibilidad y estacionalidad de las presas (Denis et al. 2002). Y finalmente en el nicho trófico los recursos son repartidos por tamaño de presas o frecuencia de ingestión, esto se ha observado cuando las especies de aves son activas en tiempos similares (Marín et al. 2003). Sin embargo, el grado de segregación estará determinado por el conjunto de factores ecológicos y ambientales que inciden sobre las especies y los cuales varían localmente.

En la Laguna Mar Muerto ubicada entre los estados de Oaxaca y Chiapas, se localiza la Isla Pájaros. Este es un islote de mangle, que debido a sus condiciones físicas, geográficas y biológicas es utilizado como sitio de anidación por 19 especies de aves acuáticas (Ramos 2015; Mera-Ortiz et al. 2016). La familia Ardeidae es la que presenta mayor riqueza con nueve especies anidantes (*Ardea alba*, *Egretta thula*, *Egretta caerulea*, *Egretta tricolor*, *Egretta rufescens*, *Bubulcus ibis*, *Nycticorax nycticorax*, *Butorides virescens* y *Cochlearius cochlearius*). Estas especies con requerimientos ecológicos similares comparten el sitio de anidación durante el mismo periodo de reproducción, lo que puede reflejar a priori que hay competencia y una repartición de recursos en diferentes dimensiones del nicho. Por lo cual, es de interés analizar los factores que influyen en la coexistencia de estas especies y la forma cómo los recursos son repartidos. El propósito del presente estudio fue determinar la segregación ecológica de ocho especies de garzas mediante el análisis de la distribución espacial de los nidos, fenología reproductiva y descripción del hábitat de anidación.



## II. MARCO TEÓRICO

### 2.1. Generalidades de la familia Ardeidae

La familia Ardeidae incluye a las garzas, garcetas, avetoros y pedretes. En México está representada por 16 especies (Berlanga *et al.* 2012) siendo la mayoría de hábitos diurnos a excepción de los pedretes (*Nycticorax nycticorax* y *Nyctanassa violacea*) que suelen ser más activos al anochecer. Estas especies están ligadas a zonas húmedas interiores y costeras (Hancock y Kushlan 1984; Hernández-Vázquez 2005).

Las garzas son conocidas como aves vadeadoras, debido a que suelen verse caminando por el agua siguiendo las orillas o vadeando en aguas poco profundas atentas al acecho de sus presas. La dieta de estas garzas incluye desde invertebrados hasta peces, ranas y reptiles (Marín *et al.* 2003; Ruiz-Guerra 2016). Estas especies presentan importancia ecológica en la utilización de recursos tróficos, al ser carnívoros mayores y constituyen especies clave en estos ecosistemas (Ruiz-Guerra 2016). Aunado a ello, son eslabones fundamentales del flujo de energía y actúan como aceleradores en el reciclaje de los nutrientes y su movilización, debido a su alta movilidad (Denis 2015).

Las garzas se caracterizan por presentar un marcado carácter gregario que las lleva a criar en colonias más o menos densas. Los nidos son generalmente poco elaborados, contruidos principalmente de ramas con poco recubrimiento interno de hojas y ubicados sobre árboles o aislados entre la vegetación en zonas pantanosas (Badillo *et al.* 2014; Hoy 2017). El tamaño de puesta más frecuente en la familia Ardeidae es de tres a cuatro huevos. Este parámetro reproductivo presenta variación geográfica latitudinal, es mayor en las zonas templadas y disminuye hacia los trópicos (Jenni 1969; Torrella 1999; Sanz 2003; Arévalo 2017). El tamaño de puesta depende de diversos factores que van desde aspectos ambientales (e.g., condiciones climáticas, ritmo de las lluvias, salinidad, disponibilidad de alimentos) hasta aspectos relacionados a la experiencia previa de cría de los padres y competencia intra e interespecíficas (Frederick *et al.* 1992; Sanz 2003).

Las garzas son consideradas semialtriciales, nidícolas, pues las crías nacen cubiertas de plumón y con los ojos abiertos. El desarrollo en muchas especies de este orden se caracteriza por un rápido crecimiento inicial del pico y las patas, especialmente los dedos, y una temprana habilidad para termorregular y moverse (Torrella 1999; Beovides 2000). En las garzas los huevos eclosionan asincrónicamente y esto resulta que los hermanos en la nidada sean de diferentes edades, donde el hermano mayor establece generalmente una relación agresiva con sus hermanos menores (Rodríguez 2001). Este grupo de aves presenta una estrategia de reproducción tipo r, debido a que ponen varios huevos por temporada, tienen una adolescencia corta y tasas de mortalidad anual de adultos relativamente altas (Torrella 1999; Beovides 2000).

## **2.2. Selección de hábitat para la reproducción**

Durante la reproducción, una decisión importante por parte de las aves es elegir donde construir el nido. Se considera que las especies seleccionan entre los diferentes recursos disponibles a una escala espacial y temporal dada, aquellos de mayor calidad y que mejor satisfacen sus necesidades para crianza, lo que resulta en un proceso de selección del hábitat de reproducción (Ospina-Álvarez 2004; Kazantzidis y Polrazidis 2013).

La selección de hábitat de anidación se fundamenta en factores intrínsecos a los individuos y considera que la distribución espacial de una especie animal es el resultado de elecciones individuales de un sitio de crianza (Ovando-Álvarez 2004). En un ambiente homogéneo, las aves no necesitarían hacer elecciones particulares con el hábitat, porque los recursos estarían distribuidos equitativamente en el paisaje. Sin embargo, en un ambiente heterogéneo, donde los recursos están distribuidos en parches y tienen diferente calidad, la elección de los individuos es crucial ya que determina su éxito reproductivo y la dinámica poblacional (Ferrer 2015).

Bajo este contexto, existen dos hipótesis que fundamentan la selección de los recursos. La distribución libre ideal propuesta por Fretwell y Lucas (1970), la cual menciona que los animales se establecen en parches de hábitat en proporción a la disponibilidad de recursos, donde los parches con más recursos tendrán más individuos.

De acuerdo con esta hipótesis se espera que todos los individuos tengan igual aptitud y habilidades competitivas, que los parches difieren en calidad y que todos los individuos conocen la disponibilidad de recursos y pueden moverse libremente entre ellos. Por otra parte, la hipótesis de distribución despótica ideal propuesta por Van Horne (1983), propone que los individuos dominantes se establecen en hábitats de mayor calidad, lo que obliga a los subordinados a ocupar parches de menor calidad, con el supuesto que la aptitud disminuye a medida que aumentan las densidades en los hábitats preferidos. Por lo tanto, la selección del sitio de anidación se considera como un proceso adaptativo de compensación entre el costo de búsqueda del sitio (tanto en términos de gasto energético como de riesgo de depredación) y los beneficios reproductivos de seleccionar un sitio adecuado para la puesta (Wood y Bjorndal 2000).

Las aves con reproducción colonial hacen selección del hábitat de reproducción a diferentes escalas espaciales, se hace mención de una escala de macrohábitat cuando se refiere propiamente al sitio de anidación (espacio físico donde se congregan las aves) y una escala de microhábitat, que hace referencia a los atributos que describen el parche donde el ave colocará un nido (sitio de nido). Particularmente, los estudios de nicho ecológico realizados durante la reproducción de las garzas, asumen que una selección diferencial de microhábitats es una de las relaciones principales que permite la coexistencia de especies (Burger 1981; Denis et al. 2002; Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego 2006)

A escala de microhábitat, los principales factores que intervienen en el proceso de selección son: el tipo y estructura de la vegetación (e.g., densidad del follaje, cobertura del dosel y estratos de la vegetación), atributos ambientales como nivel de inundación, temperatura, vientos; aspectos sociales como la competencia intra e interespecífica y presencia de depredadores; historia de vida (e.g., tamaño del nido, altura del nido, comienzo y duración del periodo de reproductivo). En conjunto estas variables afectan de diferente forma la supervivencia de los huevos, pollos y adultos reproductores.

### **2.3. Nicho y segregación ecológica**

El nicho ecológico definido como el conjunto de variables ambientales, bióticas (relaciones intra e interespecíficas) y físico-químicas importantes para la biología de una población y bajo las cuales esta es capaz de vivir y reproducirse con éxito (Miller y Spoolman 2009). En general se sugiere existen cinco dimensiones principales que determinan el nicho de las especies: espacial (hábitat y microhábitat), trófico (hábitos alimenticios), temporal (tiempo de actividad), tácticas reproductivas (tamaño de camada, esfuerzo reproductivo) y tácticas antidepredatorias (velocidad, agilidad, camuflaje). Sin embargo, Schoener (1974) menciona que el microhábitat, la dieta y la actividad temporal son los ejes más importantes, y que la mayor diferenciación de nicho ocurre a lo largo de los dos primeros ejes.

Con base en términos de recursos, la amplitud de nicho es la variedad de recursos utilizados por especie y la superposición de nicho se refiere cuando dos o más especies utilizan los mismos recursos (Miller y Spoolman 2009). Dos organismos con el mismo nicho no pueden sobrevivir en el mismo hábitat, porque competirían por exactamente los mismos recursos. Con base en el concepto de nicho se sugiere que especies con gran similitud ecológica, cuyos nichos se superponen, pueden evolucionar por selección natural y adquirir adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales que les permitan utilizar ciertos elementos del ambiente-recursos-en diferentes momentos, de diferentes maneras o en diferentes lugares, y así tener nichos más diferentes. A esto se le conoce como partición de recursos y permite que las especies coexistan (Miller y Spoolman 2009; Finke y Snyder 2008; Griffin y Silliman 2011).

Se hace referencia de una división primaria cuando las especies no comparten sus principales recursos y, por lo tanto, se segregan (Rosenzweig y Abramsky 1986; Gordon 2000). De lo contrario, puede ser secundaria, cuando las especies se superponen en sus preferencias por los recursos primarios o más valorados, mientras que muestran la partición con respecto a los menos importantes (Rosenzweig y Abramsky 1986; Gurd 2008).

Particularmente, las garzas durante la temporada de cría a menudo tienden a agregarse en áreas cercanas a los sitios de alimentación, formando colonias compuestas por cientos de individuos. Si las especies se encuentran estrechamente emparentadas y presentan requerimientos ecológicos semejantes, la competencia por los recursos es probable que sea intensa. Por lo que, se ha planteado que la coexistencia en los sitios de anidación se favorece porque existe una especialización o diferenciación de nicho entre las especies presentes (Beovides 2000; Denis et al. 2002; Alvarado 2014; Arévalo 2017). Una forma en cómo esta diferenciación se puede expresar es a través de la segregación en una dimensión espacial (horizontal y vertical), temporal o, cuando se superponen, una diferencia en el nicho trófico (Gordon 2000; Loyn 2002), considerados factores mediadores de las interacciones ecológicas.

La diferenciación espacial hace referencia, cuando los recursos usados por las especies están separados en el espacio. En una escala mayor se ponen de manifiesto las diferencias en sus distribuciones geográficas, pero a una escala menor podríamos mencionar cuando las especies utilizan distintos microhábitats (e.g., variaciones en las alturas y especies de árboles donde anidan). La diferenciación temporal, se refiere a la presencia de especies en diferentes estaciones o momentos del día, lo que a su vez puede estar relacionado a diferentes picos en la disponibilidad de alimentos utilizados por las especies que anidan dentro de una colonia. Y finalmente diferenciación trófica, cuando los individuos se alimentan de distinto tipo o tamaño de presas (Rosenzweig 1986; Loyn 2002). Estas diferencias en el nicho de una especie pueden variar de un lugar a otro debido a la presencia e interacción con otras especies, por fuerzas selectivas como competencia y depredación (Miller y Spoolman 2009), así como por las historias evolutivas y los factores intrínsecos de los organismos.

La partición de recursos en los sitios de anidación, ha sido explicada principalmente por la competencia interespecífica (Gordon 2000; Denis et al. 2002). No obstante, Martin (1993) plantea la depredación como una fuerza selectiva que también influye en los patrones de los rasgos de historia de vida, selección de hábitat y coexistencia de las especies de aves. Se menciona que, durante la reproducción, las

especies de aves deberían repartir los recursos como una respuesta a minimizar los efectos de la densidad acumulada, una mayor densidad de nidos puede atraer a más depredadores o incrementar la intensidad de búsqueda de los depredadores. Se ha reportado que en algunas especies la probabilidad de predación del nido varía en función de la planta utilizada para nidificar, así como las características del parche del hábitat que rodea el nido. Por lo que, ante una respuesta adaptativa a la predación del nido, debería haber una partición del nicho espacial, a través de una posición diferencial de los nidos, de manera vertical y horizontal (Martin y Roper 1988).

Para el caso particular de las garzas los estudios realizados en México sobre la segregación ecológica se han enfocado a evaluar el nicho trófico, siendo que poco se ha abordado sobre las exigencias ecológicas del nicho espacial y temporal durante la etapa reproductiva (Fasola y Alieri 1992; Denis et al. 2002; Kim y Koo 2009), siendo este último subestimado la relevancia de sus efectos sobre la dinámica de la comunidad. Durante la época de reproducción se observa que las garzas comparten los mismos hábitats, lo que implica que los factores que explican su coexistencia operan a menor escala (microhábitats; Traba et al. 2015). La identificación de esos factores y determinar cómo influyen en la segregación espacial y temporal son, por lo tanto, objetivos clave de los estudios ecológicos en aves con reproducción colonial.

#### **2.4. Antecedentes**

Numerosos estudios han abordado la ecología reproductiva de la familia Ardeidae, desde temas de éxito reproductivo, cronología de la puesta, tamaño de la nidada composición de los huevos (Burger 1978; Speiser y Bosakowski 1989; Frederick et al. 1992; Fasola y Pettiti 1993; Denis et al. 2003), requerimientos del hábitat (Fasola y Alieri 1992; Farinha y Leitão 1996; Hernández-Vázquez y Fernández 1999) y hábitos reproductivos (Jenni 1969; Maxwell y Kale 1977; Cupul-Magaña 2004; Denis y Ponce 2006; Deep y Sahi 2013). Por el contrario, otros se han enfocado a describir la ubicación geográfica, desplazamientos, composición específica y tamaño de las colonias de garzas (López-Ornat y Ramo 1992; Rangel-Salazar et al. 1993; Fernández et al. 2004).

En los últimos años, se ha resaltado que la forma en que los recursos hábitat, tipo de alimento y tiempo de ocupación de hábitat son repartidos entre las especies y cómo estos son usados es de gran importancia para comprender como se estructuran las comunidades de aves acuáticas durante la etapa de reproducción. Sin embargo, los múltiples factores ambientales y ecológicos que varían de un sitio de anidación a otro, influyen diferencialmente en la respuesta de las poblaciones silvestres a sus recursos (Parrish 1995).

En cuanto al hábitat, se ha demostrado que en las colonias reproductoras de garzas la estructura y arreglo espacial de la vegetación influye en la colocación de los nidos. Esta distribución espacial determina la tasa de supervivencia de los pollos, su capacidad de movimientos y el éxito de forrajeo. Es por ello que las aves escogen la ubicación del nido donde se maximice el éxito reproductivo y se reduzca el riesgo de depredación (Gjerdrum et al. 2005).

En las colonias multiespecíficas, las diferencias en la vegetación permiten a las especies dividir el espacio disponible. En un estudio realizado en el lago Alicia, Florida, Jenni (1969) describió la ecología reproductiva de *Bubulcus ibis*, *Egretta thula*, *E. caerulea* y *E. tricolor* en una vegetación principalmente de bosque de pino. En este estudio se menciona que, aunque se presentó una superposición de nicho espacial, hubo una selección diferencial de arbustos y árboles entre las cuatro especies para colocar sus nidos. Así también las alturas de los nidos fueron significativamente diferentes y, aunque *E. thula* y *E. tricolor* anidaron a la misma altura se registraron en diferentes especies de árboles.

En cuanto a la estructura de la vegetación como factor determinante en la distribución de los nidos, Burger (1979) encontró que en presencia de vegetación heterogénea las especies de garzas seleccionaron sitios de nido en función de variaciones fisionómicas (especies vegetales, altura, estructura y áreas abiertas). Mientras que, Beaver et al. (1980) en cinco colonias en los estuarios de la costa atlántica registraron que en la vegetación homogénea, los nidos de las especies se estratificaron

verticalmente como resultado de la dominancia y el tamaño corporal de las especies presentes; donde especies más grandes anidaron en partes más altas de la vegetación que los subordinados más pequeños. Por lo tanto, la estratificación horizontal es atribuible a las diferencias de hábitat más que a los factores sociales que imperan en un ambiente homogéneo.

Algunos autores como Fasola y Alieri (1992) comprobaron que la alineación vertical de las especies tiene relación directa con su tamaño corporal. En una zona de humedales con cultivo intensivo en Italia, la alineación vertical de las especies se reportó en la siguiente secuencia: *Ardea cinerea* en los niveles más altos, *Nycticorax nycticorax*, *Egretta garzetta* y *Ardeola ralloides* en los niveles intermedios, mientras que la *Ardea purpurea* en los niveles más bajos. Esta secuencia fue paralela al tamaño corporal relativo de las especies y al tiempo de llegada a la colonia, excepto en el caso de *A. purpurea* quien es la segunda especie más grande, y la tercera en tiempo de llegada. Esto indica que el proceso de alineación no es exclusivo del tamaño corporal y que además este comportamiento no solo se debe a la competencia por el espacio, sino también a que las aves de mayor tamaño se mueven más fácilmente en las zonas con vegetación alta, mientras que las pequeñas prefieren estratos más bajos, donde encuentran más protección ante los depredadores.

Con respecto al estudio anterior, se estableció la hipótesis que la estratificación vertical observada en las colonias está determinada también por la diferenciación temporal. En Isla Riomar, Maxwell y Kale (1977) describieron la ecología reproductiva de *Bubulcus ibis*, *E. thula*, *E. caerulea*, *E. tricolor* y *N. nycticorax*. En este estudio se registró que las especies que se superponen temporalmente en la cría (*E. thula* y *B. ibis*), también se segregan verticalmente en la colocación de los nidos, mientras que aquellas especies que colocan sus nidos a la misma altura se reproducen a diferentes tiempos (*N. nycticorax* y *E. thula*). Sin embargo, en este caso la ausencia de diferencias estadísticas entre las garzas de la colonia de Florida se le atribuyó al hecho de que las observaciones ocurrieron en un sitio con vegetación de manglar, caracterizada por un ambiente uniforme con una baja altura y poca diversidad de plantas. Por lo tanto, la estructura de la



vegetación puede ser un importante factor en la colocación de nidos más que la temporalidad.

Por el contrario, Burger (1978) menciona que los tiempos de llegada no se correlacionan con la construcción y posición de los nidos. Las observaciones realizadas en la isla Islajo- al sur de Brigantine National Wildlife Refuge, New Jersey- mostraron que *Nycticorax nycticorax* llegó primero (mediados de abril), seguido de *Egretta thula* y *Plegadis falcinellus* (mediados de abril), luego *Egretta tricolor* y *Egretta caerulea* (fines de abril) y finalmente *Bubulcus ibis* (mayo). A pesar de la diferencia en el arribo hubo cierta tendencia de las aves en el mismo punto del ciclo de reproducción a anidar juntas sincronizándose, lo cual produjo un cambio considerable de posiciones al momento de anidar. En donde, por ejemplo *B. ibis* que llegó al último, ubicó sus nidos a una altura mayor que la de *E. caerulea*. Aunado a ello, la mayoría de estos estudios no mencionan las alturas de los nidos, por lo que no se puede correlacionar directamente con la llegada de los individuos a los sitios de anidación.

La composición del hábitat alrededor de los sitios de anidación es uno de los factores importantes que conducen a la formación de colonias y su disponibilidad influye en la abundancia y distribución de las especies que se reproducen. En un estudio realizado en la Comargue, región del sur de Francia, Tourenq et al. (2004) compararon los cambios que ocurrieron durante un período de 25 años (1975-1999) en la distribución y composición de las colonias de garzas con relación a la distribución y cantidad de arroz cultivado, como una fuente cercana de alimentación. En este estudio encontraron que el número de especies e individuos reproductores incrementaron en la colonia, cuando la superficie de arroz como los sitios disponibles para anidar aumentaron en el paisaje. Bajo esas condiciones del hábitat los individuos podían elegir entre sitios con y sin una alta proporción de arroz. Sin embargo, individuos de *Bubulcus ibis*, *Ardeola ralloides* y *Nycticorax nycticorax*, en un período de saturación de la colonia, se vieron obligados a ocupar sitios independientemente de la proporción de campos de arroz en sus proximidades, disminuyendo la segregación entre las especies. Por tal motivo, cuando

un hábitat adecuado se vuelve menos común, las garzas pueden evaluar a una escala mayor los elementos del ambiente, de manera que optimicen su supervivencia.

Estos estudios han ayudado a comprender que dentro de una colonia de garzas cada individuo puede responder diferencialmente a un número de variables ambientales, físicas y densodependientes, permitiendo que varias especies diferentes ocupen un mismo sitio de anidación sin exclusión competitiva (McCrimmon 1978). El estudio de las colonias reproductoras es sumamente interesante por cuanto numerosos factores inciden sobre la estructura espacial y temporal de las mismas. Sin embargo, aunque estos antecedentes ponen de manifiesto que se han realizado numerosos estudios de la ecología reproductiva de las garzas en zonas templadas, en la costa del Atlántico, Mediterráneo y América el Norte, el número de investigaciones disminuye notoriamente en las zonas tropicales (Becerril y Carmona 1997; Rodríguez-Barrios 2006).

Por su parte, Toledo (2000) describió las estrategias de segregación temporal y espacial de cinco especies de aves acuáticas (*Ardea alba*, *Egretta thula*, *Bubulcus ibis*, *Nycticorax nycticorax*, *Anhinga anhinga*) en bosques riparios del río Piracicaba y Piracicaba-Mirim, São Paulo, Brasil. En este estudio se reportó una segregación temporal entre las especies asociada a los niveles del río; siendo que *A. alba*, *E. thula* y *N. nycticorax* anidaron durante el tiempo en que los niveles del río estaban bajos, mientras que *A. anhinga* y *B. ibis* criaron al inicio del período lluvioso. Sin embargo, en aquellas especies que se superponen temporalmente en la reproducción, se registró una segregación vertical en la colocación de nidos dentro de la colonia.

En otro estudio realizado en diferentes colonias mixtas de garzas en la Ciénega de Birama, Cuba, Denis et al. (2002) determinaron que la selección de diferentes áreas de la colonia permite la coexistencia sin exclusión competitiva. Se registró una segregación horizontal, donde generalmente las garzas medianas se ubicaron al centro de la colonia y el Aguaitacaimán (*Butorides virescens*) en los bordes externos de esta o cayos aislados de mangle. Se menciona que la segregación espacial presente en estas colonias responde a diferentes patrones de microlocalización del nido entre las especies,

donde los atributos del hábitat que determinaron la selección fueron: los tipos de sustrato, (que hace referencias al tipo y fisionomía de la vegetación), ubicación relativa al borde del agua y a la altura de la vegetación. Aunado a ello, estos autores mencionan que la selección de los sitios de anidación está relacionada con el tiempo de llegada a la colonia, siendo que los primeros individuos ocupan los mejores sitios y los tardíos se ven relegados a áreas periféricas o de peor calidad.

En el Pacífico mexicano existe poca información sobre los patrones temporales y espaciales de anidación en aves coloniales. Por su parte en la Isla Pájaros los estudios que existen se limitan a describir aspectos básicos sobre la ecología reproductiva de las especies que anidan en la zona (Ramos 2015; Mera-Ortiz et al. 2016). Ramos (2015) documentó mediante observaciones ocasionales la fenología reproductiva de las especies que habitan la isla. En este estudio se registró que Fregatidae (*Fregata magnificens*), Phalacrocoracidae (*Phalacrocorax brasilianus*) y Ardeidae fueron las familias más abundantes. Asimismo, en el Sistema Lagunar del Istmo de Tehuantepec se han realizado monitoreos en cuatro temporadas no reproductivas de *Egretta rufescens* (2014-2017) con la finalidad de determinar el tamaño poblacional y los sitios críticos para la especie en la región. En un periodo de cuatro años se contabilizaron 6,965 registros de *E. rufescens*, y específicamente en la Isla Pájaros durante la época reproductiva de 2014, se marcaron con bandas plásticas de colores y anillos metálicos a 78 individuos juveniles, mientras que en 2015 se marcaron con transmisores satelitales a 5 individuos adultos (Hernández 2017). Por su parte, Palacios et al. (2011) reportaron a través del método de conteo en línea (15/julio/11) realizado en la isla un total de 800 parejas reproductoras de *E. rufescens*, 440 de *B. ibis*, 281 de *E. tricolor*, 105 de *E. thula*, 113 de *A. alba*, nueve de *N. nycticorax* y ocho de *E. caerulea*.

Los factores que intervienen en la selección del sitio de nido son altamente complejos, por la variedad estructural en los sitios de anidación junto con los cambios en la composición de las especies. Estos antecedentes, evidencian que es necesario la realización de estudios más integrales, donde se analicen los diferentes factores en conjunto y que permitan ampliar la comprensión sobre los patrones de segregación del

nicho espacial y temporal. Por lo tanto, debido a las características de la Isla Pájaros parece ser un sitio idóneo para abordar este tipo de estudios ecológicos. Aunado a ello, esta tesis se distingue de los estudios previos fundamentalmente porque la presente contribución se basó en la exploración de un mayor número de variables que en conjunto permitieron ampliar conclusiones más sólidas. Cabe mencionar que complementario a este estudio se realizó una tesis enfocada a evaluar el nicho trófico de las ocho especies de garzas que se reproducen en la isla (Castro et al. datos no publicados), por lo que los resultados se utilizaron para dar sustento a las discusiones de esta investigación.

### **III. JUSTIFICACIÓN**

En México el estudio de las colonias de aves acuáticas es incipiente y se ha limitado a la documentación de la ecología reproductiva de las especies (e.g., características de los nidos, cronología de la reproducción, tamaño de puesta, éxito de anidación, crecimiento de los pichones) y otros relacionados a la densidad poblacional. El manejo y la conservación de las poblaciones que se reproducen en colonias exige entender los factores que afectan los parámetros demográficos y como estos actúan en la dinámica y estructura de las poblaciones de aves acuáticas en los sitios de reproducción. Por lo tanto, los estudios de densidad deben ser complementados con estudios de factores que sean claramente dependientes de la densidad poblacional, como, por ejemplo, la disposición de los organismos (Clobert y Lebreton 1991).

Isla Pájaros, en comparación a otras áreas donde se han realizado este tipo de estudios, presenta mayor riqueza de especies de garzas, por lo que resulta importante comprender como se dan los mecanismos de partición de nicho al haber mayor número de especies coexistiendo durante la temporada reproductora. Para esto se evaluará la distribución de los nidos tomando en consideración diferentes variables: características de los sitios de anidación (e.g., estructura de la vegetación, nivel de inundación, distancia a la línea de marea), rasgos de la historia de vida de las especies (e.g., tamaño del nido, altura del nido, vecino más próximo) y la temporada reproductora. La inclusión de estos aspectos permitirá ampliar nuestra comprensión general sobre las estrategias de

segregación espacial y temporal, que emplean las especies de garzas en relación con los recursos disponibles y el sitio de nidificación.

La isla se encuentra en un sistema costero lagunar de aguas salobres presentando fluctuantes niveles de inundación. Las aguas que rodean el islote son sumamente productivas, y su abundancia en peces, moluscos, crustáceos, algunos equinodermos, poliquetos, incluso algas atraen grandes concentraciones de poblaciones de aves (Romeu 1995; Ramos 2015; Mera-Ortiz et al. 2016). La seguridad de tener alimento cercano en una etapa crucial como la reproducción es uno de los motivos para la llegada de varios individuos al sitio. Una vegetación predominante de manglar, con baja diversidad de especies de árboles, pero con variaciones en su estructura (densidad, altura y diámetro de copa), cambios en los regímenes hidrológicos, cercanía al territorio continental de aproximadamente 2.76 km, presencia de depredadores (zanates e iguanas), convierte a la Isla Pájaros en un sitio con características particulares para el estudio de estos mecanismos ecológicos (Ramos 2015; Mera-Ortiz et al. 2016).

En Isla Pájaros existen otras aves como la fragata (*F. magnificens*) siendo la especie más abundante en la isla (Ramos 2015) que reside y utiliza la zona como sitio de reproducción durante todo el año. Esta especie comienza a anidar desde diciembre, por lo que, cuando las garzas llegan a la isla ya hay un espacio utilizado por los nidos de las fragatas (con pollos que permanecen en el nido de 9-12 meses), quienes se ubican principalmente en la copa de los árboles (Ramos 2015; Obs.pers). Ante esto las garzas pueden estar seleccionando los sitios de anidación con base al recurso (espacio) disponible. Por lo tanto, analizar los patrones temporales y espaciales de nidificación resulta interesante cuando los efectos de la densidad acumulada pueden estar influyendo en la ubicación y distribución de los nidos dentro del área.

Además de la importancia ecológica que cada especie aporta al ecosistema, en la isla se encuentra una de las colonias reproductoras de garza rojiza (*E. rufescens*) más grande en todo su rango de distribución, solo superada por la de Green Island, Texas (Palacios et al. 2018). La garza rojiza es una especie poco estudiada en México y está

considerada como Sujeta a Protección Especial (SEMARNAT 2010). Además, es una especie con distribución restringida a hábitat costeros, por lo cual, es muy sensible a pérdida de hábitat y disturbios humanos (Denis y Ponce 2006). Aunado, la colonia reproductiva de la Isla Pájaros no está bajo ningún estado de conservación, por lo que, sus poblaciones son más vulnerables a posibles amenazas.

La degradación de los sitios de cría no solo se debe a causas antropogénicas, sino también puede ocurrir por fenómenos naturales. La Isla Pájaros fue impactada por el huracán Bárbara en el año 2013, lo que originó cambios en los regímenes de inundación de la isla, propiciando erosión y muerte de árboles de mangle en diversos puntos del sitio. De acuerdo a Hernández (2017) debido a la pérdida de árboles de mangle, una menor cantidad de disponibilidad de sitios de anidación ha conllevado a una disminución subsecuente en el arribo de parejas reproductoras.

Otro factor que impacta de manera natural es la actividad de anidación, la cual puede llegar a afectar la calidad de los sitios a través del tiempo; por ejemplo, la acumulación de excremento en las colonias puede causar cambios en la vegetación del sitio e influir en la anidación de las especies de aves (Weller 2003). A la vez cambios en la vegetación por tala inmoderada o contaminación por residuos sólidos podrían afectar la conveniencia del sitio para anidar. Por lo cual, la caracterización de las comunidades a través de las diferentes dimensiones del nicho proporciona información sobre las posibles interacciones intra e interespecíficas que pueden servir como línea base en el estudio de la dinámica poblacional, pero que a su vez puedan orientar las decisiones en cuanto a manejo y restauración de las áreas de anidación ante posibles disturbios antropogénicos y naturales.

#### **IV. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA**

Aunque los estudios sobre partición de recursos tienen como objetivo analizar el límite que la competencia interespecífica pone al número de especies que pueden coexistir en una comunidad, existen otros factores independientemente de estas interacciones intra-interespecíficas, que operan en forma conjunta en la dinámica y estructura comunitaria.

En este sentido, las evidencias obtenidas en otros estudios sugieren que en una colonia reproductora la selección del sitio de nido parece estar en función también de la estructura de la vegetación, composición de especies, tamaño del sitio de anidación, condiciones ambientales locales, la presión de depredación, el tiempo de arribo a la colonia, la disponibilidad temporal del alimento. Estas variables pueden influir de diferente manera en la disposición horizontal y vertical de los organismos y tiempos de reproducción, dando mecanismos de segregación ecológica.

Específicamente, en la Isla Pájaros se reporta que anidan ocho especies de garzas, desde marzo a septiembre, en un islote con vegetación predominante de manglar (Ramos 2015). Bajo la teoría de la competencia interespecífica por recursos, sería esperable que las especies con gran similitud ecológica y morfológica, segregaran alguna de las dimensiones del nicho. No obstante, para el caso particular de la colonia reproductora en la isla, no se tiene conocimiento de que manera este conjunto de variables influyen en los mecanismos de partición de nicho. Por lo tanto, como una manera de ampliar nuestra comprensión ante estos procesos ecológicos e identificar cómo y qué factores permiten la coexistencia entre las especies de garzas en la isla, se plantean las siguientes preguntas: 1) ¿Cómo la composición de la comunidad, fecha de arribo a la colonia y período reproductivo de cada especie de garza influyen en la distribución horizontal y vertical de los nidos en la Isla Pájaros?; y 2) ¿De qué manera las características del microhábitat influyen en la selección del sitio de nido y determinan el grado de segregación espacial de las ocho especies de garzas en la Isla Pájaros?

## V. HIPÓTESIS

Las colonias mixtas de aves acuáticas, donde los altos niveles de agregación intensifican las relaciones interespecíficas, la coexistencia de especies con características morfológicas y ecológicas similares se segregarán en alguna de las dimensiones de su nicho (Toledo 2000). Por ello, se espera que las ocho especies de garzas que anidan en la Isla Pájaros tendrán una distribución diferencial de sus sitios de nido y diferentes tiempos de reproducción. En el nicho espacial se sugieren diferencias en la disposición de los nidos en los planos horizontal y vertical. Donde se espera que:

- a) La estructura heterogénea de la vegetación y su arreglo espacial permiten establecer grupos de especies de aves espacialmente organizados de manera horizontal.
- b) Las especies anidarán de acuerdo a la verticalidad que el hábitat dispone, aunque respetando una notable jerarquía interespecífica en función del tamaño corporal y tiempo de arribo a la colonia por lo cual, se espera que *A. alba* y *E. rufescens* anide en las partes altas del mangle, mientras que *N. nycticorax*, *E. tricolor*, *E. caerulea*, *E. thula*, *B. ibis*, *C. cochlearius* en las partes intermedias y bajas de los árboles.
- c) La fecha de llegada a la colonia puede determinar muchas características de los sitios de nidificación. Por lo que se espera que los individuos o especies que lleguen primero ocuparán los mejores sitios, mientras que las que se reproducen en fechas más tardías usarán las áreas disponibles o áreas más abiertas.

Se ha sugerido que las especies que ocupan el mismo hábitat en la época de reproducción, la segregación temporal puede facilitar la coexistencia entre ellas (Martins et al. 2014; Palacio-Núñez et al. 2018). Con base a ello, se esperan diferencias en el inicio, duración y los picos de reproducción como resultado de dinámicas diferentes de arribo a la colonia.



## **VI. OBJETIVOS**

### **6.1. General**

Evaluar el patrón de segregación espacial y temporal de ocho especies de garzas en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

### **6.2. Específicos**

- Estimar el número de nidos establecidos por cada especie de garza y la abundancia de parejas reproductoras.
- Determinar el patrón temporal de reproducción por cada especie de garza.
- Determinar el sitio de nido por especie en función de variables de la vegetación y físicas del área.
- Analizar la distribución espacial (horizontal y vertical) de ocho especies de garzas durante una temporada reproductora.

## **VII. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES A ESTUDIAR**

Las características más importantes de las especies estudiadas se expresan a continuación, la secuencia de las especies corresponde al orden taxonómico:

### *Garza blanca (Ardea alba)*

Es una garza blanca de tamaño grande, con una altura de 85 a 102 cm y un peso de aproximadamente 950 g (Torrella 1999; Beovides 2000; Arévalo 2017). La especie presenta un pico de color amarillo (naranja en época de anidación) con patas y pies negros (Figura 1a). La garza blanca se alimenta de peces, anfibios e insectos. Generalmente los nidos de esta garza son plataformas construidas de palos, ramas o tallos; los ubican en las partes más altas de las copas de los árboles (López 2011). El tamaño promedio de nidada es de dos a tres huevos azul verdosos de forma ovoide. La incubación dura de 23 a 24 días aproximadamente (Custer y Frederick 1990; McCrimmon et al. 2011). Las crías abandonan el nido a los 30-40 días de edad. La especie anida anualmente entre los meses de julio a septiembre en Honduras y Colombia (Rodríguez-Barrios y Troncoso 2006; Arévalo 2017), mientras que en América del Norte comienza en mayo (Burger 1978). En Isla Pájaros, Ramos (2015) registró los primeros nidos a partir

de junio, los primeros pollos se observaron en julio y fue hasta septiembre cuando abandonaron el sitio.

#### Garceta pie dorado (*Egretta thula*)

Es una garza pequeña (50 cm), con un peso aproximado de 360 g. El plumaje de esta ave es de color blanco, con el pico negro y delgado, patas negras y dedos amarillos (Figura 1b). Esta garceta se alimenta de peces, crustáceos, insectos y pequeños invertebrados. La especie es sumamente colonial y típicamente nidifica en colonias mixtas. La garceta pie dorado nidifica generalmente a baja altura que varía entre 1.50 a 3.10 m (Maxwell y Kale 1977; Hancock y Kushlan 1984). El tamaño de nidada varía entre tres a cuatro huevos para las áreas de Norteamérica y de dos a tres huevos para zonas tropicales (McCrimmon 1978); el período de incubación promedio es de 23.70 días (Custer y Frederick 1990). En Norteamérica la temporada reproductora comienza a mediados de marzo y abril hasta la última semana de agosto (Cupul-Magaña 2004). Por su parte, Ramos (2015) reportó en la Isla Pájaros el inicio de anidación en mayo y finalizó en septiembre.

#### Garceta azul (*Egretta caerulea*)

Es una garza delgada, de tamaño mediano (50 a 60 cm) con un peso aproximado de 340 g. Esta especie en etapa adulta tiene una coloración azul con el cuello marrón oscuro y patas oscuras; mientras que en etapa inmadura su plumaje es blanco, con patas verdosas y el pico azul con negro en la punta (Peterson y Chalif 1973; Sibley 2000; Figura 1c). La dieta de esta ave incluye principalmente peces y crustáceos. La garceta azul tiende a formar agrupaciones monoespecíficas que a menudo se distribuyen en los márgenes de colonias mixtas. Gianuca et al. (2012) encontraron en Brasil nidos de esta garceta a alturas que variaban desde 1.50 m hasta 4.30 m por encima del suelo. El promedio de la nidada varía entre tres a cuatro huevos, y con un tiempo de incubación de aproximadamente 20 a 23 días (Rodgers 1990). El período de anidación de esta especie en Florida, se reporta que comienza a mediados de marzo y abril (Rodgers 1990), mientras que en Brasil su temporada reproductora comienza desde septiembre hasta

marzo (Gianuca et al. 2012). En la Isla Pájaros su temporada de anidación se registró de junio a septiembre (Ramos 2015).

#### Garceta tricolor (*Egretta tricolor*)

Es una de las garzas más delgadas debido a que el cuello es muy largo y fino. La cabeza, el cuello, las alas y la cola son de color gris oscuro con largas plumas marrón en su región dorsal (Peterson y Chalif 1989; Torrella 1999; Beovides 2000; Figura 1d). El pecho y el vientre de esta garceta son blancos con las patas amarillas. La especie llega a medir aproximadamente de 60 a 71 cm y pesar unos 380 g (Sibley 2000). La especie se reproduce en colonias integradas por otras especies. En Norteamérica llega a anidar a una altura entre 0.15 y 4 m sobre el suelo (Jenni 1969, Frederick 1988). La nidada promedio consiste de tres a cuatro huevos color azul pálido para Norteamérica, mientras que para América central es de dos a cuatro (Jenni 1969; Maxwell y Kale 1977; Hancock y Kushlan 1984). La incubación toma de 21 a 25 días y es efectuada por los dos padres (Torrella 1999; Beovides 2000). En Norteamérica, la temporada reproductora de esta garza se extiende desde marzo hasta agosto (Jenni 1969), mientras que en Centroamérica abarca desde abril hasta septiembre (Torrella 1999). En la Isla Pájaros, Ramos (2015) registró la temporada reproductora de junio hasta septiembre.

#### Garceta rojiza (*Egretta rufescens*)

Es una garza mediana (70 a 75 cm), con una coloración gris neutro, con la cabeza y el cuello café oxidado, el pico de color carne y negro en la punta, patas azulosas (Figura 1e), y puede pesar los 450 g (Sibley 2000). Esta garza se alimenta principalmente de peces y camarones. La garza rojiza es una de las especies de las que se tiene poca información sobre su ecología reproductiva. Generalmente esta garza construye sus nidos sobre mangle negro de baja altura. El tamaño de la nidada varía entre dos y seis huevos de color verde azulado, raramente siete y usualmente tres o cuatro (Hancock y Kushlan 1984; Denis y Ponce 2006). La incubación tarda aproximadamente 26 días (Lowther y Paul 2002; Denis y Ponce 2006).

La temporada reproductora de esta garza se reporta en Cuba a partir de mayo hasta finales de agosto, mientras que en la costa de Yucatán inicia en las primeras semanas de noviembre y se extiende hasta febrero aproximadamente (Contreras 2016). En la Isla Pájaros el comienzo de la anidación se ha reportado entre los meses de marzo a mayo (Ramos 2015; Hernández 2017).

En el Sistema Lagunar del Istmo de Tehuantepec convergen tres poblaciones de esta especie: las poblaciones migratorias del Este (Texas/Tamaulipas) y Oeste (Península de Baja California, Sonora y Sinaloa), así como una población reproductora (Oaxaca-Chiapas). La colonia que se forma en la Isla Pájaros es considerada la más grande de *E. rufescens* en el Pacífico, hasta 258 parejas (Hernández 2017). Sin embargo, en otro estudio realizado en la isla, el número de parejas reproductoras ha sido bajo (50 parejas; Ramos 2016). La especie es considerada casi amenazada por la Unión Internacional para la Conservación de Naturaleza y para México se encuentra Sujeta a Protección Especial (SEMARNAT 2010).

#### Garza ganadera (*Bubulcus ibis*)

Es una garza pequeña y robusta de aproximadamente 45 a 55 cm, llega a pesar entre 300 a 400 g. El plumaje de esta especie es de color blanco, pero cuando se reproduce el plumaje es café rojizo en la corona, en el pecho y la espalda. El pico es de color naranja y las patas varían desde el anaranjado hasta el amarillo verdoso (Peterson y Chalif 1989, López 2011; Figura 1f). Esta especie se alimenta de insectos, moluscos y peces. Esta garza se ha observado anidando en manglares a una altura de 1 a 5 m sobre el nivel del agua (Cupul-Magaña 2004). El tamaño de puesta va de uno a dos huevos (Denis et al. 2003) y la incubación es de 22 a 26 días (Rodríguez 2001). En México la temporada reproductora de esta especie se reporta de marzo hasta agosto (Burger 1978; Cupul-Magaña 2004). De acuerdo a Ramos (2015), en el área de estudio se observaron los primeros nidos en junio, las parejas reproductivas incrementaron en gran cantidad después de esa fecha, en septiembre terminó la anidación y para octubre la especie ya había dejado la isla.

### Garceta verde (*Burotides virescens*)

Esta especie es de tamaño pequeño (30 cm) y pesa aproximadamente 210 g. Es un ave de color verde brillante con tonos violeta y pardo rojizo, el vientre es blanco con estrías negras y patas relativamente cortas (Sibley 2000; López 2011; Figura 1g). Esta ave se alimenta principalmente de peces, crustáceos, insectos acuáticos, ranas y renacuajos. Esta garceta verde es un nidificador solitario, aunque en algunas áreas nidifica en grupos pequeños en presencia de otras especies de garzas (Torrella 1999). La garceta verde ubica generalmente sus nidos en la orilla de los manglares y a una altura entre 1 y 1.50 m y aproximadamente (Hernández-Vázquez y Fernández 1999), aunque en la ciénaga de Birama, Cuba se ha registrado a una altura promedio de 0.47 m sobre el agua (Denis et al. 1999). La nidada va de dos a cuatro huevos por nido con un tiempo promedio de incubación de 19.4 días (Hernández-Vázquez y Fernández 1999; Torella 1999; Rodríguez 2001). El período de anidación se extiende de mayo a julio en Jalisco y en Sudamérica de noviembre a enero (Mosso y Beltzer 1992). En Isla Pájaros, Ramos (2015) solo registró un solo nido en junio con dos huevos.

### Pedrete corona-negra (*Nycticorax nycticorax*)

Es un ave de tamaño mediano, alcanza una altura de 50 cm y un peso de 870 g aproximadamente; comúnmente de hábitos nocturnos o crepusculares. Es un ave de color negro violáceo en el dorso y blanco en el cuello y vientre; la corona es negra, y se destacan por su longitud dos finas plumas occipitales blancas (Peterson y Chalif 1973; Torella 1999; Sibley 2000; Figura 1h). Esta especie anida en colonias mixtas densas y sus nidos alcanzan alturas que van de 1 a 2 m del suelo (Hernández-Vázquez 2005). Esta garza en promedio pone de tres a cinco huevos, los cuales suelen ser verdes y se van decolorando con los días; la incubación demora 24 a 26 días (Custer y Frederick 1990; Ivory 2002). La temporada de anidación para El Salvador se reporta de marzo a septiembre (Arévalo 2017), en Guatemala se reporta de junio a octubre (López 2011). En Isla Pájaros, Ramos (2015) registro el inicio de la temporada reproductora en mayo, mientras que en los meses de septiembre y octubre fue muy común ver los juveniles.

### Garza cucharon (*Cochlearius cochlearius*)

Es una garza de actividad nocturna de tamaño mediano, sus medidas oscilan entre 45-50 cm con un peso de 600 g aproximadamente (Sibley 2000; López 2011). Esta especie se caracteriza por presentar una cabeza grande, ojos café-oscuro, y el pico muy ancho (Figura 1i). Los adultos presentan ojos cafés, corona y nuca de color negro que contrasta fuertemente con la frente blanquecina y cremosa. Las garzas cucharon se alimenta principalmente de peces, camarones e insectos. Esta especie con frecuencia anida en colonias monoespecíficas, en árboles altos y manglares. Los nidos se ubican entre los 3 a 3.50 m de altura y generalmente ponen de uno a tres huevos de color blanco, con un tiempo promedio de incubación de 20 días. El periodo de anidación en Norteamérica va de abril a agosto (Hernández-Vázquez y Fernández 1999; López 2011), mientras que en la Península de Yucatán abarca de diciembre a junio. En Isla Pájaros, Ramos (2015) observó conductas reproductivas a partir de junio y fue hasta septiembre que se observaron juveniles.

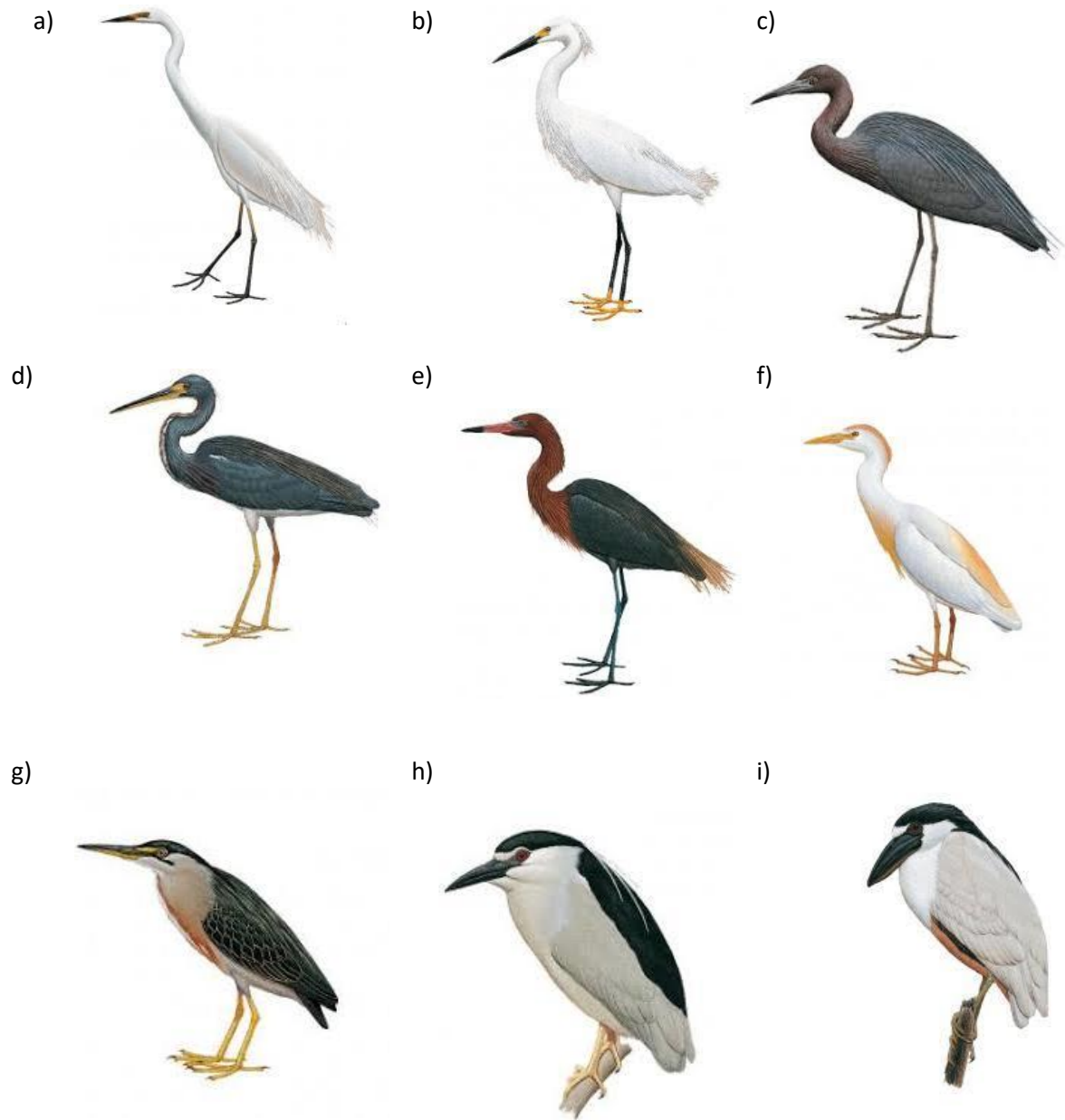


Figura 1. Las nueve especies de garzas que anidan en Isla Pájaros: a) Garza blanca (*Ardea alba*), b) Garceta pie dorado (*Egretta thula*), c) Garceta azul (*Egretta caerulea*) d) Garceta tricolor (*Egretta tricolor*), e) Garceta rojiza (*Egretta rufescens*), f) Garza ganadera (*Bubulcus ibis*), g) Garceta verde (*Butorides virescens*), h) Pedrete corona-negra (*Nycticorax nycticorax*) y i) Garza cucharón (*Cochlearius cochlearius*). Las fotos fueron tomadas del buscador GOOGLE.

## VIII. MÉTODO

### 8.1. Área de estudio

La laguna Mar Muerto se localiza en la franja costera del istmo de Tehuantepec, en los estados de Oaxaca y Chiapas ( $16^{\circ}18'$  a  $15^{\circ}55'N$  y  $94^{\circ}28'$  a  $93^{\circ}48'O$ ). El cuerpo lagunar presenta una extensión de 68,310 ha, de las cuales 21,310 ha se ubican en Chiapas (Contreras 1988; Castillo et al. 2009). La comunicación del cuerpo lagunar con el mar es permanente y se realiza a través de la Boca Tonalá con profundidades variables de 2 a 8 m (Castillo et al. 2009).

Dentro de la laguna se encuentra la Isla Pájaros (también conocida como Punta Chal), que es un islote interior que tiene un área aproximada de 37.5 ha y se encuentra en el municipio de San Francisco del Mar, Oaxaca (Figura 2). La isla se localiza aproximadamente a 2.5 km de la Pesquería La Gloria, Chiapas. La temperatura ambiente media mensual en el sitio tiene un máximo de  $30.7^{\circ}C$  en mayo y un mínimo de  $22.6^{\circ}C$  en diciembre y se encuentra bajo la influencia de un clima cálido subhúmedo (Castillo et al. 2009). La época de estiaje corresponde de noviembre a abril con un régimen de precipitación pluvial de 144.6 mm. La época de lluvias es de mayo a octubre, con un régimen de precipitación de 1,253 mm (Castillo et al. 2009, INEGI 2017).

Los vientos intensos conocidos como Tehuanos, alcanzan velocidades con intervalos entre 10 y 30 m/s y se dividen en dos periodos. El primer período abarca de noviembre a abril con velocidades medias de 8.5, 9,1 y 4.0 m/s, respectivamente. El segundo período abarca de mayo a octubre (época de lluvias) presentando una velocidad promedio 5.4, 6.7 y 4.6 m/s respectivamente (Cabrera 1995; Tovilla-Hernández y Vázquez-Lule 2009; Ramos 2015). El suelo dentro de la isla es de tipo Solonchak-cambisol (INEGI 2017) que se refiere a sedimentos donde suelen acumularse limo-arena o limo-arcilla con materia orgánica a una profundidad de un metro o más (Contreras 1988; Castillo et al. 2009)



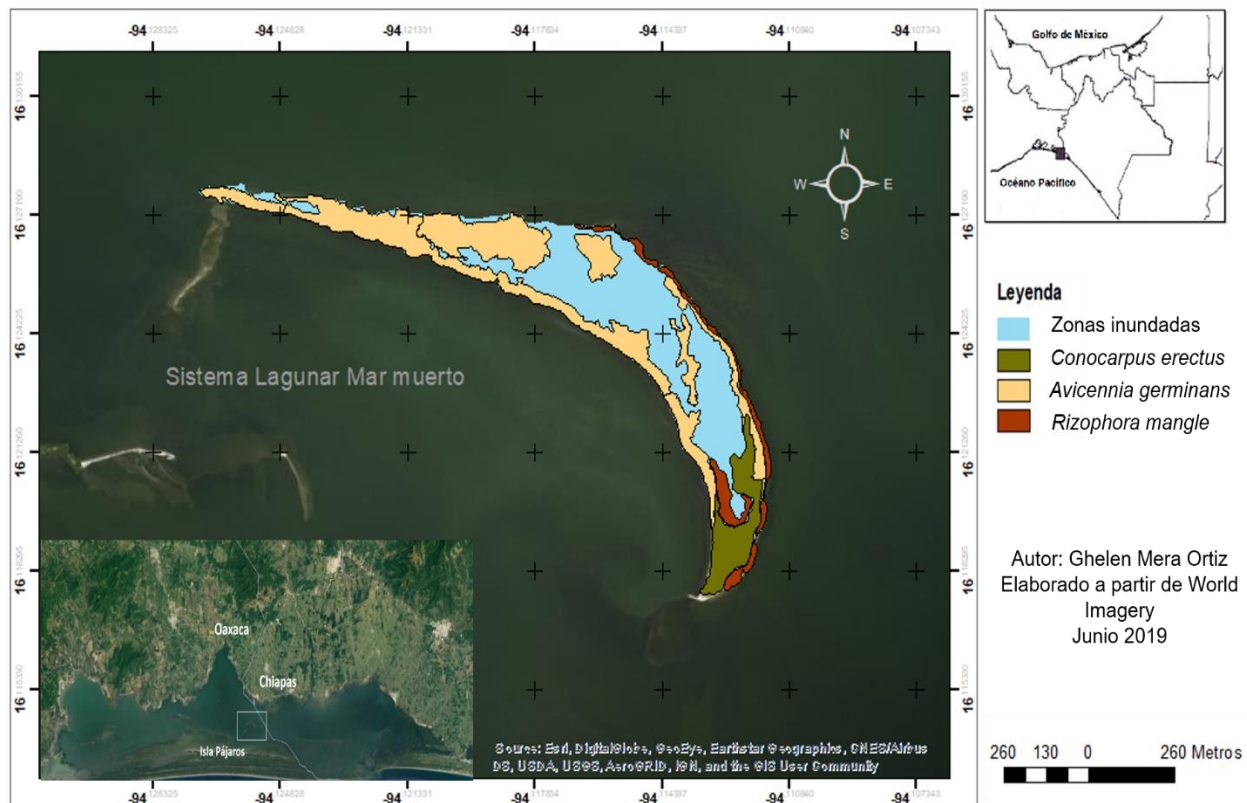


Figura 2. Mapa de la Isla Pájaros (Punta Chal) Oaxaca-Chiapas y distribución de las especies de mangle.

En cuanto a fauna, se compone de invertebrados marinos, diversos insectos, reptiles como lagartijas e iguanas (*Ctenosaura pectinata*) y una gran cantidad de peces. Asimismo, se registran un total de 56 especies de aves y es considerada como una importante zona de nidificación de aves acuáticas (Ramos 2015). Isla Pájaros está situada en la zona de transición entre el subsistema eurihalino y el subsistema marino de la laguna, por lo que se caracteriza por tener una vegetación litoral de manglar de bajas dimensiones y presencia de estratos herbáceo dominado por *Batis marítima* y *Sporobolus virginicus*. Su vegetación es predominantemente de manglar, siendo que *Avicennia germinans* (mangle negro) es la especie dominante (Figura 2). Además de esta especie, es posible encontrar en la parte noroeste *Rhizophora mangle* (mangle rojo) y *Laguncularia racemosa* (mangle blanco). Una importante cobertura de asociación de *Conocarpus erectus* (botoncillo) y *L. racemosa* se encuentra en la porción sureste de la

isla (Hernández 2017) con presencia de ciperáceas, bromeliáceas, cactáceas, poáceas y amarilidáceas (Ramos 2015; Mera-Ortiz et al. 2016).

La isla cuenta con pequeños espejos de agua permanentes que fluctúan entre los 30-60 cm de profundidad durante la temporada de seca. El islote tiene en sus orillas una planicie de conchal y hacia las zonas más internas planicies lodosas con pastos marinos donde están presentes algas verdiazules y en el fondo una gran abundancia de bivalvos (Ramos 2015; Mera-Ortiz et al. 2016).

## **8.2. Diseño de las unidades de muestreo**

Para reconocimiento del área se realizaron visitas previas a la Isla Pájaros a finales de diciembre de 2017 y en febrero de 2018. Con la finalidad de seleccionar las unidades de muestreo se hicieron recorridos a lo largo de toda la isla con los cuales se determinó que el sitio es heterogéneo, debido a la variabilidad en la distribución de las especies de mangle, altura de los árboles, cobertura del dosel y características físicas del sitio (nivel de inundación y suelo). Por tal motivo se procedió a aplicar un muestreo aleatorio estratificado, donde se consideraron que los estratos (parches) deben ser lo más homogéneos internamente y heterogéneos entre sí (Cochran 1976; Otzen y Manterola 2017).

Para determinar los parches se consideraron variables de la vegetación como especie de árbol, altura y cobertura del dosel, por lo que cada uno de ellos tuvo diferentes características. Para delimitar cada parche se utilizó la técnica de marcaje de área, la cual consistió en que con un geoposicionador satelital (Garmin eTrex H) se estableció un punto de inicio, se recorrió la zona a delimitar y se regresó al punto de inicio para cerrar el área (Ureña-Juárez 2015). Se identificaron nueve parches diferentes (Figura 3). Posteriormente los datos se trasladaron a Sistema de Información Geográfica (SIG) utilizando los programas Garmin MapSource y ArcGIS 10.3 para obtener el mapa con cada uno de los parches.

Con la finalidad de seleccionar la unidad de muestreo se prosiguió a establecer en cada parche cuadrículas de 20 m x 15 m (300 m<sup>2</sup>) a partir de la extensión ArcToolBox del programa ArcGIS 10.3 (Figura 3). Ralph et al. (1996) proponen que el establecimiento de parcelas permite el conteo de especies con alta densidad de anidación, por lo que cada cuadrícula representó una parcela.

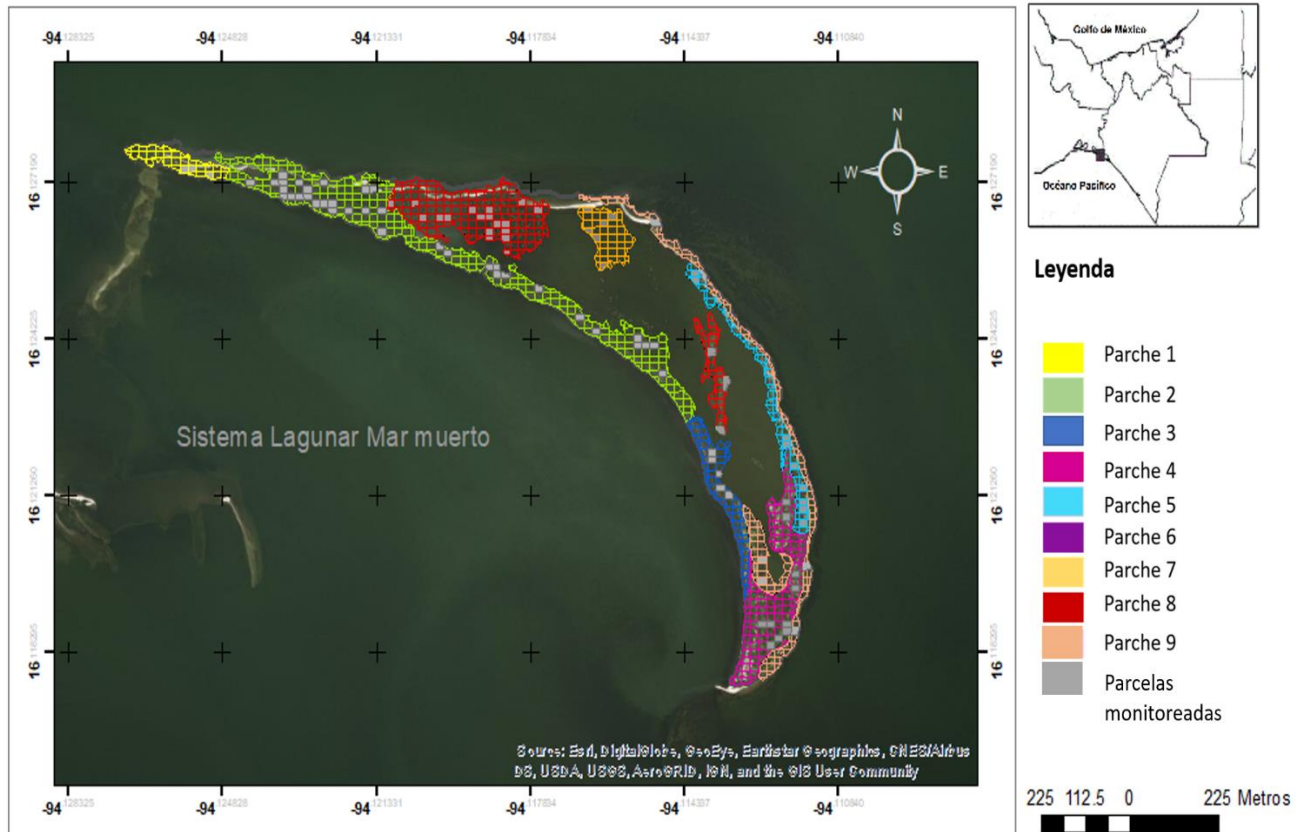


Figura 3. Parches de vegetación establecidos en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. En cada parche se presentan cuadrículas de 20 m x 15 m, donde las de color gris indican las unidades de muestreo seleccionadas para la búsqueda de nidos.

Se aplicó una estimación de tamaño de muestra para una proporción tomando el 50% ( $p=0.5$ ), con un nivel de significancia del 95% y un tamaño del efecto del 9% (con respecto al verdadero valor poblacional). Se consideró una población finita de  $N=500$  y el tamaño de muestra de cada parche se asignó proporcionalmente a cada uno. Cada cuadrícula por parche fue enumerada y posteriormente se aplicó una selección aleatoria

de números utilizando el software R ver. 3.4.4. (R Core Team 2014; Cuadro 1). Se obtuvieron un total de 96 parcelas (unidades de muestreo), que representaron el 19% del total de parcelas.

Cuadro 1. Número de parcelas por parche de vegetación para la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.  $n_i$ = número de parcelas seleccionadas por parche.

<b>Parches</b>	<b>No. parcelas</b>	<b><math>n_i</math></b>
<b>15x20 m</b>		
<b>P1</b>	18	3
<b>P2</b>	187	36
<b>P3</b>	24	5
<b>P4</b>	53	10
<b>P5</b>	48	9
<b>P6</b>	16	3
<b>P7</b>	33	6
<b>P8</b>	93	18
<b>P9</b>	28	6
<b>Total</b>	500	96

Posteriormente se corroboró en campo la ubicación de las parcelas seleccionadas con base en la cobertura vegetal, cercanía a la orilla de la isla, accesibilidad y nivel de inundación, con la finalidad de hacer viable la toma de datos. Las parcelas se establecieron con ayuda de un flexómetro de 50 m, un geoposicionador satelital y una brújula. Los límites de cada parcela se trazaron con rafia y conectando cada punto. Cada parcela fue marcada con una bandera de nylon de diferente color, la cual llevó un código (No. de parcela y parche) con la finalidad de agilizar su localización.

### **8.3. Trabajo de campo**

El registro de los nidos se realizó en cinco meses, de marzo a agosto del 2018, período en el que Ramos (2015) y Mera-Ortiz et al. (2016) reportaron anidación de garzas. Se procuró trabajar de 6 am a 11 am, horario en que la temperatura es más fresca y se causa

menos estrés a los adultos y crías. En cada salida se visitaron todas las parcelas establecidas, los recorridos se realizaron a pie y en canoa en función de la accesibilidad al sitio. Se utilizó el método de búsqueda en área, el cual consistió en revisar todos los árboles dentro de cada parcela, donde se identificaron y cuantificaron nidos activos, se registraron las especies anidando y la fecha de registro del nido (Ralph et al. 1996, Ferrer–Sánchez et al. 2017).

### **8.3.1. Estimación del número de nidos por especie y abundancia de parejas reproductoras**

Aunque nueve especies de garzas se reproducen en la colonia, solamente se consideraron ocho en este estudio: garza blanca (*A. alba*), garza ganadera (*B. ibis*), garceta rojiza (*E. rufescens*), garceta tricolor (*E. tricolor*), garceta pie dorado (*E. thula*), garceta azul (*E. caerulea*), garza cucharón (*C. Cochlearius*) y el pedrete corona-negra (*N. nycticorax*). La garceta verde (*B. virescens*) no fue registrada durante este estudio reproduciéndose en la isla.

Para determinar el tamaño de la colonia se llevó una búsqueda intensiva en cada parcela, se contabilizaron los nidos activos (aquellos que estén en proceso de construcción, que presenten huevo con cuidado parental o polluelos; Alvarado 2014, Arévalo 2017, Gavilanes 2017). Cada nido fue marcado con cintas de colores numeradas que permitieron su ubicación e identificación en ausencia de los adultos. Asimismo, con la finalidad de reducir la perturbación de los adultos y pollos ante la presencia antropogénica se tuvo cuidado de permanecer el menor tiempo posible cerca de las especies que anidan a baja altura (Beaver et al. 1980; Cupul-Magaña 2004; Denis et al. 2006; Alvarado 2014; Arévalo 2017).

Antes de ingresar a cada parcela se realizaron observaciones rápidas utilizando binoculares Vortex 8X42 para identificar las especies de garzas anidando en el área; lo anterior con la finalidad de etiquetar correctamente los nidos cuando los adultos levantaban el vuelo. Aquellos nidos con poca accesibilidad fueron revisados con un espejo cóncavo sujeto a un tubo extensible. En los casos donde no fue posible determinar

al principio la especie del nido, se les colocó una etiqueta y en las salidas próximas fueron revisados e identificados. Para la identificación de la especie a partir de los pollos, se basó principalmente en experiencia del observador durante el trabajo en campo y mediante la Guía de nidos y reproducción de las aves argentinas (De la Peña 2013; Figura 4).



Figura 4. -Etiquetado de los nidos con cintas plásticas. Fotografía: Ghelen Mera, abril de 2019.

### **8.3.2. Patrón temporal de reproducción**

El inicio de la temporada reproductora en la Isla Pájaros se determinó a partir del registro de nidos activos, que fue en marzo. Los muestreos finalizaron hasta agosto, sin embargo, en estas fechas aún había juveniles en el sitio, por lo que el fin de la temporada reproductora, que se relaciona con el abandono de la isla por parte de los juveniles, pudo ocurrir en septiembre y octubre. Durante cada visita mensual a la colonia se registró el número de nidos, huevos y pollos nuevos para cada especie.

Se registraron las fechas de los posibles eventos por especie: llegada de los individuos a la isla, pares reproductivos construyendo el nido, incubación de los huevos, eclosión de los pollos (Hernández-Vázquez y Fernández 1999; Cupul- Magaña 2004; Rodríguez-Barrios y Troncoso 2006). Debido a lo espaciado de las visitas a la isla, para

determinar, en algunos casos, el mes donde fueron construidos los nidos (como una señal de la selección del sitio de nido) se tomó como referencia los datos de incubación tomados directamente de la literatura (Williams y Phillips 1972; Hernández-Vázquez y Fernández 1999; Denis et al. 2002; Cupul- Magaña 2004; Rodríguez-Barrios y Troncoso 2006). De cada nido etiquetado se registró el número de huevos puestos, posteriormente se contabilizó el número de huevos no viables (huevos rotos, caídos o desaparecidos que no permanecieron durante el periodo de incubación), número de huevos no fértiles (que son aquellos que no eclosionaron, pero permanecieron en el nido) y el número de huevos eclosionados (pollos).

#### **8.3.4. Distribución espacial de ocho especies de garzas durante una temporada reproductora**

Para evaluar la distribución de los nidos en la colonia y determinar los patrones de segregación espacial en el plano horizontal se registraron las coordenadas de cada nido con un GPS eTrex H calibrado, con una precisión de 5 m. Los datos almacenados en el Garmin eTrex fueron descargados mediante el programa MapSource; posteriormente se utilizó Google EarthPro 2018 para ubicar las áreas de anidación registradas por cada especie. Con la finalidad de visualizar temporalmente como iban ocupando el espacio, se realizaron mapas para cada especie.

Para evaluar la distribución vertical se determinó la altura a la que anida cada especie. De cada nido activo se midió la distancia que hay de la copa del árbol hacia el nido mediante una cinta métrica. Debido a la variación presente en la altura de la vegetación, a cada nido de acuerdo a su posición en el árbol se le asignó una categoría tomando proporcionalmente la altura de cada árbol: parte alta (que se refiere a la copa del árbol), parte media o parte baja.

En una colonia, las especies pueden anidar junto a especies particulares o pueden anidar aleatoriamente. Para analizar la distribución espacial y el patrón de agregación de los nidos se aplicó la metodología del vecino más cercano (Clark y Evans 1954; Gavilanes 2017). Este método consistió en determinar el vecino activo más próximo desde un nido

focal. Para esto se dividió cada nido en cuatro cuadrantes imaginarios, se ubicó el vecino más próximo y con una cinta métrica se obtuvo la distancia a él.

Durante los períodos de observación, se observó el comportamiento agonístico intra e interespecífico (e.g., basado en posturas, vocalizaciones y comportamiento de picoteo de los oponentes y sumisión, escape de los otros), las especies involucradas, así como abandono del nido. También se observaron viajes para recoger material del nido, fuente del material colectado, respuestas del dueño del nido cuando un intruso robó material del nido. Estos aspectos considerados son importantes para explicar y entender el patrón de segregación de las especies.

#### **8.3.4. Caracterización de los sitios de nido**

En esta investigación se identificó como “sitio de nido” a cualquier lugar donde un par reproductivo haya construido un nido y realizado una puesta. De cada nido se procedió a registrar los siguientes datos y mediciones: (i) especie, (ii) número de huevos y polluelos, (iii) tamaño del nido, para lo cual se obtuvo el promedio del diámetro externo mayor y menor (cm); (iv) número de ramas que sostienen al nido, (v) altura del nido, medida de la copa del árbol hacia el nido (m), (vi) posición del nido, en donde las categorías de altura (alta, media, baja) se establecieron proporcionalmente a la altura del árbol; se tomó el (vii) porcentaje de la cobertura vegetal sobre el nido; para esta variable en cada nido etiquetado se tomó una fotografía a una altura de 100 cm sobre el nido. Para esto se utilizó el programa Rapid Green Canopy Cover (Canopeo) que analiza el dosel arbóreo o dosel forestal (Patrignani y Ochsner 2015). También se registró (viii) el nombre de la especie del árbol donde se localizó el nido, (ix) altura del árbol (m), (x) la cobertura de la copa del árbol (m<sup>2</sup>) y (xi) diámetro a la altura del pecho ( $DAP \geq 2.5$  cm) (Cuadro 2).

A nivel de parcela se consideraron otras variables como: (xii) nivel de inundación (cm), (xiii) distancia de la parcela a línea de marea u orilla de la isla (DLM; m), (xiv) porcentaje de la cobertura del dosel. Además, se consideró (vx) el número de nidos de *Fregata magnificens*, con la finalidad de asociar los efectos densodependientes bajo el supuesto de que las garzas no llegan a un sitio vacío, sino que ya hay un espacio ocupado



por la anidación de otra especie. Debido a que el estudio comprende la temporada de seca y lluvia para obtener el promedio de nivel de inundación se obtuvieron tres medidas dentro de cada parcela por mes y se obtuvo un promedio; para esto se utilizó una vara que fue medida después de cada inmersión con una cinta métrica. Para tener una referencia de la ubicación de los nidos por especie con respecto al centro o periferia de la isla, se calculó la distancia de cada parcela hacia la línea de marea, para lo cual se utilizó el programa Google Earth Pro 2018. Para obtener el porcentaje de cobertura del dosel se utilizó el programa Canopeo a través de fotografías de la vegetación tomadas a 100 cm del suelo; se capturaron tres fotos por parcela y se obtuvo un porcentaje promedio para cada una (Ferrer-Sánchez et al. 2017). Los formatos de campo utilizados para el muestreo se encuentran en el Anexo 1 y 2.

### **8.3.5. Estructura y composición de la vegetación**

En cada parche establecido, se describieron y evaluaron las características estructurales de la vegetación. Para cada una de las parcelas se contabilizó el número de individuos adultos por especie de árbol con un Diámetro a la Altura del Pecho (DAP)  $\geq 2.5$  cm (Romero et al. 2009, Romero-Berny 2012). Por parcela se seleccionó un 20 % del total del arbolado al cual se le midió la altura del árbol, cobertura de la copa y el DAP. Con una cinta diamétrica el DAP de cada fuste fue tomado a 1.3 m por encima del suelo y para *R. mangle*, por encima de la última raíz aérea (Cintrón y Scheffer-Novelli 1984; Romero-Berny 2012). La cobertura de la copa se midió con un flexómetro de 50 m y fue calculado asumiendo la proyección de una copa elipsoidal sobre el suelo, utilizando la fórmula:  $cob_{copa} = \pi[(eje\ a)(eje\ b)]$  (Valdéz-Hernández 2002). Para estimar la altura de árboles se utilizó un clinómetro (Corella et al. 2004).

Cuadro 2. Variables consideradas en la caracterización del sitio de nido de las ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

<b>Escala</b>	<b>Variables</b>	<b>Forma de medición</b>	<b>Unidades de medición</b>
<b>Estructurales del nido</b>	Número de huevos o crías	Conteo	Unidades
	Diámetro externo del nido	Cinta métrica	cm
	Altura del nido	Flexómetro	m
<b>Sitio de nido</b>	Altura del árbol	Clinómetro	m
	Diámetro a la altura del pecho (DAP)( $\geq 2.5$ cm)	Cinta diamétrica	DAP
	Cobertura de la copa	Flexómetro	m <sup>2</sup>
	Cobertura de la vegetación sobre el nido	Fotografías con Rapid Green Canopy Cover (Canopeo)	%
	Número de ramas que sostienen el nido	Conteo	Unidades
	Distancia al vecino más próximo	Cinta métrica	cm
	<b>Parcela</b>	Abundancia de plantas	Conteo de individuos
Nivel de inundación		Vara/Cinta métrica	cm
Cobertura del dosel		Fotografía con Rapid Green Canopy Cover (Canopeo)	%
Distancia hacia línea de marea (DLM)		Google Earth Pro 2018	m
Número de nidos de <i>F. magnificens</i>		Conteo de nidos	unidades

#### 8.4. Descripción de los parches seleccionados

Se registraron datos de estructura y composición de la vegetación en 96 parcelas de 300 m<sup>2</sup>. Se estimó un total de 4,156 fustes ha<sup>-1</sup> correspondiente a arbolado vivo y 277 fustes ha<sup>-1</sup> a arbolado muerto en pie. Las unidades de muestreo se componen por cuatro especies de mangles: *R. mangle*, *L. racemosa*, *A. germinans* y *C. erectus*. Por especie, *A. germinans* presenta la mayor densidad 3,591 fustes ha<sup>-1</sup>, seguida de *C. erectus* 473 fustes ha<sup>-1</sup>, *R. mangle* 60 fustes ha<sup>-1</sup> y *L. racemosa* 7 fustes ha<sup>-1</sup>.

Para analizar la distribución de los nidos con base a la composición y estructura del manglar se establecieron nueve parches con características diferentes, los cuales se describen a continuación (Cuadro 3):

El parche P1 se localizó en el extremo oeste de la isla, tiene una superficie total de 0.54 ha. La vegetación predominante es *A. germinans* 224 fustes ha<sup>-1</sup> con una altura media de  $6.54 \pm 0.45$  m donde el valor mínimo y máximo fue de 5 m y 7.2 m, respectivamente. Los fustes presentan copas que en promedio alcanzaron los  $24.03 \pm 18.90$  m<sup>2</sup> y presentan un DAP promedio de  $7.75 \pm 3.73$  cm. El sitio presentó una cobertura del dosel promedio de  $6.64 \pm 2.48$  % con bajos niveles de inundación  $16.97 \pm 4.66$  cm.

El parche P2, de mayor extensión con 5,61 ha, se ubicó en la periferia suroeste de la isla. La especie más abundante fue *A. germinans* (1,955 fustes ha<sup>-1</sup> vivos) con una altura media de  $2.26 \pm 0.84$  m con valores que van de los 0.5 m a los 5.1 m. La cobertura de las copas registró valores promedio de  $4.86 \pm 4.34$  m<sup>2</sup>. Los fustes registraron un promedio de  $4.92 \pm 2.16$  cm de DAP. Es un sitio poco inundado ( $6.03 \pm 9.86$  cm) con bajas coberturas del dosel ( $0.19 \pm 0.37$  %). Se contabilizaron 215 nidos de *F. magnificens* ya establecidos antes del periodo de reproducción de las garzas. En este parche se registraron también siete individuos de *L. racemosa*, los cuales se ubicaron dispersos unos de otros.

En la periferia sureste de la isla se ubicó el parche P3 con un área de 0.72 ha. Se contabilizaron un total de 242 fustes ha<sup>-1</sup> de *A. germinans*. Estos árboles son de poca altura, en promedio alcanzaron los  $1.87 \pm 0.40$  m con un mínimo de 0.80 m y un máximo

de 3 m. La cobertura de las copas registró valores promedios de  $6.56 \pm 5.59 \text{ m}^2$ . Los fustes registraron un promedio de  $4.56 \pm 2.27 \text{ cm}$  de DAP. Es un parche con poca cobertura del dosel  $0.24 \pm 0.33 \%$  y muy bajos niveles de inundación ( $1.66 \pm 2.35 \text{ cm}$ ).

Por su parte el parche P4 se localizó en el extremo este de la isla con un área de 1.59 ha. En este sitio se registró a *C. erectus* ( $473 \text{ fustes ha}^{-1}$ ), especie que reportó una altura media de  $3.50 \pm 1.01 \text{ m}$  con valores mínimos y máximos de 2 m y 6 m, respectivamente. Estos fustes presentaron coberturas de copa promedio de  $10.00 \pm 7.31 \text{ m}^2$  con DAP promedio de  $7.35 \pm 3.65 \text{ cm}$ . Es un sitio con baja cobertura del dosel ( $0.04 \pm 0.07 \%$ ) y solo algunas áreas dentro del parche se encharcaron.

El parche P5 se ubicó en la parte noreste de la isla, sobre el lado del conchal y abarcó una superficie de 1.44 ha. Se registró un total de  $122 \text{ fustes ha}^{-1}$  de *A. germinans* vivos y 26 fustes muertos en pie. La altura media de los árboles fue de  $2.95 \pm 0.72 \text{ m}$ , con valores que van de los 1.6 a 4.6 m. Los fustes alcanzan DAP promedio de  $5.98 \pm 2.02 \text{ cm}$  y coberturas de copa de  $12.52 \pm 9.17 \text{ m}^2$ . A nivel de sitio este parche registró en promedio baja cobertura del dosel  $2.76 \pm 2.98 \%$ , sin registro de inundación. Se contabilizaron siete nidos de *F. magnificens*.

En el centro de la isla se estableció el parche P6 con una superficie de 0.48 ha. En este parche se estimó una densidad de  $333 \text{ fustes ha}^{-1}$  de *A. germinans*. Esta especie de mangle alcanzó una altura media de  $1.87 \pm 0.42 \text{ m}$ , con valores que van de los 1.27 m a los 2.5 m. Los fustes alcanzaron DAP promedio de  $6.32 \pm 3.36 \text{ cm}$  y coberturas de copa de  $1.26 \pm 0.49 \text{ m}^2$ . Este sitio permaneció inundado todo el año, con un promedio de  $57.20 \pm 6.71 \text{ cm}$ . Se encontraron establecidos 88 nidos de *F. magnificens* que permanecieron en el sitio durante la temporada de reproducción de garzas.

El parche P7 presenta una superficie con 0.99 ha, ubicado en la periferia norte de la isla. En este sitio se estimó una densidad de  $94 \text{ fustes ha}^{-1}$  para *A. germinans* con una altura promedio de  $1.96 \pm 0.46 \text{ m}$ . Los fustes alcanzaron copas de  $6.51 \pm 0.78 \text{ m}^2$  con DAP promedio de  $6.51 \pm 0.78 \text{ cm}$ . Dentro del área se registraron ocho fustes muertos de *R.*

*mangle*. Este sitio presentó baja cobertura del dosel  $0.23 \pm 0.37$  % con un promedio de  $30.02 \pm 16.16$  cm de inundación. Se contabilizaron 40 nidos de *F. magnificens*.

En el centro de la isla, pero hacia la parte oeste se encuentra ubicado el parche P8 con una superficie de 2.79 ha. Este parche se compone principalmente por árboles de *A. germinans* con una densidad de 621 fustes  $\text{ha}^{-1}$ . Los árboles alcanzaron una altura promedio de  $1.91 \pm 0.66$  m. En promedio, la cobertura de la copa fue de  $2.47 \pm 1.95$   $\text{m}^2$  con un DAP de  $5.26 \pm 2.22$  cm. El sitio es un área sin dosel e inundada, en promedio alcanzó los  $52.80 \pm 15.25$  cm de inundación. Se registraron establecidos 193 nidos de *F. magnificens*.

El parche P9 se estableció en la periferia este de la isla, sobre la planicie de conchal con una superficie de 0.48 ha. La especie que conforma este parche es *R. mangle* con una densidad de 46 fustes  $\text{ha}^{-1}$ . Los árboles presentaron una altura promedio de  $5.41 \pm 1.51$  m, con valores que van de los 1.2 m a los 8.1 m con DAP promedio de  $7.83 \pm 2.1$  cm. Las coberturas de las copas de *R. mangle* fueron grandes alcanzando en promedio los  $45.72 \pm 24.82$   $\text{m}^2$ , por tal motivo la cobertura del dosel promedio fue de  $7.43 \pm 4.44$  %. Este sitio alcanzó los  $17.18 \pm 13.63$  cm de nivel inundación.

Cuadro 3. Variables de vegetación y ambientales (promedio  $\pm$  desviación estándar) y área total de cada parche identificado en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Especies de árboles: Ag= *Avicennia germinans*; Ce= *Conocarpus erectus*; Lr=*Laguncularia racemosa*; Rm= *Rhizophora mangle*. n=número de parcelas tomadas para cada valor; x = promedio;  $\pm$  DE= desviación estándar; ha= hectárea.

Parche	Especie	No. de árboles	Altura (m)		Copa del árbol (m <sup>2</sup> )		Cobertura del dosel (%)		DAP (cm)		Nivel de inundación (cm)		Área total (ha)
			x	$\pm$ DE	x	$\pm$ DE	x	$\pm$ DE	x	$\pm$ DE	x	$\pm$ DE	
P1	Ag	224 <sub>n=3</sub>	6.54	0.45	24.03	18.90	6.64	2.48	7.75	3.37	16.97	4.66	0.54 <sub>n=18</sub>
	Ce	34	7.72	1.56	7.18	2.96			6.45	2.40			
P2	Ag	1,955 <sub>n=36</sub>	2.26	0.84	4.86	4.34	0.19	0.37	4.92	2.16	6.03	9.86	5.61 <sub>n=187</sub>
	Lr	7	4.31	0.74	7.45	5.88			3.85	1.01			
P3	Ag	242 <sub>n=5</sub>	1.87	0.40	6.56	5.59	0.24	0.33	4.56	2.27	1.66	2.35	0.72 <sub>n=24</sub>
P4	Ce	473 <sub>n=10</sub>	3.50	1.01	10.00	7.31	0.04	0.07	10.00	7.31	0	0	1.59 <sub>n=53</sub>
P5	Ag	122 <sub>n=9</sub>	2.95	0.72	12.52	9.17	2.76	2.98	5.98	2.02	0	0	1.44 <sub>n=48</sub>
P6	Ag	333 <sub>n=3</sub>	1.87	0.42	1.26	0.49	0.00	0.00	6.32	3.36	57.20	6.71	0.48 <sub>n=16</sub>
P7	Ag	94 <sub>n=6</sub>	1.96	0.46	2.75	1.67	0.23	0.37	6.51	0.78	30.02	16.16	0.99 <sub>n=33</sub>
P8	Ag	621 <sub>n=18</sub>	1.91	0.66	2.47	1.95	0.00	0.00	5.26	2.22	52.80	15.25	2.79 <sub>n=393</sub>
P9	Rm	60 <sub>n=6</sub>	5.41	1.51	45.72	24.82	7.43	4.44	7.83	2.1	17.18	13.63	0.84 <sub>n=28</sub>

## 8.5. Análisis de datos

### 8.5.1. Estimación del número de nidos por especie y abundancia de parejas reproductoras

Se estimó la abundancia relativa (AR) de nidos por especie, la cual se calculó de la siguiente manera:  $AR = ni/N$ . Dónde:  $ni$  = número máximo de nidos de la especie  $i$ .  $N$  = número total de nidos de todas las especies. El número de nidos activos registrados se multiplicó por dos para determinar el número de individuos reproductores del área muestreada.

Para determinar diferencias significativas en la abundancia de nidos a nivel de especie y parche sólo se incluyeron los datos de las parcelas donde se encontraron nidos (59 unidades de muestreo). A esta variable se le aplicó la prueba de Kolmogoroff-Smirnoff-Lilliefors para determinar la normalidad de los datos (Zar 1984) y la prueba de Durbin-Watson junto con la función de autocorrelación para evaluar el supuesto de independencia. Debido a que no se cumple con el supuesto de independencia se aplicó en cada caso un modelo lineal mixto generalizado con distribución binomial negativa (glmerMod; Bates 2015). Se llevó a cabo un análisis de residuales, para el factor aleatorio y a los residuales del modelo general para comprobar el supuesto de normalidad. Para realizar los modelos mixtos se utilizaron los paquetes ggplot2 (Wickham 2016), lme4 (Bates et al. 2015) y effects (Fox 2003). En todos los casos se consideró un  $\alpha = 0.05$ . Los análisis fueron realizados con el software estadístico R ver. 3.4.4. (R Core Team 2014).

Así también se obtuvo el área de anidación utilizada por cada especie multiplicando el número de parcelas muestreadas por área. Posteriormente se calculó la densidad como el número de nidos entre el total de área de anidación, que correspondió a las 59 parcelas (17, 700 m<sup>2</sup>). Por especie se obtuvo el número promedio de nidos por parcela, para este cálculo se consideraron solamente las parcelas donde se registraron nidos de la especie en cuestión. Se realizó un gráfico de la intensidad de nidos, que fue una medida del número de nidos de garzas, de acuerdo al área total de la isla. La intensidad puede ser constante a lo largo de toda el área (homogénea) o puede variar de

una localización a otra. Este gráfico se realizó con el software R ver. 3.4.4. (R Core Team 2014).

### **8.5.2. Patrón temporal de reproducción**

Con el fin de determinar los meses de máxima abundancia en las diferentes etapas del periodo reproductivo se graficaron el número de nidos, huevos y pollos registrados en cada mes. Para obtener el tamaño de nidada de cada especie se contó el número total de huevos por nido y se obtuvo un promedio. Para determinar diferencias en el tamaño de nidada por especie se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis ( $H$ ), al no cumplirse el supuesto de normalidad (Berlanga et al. 2012). Se calcularon los intervalos de confianza para determinar entre que especies se da la diferencia significativa. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software R ver. 3.4.4. (R Core Team 2014).

A través de observaciones realizadas a cada uno de los nidos se determinó la viabilidad, la fertilidad y el éxito de eclosión con base al modelo tradicional de Mayfield (1975). Se calculó la viabilidad ( $V$ ) como la proporción de huevos que permanecieron en el nido por lo menos el periodo de incubación sin sufrir daño aparente en relación al total de huevos puestos:  $V = Hv/Ht$ ; donde  $Hv$  es el número de huevos viables y  $Ht$  el total de huevos puestos. La fertilidad ( $F$ ) es expresada como la proporción de huevos eclosionados en relación al total de huevos viables:  $F = He/Hv$ ; donde  $He$  es el número de huevos eclosionados y  $Hv$  es el total de huevos viables. Por último, se obtuvo el éxito de eclosión ( $Ee$ ) por especie, que se refiere al número de huevos que eclosionaron y es expresado como una proporción del total de los huevos puestos:  $Ee = He/Ht$ ; donde  $He$  es el número de huevos fértiles y  $Ht$  es el total de huevos puestos (Hernández-Vázquez 2005). En el método tradicional, se menciona que el éxito de eclosión, sobreestima los valores del éxito reproductivo (Klett y Johnson (1982). Sin embargo, consideramos que como un primer acercamiento, los valores obtenidos permitirán discutir sobre la selección del hábitat de anidación.



### **8.5.3. Distribución espacial de ocho especies de garzas durante una temporada reproductora**

La distribución espacial de las especies de garzas se analizó de manera vertical y horizontal. En cuanto, a la distribución vertical, para analizar diferencias en la altura del nido entre especies, por parche y mes se utilizaron modelos lineales mixtos (nlme; Pinheiro et al. 2018). Previamente se aplicó la prueba de Kolmogoroff-Smirnoff-Lilliefors para determinar la normalidad de los datos (Zar 1984) y la prueba de Durbin-Watson junto con la función de autocorrelación para evaluar el supuesto de independencia. Así también se llevó a cabo un análisis de residuales, para el factor aleatorio y a los residuales del modelo general para comprobar el supuesto de normalidad. Para estos análisis se utilizaron los paquetes MASS (Venables y Ripley 2002), ggplot2 (Wickham 2016) y effects (Fox 2003).

Para describir la distribución horizontal se realizaron mapas de ubicación de los nidos por especie mediante el programa ArcGIS 10.3. Con la finalidad de analizar la distribución espacial de los nidos se empleó el Modelo Espacial de Patrones Aleatorios (Spatial point pattern models) basado en un estimador no paramétrico de la distancia del vecino más cercano (Bivand et al. 2008). En el análisis del patrón de puntos la variable  $N(A)$  sigue una distribución de Poisson, por lo tanto, cumple con dos supuestos fundamentales: es homogéneo e independiente: 1) el número de eventos del patrón puntual en una región  $A$  (con área  $|A|$ ) siguen una distribución Poisson con media referida a la intensidad  $\lambda |A|$ ; y 2) Considerando  $n$  eventos en  $A$  su posición sigue una muestra independiente de para la distribución uniforme de  $A$ . Los eventos no se atraen (agrupación) ni se repelen (inhibición) (Caballero 2017).

Para este análisis se utilizó la función de  $G$ , la cual compara la distribución espacial de los puntos (los nidos y, la distancia hacia otros nidos cercanos) con respecto a un proceso Poisson. Para lo cual se empleó la distancia del vecino más cercano, bajo el supuesto de que el proceso es Poisson y estacionario (que tiene una media constante y su función de covarianza depende únicamente de la distancia) (Bivand et al. 2008, Caballero 2017).

Los gráficos obtenidos con función G fueron interpretados con base a lo siguiente: 1) se observa un patrón puntual agregado, cuando el valor observado está por encima de la curva teórica de Poisson (las distancias al vecino más cercano son más pequeñas que lo esperado bajo condiciones de distribución completamente aleatoria; 2) análogamente, un patrón puntual regular o de inhibición se presenta cuando el valor observado está por debajo de la curva teórica (se tienen distancias mayores hasta su vecino más cercano que lo esperado para un patrón con distribución completamente aleatoria) y 3) un patrón aleatorio corresponde a valores que están sobre la curva teórica (Bivand et al. 2008, Caballero 2017). Para estos análisis se empleó el paquete sp (Pebesma y Bivand 2005) y spatstat (Baddeley 2015) mediante el software estadístico R ver. 3.4.4. (R Core Team 2014).

#### **8.5.4. Caracterización de los sitios de nido**

De cada una de las variables medidas (tamaño del nido, altura del árbol, cobertura de la copa, cobertura vegetal sobre el nido, cobertura del dosel, DAP, nivel de inundación, DLM) se calculó la media ( $\bar{x}$ ) y desviación estándar ( $\pm$  DE). En cada caso se aplicó la prueba de Kolmogoroff-Smirnoff-Lilliefors y la prueba de Durbin-Watson junto con la función de autocorrelación. Se realizó un modelo lineal mixto (nlme) por variable para ver diferencias estadísticas entre las especies de garzas (Pinheiro et al. 2018). Las variables de cobertura vegetal sobre el nido y cobertura del dosel a nivel parcela manejan unidades de porcentajes, por lo cual, primero se realizó una transformación box-cox de los datos y posteriormente se aplicó un modelo lineal mixto. Estos análisis se utilizaron los paquetes MASS (Venables y Ripley 2002), ggplot2 (Wickham 2016) y effects (Fox 2003). En todos los casos se consideró un  $\alpha = 0.05$ . Para ver entre que especies se dio la diferencia significativa se calcularon y utilizaron los intervalos de confianza.

Para determinar la agrupación de las especies en función de las variables medidas en los sitios de nido, se utilizó un escalamiento multidimensional no-métricos (NMDS) basados en la medida de disimilaridad de Bray-Curtis. Los análisis se hicieron con las funciones metaMDS del paquete vegan (Oksanen et al. 2018) mediante el software estadístico R ver. 3.4.4. (R Core Team 2014). El NMDS consistió en la ordenación de los nidos de ocho especies de garzas en relación a nueve variables descriptoras tomadas a nivel del sitio de nido y parcela: 1) cobertura de la vegetación sobre el nido, 2) no. ramas que sostienen el nido, 3) diámetro de la copa del árbol, 4) altura del nido, 5) altura del árbol, 6) diámetro a la altura del pecho (DAP), 7) cobertura de la vegetación en la parcela, 8) nivel de inundación y 9) distancia a la línea de marea (DLM).

Así también, se utilizó un análisis de correspondencia canónica (CCA) para determinar patrones de asociación entre las variables abióticas de las parcelas y la abundancia de nidos. Se tomaron los datos de las 59 parcelas donde se registraron nidos y en el caso de las variables que presentaron colinealidad se optó por una de ellas. De este modo para el CCA se utilizaron las siguientes variables: cobertura de la copa, altura de la vegetación, DAP, nivel de inundación y DLM. Este análisis se realizó mediante el programa Past3.17 (Hammer et al. 2001).

## **IX. RESULTADOS**

### **9.1. Estimación del número de nidos por especie y parejas reproductoras**

Se contabilizaron en total 1,193 nidos activos, de los cuales solo 1,018 se identificaron y midieron, ya que 175 nidos se perdieron antes de la segunda visita y no fue posible identificar la especie a que pertenecían (Cuadro 4). Se registraron anidando ocho especies de garzas, estas fueron: *A. alba*, *N. nycticorax*, *C. cochlearius*, *Egretta rufescens*, *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis*. En el caso de *Butorides virescens* se observaron solamente dos individuos acarreamo material para la construcción del nido, pero no se localizó la ubicación del mismo. Durante el periodo reproductivo de las garzas se encontraron otras especies anidando e interactuando como *Fregata magnificens*, *Phalacrocorax brasilianus* y *Eudocimus albus*.

Las especies que presentaron mayor abundancia relativa de nidos y mayor número de parejas reproductoras fueron *B. ibis* (AR= 0.30, 299 parejas reproductoras) seguido de *E. tricolor* (0.21, 213) y *E. thula* (0.14, 142); mientras que *E. caerulea* (0.03, 33 parejas reproductoras) registró menor abundancia relativa (Cuadro 4). La abundancia de nidos registrada por especie fue diferente ( $X^2 = 31.29$ ;  $gl = 7$ ;  $p < 0.0001$ ), donde *B. ibis* ( $5.06 \pm 12.76$ ) y *E. tricolor* ( $3.61 \pm 7.26$ ) en promedio registraron mayor número de nidos que *C. cochlearius* ( $0.59 \pm 3.08$ ) y *E. caerulea* ( $0.55 \pm 1.48$ ).

Cuadro 4. Total de nidos registrados, individuos reproductores y abundancia relativa (AR) por especie en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, durante una temporada reproductora (marzo a agosto de 2018). ND=No determinados.

<b>Especie</b>	<b>Total de nidos</b>	<b>No. de individuos reproductores</b>	<b>AR</b>
<i>A. alba</i>	105	210	0.10
<i>E. rufescens</i>	130	260	0.13
<i>N. nycticorax</i>	61	122	0.06
<i>C. cochlearius</i>	35	70	0.03
<i>E. tricolor</i>	213	426	0.21
<i>E. caerulea</i>	33	66	0.03
<i>E. thula</i>	142	284	0.14
<i>B. ibis</i>	299	598	0.30
ND	175	350	
Total	1,193	2,386	

Con respecto al total de área muestreada, en 59 parcelas (1.77 ha) se registraron nidos, con un total de 1,018 nidos, lo que equivale a 17 nidos/300 m<sup>2</sup>, con rango entre 1 a 114 nidos por parcela. A nivel de especie, *E. tricolor*, *E. thula* y *E. rufescens* abarcaron mayor área de anidación con 8,100 m<sup>2</sup>, 7,200 m<sup>2</sup> y 6,600 m<sup>2</sup> respectivamente. Sin embargo, las especies con mayor densidad fueron *B. ibis* (0.016 nidos/m<sup>2</sup>) y *E. tricolor* (0.012

nidos/m<sup>2</sup>). La garza *C. cochlearius* fue la especie con menor área de anidación con 900 m<sup>2</sup> y una densidad de 0.001 nidos/m<sup>2</sup> (Cuadro 5).

Cuadro 5. Área utilizada y densidad de nidos por cada especie dentro de la colonia de anidación en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Abreviaciones: ha= hectárea; ± DE= desviación estándar; n= número de nidos.

<b>Especie</b>	<b>No. de parcelas (300 m<sup>2</sup>) donde se registraron nidos</b>	<b>Área utilizada (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Densidad (nidos/ha)</b>	<b>Promedio de nidos por parcela* ± DE</b>	<b>Rango de nidos por parcela</b>
<i>A. alba</i> n=105	14	4,200	36	7.50 ± 7.60	1-25
<i>E. rufescens</i> n=130	22	6,600	45	5.90 ± 5.45	1-17
<i>N. nycticorax</i> n=61	17	5,100	21	3.58 ± 4.95	1-20
<i>C. cochlearius</i> n=35	3	900	12	11.66 ± 9.01	3-21
<i>E. tricolor</i> n=213	27	8,100	74	7.88 ± 9.09	1-34
<i>E. caerulea</i> n=33	11	3,300	11	3.00 ± 2.19	1-7
<i>E. thula</i> n=142	24	7,200	49	5.91 ± 6.12	1-21
<i>B. ibis</i> n=299	20	6,000	104	14.95 ± 18.48	1-76
Total de parcelas con nidos	59	17,700 (1.77 ha)			
Total de parcelas	96	28,800 (2.88 ha)			

\*Cálculo obtenido a partir del total de parcelas utilizadas por especie.

Con respecto al área total de la Isla Pájaros, las zonas con mayor densidad de nidos se encontraron ubicadas en las áreas centrales que corresponden a los parches P8, P6 y parte de la periferia sur del P2 con densidades que van entre los 0.004 a 0.005 nidos/m<sup>2</sup>, mientras que las zonas menos densas se ubicaron hacia los extremos Oeste y Este de la isla, que correspondieron a áreas del P2 y P4 con valores que van de los 0.001 a 0.002 nidos/m<sup>2</sup>.

## 9.2. Patrón temporal de reproducción

### 9.2.1. Cronología de puesta y eclosión de huevos

El patrón temporal de reproducción se consideró desde la aparición del primer nido activo hasta el 22 de agosto de 2018 que fue la fecha en que se dejaron de realizar los conteos. Sin embargo, el final de la temporada reproductora, que se relaciona con el abandono de la isla por parte de los juveniles, pudo ocurrir en septiembre y octubre. En la temporada reproductora de marzo a agosto de 2018, se registró en abril y mayo la mayor producción total de nidos (360 y 433, respectivamente) y huevos (799 y 974, respectivamente), mientras que en junio se reportó el mayor número de pollos (660) (Figura 5).

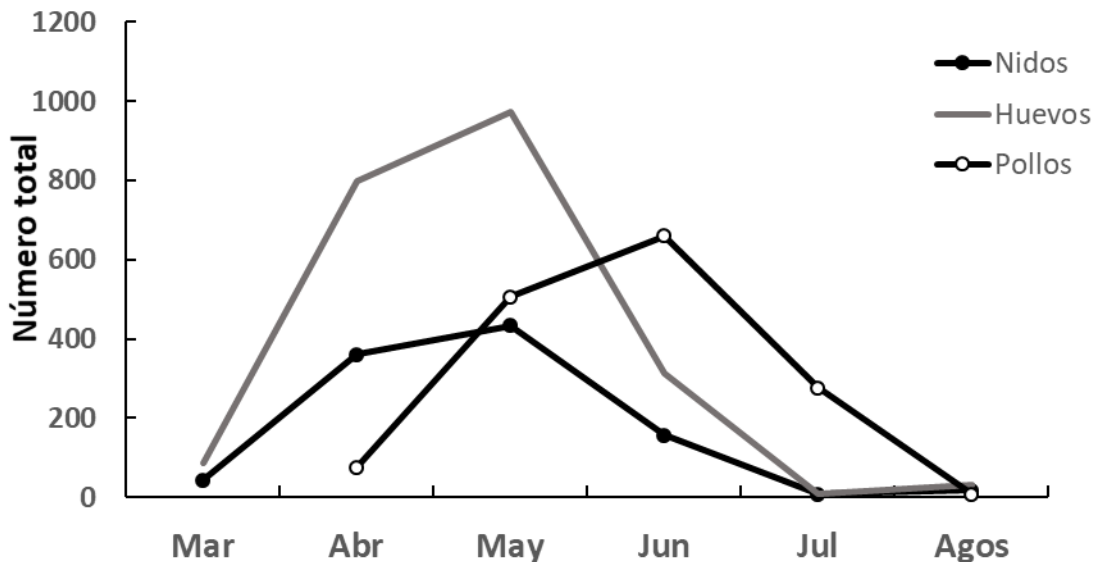


Figura 5.-Número total de nidos, huevos y pollos de garzas en la temporada reproductora marzo a agosto de 2018, en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

La descripción siguiente de la fenología reproductiva corresponde a como fueron arribando las especies en la isla:

El periodo de puesta y eclosión de *E. rufescens* comprendió de marzo a julio. La construcción de nidos y puesta de huevos inició en la última semana de marzo con 44 nidos y 85 huevos y terminó en junio con un nido. La eclosión de los huevos comenzó en abril, pero fue en mayo donde se registró el mayor número de pollos nuevos (89). Se observaron juveniles de esta garza deambulando en el mes de agosto (Figura 6).

Los primeros individuos de *A. alba* llegaron a la isla en marzo pero fue hasta abril cuando se registraron los primeros nidos, siendo la puesta de huevos de abril a junio. En abril se registró el mayor número de nidos (46) y huevos (102); los últimos nidos de esta especie fueron construidos en junio. Durante mayo a julio, la aparición de pollos fue constante (Figura 6). Para agosto aún se observaron juveniles de esta especie en la isla.

*N. nycticorax* anidó de abril a julio con fluctuaciones en la aparición de nidos y huevos puestos. Se registraron dos picos máximos, uno en abril con 29 nidos y 64 huevos y otro en junio con 19 nidos y 47 huevos. En mayo se registró el mayor número de pollos (48 individuos; Figura 6).

El periodo de puesta y eclosión de *B. ibis* comprendió de abril a julio. La puesta de huevos inició en abril con 85 nidos y 195 huevos y terminó en junio con la aparición de 50 nidos. La eclosión de los huevos inició en mayo con 122 pollos y terminó en julio con el registro de 97 pollos nuevos. Para agosto aún habían juveniles de esta garza en la isla (Figura 6). La puesta de huevos para *E. tricolor* y *E. thula* inició en abril con 90 y 44 nidos respectivamente, en julio hubo una disminución de los registros y para agosto volvieron a reportar nuevos nidos (7 y 1 respectivamente). Al parecer estas especies mostraron una mayor tendencia a hacer un segundo periodo de puesta tardío, que puede deberse a nidificantes tardíos o a segundas puestas de aquellas parejas que pierden su primera nidada en etapas tempranas. Para junio se reportó el mayor número de pollos para ambas especies (Figura 6). En el caso de *E. caerulea* los primeros nidos activos se registraron a partir de mayo (26) y continuó hasta julio con el registró de los ultimos pollos (10). En agosto se observaron muy pocos juveniles en la isla (Figura 6).

Por su parte individuos de *C. cochlearius* empezaron a llegar a la isla en mayo, pero fue hasta junio cuando empezaron con la puesta de huevos (19 nidos y 41 huevos). La actividad anidación de esta especie abarcó posiblemente hasta septiembre, debido a que en agosto aún se reportaron 10 nidos (17 huevos). Los pollos empezaron a observarse a partir de julio. Cabe mencionar que esta especie reutilizó nidos viejos de la temporada previa (Figura 6).

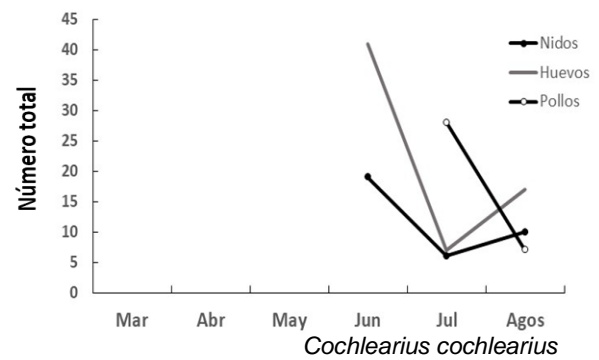
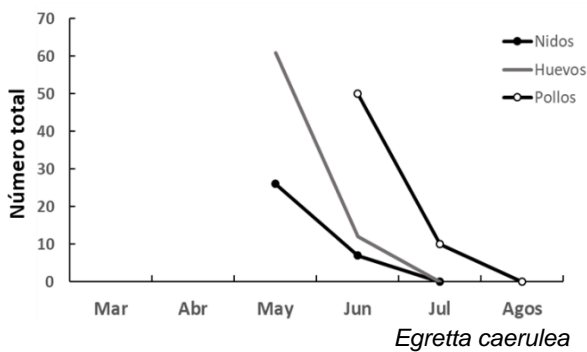
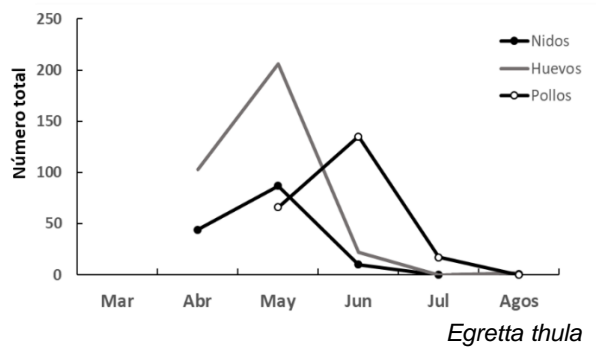
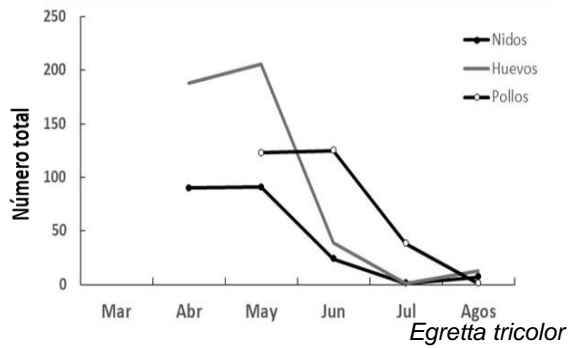
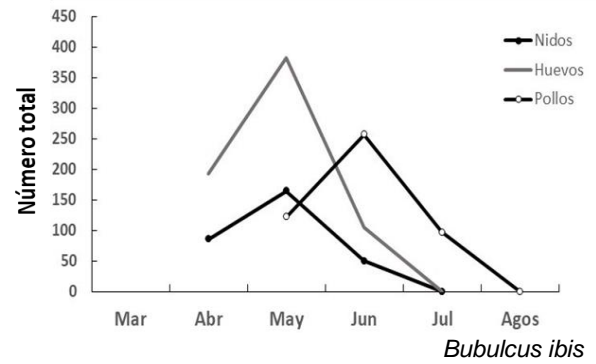
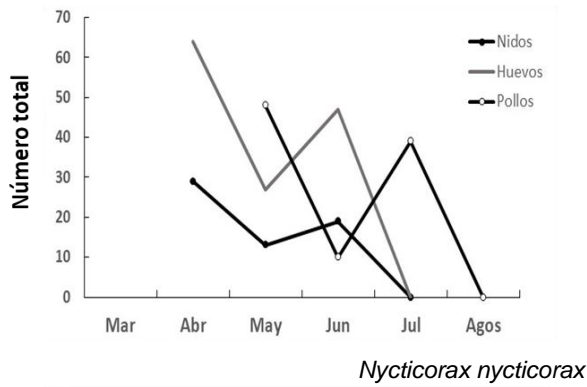
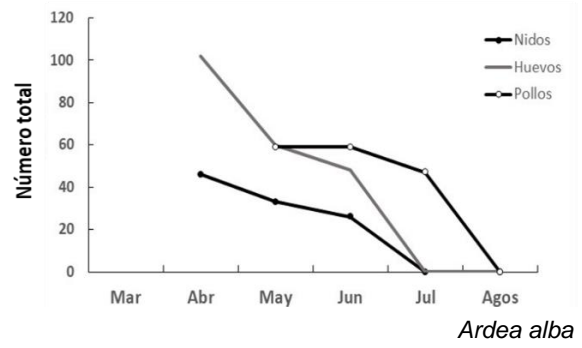
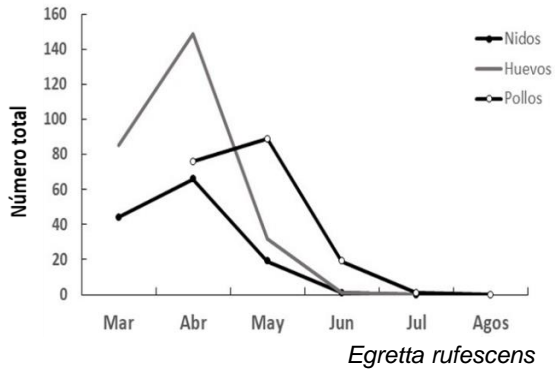


Figura 6.-Número total de nidos, huevos y pollos de las ocho especies de garzas de marzo a agosto de 2018 en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.



### 9.2.2. Tamaño de nidada

El tamaño de nidada registrada por especie fue diferente ( $H = 29.12$ ;  $gl = 7, 1018$ ;  $p < 0.0001$ ; Cuadro 6), siendo *E. thula* quien registró en promedio el mayor número de huevos por nido ( $2.34 \pm 0.77$ ) con un rango de uno a cuatro huevos por nido y *C. cochlearius* presentó el menor promedio ( $1.85 \pm 0.80$ ) de uno a tres huevos. Las especies *E. tricolor* y *B. ibis* presentaron de uno a cinco huevos por nido, mientras que *A. alba*, *E. rufescens*, *N. nycticorax* y *E. thula* presentaron de uno a cuatro huevos (Cuadro 6).

Cuadro 6. Media y desviación estándar ( $\pm$ ) del tamaño de nidada de las ocho especies de garzas en Isla Pájaros. n= número total de nidos.

Especie	Tamaño de nidada			
	$\bar{x} \pm DE$	IC 95%	Mínimo	Máximo
<i>Ardea alba</i> (n=105)	$2.00 \pm 0.65^a$	0.12	1	4
<i>Egretta rufescens</i> (n=130)	$2.05 \pm 0.67^a$	0.11	1	4
<i>Nycticorax nycticorax</i> (n=61)	$2.26 \pm 0.81^{ab}$	0.20	1	4
<i>Cochlearius cochlearius</i> (n=35)	$1.85 \pm 0.80^a$	0.26	1	3
<i>Egretta tricolor</i> (n=213)	$2.09 \pm 0.80^{ab}$	0.10	1	5
<i>Egretta caerulea</i> (n=33)	$2.21 \pm 0.99^{ab}$	0.33	1	4
<i>Egretta thula</i> (n=142)	$2.34 \pm 0.77^b$	0.12	1	4
<i>Bubulcus ibis</i> (n=299)	$2.27 \pm 0.83^b$	0.09	1	5

Datos con letras iguales no difieren significativamente.

El mayor número de nidos de *A. alba* (63.8%, 67 nidos), *E. rufescens* (56.9%, 74), *E. tricolor* (52.11%, 111) y *B. ibis* (45.15%, 135) presentaron dos huevos; los de *E. thula* (42.3%, 60), *E. caerulea* (33.3%, 11) y *N. nycticorax* (39.3%, 24) presentaron con mayor proporción tres huevos y los de *C. cochlearius* (40%, 14) un huevo (Figura 7).

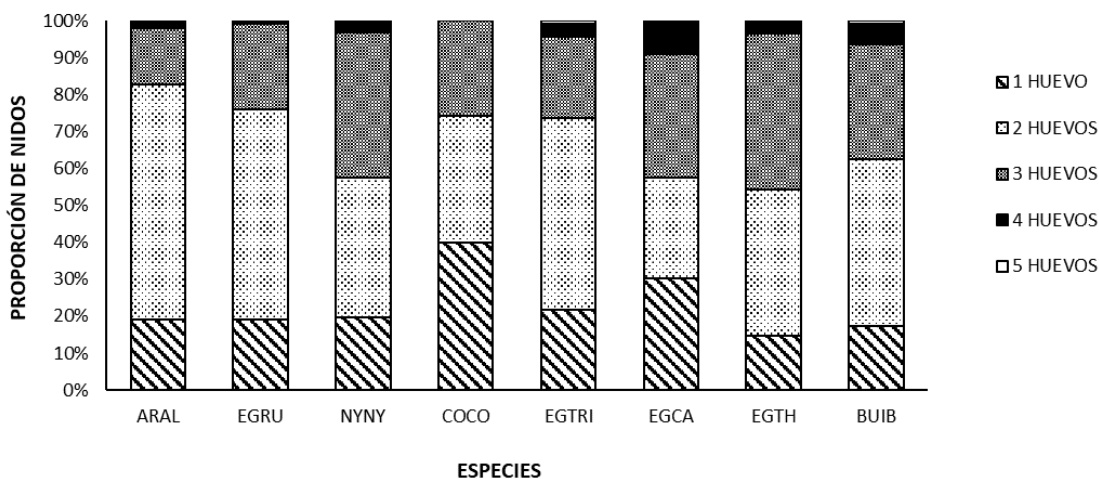


Figura 7.- Proporción de nidos por tamaño de puesta para cada especie de garza, durante una temporada reproductora (marzo a agosto de 2018) en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

### 9.2.3. Éxito de reproducción

Se contabilizaron y marcaron un total de 1,018 nidos con 2,212 huevos. Sin embargo, los cálculos del éxito reproductivo fueron realizados con base en los datos obtenidos de 1,000 nidos (Cuadro 7). Del total de huevos, 560 sufrieron daño físico durante el periodo de incubación, principalmente se registraron huevos con agujeros o partidos a la mitad, aunque también desaparecieron huevos del nido; 126 huevos se consideraron no fértiles, debido a que permanecieron en el nido sin eclosionar y 1,528 huevos eclosionaron (Cuadro 7). Cabe mencionar que posterior a la eclosión de los huevos algunos nidos con pollos se cayeron por las lluvias y vientos fuertes, mientras que en otros nidos se encontraron con pollos muertos, de estos 63 nidos (65 pollos) fueron de *B. ibis*, 45 nidos (45 pollos) de *E. thula* y 57 nidos (57 pollos) de *E. tricolor*.

Por su parte, *A. alba* (84 %), *E. caerulea* (82 %) y *C. cochlearius* (81 %) presentaron mayor viabilidad, que se refiere a que los huevos permanecieron en los nidos por lo menos de 22 a 26 días del periodo de incubación sin sufrir daño aparente. Las especies con mayor porcentaje de fertilidad fueron *E. caerulea* (100 %), *E. rufescens* (96 %), *B. ibis* (95 %) y *A. alba* (93 %), mientras que *E. tricolor* (85 %) registró los valores

más bajos (Cuadro 8). En cuanto al éxito de eclosión, *E. caerulea* y *A. alba* registraron el mayor porcentaje de huevos eclosionados con un 82 % y 79 % respectivamente; mientras que las especies *E. thula* (66 %) y *E. tricolor* (66 %) registraron el menor éxito de eclosión (Cuadro 8). Cabe mencionar que al no darle seguimiento a los pollos no fue posible calcular el éxito de supervivencia.

Por su parte en abril se perdió el mayor número de huevos para *A. alba*, *E. rufescens* y *N. nycticorax*, mes donde estas especies coincidieron en su periodo de incubación con el máximo número de nidos. Mientras que en mayo se perdió el mayor número de huevos para *E. thula*, *E. tricolor*, *B. ibis* y *E. caerulea* (Anexo 3).

Cuadro 7. Número de huevos totales puestos por cada especie de garza, huevos no viables, huevos no fértiles y huevos eclosionados en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Los datos reportados fueron obtenidos de una muestra de 1,000 nidos. n=número de nidos.

<b>Especie</b>	<b>Huevos puestos</b>	<b>Huevos eclosionados</b>	<b>Huevos no fértiles</b>	<b>Huevos no viables</b>
<i>A. alba</i>	210 (n=105)	165	12	33 (n=27)
<i>E. rufescens</i>	267 (n=130)	192	8	67 (n=48)
<i>N. nycticorax</i>	138 (n=61)	97	12	29 (n=24)
<i>C. cochlearius</i>	48 (n=25)	35	4	9 (n=9)
<i>E. tricolor</i>	434(n=206)	287	48	99 (n=133)
<i>E. caerulea</i>	73(n=33)	60	0	13 (n=11)
<i>E. thula</i>	331(n=141)	218	19	94 (n=66)
<i>B. ibis</i>	679(n=299)	474	23	182 (n=130)
Total huevos	2,180 (n=1000)	1,528	126	526 (n=448)

Cuadro 8. Viabilidad, fertilidad y éxito de eclosión de huevos de las ocho especies de garzas que anidan en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

<b>Especie</b>	<b>Viabilidad</b>	<b>Fertilidad</b>	<b>Éxito de eclosión</b>
<i>A. alba</i>	0.84	0.93	0.79
<i>E. rufescens</i>	0.74	0.96	0.72
<i>N. nycticorax</i>	0.78	0.88	0.70
<i>C. cochlearius</i>	0.81	0.89	0.73
<i>E. tricolor</i>	0.77	0.85	0.66
<i>E. caerulea</i>	0.82	1	0.82
<i>E. thula</i>	0.71	0.91	0.66
<i>B. ibis</i>	0.73	0.95	0.70

### 9.3. Distribución espacial de ocho especies de garzas durante una temporada reproductora

#### 9.3.1. Disposición horizontal de los nidos

Los nidos de las garzas se distribuyeron en las partes centrales y periféricas de la Isla Pájaros, agrupándose en proporciones diferentes. Esta distribución agrupada de los nidos en ciertas zonas de la isla está en función de la distribución de los arbustos. Especies como *E. thula*, *E. tricolor*, *E. caerulea* y *B. ibis*, anidaron en la parte central en arbustos de *A. germinans*, mientras que *E. rufescens*, *A. alba*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius* se encontraron generalmente en las periferias, donde también se distribuyen otras especies de árboles como *R. mangle* y *C. erectus* (Figura 8).

En todos los parches de vegetación, del P1 al P9, se registró actividad de reproducción, sin embargo, la composición de especies y abundancia de nidos varió significativamente entre ellos ( $X^2 = 50.88$ ;  $gl = 8$ ;  $p < 0.0001$ ; Cuadro 9). La diferencia se presentó en los sitios P8, P2 y P6, que registraron la mayor abundancia de nidos. En el P8 se registraron cinco especies con 301 nidos, de los cuales el 36 % correspondieron a *B. ibis*. El P2 presentó siete especies y 287 nidos, siendo el 39 % de *B. ibis*. En el P6

anidaron cinco especies con 208 nidos, de los cuales el 35 % correspondió a *E. tricolor*. Por el contrario, los parches con menor abundancia fueron el P3 y P4. El P3 registró cuatro especies con 13 nidos, donde el 46 % fueron de *E. tricolor*, mientras que en el P4 todos los nidos fueron de *A. alba* (Cuadro 9).

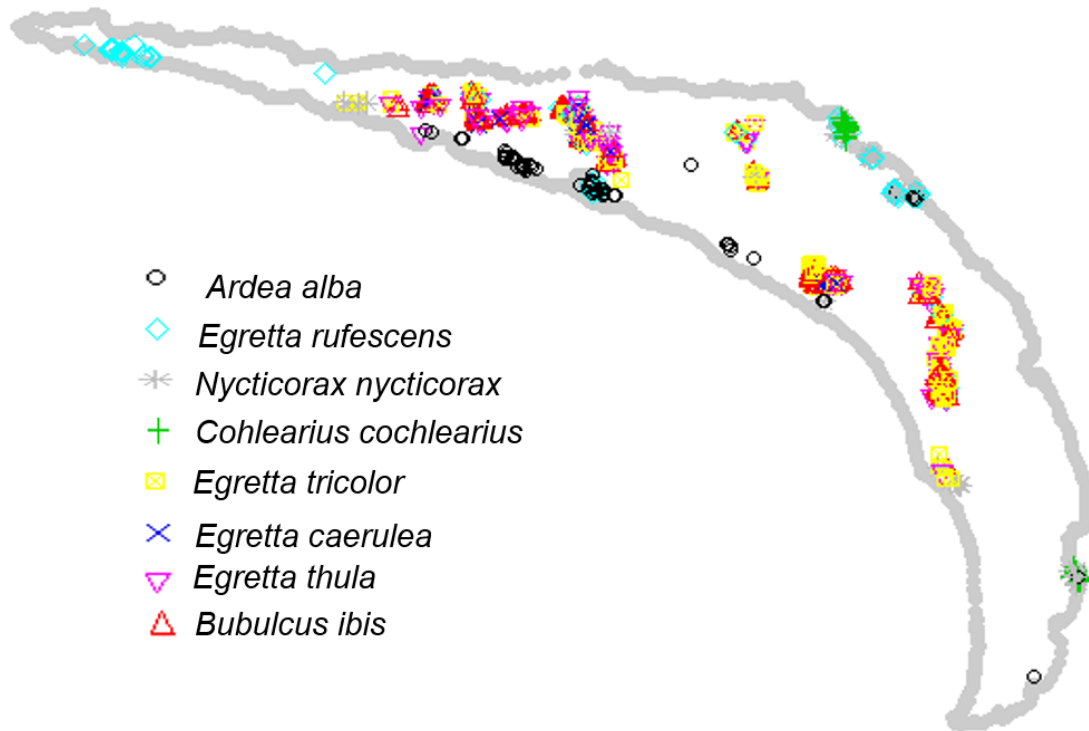


Figura 8. Distribución espacial de los nidos de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, durante marzo a agosto de 2018.

Cuadro 9. Número de nidos de garzas por parche en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, de marzo a agosto de 2018. n= número de parcelas que presentaron nidos.

Especie	Parches								
	P1 n=3	P2 n=21	P3 n=5	P4 n=1	P5 n=1	P6 n=3	P7 n=4	P8 n=15	P9 n=6
<i>A. alba</i>		84	-	11	2	-	-	-	8
<i>E. rufescens</i>	25	12	-	-	15	16	2	25	35
<i>N. nycticorax</i>	-	5	5	-	6	1	1	1	42
<i>C. cochlearius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	35
<i>E. tricolor</i>	-	49	6	-	-	73	14	71	-
<i>E. caerulea</i>	-	7	-	-	-	-	-	26	-
<i>E. thula</i>	-	18	1	-	-	48	5	70	-
<i>B. ibis</i>	-	112	1	-	-	70	8	108	-
Total de nidos	25	287	13	11	23	208	30	301	120

Los nidos de *A. alba* se distribuyeron sobre la periferia de la isla, tanto del lado norte como en la zona cóncava. Esta especie se registró en cuatro parches, siendo más abundante en el P2 con 84 nidos, donde la vegetación predominante es *A. germinans*. También se registró en el P9 donde anidó en vegetación de *R. mangle*. En junio la especie utilizó el parche P4, los nidos se encontraron en un solo árbol de *C. erectus* (Figura 9).

La garza *E. rufescens* se distribuyó en la mayoría de los parches pero en proporciones distintas (Cuadro 9). En marzo empezó a ocupar sitios sobre la periferia, principalmente en el P9 con 35 nidos sobre árboles de *R. mangle* y en el P1 con 25 nidos sobre *A. germinans*; en los siguientes meses, con menor abundancia, la especie comenzó a utilizar parches ubicados al centro de la isla, sitios inundados con vegetación de *A. germinans* (P2,P6, P7 y P8; Figura 9).

Los nidos de *N. nycticorax* se ubicaron principalmente sobre la periferia de la isla registrando mayor abundancia en el P9 (42 nidos activos). Sin embargo, en mayo y junio

la especie también utilizó con menor abundancia, sitios con vegetación de *A. germinans*, de baja altura y diferentes niveles de inundación (P2, P3, P5, P6, P7, P8; Figura 9).

De junio a agosto los nidos de *C. cochlearius* se ubicaron en la periferia este de la isla; esta garza se asoció a sitios donde la vegetación es más alta y se distribuye *R. mangle* (P9; 35 nidos). En mayo *E. caerulea* apareció en el P8, sitio donde se registró el mayor número de nidos (26) y para junio comenzó a ocupar el P2 con siete nidos. Ambos parches se caracterizaron por ser sitios inundados con vegetación de baja altura (Figura 9).

Durante la temporada reproductora, las especies *E. tricolor*, *E. thula* y *B. ibis* se registraron anidando con mayor abundancia en los mogotes de *A. germinans* ubicados al centro de la isla (P6 y P8). En abril y mayo cuando estas especies registraron mayor abundancia de nidos se mantuvieron en los mismos parches de vegetación (Figura 10). Sin embargo en junio y julio comenzaron a ocupar sitios de la periferia (P3). Los nidos de estas especies se ubicaron muy cercanos entre sí, a veces a distancias menores de 0.6



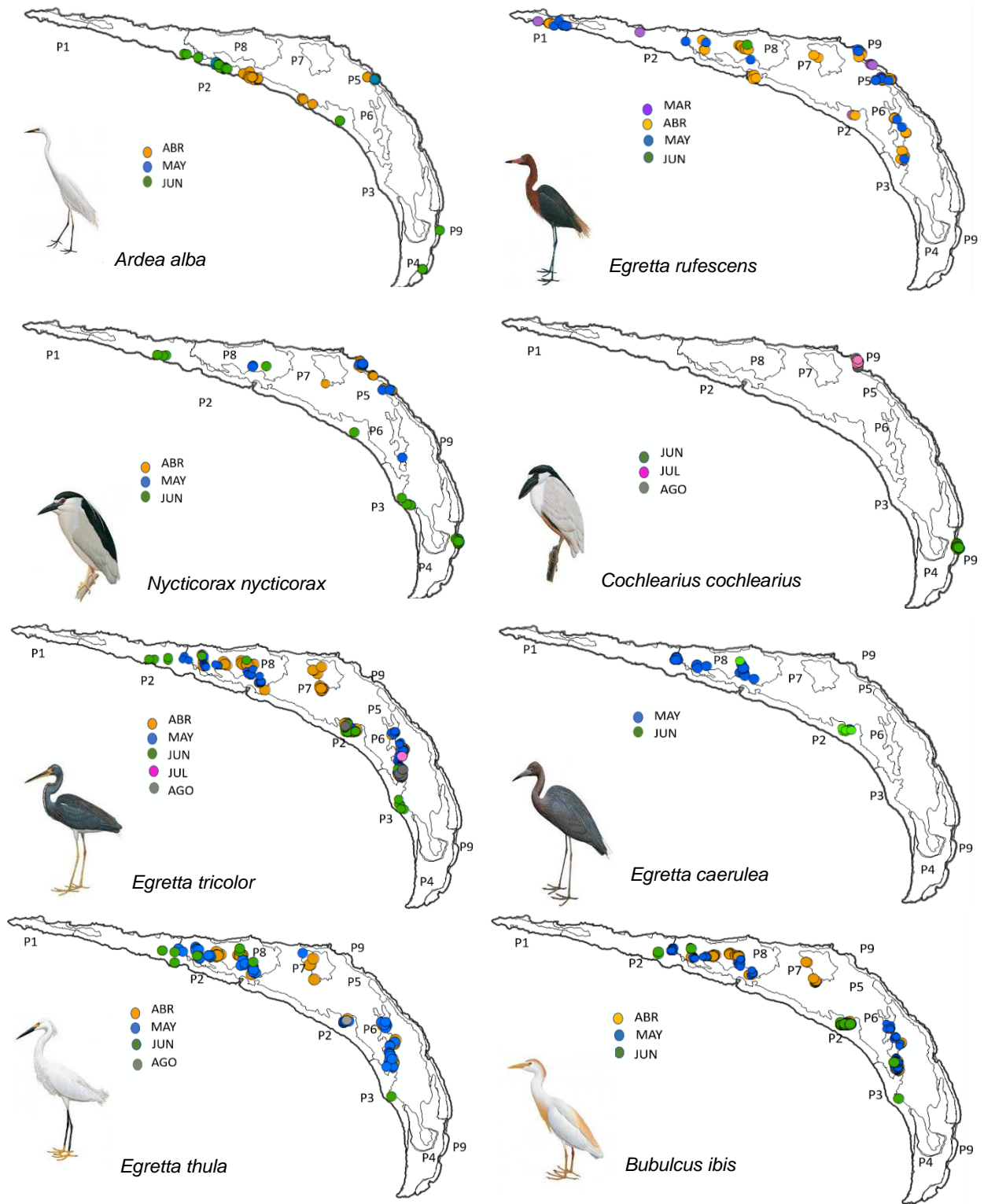


Figura 9. Distribución horizontal de los nidos de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

### 9.3.2. Anidación con vecinos conespecíficos

Los gráficos con función G mostraron que las ocho especies de garzas difieren de una distribución completamente aleatoria (Patrones de Poisson). Con base en las pruebas de vecindad, la distribución de los nidos de las ocho especies de garzas presentan un proceso de agrupamiento, lo que indica que las distancias al vecino más cercano son más pequeñas que lo esperado bajo condiciones de una distribución aleatoria. Así también los gráficos de un estimador no paramétrico de la distancia de los vecinos más cercanos muestran una tendencia de agregación de los nidos (Figura 10 y Figura 11).

Con relación a las distancia de vecinos más próximos, *A. alba* (70 % nidos;  $87.47 \pm 54.92$  cm), *E. rufescens* (58 %;  $113.96 \pm 72.41$  cm), *N. nycticorax* (46 %;  $87.39 \pm 48.45$ ) y *C. cochlearius* (89 %;  $71.70 \pm 44.55$  cm) tuvieron como vecinos próximos a otros individuos de su misma especie (Cuadro 10). En el centro de la isla, cada arbusto contenía varios nidos de *E. thula*, *E. tricolor*, *E. caerulea* y *B. ibis* entremezclados unos con otros. Una mayor agregación de estas especies, posiblemente implicó una fuerte interacción entre ellas. Los vecinos próximos más frecuentes de estas especies fueron sus conespecíficos respectivamente, a excepción de *E. caerulea* quien tuvo a *B. ibis* con mayor frecuencia (Cuadro 10). Entre nidos de *E. thula* se reportó una distancia promedio de  $57.10 \pm 35.28$  cm, los de *E. tricolor* a  $67.08 \pm 42.81$  cm, los de *E. caerulea* a  $68.42 \pm 51.19$  cm y los de *B. ibis* a  $55.30 \pm 35.77$  cm (Cuadro 10). Así también, estas especies tuvieron con alta frecuencia como vecinos próximos a individuos de *F. magnificens*, quien ocupó las copas de los mangles.

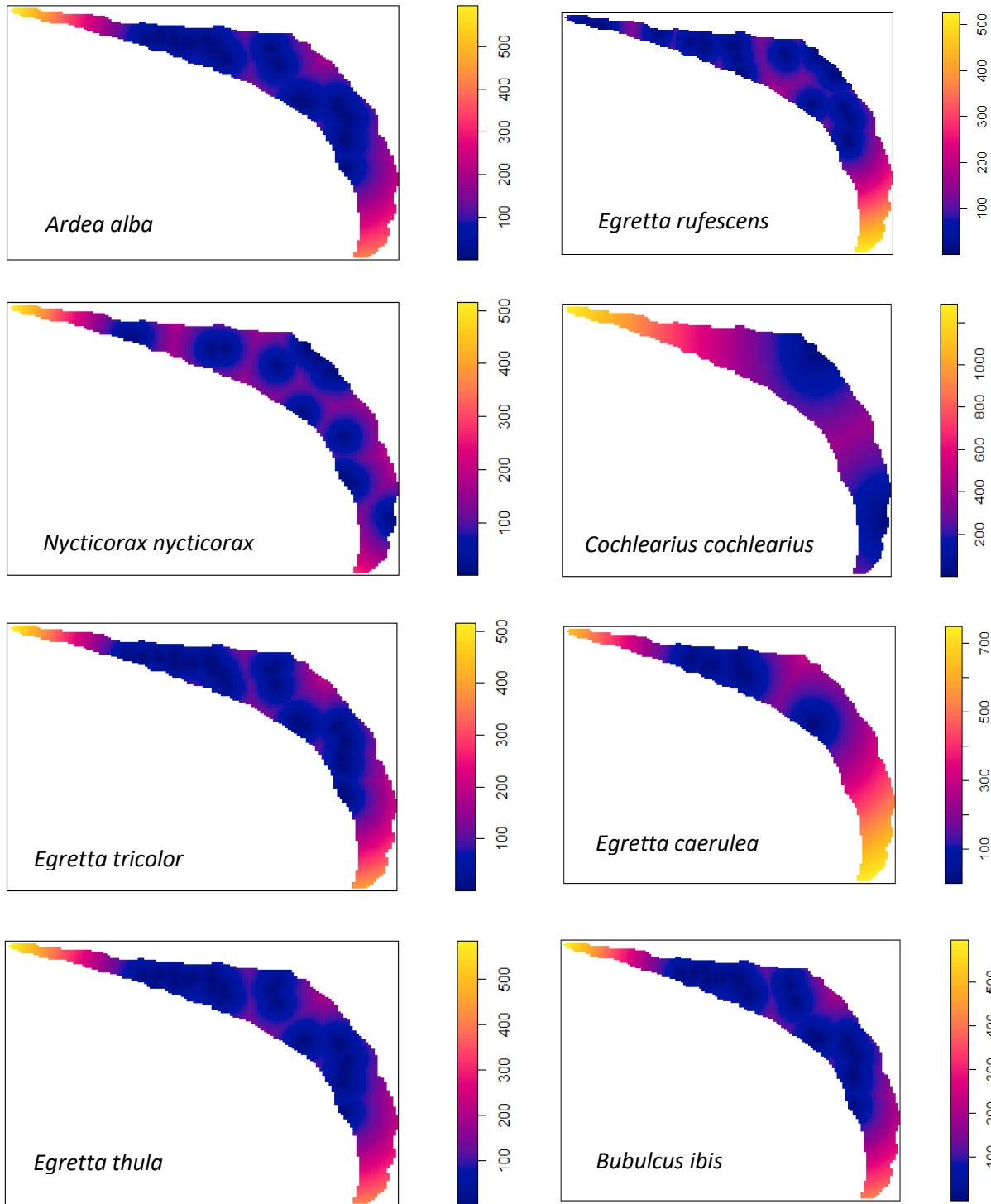
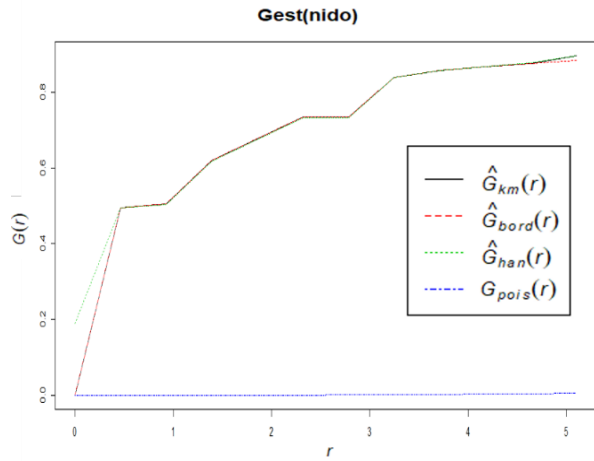
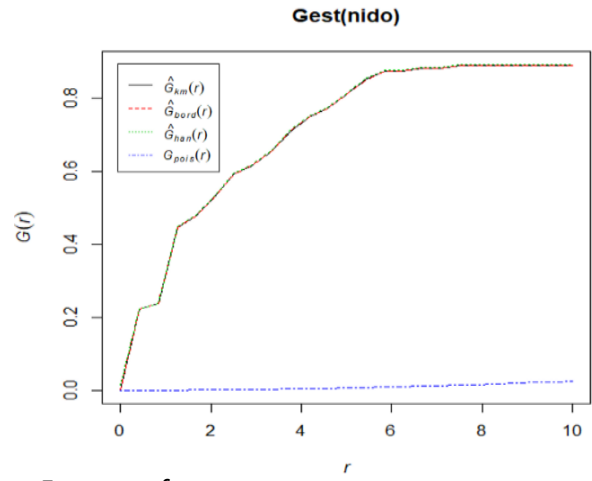


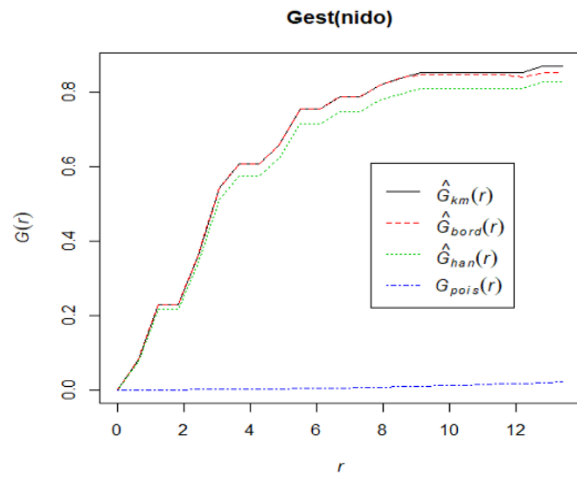
Figura 10. Gráficos de Intensidad a través de un estimador no paramétrico de la distancia del vecino más cercano, que representan el grado de agregación de los nidos de ocho especies de garzas en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas (2018). El color azul intenso refleja mayor agregación y menores distancias entre nidos.



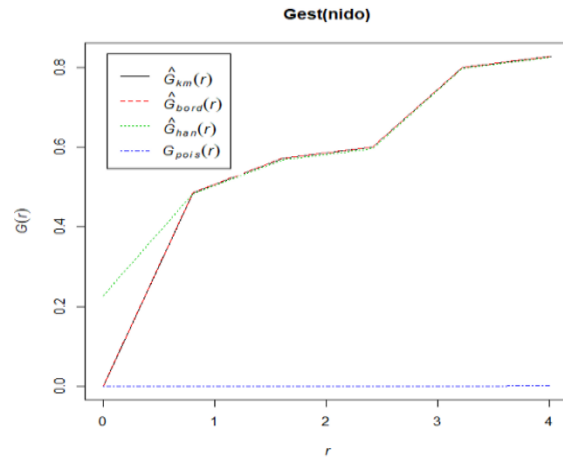
*Ardea alba*



*Egretta rufescens*



*Nycticorax nycticorax*



*Cochlearius cochlearius*

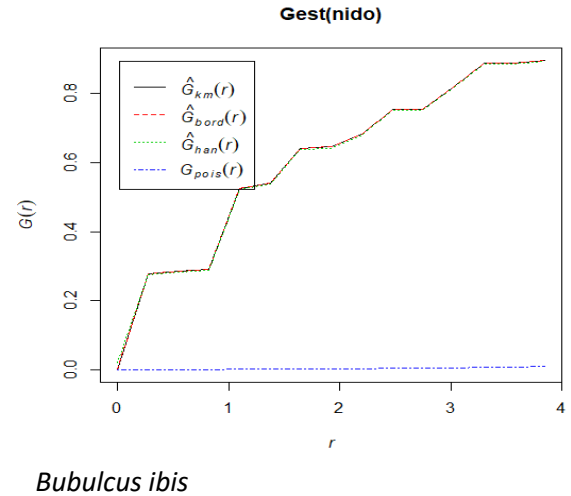
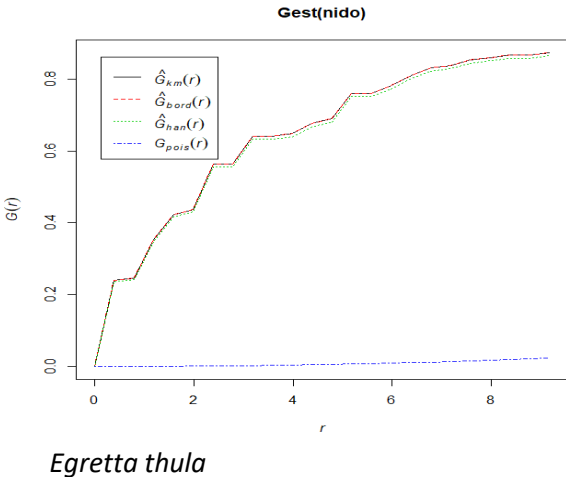
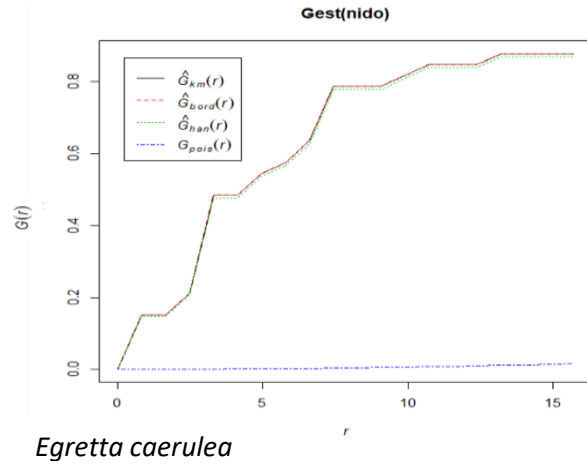
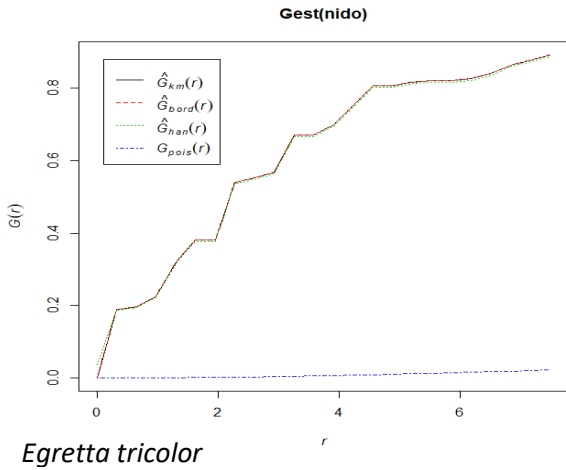


Figura 11.- Gráficos de la distribución espacial de los nidos con base en la función G (Distancia al vecino más cercano) de ocho especies de garzas en Isla Pájaros Oaxaca-Chiapas. La línea continúa de color negro es la curva calculada para el patrón observado  $G_{obs}(r)$  y la línea punteada en color rojo es la curva teórica  $G_{pois}(r)$  bajo una distribución espacial completamente aleatoria (CSR) y  $r$  es la distancia al vecino más cercano. Se observa un patrón agregado si el valor de  $G_{obs}(r)$  está por encima del CSR, un patrón regular o de inhibición si está por debajo y un patrón aleatorio si está sobre la línea del CSR.

Cuadro 10. Frecuencia de nidos y distancia del vecino más cercanos (media  $\pm$  desviación estándar) de ocho especies de garzas de la Isla Pájaros. ARAL=*Ardea alba*; EGRU=*Egretta rufescens*; NYNY=*Nycticorax nycticorax*; COCO=*Cochlearius cochlearius*; EGTRI=*Egretta tricolor*; EGCA=*Egretta caerulea*; EGTHU=*Egretta thula*; BUIB=*Bubulcus ibis*; FREMA=*Fregata magnificens*; PHALA=*Phalacrocorax brasilianus*; PLAAJ= *Platalea ajaja*.

Vecinos	Frecuencia-Distancia							
	ARAL	EGRU	NYNY	COCO	EGTRI	EGCA	EGTHU	BUIB
ARAL	73- 83.47 $\pm$ 54.92	4- 120.25 $\pm$ 120.28	1-250	-	-	-	1-80	-
EGRU	5- 67.20 $\pm$ 35.31	75- 113.96 $\pm$ 72.41	18- 125.38 $\pm$ 84.68	-	8-67.00 $\pm$ 34.81	2- 94.50 $\pm$ 33.23	6- 63.5 $\pm$ 51.41	11- 56.45 $\pm$ 28.41
NYNY	1-65.	15- 120.40 $\pm$ 68.26	28-87.39 $\pm$ 48.45	4- 125.25 $\pm$ 86.53	4-92.75 $\pm$ 24.15	-	1-62	-
COCO	-	-	3-116 $\pm$ 76.60	31- 71.70 $\pm$ 44.55	-	-	-	-
EGTRI	-	9-69.44 $\pm$ 53.95	2-88.5 $\pm$ 14.84	-	73- 67.08 $\pm$ 42.81	3-54 $\pm$ 24.02	15- 54.20 $\pm$ 22.46	46- 73.21 $\pm$ 90.94
EGCA	-	1-56	-	-	5-55.60 $\pm$ 27.81	7- 68.42 $\pm$ 51.19	4- 58.00 $\pm$ 33.83	9- 73.33 $\pm$ 57.35
EGTHU	-	2-37.5 $\pm$ 6.36	1-62	-	18- 66.50 $\pm$ 39.14	1-49	39- 57.10 $\pm$ 35.28	16- 58.18 $\pm$ 30.38
BUIB	-	10- 77.20 $\pm$ 42.71	-	-	56- 67.64 $\pm$ 32.73	17- 92 $\pm$ 50.78	30- 55.36 $\pm$ 30.12	170- 55.30 $\pm$ 35.77
FREMA	18- 103.05 $\pm$ 61.43	13-64 $\pm$ 45.24	3-93.66 $\pm$ 36.35	-	46-72 $\pm$ 39.83	3- 83.3 $\pm$ 76.35	37- 61.18 $\pm$ 37.72	39- 49.48 $\pm$ 27.55
PHALA	8- 97.25 $\pm$ 29.15	1-1103	3-67.66 $\pm$ 20.40	-	3-71 $\pm$ 8.18	-	9- 90.33 $\pm$ 41.59	8- 49.62 $\pm$ 8.21
PLAAJ	-	-	2-33.23 $\pm$ 58.50	-	-	-	-	-
TOTAL	105	130	61	35	213	33	142	299

### 9.3.3. Distribución vertical de los nidos

La altura donde fueron colocados los nidos (distancia de la copa hacia el nido) de cada especie varió significativamente ( $F = 105.04$ ;  $gl = 7,712$ ;  $p < 0.0001$ ; Figura 13). Los nidos de *A. alba*, que es la especie de mayor tamaño, fueron encontrados a una altura promedio de  $0.52 \pm 0.70$  m de la copa del árbol; el 78.09 % de sus nidos se registraron en las partes altas de los árboles (Figura 12 y Cuadro 11). Sin embargo, las garzas *E. tricolor* ( $1.02 \pm 0.65$  m), *E. caerulea* ( $0.84 \pm 0.31$  m), *E. thula* ( $1.04 \pm 0.44$  m) y *B. ibis* ( $0.97 \pm 0.44$  m), que se encontraron anidando en el centro de la isla, no mostraron variación entre sus alturas (Figura 12). Los nidos de estas especies fueron encontrados en la parte media de los árboles (Cuadro 11). La garza *E. rufescens* y *N. nycticorax* alcanzaron alturas promedio de  $1.82 \pm 1.73$  m y  $2.43 \pm 1.26$  m de la copa del árbol respectivamente. La mayoría de sus nidos, el 59.23 % y 83.61 % respectivamente, se localizaron en la parte media de los árboles (Cuadro 11). Por otro lado, *C. cochlearius* anidó en las partes bajas a una altura promedio de  $4.21 \pm 0.75$  m de la copa del árbol.

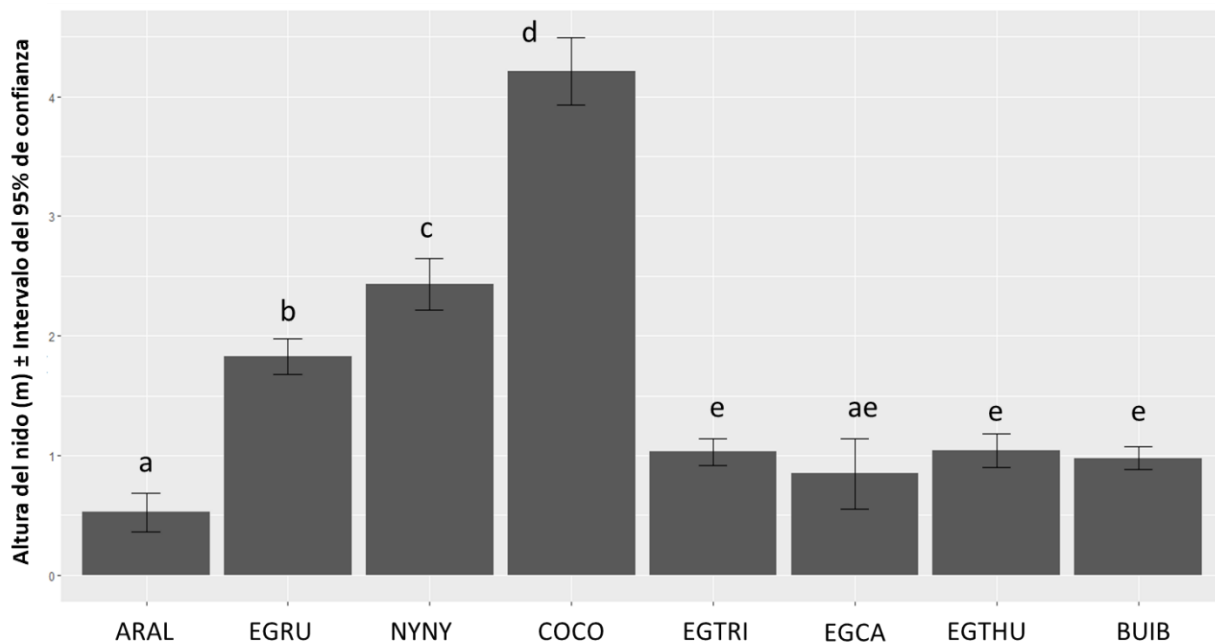


Figura 12 . Altura promedio de los nidos de cada especie de garza en Isla Pájaros, comparados mediante el modelo lineal mixto. Letras distintas indican diferencias significativas.

Cuadro 11 . Categoría de altura de los nidos por especie en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

	<b>Categoría</b>	<b>Número total de nidos</b>	<b>Porcentaje</b>
<i>Ardea alba</i>	Alta	82	78.10
	Media	22	20.95
	Baja	1	0.95
<i>Egretta rufescens</i>	Alta	40	30.77
	Media	77	59.23
	Baja	13	10.00
<i>Nycticorax nycticorax</i>	Alta	6	9.84
	Media	51	83.61
	Baja	4	6.55
<i>Cochlearius cochlearius</i>	Alta	1	2.86
	Media	8	22.86
	Baja	26	74.28
<i>Egretta tricolor</i>	Alta	30	14.09
	Media	151	70.89
	Baja	32	15.02
<i>Egretta caerulea</i>	Alta	3	9.09
	Media	26	78.79
	Baja	4	12.12
<i>Egretta thula</i>	Alta	10	7.04
	Media	113	79.58
	Baja	19	13.38
<i>Bubulcus ibis</i>	Alta	29	9.69
	Media	241	80.61
	Baja	29	9.69



La distribución vertical de los nidos de cada especie fue de la siguiente manera:

Para *A. alba* no hubo diferencias en la altura de los nidos entre los cuatro parches donde se localizó la especie ( $F = 1.94$ ;  $gl = 3,18$ ;  $p = 0.1587$ ). En todos los parches utilizados la especie anidó en la copa de los árboles (Cuadro 12). *Ardea alba* se alineó verticalmente con *E. rufescens* y *N. nycticorax*, estas últimas especies se ubicaron en las partes intermedias de los árboles. La garza blanca mostró posturas de levantamientos de alas y graznidos con un levantamiento súbito de la cabeza cuando otras especies se percharon cerca de sus nidos, orillandolas a desalojar el área.

Para la especie *E. rufescens* la altura promedio de los nidos fue diferente entre los siete parches ( $F = 9.72$ ;  $gl = 6,89$ ;  $p = 0.0001$ ). Esta variación se da entre los parches de la periferia y los parches centrales donde se ubicó la especie. En el P1 y P9 donde la altura promedio de *R. mangle* alcanzó los 5.41 a 6.51 m, los nidos fueron encontrados más distantes de la copa, en la parte media de los árboles ( $3.17 \pm 2.66$  m y  $2.56 \pm 1.12$  m), respectivamente. Sin embargo, en los parches de *A. germinans* (P2 al P8) donde la altura de la vegetación va de 2 a 4 m los nidos fueron encontrados más cerca de la copa de los árboles (0.5 a 1.4 m; Cuadro 12). La garceta rojiza mostró comportamiento agonístico intraespecífico (picoteos y levantamiento de alas).

La especie *N. nycticorax* registró un patrón diferente en la altura de sus nidos entre los siete parches ( $F = 15.85$ ;  $gl = 6,13$ ;  $p < 0.0001$ ). Esta diferencia se debe principalmente a que en el P9 los nidos fueron encontrados a una altura promedio de  $3.06 \pm 0.95$  m de la copa del árbol, en las parte media de los árboles; mientras que en los parches del centro de la isla los nidos alcanzaron alturas entre los 0.45 m a 1.75 m, que con base a la altura de esos árboles corresponden a las partes bajas (Cuadro 12). En el P9, *N. nycticorax* se alineó verticalmente con *A. alba* y *E. rufescens*, mientras que en otros árboles únicamente con *C. cochlearius*. Esta última especie, *C. cochlearius* ubicó sus nidos en las partes bajas de los árboles, a una altura promedio de  $4.21 \pm 0.75$  m (Cuadro 12).

Por su parte *E. tricolor*, *E. caerulea*, *E. thula* y *B. ibis* anidaron conjuntamente en árboles de *A. germinans* que alcanzaron entre 1 a 3 m de altura. No se observó una

alineación vertical definida entre estas especies, por lo que las interacciones son potencialmente mayores entre ellas (Cuadro 12). La altura de los nidos de *E. tricolor* y *B. ibis* mostraron diferencias significativas entre parches ( $F = 4.03$ ;  $gl = 4,136$ ;  $p = 0.004$ ;  $F = 7.79$ ;  $gl = 4,183$ ;  $p < 0.0001$ , respectivamente), esta variación se da entre los parches P7 ( $1.31 \pm 0.25$  m y  $1.25 \pm 0.25$  m, respectivamente) y P8 ( $1.21 \pm 0.90$  m y  $1.12 \pm 0.54$  m), en contraste con el P6 ( $0.83 \pm 0.47$  m y  $0.80 \pm 0.41$  m), donde los nidos estuvieron más cerca a la copa. Estas especies de garzas compartieron espacio vertical con *F. magnificens*, especie que mostró continua agresividad (picotazos) hacia pollos principalmente cuando deambulaban entre las ramas. También se observaron comportamientos de defensa del nido, donde *E. thula* y *E. caerulea* dieron picotazos a individuos adultos de *B. ibis* cuando estos se acercaron a sus nidos.

Cuadro 12. Altura de los nidos (media en metros  $\pm$  desviación estándar) por parche de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros.

Especie	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9
<i>A. alba</i>		0.50 $\pm$ 0.70		0.40 $\pm$ 0.70	0.12 $\pm$ 0.03				1.05 $\pm$ 0.57
<i>E. rufescens</i>	3.17 $\pm$ 2.66	0.78 $\pm$ 1.05			0.59 $\pm$ 0.42	0.67 $\pm$ 0.58	1.19 $\pm$ 1.12	1.47 $\pm$ 1.12	2.56 $\pm$ 1.12
<i>N. nycticorax</i>		1.08 $\pm$ 0.13	1.39 $\pm$ 0.28		0.45 $\pm$ 0.46	1.75	1.70	1.15	3.06 $\pm$ 0.95
<i>C. cochlearius</i>									4.21 $\pm$ 0.75
<i>E. tricolor</i>		0.99 $\pm$ 0.43	0.93 $\pm$ 0.13			0.83 $\pm$ 0.47	1.31 $\pm$ 0.25	1.21 $\pm$ 0.90	
<i>E. caerulea</i>		0.67 $\pm$ 0.25						0.89 $\pm$ 0.31	
<i>E. thula</i>		0.94 $\pm$ 0.19	0.73			1.00 $\pm$ 0.55	0.79 $\pm$ 0.25	1.11 $\pm$ 0.40	
<i>B. ibis</i>		0.92 $\pm$ 0.28	0.95			0.80 $\pm$ 0.41	1.25 $\pm$ 0.25	1.12 $\pm$ 0.54	

Al evaluar la altura promedio de los nidos por meses se observaron variaciones entre los individuos de arribos tardíos en comparación con los de temprana llegada. Los individuos de *A. alba* que llegaron en abril ocuparon sitios ligeramente más distantes de la copa ( $0.87 \pm 0.84$  m) en comparación con los de mayo y junio ( $F = 12.66$ ;  $gl = 2,57$ ;  $p < 0.001$ ). Esto mismo ocurrió en nidos de *E. caerulea*, los individuos que llegaron en mayo colocaron sus nidos más distantes de la copa de los árboles ( $0.92 \pm 0.29$  m) en comparación a los de arribo tardío ( $0.56 \pm 0.23$  m), mostrando diferencias estadísticas ( $F = 42.41$ ;  $gl = 1,6$ ;  $p = 0.0006$ ).

Cambios en las alturas de los nidos de *E. rufescens* se observaron principalmente en el parche P9. Los individuos de marzo y abril ocuparon sitios en los estratos medios con respecto a la copa del árbol ( $1.63 \pm 1.25$  m y  $1.47 \pm 1.30$  respectivamente), mientras que en mayo se posicionaron en partes más bajas ( $3.55 \pm 2.81$  m) mostrando variación mensual entre sus alturas ( $F = 8.75$ ;  $gl = 3,61$ ;  $p = 0.0001$ ).

Por su parte, *N. nycticorax* también mostró una ligera variación mensual entre las alturas de sus nidos ( $F = 3.32$ ;  $gl = 2,30$ ;  $p = 0.049$ ). Durante su establecimiento en el P9 se observó que individuos de abril se ubicaron a  $2.57 \pm 1.34$  m, mientras que los que arribaron en mayo se situaron en partes más bajas a  $2.94 \pm 1.37$  m. Posteriormente en junio cuando se desplaza hacia las partes centrales de la isla se ubicó en las partes más bajas de los árboles ( $1.87 \pm 0.85$  m). Los individuos de arribos tardíos de *C. cochlearius* fueron posicionándose en partes más bajas de los árboles conforme transcurrían los meses ( $F = 4.42$ ;  $gl = 2,14$ ;  $p = 0.032$ ).

Por su parte *E. tricolor* ( $F = 0.077$ ;  $gl = 4,118$ ;  $p = 0.989$ ), *E. thula* ( $F = 2.62$ ;  $gl = 3,52$ ;  $p = 0.0598$ ), y *B. ibis* ( $F = 1.96$ ,  $gl = 2,133$ ;  $p = 0.1448$ ) no mostraron diferencias significativas en la posición de sus nidos entre individuos de arribos tempranos y tardíos (Cuadro 13).

Cuadro 13. Altura del nido (media en metros  $\pm$  desviación estándar) por mes de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Altura= distancia que hay de la copa al nido.

<b>Especie</b>	<b>Marzo</b>	<b>Abril</b>	<b>Mayo</b>	<b>Junio</b>	<b>Julio</b>	<b>Agosto</b>	<b>Total nidos (n)</b>
<i>A. alba</i>		0.87 $\pm$ 0.84	0.18 $\pm$ 0.25	0.33 $\pm$ 0.51			105
<i>E. rufescens</i>	1.63 $\pm$ 1.25	1.47 $\pm$ 1.30	3.55 $\pm$ 2.81				130
<i>N. nycticorax</i>		2.57 $\pm$ 1.34	2.94 $\pm$ 1.37	1.87 $\pm$ 0.85			61
<i>C. cochlearius</i>				3.93 $\pm$ 0.88	4.70 $\pm$ 0.33	4.44 $\pm$ 0.41	35
<i>E. tricolor</i>		1.06 $\pm$ 0.78	1.06 $\pm$ 0.59	0.84 $\pm$ 0.24	1.11	0.83 $\pm$ 0.14	213
<i>E. caerulea</i>				0.92 $\pm$ 0.29	0.56 $\pm$ 0.23		33
<i>E. thula</i>		0.95 $\pm$ 0.48	1.11 $\pm$ 0.43	0.78 $\pm$ 0.14			142
<i>B. ibis</i>		0.89 $\pm$ 0.43	1.06 $\pm$ 0.47	0.83 $\pm$ 0.24			299

#### 9.4. Caracterización del sitio de nido

La especie de mangle con mayor frecuencia de ocupación fue el mangle negro *A. germinans* con 875 nidos (85.96 %), seguido de mangle rojo *R. mangle* con 132 nidos (12.96 %) y el botoncillo *C. erectus* fue el menos utilizado, sólo se registraron 11 (1.08 %) nidos en un solo árbol (Cuadro 14). La garza *A. alba* anidó con mayor frecuencia en *A. germinans* (86 nidos) y en menor medida en *C. erectus*, en árboles con alturas promedio de  $2.73 \pm 0.10$  m. Las garzas *C. cochlearius* y *N. nycticorax* anidaron principalmente en arboles de *R. mangle* (35 y 43 nidos, respectivamente) que alcanzaron alturas de  $5.54 \pm 0.18$  m y  $4.60 \pm 0.14$  m, respectivamente; la garza *E. rufescens* aunque utilizó dos especies de árboles, anidó con mayor frecuencia en *A. germinans* (93 nidos), en árboles con alturas promedio de  $3.86 \pm 0.09$  m. Más del 95% de los nidos de *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis* fueron colocados en *A. germinans*; estas especies anidaron en árboles con altura promedio entre 1.63 a 1.89 m (Cuadro 14 y Cuadro 15). Estos resultados indicaron que las especies de garzas usan árboles con diferentes alturas para anidar ( $F = 136.76$ ,  $gl = 7, 712$ ;  $p < 0.0001$ ; Cuadro 15).

Cuadro 14. Total de número de nidos por especie de garza encontrados en tres especies de mangle en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

Especie de garza	Especie de árbol		
	<i>R. mangle</i>	<i>A. germinans</i>	<i>C. erectus</i>
<i>A. alba</i>	8	86	11
<i>E. rufescens</i>	37	93	-
<i>N. nycticorax</i>	43	18	-
<i>C. cochlearius</i>	35	-	-
<i>E. tricolor</i>	4	209	-
<i>E. caerulea</i>	-	33	-
<i>E. thula</i>	4	138	-
<i>B. ibis</i>	3	296	-
Total de nidos	134	873	11

El número de nidos por especies con relación a la especie de mangle puede estar en función de la cantidad de sustrato de anidación disponible en el área. La especie de *A. germinans* es el mangle que más predomina en la isla con una densidad de 3,591 fustes hectárea<sup>-1</sup>, seguido de *C. erectus* con 473 fustes hectárea<sup>-1</sup> y *R. mangle* con 60 fustes hectárea<sup>-1</sup>. La distribución de estas especies no es homogénea dentro de la isla debido a que el área más densa de *R. mangle* es un cordón de vegetación ubicado sobre la periferia noreste. *C. erectus* presenta la mayor densidad sobre la periferia sureste y *A. germinans* ocupa la mayor superficie pero con variaciones en su altura, DAP y diámetro de copa (Cuadro 2).

La construcción de los nidos de las ocho especies de garzas fue principalmente una plataforma de palos secos de mangle de *A. germinans*, con muy poca elaboración y con poco recubrimiento interno de hojas. En general son nidos rústicos, aunque los de *E. rufescens* y *N. nycticorax* mostraron una plataforma más definida. El diámetro externo de los nidos entre las especies varió significativamente ( $F = 97.28$ ;  $gl = 7,712$ ;  $p < .0001$ ); los diámetros de nido con mayor tamaño fueron los *A. alba* ( $35.75 \pm 9.43$  cm), *E. rufescens* ( $32.84 \pm 8.51$  cm) y *N. nycticorax* ( $28.74 \pm 6.66$  cm), mientras que *C. cochlearius* presentó los nidos en diámetros más pequeños ( $19.68 \pm 2.86$  cm). Por su parte las demás especies de garzas presentaron diámetros de nido similares entre los 22.32 cm a 23.97 cm (Cuadro 15) siendo sus nidos construidos con ramas gruesas. Debido al tamaño de los nidos, especies como *A. alba*, *E. rufescens*, *N. nycticorax* utilizaron más ramas (más de 2 ramas) para el soporte del nido en comparación con especies que tienen nidos pequeños (entre 1 y 2 ramas). Existió diferencia significativa en el número de ramas utilizadas entre las especies de garzas ( $F = 26.16$ ;  $gl = 7,712$ ;  $p < 0.0001$ ; Cuadro 15).

La cobertura vegetal sobre el nido fue importante en la selección del sitio de nido y fue diferente entre especies ( $F = 99.77$ ;  $gl = 7,712$ ;  $p < 0.0001$ ; Cuadro 15); los nidos de *A. alba* estuvieron casi desprovistos de cobertura vegetal ( $0.85 \pm 1.56$  %) debido a que la mayoría se registró en la copa de los árboles. Los nidos de *E. rufescens* registraron una cobertura de  $6.75 \pm 9.23$  % debido a que se ubicaron al interior de los mangles, los

cuales presentaron coberturas de copa promedio de  $21.77 \pm 34.13 \text{ m}^2$ . Se observó que *C. cochlearius* y *N. nycticorax* anidan al interior del manglar, con una cobertura vegetal sobre el nido de  $21.78 \pm 2.47 \%$  y  $16.34 \pm 15.96 \%$ , respectivamente. Esta cobertura vegetal sobre el nido está directamente relacionada a la copa de los árboles donde anidan estas especies, los cuales presentaron una cobertura de  $41.34 \pm 29.56 \text{ m}^2$  y  $72.11 \pm 5.36 \text{ m}^2$ , respectivamente. Por su parte *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis* aunque se encontraron principalmente en el estrato medio de los árboles, registraron la menor cobertura vegetal sobre el nido con valores que van entre 0.76 a 1.60 %, debido a que los árboles donde anidaron registraron copas muy reducidas con valores que van de los 1.98 a  $2.55 \text{ m}^2$  (Cuadro 15).

Las especies de garzas utilizaron para anidar árboles con diferentes valores de DAP. Los fustes donde anidó *A. alba* registraron valores mayores en comparación a los utilizados por las otras especies de garzas, reportando un DAP promedio de  $9.76 \pm 4.32 \text{ cm}$ ; le siguió *C. cochlearius* que anidó en árboles con  $9.21 \pm 1.195 \text{ cm}$  de DAP, *E. rufescens* con  $7.30 \pm 3.20 \text{ cm}$  y *N. nycticorax* con  $7.68 \pm 2.72 \text{ cm}$ . Los árboles que utilizaron las especies como *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis* presentaron valores de DAP más bajos (Cuadro 15).

El nivel de inundación ( $F = 89.41$ ;  $gl = 7,712$ ;  $p < .0001$ ) y distancia a la línea de marea ( $F = 211.50$ ;  $gl = 7,712$ ;  $p < .0001$ ), fueron variables importantes en la selección del sitio de nido ya que influyeron en la segregación de las especies que anidan sobre la periferia y el centro de la isla. Estas variables fueron significativamente diferentes entre las especies. Se formaron cuatro grupos de especies en función del nivel de inundación, en el primero se reportó a *A. alba* que anidó en sitios relativamente secos a  $7.19 \pm 5.38 \text{ cm}$  de profundidad; el segundo grupo lo conformó *N. nycticorax* ( $23.34 \pm 20.71 \text{ cm}$ ) y *C. cochlearius* ( $25.92 \pm 16.53 \text{ cm}$ ) que anidaron en sitios poco inundados, donde el suelo es principalmente conchal; el tercer grupo conformado por *E. rufescens* que anidó en sitios con niveles de inundación de  $33.05 \pm 24.64 \text{ cm}$  de profundidad. Estas cuatro especies registraron distancias más cercanas a la línea de la marea, debido a que se ubicaron principalmente sobre la periferia de la isla. Finalmente, el cuarto grupo, donde se encontró a *E. thula*, *E. tricolor*, *E. caerulea* y *B. ibis*. Este grupo tiende a asociarse a sitios



inundados, que alcanzaron niveles de inundación promedio mayores a 40 cm de profundidad y ubicados más distantes a la línea de marea (Cuadro 15).

Cuadro 15. Media y desviación estándar ( $x \pm DE$ ) de las variables medidas a nivel del sitio de nido y parcela en la colonia de anidación de la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Abreviatura: ARAL=*Ardea alba*; EGRU= *Egretta rufescens*; NYCNY=*Nycticorax nycticorax*; COCO=*Cochlearius cochlearius*; EGTRI=*Egretta tricolor*; EGCAE=*Egretta caerulea*; EGTHU=*Egretta thula*; BUIB=*Bubulcus ibis*. Letras distintas indican diferencias significativas.

Especie n=no. nidos	Nido		sitio de nido				Nivel parcela		
	Diámetro externo del nido (cm)	Altura árbol (m)	Cobertura de la copa del árbol (m <sup>2</sup> )	No. de ramas	Cobertura vegetal sobre el nido %	DAP (cm)	Nivel de inundación (cm)	Cobertura del dosel %	DLM (m)
ARAL n=105	35.57 ± 9.43 <sup>a</sup>	2.73±0.10 <sup>a</sup>	14.54±17.91 <sup>a</sup>	2.05±0.66 <sup>a</sup>	0.58±1.56 <sup>a</sup>	9.39±7.94 <sup>a</sup>	7.19±5.38 <sup>a</sup>	1.31±3.07 <sup>a</sup>	13.80±10.20 <sup>a</sup>
EGRU n=130	32.84±8.51 <sup>b</sup>	3.86±0.09 <sup>b</sup>	19.19±22.58 <sup>a</sup>	2.44±0.88 <sup>bc</sup>	6.75±9.23 <sup>b</sup>	8.10±4.24 <sup>a</sup>	33.05±24.64 <sup>b</sup>	5.42±4.84 <sup>c</sup>	33.95±47.41 <sup>b</sup>
NYCNY n=61	28.74±6.66 <sup>c</sup>	4.60±0.14 <sup>c</sup>	41.34±29.56 <sup>b</sup>	2.21±0.92 <sup>ab</sup>	16.34±15.96 <sup>c</sup>	7.87±3.11 <sup>a</sup>	23.34±20.71 <sup>c</sup>	6.35±4.55 <sup>d</sup>	11.84±25.31 <sup>a</sup>
COCO n=35	19.68±2.86 <sup>d</sup>	5.54±0.18 <sup>d</sup>	72.11±5.36 <sup>c</sup>	2.67±1.14 <sup>c</sup>	21.78±2.47 <sup>d</sup>	9.21±1.95 <sup>a</sup>	25.92±16.53 <sup>bc</sup>	10.71±1.39 <sup>e</sup>	0.17±0.20 <sup>a</sup>
EGTRI n=213	22.32±4.28 <sup>de</sup>	1.89±0.07 <sup>e</sup>	2.46±3.35 <sup>d</sup>	1.74±0.63 <sup>d</sup>	0.89±3.00 <sup>a</sup>	5.71±2.59 <sup>b</sup>	47.47±17.56 <sup>d</sup>	0.02±0.10 <sup>b</sup>	84.38±49.44 <sup>c</sup>
EGCAE n=33	22.34±2.91 <sup>de</sup>	1.63±0.19 <sup>e</sup>	2.07±1.95 <sup>d</sup>	1.47±0.75 <sup>d</sup>	1.01±3.66 <sup>a</sup>	4.98±1.93 <sup>b</sup>	45.15±14.04 <sup>de</sup>	0.01±0.02 <sup>b</sup>	77.09±23.36 <sup>c</sup>
EGTHU n=142	23.61±4.70 <sup>e</sup>	1.84±0.09 <sup>e</sup>	2.30±1.96 <sup>d</sup>	1.81±0.75 <sup>d</sup>	1.60±4.85 <sup>a</sup>	5.72±3.21 <sup>b</sup>	52.82±15.25 <sup>e</sup>	0.02±0.16 <sup>b</sup>	96.14±58.85 <sup>c</sup>
BUIB n=299	23.97±4.15 <sup>e</sup>	1.82±0.06 <sup>e</sup>	1.98±1.69 <sup>d</sup>	1.64±0.67 <sup>d</sup>	0.76±2.47 <sup>a</sup>	5.10±2.37 <sup>b</sup>	44.62±16.11 <sup>d</sup>	0.02±0.02 <sup>b</sup>	75.51±39.66 <sup>c</sup>
Prueba P	F=97.28 P<0.0001	F=136.76 P<0.0001	F=134.90 P<0.0001	F=26.16 P<0.0001	F=99.8 P<.001	F=24.86 P<0.0001	F=89.41 P<0.0001	F=211.50 P<0.0001	F=89.41 P<0.0001

### **9.5. Relación entre las especies de garzas y las características de los sitios de nido**

En el análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) se obtuvo un valor de stress de 0.1 que aunado a el gráfico de ajuste lineal, diagrama de Shepard (non.metric R<sup>2</sup>= 0.988) indicaron que el ajuste de los datos es adecuado (Anexo 7).

El análisis de ordenación mostró patrones de agrupación entre las especies de garzas. Por su parte los nidos de *N. nycticorax* y *C. cohlearius* y *E. rufescens* se encontraron más próximos entre sí, indicando mayor similitud en las características de sus sitios de nido. Estas especies se agruparon en relación a la cobertura de la parcela, cobertura del nido y diámetro de la copa, lo cual esta asociado directamente al tipo de vegetación que utilizan para anidar (*R. mangle*). Los nidos de *A. alba* se agruparon en relación a la cobertura de la copa, DAP y número de ramas; estas ultimas variables pueden estar asociadas al tamaño del nido, un nido grande requiere de una mayor soporte para su estabilidad. Otro grupo con un patron más definido lo conforman *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis*. Los nidos de estas especies guardaron mayor similitud con respecto a las variables de nivel de inundación, distancia a la línea de marea (DLM), altura del árbol y altura del nido. En el NMDS entre más cercanos se encuentren los puntos, existen más similitudes en cuanto a las variables medidas, evidenciando así que existe un fuerte solapamiento entre estas especies (Figura 13).

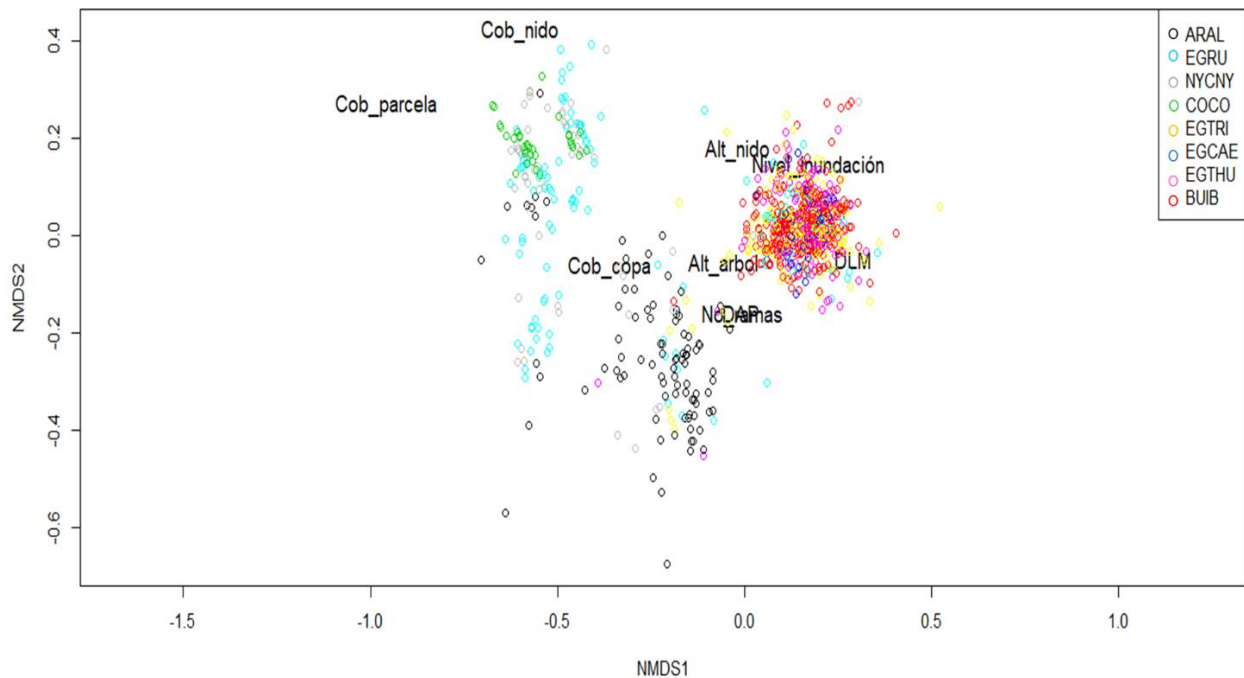


Figura 13. Ordenamiento multidimensional (NMDS) de las especies de garzas en función a las variables ambientales y de vegetación obtenidas de los sitios de nido. Especies de garzas: ARAL=*Ardea alba*, EGRU= *Egretta rufescens*, NYCNY=*Nycticorax nycticorax*, COCO=*Cochlearius cochlearius*, EGTRI=*Egretta tricolor*, EGCAE=*Egretta caerulea*, EGTHU=*Egretta thula*, BUIB=*Bubulcus ibis*. Variables medidas: Cob\_parcela= Cobertura dosel en la parcela; Cob\_copa= diámetro de la copa del árbol; Cob\_nido= cobertura de la vegetación sobre el nido; No. ramas que sostienen el nido; Alt\_árbol= altura del árbol; DAP=diámetro a la altura del pecho; Nivel de inundación; DLM= distancia a la línea de marea.

## 9.6. Relación entre la abundancia de nidos por especie y variables de vegetación-ambientales.

La ordenación del CCA mostró cómo las especies de garzas responden a las distintas variables ambientales. La correlación entre las especies y las variables ambientales fue de 56.7 % para el eje 1 y 32.38 % para el eje 2, en conjunto los dos primeros ejes explicaron el 89 % de la varianza (Figura 14).

Especies como *E. thula*, *E. tricolor*, *E. caerulea* y *B. ibis* estuvieron relacionadas con mayor nivel de inundación y mayores distancias a la línea de marea, pero registraron los menores valores de cobertura de la copa, altura de la vegetación y DAP. Para estas especies, las parcelas con mayor abundancia de nidos asociadas a estas variables corresponden a los parches P6, P7 y P8 que se encontraron ubicados al centro de la isla. Por el contrario *N. nycticorax* y *C. cochlearius* presentaron mayores valores de cobertura de copa y altura de vegetación mientras que *E. rufescens* y *A. alba* se asociaron también a valores mayores de DAP. Estas cuatro especies se caracterizaron por anidar en sitios con menores distancias a la línea de marea y bajos niveles de inundación. Las parcelas con mayor abundancia de nidos, que se relacionaron a estas variables y especies se ubicaron en los parches P1, P2, P3, P4, P5 y P9 sobre la periferia de la isla (Figura 14). Tomando en consideración que la longitud de las líneas indica la importancia de la variable en el modelo, cobertura de la copa, altura de la vegetación, DLM y nivel de inundación permiten explicar la mayor variación en la ubicación de los nidos.

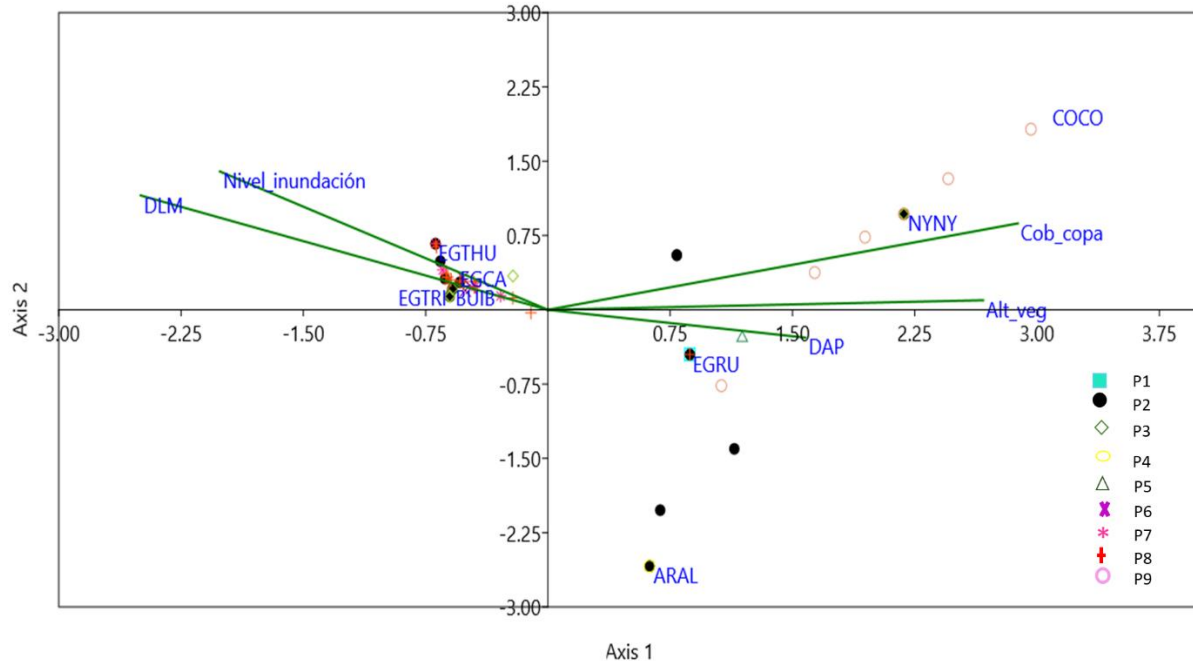


Figura 14. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de 59 parcelas permanentes con ocho especies de garzas y cinco variables de vegetación-ambientales en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Las letras en mayúsculas representan las especies, los símbolos a las parcelas y las flechas indican las variables medidas. El eje 1 y 2 explicaron el 89% de la varianza. Donde: ARAL=*Ardea alba*, EGRU= *Egretta rufescens*, NYNY=*Nycticorax nycticorax*, COCO=*Cochlearius cochlearius*, EGTRI=*Egretta tricolor*, EGCA=*Egretta caerulea*, EGTHU=*Egretta thula*, BUIB=*Bubulcus ibis*. Variables: Cob\_copa= Cobertura de la copa del árbol; Alt\_veg= altura del árbol; DAP=diámetro a la altura del pecho; Nivel\_inundación= Nivel de inundación; DLM= distancia a la línea de marea.

## X. DISCUSION

### 10.1. Número de nidos por especie

Durante el período de muestreo (marzo-agosto 2018) se registraron ocho especies de garzas, mismas que ya habían sido mencionadas para el sitio por Ramos (2015). La especie *Butorides virescens* parece anidar con baja abundancia en la isla, por lo que Ramos (2015) también la reportó con un solo nido. La riqueza de especies anidantes y la alta abundancia de nidos registrada en Isla Pájaros reflejan que es un sitio importante para el ciclo biológico de las especies de la familia Ardeidae. Una vegetación heterogénea que se traduce en una mayor disponibilidad de sitios para anidar, fluctuaciones hidrológicas que permiten la proliferación de alimento dentro de la isla para los juveniles y la escasa presencia humana parecen ofrecer un hábitat de anidación para la reproducción de estas especies en la isla (Brown 1990; Dennis et al. 2002; Arévalo 2017).

El total de nidos de garzas contabilizados (especies; 1,193 nidos/1.77 ha) en la Isla Pájaros varió con respecto a otras áreas con vegetación de manglar como Cayo Norte, Ciénaga de Biramas, Cuba (5 especies; >5,000 nidos/8.8 ha; Beovides 2000), Péten Homochén, Yucatán (4; 999 nidos/0.06 ha; Contreras 2016), Isla Riomar, Florida (5 especies; 1,199 nidos/0.72 ha; Maxwell y Kale 1977) y el Sector Agrosoledad, Colombia (1; 754 nidos/3 ha; Rodríguez-Barrios y Troncoso 2006). Estas diferencias pueden atribuirse a variaciones ambientales locales y a la extensión de las áreas estudiadas, los cuales son factores limitantes que determinan el tamaño y diversidad de poblaciones de garzas reproductoras (Kazantzidis y Poirazidis 2013). Aunado a ello, existen otros factores que, aunque no se analizaron en este estudio, pueden ayudar a explicar estas variaciones numéricas como el hábitat de alimentación, la calidad del hábitat, el número de depredadores y la presencia humana (Weller 2003).

Una serie de factores distintos parecen afectar la composición de las especies y su abundancia. No obstante, cada factor influye en cada una de las especies de garzas de manera diferente. En Isla Pájaros, *A. alba*, *E. rufescens*, *N. nycticorax*, *C. cochelarius* y *E. caerulea* registraron menor abundancia de nidos en comparación con *B. ibis*, *E. thula* y *E. tricolor*. La variación en la abundancia de estas especies pudo ser el reflejo de:

1) El “hábitat de anidación” que se refiere al tipo de vegetación predominante y condiciones físicas donde se encontró la colonia. Por ejemplo, se ha reportado que la presencia y abundancia de nidos de *A. alba* se asocia a árboles altos y con mayores valores de DAP, como lo observado en este estudio (Fasola y Alieri 1992; López 2011; Arévalo 2017); mientras que *B. ibis*, *E. thula* y *E. tricolor* generalmente anidan a baja altura por debajo de los 3 m (Beovides 2000, Denis 2006, Martins et al. 2014). Isla Pájaros se caracteriza por presentar una vegetación predominantemente de baja altura con DAP reducidos. Por lo tanto, se ha sugerido que la abundancia de nidos de una especie está influenciada no sólo por la cantidad de los recursos (i.e., sitio de anidación) sino también de la calidad de estos; esto último se refiere a que el hábitat proporcione las condiciones adecuadas para la reproducción y supervivencia de los individuos (Giller y Gee 1987).

2) La competencia interespecífica, se sugiere que el número y distribución de las especies que usan los mismos sitios de anidación, pueden verse afectados por la dominancia de ciertas especies. En la isla, *E. tricolor*, *E. thula* y *E. caerulea* compartieron espacio con *B. ibis*, sin embargo, esta última anidó en mayor proporción. Aunque no se registró el reclutamiento de parejas diarias, *B. ibis* presentó un acelerado incremento en el número de nidos de abril a mayo respecto a las demás. Posiblemente al ser una especie exótica y generalista la convierte en una competidora exitosa por espacio y material para construcción de nidos frente a las demás especies, permitiéndole ocupar más rápidamente el sitio de anidación (Hilaluddin et al. 2003; Si Bachir et al. 2008; Sharah y Ali 2012). Este comportamiento se ha registrado en otras colonias reproductoras, donde *B. ibis* se reporta como la más abundante (1900 nidos-Beovides 2000; 695 nidos-Alvarado 2014; 454 nidos- Arévalo 2017).

3) Debido a las diferentes estrategias de historia de vida de las especies, por ejemplo, el inicio y duración del periodo de reproducción en términos de la disponibilidad de alimento. Especies como *B. ibis*, *E. thula* y *E. tricolor* presentaron una mayor amplitud trófica en comparación a las otras especies de garzas, que incluye desde peces, camarones, insectos, anfibios y reptiles (Peterson y Chalif 1989; Castro et al. datos no



publicados). Se sugiere que aquellas especies que son capaces de explotar más de un recurso alimenticio pueden ampliar sus periodos de reproducción y verse favorecidas en su abundancia (Palacio-Núñez 2008).

El número de parejas reproductoras registradas a través del conteo directo de nidos (1,193) se consideró una muestra representativa de la población que anidó en el área, tomando en cuenta que sólo el 7.5 % de la superficie total fue muestreado. Lo anterior es comparable con lo reportado por Palacios et al. (2011), quien con la técnica de línea de vuelo (que permite estimar el total de número de parejas reproductoras en un área) registró para la Isla Pájaros un total de 1,759 parejas (8 sp; 14 de junio de 2011); donde *E. rufescens* y *B. ibis* registraron mayor abundancia, 800 y 400 respectivamente. Esto nos indica, que la cantidad de individuos reproductores que anidan dentro de una colonia no es constante entre los años (Weller 2003).

Aunado a ello, cambios en las condiciones ambientales y de vegetación local pueden influir en la disponibilidad y calidad de los sitios de anidación para algunas especies de garzas (Weller 2003). De acuerdo a Hernández (2017), el impacto del huracán Bárbara en el 2013 en la Isla Pájaros generó cambios en los regímenes de inundación, provocando erosión y muerte de manglares. La pérdida de árboles de mangle que se ha venido observando en diferentes áreas de la isla puede afectar la abundancia de nidos y parejas reproductoras, principalmente de aquellas especies sensibles a los disturbios ambientales (i.e., *E. rufescens*; Hazell et al. 2004).

En cuanto a la densidad de nidos, *Bubulcus ibis* utilizó menor área de anidación (299 nidos/0.60 ha) con mayor cantidad de nidos en comparación con *E. rufescens* (130 nidos/ 0.66 ha.), *E. tricolor* (213 nidos/ 0.81 ha) y *E. thula* (142 nidos/ 0.72 ha). Esto nos puede indicar: 1) un alto nivel de agregación de los nidos de *B. ibis*, donde los resultados arrojaron un rango entre 1 y 76 nidos por parcela y 2) que las interacciones entre estos individuos pueden ser potencialmente mayores, ya que sus nidos se ubican muy cercanos entre sí ( $55.30 \pm 35.77$  cm). En La Barra, El Salvador, Aguilar (2001) registró

resultados similares, donde *B. ibis* reportó 800 nidos/0.31 ha, sugiriendo que las aves se distribuyeron en mayor medida verticalmente.

La densidad varía entre especies y está influenciada por la disponibilidad o competencia de los sitios de anidación. Por su parte *C. cochlearius* (12 nidos/ha) y *N. nycticorax* (21 nidos/ha) presentaron baja densidad de nidos en la Isla Pájaros. Estas garzas seleccionaron para anidar principalmente arbustos de mangle rojo (*R. mangle*), el cual se reportó con menor densidad dentro de la isla. Si los individuos de una especie se concentran en pocos tipos de recurso, los cuales son escasos y además compartidos con otras especies, su reproducción se ve limitada y su abundancia podría ser menor en comparación con una especie que muestre mayor amplitud o que utilice un recurso que está en mayor cantidad (Begon et al. 1999).

## **10.2. Características de los sitios de nido**

El análisis NMDS mostró diferencias en las características de los sitios de nido entre las ocho especies y que individuos de la misma especie responden a condiciones similares. Estas diferencias son resultado de la segregación observada en cuanto al sustrato de anidación (en este caso expresado por el tipo de mangle y su estructura) y características físicas del área. Al analizar estas diferencias, se encontró que los sitios de nido de *E. rufescens*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius* comparten características similares al igual que los nidos de *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis*, mientras que *A. alba* muestra leves diferencias en su sitio de nido (copa de los árboles, mayores valores de DAP, sin cobertura sobre el nido) en relación a las especies antes mencionadas.

La variación de las características de los sitios de nido puede deberse a que los recursos no están uniformemente distribuidos, son dinámicos y por tanto varían tanto espacial como temporalmente y dependiendo de su disponibilidad pueden cambiar su uso por las especies (Hernández-Vázquez 2005, López 2011). En cuanto al tipo de mangle utilizado, variaciones en la estructura de *Avicennia germinans* (altura, DAP, cobertura de la copa) en los diferentes parches, aunado a su mayor densidad permitieron

fuera la especie arbórea más utilizada por parte de las garzas. No obstante, las siete especies de garzas que anidaron en el mangle negro seleccionaron características diferentes. Por ejemplo, *A. alba* anidó en árboles con mayores valores de DAP, *E. rufescens* utilizó árboles con mayor cobertura de la copa y *E. tricolor* árboles de baja altura. Por su parte, *Rhizophora mangle* que se distribuyó en el parche P9, aunque está en menor proporción, fue utilizada por cuatro especies de garzas (*A. alba*, *E. rufescens*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius*). Incluso en estas especies que anidaron en el mismo parche de vegetación mostraron diferencias en sus sitios de nido, dada por su distinta ubicación vertical a lo largo de la copa, lo que indicó que existe una repartición del espacio de anidación entre especies que coexisten. De las especies de garzas, *C. cochlearius* mostró una marcada selección por el mangle rojo, comportamiento similar que se ha presentado en otros sitios de anidación (Dickerman y Juárez 1971; Hernández-Vázquez y Fernández 1999). La asociación con esta especie, pueda relacionarse a la densa cobertura vegetal, característica que influye en el ocultamiento de los nidos (Martin 1993). En el caso de *Conocarpus erectus*, aunque no presentó la menor densidad, fue la especie menos utilizada. La mayoría de los individuos fueron árboles inmaduros que, al inicio de la temporada reproductora (marzo-abril), no presentaron cobertura foliar, sino hasta meses después (junio); aunado a ello, los fustes presentaron ramas delgadas, aspecto que influye probablemente en el soporte del nido.

El valor numérico de la altura del nido obtenidos no se pudo comparar con otros estudios donde la altura fue considerada como la distancia del nido al nivel del suelo o agua. En este estudio, la variable hace referencia a la distancia del nido a la copa del árbol, lo que permitió tener una mejor interpretación de la ubicación vertical del nido con respecto a la altura de la vegetación. Se sugiere que las especies anidan según la verticalidad que el hábitat dispone buscando las mejores condiciones para su éxito reproductivo (Stiles y Skutch 1998). Tal es el caso de *E. rufescens*, que cuando anidó en árboles de *A. germinans* de 4 a 6 m de altura ubicó sus nidos en las partes intermedias de la vegetación (más distantes de la copa), mientras que en árboles de la misma especie, pero de 2 a 3 m de altura se ubicó en la copa. De igual manera, *N. Nycticorax* cuando ocupó árboles altos de *R. mangle* (5 a 6 m) anidó en las partes intermedias, pero

cuando se situó en árboles de *A. germinans* de 2 a 3 m de altura se ubicó en las partes más bajas, registrando mayor cobertura vegetal sobre el nido. Esto podría indicar que estas especies presentan una mayor plasticidad conductual en la selección de los sitios de anidación ante condiciones diferentes de la vegetación (Martin 1993). Caso contrario con *A. alba*, especie que al parecer muestra un patrón de selección muy marcado en la mayoría de los parches donde anidó, ubicándose mayormente en la copa de los árboles. Este patrón de ubicación de los nidos ha sido reportado por otros autores (Beaver et al. 1980; Toledo 2000; Denis 2002; López 2011; Alvarado 2014; Martins et al. 2014). Se sugiere que la anidación en las partes altas por parte de *A. alba* podría ser resultado de un proceso adaptativo relacionado a encontrar sitios accesibles de anidación: 1) buscar una mayor estabilidad y soporte tanto para los nidos como para los pollos, los cuales son de mayor tamaño comparado con las demás especies (Beaver et al. 1980), 2) establecerse en la copa de los árboles puede deberse a que especies de mayor tamaño requieren de sitios más abiertos para desplazarse, construir y defender el nido y alimentar a los pollos (Hernández-Vázquez y Fernández 1999), 3) ubicarse en sitios altos posibilita la visibilidad y huida ante posibles depredadores, además de tener una distancia máxima ante la amenaza de inundación

Por su parte, el número de especies que se reproducen en el sitio de anidación puede ser un factor que influya en la posición vertical de los nidos. En la isla, *C. cochlearius* se ubicó en las partes bajas (4 m de la copa) en árboles que alcanzaron en promedio los 5.54 m de altura, donde compartió espacio y se alineó verticalmente con tres especies de garzas. Mientras, que Hernández-Vázquez y Fernández (1999) y Dickerman y Juárez (1971) reportaron a esta especie en las partes altas de la vegetación donde compartió espacio con una sola especie (*B. virescens*). Cabe mencionar que este factor “número de especies anidantes” puede influir de diferente manera en las especies en función de la tolerancia interespecífica y de la disponibilidad de los recursos (Martins et al. 2014). Tal es el caso de *B. ibis*, *E. thula*, *E. tricolor* y *E. caerulea* ubicaron sus nidos en las partes medias de los árboles (0.89 – 1.02 m) en vegetación de baja altura (2 m), donde compartieron los mismos espacios de anidación. Este comportamiento también fue observado por Denis (2002) en La Ciénaga de Biramas, Cuba quien reportó a estas

especies anidando en la franja de vegetación intermedia, entre los 1 y 3 m de altura. Estos resultados nos sugieren que la altura del nido es un parámetro que varía, en función del tipo y altura de la vegetación, del número de especies presentes, del tamaño de las especies y de sus rasgos de historia de vida.

El nido es un elemento importante en el proceso de incubación de los huevos y en el mantenimiento de los pollos (Collias y Collias 1984). Los resultados mostraron diferencias en el diámetro externo del nido por especie, las cuales estuvieron directamente relacionadas al tamaño de los individuos adultos; los nidos más grandes correspondieron a las especies de mayor tamaño *A. alba*, *E. rufescens* y *N. nycticorax*; mientras que las garzas de tamaño mediano presentaron nidos pequeños y poco elaborados, el diámetro del nido no fue un carácter diferencial entre estas últimas. Los nidos de mayor diámetro fueron establecidos sobre un mayor número de ramas gruesas posiblemente como respuesta a una mayor estabilidad y soporte del nido, estas características estuvieron presentes en árboles de *A. germinans* y *R. mangle* ubicados sobre la periferia de la isla; mientras que los nidos de *B. ibis*, *E. tricolor*, *E. thula* y *E. caerulea*, que son de menor diámetro, anidaron sobre menor número de ramas delgadas y menos distantes unas de otras, lo cual se presentó en la vegetación de los parches centrales. Es probable que la arquitectura de los árboles presentes en esta zona, particularmente las ramificaciones de los árboles y la forma de la copa, estén influyendo en la posición de los nidos (Alvarado 2014).

### **10.3. Segregación temporal y espacial de ocho especies de garzas**

Durante la temporada reproductiva de marzo a agosto de 2018, se observó una distribución y disposición diferente de los nidos de cada especie, dando como resultado un patrón de segregación temporal y espacial, este último relacionado a una colocación diferencial de los nidos en el plano horizontal y vertical.

#### **a) Segregación temporal**

La anidación de cinco especies de garzas resultó ser más temprana al compararla con la fenología reproductiva reportada por Ramos (2015). Este autor reportó los

primeros nidos en mayo de 2013 para *E. thula* y *N. nycticorax*, mientras que en este estudio se registraron en abril, un mes antes. También, Ramos observó los primeros nidos de *A. alba*, *E. caerulea*, *E. tricolor* y *B. ibis* en junio de 2013, mientras que en este estudio se registraron anidando a partir de abril. Por el contrario, el inicio de reproducción de *E. rufescens* (marzo), *E. caerulea* (mayo) y *C. cochlearius* (junio) concuerdan con lo registrado por este autor. Asimismo, los resultados fueron similares a los reportados en otros estudios por Jenni (1969) en Lago Alice, Florida; por Maxwell y Kale (1977) en la Costa Sur de Florida; por Hernández-Vázquez (2005) en Jalisco y por Denis (2002) en Cayo Norte, Biramas Cuba (*E. tricolor* y *E. thula*), pero contrastaron con los obtenidos por Toledo (2000), quien registró anidación a partir de agosto-septiembre en el sureste de Brasil y Contreras (2016) en septiembre-octubre en la costa norte de Yucatán registró el inicio. Los cambios en las temporadas reproductoras de cada especie pueden ser determinados por las condiciones climáticas que se correlacionan con las precipitaciones, niveles del agua y temperatura, factores que influyen en la idoneidad del sitio para la anidación con respecto a la disponibilidad de recursos, por lo tanto, pueden variar entre localidades y años (Dickerman y Juárez 1971; Carmona et al. 1994, Weller 2003).

La segregación temporal se manifestó por las diferencias en el inicio y duración del periodo de reproducción. Estas diferencias fueron mayores entre *E. rufescens*, *E. caerulea* y *C. cochlearius* quienes arribaron a la isla y comenzaron anidar en distintos meses, caso contrario con *A. alba*, *N. nycticorax*, *B. ibis*, *E. tricolor* y *E. thula* que registraron superposición en la puesta de huevos en abril. Aunque estas últimas especies tuvieron arribos sincrónicos la duración y la intensidad de puesta varió entre ellas. Donde, *E. tricolor* y *E. thula* tuvieron una actividad reproductiva prolongada de cinco meses, mientras que la puesta de huevos de *A. alba*, *N. nycticorax* y *B. ibis* abarcó tres meses. Posiblemente debido a la metodología aplicada en esta investigación no fue posible observar un patrón más definido de la segregación temporal entre las especies que se superponen; por lo que se sugiere en estudios posteriores analizar la intensidad de reclutamiento de parejas cada semana al inicio de la temporada reproductora, que permita tener una mayor claridad sobre el arribo de las especies (Denis 2002).

Las aves sincronizan su anidación con la disponibilidad temporal de alimento para lograr el éxito de reproducción, lo que probablemente explica las diferencias en el período de reproducción de las especies (Rodgers 1990). Una mayor anidación de *A. alba*, *E. rufescens* y *N. Nycticorax* durante la temporada de seca (marzo-abril) pudo estar relacionada con la estacionalidad abundante de peces como *Dormitator latifrons*, *Poeciliopsis fasciata* y *Gobionellus microdon* (Tapía-García 1997), que conforman la dieta principal de estas especies de garzas en la isla Pájaros (Castro *et al.*, datos no publicados.). Aunado a ello, la capturabilidad de los peces se reduce cuando los niveles de agua son elevados, por lo que anidar antes de la temporada de lluvias puede responder a una estrategia de forrajeo óptimo para asegurar la nidada del año (David 1994).

Por su parte, el periodo de anidación de *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea*, *B. ibis* y *C. cochlearius* se relacionan con la temporada de lluvias (mayo-agosto), periodo en el que otras presas de estas garzas (*Poeciliopsis fasciata*, *Poecilia nelsoni*, camarón *Litopenaeus vannamei*, ranas de *Smillisca baudini*, reptiles e insectos; Castro *et al.* datos no publ) se reportan como abundantes en la laguna (Tapia-Garcia 1997, Ulloa-Herrera 2009). Para tener mayor comprensión sobre los mecanismos de segregación temporal entre las especies de garzas se hace necesario complementar con estudios que aborden la disponibilidad y distribución espacio-temporal de las presas potenciales de estas aves en las áreas de forrajeo.

La disponibilidad del hábitat es un factor limitante para la reproducción de aves, por lo que, especialmente en aquellas especies que se sobrelapan más en sus hábitos de anidación, puede conducir a un comportamiento de reproducción asincrónico (Rodgers 1990; Toledo 2000). Tal es el caso de *N. nycticorax* y *C. cochlearius* que utilizaron los mismos parches de vegetación de *R. mangle* y por lo tanto estuvieron sometidas a similares condiciones ecológicas. Sin embargo, la disponibilidad de estos sitios para anidar en la isla es reducida. Probablemente diferencias en sus periodos de reproducción son resultado de un proceso de selección natural para reducir la competencia por el uso de recursos similares y escasos. Esta segregación podría influir

a su vez en el éxito reproductivo de las especies, ya que en este estudio *C. cochlearius* registró el mayor éxito de eclosión.

### **b) Segregación espacial**

La segregación espacial es resultado de una selección diferencial de los sitios de nido en función a su ubicación centro-periferia de la isla (distancia a la línea de marea y nivel de inundación), sustrato de anidación (expresado por el tipo de mangle y su estructura) y la altura del nido. En este estudio se observó que las especies de garzas se segregaron de manera horizontal al ocupar distintas áreas (parches) de la isla y vertical al colocar sus nidos a diferentes alturas.

La estructura de la vegetación y características físicas de los parches definieron la distribución horizontal de los nidos de las especies, al permitir dividir el espacio disponible y minimizar los efectos de la densidad acumulada durante el periodo de reproducción (López 2011; Martins et al. 2014). Las especies de plantas y la estructura de la vegetación (altura, cobertura del dosel, densidad foliar, DAP y cobertura de la copa) son aspectos que no están distribuidos uniformemente en el ambiente y, por lo tanto, tampoco la distribución de las especies de aves en función de sus requerimientos ecológicos. Por ello, los resultados indicaron que las zonas de anidación de las aves se distribuyen a todo lo largo de la isla, pero existen zonas con mayor concentración de especies.

Por su parte, especies como *E. rufescens*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius* de tamaño mediano anidaron al interior de la vegetación, por lo que utilizaron principalmente árboles con mayor cobertura del dosel, y que a su vez fueron los de mayor altura; en la isla este tipo de vegetación se distribuye en la periferia norte (P1 y P9). *Ardea alba* se segregó de las demás especies de garzas porque ubicó sus nidos en la copa de árboles principalmente árboles con fustes gruesos y altos, características presentes en la vegetación del parche P2. Es probable entonces que la selección de mayores valores de cobertura de copa-altura-DAP, que son requerimientos de estas especies en función a su tamaño, morfología y comportamiento, sean importantes para el mayor establecimiento de nidos en la Isla Pájaros. Por el contrario, una vegetación de baja altura, distante a la



línea de marea (DLM) y con mayores niveles de inundación son características de los parches centrales donde especies de tamaño mediano a chico son abundantes (*E. thula*, *E. tricolor*, *B. ibis*, *E. caerulea*). El tamaño de estas especies, aunado a sus nidos pequeños y frágiles en comparación con las demás garzas, podría explicarse como una estrategia de protección ante inclemencias climáticas (sirviendo los árboles de la periferia como barrera ante vientos fuerte (Jenni 1969; Frederick y Collopy 1989; Martin 1993), el acceso de depredadores terrestres e incluso de la actividad antropogénica (Denis 2002, Alvarado 2014).

Al analizar la abundancia y distribución de los nidos en los diferentes parches de vegetación, se pudieron observar diferencias significativas, principalmente entre *A. alba*, *E. rufescens*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius*, especies que mostraron una segregación espacial horizontal. Sin embargo, este patrón no se observó para las especies que ocuparon los parches centrales (*E. thula*, *E. tricolor*, *B. ibis*, *E. caerulea*), por lo que se podría decir que presentan un alto grado de solapamiento. Este solapamiento plantea la posibilidad de que exista competencia interespecífica, sin embargo, se sugiere que cuando hay una mayor disponibilidad del recurso en el ambiente (sustrato de anidación y alimento) los competidores pueden tolerar una mayor sobreposición de nicho que cuando la oferta de recursos es baja y la demanda más alta (Finke y Snyder 2008; Griffin y Silliman 2011). Aunado a ello, el estudio complementario de dietas realizado en Isla Pájaros indicó que aunque estas especies ocupan los mismos espacios utilizan diferentes recursos tróficos, donde los pollos de *B. ibis* fueron alimentados principalmente de insectos, los de *E. caerulea* de camarones, mientras que *E. thula* y *E. tricolor* de peces (Castro et al. datos no publicados). Por lo tanto, puede darse una segregación secundaria cuando las especies se superponen en sus preferencias por los recursos primarios o más valorados, mientras que muestran la partición con respecto a otros.

En cuanto a la distribución vertical se observó que las especies que se superponen temporalmente y que ocuparon los mismos sitios para anidar, ubicaron sus nidos a diferentes alturas. La alineación vertical observada de la garza blanca, la garceta rojiza, pedrete corona negra y garza cucharón principalmente en árboles altos de (4 a 5 m), podría estar en función del número de especies presentes y del recurso espacio

disponible, pero a su vez influyen sus hábitos de anidación, morfología de la especie y tamaño de los nidos. Este patrón de alineación coincide con lo reportado en otras colonias reproductivas de garzas (Jenni 1969; Burger 1978; Fasola y Alieri 1992; Toledo 2000; Denis 2002; Hilaluddin et al. 2003; López 2011; Martins et al. 2014). El hecho de que garzas de mayor tamaño escogieron la parte alta de los árboles, seguida por garzas de menor tamaño que se ubicaron en las partes intermedias y bajas del mangle, podría ser resultado de: 1) a que las aves de mayor tamaño se mueven más fácilmente en las zonas altas de la vegetación, mientras que las aves de menor tamaño buscan estratos más bajos, donde encuentran más protección ante los depredadores (Fasola y Alieri 1992); 2) se sugiere que el tiempo de llegada a la colonia y la densidad de nidos. Naugle et al. (1996) y Hilaluddin et al (2003) mencionan que la saturación en los niveles superiores del dosel por parte de las garzas de reproducción temprana puede forzar posiblemente a las garzas de anidamiento tardío a anidar en partes más bajas de los árboles.

Por el contrario, el supuesto de la alineación vertical no se cumplió para todas las especies, ya que *B. ibis*, *E. thula*, *E. tricolor* y *E. caerulea*, utilizaron los mismos parches de vegetación, pero no mostraron variación en la altura de sus nidos. Se menciona que los nidos pueden no estar estratificados a pesar de la interacción social, incluso en colonias totalmente ocupadas si la vegetación no lo permite (Beaver et al. 1980). Posiblemente el ambiente uniforme y la baja altura de la vegetación de *A. germinans* (2 m) en el centro de la isla limitó a las especies alinearse verticalmente, por lo que probablemente, las interacciones sean más fuertes entre estas especies. Aunque los patrones de selección observados por las especies de garzas en la isla ya se han reportado previamente en otros estudios en colonias reproductoras, su ubicación horizontal y vertical difiere debido a que la distribución de los recursos en el espacio y la composición de las especies de garzas varía de un sitio a otro.

La ubicación de los nidos puede influir fuertemente en el éxito reproductivo de las aves, ya que de ello depende las condiciones de temperatura, tormentas, vientos fuertes y presencia de depredadores a la que se ven expuesto los huevos y pichones (Burger y Gochfeld 1990; Clark y Sutter 1999). Posiblemente, los mayores valores de éxito de

eclosión registrados para *A. alba*, *E. rufescens*, *N. nycticorax*, *C. cochlearius* son resultado de anidar en sitios altos, sobre troncos con mayor DAP (expresado como mayor estabilidad para el nido) y hacía el interior de la vegetación (sitios protegidos de posibles depredadores), aunado a la segregación espacial de los nidos entre estas especies (Ferrer et al. 2010; Lomáscolo et al. 2010). Por el contrario, *E. tricolor*, *E. thula*, *B. ibis* presentaron menores valores de éxito de eclosión. La ubicación de sus nidos en los parches centrales, influyó a que los huevos estuvieron expuestos a una vegetación de baja altura con mayores riesgos de inundación, a un mayor estrés térmico al utilizar parches con baja cobertura de dosel y a su vez un mayor riesgo de depredación (por iguanas y zanates). Con base a este último argumento, Martin (1993) menciona que la superposición del sitio de nido aunado a una mayor densidad incrementa el riesgo de depredación.

Otro factor importante, es el tiempo de llegada al sitio de anidación, que aunque no fue claramente definido en este estudio, junto con la abundancia de nidos también influye en la distribución espacial de las especies (Hilaluddin et al. 2003). *Egretta rufescens* al ser la primera en llegar a la isla, pudo seleccionar los sitios más disponibles y favorables para la nidada. Sin embargo, la saturación de algunas áreas por parte de las garzas de reproducción temprana pudo forzar posiblemente a las garzas de anidamiento tardío a anidar en partes más bajas de los árboles o establecerse horizontalmente en áreas de menor calidad.

Con base a los resultados obtenidos se sugiere en estudios posteriores incluir otras variables que pudieran contribuir a explicar la segregación espacial y temporal entre las especies de garzas. Por ejemplo, mediar variables como la temperatura ambiental y la dirección del viento, aspectos que podrían fundamentar la ubicación de los nidos. Se sugiere realizar conteos semanales sobre el arribo de parejas de cada especie al inicio de la temporada reproductora que permitan ampliar la comprensión la ocupación de las áreas de anidación en la Isla Pájaros y contribuir a entender la segregación temporal en aquellas especies con arribos sincrónicos. Así también sería recomendable tener

registros puntuales sobre las interacciones agonísticas intraespecíficas e interespecíficas que fundamenten la segregación vertical entre las especies.

## IX. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Estudiar los patrones espaciales y temporales de anidación de las ocho especies de garzas permitió ampliar la comprensión de los mecanismos ecológicos que facilitan la reproducción de estas especies reproductoras en Isla Pájaros. El dividir la isla en áreas homogéneas nos permitió disminuir la variación de los datos e interpretar cómo los factores bióticos y abióticos operan a menores escalas en la abundancia y distribución de las especies de garzas.

Durante el período de estudio se identificaron 1, 018 nidos de ocho especies de garzas reproductoras. La especie que presentó el mayor número de nidos fue la garza ganadera (*B. ibis*) que anidó desde abril a junio, de la cual se contabilizaron 299 nidos. Se sugiere que las diferencias en la abundancia de nidos y parejas reproductoras entre las ocho especies en la Isla Pájaros podría ser resultado del hábitat de anidación, la competencia interespecífica, y las diferentes estrategias de historia de vida.

Una vegetación heterogénea, aunado a las características propias de las especies de garzas y sus requerimientos ecológicos determinan el uso de áreas reproductivas y permite la división del espacio disponible, de manera horizontal y vertical. La estructura de la vegetación y características físicas de los parches definieron la distribución horizontal de los nidos de las especies en la Isla Pájaros; en donde la cobertura de la copa fue importante para el mayor establecimiento de nidos por parte de *E. rufescens*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius*, el DAP y la altura del árbol para *Ardea alba*, y el nivel de inundación y distancia a la línea de marea para *B. ibis*, *E. thula*, *E. tricolor*, *E. caerulea* y *E. thula*. Mientras que, la segregación vertical de las especies se manifestó al colocar los nidos a diferentes alturas. La altura del nido está en función de la especie y altura de árbol, la composición y número de especies, aunado a los hábitos de anidación, morfología de la especie y tamaño de los nidos. Por su parte, la garza blanca (*A. alba*) anidó en la copa de los árboles, mientras que la garza cucharón (*C. cochlearius*) anidó

en las partes más bajas. En este estudio, *B. ibis*, *E. thula* y *E. tricolor*, fueron especies que se superponen temporalmente en la reproducción, sin embargo, no mostraron claros patrones de segregación espacial, lo que sugiere que la coexistencia entre estas especies podría ser explicado a través del nicho trófico.

A pesar de la superposición considerable entre la reproducción de las ocho especies de garzas, la segregación temporal se observó por variaciones en el inicio y duración del periodo reproductivo. La garza rojiza *Egretta rufescens* fue la primera en arribar (marzo), mientras que *C. cochlearius* empezó su actividad reproductora en junio. Probablemente diferencias en los periodos de reproducción son resultado de un proceso de selección natural para reducir la competencia por el uso de recursos similares y escasos.

Aunque los patrones de selección observados por las especies de garzas en la isla ya se han reportado previamente en otros estudios en colonias reproductoras, los resultados difieren debido a que la distribución de los recursos en el espacio varía de un sitio a otro y a la diferente composición de especies de garzas. A través de este estudio se aportaron datos para *N. nycticorax*, *C. cochlearius*, *E. caerulea* y *E. rufescens* de las cuales se tiene poca información sobre su biología reproductiva, aunado a que esta última especie se encuentra amenazada. La información generada puede servir a mediano o largo plazo como base para implementar estrategias de conservación para las especies que anidan en colonias reproductoras, en especial de aquellas que se encuentran en condiciones de riesgo, así como establecer acciones de manejo de la Isla Pájaros, sitio con necesidades de protección y conservación de sus recursos.

Los resultados obtenidos en el presente estudio en comparación con otros trabajos reafirman la necesidad de continuar con estudios más integrales y no de forma aislada, que incluyan tanto el aspecto espacial (disposición horizontal y vertical de los nidos), temporal (fenología reproductiva), éxito reproductivo y caracterización del hábitat. La integración de estas variables aportó información útil a considerar sobre el uso y la repartición de recursos por parte de las especies de garzas durante la temporada

reproductora. No obstante, hay interacciones entre especies que parecen ser un poco más complejas por lo que la segregación de su nicho es menos evidente. Por lo cual se sugiere incorporar otras variables que permitan comprender mejor los mecanismos de segregación entre especies que se superponen (reclutamiento de parejas al inicio de la temporada de anidación y dieta).

Conocer los mecanismos por los cuales se mantienen las poblaciones en la isla, así como la distribución espacio-temporal de los individuos que se reproducen, no solamente tiene interés teórico, sino que son de importancia clave en el momento de tomar decisiones para la conservación de los sitios de anidación. Por lo cual, con base en la información generada sobre las áreas de anidación de las ocho especies de garzas, se recomienda establecer un programa de monitoreo anual de los nidos para detectar cambios poblacionales de las especies. Aunado a un plan de monitoreo de la vegetación y de la productividad de las áreas de forrajeo que permitan detectar cambios en la disponibilidad de los recursos. Es necesario incorporar la información documentada a las acciones de manejo y conservación de esta importante área.

La heterogénea vegetación, las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos son en gran medida, características que han contribuido a la anidación de diferentes especies de aves acuáticas por más de 15 años en la Isla Pájaros. La riqueza, abundancia y distribución de las especies de aves que anidan en la isla dependerá en los próximos años de la calidad del hábitat, de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de recursos (sustrato de anidación y alimento). Por lo que, la continuidad de este proceso biológico está en función no sólo de la conservación y protección del sitio de anidación sino también de las áreas de forrajeo, pues de estas depende el éxito reproductivo de las especies. Sin embargo, para que las estrategias de conservación local sean efectivas, se debe incluir la participación de las comunidades cercanas a la isla. Como primera acción será importante dar a conocer los resultados obtenidos en esta investigación a las comunidades aledañas (Santa Brígida, Pesquería La Gloria y Paredón) con la finalidad de que conozcan la importancia ecológica que tiene la Isla

Pájaros y los múltiples beneficios ambientales y sociales que puede ofrecer el mantenimiento y conservación de esta área.

## XII. LITERATURA CITADA

- Aguilar B. 2001. Estudio de colonia de *Bubulcus ibis* en La Barra, Lago de Guija, Metapán, Santa Ana, El Salvador. San Salvador: Sociedad Mesoamericana para la Biología y La Conservación.
- Alvarado OL. 2014. Distribución de nidos de aves en árboles de la periferia del Lago de Catemaco, Xalapa, Veracruz. [Tesis de licenciatura] Universidad Veracruzana, 40 p.
- Arévalo DJ. 2017. Distribución espacial y vegetación asociada a la colonia de anidación de aves acuáticas en el sector La Barra del Parque Nacional San Diego y San Felipe Las Barras, Metapán, Santa Ana. El salvador. [Tesis de licenciatura] Universidad de El Salvador, 73 p.
- Baddeley A, Rubak E, Turner R. 2015. Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R. Florida: Chapman and Hall/CRC Press.
- Badillo M, López F, Gallardo A, Chiappa X. 2014. Catálogo de aves de la costa norte de Yucatán. Mérida: CONCIYTEY.
- Bates DM. 2015. lme4: Mixed-effects modeling with R. Madison (Wisconsin): Springer.
- Beaver DL, Osborn RG, Custer TW. 1980. Nest-site and colony characteristics of wading birds in selected Atlantic coast colonies. *Wilson Bulletin* 92(2): 200-220.
- Becerril M, Carmona R. 1997. Anidación de aves acuáticas en la Ensenada de la Paz, Baja California, Sur México (1992-1994). *Ciencias Marinas* 23(2): 265-271.
- Beovides K. 2000. Segregación entre dos especies de garzas del género *Egretta*. [Tesis de Diploma] Universidad de la Habana, 50 p.



- Berlanga V, Rubio Hurtado MJ. 2012. Clasificación de pruebas no paramétricas. Cómo aplicarlas en SPSS. *Revista d'Innovació i Recerca en Educació* 5(2): 101-113.
- Bivand RS, Pebesma EJ, Gómez-Rubio V. 2008. *Applied Spatial data analysis with R*. New York: Springer.
- Brown CR, Stutchbury BJ, Walsh P. 1990. Choice of colony size in birds. *TREE* 5(12): 398-402.
- Burger J. 1978. Competition between cattle egrets and native North American herons, egrets, and ibises. *Condor* 80: 15-23.
- Burger J. 1979. Resource partitioning: nest site selection in mixed species colonies of herons, egrets and ibises. *The American Midland Naturalist* 101:191-210.
- Burger J. 1981. A model for the evolution of mixed-species colonies of ciconiiformes. *The quarterly review of biology* 56: 143-167.
- Burger J, Gochfeld M. 1990. Vertical nest stratification in a Herony in Madagascar. *Colonial Waterbirds* 13(2):143-146.
- Caballero YB. 2017. Test de aleatoriedad para procesos puntuales espaciales basado en el cálculo de la dimensión fractal. [Tesis de Maestría] Universidad Nacional de Colombia, 88 p.
- Cabrera JB. 1995. Distribución y abundancia de larva de peces de la familia Clupeidae en la laguna de mar muerto, estados de Oaxaca y Chiapas, México. [Tesis de licenciatura] Universidad Autónoma Metropolitana, 87 p.
- Carmona R, Guzmán, Ramírez S, Fernández G. 1994. Breeding waterbirds of La Paz Bay, Baja California Sur, México. *Western Birds* 25: 151-157.

Castro MG, Ramos JC, López MJ, Mera G. Datos no publicados. Ecología Trófica de ocho especies de garzas (Familia: Ardeidae) en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

Castillo S, Ulloa R, Alvarado D. 2009. Regionalización en base a indicadores ambientales en cuatro áreas marinas de México. Informe Final a la Red Iberoamericana de Ecosistemas. Nayarit: Universidad Autónoma de Nayarit. [Citado 2016 marzo 9]. <http://www.oas.org/dsd/iabin/component2/mexico/etnu.nayarit/informe%20final%20iabin%20mexico.pdf>

Chalfoun, AD, Schimidt KA. 2012. Adaptative breeding-habitat selection: Is it for the birds? *The Auk* 129: 589-599.

Cintrón MG, Schaeffer-Novelli Y. 1984. Methods for studying mangrove structure. En: Snedaker SC, Snedaker JG, eds. *The mangrove ecosystem: Research method*, Reino Unido. UNESCO & SCOR, p. 91-113.

Clark PJ, Evans FC. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35 (4): 445-453.

Clark RG, Shutler D. 1999. Avian hábitat selection: pattern from process in nest site use by ducks? *Ecology* 80: 272–287.

Clobert J, Lebreton JD. 1991. Estimation of demographic parameters in bird population dynamics. En: Perrins CM, Lebreton JD, Hiron G. eds. *Bird population studies: their relevance to conservation and management*. Oxford: Oxford University Press, Oxford, p. 75-104

Collias NE, Collias EC. 1984. *Nest building and bird behaviour*. Princeton: University Press.

- Cochran G. 1976. Técnicas de muestreo. México: Compañía Editorial Continental.
- Contreras F. 1988. Las lagunas costeras mexicanas. México: Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca.
- Contreras 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, 54 p.
- Corella JF, Valdéz-Hernández JI, Cetina VM, González F V, Trinidad AS, Aguirre RJ. 2004. Estructura forestal de un bosque de mangles en el noreste del estado de Tabasco, México. *Ciencia Forestal en México* 90 (26): 73-102.
- Cupul-Magaña FG. 2004. Observaciones sobre la anidación de tres especies de ardeidos en el estero Boca Negra, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Ornitología, Huitzil* 5(1): 7-11.
- Custer TW, Osborn RG. 1978. Feeding habitat use by colonially-breeding herons, egrets, and ibises in North Carolina. *The Auk* 95: 733-743.
- Custer TW, Frederick PC. 1990. Egg size and laying order of snowy egrets, great egrets, and black-crowned night herons. *The Condor* 92: 772-775.
- David PG. 1994. Wading bird use of Lake Okeechobee relative to fluctuating water levels. *Wilson Bulletin* 106: 719–732.
- Davis SK. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *The condor* 107: 605-616.
- De la Peña MR. 2013. Nidos y reproducción de las aves argentinas. Serie Naturaleza, Conservación y Sociedad: Ediciones Biológicas: Santa Fe, Argentina.

- Denis A. 2015. Modelación matemática del consumo de energía y biomasa durante el crecimiento postnatal en garzas (Aves: Ardeidae). *Revista Cubana de Zoología* 501:49-56.
- Denis D, Ponce JL. 2006. Ecología reproductiva de la garza rojiza (*Egretta rufescens*) en la Ciénega de Birama, Cuba. *Revista Biología* 20 (1-2): 17-23.
- Denis D, Múgica L, Acosta M, Torrella L. 1999. Algunos aspectos de la ecología reproductiva del Aguaitacaimán *Butorides virescens* (Aves: Ardeidae) en la Ciénega de Biramas, Cuba. *Biología* 13(2): 117-124.
- Denis D, Rodríguez-Suárez A, Jiménez-Reyes A, Ponce de León JL. 2002. Segregación espacio-temporal en varias colonias de garzas (aves: Ardeidae) en la Ciénega de Biramas, Cuba. En: Neiff J. ed. *Humedales de Iberoamérica*, Cuba, p. 204–210.
- Denis D, Rodríguez A, Rodríguez P, Jiménez A. 2003. Reproducción de la garza ganadera (*Bubulcus ibis*) en la Ciénega de Biramas, Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology* 16(1): 45-54.
- Denis D, Rodríguez P, Rodríguez A, Torrella L. 2006. Evaluación del efecto del disturbio de los investigadores sobre la reproducción en tres especies de garzas coloniales (Aves: Ardeidae). *Revista Biología*. 20 (1-2): 70-72.
- Deep NK, Sahi DN. 2013. Aspects of breeding biology of Cattle Egret, *Bubulcus ibis coromandus* (boddaert) in Jammu, India. *International Journal of Environmental Sciences* 3(5): 1547-1561.
- Dickerman RW, Juárez CL. 1971. Nesting studies of the boat-billed heron *Cochlearius cochlearius* at San Blas, Nayarit, Mexico. *Ardea* 59: 1–16.

- Fasola M, Alieri R. 1992. Nest site characteristics in relation to body size in Herons in Italy. *Colonial Waterbirds* 15(2): 185-191.
- Fasola M, Pettiti L. 1993. Optimal clutch size in *Nycticorax nycticorax* and *Egretta garzetta*, *Bolletino di zoologia* 60(4): 385-388.
- Farinha JC, Leitão D. 1996. The size of heron colonies in Portugal in relation to foraging habitat. *Colon Waterbird* 19(1):108–114.
- Fernández C, Vergara P, Serrano P. 2004. Censo de ardeidas coloniales arborícolas en la comunidad de Madrid. Madrid: Anuario Ornitológico de Madrid.
- Ferrer Y, Denis D, Ruiz I. 2010. Caracterización y selección del sitio de anidación de la Grulla Cubana (*Grus canadensis nesiotés*) en el herbazal del refugio de fauna El Venero, Cuba. *Animal Biodiversity and Conservation* 33.1: 1–11.
- Ferrer-Sánchez Y, Ruiz-Companioni I, Abasolo-Pacheco F, Plasencia-Vázquez H, Denis-Ávila D, Rodríguez-Piña E. 2017. Parámetros reproductivos y distribución geográfica potencial de las áreas de anidación de *Grus canadensis nesiotés* (Aves, Gruidae) en Cuba: implicaciones para su conservación. *Animal Biodiversity and Conservation* 40(2): 175–186.
- Ferrer Y. 2015. Variables que influyen en la distribución y abundancia de rapaces diurnas y en la ubicación de sus sitios de anidación en Cuba. [Tesis de Doctorado] Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., 256 p.
- Finke DL, Snyder WE. 2008. Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities. *Science* 321(5895):1488-90.

- Frederick PC, Bjork R, Bancroft GT, Powell GVN. 1992. Reproductive success of three species of herons relative to habitat in southern Florida. *Colonial Waterbirds* 15: 192–201.
- Frederick PC, Collopy MW. 1988. Reproductive ecology of wading birds in relation to water conditions in the Florida Everglades. Gainesville: Florida Fish and Wildlife Cooperative Research Unit.
- Fretwell SD, Lucas HL. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I Theoretical developments. *Acta Biotheoretica* 19, 16–36.
- Fox J. 2003. Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *Journal of Statistical Software* 8(15): 1-27.
- García-Quintas A. 2016. Descripción de las colonias reproductivas de aves acuáticas en el Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 4(3): 1-2.
- Gavilanes MJ. 2017. Relación entre la densidad de anidación y el éxito reproductivo en el Piquero de Nazca (*Sula granti*), Isla de la Plata, Ecuador. [Tesis de licenciatura], 32 p.
- Gianuca D, Gianuca AT, Vooren CM. 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. *Serie Zoologia, Porto Alegre* 102(1): 19-25.
- Giller PS, Gee JHR. 1987. The analysis of community organization: The influence of equilibrium, scale and terminology. En: Gee JHR, Giller PS. eds. *Organization of communities past and present*. Blackwell Science Publications, Oxford, England, p. 519- 542.
- Griffin JN, Silliman BR. 2011. Resource Partitioning and Why it Matters. *Nature Education Knowledge* 2(1):8.

- Gjerdrum C, Elphick CS, Rubega M. 2005. Nest site selection and nesting success in saltmarsh breeding sparrows: the importance of nest habitat, timing, and study site differences. *Condor* 107: 849-862.
- González-Acuña D, Figueroa RA, González A, Barrientos C, Ardiles K, Moreno L. 2008. Biología reproductiva de la garza cuca (*Ardea cocoi*) en el centro-sur de Chile. *Ornitología neotropical* 19: 485-493.
- Gordon CE. 2000. The coexistence of species. *Revista Chilena Natural* 73: 175-198.
- Gurd DB. 2008. Mechanistic analysis of interspecific competition using foraging trade-offs: implications for duck assemblages. *Ecology* 89: 495–505
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4: 1-9.
- Hancock J, Kushlan J. 1984. *The herons handbook*. New York: Herper and Row.
- Hernández E. 2017. “Conservación y restauración de sitios críticos de *Egretta rufescens* en México. Fase II”. Informe Final. México: Pronatura Sur.
- Hernández-Vázquez S. 2005. Aves estuarinas de la costa de Jalisco, México: Análisis de la comunidad, reproducción de identificación de áreas de importancia para la conservación de las aves. [Tesis de doctorado] Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 165 p.
- Hernández-Vázquez S, Fernández GJ. 1999. Reproducción de *Cochlearius cochlearius* (garza cucharón) y *Butorides virescens* (garza verde) en la Manzanilla, Jalisco, México. *Ciencias marinas* 25(2): 277-291.
- Hilaluddin AS, Khan A, Yahya HSA, Kaul R. 2003. Nesting ecology of Cattle Egrets and Little Egrets in Amroha, Uttar Pradesh, India. *Forktail* 22: 133-136.
- Hoy M.D. 2017. *Hérons and Egrets*. Colorado: Wildlife Damage Management Technical Series.

- Ivory A. 2002. *Nycticorax nycticorax*, Animal Diversity Web. [Consultada 18 marzo 3] [http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Nycticorax\\_nycticorax.html](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Nycticorax_nycticorax.html).
- [INEGI] Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2017. Bases de datos del Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México.
- Kazantzidis S, Poirazidis K. 2013. Factors influencing species composition and nest abundance of heron colonies. *Journal of Biological Research-Thessaloniki* 20: 276-289.
- Kharitonov SP, Siegel-Causey D. 1988. Colony formation in seabirds. En: Johnson RF. ed. *Current Ornithology*. New York: Plenum Press, p. 223-272.
- Kamel SJ, Mrosovsky N. 2006. Inter-seasonal maintenance of individual nest site preferences in hawksbill sea turtles. *Ecology* 87(11): 2947-2952.
- Klett AT, Johnson DH. 1982. Variability in nest survival rates and implications to nesting studies. *Auk* 99: 77–87.
- Kushlan JA, Steinkamp J, Parsons KC, Capp J, Cruz MA, Coulter M, Davidson I, Dickson L, Edelson N, Elliot R, et al. 2002. *El Plan para la Conservación de Aves Acuáticas de Norteamérica, Versión 1*. Washington (DC): Waterbird Conservation for the Americas.
- Jenni DA. 1969. A study of the ecology of four species of herons during the breeding season at Lake Alice, Alachua County, Florida. *Ecological Society of America* 39 (3): 245-270.
- Johnson DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resources preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Kim J, Koo TH. 2009. Nest site selection and reproductive success of herons and egrets in Pyeongtaek heronry, Korea. *Waterbirds* 32(1): 116–122.



- Lomáscolo BS, Monmay C, Malizia A, Martin TE. 2010. Flexibility in nest-site choice and nesting success of *Turdus rufiventris* (Turdidae) in a montane forest in northwestern Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology* 122(4): 674-680.
- López JE. 2011. Caracterización de los sitios de nidificación de aves acuáticas del orden Ciconiiformes en la Costa del Pacífico de Guatemala. [Tesis de licenciatura] Universidad de San Carlos de Guatemala, 115 p.
- López-Ornat A, Ramo C. 1992. Colonial waterbird populations in the Sian Ka'an Biosphere Reserve (Quintana Roo, Mexico). *Wilson Bulletin* 104: 501-515.
- Lowther PE, Paul RT. 2002. Reddish Egret (*Egretta rufescens*). En: Poole A, Gill A. Editors. *The Birds of North America*. The Birds of North America, Inc. Philadelphia,
- Loyn RH. 2002. Patterns of ecological segregation among forest and Wood-land birds in south-eastern Australia. *Ornithol. Sci* 1:7-27.
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP. 2002. Resource selection by animals. Londres: Statistical design and analysis for fields studies Kluwer Academic Publisher.
- Mascitti VI. 1996. Partición del recurso en la comunidad de flamencos de la Laguna de Pozuelos, Jujuy, Argentina. [Tesis de doctorado] Universidad de Buenos Aires, 349 p.
- Marín GE, Guevara EV, Bastidas LV. 2003. Algunos componentes y aspectos ecológicos de la dieta de aves Ciconiiformes en ecosistemas marino – costeros. *Universidad de Oriente* 15: 99-105.
- Martin TE. 1993. Nest predation and nest sites. New perspectives on old patterns. *BioScience* 43(8): 523-532.
- Martin TE, Roper JJ. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90: 51-57.

- Martins JF, Scherer AL, Petry MV. 2014. Vertical nest stratification of four heron species in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 49(1):66-74.
- Maxwell GR, Kale HW. 1977. Breeding biology of five species of herons in coastal Florida. *The Auk* 94: 689-700.
- Mayfield HF. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 83: 456–466.
- McCrimmon Jr DA. 1978. Nest site characteristics among five species of herons on the North Carolina coast. *Auk* 95: 267-280.
- Mera-Ortiz G, Ruiz-Campos G, Gómez-González AE, Velázquez-Velázquez E. 2016. Composición y abundancia estacional de aves acuáticas en tres paisajes de la laguna Mar Muerto, Oaxaca-Chiapas. *Revista Mexicana de Ornitología*, Huitzil 17(2): 251-261.
- Mezquida ET. 2004. Nest site selection and nesting success of five species of passerines in a South American open *Prosopis* woodland. *Journal Ornithology* 145 (1): 16-22.
- Miller GT, Spoolman SE. 2009. *Essentials of Ecology*. Belmont: Cengage Learning.
- Monterrubio-Rico TC, Escalante-Pliego P. 2006. Richness, distribution and Conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation* 128(1): 67-78.
- Morlans MC. 2004. *Introducción a la ecología de poblaciones*. Catamarca (ARG): Editorial Científica Universitaria. [Citado 2016 marzo 9]. <https://www.uv.mx/personal/tcarmona/files/2010/08/Morlans-2004.pdf>
- Mosso ED, Beltzer AH. 1992. Nuevos aportes a la biología reproductiva de la Garcita Azulada *Butorides striatus* (Aves: Ardeidae). *Homero* 13: 236-237.
- Naugle DE, Johnson RR, Meeks WA, Higgins KF. 1996. Colonization and growth of a mixed-species heronry in South Dakota. *Colonial waterbirds* 19: 199-206.

- Newton I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation* 70 (3): 265-276.
- Newmark WD, Stanley TR. 2011. Habitat fragmentation reduces nest survival in an Afrotropical bird community in a biodiversity hotspot. *PNAS*108(28): 11488-11493.
- Ojasti J, Dallmeier F. 2000. Manejo de fauna silvestre neotropical2000. Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. Washington: Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program.
- Oksanen J, Guillaume F, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin P, O'Hara RB, Simpson G, Solymos P, et al. 2018. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-3. *International Journal of Morphology* 35: 227-232.
- Ospina-Álvarez A. 2004. Ecología reproductiva y colonialidad del Piquero Café *Sula leucogaster* (Aves: Sulidae), en el PNN Gorgona, Pacífico Colombiano. [Tesis de licenciatura] Universidad del Valle, Santiago de Chile, 116 p.
- Otzen T, Manterola C. 2017. Técnicas de muestreo sobre una población a estudio. *International Journal of Morphology* 35(1): 227-232.
- Palacios E, Amador E, Green C, González-Bernal MA, Castillo-Guerrero JA. 2018. Colonies of Reddish Egret (*Egretta rufescens*) in Western Mexico. *Waterbirds* 41(4): 401-410.
- Palacios E, Amador E, Hernández E, Martínez A. 2011. Bando Chiapas y Oaxaca. Reporte final-Pronatura Sur.
- Palacio-Núñez J, Jiménez-García D, Olmos-Oropeza G, Enríquez-Fernández J. 2008. Distribución y solapamiento espacial de las aves acuáticas y ribereñas en un humedal de zonas semiáridas del NE de México. *Acta Zoológica Mexicana* 24(2): 125-141.
- Parrish JK. 1995. Influence of group size and habitat type on reproductive success in common murre (*Uria aalge*). *Auk* 2(112): 390-401.

- Patrignani A, Ochsner TE. 2015. Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional green canopy cover. *Agronomy Journal*. 107(6): 2312-2320.
- Pebesma EJ, Bivand RS. 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R New* 5(2): 9-13.
- Peterson RT, Chalif EL. 1989. *Aves de México: Guía de campo*. México (MX): Diana.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team. 2018. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-137. [Consultada 2018 Diciembre 20] <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Ramos- Arreola W. 2015. *Variación temporal de la comunidad de aves de la Isla Punta Chal (Isla De Los Pájaros) Laguna Mar Muerto, Oaxaca-Chiapas*. [Tesis de licenciatura] Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, 57 p.
- Rangel-Salazar JL, Enríquez-Rocha PL, Guzmán-Poó J. 1993. Colonias de reproducción de aves costeras en Sian Ka'an. En: Salazar-Vallejo SI, González NE. eds. *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Aprovechamiento de la Biodiversidad y CIQRO, Chetumal, Q.R. p. 834-839.
- Ralph CJ, Geupel GR, Pyle P, Martin TE, DeSante DF y Milá B. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Albany (CA): Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture.
- R Core Team. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Rodgers JA, Smith HT. 1990. Set-back distances to protect nesting bird colonies from human disturbance in Florida. *Conservation Biology* 9: 89-99.
- Rodríguez P. 2001. *Patrones de crecimiento postnatal de cuatro especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la Ciénega de Biramas, Cuba*. [Tesis de Diploma] Universidad de la Habana, 87 p.

- Rodríguez-Barríos J, Troncoso F. 2006. Éxito de anidación de la garza real *Ardea alba* (Aves, Ardeidae) en el departamento de Córdoba, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 11: 111-121.
- Romeu E. 1995. La fauna introducida, una amenaza para las especies de la Isla. *Biodiversitas* 4: 7-5.
- Romero-Berny EI. 2012. Manglares del Soconusco, Chiapas: estructura y cambios a nivel de paisaje. [Tesis maestría] El Colegio de la Frontera Sur, ECOSUR, 122 p.
- Romero-Berny EI, Tovilla-Hernández C. 2009. Estructura del manglar en el sistema lagunar costero de Carretas-Pereyra, Reserva de Biosfera La Encrucijada, Chiapas. *Lacandonia* 3 (1): 19-28.
- Rosenzweig M, Abramsky Z. 1986. Centrifugal community organization. *Oikos* 46: 339-348.
- Ruíz-Guerra C. 2009. Relación entre la dieta de siete especies de garzas (Familia: Ardeidae) y la pesca artesanal en la zona deltaico estuarina del Río Sinú, Caribe Colombiano. [Tesis de maestría] Pontificia Universidad Javeriana, 140 p.
- Sanz JJ. 2003. Variación geográfica y ecológica en los parámetros reproductivos de las aves insectívoras forestales del Paleártico Occidental *Graellsia* 59 (2-3): 2019-218.
- Sharah HA, Ali EA. 2012. Effect of different tree species on breeding success of the Cattle Egret, *Bubulcus ibis*. *Journal of Sustainable Agriculture and the Environment* 13(1): 29–37.
- [SEMARNAT] Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental, especies nativas de flora y fauna silvestres de México, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, y lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*.
- Si Bachir S, Barbraud C, Doumandji S, Hafner H. 2008. Nest site selection and breeding

- success in an expanding species, the Cattle Egret *Bubulcus ibis*. *Ardea* 96(1): 99–107.
- Sibley DA. 2000. The Sibley guide to birds. National Audubon Society. New York (EUA): Alfred A. Knopf.
- Speiser R, Bosakowski T. 1989. Nest site selection by northern goshawks in Northern New Jersey and Southeastern New York. *The Condor* 89: 387-394.
- Styles F, Skutch A. 1998. Guía de Aves de Costa Rica. 2<sup>o</sup> ed. Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Tapía-García M. 1997. Estructura e interacciones ecológicas de las comunidades de peces de la plataforma continental y la Laguna del Mar Muerto, en el Golfo de Tehuantepec al sur del Pacífico Mexicano. [Tesis de doctorado] Universidad Nacional Autónoma de México, 213 p.
- Tapia L, Kennedy PL, Mannan RW. 2007. Habitat sampling. En: Bird DM, Bildstein KL, editores. *Raptor research and management techniques*. Washington: Hancock House Publishers, p. 153-171.
- Tieleman BI, Van Noordwijk HJ, Williams JB. 2008. Nest site selection in a hot desert: trade-off between microclimate and predation risk. *Condor* 110: 116-124.
- Traba J, Morales MB, Carmona CP, Delgado MP. 2015. Resource partitioning and niche segregation in a steppe bird assemblage. *Community Ecology* 16: 178-188,
- Toledo MC. 2000. Temporal and Spatial patterns of nesting within a breeding colony in southeastern Brazil. *Rev. biociênc. Taubaté* 6(2): 23-30.
- Tourenq C, Benhamou S, Sadoul N, Sandoz A, Mesléard F, Martin JL, Hafner H. 2004. Spatial relationships between tree-nesting heron colonies and rice fields in the

Camargue, France. *The Auk* 121(1): 192-202.

Torrella 1999. Ecología reproductiva de siete especies de garzas (Aves: Ardeidae) en la ciénaga Sur del Cauto Cuba. [Tesis de Licenciatura] Universidad de La Habana, 62 p.

Tovilla-Hernández C, Vázquez-Lule AD. 2009. Caracterización del sitio de manglar Mar Muerto, en Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. México (MX): CONABIO. [Citado 2016 marzo 9] <[http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/manglares/doctos/caracterizacion/PS29\\_Mar\\_Muerto\\_caracterizaci%C3%B3n.pdf](http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/manglares/doctos/caracterizacion/PS29_Mar_Muerto_caracterizaci%C3%B3n.pdf)>

Ulloa-Herrera R. 2009. Manejo pesquero en el Sistema Lagunar Mar Muerto (Oaxaca-Chiapas, México): Co-manejo comunitario para una pesca sustentable. [Tesis de doctorado] Universidad Autónoma de Nayarit, 140 p.

Ureña-Juárez P. 2015. Colonia mixta de aves acuáticas como objeto de conservación, Zona Protectora Tivives, Esparza, Costa Rica. *Zeledonia* 19(2): 43-53.

Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *J Wildl Manag* 47: 893-901.

Velando A, Freire J. 1999. Coloniabilidad y conservación de aves marinas: el caso del cormorán moñudo. *Etología* 7: 55-62.

Venables WN y Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics withs*. Fourth Edition. New York (NY): Springer.

Weller MW. 2003. *Wetlands birds: Habitat resources and conservation implications*. Cambridge University Press.

Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York (NY): Springer-Verlag New York. <http://ggplot2.org>.

Williams LE, Phillips JR y Phillips W. 1972. North Florida sandhill crane populations. *The Auk* 89: 541–548.

Wood DW, Bjorndal KA. 2000. Relation of temperature, moisture, salinity and slope to nest site selection in Loggerhead sea turtles *Copeia* 2000(1): 119-128



### XIII. ANEXOS

Anexo 1. Hoja formato de campo para el registro de nidos.

**HOJA REGISTRO DE NIDOS 2018**

				<b>COORDENADAS DE UBICACIÓN DEL NIDO</b>					
No. DE HOJA	PARCHE	PARCELA	ESPECIE	LAT					NO. NIDO/COLOR
				LONG					

LOCALIDAD: \_\_\_\_\_  
 OBSERVADOR: \_\_\_\_\_  
 No. DE FOTO: \_\_\_\_\_ MATERIAL DEL NIDO: \_\_\_\_\_

FECHA DE LOCALIZACIÓN			ADULTO		HUEVOS-POLLUELOS		HORA	CONTENIDO DEL NIDO			MEDIDAS DEL NIDO				REGURGITACIÓN					
DÍA	MES	AÑO	CONST	INCU	ECLO	ABANDONO		ADUL	No. Huevos	No. crías	ALT (CM)	DIAMETRO		POSICIÓN			ADUL	POLLUELO	NI	
												INTER	EXTER	BORDE	CENTRO	COPA				PAR.BAJA

<b>LUGAR DEL NIDO</b>			<b>ARBOL MÁS CERCANO</b>		<b>VECINO MÁS CERCANO</b>		<b>VECINO CONESPECÍFICO MÁS CERCANO</b>		
No. árbol	Especie	No. DE RAMAS SOPORTE	Esp.	DIST. (cm)	NO. NIDO	ESPECIE	NO. NIDO	ESPECIE	
<b>ALTURA (cm)</b>		<b>DAP ( cm)</b>		<b>Diámetro de la copa (cm)</b>		<b>DIST. HORIZONTAL (cm)</b>		<b>DIST. HORIZONTAL (cm)</b>	
<b>COBERTURA DEL NIDO %</b>						<b>DIST. VERTICAL (cm)</b>		<b>DIST. VERTICAL (cm)</b>	
Vacíos:				Mayor:					
Llenos:				Menor:					

CONST:construcción; INC:incubación; ECLO:eclosión; ADUL:adulto; INTER:interno; EXTER: externo; ALT: altura; NI: No identificado; DIST:distancia.  
 SEGREGACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA FAMILIA ARDEIDAE ISLA PÁJAROS OAXACA-CHIAPAS. GHELEN MERA ORTIZ  
 TESIS DE MAESTRIA

Anexo 2. Hoja formato de campo para la toma de datos de vegetación por parcela.

SEGREGACIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA FAMILIA ARDEIDAE ISLA PÁJAROS OAXACA-CHIAPAS. GHELEN MERA ORTIZ  
TESIS DE MAESTRIA

HOJA DE REGISTRO: DATOS POR PARCELAS-2018

				COORDENADAS				
No. DE HOJA	PARCHES	PARCELA	LOCALIDAD	A	D	C	COLOR DE BANDERA	
				B				

FECHA: \_\_\_\_\_ OBSERVADORES \_\_\_\_\_

No. DE FOTOS \_\_\_\_\_

NO. DE ARBOL	ESPECIE	ALTURA (m)	DIÁMETRO		DAP	NO. DE ARBOL	ESPECIE	ALTURA (m)	DIÁMETRO		DAP
			Eje+	EJE-					Eje +	Eje-	

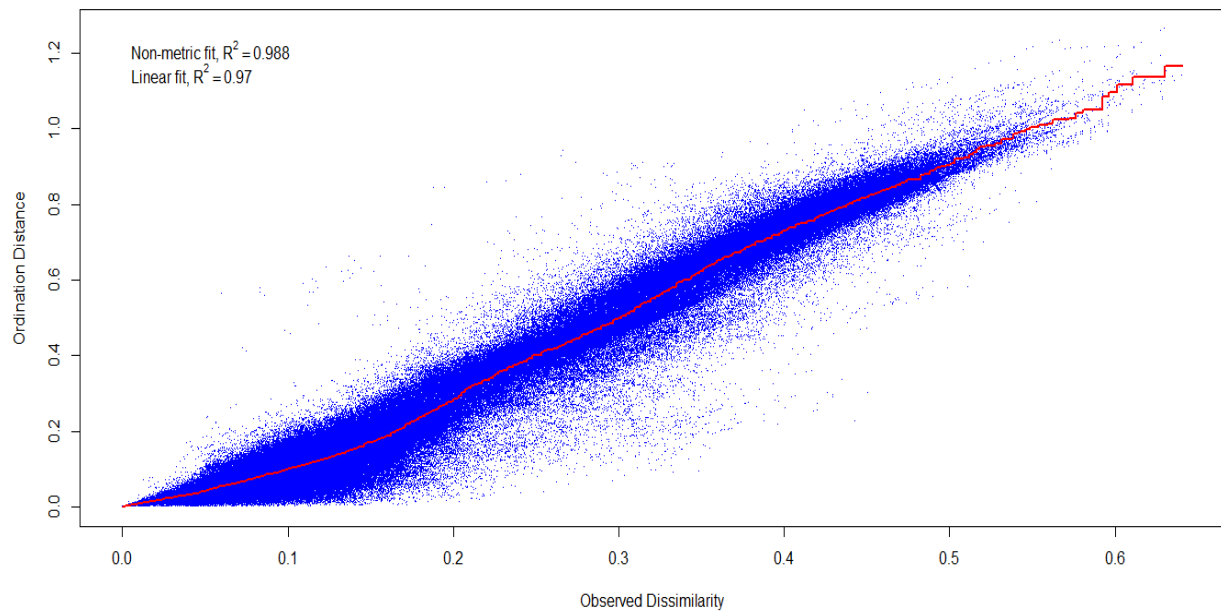
NO. DE ARBOL	DE ESPECIE	ALTURA (m)	DIÁMETRO		DAP	NO. DE ARBOL	DE ESPECIE	ALTURA (m)	DIÁMETRO		DAP
			Eje+	Eje-					Eje+	Eje-	

%COBERTURA VEGETAL		NIVEL DE INUNDACIÓN (cm)	
		S	LL
a	Marzo		
b	Abril		
c	Mayo		
d	Junio		
CENTRO	Julio		
	Agosto		

DIST. LINEA MAREA	No. de nidos	
	Frma	Phbr
OTRAS ESPECIES		
Marzo		
Abril		
Mayo		
Junio		
Julio		
agosto		

Anexo 3. Número de huevos rotos o perdidos por mes de las ocho especies de garzas que anidan en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, marzo a agosto 2018.

<b>Especie</b>	<b>Marzo</b>	<b>Abril</b>	<b>Mayo</b>	<b>Junio</b>	<b>Julio</b>	<b>Agosto</b>
<i>A. alba</i>		31	1	1	0	
<i>E. rufescens</i>	9	52	96			
<i>N. nycticorax</i>		12	9	8		
<i>C. cochlearius</i>				9	0	0
<i>E. tricolor</i>		55	78	0	0	0
<i>E. caerulea</i>			11	2		
<i>E. thula</i>		30	59	5	0	0
<i>B. ibis</i>		59	110	1		



Anexo 4. Diagrama de Sherpard donde se muestra la disimilaridad observada frente a la distancia de ordenación del NMDS mostrando el ajuste de los datos obtenidos en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas (2018).



Anexo 5. Nido con huevos (izquierda) y cría de garza blanca (*Ardea alba*) ubicado en el parche 9. (Fotografía: Jesús Pérez, abril de 2018)



Anexo 6. Nido con huevos (izquierda) y cría de garza rojiza (*Egretta rufescens*) en fase clara y oscura. (Fotografía: Ghelen Mera Ortiz, abril de 2018)



Anexo 7. Nido con huevos (izquierda) y cría de pedrete corona negra (*Nycticorax nycticorax*) ubicado en el parche 9. (Fotografía: Ghelen Mera Ortiz, mayo 2018).



Anexo 8. Nido con huevos (izquierda) y cría de la garza cucharón (*Cochlearius cochlearius*) ubicado en el parche 9. (Fotografía: Ghelen Mera, julio de 2018).



Anexo 9. Nido con huevos y cría de la garceta tricolor (*Egretta tricolor*) ubicado en el parche 6. (Fotografía: Ghelen Mera, mayo 2018).



Anexo 10. Nido con huevos y cría de la garceta azul (*Egretta caerulea*) ubicado en el parche 8. (Fotografía: Ghelen Mera, junio de 2018).





Anexo 11. Nido con huevos y cría de la garceta pie dorados (*Egretta thula*) ubicado en el parche 6. (Fotografía: Ghelen Mera, mayo de 2018).



Anexo 12. Nido con huevos y cría de la garza ganadera (*Bubulcus ibis*) ubicado en el parche 8. (Fotografía: Ghelen Mera, mayo de 2018).

### Anexo 13.- Artículo sometido a la revista Caldasia

Distribución espacio-temporal durante la reproducción de ocho especies de garzas (Familia: Ardeidae) en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, México

Spatio-temporal distribution during breeding season of eight species of herons (Family: Ardeidae) on Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, Mexico

Ghelen Mera-Ortiz<sup>1</sup>, <https://orcid.org/0000-0003-2965-4588>

Paula L. Enríquez<sup>2\*</sup>, <http://orcid.org/0000-0002-8195-1363>

Javier Francisco Valle-Mora<sup>3</sup>, <http://orcid.org/0000-0003-0254-5701>

y Eduardo Palacios-Castro<sup>4</sup>, <https://orcid.org/0000-0003-4557-2427>

<sup>1</sup>Programa de Posgrado en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural, El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. Barrio de María Auxiliadora, CP 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. [mera\\_ortiz18@hotmail.com](mailto:mera_ortiz18@hotmail.com)

<sup>2</sup> Departamento de Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. Barrio de María Auxiliadora, CP 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. [\\*penrique@ecosur.mx](mailto:*penrique@ecosur.mx)

<sup>3</sup> Ecología de Artrópodos y Manejo de Plagas. El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Antiguo Aeropuerto km. 2.5, C.P. 30700, Tapachula, Chiapas, México. [jvalle@ecosur.mx](mailto:jvalle@ecosur.mx)

<sup>4</sup> Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Unidad La Paz, Miraflores 334, Col. Bella Vista, La Paz, Baja California Sur, 23050, México. [epalacio@cicese.mx](mailto:epalacio@cicese.mx)

## Distribución de nidos en la isla Pájaros

\*Autor para correspondencia.

### **RESUMEN**

Ocho especies de garzas comparten durante la temporada reproductora el sitio de anidación en altas densidades en Isla Pájaros. Para coexistir las especies deben mostrar partición de nicho a una escala espacio-temporal. En este estudio, la abundancia, el período reproductivo, y la distribución espacial de los nidos fueron parámetros ecológicos utilizados para explicar la repartición de recursos en la isla. Se realizó una búsqueda mensual de nidos en 96 parcelas, de marzo a agosto de 2018. Se midieron ocho variables a nivel del sitio de nido y parcela, y se determinó la estructura de la vegetación. En total se registraron 1018 nidos, donde *Bubulcus ibis* presentó la mayor abundancia. Las especies seleccionaron diferentes áreas en función de la estructura de la vegetación, nivel de inundación y distancia a la línea de marea. Las especies se segregaron tanto en su periodo de anidación como en la altura media del nido, a excepción de *Egretta tricolor*, *E. thula* y *B. ibis* que mostraron superposición de nicho. La estratificación vertical de los nidos se registró sólo en sitios con vegetación alta, donde se observó un patrón de alineación con base al tamaño corporal de las especies. Este estudio contribuye al entendimiento sobre los mecanismos de segregación ecológica de las especies de garzas para reproducirse en densidades elevadas con relación en los recursos disponibles.

**Palabras clave:** competencia, nidos, partición de recursos, reproducción.

## SUMMARY

Eight species of herons share during the breeding season the nesting site at high densities in Isla Pájaros. Species must show niche partition on a spatio-temporal scale to coexist. In this study, the abundance, breeding period, and spatial distribution of the species were ecological parameters used to explain the distribution of the nests on the island. A monthly search of nests was carried out in 96 plots, from March to August 2018. Eight variables were measured at the nest and plot site level. In total, 1018 nests were recorded, where *Bubulcus ibis* presented the greatest abundance. The species selected different areas based on vegetation structure, flood level and distance to the tidal line. The species were segregated both in their nesting period and in the average height of the nest, with the exception of *Egretta tricolor*, *E. thula* and *B. ibis* that showed niche overlap. Vertical stratification of the nests was recorded only in sites with high vegetation, where an alignment pattern was observed based on the body size of the species. This study contributes to knowledge about the mechanisms of ecological segregation of heron species to reproduce at high densities in relation to available resources.

**Key words:** competition, nests, partition of resources, reproduction.

## INTRODUCCIÓN

La competencia interespecífica influye en la distribución geográfica de las especies y provoca la estructuración de comunidades. El nicho ecológico permite la coexistencia de especies y poblaciones que usan los mismos recursos en un área determinada. Algunas especies como las garzas (Familia Ardeidae) se agrupan en islas formando colonias reproductoras mono o multiespecíficas (Alvarado y Hernández 2004). Estas especies presentan requerimientos ecológicos similares, comparten y compiten por los sitios de anidación, búsqueda de pareja, material para el nido y alimento (Doligez *et al.* 2003, Kazantzidis y Poirazidis 2013). La

coexistencia de las especies en los sitios de anidación podría ser facilitada por una segregación temporal y espacial (Griffin y Silliman 2011). El nicho temporal se refiere a diferencias en los periodos de reproducción, mientras que el espacial a una distribución diferencial de sus sitios de nido a nivel de microhábitat.

La abundancia, estacionalidad y distribución de las especies durante la reproducción están fuertemente determinadas por factores ambientales como la vegetación, el nivel de inundación, la temperatura, los vientos, las condiciones hidrológicas, el tipo y disponibilidad de presas; así también por interacciones específicas como la competencia y la depredación; y por las historias de vida de cada especie (Kazantzidis y Poirazidis 2013). Por lo que, evaluar estos parámetros se vuelve complejo, debido a que las especies pueden responder diferencialmente a sus recursos de un sitio de anidación a otro. El estudio de estos atributos ecológicos es básico para identificar los mecanismos y estrategias de las especies para sobrevivir y reproducirse en sitios con altas densidades; y a su vez proveen conocimiento clave para fines de conservación de las especies y manejo de las áreas de anidación, ante posibles disturbios antropogénicos y ambientales.

En la Laguna Mar Muerto ubicada entre los estados de Oaxaca y Chiapas, se localiza la Isla Pájaros. En esta isla se reproducen 19 especies de aves acuáticas (Ramos 2015), de las cuales nueve especies son de la familia Ardeidae: *Ardea alba* Linnaeus, 1758, *Egretta thula* (Molina, 1782), *Egretta caerulea* (Linnaeus, 1758), *Egretta tricolor* (Statius Muller, 1776), *Egretta rufescens* (Gmelin, JF, 1789), *Bubulcus ibis* (Linnaeus, 1758), *Nycticorax nycticorax* (Linnaeus, 1758), *Butorides virescens* (Linnaeus, 1758) y *Cochlearius cochlearius* (Linnaeus, 1766). Estas especies de garzas tienen características ecológicas y evolutivas similares relacionadas con sus hábitos de anidación, por lo que son más susceptibles de competir sobre los mismos recursos. En este estudio se determinaron los patrones temporales y espaciales de anidación de estas ocho especies de garzas, lo que contribuirá a explicar los mecanismos de segregación ecológica que

permiten la coexistencia espacial entre ellas. Específicamente, se determinó la abundancia y distribución temporal y espacial (horizontal y vertical) de las especies, y se caracterizaron los sitios de nido durante la temporada reproductiva de 2018.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio**

En la Laguna Mar Muerto en la franja costera del istmo de Tehuantepec, ubicada entre los estados de Oaxaca y Chiapas, se localiza la Isla Pájaros (16°18' a 15°55' Norte y 94°28' a 93°48' Oeste). Esta isla tiene un área aproximada de 37,5 ha y se encuentra en el municipio de San Francisco del Mar, Oaxaca. El clima es cálido subhúmedo, con un régimen de precipitación pluvial de 144,6 mm en época de estiaje y 1253 mm en lluvias (Castillo *et al.* 2009). La isla presenta variación en la distribución de las especies de mangle, en la altura de los árboles, la cobertura del dosel y características físicas del sitio como el nivel de inundación. En la parte sur, la especie dominante es el mangle negro, *Avicennia germinans* (L.) Stearn, en la parte noroeste el mangle rojo *Rhizophora mangle* L. y mangle blanco *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. y en la zona sureste hay una asociación de botoncillo *Conocarpus erectus* L. y *L. racemosa* con presencia de cactáceas, ciperáceas, bromeliáceas, poáceas y amarilidáceas (Ramos 2015, Hernández 2017). Debido a la heterogeneidad de las especies de mangle en la isla, las unidades de muestreo se seleccionaron con un diseño aleatorio estratificado. Se identificaron nueve parches con características diferentes (Fig. 1 y Cuadro 1).

## **Método de campo**

En cada parche se establecieron cuadrículas de 20 m x 15 m (300 m<sup>2</sup>) mediante el programa ArcGIS 10.3. El tamaño de muestra de cada parche se asignó proporcionalmente con una selección aleatoria utilizando el software estadístico Rv 3.4.2. Se obtuvieron 96 parcelas que fueron las unidades de muestreo.

El estudio se realizó de marzo a agosto de 2018 donde se localizaron, contaron e identificaron nidos activos (i.e. nidos que presentaron huevos o pollos con cuidado parental; Arévalo 2017). Las visitas se realizaron mensualmente a pie y en canoa en función de la accesibilidad al sitio. Cuando se registró un nido activo, este fue marcado con cintas de colores numeradas que permitieron su ubicación e identificación. Cada nido fue registrado con un Geoposicionador Satelital Garmin eTrex H calibrado, con una precisión de 5 m; posteriormente se utilizó el programa Google EarthPro 2018 y ArcGIS 10.3 para ubicarlo en el mapa. Para describir los patrones temporales de anidación de cada una de las especies se registró mensualmente el número de nidos por especie. Este patrón temporal de anidación se consideró desde la aparición del primer nido activo hasta el 22 agosto de 2018 que fue la última vez que se realizaron los conteos.

## **Caracterización de los sitios de nido**

Se determinó un “sitio de nido” cuando una pareja reproductiva construyó un nido y realizó una puesta. En cada sitio de nido se consideraron las siguientes variables: especie, tamaño del nido, promedio del diámetro externo mayor y menor (cm); altura del nido, distancia de la copa del árbol hacia el nido (m); posición del nido: parte baja, medio o alta con base a la altura del árbol; porcentaje de la cobertura vegetal sobre el nido, la cual se midió con una fotografía a una altura de 100 cm sobre el nido por medio del programa Rapid Green Canopy Cover (Patrignani y

Ochsner 2015; Canopeo); especie del árbol donde se localizó el nido, altura del árbol (m), diámetro de la copa (m<sup>2</sup>) y diámetro a la altura del pecho (DAP >2.5). A nivel de parcela se consideraron otras variables como el nivel de inundación (cm), en donde se obtuvo el promedio de tres medidas en cada parcela; distancia de la parcela a la línea de marea (DLM; m) utilizando el programa Google Earth Pro 2018; y porcentaje de la cobertura del dosel a través de fotografías de la vegetación a 100 cm del suelo con el programa Canopeo (Ferrer-Sánchez *et al.* 2017).

### **Análisis de datos**

La muestra total fue de 96 parcelas, donde solo en 59 (61.5%) hubo nidos. Del total de nidos registrados, se identificaron y midieron el 85%, ya que 175 nidos no pudieron identificarse porque se habían perdido en una segunda visita. Para la estimación de la abundancia relativa de nidos por especie fue como sigue: Abundancia relativa  $AR = ni/N$ . Dónde:  $ni$  = número máximo de nidos de la especie  $i$ .  $N$  = número total de nidos de todas las especies. El número de nidos activos se multiplicó por dos para determinar el número de individuos reproductores del área muestreada.

Para evaluar variaciones entre el número de nidos por especie y parches se realizó un modelo lineal mixto generalizado con distribución binomial negativa (glmerMod). Para este análisis se utilizaron los paquetes ggplot2 (Wickham 2016), lme4 (Bates *et al.* 2015) y effects (Fox 2003). En todos los casos se consideró un nivel de significancia de  $\alpha = 0.05$ . Se obtuvo el área de anidación por especie y el número de nidos por parcela.

Para describir los patrones de distribución de anidación mensual, se realizaron mapas de ubicación de los nidos por especie utilizando ArcGis 10.3. Y para caracterizar los sitios de nido por especie, se calculó la media ( $\bar{x}$ ) y desviación estándar ( $\pm DE$ ) de cada variable. La normalidad de los datos (Zar 1984) se evaluó mediante la prueba de Kolmogoroff-Smirnoff-



Lilliefors y para la independencia la de Durbin-Watson. Se realizó un modelo lineal mixto (nlme; Pinheiro *et al.* 2018) entre las variables del sitio de nido entre las especies de garzas, con los paquetes: lme4, MASS (Venables y Ripley 2002), ggplot2 (Wickham 2016) y effects (Fox 2003).

El escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS), que usa la medida de disimilaridad de Bray-Curtis, permitió identificar la agrupación de las especies en función de las variables de los sitios de nido. Los análisis se hicieron con las funciones metaMDS del paquete vegan (Oksanen *et al.* 2018). El NMDS consistió en la ordenación de ocho especies en relación a nueve variables descriptoras tomadas a nivel del sitio de nido y parcela: 1) cobertura de la vegetación sobre el nido, 2) número de ramas que sostienen el nido, 3) diámetro de la copa del árbol, 4) altura del nido, 5) altura del árbol, 6) diámetro a la altura del pecho (DAP), 7) cobertura de la vegetación en la parcela, 8) nivel de inundación, y 9) distancia de la parcela a la línea de marea. Todos los análisis fueron realizados en el software R ver. 3.4.4. (R Core Team 2018).

## **RESULTADOS**

### **Estimación de nidos por especie**

En total se registraron 1193 nidos activos en 59 parcelas con un área total muestreada de 1.77 ha. Con base en la densidad promedio de nidos y el área potencial de anidación se estimó la población reproductora de cada especie en la isla (Cuadro 1). Durante todo el estudio se registraron ocho especies de garzas, estas fueron: *A. alba* (garza blanca), *N. nycticorax* (pedrete corona negra), *C. cochlearius* (garza cucharón), *Egretta rufescens* (garceta rojiza), *E. tricolor* (garceta tricolor), *E. thula* (garceta pie dorado), *E. caerulea* (garceta azul) y *B. ibis* (garza ganadera) (Cuadro 1). *Butorides virescens* (garza verde) se registró también en la isla pero solo dos individuos acarreamo material para la construcción del nido. Sin embargo, no se encontraron nidos de esta especie durante este estudio. Otras especies que se encontraron anidando en la isla

fueron *Fregata magnificens* Mathews, 1914, *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin, 1789) y *Eudocimus albus* (Linnaeus, 1758).

La abundancia de nidos registrada por especie varió significativamente ( $X^2_7 = 31,29$ ;  $P = 0,00005$ ). Las especies que presentaron mayor abundancia relativa de nidos fueron *B. ibis* (29 %, 299 parejas) seguido de *E. tricolor* (21 %, 213) y *E. thula* (14 %, 142); mientras que *C. cochlearius* (3%, 35) y *E. caerulea* (3 %, 33) registraron los menores valores (Cuadro 1).

El número de nidos varió entre 1 a 114 nidos por parcela. *Egretta tricolor*, *E. thula* y *E. rufescens* con menor número de nidos ocuparon un área de anidación (8100 m<sup>2</sup>, 7200 m<sup>2</sup> y 6600 m<sup>2</sup>, respectivamente) mayor que *B. ibis* que con mayor número de nidos ocupó menor área (6000 m<sup>2</sup>). *Cochlearius cochlearius* fue la especie con menor área de anidación con 900 m<sup>2</sup> (Cuadro 1). Al realizar la estimación por especie de la densidad de nidos por hectárea, *B. ibis*, *C. cochlearius*, *E. tricolor* y *A. alba* presentaron las mayores densidades, mientras que *E. caerulea* y *N. nycticorax* presentaron las menores densidades (Cuadro 1).

### **Distribución temporal de anidación**

Los meses donde se registró el mayor número de nidos activos fueron mayo y abril con un total de 433 nidos de siete especies y 360 nidos de seis especies respectivamente. Ya para julio se registraron solamente siete nidos de dos especies, y para agosto hubo un ligero incremento de 18 nidos de tres especies.

La primer especie que llegó a la isla fue *Egretta rufescens* en marzo y alcanzó su mayor abundancia en abril con 66 nidos. Mientras que otras especies empezaron su anidación en abril (*Ardea alba*, *N. nycticorax*, *B. ibis*, *E. thula* y *E. tricolor*), pero mostraron variación en la duración y pico reproductivo. La garza blanca y el pedrete corona negra alcanzaron su pico reproductivo en abril con 46 y 29 nidos respectivamente; mientras que, la garza ganadera (164 nidos), la garceta

pie dorado (87) y la garceta tricolor (91) lo alcanzaron en mayo. *Egretta caerulea* comenzó a anidar en mayo con 26 nidos y *C. cochlearius* en junio con 19 nidos (Fig. 2). La puesta de huevos de la garza blanca, garceta rojiza, garceta azul, pedrete corona negra y garza ganadera se extendió hasta junio, mientras que, de la garceta tricolor, garceta pie dorado y garza cucharón hasta agosto.

### **Distribución espacial de los nidos**

El Cuadro 2 describe las características estructurales de la vegetación y nivel de inundación de cada uno de los parches estudiados. En cada uno de los parches de vegetación se registró actividad reproductiva, pero la composición de especies de garzas y abundancia de nidos varió significativamente entre ellos ( $X^2_8 = 50,88$ ;  $P < 0,001$ ). Los parches con mayor riqueza de especies y número de nidos fueron P2 (7 especies; 287 nidos), P6 (5; 208) y P8 (5; 301); mientras que los de menor abundancia fueron el P3 (4 especies; 13 nidos) y P4 (1; 11) (Cuadro 3).

*Egretta rufescens* utilizó primero los parches de la periferia (P1 y P9) y posteriormente, de abril a junio, se ubicó en los parches centrales de la isla. Esta especie se registró con mayor abundancia en el parche 9 con 35 nidos (27 % del total de nidos para esta especie). Este parche se caracterizó por presentar individuos de *R. mangle* altos y con mayor cobertura del dosel con respecto a los otros parches, así como bajos niveles de inundación (Cuadro 2 y Fig. 3).

De acuerdo a la distribución horizontal de los nidos, los de *A. alba* se distribuyeron sobre la periferia de la isla, tanto del lado norte como en la zona cóncava (Fig. 3). De los cuatro parches donde se registró esta especie, fue más abundante en el P2 con 84 nidos (80 % del total; Cuadro 3). Este parche presenta árboles de *A. germinans* de baja altura y copas reducidas, pero con fustes relativamente gruesos (Cuadro 2).

Los nidos de *N. nycticorax* y *C. cochlearius* se ubicaron sobre la periferia noreste de la isla, principalmente en el P9 con 42 nidos (69 % del total) y 35 nidos (100% del total) respectivamente

(Cuadro 3). Sin embargo, el pedrete corona negra, también se registró en mayo y junio con baja abundancia en los parches centrales (P6, P7, P8; Cuadro 3, Fig. 3).

Por otro lado, las especies *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis* se registraron anidando con mayor abundancia en los parches ubicados al centro de la isla (P6 y P8), que se caracterizaron por ser sitios inundados sin cobertura de dosel, con vegetación predominante de *A. germinans*, árboles de baja altura y copas reducidas (Cuadro 2). Sin embargo, en junio y julio individuos tardíos de estas especies comenzaron a ocupar sitios de la periferia (P3). Los nidos de estas especies se ubicaron muy cercanos entre sí, a veces a distancias menores de 0,6 m.

Para la distribución vertical de los nidos, una variable importante que varió entre las ocho especies fue la altura ( $F_{7, 712} = 105,04$ ;  $P < 0,0001$ ). *Ardea alba*, ubicó sus nidos principalmente en la parte superior de los árboles, a una altura promedio de  $0,52 \pm 0,70$  m a la copa del árbol (Cuadro 4). Las garzas *E. rufescens* y *N. nycticorax* se ubicaron en la parte media de los árboles, a una altura promedio de  $1,82 \pm 1,73$  m y  $2,43 \pm 1,26$  m de la copa respectivamente (Cuadro 4). Por su parte, los nidos de *E. tricolor*, *E. caerulea*, *E. thula* y *B. ibis* se ubicaron en la parte media de los árboles y no mostraron entre ellas variación en la altura de sus nidos (Cuadro 4). En el caso de *C. cochlearius* anidó en las partes bajas con una altura promedio de  $4,21 \pm 0,75$  m a la copa del árbol.

En los parches P2 y P9 se registró una alineación vertical de los nidos, donde la garza blanca se ubicó en la copa de los árboles, la garceta rojiza en la parte media seguida hacia abajo del pedrete corona negra; mientras que en otros árboles del P9 se observó una alineación vertical del pedrete corona negra y la garza cucharón, esta última especie ubicada en las partes bajas.

### **Caracterización de los sitios de nido**

Los nidos de las ocho especies de garzas se construyeron principalmente con palos secos de *A. germinans*, con muy poca elaboración y con poco recubrimiento interno de hojas. El diámetro

externo de los nidos entre las especies varió significativamente ( $F_{7,712}= 97,28$ ;  $P <0,0001$ ); donde los diámetros de nido con mayor tamaño fueron los de *A. alba* ( $35,57 \pm 9,43$  cm), seguidos los de *E. rufescens* ( $32,84 \pm 8,51$  cm) y *N. nycticorax* ( $28,74 \pm 6,66$  cm), mientras que *C. cochlearius* presentó los diámetros de nido más pequeños ( $19,68 \pm 2,86$  cm).

Existió variación en las alturas ( $F_{7,712}= 136,76$ ;  $P <0,0001$ ) y DAP ( $F_{7,712}= 24,86$ ;  $P <0,0001$ ) de los árboles que las especies de garzas utilizan para anidar (Cuadro 4). *Egretta rufescens*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius* anidaron en árboles de *R. mangle* que alcanzaron los 3,86 a los 5,54 m de altura. *Ardea alba* anidó con mayor frecuencia en árboles de *A. germinans* que tienen una altura promedio de 2,73 m. Estas cuatro especies utilizaron árboles con similares valores de DAP. Todos los nidos de *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis* fueron colocados en árboles de *A. germinans* de baja altura, que registraron los 0,89 a 1,60 m y menores valores de DAP (Cuadro 4).

La cobertura vegetal sobre el nido fue importante en la selección del sitio de nido y fue diferente entre especies ( $F_{7,712}=99,77$ ;  $P <0,0001$ ; Cuadro 4) que a su vez está relacionada con la cobertura de la copa del árbol. Las garzas *A. alba* y *E. rufescens* utilizaron árboles con copas de tamaño similar, sin embargo, debido a su posición en el árbol, la garza blanca en el dosel y la garceta rojiza en las partes internas del mangle, presentaron diferencias en la cobertura vegetal sobre el nido (Cuadro 4). Los nidos de *Cochlearius cochlearius* y *N. nycticorax* anidaron en lugares más internos en la vegetación, en árboles con copas grandes y densas por lo que presentaron una cobertura vegetal mayor en comparación con las demás especies. Por su parte *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis* registraron baja cobertura vegetal sobre el nido debido al reducido tamaño de las copas de los árboles.

El nivel de inundación ( $F_{7,712}= 89,41$ ;  $P <0,0001$ ) y distancia a la línea de marea ( $F_{7,712}= 211,50$ ;  $P <0,0001$ ) influyeron en la segregación de las especies que anidan sobre la periferia y el

centro de la isla. Se formaron tres grupos en función de estas variables, en el primero se registraron los nidos de *A. alba* en sitios relativamente secos a  $7,19 \pm 5,38$  cm de profundidad; el segundo grupo fueron los nidos de *N. nycticorax*, *C. cochlearius* y *E. rufescens* en sitios con bajos niveles de inundación; estas cuatro especies ubicaron sus nidos con mayor frecuencia cercana a la línea de la marea. Finalmente, el tercer grupo se asoció a sitios inundados (*E. thula*, *E. tricolor*, *E. caerulea* y *B. ibis*;  $\geq 44$  cm) y ubicados más distantes a la línea de marea (Cuadro 4).

El análisis de ordenación mostró patrones de agrupación entre las especies de garzas. Una primera agrupación fue de *N. nycticorax*, *C. cohlearius* y *E. rufescens* con tres variables (cobertura del dosel, la cobertura vegetal sobre el nido y el diámetro de la copa) que indicaron mayor similitud en las características de sus sitios de nido (Fig. 4). Por su parte los nidos de *A. alba* se agruparon en relación a similares valores de cobertura de la copa, DAP y número de ramas. Mientras que los nidos de *E. tricolor*, *E. thula*, *E. caerulea* y *B. ibis* presentaron mayor similitud con respecto a las variables del nivel de inundación, DLM, altura del árbol y altura del nido, por lo que se observa una fuerte agregación entre estas especies (Fig. 4).

## DISCUSIÓN

### Número de nidos por especie

De marzo a agosto de 2018 se registró la anidación de ocho especies de garzas en Isla Pájaros, ya reportadas por Ramos (2015). La concentración de varios individuos y especies reproductoras en esta isla representa un sitio importante para el ciclo biológico de las aves. La estimación del número de individuos reproductores y nidos activos de garzas 1193 en 1,77 ha en la isla (674 nidos/ha), difiere al compararlo con otros sitios de anidación como Cayo Norte, Ciénaga de Biramas, Cuba (7 especies;  $>5000$  nidos/8,8 ha,  $>568$  nidos/ha; Beovides 2000), Isla Riomar,

Florida (5 especies; 1352 nidos/0,72 ha, 1877 nidos/ha; Maxwell y Kale 1977), el Sector Agrosoledad, Colombia (1 sp; 754 nidos/0,25 ha, 3016 nidos/ha; Rodríguez-Barrios y Troncoso 2006) y Péten Homochén, Yucatán (4 sp; 999 nidos/0,06 ha, 16650 nidos/ha; Contreras 2016). Estas diferencias se deben a variaciones locales en la estructura y densidad de la vegetación, así como de la extensión de las áreas estudiadas. La riqueza de especies reproductoras y su abundancia es menor a medida que la superficie decrece y la heterogeneidad ambiental también disminuye (Contreras 2016). La disponibilidad del hábitat es un factor limitante para las aves reproductoras en la isla, por lo tanto se van reproduciendo en tiempos diferentes.

La variación en las abundancias de nidos entre las especies de garzas se debe a la historia de vida de cada especie, a la disponibilidad de alimento y a que el sitio proporcione el “hábitat de anidación” adecuado para que las especies maximicen su éxito reproductivo (Kazantzidis y Poirazidis 2013). Isla Pájaros se caracteriza por presentar una vegetación predominantemente de baja altura con DAP pequeños y poca cobertura del dosel, por lo que estas características pueden influir en la baja abundancia de nidos para algunas especies como *A. alba*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius*. Estas especies pueden seleccionar con mayor frecuencia sitios con vegetación alta y densa para construir sus nidos (Fasola y Alieri 1992, López 2011). Mientras que *B. ibis*, *E. thula* y *E. tricolor* presentan una mayor variación en la selección de los sitios de nido, así como una mayor tolerancia interespecífica (Toledo 2000, Denis 2002, Alvarado 2014).

El número de especies dominantes y la asociación interespecífica pueden influir en el número y distribución de las otras especies (Newton 1994). Por ejemplo, la garza ganadera es una especie abundante, exótica y generalista, que la convierte en una competidora exitosa por espacio y material para construcción de nidos frente a otras especies, permitiéndole ocupar rápidamente el sitio de anidación (Si Bachir *et al.* 2008). La disponibilidad de sitios de alimentación durante la

reproducción influye directamente en la abundancia de las parejas reproductoras (Kazantzidis y Poirazidis 2013).

### **Distribución temporal de anidación**

Cinco especies de garzas, *N. nycticorax*, *A. alba*, *E. tricolor*, *E. thula* y *B. ibis*, iniciaron su temporada reproductiva un mes antes que lo reportado previamente (en mayo y junio; Ramos 2015) en la Isla Pájaros. Las variaciones en el inicio de la temporada reproductiva pueden estar determinadas por las condiciones climáticas, variaciones en la precipitación, nivel del agua y temperatura, y factores que influyen en la calidad del sitio para la anidación con respecto a la disponibilidad de recursos (Weller 2003).

Aunque hubo una superposición considerable entre la reproducción de estas especies, se observó una segregación temporal, dada algunas variaciones en el inicio y duración del periodo reproductivo. Las aves sincronizan su anidación con la disponibilidad temporal de alimento para lograr el éxito de reproducción (Rodgers 1990). Por lo tanto, una mayor anidación de *A. alba*, *E. rufescens* y *Nycticorax* durante la temporada de seca (marzo-abril) pudo estar relacionada con la estacionalidad abundante de peces como *Dormitator latifrons*, *Poeciliopsis fasciata* y *Gobionellus microdon* (Tapía-García 1997), que conforman la dieta principal de estas especies de garzas en la isla Pájaros (Castro *et al.*, datos no publ.). Aunado a ello, la capturabilidad de los peces se reduce cuando los niveles de agua son elevados, por lo que anidar antes de la temporada de lluvias puede responder a una estrategia de forrajeo óptimo para asegurar la nidada del año (David 1994). Por su parte, los tiempos de anidación de *E. thula*, *E. tricolor*, *E. caerulea* y *B. ibis* se relacionaron con la estacionalidad de otras presas, que se reportaron como abundantes en la Laguna Mar Muerto durante la temporada de lluvias (mayo-agosto; Tapia-Garcia 1997, Ulloa-Herrera 2009). Algunas de esas presas son *Poeciliopsis fasciata*, *Poecilia nelsoni*, camarón



*Litopenaeus vannamei*, ranas de *Smillisca baudini*, reptiles e insectos (Castro *et al.*, datos no publ.).

Así también, la limitación del espacio de anidación puede conducir a un comportamiento de reproducción asíncrono, especialmente en aquellas especies que se sobrelapan más en sus hábitos de anidación (Toledo 2000). Tal es el caso, de *N. nycticorax* y *C. cochlearius* que utilizaron los mismos parches de vegetación de *R. mangle*. Sin embargo, la disponibilidad de estos sitios para anidar en la isla es reducida. Probablemente diferencias en sus periodos de reproducción son resultado de un proceso de selección natural para reducir la competencia por el uso de recursos similares y escasos.

### **Distribución espacial de los nidos**

Una vegetación heterogénea, aunado a las características propias de las especies de garzas y sus requerimientos ecológicos determinan el uso de áreas reproductivas y permite la división del espacio disponible. En este estudio se observó que las especies de garzas se segregaron de manera horizontal al ocupar distintas áreas (parches) de la isla y en el plano vertical al colocar sus nidos a diferentes alturas.

La estructura de la vegetación y características físicas de los parches definieron la distribución horizontal de los nidos de las especies. Así también, las características biológicas de cada especie y sus historias de vida permiten explicar la segregación espacial que se observó entre las especies que se ubicaron sobre la periferia (*A. alba*, *E. rufescens*, *N. nycticorax* y *C. cochlearius*) con respecto a las que se establecieron en las áreas centrales (*E. caerulea*, *E. tricolor*, *E. thula* y *B. ibis*). Aunque los patrones de selección observados por las especies de garzas en la isla ya se han reportado previamente en otros estudios en colonias reproductoras

(Denis 2002, Hernández-Vázquez 2005, López 2011), su ubicación horizontal difiere debido a que la distribución de los recursos en el espacio varía de un sitio a otro.

En cuanto a la distribución vertical se observó que las especies que se sobreponen temporalmente y que ocuparon los mismos sitios para anidar, ubicaron sus nidos a diferentes alturas. La alineación vertical observada de la garza blanca, la garceta rojiza, pedrete corona negra y garza cucharón principalmente en árboles altos (6 a 7 m), no solo se debe a sus hábitos de anidación sino también a la morfología de la especie y tamaño de los nidos. Este patrón coincide con lo reportado en otras colonias reproductivas de garzas (Toledo 2000, Denis 2002, Martins *et al.* 2014). Por el contrario, el supuesto de que las especies que se sobreponen temporalmente en la reproducción se segregan verticalmente en la colocación de sus nidos (Maxwell y Kale 1977, Toledo 2000) no se cumplió para todas las especies. La garceta tricolor, garceta pie dorado, garceta azul y garza ganadera no mostraron una segregación horizontal y vertical definida, debido a que no se registraron diferencias en sus sitios de nido. Se menciona que los nidos pueden no estar estratificados a pesar de la interacción social, incluso en colonias totalmente ocupadas si la vegetación no lo permite (Beaver *et al.* 1980). Posiblemente el ambiente uniforme y la baja altura de la vegetación de *A. germinans* (2 m) en el centro de la isla limitó a las especies alinearse verticalmente, por lo que probablemente, las interacciones sean más fuertes entre estas especies.

Las diferencias en las características de los sitios de nido por especie se pueden relacionar también a una respuesta adaptativa ante la depredación de los huevos y pollos, y optimizar su aptitud mediante la utilización de sitios más estables y seguros (Martín y Roper 1988). Mientras que un sitio seguro para *A. alba* es la copa de los árboles altos y para la garceta rojiza las partes internas de la vegetación, para especies pequeñas anidar en el centro de la isla puede ser un mecanismo de protección ante inclemencias climáticas, sirviendo los árboles de la periferia como

barrera ante vientos fuertes, además de que en sitios inundados es más difícil el acceso de depredadores e incluso de la actividad antropogénica (Denis 2002, Alvarado 2014).

Otro factor importante, es el tiempo de llegada al sitio de anidación, que aunque no fue claramente definido en este estudio, junto con la abundancia de nidos también influye en la distribución espacial de las especies (Hilaluddin *et al.* 2003). *Egretta rufescens* al ser la primera en llegar a la isla, pudo seleccionar los sitios más disponibles y favorables para la nidada. Sin embargo, la saturación de algunas áreas por parte de las garzas de reproducción temprana pudo forzar posiblemente a las garzas de anidamiento tardío a anidar en partes más bajas de los árboles o establecerse horizontalmente en áreas de menor calidad.

Estudiar los patrones espaciales y temporales de anidación de las ocho especies de garzas permitió ampliar la comprensión de los mecanismos ecológicos que facilitan la reproducción de estas especies reproductoras en isla Pájaros. Esta información será línea base para establecer acciones de conservación en la Isla Pájaros, así como de la garza rojiza, especie con particulares necesidades de conservación.

## **PARTICIPACIÓN DE AUTORES**

GMO trabajo de campo, análisis de datos y escritura del documento; PLE escritura y revisión del documento. JFVM análisis de datos y revisión del documento. EPC colaboración en el diseño del muestreo y revisión del documento.

## **AGRADECIMIENTOS**

A El Colegio de la Frontera Sur quien proporcionó fondos fiscales para la realización de esta investigación. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca para el primer autor (No.624540). A las familias Rosales-Domínguez y Toledo-Santos de la Pesquería La Gloria por

el tiempo y apoyo brindados durante este estudio, así como a Jesús Pérez, Maydi Castro, Juan Carlos Ramos, Fabiola Rosales, Luis Ramos, Jesús López y Michael Galicia por su ayuda en campo. También agradecemos a los revisores de este manuscrito.

## **LITERATURA CITADA**

- Alvarado OL. 2014. Distribución de nidos de aves en árboles de la periferia del Lago de Catemaco, Xalapa, Veracruz. [Tesis de licenciatura] Universidad Veracruzana, 40 p.
- Alvarado L, Hernández S. 2004. Distribución Estacional y Uso de Hábitat de Ciconiiformes en la Reserva Playón Mismaloya, Jalisco México. Bol. Cent. Invest. Biol. 38(1): 1-19.
- Arévalo DJ. 2017. Distribución espacial y vegetación asociada a la colonia de anidación de aves acuáticas en el sector La Barra del Parque Nacional San Diego y San Felipe Las Barras, Metapán, Santa Ana. El Salvador. [Tesis de licenciatura] Universidad de El Salvador, 73 p.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. J. Stat. Softw. 67(1):1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.
- Beaver DL, Osborn RG, Custer TW. 1980. Nest-site and colony characteristics of wading birds in selected Atlantic coast colonies. Wilson Bull. 92(2): 200-220.
- Beovides K. 2000. Segregación entre dos especies de garzas del género Egretta. [Tesis de Diploma] Universidad de la Habana, 50 p.
- Castillo S, Ulloa R, Alvarado D. 2009. Regionalización en base a indicadores ambientales en cuatro áreas marinas de México. Informe Final a la Red Iberoamericana de Ecosistemas. Nayarit (MX): Universidad Autónoma de Nayarit. [Citado 2016 marzo 9]. <http://www.oas.org/dsd/iabin/component2/mexico/etnu.nayarit/informe%20final%20iabin%20mexico.pdf>

- Contreras 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, 54 p.
- David PG. 1994. Wading bird use of Lake Okeechobee relative to fluctuating water levels. *Wilson Bull.* 106: 719–732.
- Denis D, Rodríguez-Suárez A, Jiménez-Reyes A, Ponce de León JL. 2002. Segregación espacio-temporal en varias colonias de garzas (aves: Ardeidae) en la Ciénaga de Biramas, Cuba. En: Neiff J, editor. CYTED- Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo- Subprograma XVIII. p. 204–210.
- Doligez B, Cadet C, Danchin E, Boulinier T. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Anim. Beh.* 66: 973-988. doi:10.1006/anbe.2002.2270.
- Fasola M, Alieri R. 1992. Nest site characteristics in relation to body size in Herons in Italy. *Colon. Waterbird.* 15(2): 185-191. doi: 10.2307/1521452.
- Ferrer-Sánchez Y, Ruiz-Companioni I, Abasolo-Pacheco F, Plasencia-Vázquez H, Denis-Ávila D, Rodríguez-Piña E. 2017. Parámetros reproductivos y distribución geográfica potencial de las áreas de anidación de *Grus canadensis nesiotis* (Aves, Gruidae) en Cuba: implicaciones para su conservación. *Anim. Biodiv. Conserv.* 40(2): 175–186. doi:10.32800/abc.2017.40.0175.
- Fox J. 2003. Effect displays in R for Generalised Linear Models. *J. Stat. Softw.* 8(15): 1-27. doi: 10.18637/jss.v008.i15.
- Griffin JN, Silliman BR. 2011. Resource Partitioning and Why it Matters. *Nature Education Knowledge.* 2(1):8.

- Hernández E. 2017. Conservación y restauración de sitios críticos de *Egretta rufescens* en México. Fase II. Informe Final. México: Pronatura Sur.
- Hernández-Vázquez S. 2005. Aves estuarinas de la costa de Jalisco, México: Análisis de la comunidad, reproducción e identificación de áreas de importancia para la conservación de las aves. [Tesis de doctorado] Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 165 p.
- Hilaluddin AS, Khan A, Yahya HSA, Kaul R. 2006. Nesting ecology of Cattle Egrets and Little Egrets in Amroha, Uttar Pradesh, India. *Forktail*. 22: 133-136.
- Kazantzidis S, Yfantis G, Poirazidis K. 2013. Factors influencing species composition and nest abundance of heron colonies. *J. Biol. Res-Thessalon*. 20: 276-289.
- López JE. 2011. Caracterización de los sitios de nidificación de aves acuáticas del orden Ciconiiformes en la Costa del Pacífico de Guatemala. [Tesis de licenciatura] Universidad de San Carlos de Guatemala, 115 p.
- Martín TE, Roper JJ. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *The Condor*. 90: 51-57. doi: 10.2307/1368432.
- Maxwell GR, Kale HW. 1977. Breeding biology of five species of herons in coastal Florida. *The Auk*. 94 (4): 689-700. doi: 10.2307/4085265.
- Martins JF, Scherer AL, Petry MV. 2014. Vertical nest stratification of four heron species in southern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna E.* 49(1):66-74. doi: 10.1080/01650521.2014.921976.
- Newton I. 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biol. Conserv.* 70 (3): 265-276. doi: 10.1016/0006-3207(94)90172-4.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens H, Szöcs E, Wagner H. 2017. *Vegan: Community Ecology Package*

Version 2.4-3. [consultada 2018 Diciembre 20] <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Patrignani, A, Ochsner TE. 2015. Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional green canopy cover. *Agronomy Journal*. 107(6): 2312-2320. doi:10.2134/agronj15.0150

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team .2018. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-137. [consultada 2018 Diciembre 20] <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

Ramos W. 2015. Variación temporal de la comunidad de aves de la Isla Punta Chal (Isla De Los Pájaros) Laguna Mar Muerto, Oaxaca-Chiapas. [Tesis de licenciatura] Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, 57 p.

R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Rodgers JA, Smith HT. 1990. Set-back distances to protect nesting bird colonies from human disturbance in Florida. *Conserv. Biol.* 9(1): 89-99. doi: 10.1046/j.1523-1739.1995.09010089.x.

Rodríguez-Barrios J, Troncoso F. 2006. Éxito de anidación de la garza real *Ardea alba* (Aves, Ardeidae) en el departamento de Córdoba, Colombia. *Acta Biolo. Colomb.* 11: 111-121.

Si Bachir S, Barbraud C, Doumandji S, Hafner H. 2008. Nest site selection and breeding success in an expanding species, the Cattle Egret *Bubulcus ibis*. *Ardea*. 96(1): 99–107. doi: 10.5253/078.096.0111.

Tapía-García M. 1997. Estructura e interacciones ecológicas de las comunidades de peces de la plataforma continental y la Laguna del Mar Muerto, en el Golfo de Tehuantepec al sur del Pacífico Mexicano. [Tesis de doctorado] Universidad Nacional Autónoma de México, 213 p.

- Toledo MC. 2000. Temporal and spatial patterns of nesting within a breeding colony in southeastern Brazil. *Rev. Biociênc.* 6(2): 23-30.
- Ulloa-Herrera R. 2009. Manejo pesquero en el Sistema Lagunar Mar Muerto (Oaxaca-Chiapas, México): Co-manejo comunitario para una pesca sustentable. [Tesis de doctorado] Universidad Autónoma de Nayarit, 140 p.
- Venables WN y Ripley BD. 2002. *Modern Applied Statistics withs.* Fourth Edition. New York (NY): Springer.
- Weller MW. 2003. *Wetlands birds: habitat resources and conservation implications.* Cambridge University Press
- Wickham H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.* New York (NY): Springer-Verlag New York. <http://ggplot2.org>.
- Zar JH. 1984. *Biostatistical analysis.* 2ª ed. Nueva Jersey: Prentice Hall.



Cuadro 1. Total de nidos registrados, densidad nidos/ha, abundancia relativa (AR) y área utilizada por especie en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, durante una temporada reproductora (marzo a agosto de 2018).

<b>Especie</b>	<b>Total de nidos</b>	<b>Densidad (nidos /ha)</b>	<b>AR</b>	<b>No. de parcelas donde se registraron nidos</b>	<b>Área utilizada (m<sup>2</sup>)</b>	<b>Rango de nidos por parcela (Mín.- Max.)</b>
<i>Ardea alba</i>	105	250	0,10	14	4200	1-25
<i>Egretta rufescens</i>	130	197	0,13	22	6600	1-17
<i>Nycticorax nycticorax</i>	61	120	0,06	17	5100	1-20
<i>Cochlearius cochlearius</i>	35	389	0,03	3	900	3-21
<i>Egretta tricolor</i>	213	263	0,21	27	8100	1-34
<i>Egretta caerulea</i>	33	100	0,03	11	3300	1-7
<i>Egretta thula</i>	142	197	0,14	24	7200	1-21
<i>Bubulcus ibis</i>	299	498	0,30	20	6000	1-76
No determinados	175					
<b>Total</b>	<b>1193</b>	<b>674</b>	<b>1</b>	<b>59</b>	<b>17,700 (1,77 ha)</b>	

Cuadro 2. Características de nueve parches estudiados, especies de mangle, variables de la vegetación y ambientales (promedio  $\pm$  desviación estándar) y área total de cada parche identificado en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Especies de árboles: Ag= *Avicennia germinans*; Ce= *Conocarpus erectus*; Lr= *Laguncularia racemosa*; Rm= *Rizophora mangle*. n= número de parcelas tomadas para cada valor.

Parche	Especie de mangle	No. de árboles	Altura (m)		Copa del árbol (m <sup>2</sup> )		Cobertura del dosel (%)		Nivel de inundación (cm)		Área total (ha)*
			<i>x</i>	$\pm$ DE	<i>x</i>	$\pm$ DE	<i>x</i>	$\pm$ DE	<i>x</i>	$\pm$ DE	
P1	Ag	224 <sub>n=3</sub>	6,54	0,45	24,03	18,9	6,64	2,48	16,97	4,66	0,54 <sub>n=18</sub>
	Ce	34	7,72	1,56	7,18	2,96					
	Ag	1955 <sub>n=36</sub>	2,26	0,84	4,86	4,34					
P2	Lr	7	4,31	0,74	7,45	5,88	0,19	0,37	6,03	9,86	5,61 <sub>n=187</sub>
P3	Ag	242 <sub>n=5</sub>	1,87	0,4	6,56	5,59	0,24	0,33	1,66	2,35	0,72 <sub>n=24</sub>
P4	Ce	473 <sub>n=10</sub>	3,5	1,01	10	7,31	0,04	0,07	0	0	1,59 <sub>n=53</sub>
P5	Ag	122 <sub>n=9</sub>	2,95	0,72	12,52	9,17	2,76	2,98	0	0	1,44 <sub>n=48</sub>
P6	Ag	333 <sub>n=3</sub>	1,87	0,42	1,26	0,49	0	0	57,2	6,71	0,48 <sub>n=16</sub>
P7	Ag	94 <sub>n=6</sub>	1,96	0,46	2,75	1,67	0,23	0,37	30,02	16,16	0,99 <sub>n=33</sub>
P8	Ag	621 <sub>n=18</sub>	1,91	0,66	2,47	1,95	0	0	52,8	15,25	2,79 <sub>n=393</sub>
P9	Rm	60 <sub>n=6</sub>	5,41	1,51	45,72	24,82	7,43	4,44	17,18	13,63	0,84 <sub>n=28</sub>

Cuadro 3. Distribución del número de nidos de garzas por parche en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas, de marzo a agosto de 2018. n= número total de parcelas donde se registraron nidos.

Especie	Parches								
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9
	n=3	n=21	n=5	n=1	n=1	n=3	n=4	n=15	n=6
<i>Ardea alba</i>		84	-	11	2	-	-	-	8
<i>Egretta rufescens</i>	25	12	-	-	15	16	2	25	35
<i>Nycticorax nycticorax</i>	-	5	5	-	6	1	1	1	42
<i>Cochlearius cochlearius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	35
<i>Egretta tricolor</i>	-	49	6	-	-	73	14	71	-
<i>Egretta caerulea</i>	-	7	-	-	-	-	-	26	-
<i>Egretta thula</i>	-	18	1	-	-	48	5	70	-
<i>Bubulcus ibis</i>	-	112	1	-	-	70	8	108	-
Total de nidos	25	287	13	11	23	208	30	301	120

Cuadro 4. Media y desviación estándar ( $\bar{x} \pm DE$ ) de las variables medidas a nivel del sitio de nido y parcela en la colonia de anidación de la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas. Abreviatura: ARAL=*Ardea alba*; EGRU= *Egretta rufescens*; NYCNY=*Nycticorax nycticorax*; COCO=*Cochlearius cochlearius*; EGTRI=*Egretta tricolor*; EGCAE=*Egretta caerulea*; EGTHU=*Egretta thula*; BUIB=*Bubulcus ibis*.

Especie n=no. nidos	Nido		Sitio de nido			Nivel parcela			
	Altura del nido (m)	Diámetro externo del nido (cm)	Altura árbol (m)	Cobertura de la copa del árbol (m <sup>2</sup> )	Cobertura vegetal sobre el nido %	DAP	Nivel de inundación (cm)	Cobertura del dosel %	DLM (m)
ARAL n=105	0,52±0,70 <sup>a</sup>	35,57±9,43 <sup>a</sup>	2,73±0,10 <sup>a</sup>	14,54±17,91 <sup>a</sup>	0,58±1,56 <sup>a</sup>	9,39±7,94 <sup>a</sup>	7,19±5,38 <sup>a</sup>	1,31±3,07 <sup>a</sup>	13,80±10,20 <sup>a</sup>
EGRU n=130	1,82±1,73 <sup>b</sup>	32,84±8,51 <sup>b</sup>	3,86±0,09 <sup>b</sup>	19,19±22,58 <sup>a</sup>	6,75±9,23 <sup>b</sup>	8,10±4,24 <sup>a</sup>	33,05±24,64 <sup>b</sup>	5,42±4,84 <sup>c</sup>	33,95±47,41 <sup>b</sup>
NYCNY n=61	2,43±1,26 <sup>c</sup>	28,74±6,66 <sup>c</sup>	4,60±0,14 <sup>c</sup>	41,34±29,56 <sup>b</sup>	16,34±15,96 <sup>c</sup>	7,87±3,11 <sup>a</sup>	23,34±20,71 <sup>c</sup>	6,35±4,55 <sup>d</sup>	11,84±25,31 <sup>a</sup>
COCO n=35	4,21±0,75 <sup>d</sup>	19,68±2,86 <sup>d</sup>	5,54±0,18 <sup>d</sup>	72,11±5,36 <sup>c</sup>	21,78±2,47 <sup>d</sup>	9,21±1,95 <sup>a</sup>	25,92±16,53 <sup>bc</sup>	10,71±1,39 <sup>e</sup>	0,17±0,20 <sup>a</sup>
EGTRI n=213	1,02±0,65 <sup>e</sup>	22,32±4,28 <sup>de</sup>	1,89±0,07 <sup>e</sup>	2,46±3,35 <sup>d</sup>	0,89±3,00 <sup>a</sup>	5,71±2,59 <sup>b</sup>	47,47±17,56 <sup>d</sup>	0,02±0,10 <sup>b</sup>	84,38±49,44 <sup>c</sup>
EGCAE n=33	0,84±0,31 <sup>ae</sup>	22,34±2,91 <sup>de</sup>	1,63±0,19 <sup>e</sup>	2,07±1,95 <sup>d</sup>	1,01±3,66 <sup>a</sup>	4,98±1,93 <sup>b</sup>	45,15±14,04 <sup>de</sup>	0,01±0,02 <sup>b</sup>	77,09±23,36 <sup>c</sup>
EGTHU n=142	1,04±0,44 <sup>e</sup>	23,61±4,70 <sup>e</sup>	1,84±0,09 <sup>e</sup>	2,30±1,96 <sup>d</sup>	1,60±4,85 <sup>a</sup>	5,72±3,21 <sup>b</sup>	52,82±15,25 <sup>e</sup>	0,02±0,16 <sup>b</sup>	96,14±58,85 <sup>c</sup>
BUIB n=299	0,97±0,44 <sup>e</sup>	23,97±4,15 <sup>e</sup>	1,82±0,06 <sup>e</sup>	1,98±1,69 <sup>d</sup>	0,76±2,47 <sup>a</sup>	5,10±2,37 <sup>b</sup>	44,62±16,11 <sup>d</sup>	0,02±0,02 <sup>b</sup>	75,51±39,66 <sup>c</sup>
Prueba P	F=105,04 P<0,0001	F=97,28 P<0,0001	F=136,76 P<0,0001	F=134,90 P<0,0001	F=99,8 P<0,001	F=24,86 P<0,0001	F=89,41 P<0,0001	F=211,50 P<0,0001	F=89,41 P<0,0001

Figura 1. Distribución de nueve parches de vegetación identificados con cuadrículas de 20 m x 15 m en Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

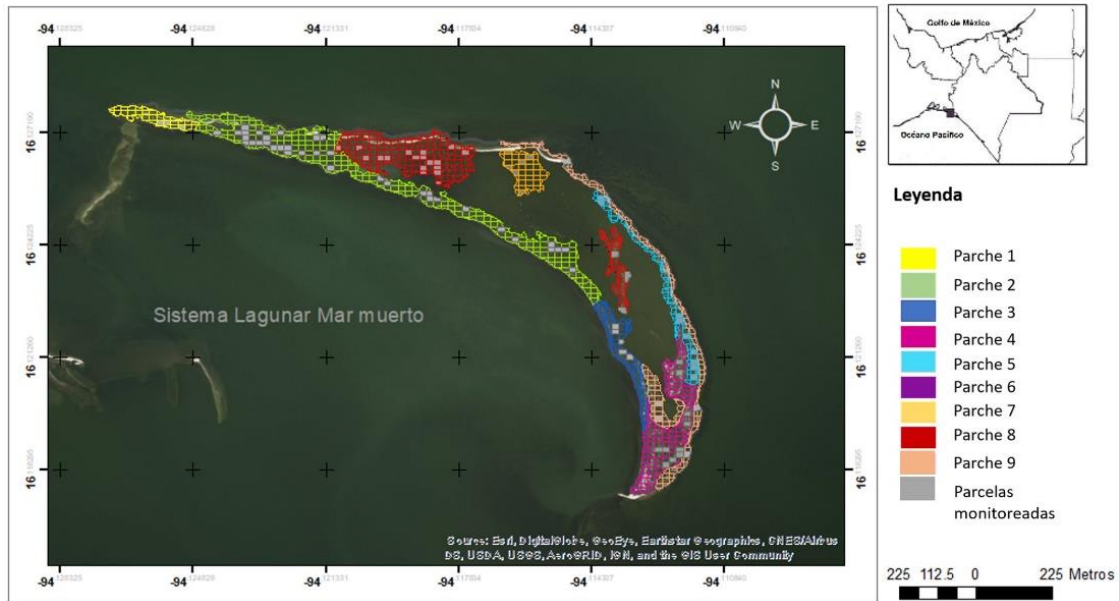
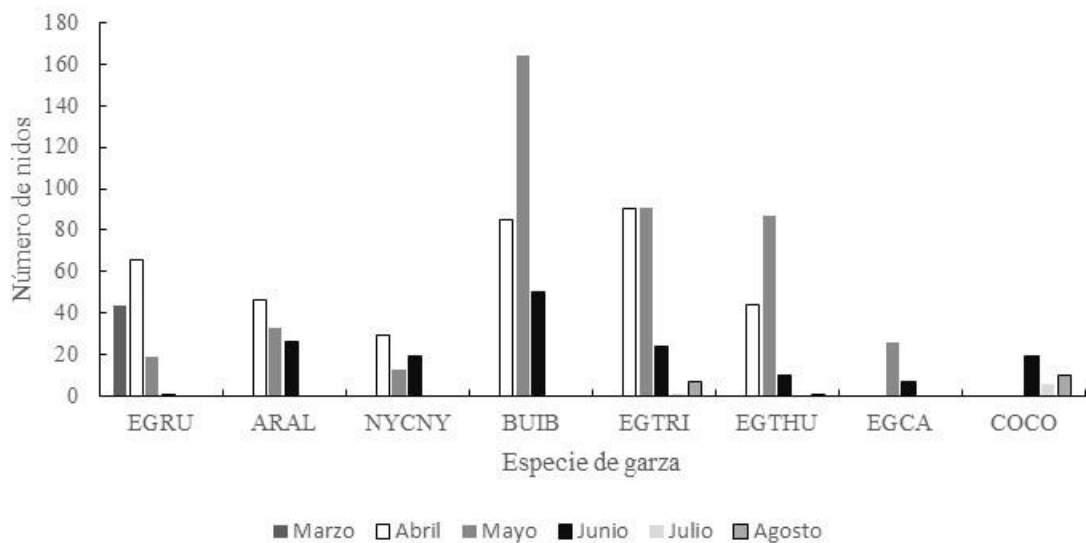


Figura 2.- Número total de nidos mensuales de las ocho especies de garzas de marzo a agosto de 2018 en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.



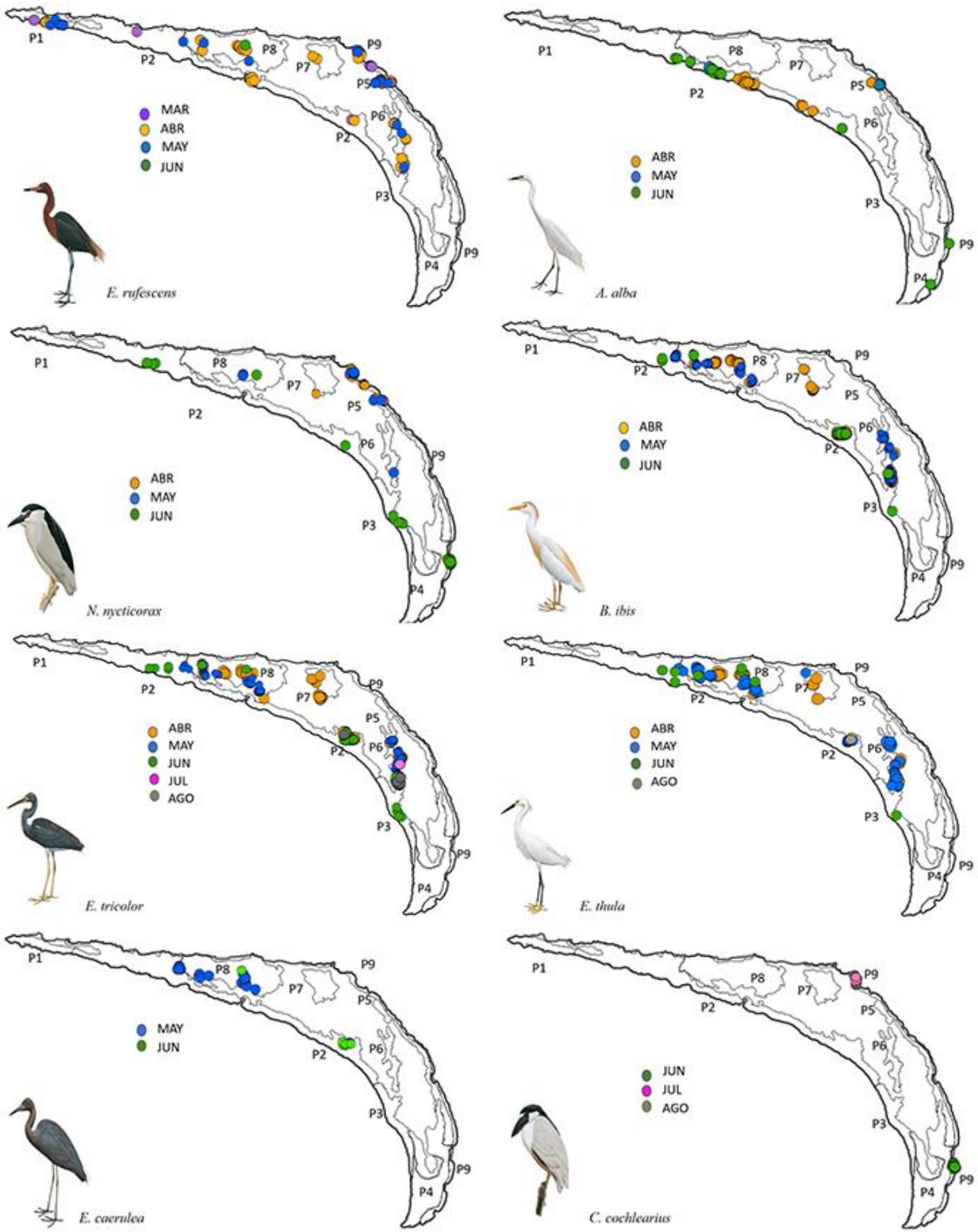


Figura 3. Distribución mensual de los nidos de ocho especies de garzas en la Isla Pájaros, Oaxaca-Chiapas.

Figura 4. Ordenamiento multidimensional (NMDS) de las especies de garzas en función a las variables ambientales y de vegetación obtenidas de los sitios de nido. Especies de garzas:

AA=*Ardea alba*, ER=*Egretta rufescens*, NN=*Nycticorax nycticorax*, CC=*Cochlearius*

*cochlearius*, ETR=*Egretta tricolor*; EC=*Egretta caerulea*, ETH=*Egretta thula*, BI=*Bubulcus ibis*.

Variables medidas: Cob\_parcela= Cobertura dosel en la parcela; Cob\_copa= diámetro de la copa del árbol; Cob\_nido= cobertura de la vegetación sobre el nido; No. ramas que sostienen el nido;

Alt\_arbol= altura del árbol; DAP=diámetro a la altura del pecho; Nivel de inundación; DLM= distancia a la línea de marea.

