



El Colegio de la Frontera Sur

Variación en la abundancia de los gremios tróficos de aves en los humedales de Cozumel como respuesta a la composición del paisaje a múltiples escalas

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

Jessica Thompson Ambriz

2017



El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de las Casas, Chiapas 28 junio de 2017

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Jessica Thompson Ambriz

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada:

“Variación en la abundancia de los gremios tróficos de aves en los humedales de Cozumel como respuesta a la composición del paisaje a múltiples escalas”

Para obtener el grado de **Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

	Nombre	Firma
Director	<u>Dr. Miguel Angel Martínez Morales</u>	_____
Asesora	<u>Dra. Claudia E. Moreno Ortega</u>	_____
Asesor	<u>Dr. José Luis Rangel Salazar</u>	_____
Sinodal adicional	<u>Dra. Paula Lidia Enríquez Rocha</u>	_____
Sinodal adicional	<u>Dr. Jorge L. León Cortés</u>	_____
Sinodal suplente	<u>Dr. Jorge Correa Sandoval</u>	_____

A todos a aquellos que dedican su vida al estudio y la defensa de la vida silvestre.
A mi padre Alberto Thompson y a mi abuelo Alberto Thompson por inculcarme su
amor por la naturaleza.

A mi madre Ana Luisa Ambriz por enseñarme a confiar en mí.
A todos los que contribuyeron para que este trabajo fuera posible.

Agradecimientos

Al Dr. Miguel Angel Martínez quien con paciencia y dedicación dirigió mi trabajo y me brindo las herramientas para hacer posible este estudio. ¡Gracias por todo su apoyo!

A los miembros de mi comité tutorial, el Dr. José Luis Rangel y la Dra. Claudia Moreno, por todo su apoyo y por orientarme en la realización de este estudio a través de sus observaciones.

Al Dr. Darío Navarrete y a Angélica Zapi por su contribución en la realización del componente geográfico de este estudio.

Al M. en C. Mateo Ruiz Taylor, por sus aportaciones teóricas y su paciencia.

A mis lectores, los doctores Paula Enríquez, Jorge León y Jorge Correa, por sus valiosas observaciones.

A FPMC (Fundación de Parques y Museos de Cozumel) y CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) por el enorme apoyo logístico brindado; y en particular a Héctor González, José Benavides, Itzel Arista y Christopher González, quienes con la mejor disposición me brindaron su ayuda haciendo posible la realización del trabajo de campo.

A Thalia González, Noél Rivas, Paulina Sabido, Griselda Jorge, Javier Chaun, David Macías, Jorge Villanueva, y a todos aquellos que madrugaron conmigo y me ayudaron en campo. ¡Gracias por brindarme su amistad y compartir esta experiencia!

A mi familia por siempre apoyarme y darme su amor.

A mis amigos ecosureños por las enseñanzas, las alegrías y todo el apoyo incondicional.

A Cozumel y a los playeritos por ser tan fascinantes.

A El Colegio de la Frontera Sur por contribuir en mi formación personal y profesional; y por permitirme conocer otras realidades.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgar la beca que me permitió realizar un posgrado.

Índice

Capítulo 1	1
Introducción.....	2
Capítulo 2	9
Resumen.....	10
Introducción.....	11
Métodos.....	13
Resultados.....	17
Discusión.....	18
Agradecimientos.....	22
Literatura citada.....	23
Cuadros.....	27
Figuras.....	30
Capítulo 3	36
Conclusiones.....	37
Literatura citada	40
Anexos	45

Resumen

El entendimiento de las relaciones entre la abundancia de las especies y el paisaje a través de múltiples escalas espaciales es esencial para generar propuestas de manejo y conservación de las aves en humedales costeros. En este estudio buscamos comprender cómo la abundancia de las aves en los gremios tróficos varía en relación a la composición y heterogeneidad del paisaje en los humedales de la Isla Cozumel a través de tres escalas espaciales de análisis (paisajes con 145, 300 y 850 m de radio). Tanto la composición como la heterogeneidad del paisaje fueron factores determinantes en la abundancia de las aves en los humedales de Cozumel. Sin embargo, la respuesta en la abundancia de las especies varió entre gremios tróficos y a través de las escalas espaciales. La heterogeneidad del paisaje se relacionó positivamente con la abundancia de las aves en la mayoría de los gremios tróficos principalmente en los paisajes con 145 m de radio. La abundancia de las especies que consumen organismos acuáticos, se relacionó positivamente con el área de las lagunas estuarinas en los paisajes con 850 m de radio; sin embargo, en paisajes con 145 y 300 m de radio, las respuestas variaron entre gremios tróficos. La abundancia de las aves herbívoras acuáticas se relacionó positivamente con el área de los humedales herbáceos en los paisajes con 145 m de radio. La abundancia de las aves en los gremios tróficos que consumen recursos terrestres se relacionó positivamente con el área de las coberturas que representan vegetación con estrato arbóreo, entre ellas manglar, en los paisajes con 145 y 300 m de radio. La información generada debe ser usada para el diseño de estrategias de manejo que permitan conservar la diversidad de aves en los humedales de Cozumel.

Palabras clave: heterogeneidad del paisaje, ecología del paisaje, requerimientos ecológicos, conservación

Capítulo 1

Introducción

Los humedales son comunidades bióticas compuestas por plantas y animales adaptados a aguas poco profundas de régimen dinámico (Weller 1999). Los humedales se caracterizan por ser ambientes dinámicos capaces de mantener una gran diversidad biológica (Weller 1999). Los humedales son fundamentales para mantener procesos ecosistémicos que derivan en servicios ecológicos tales como la recarga de los mantos freáticos, la protección de los litorales, la captura de carbono, la estabilización del clima y los suministros de agua, así como la depuración de aguas contaminadas (Mitsch y Gosselink 2000). Además, los humedales proveen a las aves los recursos necesarios para su supervivencia y reproducción; y a su vez las aves son un componente biótico sobresaliente de los humedales. Las aves participan en la dispersión de invertebrados, semillas y algas, inciden sobre la sucesión vegetal de los humedales al forrajear selectivamente sobre determinadas especies de plantas, regulan las poblaciones de sus presas directamente e indirectamente las de otras especies que interactúan con sus presas, e incorporan nutrientes a la columna de agua en forma de materia fecal y de sus propios restos (Weller 1999).

El incremento de las actividades humanas y sus efectos adversos sobre los hábitats de las aves que habitan humedales tienen como consecuencia la reducción de sus tamaños poblacionales (e.g. Benoit y Askin 1999). Frente a esta problemática y dada la importancia de las aves en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, en las últimas décadas ha aumentado rápidamente el número de estudios cuantitativos dirigidos a entender los factores que inciden en el uso de los humedales por las aves (e.g. Brown y Dinsmore 1986, Naugle et al. 1999, Fairbairn y Dinsmore 2001, Guadagnin et al. 2005, Taft y Haig 2006, Guadagnin et al. 2009, Tozer et al. 2010, Brandolin y Blendinger 2015, Castro-Tavares et al. 2015). Como resultado, diversos estudios concluyen que integrar el conocimiento de los requerimientos ecológicos de las especies que conforman los ensambles de aves locales en el marco de la ecología del paisaje es importante en la planeación de estrategias de manejo para la conservación de las aves acuáticas y sus hábitats (Ma et al. 2010).

A partir del estudio de la ecología del paisaje, es posible obtener una caracterización cuantitativa de los atributos del paisaje y con ello evaluar cómo las características del paisaje inciden sobre los patrones de diversidad de las especies (Turner et al. 2001). Sin embargo, la detección de patrones depende de la escala en cual se estudia un proceso (Wiens 1989, Orians y Wittenberger 1991). La extensión de la escala de análisis fija los límites de la investigación debido a la imposibilidad de inferir hacia escalas más finas o gruesas a partir de los patrones detectados a una determinada escala (Levine 1992). El presente estudio se enmarca dentro de la ecología de la conservación, por lo cuál usé el siguiente concepto de paisaje: unidad espacial heterogénea delimitada arbitrariamente en función del interés biológico y sus interrelaciones (Turner et al. 2001).

Para comprender las relaciones entre los organismos y las características del paisaje es necesario considerar que las especies perciben su entorno a múltiples escalas espaciales (Wiens 1989). Los organismos a través de sus movimientos y con base en su capacidad de dispersión seleccionan los hábitats que les permiten obtener sus requerimientos ecológicos (Orians y Wittenberger 1991, Dunning et al. 1992). Entendiendo hábitat como el conjunto de factores físicos y ambientales que permiten la supervivencia y reproducción de una especie (Block y Brennan 1993). El proceso de selección del hábitat es de naturaleza jerárquica y en él intervienen mecanismos que ocurren a diferentes escalas espacio-temporales (Wiens 1989a). La selección del hábitat parte de la elección del rango geográfico o físico de la especie, seguido por el ámbito hogareño del individuo o grupo social, y la posterior elección de sitios o componentes específicos dentro del ámbito hogareño (Johnson 1980).

Un método comúnmente usado para determinar la importancia de la composición del paisaje y otros factores ambientales sobre la distribución y diversidad de las especies consiste en relacionar las características del paisaje con su abundancia. La influencia de la composición del paisaje sobre la diversidad de las aves en los humedales ha sido estudiada en diferentes escalas espaciales desde hace casi dos décadas, principalmente en ambientes templados (e.g. Brown y Dinsmore 1986, Naugle et al. 1999, Fairbairn y Dinsmore 2001, Taft y Haig 2006, Tozer et al. 2010), y recientemente en ambientes tropicales (e.g., Guadagnin et al.

2005, Guadagnin et al. 2009, Castro-Tavares et al. 2015). La mayoría de las aves acuáticas tienen una gran capacidad de dispersión que les permite desplazarse hasta varios kilómetros en sus movimientos diarios (Elphick 2008). Sin embargo, se ha demostrado que seleccionan sus hábitats a través de diferentes escalas espaciales que van desde miles de hectáreas (e.g., Hoffman et al. 1994, Bancroft et al. 2002, Brennan 2006, Taft y Haig 2006) hasta áreas menores a una hectárea (e.g. Benoit y Askins 2002, Brandolin y Blendinger 2015). Por ejemplo, Brown y Dinsmore (1986) analizaron la relación entre la estructura del paisaje y la riqueza de aves acuáticas en pantanos dentro de distintas áreas concéntricas alrededor de los sitios de muestreo, los autores demostraron que dentro de los primeros 5 km alrededor de cada sitio, el área total de humedales explica el 42% de la variación en la riqueza de aves. Así como, en las playas de los humedales estudiados por Brennan (2006), la abundancia de los Charadriiformes, se relaciona con la proporción de campos agrícolas y el número de humedales dentro de los primeros 10 km de radio; mientras que el número de humedales dentro de los primeros 5 km de radio se relaciona con la abundancia de los Anseriformes. En una escala considerada como “fina” por los autores dada la capacidad de dispersión de aves estudiadas, Pierce y Gawlik (2010) demostraron que en los Everglades de Florida las aves acuáticas vadeadoras seleccionan sus hábitats con base en las características de la vegetación y el sustrato en paisajes con extensión de 25 ha.

Cuando los elementos que conforman el paisaje varían en composición y configuración espacial, esta variación confiere heterogeneidad al paisaje (Fahrig et al. 2011). La heterogeneidad del paisaje influye de manera positiva sobre la diversidad de aves cuando permite la coexistencia entre especies pertenecientes al mismo nivel trófico (Levin 1974), y el establecimiento de especies que aprovecha diferentes recursos (Orians y Wittenberger 1991). Sin embargo, la heterogeneidad del paisaje puede incidir de manera negativa cuando se reduce el área de ambientes preferidos por especies que dependen de recursos limitados a pocos tipos de ambientes (Fahrig et al. 2011). El entendimiento del papel de la heterogeneidad sobre los patrones de distribución y diversidad de las especies ha ayudado a esclarecer relaciones poco comprendidas con relación al tamaño de los humedales y la estructura de la vegetación (e.g., Brown y Dinsmore 1986, Colwell y Taft 2000, Fairbairn y Dinsmore 2001). Al interior de los humedales la variación en las

condiciones de profundidad, vegetación, salinidad, sustratos, incide sobre la composición y diversidad de las aves. Por ejemplo, se ha identificado que los humedales con una tasa de vegetación emergente y espejos de agua del 50% mantienen una gran diversidad de aves debido al incremento en la heterogeneidad del humedal (Weller y Spatcher 1965, Murkin et al. 1982). En relación al área total de los humedales, esta influye positivamente sobre la diversidad de aves cuando los humedales de gran extensión presentan una mayor variedad de condiciones ambientales que los humedales de menor tamaño (e.g., Colwell y Taft 2000, Paszkowski y Tonn 2000). Sin embargo, los humedales pequeños llegan a albergar una diversidad mayor de especies de aves que los humedales de mayor tamaño cuando presentan perímetros irregulares que incrementan la heterogeneidad (Kaminski y Prince 1984). De la misma manera, la proximidad entre humedales puede llegar a incidir sobre la diversidad de aves, debido a que la presencia de complejos de humedales incrementa la heterogeneidad del paisaje (Brown y Dinsmore 1986, Craig y Beal 1992). Por otra parte, la magnitud con que la heterogeneidad del paisaje incide sobre los patrones de diversidad de las especies depende de la escala de análisis.).

Sin embargo, debido a que la composición del paisaje influye de manera diferencial sobre las especies con base en sus requerimientos ecológicos y en su capacidad de dispersión no es posible hacer generalizaciones (Orians y Wittenberger 1991, Dunning et al. 1992). Las especies con mayor capacidad de dispersión son menos sensibles a las características del paisaje en áreas menores a su ámbito hogareño con respecto a las especies con menor capacidad de dispersión (Turner et al. 2001). Por ejemplo, en los humedales de las pampas argentinas, el incremento de la agricultura en la región ha tenido como consecuencia la pérdida de conectividad entre humedales, lo cual influye de manera negativa sobre la abundancia de las especies con poca movilidad, las cuales son más abundantes en paisajes altamente conectados en donde pueden acceder a un mayor número de recursos distintos (e.g. Brandolin y Blendinger 2015).

Por otra parte, las características de los humedales afectan de manera diferente a las especies de aves especialistas con respecto a las generalistas (Turner et al. 2001). La diferencia en la capacidad de persistir en fragmentos de

hábitats remanentes entre especies generalistas y especialistas, está dada, entre otros factores, porque las especies generalistas tienen la capacidad de usar porciones pequeñas de ambientes naturales distintos (Andrén 1994). Por ejemplo, en las marismas salobres estudiadas por Benoit y Askins (2002) en Connecticut, el área del humedal influye positivamente sobre la abundancia de las especies de aves especialistas de prados de hierba corta, pero no sobre la abundancia de las especies generalistas.

Las especies con requerimientos ecológicos similares tienden a responder de manera semejante a la composición y heterogeneidad del paisaje. Brandolin y Blendinger (2015) demostraron a través del estudio de un ensamble de aves en los humedales de las Pampas Argentinas, que a pesar de encontrar respuestas especie-específicas a las características de los humedales, estas respuestas convergen entre especies con requerimientos ecológicos semejantes. Con base en lo anterior usé una aproximación basada en el concepto de gremio para estudiar la relación entre la composición y heterogeneidad del paisaje y la estructuración de los ensambles de aves en los humedales de Cozumel. Entendiendo gremio como un grupo de especies que usan la misma clase de recursos de una manera similar. El término agrupa especies sin considerar su relación taxonómica (Root 1967). Agrupé a las especies con base en sus requerimientos tróficos, dada la importancia de la repartición de los recursos tróficos en la estructuración de los ensambles de aves (Wiens 1989).

En la región del Caribe la mayor amenaza que enfrentan tanto las especies residentes como las migratorias es la pérdida de hábitat por alteración, deforestación y establecimiento de desarrollos urbanos y turísticos (Wunderle y Waide 1994, Escalante-Pliego y Macouzet 1997). A pesar del incremento constante de actividades turísticas en la isla Cozumel (en adelante Cozumel), aún mantiene poco alterada una importante extensión de sus ambientes naturales (Escalante-Pliego y Macouzet 1997). Cozumel es considerada, con base en los criterios de Birdlife International, como un “área de importancia para la conservación de las aves (AICA)” (Arizmendi y Márquez 2000). La avifauna de Cozumel se compone de al menos 310 especies de aves entre las cuales figuran 19 taxa endémicos, especies residentes, residentes de verano, visitantes de invierno, migratorias transitorias y visitantes

ocasionales (MacKinnon 2016, no publicado). La enorme riqueza de aves que habita Cozumel se debe tanto a su privilegiada localización geográfica como a la variedad de ambientes que alberga en su interior. Cada año miles de aves migratorias que usan la ruta migratoria del Atlántico se detienen en la isla a pasar el invierno o descansar antes de continuar su migración hacia Centro y Sudamérica (Faaborg y Arendt 1989). La vegetación de Cozumel se encuentra entre las más desarrolladas de las islas de la península de Yucatán (Flores y Espejel 1994) y está conformada por selvas (baja caducifolia y mediana subcaducifolia), manglares, tular, dunas costeras y vegetación halófila (Téllez et al. 1989). Además, a pesar de su cercanía a las costas de Yucatán la avifauna de Cozumel difiere de la del continente por presentar endemismos y especies caribeñas (Howell 2004). Los humedales de Cozumel se consideran “sitios prioritarios para la conservación de las aves” debido a que proporcionan sitios de alimentación, refugio y anidación a un gran número de especies de migratorias y residentes; entre ellas especies amenazadas como *Patagioenas leucocephala* y taxa endémicas como *Chlorostilbon forficatus* y *Melanoptila glabrirostris cozumelana* (Arizmendi y Márquez 2000).

A pesar de que la mayor parte de los humedales de Cozumel se encuentran protegidos por decretos federales y estatales (CONANP 2012), el constante crecimiento de las actividades turísticas demanda la creación de caminos y áreas urbanas continua provocando la destrucción de manglares y el relleno de zonas inundables (RAMSAR, 2014). Entre las estrategias de conservación que se llevan a cabo en los ecosistemas de Cozumel se encuentra la restauración de los manglares en las lagunas estuarinas (CONANP 2013). Para la restauración de los manglares a menudo se requiere modificar la microtopografía y los flujos del agua de las lagunas, lo cual a su vez ocasiona cambios en la estructura y distribución de la vegetación acuática (Flores-Verdugo et al. 2006).

Con base en la importancia de las características del paisaje sobre la estructuración de los ensambles de aves (Dunning et al. 1992) y ante la inminente modificación de los humedales de Cozumel y sus ambientes adyacentes (CONANP 2013, RAMSAR 2014), el objetivo de mi trabajo es comprender cómo la abundancia de las aves varía a través de la variación de la composición y heterogeneidad en los humedales de Cozumel a través de múltiples escalas espaciales. Realicé la

caracterización del paisaje en función de dos conceptos: (a) la composición del paisaje, la cual comprende la identidad y extensión de las coberturas que conforman el paisaje (Turner et al. 2001); y (b) la heterogeneidad del paisaje, la cual se refiere al número y proporción relativa de las coberturas del paisaje, de tal forma que un paisaje será más heterogéneo si incluye un mayor número de tipos de coberturas y si las coberturas tienen una distribución equitativa por cubrir una extensión similar en el paisaje (Fahrig et al. 2011). Consideré tres escalas espaciales de análisis que comprenden paisajes con 145, 300 y 850 m de radio. Debido a la dimensión de los paisajes, mi estudio puede ser considerado a “escala fina” en el contexto de selección de hábitat de aves con gran capacidad de dispersión, como rapaces o vadeadoras. Utilicé esta aproximación debido a que el estudio de la heterogeneidad del paisaje a “escalas finas” puede llegar a hacer evidentes patrones en la abundancia de las aves, que resultarían poco evidentes en escalas más amplias (Levin 1974) y dada la importancia de comprender las relaciones entre el hábitat y las especies al interior de las lagunas para la conservación de las aves de Cozumel.

Mis predicciones fueron las siguientes: (a) la composición y extensión de las coberturas contribuirán a explicar en menor medida la abundancia de las aves que consumen una gran diversidad de recursos (e.g., omnívoros terrestres, consumidores de invertebrados y vertebrados acuáticos), con respecto a la abundancia de las aves con dietas más restringidas (e.g. herbívoros acuáticos, piscívoros); (b) la heterogeneidad del paisaje incidirá positivamente sobre la abundancia de las aves con capacidad de dispersión limitada (e.g. herbívoros acuáticos, insectívoros terrestres) en los paisajes con 145 y 300 m de radio; (c) la heterogeneidad del paisaje incidirá positivamente sobre las abundancias de los gremios con mayor capacidad de dispersión (e.g. piscívoros, consumidores de invertebrados acuáticos) en los paisajes con 850 m de radio.

Capítulo 2

Variación en la abundancia de aves en gremios tróficos en respuesta a la composición del paisaje a múltiples escalas en los humedales de Cozumel

Jessica Thompson-Ambriz¹, Claudia E. Moreno², José Luis Rangel-Salazar¹ y Miguel Angel Martínez-Morales¹

¹Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. Barrio de María Auxiliadora, 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

²Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5, 42186 Pachuca, Hidalgo, México.

* mmartinez@ecosur.mx

Resumen

El entendimiento de las relaciones entre la abundancia de las especies y el paisaje a través de múltiples escalas espaciales es esencial para generar propuestas de manejo y conservación de las aves en humedales costeros. En este estudio buscamos comprender cómo la abundancia de las aves en los gremios tróficos varía en relación a la composición y heterogeneidad del paisaje en los humedales de la Isla Cozumel a través de tres escalas espaciales de análisis (paisajes con 145, 300 y 850 m de radio). Tanto la composición como la heterogeneidad del paisaje fueron factores determinantes en la abundancia de las aves en los humedales de Cozumel. Sin embargo, la respuesta en la abundancia de las especies varió entre gremios tróficos y a través de las escalas espaciales. La heterogeneidad del paisaje se relacionó positivamente con la abundancia de las aves en la mayoría de los gremios tróficos principalmente en los paisajes con 145 m de radio. La abundancia de las especies que consumen organismos acuáticos, se relacionó positivamente con el área de las lagunas estuarinas en los paisajes con 850 m de radio, sin embargo, en paisajes con 145 y 300 m de radio, las respuestas variaron entre gremios tróficos. La abundancia de las aves herbívoras acuáticas se relacionó positivamente con el área de los humedales herbáceos en los paisajes con 145 m de radio. La abundancia de las aves en los gremios tróficos que consumen recursos terrestres se relacionó positivamente con el área de las coberturas que representan vegetación con estrato arbóreo en los paisajes con 145 y 300 m de radio. La información generada puede ser usada para el diseño de estrategias de manejo que permitan conservar la diversidad de aves en los humedales de Cozumel.

Palabras clave: heterogeneidad del paisaje, ecología del paisaje, requerimientos ecológicos, conservación.

Abstract

Determining the response of bird abundance to landscape characteristics at different scales is essential to understanding diversity patterns of bird assemblages. Our study identified the influence of landscape composition as determinant of bird abundance over the trophic guilds that inhabit the wetlands and surrounding habitats of the Caribbean island Cozumel. We found variation on abundance responses across trophic guilds and scales. At the landscapes of 145 m radius, species abundance from the trophic guilds was explained by landscape heterogeneity, but not often at landscapes of 300 and 850 m radius. Trophic guilds that feed over aquatic invertebrates and vertebrates responded to the extent of estuarine lagoons at 850 m radius landscapes, and showed inter-guild variation in responses to landscape composition factors at 145 and 300 m radius landscapes. Aquatic herbivorous responded to extent of lagoons with marsh vegetation at 145 m

landscapes. At 145 and 300 m radius landscapes, the abundance of terrestrial guilds were related to the extent of native forests in conjunction with the native forest. This knowledge can be used for the design of appropriate conservation and management strategies in Cozumel, where the loss of natural environments due to the expansion of touristic development requires management strategies that ensure the permanence of the greatest diversity of birds.

Key words: landscape heterogeneity, landscape ecology, ecological requirements, conservation.

Introducción

La acelerada destrucción de los humedales y su reconocimiento como ambientes importantes para las aves han hecho aumentar rápidamente el número de estudios cuantitativos sobre los principales factores que determinan la diversidad y abundancia de las aves en los humedales (Ma *et al.* 2010). Sin embargo, para generar un mejor conocimiento y entendimiento de las interacciones entre los organismos y las alteraciones ambientales se requiere entender como la variación en las características del paisaje determinan la distribución espacial, composición y abundancia de los organismos (Turner *et al.* 2001). A partir del estudio de la ecología del paisaje es posible obtener una caracterización cuantitativa de los atributos del paisaje y con ello evaluar cómo las características del paisaje explican los patrones de diversidad de las especies (Turner *et al.* 2001). Entendiendo paisaje como una unidad espacial heterogénea arbitrariamente delimitada en función del interés biológico y sus interrelaciones (Turner *et al.* 2001). El concepto “composición del paisaje” comprende la identidad y extensión de las coberturas que conforman el paisaje, así como su distribución proporcional (Turner *et al.* 2001). En diversos ambientes, la abundancia y diversidad de las aves acuáticas es explicada principalmente por el área de los humedales (e.g. Brown y Dinsmore 1986, Fairbairn y Dinsmore 2001, Guadagnin *et al.* 2005, Tozer *et al.* 2010) y la identidad de las coberturas que conforman el paisaje (e.g., Fairbairn y Dinsmore 2001, Naugle *et al.* 2001, Guadagnin *et al.* 2009). Sin embargo, los requerimientos de hábitat de las aves acuáticas difieren entre especies y grupos de especies (e.g. Brandolin y Blendinger 2015). Por lo cual, las estrategias de manejo deben de estar basada en el conocimiento del ensamble de aves local y sus requerimientos ecológicos (Ma *et al.* 2010).

Para comprender las relaciones entre los organismos y las características del paisaje es necesario considerar que las especies perciben su entorno a múltiples escalas espaciales (Wiens 1989a). La distribución de las especies en el ambiente surge de la interacción entre eventos biológicos (deterministas) y eventos impredecibles (estocásticos) (Hubbell 2001). Durante estos eventos, los organismos a través de sus movimientos y con base en su capacidad de dispersión seleccionan ambientes con las características físicas y ecológicas que les permiten persistir (Orians y Wittenberger 1991, Dunning *et al.* 1992). El proceso de selección del hábitat es de naturaleza jerárquica y en él intervienen mecanismos que ocurren a diferentes escalas espacio-temporales (Wiens 1989a). Por lo cual, considerar enfoques multiescalares resulta clave para entender los patrones de diversidad de las comunidades (Wiens 1989a).

La mayoría de las especies de aves acuáticas tienen la capacidad de desplazarse hasta varios kilómetros en sus movimientos diarios (Elphick 2008). Sin embargo, se ha demostrado que estas especies seleccionan sus hábitats con base en las características ambientales a través de escalas espaciales que van desde miles de hectáreas (e.g., Hoffman *et al.* 1994, Bancroft *et al.* 2002, Brennan 2006, Taft y Haig 2006) hasta áreas menores a una hectárea (e.g. Benoit y Askins 2002, Brandolin y Blendinger 2015). Por ejemplo, en las playas de los humedales estudiados por Brennan (2006), la abundancia de Charadriiformes se relaciona con la proporción de campos agrícolas y el número de humedales dentro de los primeros 10 km a la redonda; mientras que el número de humedales dentro de los primeros 5 km, determina la abundancia de los Anseriformes. Pierce y Gawlik (2010) demostraron que en los Everglades de Florida las aves

acuáticas veadoras seleccionan sus hábitats con base en las características de la vegetación y el sustrato en paisajes con extensión de 25 ha (escala considerada como “fina” por los autores dada la capacidad de dispersión de aves estudiadas).

Cuando los elementos que conforman el paisaje varían en su composición, esta variación le confiere heterogeneidad al paisaje (Fahrig *et al.* 2011). La heterogeneidad del paisaje influye de manera positiva sobre la diversidad de aves cuando permite la coexistencia entre especies pertenecientes al mismo nivel trófico (Levin 1974), así como el establecimiento de especies que aprovecha diferentes recursos (Orians y Wittenberger 1991). Sin embargo, la heterogeneidad del paisaje puede incidir de manera negativa cuando se reduce el área de los ambientes que proporcionan a las especies los recursos que necesitan para sobrevivir, especialmente cuando estos recursos están limitados a pocos tipos de ambientes (Fahrig *et al.* 2011).

Por otra parte, las características de los humedales afectan de manera diferente a especies especialistas y generalistas (Turner *et al.* 2001). La diferencia en la capacidad de persistir en fragmentos de hábitats remanentes entre especies generalistas y especialistas, está dada, entre otros factores, porque las especies generalistas tienen la capacidad de usar porciones pequeñas de ambientes naturales distintos (Andrén 1994). Por ejemplo, en las marismas salobres estudiadas por Benoit y Askins (2002) en Connecticut, el área del humedal influye positivamente sobre la abundancia de las especies de aves especialistas de prados de hierba corta, pero no sobre la abundancia de las especies generalistas.

Además, la composición del paisaje influye de manera diferencial sobre las especies con base en su capacidad de dispersión (Dunning *et al.* 1992). Las especies con mayor capacidad de dispersión son menos sensibles a las características de paisajes con extensiones menores a su ámbito hogareño, con respecto a las especies con menor capacidad de dispersión (Turner *et al.* 2001). Por ejemplo, en los humedales de las pampas argentinas, el incremento de la agricultura en la región ha tenido como consecuencia la pérdida de conectividad entre humedales, lo cual influye de manera negativa sobre la abundancia de las especies con poca movilidad, las cuales son más abundantes en paisajes altamente conectados en donde pueden acceder a un mayor número de recursos distintos (e.g. Brandolin y Blendinger 2015).

Las especies con requerimientos ecológicos similares tienden a responder de manera semejante a la composición y heterogeneidad del paisaje. Brandolin y Blendinger (2015) demostraron a través del estudio de un ensamble de aves en los humedales de las Pampas Argentinas, que a pesar de encontrar respuestas especie-específicas a las características de los humedales, estas respuestas convergen entre especies con requerimientos ecológicos semejantes. Con base en lo anterior usamos una aproximación basada en el concepto de gremio para estudiar la relación entre la composición y heterogeneidad del paisaje y la estructuración de los ensambles de aves en los humedales de Cozumel. Entendiendo gremio como un grupo de especies que usan la misma clase de recursos de una manera similar. El término agrupa especies sin considerar su relación taxonómica (Root 1967). Agrupé a las especies con base en sus requerimientos tróficos, dada la importancia de la repartición de los recursos tróficos en la estructuración de los ensamblajes de aves (Wiens 1989).

En la región del Caribe la mayor amenaza que enfrentan tanto las especies residentes como las migratorias es la pérdida de hábitat por alteración, deforestación y establecimiento de desarrollos urbanos y turísticos (Wunderle y Waide 1994, Escalante-Pliego y Macouzet 1997). A pesar de que la mayor parte de los humedales de Cozumel se encuentran protegidos por decretos federales y estatales (CONANP 2012), el constante crecimiento de la actividad turística continua provocando la destrucción de manglares y el relleno de zonas inundables como consecuencia de su transformación en caminos y conjuntos habitacionales (RAMSAR 2014).

Con base en la importancia de las características del paisaje sobre la estructuración de los ensambles de aves (Dunning *et al.* 1992) y ante la inminente modificación de los humedales de Cozumel (RAMSAR 2014), el objetivo de nuestro trabajo fue comprender cómo la abundancia de

las aves varía a través de la variación de la composición y heterogeneidad en los humedales de Cozumel a través de múltiples escalas espaciales. En este trabajo caracterizamos el paisaje en función de dos conceptos: la composición del paisaje y la heterogeneidad del paisaje. Consideramos tres escalas espaciales de análisis que comprenden paisajes con 145, 300 y 850 m de radio. Debido a la dimensiones de los paisajes, este estudio puede ser considerado a “escala fina” en el contexto de selección de hábitat de aves con gran capacidad de dispersión, como rapaces o vadeadoras (e.g. Pierce y Gawlik 2010). Usamos esta aproximación dada la importancia de comprender las relaciones entre el hábitat y las especies al interior de las lagunas para la conservación de las aves en Cozumel; y debido a que el estudio de la heterogeneidad del paisaje a “escalas finas” puede hacer evidentes patrones en la abundancia de las aves, que resultarían poco evidentes en escalas más amplias (Levin 1974).

Nuestras predicciones fueron las siguientes: (a) la composición y extensión de las coberturas contribuirán a explicar en menor medida la abundancia de las aves que consumen una gran diversidad de recursos (e.g., omnívoros terrestres, consumidores de invertebrados y vertebrados acuáticos), con respecto a la abundancia de las aves con dietas más restringidas (e.g. herbívoros acuáticos, piscívoros); (b) la heterogeneidad del paisaje incidirá positivamente sobre la abundancia de las aves con capacidad de dispersión limitada (e.g. herbívoros acuáticos, insectívoros terrestres) en los paisajes con 145 y 300 m de radio; (c) la heterogeneidad del paisaje incidirá positivamente sobre las abundancias de los gremios con mayor capacidad de dispersión (e.g. piscívoros, consumidores de invertebrados acuáticos) en los paisajes con 850 m de radio.

Métodos

Área de estudio

Cozumel es una isla oceánica de origen coralino (Davidson 1975) con un área de 478 km² (Martínez-Morales *et al.* 2009, Cuarón 2009). La isla se localiza en el mar Caribe a 17.5 km al noreste de la península de Yucatán (Figura 1) y presenta un clima tipo cálido húmedo con abundantes lluvias en verano, precipitación anual de 1570 mm y temperatura media anual de 25 °C (García 1981). Durante la época de secas la llegada de masas de aire frío originan lluvias ligeras e intermitentes que aportan aproximadamente el 30% de la precipitación anual (Flores y Espejel 1994). La vegetación de Cozumel se encuentra entre las más desarrolladas de las islas de la península de Yucatán (Flores y Espejel 1994) y está conformada por selvas (baja caducifolia y mediana subcaducifolia), dunas costeras y vegetación halófila, así como manglares, tulares, carrizales y popales que se localizan en los humedales de la isla (Téllez *et al.* 1989).

Los humedales de Cozumel están representados por dos grandes sistemas de lagunas estuarinas con comunicación temporal con el mar (con un área de 261 y 1007 ha, respectivamente); pequeñas lagunas someras separadas del mar por bordos arenosos; terrenos bajos anegados dominados por diversas asociaciones de mangle; humedales artificiales originados por el abandono de bancos de extracción de material pétreo; y humedales originados a partir de la transformación del manglar en un campo de golf (Ezcurra *et al.* 1985, obs. pers.). La variación en las condiciones de profundidad, oxigenación, hidroperiodo y salinidad que presentan los humedales de la isla permiten el establecimiento de distintas comunidades arbóreas y herbáceas. Las lagunas estuarinas comunicadas temporalmente con el mar tienen una zonación bien definida: en las planicies lodosas predominan extensos manglares monoespecíficos de mangle negro (*Avicennia germinans*) en asociación con arbustos halófilos (*Batis maritima* y *Salicornia* sp.) y en los bordes de las zonas profundas se presentan franjas de mangle rojo (*Rhizophora mangle*), que son remplazadas tierra adentro por manglares mixtos de mayor altura (Ezcurra *et al.* 1985, López-Portillo y Ezcurra 1989). En las lagunas sin comunicación con el mar se establecen diversas asociaciones de herbáceas acuáticas emergentes, flotantes y sumergidas, entre ellas: (a) popales dominados por *Sagittaria lancifolia* y vegetación flotante (*Nymphaea ampla*), (b) hidrófitas sumergidas (e.g. *Utricularia* sp. y *Naja* sp) en asociación con ciperáceas (principalmente *Eleocharis celullosa*) y el bejuco

Rhabdadenia biflora, (c) tule (*Typha dominguensis*), y (d) carrizo (*Cladium jamaicense*); en los bordes de estas lagunas se han establecido mangle rojo y mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*) (obs. pers.). En los suelos temporalmente inundados que se encuentran alejados de la costa y cuya salinidad es menor (con respecto a las lagunas estuarinas), se establecen islotes de mangle blanco (*Laguncularia racemosa*) y manglares mixtos dominados por mangle botoncillo en asociación con epífitas (bromelias, orquídeas y cactáceas) y helechos de manglar (e.g., *Acrostichum denaefolium*) (Ezcurra *et al.* 1985). Los bancos de extracción de material pétreo abandonados son colonizados por mangle botoncillo, carrizo, tule, bejucos y diversas ciperáceas (obs. pers.). Tierra adentro los manglares son remplazados por dunas costeras, tasistales y selvas (selva baja caducifolia y selva mediana subcaducifolia) (Téllez-Valdés y Cabrera-Cano 1987).

Muestreo del ensamble de aves

Realizamos el muestreo de aves con el método de puntos de conteo los cuales distribuimos a una distancia mínima de 300 m entre ellos (Ralph *et al.* 1995). Se determinaron 51 puntos de conteo en los humedales de Cozumel de la siguiente manera: 24 en lagunas costeras con comunicación al mar, 9 en lagunas sin comunicación con el mar (en adelante humedales herbáceos), 12 en bosques mixtos de mangle dominados por mangle botoncillo, 3 en bancos de extracción abandonados y 3 en manglares modificados por la construcción de un campo de golf. Llevamos a cabo los muestreos durante el periodo de mayor actividad de las aves, el cual corresponde a las tres primeras horas después de la salida del sol. Registramos todas las aves observadas durante 15 min (Ruiz-Bruce-Taylor y Bojorges-Baños 2014) en cada uno de los 51 puntos de conteo, 2 veces al mes por 7 meses (febrero-agosto de 2016), resultando un total de 714 muestreos. Para los análisis usamos únicamente los registros de las aves diurnas que observamos haciendo uso del humedal o ambientes adyacentes. Para evitar registrar en más de un punto de conteo al mismo individuo, sólo consideramos en los análisis a las aves observadas a distancias ≤ 145 m del observador en el punto de conteo (el número de observadores varió entre 2 y 5). Medimos la distancia de observación utilizando un telémetro laser (Bushnell, The Truth) con rango máximo de medición de 550 m. Para la detección de las aves utilizamos binoculares 10x42 (Vortex) y 8x32 (Eagle Optics) y para su identificación las guías de campo de Dunn y Alderfer (2006), Howell y Webb (1995), y O'Brien y colaboradores (2006). Durante los conteos grabamos los cantos y llamados de las aves usando una grabadora Zoom H1 para posteriormente identificarlos por comparación con los registros disponibles en www.xeno-canto.com.

Usamos el cálculo de la cobertura de la muestra con la finalidad de evaluar qué tan completas fueron las muestras que representaron a los ensambles en cada uno de los 51 puntos de conteo (Chao y Jost 2012). El cálculo de esta cobertura se basa en la integración de tres elementos fundamentales: el tamaño de la muestra, en este caso, el número total de individuos registrados (n); el número especies representadas por solamente un individuo en la muestra (*singletons*, f_1), y el número de especies representadas por dos individuos en la muestra (*doubletons*, f_2).

$$\hat{C}_s = 1 - \left(\frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{((n-1)f_1) + 2f_2} \right] \right)$$

Clasificación de las aves en gremios tróficos

Agrupamos las especies de aves en gremios tróficos usando una modificación de la clasificación jerárquica de dos niveles desarrollada por Ruiz-Bruce-Taylor y colaboradores (no publicado); esta clasificación toma como base información cuantitativa detallada sobre la dieta de las especies, preferentemente de registros en la región o en ambientes semejantes al área de estudio (Anexo 1). Debido a su similitud ecológica, agrupamos algunos gremios tróficos de la clasificación propuesta por Ruiz-Bruce-Taylor y colaboradores (a2.5no, a3pq, t1ab, t2cd y t2eg), y adicionamos los gremios omnívoro terrestre (t1.5r) y carroñero (t4s). El gremio trófico carroñero (t4s) está integrado

por especies cuyo consumo de carroña constituye >50% de su dieta, y omnívoro terrestre (t1.5r) por especies cuya dieta está constituida por >15% de tres o más de los siguientes recursos: materia vegetal terrestre, invertebrados terrestres, vertebrados terrestres, materia vegetal acuática, invertebrados acuáticos y vertebrados acuáticos.

Escalas espaciales de análisis

Consideramos tres escalas espaciales de análisis las cuales difirieron en extensión: (1) el área incluida en un radio de 145 m (6.6 ha) a partir de cada uno de los 51 puntos de conteo del muestreo de aves, resultando en una extensión total de 336 ha analizadas; (2) el área incluida en los paisajes con 300 m radio a partir de cada uno de los 51 puntos de conteo, cuya extensión total analizada fue de 1,267 ha, y (3) el área incluida en un radio de 850 m a partir de cada uno de los 51 puntos de conteo, cuya extensión total analizada fue de 5,295 ha. En algunos casos, los radios considerados en las escalas de 300 y 850 m de radio convergieron formando respectivamente 23 y 10 paisajes de muestreo con extensión variable (Anexo 2). Debido a su dimensión las escalas de análisis de nuestro trabajo se consideran “escalas finas” en el contexto de selección de hábitat de aves con gran capacidad de dispersión, como rapaces o veadoras (e.g. Pierce y Gawlik 2010). Usamos “escalas finas” para determinar cómo la heterogeneidad y composición del paisaje inciden sobre la abundancia de las aves al interior de los humedales. Definimos los radios de los paisajes de la siguiente manera: los paisajes con 145 m de radio corresponden al área comprendida en los muestreos de las aves; los paisajes con 300 m de radio corresponden a la escala de análisis a través de la cual se ha demostrado que incluso las especies con gran capacidad de dispersión seleccionan sus hábitats en “escalas finas” (Pierce y Gawlik 2010), y dada la configuración espacial de los humedales la extensión máxima analizable limitada por cuestiones analíticas y de diseño de muestro corresponde a 850 m de radio).

Descripción de la composición espacial de los paisajes

Para describir la composición de los paisajes en las tres escalas de análisis, clasificamos el área de estudio en 13 coberturas (Cuadro 1) identificadas indirectamente por otros autores como coberturas que inciden en la diversidad de las aves que habitan humedales (e.g., Weller y Spatcher 1965, Weller 1999, Naugle *et al.* 2000, Bancroft *et al.* 2002). Caracterizamos el paisaje en función de dos conceptos: (a) la composición del paisaje, la cual comprende la identidad y extensión de las coberturas que conforman el paisaje (Turner *et al.* 2001); y (b) la heterogeneidad del paisaje (Cuadro 2), la cual se refiere al número y proporción relativa de las coberturas del paisaje, de tal forma que un paisaje será más heterogéneo si incluye un mayor número de tipos de coberturas y si las coberturas tienen una distribución equitativa por cubrir una extensión similar en el paisaje (Fahrig *et al.* 2011).

En la clasificación de las coberturas, utilizamos imágenes satelitales Landsat-TM disponibles en Google Earth y el programa ArcGIS Desktop 10 para zonificar los humedales de Cozumel y sus alrededores mediante la técnica de interpretación visual siguiendo las recomendaciones de Janssen (2001). La extracción de información de imágenes satelitales mediante su interpretación visual involucra un proceso de detección, análisis, clasificación jerárquica y deducción; y además cuando el reconocimiento de los objetos no es directo y espontáneo se requiere del uso de otras herramientas como el reconocimiento en campo (Janssen 2001). Para interpretar correctamente las imágenes satelitales usamos información recabada en campo tanto a través de visitas como de videos y fotografías tomados por un vehículo aéreo no tripulado. Para definir las coberturas de las zonas con vegetación, usamos como criterios la composición, configuración y el porcentaje de superficie que ocupan determinados elementos de la vegetación (Cuadro 1). Utilizamos el programa VegMeasure 2 para medir la proporción que representa alguna especie o asociación vegetal con respecto a la superficie o al área ocupada por vegetación (según fue el caso, Cuadro 1). Dividimos las superficies inundadas desprovistas de vegetación en las coberturas SOMERO y PROFUNDO,

tomando como base un modelo digital de elevación (MDE) generado a partir de la reclasificación de una imagen LIDAR de Cozumel (Zapi-Salazar y colaboradores, no publicado). El MDE permitió distinguir las zonas que permanecen inundadas (elevación <0.5 m s.n.m) de aquellas que presentan patrones de anegación variable (elevación > 0.5 m s.n.m). Usamos la extensión Patch Analyst 5.20.16 del programa ArcGis Desktop 10 para calcular las métricas paisajísticas (Cuadro 2).

Análisis de la relación entre la abundancia de aves en gremios tróficos y las variables paisajísticas
Construimos una matriz de correlación de Spearman con todas las variables paisajísticas de cada escala espacial de análisis con el fin de descartar aquellas altamente correlacionadas ($r>0.7$). Las siguientes correlaciones se mantuvieron entre las escalas: SOMERO/PROFUNDO y DUNA/PLAYA, por lo cual únicamente consideramos en los análisis subsecuentes las variables: SOMERO y PLAYA. Debido a que en las otras variables las correlaciones no se mantuvieron entre las escalas, las variables que consideramos en los análisis difirieron entre escalas.

Para comprender las relaciones entre la abundancia de las aves en los gremios tróficos y la composición del paisaje a múltiples escalas espaciales usamos modelos lineales generalizados (MLG) para cada gremio y escala. Los MLG son una extensión de los modelos lineales que permiten que las variables explicativas tengan una distribución diferente a la normal (Crawley 2007). Debido a que los modelos presentaban evidencias de sobredispersión, construimos los modelos asumiendo una distribución de errores binomial negativa (Crawley 2007). Para la simplificación de modelos, usamos la aproximación manual de pasos hacia atrás (manual backward stepwise, Anexo 3) siguiendo las recomendaciones de Crawley (2007), considerando que los modelos están basados en variables no ortogonales. Para evaluar el ajuste entre modelos, llevamos a cabo un modelo global para cada gremio en el cual incluimos todas las variables consideradas en cada escala (Burnham y Anderson 2002). Para seleccionar el modelo más parsimonioso (combinación de variables que mejor explican la variación en la abundancia de aves en los gremios), usamos el Criterio de Información de Akaike para tamaños de muestra pequeños (AICc) y sus diferencias (Δ AICc; Burnham y Anderson 2002). El Δ AICc corresponde a la diferencia entre valor de AICc del modelo con el menor valor y el AICc de los otros modelos generados. Consideramos igualmente parsimoniosos a los modelos con valor de Δ AICc <2 que el modelo más parsimonioso (Motulsky y Christopoulos 2003).

La abundancia de aves en los gremios tróficos correspondió a la sumatoria de las abundancias máximas registradas para cada una de las especies que integran el gremio en cada uno de los puntos de conteo que integran el paisaje en las diferentes escalas espaciales de análisis. Debido a la escasez de registros, excluimos de los análisis al gremio trófico carnívoro terrestre (t3h). Para llevar a cabo los análisis estadísticos usamos el paquete Vegan del programa R v. 3.3.3 y SPSS 21.

Realizamos análisis de correspondencias canónicas (CCA, por sus siglas en inglés) para determinar la relación entre la abundancia de las aves en los gremios tróficos y la composición del paisaje en las diferentes escalas espaciales (Cushman y McGarigal 2004). Adicionalmente, llevamos a cabo análisis CCA (excluyendo la escala de 850 m de radio por razones analíticas), considerando únicamente las coberturas que presentes en el interior de las lagunas estuarinas sobre la abundancia de las especies que consumen recursos acuáticos (a2k, a2l, a2.5no y a3pq),

El método CCA identifica gradientes en el ensamble de aves que pueden atribuirse directamente al cambio en las características del paisaje (Palmer 1993). En la interpretación gráfica del CCA, las flechas representan la dirección de cambio de cada variable explicativa a través del espacio de ordenación donde: el valor de la variable aumenta en la dirección de la flecha; la longitud de la flecha muestra la importancia relativa de la variable, y el ángulo entre la flecha de la variable y los ejes muestra el grado de correlación con los ejes de ordenación. Las flechas pueden ser interpretadas como ejes secundarios y, por lo tanto, pueden ayudar a interpretar la distribución de los gremios tróficos en relación con los gradientes de las variables (Kent y Coker 1992). Se considera “positiva” la relación entre las variables y los gremios cuando las flechas de las variables

apuntan en la dirección en que está ordenado un gremio dentro de un ángulo de 90°. Cuando la flecha de un variable apunta en un ángulo cercano a 90° con respecto a un gremio, la relación es “neutra”, y cuando excede los 90° se considera como una relación "negativa".

Resultados

Registramos un total de 14,456 individuos de 115 especies de aves pertenecientes a 17 órdenes y 36 familias. Obtuvimos registros únicos de 11 especies. Todas las muestras presentaron un nivel de completitud de especies entre 0.85 y 0.99. Las familias más representadas fueron Parulidae (16 especies), Scolopacidae (14 especies) y Ardeidae (11 especies). El 64% de los registros pertenecieron a especies acuáticas y marinas. No todas las especies registradas se reproducen y residen en Cozumel todo el año; con base en MacKinnon (2013) la mitad de las especies que registramos son residentes (50%), más de una cuarta parte son visitantes de invierno (27%), cinco especies son transeúntes (4%), tres especies son consideradas ocasionales (3%). Anteriormente, tres especies (*Pluvialis squatarola*, *Tringa semipalmata* y *Thalasseus maximus*) eran consideradas visitantes de invierno con pequeñas poblaciones de no reproductores en verano (MacKinnon, no publicado), sin embargo, encontramos que en este último caso pueden ser nueve, ya que durante todo el periodo de muestreo encontramos individuos no reproductores de *Phoenicopterus ruber*, *Arenaria interpres*, *Calidris minutilla*, *Limnodromus griseus*, *Tringa melanoleuca* y *T. flavipes* las cuales eran consideradas como visitantes de invierno en Cozumel.

De acuerdo a la clasificación de Ruiz-Bruce-Taylor y colaboradores modificada para este estudio (Anexo 1, Cuadro 1.1), encontramos que en los humedales de Cozumel habitan especies pertenecientes al menos a seis gremios tróficos que consumen recursos acuáticos: herbívoro acuático (a1j), consumidor de invertebrados acuáticos de orilla (a2k), consumidor de invertebrados acuáticos de columna de agua y superficie (a2l), consumidor de infauna acuática (a2m), consumidor de invertebrados y vertebrados acuáticos (a2.5no), piscívoro (a3pq); y seis gremios tróficos que consumen recursos terrestres: frugívoro-granívoro terrestre (t1ab), insectívoro frugívoro-nectarívoro terrestre (t2cd), insectívoro terrestre (t2eg), carnívoro terrestre (t3h), omnívoro terrestre (t1.5r) y carroñero (t4s). Los gremios tróficos fueron compuestos en promedio por 10 especies pertenecientes a 3 órdenes (ver Anexo 1, Cuadro 1.1). Sin embargo, los gremios tróficos compuestos por especies que consumen frutas e invertebrados (t1ab, t2cd, t2eg) estuvieron integrados cada uno por alrededor de 15 a 20 especies pertenecientes en su mayoría al orden Passeriformes. Así mismo, los gremios tróficos acuáticos integrados por especies que consumen peces (a2.5no y a3pq) destacan por estar compuestos por especies pertenecientes a cinco órdenes. Los gremios tróficos compuestos por menos especies fueron carnívoro terrestre (t3h) integrado únicamente por *Falco peregrinus*, y carroñero compuesto por dos especies de zopilotes.

Las relaciones entre las abundancias de las aves en los gremios tróficos y la composición del paisaje entre las tres escalas espaciales de análisis mantienen patrones generales pero también presentan variaciones importantes (CCA, Figuras 2, 3 y 4). Sin embargo, los análisis (CCA, Figuras 2, 3 y 4) explican pobremente la abundancia de las aves en los gremios tróficos consumidor de invertebrados acuáticos de la columna de agua y superficie (a2l) y omnívoro terrestre (t1.5r).

La abundancia de las aves herbívoras acuáticas (a1j), se relacionó positivamente con la heterogeneidad del paisaje (SEI y RVEG), los humedales herbáceos (POPAL) y la vegetación terrestre exótica (JARDÍN), y negativamente con las coberturas que caracterizan a las lagunas estuarinas (SOMERO, BATIS e ISLOTES) (CCA, Figuras 2, 3 y 4), a través de las tres escalas espaciales de análisis,

De manera general, la abundancia de las aves que consumen vertebrados e invertebrados acuáticos (a2k, a2.5no y a3pq) se relacionaron positivamente con las coberturas que caracterizan a lagunas estuarinas (SOMERO, BATIS e ISLOTES) y con las playas a través de las tres escalas

espaciales de análisis y presentaron relaciones negativas con la riqueza de la vegetación, el manglar, la vegetación terrestre y el tular (CCA, Figuras 2, 3 y 4; MLG, Cuadro 3).

En la escala de 145 m de radio localizados en lagunas estuarinas, la abundancia de las aves en todos los gremios tróficos acuáticos (a2k, a2l, a2.5no y a3pq) se relacionó positivamente con la heterogeneidad en el paisaje (MLG, Cuadro 3); en estos paisajes el área de las zonas someras y profundas desprovistas de vegetación se relacionó positivamente con la abundancia de las aves que se alimentan exclusivamente de invertebrados acuáticos (a2k, a2l, a2m). La abundancia de las aves que consumen peces (a2.5no y a3pq) se relacionó positivamente con la extensión de las zonas con vegetación halófila e islotes de mangle (CCA, figuras 5 y 6; MLG, Cuadro 3). Dentro de las lagunas estuarinas, en la escala de 300 m de radio la abundancia de las aves que consumen invertebrados y peces (a2k, a2.5no, a3pq) se relacionó positivamente principalmente con las áreas cubiertas por islotes de mangle (CCA, Figuras 5 y 6; MLG, Cuadro 3); así como en la escala de 850 m de radio la extensión de las zonas someras de las lagunas estuarinas (la cual representa tanto las zonas someras desprovistas de vegetación como las zonas con vegetación halófila e islotes de mangle) se relacionó positivamente con la abundancia de las aves en los gremios tróficos a2k, a2.5no y a3pq (CCA, Figura 4; MLG, Cuadro 3).

En la escala de 145 m de radio, los MLG muestran que la abundancia de las aves que se alimentan de granos, frutos e invertebrados terrestres (t1ab, t2cd, t2eg) se relacionó de manera positiva principalmente con la riqueza de vegetación (CCA, Figura 2; MLG, Cuadro 3). En las escalas de 145 y 300 m de radio, de manera general, la extensión de las coberturas que representan vegetación terrestre y acuática (a excepción de la vegetación acuática de las lagunas estuarinas, CCA figuras 2 y 3) se relacionó positivamente con la abundancia de las aves en los gremios tróficos terrestres t1ab, t2cd, t2eg y t4s (MLG, Cuadro 3). En la escala de 850 m de radio, únicamente el área de selva se relacionó positivamente con la abundancia de las aves en los tres gremios tróficos terrestres t1ab, t2cd, t2eg y t4s (en conjunto con otras variables específicas a cada gremio (Figura 4), sin embargo estos resultados no son concluyentes ya que a través los resultados de los MLG resulto evidente que las abundancias de las aves en los gremios que consumen recursos terrestres (exceptuando especies omnívoras terrestres, t4s) se relacionaron principalmente con el tamaño del superficie total del paisaje (AREA).

La abundancia de las aves pertenecientes al gremio omnívoro terrestre (t1.5r) se relacionaron positivamente de manera consistente con la heterogeneidad del paisaje (RVEG) a través de las escalas de 145 y 300 m de radio (MLG, Cuadro 3)

Discusión

Con base en la importancia de las características del paisaje sobre la estructuración de los ensambles de aves (Dunning *et al.* 1992), ante la inminente modificación de los humedales de Cozumel, buscamos determinar cómo la abundancia de las aves varía a través de la variación de la composición y heterogeneidad en los humedales de Cozumel desde un enfoque multiescalar. Lo aquí presentado es información preliminar sobre la composición y estructura de los ensambles de aves que habitan los humedales de Cozumel y también sobre su relación con la heterogeneidad y composición del paisaje. La composición y heterogeneidad del paisaje fueron factores determinantes en la abundancia de las aves en los humedales y ambientes adyacentes de Cozumel. Sin embargo, las respuestas en las abundancias de las aves frente a la composición y heterogeneidad del paisaje difieren tanto entre gremios tróficos como a través de las escalas espaciales analizadas. Los análisis explicaron pobremente la relación entre la composición y heterogeneidad del paisaje y la abundancia de las aves omnívoras terrestres (t1.5) en las escalas analizadas, conforme a lo esperado. Al tener la capacidad de usar recursos pertenecientes a ambientes diversos, los omnívoros perciben los paisajes heterogéneos como homogéneos (Addicott *et al.* 1987). Por lo cual posiblemente no encontramos patrones en la abundancia de los omnívoros terrestres relacionados con la composición y heterogeneidad del paisaje. Tampoco encontramos relación entre la

abundancia de las aves que consumen invertebrados acuáticos de orilla y superficie (a2l) y la composición y la heterogeneidad del paisaje en las escalas analizadas. Posiblemente porque existió una gran variación entre las respuestas de las especies que conforman éste gremio (e.g., Colwell 1993), o debido a que la escala de análisis no fue la adecuada (Wiens 1989a).

Heterogeneidad del paisaje

En la escala de 145 m de radio, la abundancia de las especies pertenecientes a todos los gremios tróficos (exceptuando especies que consumen invertebrados acuáticos de orilla y superficie, así como especies omnívoras terrestres y carroñeras) se relacionó de manera positiva con paisajes heterogéneos. Esta relación posiblemente se debió a que los gremios tróficos se componen por especies con diferentes requerimientos de hábitat y la heterogeneidad de condiciones permite su coexistencia (Orians y Wittenberger 1991); o debido a que frecuentemente, el hábitat de las especies está conformado por una mezcla de ambientes diversos de los que obtienen los recursos necesarios para reunir sus requerimientos ecológicos (Orians y Wittenberger 1991, Dunning *et al.* 1992; e.g. Fairbairn y Dinsmore 2001). Por ejemplo, para las especies piscívoras (a3pq) la heterogeneidad de condiciones de profundidad permite forrajear dentro del mismo paisaje a tanto especies buceadoras (e.g. *Phalacrocorax brasilianus*), como a especies vadeadoras pequeñas (e.g. *Egretta thula*), las cuales forrajea en aguas con diferentes niveles de profundidad. Conforme a nuestras predicciones basadas en la capacidad de dispersión de las especies, la abundancia de las aves piscívoras (a3pq) se relacionó positivamente con la heterogeneidad en las tres escalas de análisis. De manera que es posible que su abundancia esté vinculada a la complementación y suplementación de recursos, a través de sus movimientos (Dunning *et al.* 1992).

Patrones de abundancia de las aves en los gremios tróficos acuáticos

La abundancia de las aves acuáticas que habitan los humedales de Cozumel (a excepción de los herbívoros acuáticos) se relacionó de manera positiva con la extensión de las lagunas estuarinas en la más amplia (850 m de radio). Sin embargo, en ambas escalas más finas (145 y 300 m de radio) la abundancia de cada gremio fue explicada por coberturas que representan condiciones particulares de vegetación y profundidad. De modo que en la escala más amplia surgieron generalizaciones, mientras que los resultados a escalas más finas revelaron detalles sobre los mecanismos biológicos subyacentes a los patrones observados (Wiens 1989a). La abundancia de las aves acuáticas (a excepción de los herbívoros acuáticos) se encontró fuertemente asociada a las zonas someras de las lagunas estuarinas, en donde la vegetación es escasa y la anegación es temporal. Posiblemente debido a que las zonas someras de los humedales permiten el establecimiento de una gran diversidad de aves acuáticas cuyos requerimientos de profundidad se superponen (Colwell y Taft 2000, Isola *et al.* 2002, Castro-Tavares *et al.* 2015). La profundidad del agua limita la capacidad de forrajeo de las aves acuáticas no buceadoras como consecuencia de restricciones energéticas (Gawlik 2002) y morfológicas (Baker 1979, Bancroft *et al.* 2002, Isola *et al.* 2002). De manera particular, la abundancia de las aves que consumen invertebrados acuáticos de orilla (a2k) se encontró estrechamente relacionada con las zonas someras y orillas de las lagunas estuarinas en todas las escalas espaciales analizadas. Las zonas someras proporcionan sitios de descanso y anidación a las especies que consumen invertebrados acuáticos de orilla (a2k), cuando el sustrato se encuentra expuesto (Colwell 1993, Warnock y Takekawaka 1995, Burger *et al.* 1997). Por otra parte, la mayoría de las especies que se alimenta de invertebrados acuáticos de orilla (a2k) son aves playeras de talla pequeña pertenecientes a la familia Scolopacidae y su estrecha relación con el tamaño de las zonas someras en las lagunas puede ser consecuencia de restricciones morfológicas que restringen su forrajeo a zonas inundadas de baja profundidad (Baker 1979, Isola *et al.* 2002).

Nuestros resultados fueron congruentes con extensa literatura que identifica a la composición y configuración espacial de la vegetación en los humedales como factores determinantes la diversidad de las aves acuáticas (e.g. Weller y Spatcher 1965, Murkin *et al.* 1982, Weller 1999, Naugle *et al.* 2000, Fairbairn y Dinsmore 2001, Bancroft *et al.* 2002, Rajpar y Zakaria 2011). La vegetación acuática soporta complejas redes tróficas en los humedales (Carpenter y Lodge 1986), provee sitios de refugio, descanso y anidación (Weller y Spatcher 1965, Wiens 1989b, Rajpar y Zakaria 2011) y puede actuar como una barrera minimizando el disturbio generado por actividades humanas en los alrededores (Weller 1999). Sin embargo, la relación entre la vegetación y la diversidad de aves acuáticas depende del grado de intersección entre la vegetación y los espejos de agua (e.g., Rajpar y Zakaria 2011). Las aves que consumen invertebrados acuáticos y peces (a2k, a2m, a2.5no, a3pq) fueron menos abundantes en zonas con vegetación sumamente densa como carrizales, tulares y los bosques de mangle cerrado. Esta relación ha sido descrita para la mayoría de las aves acuáticas (a excepción miembros de las familias Ralidae y Ardeidae), y se atribuye a que la vegetación densa limita la capacidad de las aves para forrajear y detectar depredadores (Hoffman *et al.* 1994, Bancroft *et al.* 2002). En las lagunas estuarinas, las aves pertenecientes a los gremios tróficos que consumen peces (a2.5no y a3pq) fueron más abundantes en zonas con vegetación emergente poco densa representadas por islotes de mangle y arbustos halófilos. Los islotes de mangle constituyen sitios importantes para la anidación y descanso de diversas especies de aves vadeadoras (Hoffman *et al.* 1994, Bancroft *et al.* 2002). La abundancia de las aves que se alimentan exclusivamente de invertebrados acuáticos en las orilla y zonas someras (a2k) estuvieron fuertemente asociadas a las zonas someras de las lagunas estuarinas donde la vegetación es nula o escasa, lo cual es congruente con diversos estudios que enfatizan la importancia las zonas desprovistas de vegetación con patrones de inundación variable para el forrajeo de estas especies (e.g. Warnock y Takekawa 1995, Colwell 1993, Colwell y Taft 2000, Castro-Tavares *et al.* 2015).

Encontramos una disparidad entre los resultados de los CCA y MLG con respecto a la relación entre la composición del paisaje y la abundancia de las especies herbívoras acuáticas (a1j). Los resultados de los CCA reflejan que existió una relación positiva entre el área de los humedales herbáceos y la abundancia de las especies herbívoras acuáticas a través de todas las escalas espaciales. Sin embargo, los resultados de los MLG reflejan que esta relación ocurre exclusivamente en los paisajes con 145 m de radio. Una posible explicación es que las especies herbívoras acuáticas son abundantes en humedales herbáceos, pero su abundancia no depende del tamaño del humedal en las escalas de 300 y 850 m de radio. Los humedales herbáceos son importantes para las especies herbívoras acuáticas, debido a que en ellos abundan semillas, propágulos y tubérculos los cuales constituyen la base de su alimentación (Dronova *et al.* 2016). Otros estudios describen patrones semejantes a los encontrados y destacan la importancia de los humedales poco salinos con abundante vegetación acuática para la supervivencia de las especies de aves herbívoras acuáticas (e.g., Brandolin y Blendinger 2015, Castro-Tavares *et al.* 2015). La abundancia de las aves herbívoras acuáticas (a1j) también se asoció con la vegetación terrestre exótica debido a que *Fulica americana*, una de las especies más abundantes del gremio, forrajea sobre los pastos cultivados adyacentes a humedales herbáceos en el campo de golf.

En los paisajes con 145 m de radio, el área ocupada por humedales herbáceos contribuyó a explicar la abundancia de las especies que consumen invertebrados acuáticos (a2k, a2l, a2.5no). Esto se debe a que algunas de las especies que conforman estos gremios (e.g. *Jacana spinosa*, *Tringa solitaria*, *Calidris melanotos*, *Plegadis falcinellus*, *Tachybaptus dominicus*, *Podilymbus podiceps*, entre otros) forrajean sobre los invertebrados acuáticos que habitan estos humedales. La abundancia de las aves que consumen exclusivamente peces (a3pq) no se asoció al área de los humedales herbáceos. Diversos estudios han evidenciado que la mayoría de las especies piscívoras vadeadoras forrajean en zonas donde la vegetación es escasa (Colwell 1993, Hoffman *et al.* 1994, Bancroft *et al.* 2002, Gawlik 2002, Stolen *et al.* 2002); si bien la abundancia de presas es

mayor en las zonas con vegetación (Stolen 2006), la presencia de vegetación sumergida y emergente limita su eficiencia de forrajeo (Bancroft *et al.* 2002).

Patrones de abundancia de las aves en los gremios tróficos terrestres

La relación entre las aves y la vegetación ha sido un punto de partida natural para comprender la manera en que seleccionan su hábitat, debido a que su abundancia esta comúnmente asociada al tipo de vegetación y, en consecuencia, en la disponibilidad de alimento y refugio (Wiens 1989b). En los ambientes terrestres aledaños a los humedales de Cozumel, la abundancia de todas las aves pertenecientes a los gremios que se alimentan de invertebrados, néctar, frutas y semillas terrestres (t1ab, t2cd, t2eg) se asocian positivamente a algún tipo de vegetación; sin embargo, los CCA muestran que la relación es mayor con los tipos de vegetación terrestre y acuática que presentan estrato arbóreo. La abundancia de las aves que consumen insectos terrestres (t2cd y t2eg) se encuentra estrechamente relacionada con los bosques de mangle. Esta relación ha sido ampliamente documentada en diversos tipos de manglares, donde los ensambles de aves que habitan los bosques de manglar están compuestos mayormente por especies insectívoras (e.g., Noske 1996, Lefebvre y Poulin 1997, Kutt, 2007). Sin embargo, la diversidad de la avifauna terrestre que habita los manglares depende, en gran medida, de la composición de la vegetación adyacente debido a que las aves que habitan otros ambientes exploran los manglares en busca de refugio y recursos alimenticios (e.g., Lefebvre y Poulin 1997, Kutt, 2007, Mohd-Azlan y Lawes 2011). A pesar de que la abundancia de las aves que se alimentan principalmente de frutos y semillas (t1ab) están asociadas al área de las selvas y otros tipos de vegetación terrestre, nuestros resultados muestran que son abundantes en paisajes con bosques de mangle, en los paisajes con 145 m de radio. Posiblemente las aves que consumen frutos usan los manglares para complementar su dieta con invertebrados o anidar; como es el caso del frugívoro obligado *Patagioenas leucocephala*, que se desplaza diariamente grandes distancias (<50 km) para conseguir alimento en otros tipos de vegetación desde los manglares donde anida (McNair 2006).

Conclusiones y recomendaciones

Con base en la respuesta diferencial de las especies en los gremios tróficos en relación a la composición y heterogeneidad del paisaje a través de las escalas consideradas hemos identificado algunas de las características de los humedales de la isla que permiten el establecimiento de las aves pertenecientes a los distintos gremios tróficos. La heterogeneidad del paisaje se relacionó positivamente con la abundancia de las especies en la escala de 145 m de radio posiblemente porque las especies estudiadas requieren de una mezcla de ambientes diversos para obtener sus requerimientos ecológicos (Orians y Wittenberger 1991, Dunning *et al.* 1992) o debido que los gremios tróficos están integrados por especies con requerimientos distintos (Orians y Wittenberger 1991). De manera que la heterogeneidad permite la coexistencia entre especies pertenecientes al mismo nivel trófico (Levin 1974). Sin embargo, en una escala más amplia posiblemente el incremento de ambientes reduce el área de los ambientes que usan (Fahrig *et al.* 2011). En las lagunas estuarinas, la abundancia de las aves que se alimentan de invertebrados y vertebrados acuáticos se relaciona positivamente con el tamaño de las lagunas. Sin embargo, conservar el tamaño de los humedales no es suficiente para mantener su funcionalidad y calidad como hábitat potencial para estas aves (Ma *et al.* 2011). El manejo de las lagunas estuarinas de Cozumel debe estar enfocado en mantener tanto el tamaño de las lagunas estuarinas como las condiciones en su interior (heterogeneidad en las condiciones de vegetación y profundidad) que inciden sobre la abundancia de las especies que conforman el ensamble. En las lagunas estuarinas las abundancias de las especies en los gremios tróficos que consumen invertebrados acuáticos se relacionó positivamente con zonas con escasa vegetación o vegetación poco densa. Por lo cual es importante considerar que la modificación de los humedales y su hidrología puede afectar las condiciones físicas de los humedales (salinidad, profundidad, conductividad, hidroperiodo), las cuales a su vez

determinan la composición y estructura de las comunidades vegetales que, consecuentemente, inciden en la composición y diversidad de los ensambles de aves (e.g., Weller y Spatcher 1965). El incremento de vegetación densa puede incidir negativamente sobre la abundancia y el éxito reproductivo de las aves que habitan las lagunas y que requieren de áreas abiertas para forrajear (e.g., Hoffman *et al.* 1994, Bancroft *et al.* 2002). Un claro ejemplo es la invasión por *T. domingensis* en los Everglades de Florida donde la expansión del tule ha reducido los sitios de alimentación de las aves piscívoras y consecuentemente su éxito reproductivo y su tamaño poblacional (Hoffman *et al.* 1994, Bancroft *et al.* 2002).

La profundidad del agua debe ser considerada en su manejo de los humedales de Cozumel. Encontramos que existe una relación entre la profundidad de las lagunas estuarinas y la abundancia de las aves que se alimentan de invertebrados acuáticos. A pesar de que no fue posible evaluar si la profundidad del agua incide también sobre la abundancia de las especies en los humedales herbáceos, es muy probable que sea así debido a que las zonas someras son usadas como sitios de alimentación por una gran diversidad de aves acuáticas cuyos requerimientos de profundidad se superponen en diversos tipos de humedales (Colwell y Taft 2000, Isola *et al.* 2002, Castro-Tavares *et al.* 2015).

Si bien, las lagunas estuarinas de Cozumel se encuentran protegidas en su totalidad bajo decretos federales y estatales (CONANP 2012), no todas las lagunas interiores y sus humedales herbáceos se encuentran protegidos (en Cozumel los humedales herbáceos ocurren únicamente en las lagunas interiores). Las abundancias de todas las aves herbívoras acuáticas y algunas especies que consumen invertebrados acuáticos se relacionaron positivamente con los humedales herbáceos, independientemente de su tamaño. Además, los humedales herbáceos de Cozumel constituyen el hábitat exclusivo de al menos ocho especies pertenecientes a otros gremios tróficos que se alimentan de organismos acuáticos (*Tachybaptus dominicus*, *Podilymbus podiceps*, *Charadrius vociferus*, *Jacana spinosa*, *Calidris melanotos*, *Tringa solitaria*, *Anhinga anhinga* y *Plegadis falcinellus*). De manera que la protección de los humedales de la isla debe estar dirigida tanto a los grandes sistemas de lagunas estuarinas como las lagunas interiores, no obstante su reducido tamaño y carácter estacional.

Dada la relación positiva encontrada entre la extensión de los bosques de mangle y las abundancias de las especies que consumen tantos invertebrados terrestres como semillas, frutos y néctar. Conservar grandes extensiones de bosques de mangle es importantes para conservar la diversidad de aves terrestres de Cozumel, entre ellas taxa endémicos y amenazados como *Melanoptila glabrirotris* y *Patagioenas leucocephala*.

Nuestro trabajo proporciona información de línea base sobre la estructura de los ensambles de aves que habitan los humedales de Cozumel y su relación con factores ambientales, como la heterogeneidad y composición del paisaje. La información que generamos debe ser usada para tomar decisiones y planear estrategias de manejo, sin embargo recomendamos aún se requiere de un estudio a largo plazo que permita comprender el papel de la dinámica temporal sobre los patrones de uso y selección de hábitat de las aves que habitan estos humedales para que su conservación resulte exitosa (Ma *et al.* 2010). Debido a que los humedales son ambientes dinámicos que dependen de los regímenes de agua, y son usados de manera estacional y periódica por aves migratorias (Weller 1999).

Agradecimientos

A Conacyt (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología) por la beca otorgada para realizar los estudios de posgrado del primer autor. A quienes laboran en la FPMC (Fundación de Parques y Museos de Cozumel) y la CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) por todo el apoyo logístico brindado, sin el cual éste trabajo no habría sido posible. A D. Navarrete por su asesoría para generar la información geográfica de nuestro trabajo. A M. Ruiz por sus valiosos comentarios y sugerencias. A T. Gonzáles, G. Jorge, N. Rivas P. Sabido y todos los que nos

apoyaron durante el trabajo de campo. Agradecemos a los revisores anónimos que proporcionaron comentarios para enriquecer el manuscrito.

Literatura citada

- Addicott, J.F., J.M. Aho, M.F. Antolin, D.P. Padilla, J.S. Richardson, D.A. Soluk. 1987. Ecological neighbourhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49:340-346
- Arizmendi, M. del C., L. Márquez Valdemar (eds.). 2000. *Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves en México*. FMCN, CIPAMEX, CONABIO, CCA. México, D.F.
- Baker, M.C. 1979. Morphological correlates of habitat selection in a community of shorebirds (Charadriiformes). *Oikos* 33(1):121-126.
- Bancroft, G.T., D.E. Gawlik, K. Rutchey. 2002. Distribution of wading birds relative to vegetation and water depths in the Northern Everglades of Florida, USA. *Waterbirds* 25(3):265-277.
- Block, W.M., L.A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. Pp. 35-91. En D.M. Power, (ed.). *Current Ornithology*. Vol. 11. Plenum Press, New York.
- Brandolin, P.G., P.G. Blendinger. 2015. Effect of habitat and landscape structure on waterbird abundance in wetlands of central Argentina. *Wetlands Ecology and Management* 24(1):93-105.
- Brotons, L., S. Herrando, M. Pla. 2007. Updating bird species distribution at large spatial scales: applications of habitat modelling to data from long-term monitoring programs. *Diversity and Distributions* 13(3):276-288.
- Burger, J., L. Niles, K. Clark. 1997. Importance of beach, mudflats and marsh habitats to migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biological Conservation* 79(2):283-292.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2a ed. Springer-Verlag. New York, E.U.A.
- Carpenter, S.R., D.M. Lodge. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26(3-4):341-379.
- Castro-Tavares, D., D. L. Guadagnin, J.F. de Mourac, S. Siciliano, A. Merico. 2015. Environmental and anthropogenic factors structuring waterbird habitats of tropical coastal lagoons: Implications for management. *Biological Conservation* 186:12-21.
- Chao, A., L. Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93(12):2533-2547.
- Colwell, M.A. 1993. Shorebird community patterns in a seasonally dynamic estuary. *The Condor* 95:104-114
- Colwell, M.A., O.W. Taft. 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth. *Waterbirds* 23(1):45-55.
- Crawley, M.J. 2007. *The R book*. 2a ed. John Wiley and Sons. New York, E.U.A
- Cuarón, A.D. 2009. Cozumel. Pp. 203-206. En R. Gillespie, D.A. Clague (eds.) *Encyclopedia of Islands*. University of California Press. Berkeley, USA.
- Cushman, S.A., K. McGarigal. 2002. Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. *Landscape Ecology* 17(7):637-646.
- Davidson, W.V. 1975. The geographical setting. Pp. 47-59. En J.A. Sabloff, W.L. Rathje (eds.) *Changing Pre-Colombian Commercial Systems*. Peabody Museum Monograph No. 3. Harvard University, Cambridge, Massachusetts, E.U.A.
- Dronova, I., S.R. Beissinger, J.W. Burnham, P. Gong. 2016. Landscape-level associations of wintering waterbird diversity and abundance from remotely sensed wetland characteristics of Poyang Lake. *Remote Sensing* 8(6):462.
- Dunn, J.L., J. Alderfer. 2006. *National Geographic Field Guide to the Birds of North America*. 5a ed. National Geographic. Washington, D.C., E.U.A.
- Dunning, J.B., B.J. Danielson, H.R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65(1):169-175.

- Dzubin A. 1955. Some evidences of home range in waterfowl. *Transactions of the North American Wildlife Conference* 20:278-298.
- Escalante-Pliego, P., T. Macouzet. 1997. *Avifauna de la Isla de Cozumel, Quintana Roo. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO. Proyecto No. B010. México, D.F.*
- Ezcurra, E., E. Chávez, C. Martínez, A. Rodríguez, A. González, J. López-Portillo. 1985. *Evaluación del impacto de un proyecto hotelero en el área de la Laguna de Colombia, Cozumel, Quintana Roo. Instituto de Ecología (no publicado).*
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- Fahrig, L., J. Baudry, L. Brotons, F.G. Burel, T.O. Crist, R. J. Fuller, C. Sirami, G. M. Siriwardena, J.L. Martin. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14(2):101-112.
- Fairbairn, S.E., J.J. Dinsmore. 2001. Factors associated with occurrence and density of wetland birds in the Prairie Pothole region of Iowa. *Journal of the Iowa Academy of Science* 108(1):8-14.
- Flores, J.S., I. Espejel. 1994. *Etnoflora Yucatanense: Tipos de vegetación de la península de Yucatán. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán, México*
- García, E. 1981. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koeppen para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana. Instituto de geografía UNAM, No. 6, México.*
- Gawlik, D.E. 2002. The effects of prey availability on the numerical response of wading birds. *Ecological Monographs* 72(3):329-346.
- Guadagnin, D.L., L. Maltchik, C.R. Fonseca. 2009. Species–area relationship of Neotropical waterbird assemblages in remnant wetlands: looking at the mechanisms. *Diversity and Distributions* 15(2):319-327.
- Guadagnin, D.L., A. Schmitz-Peter, L.F. Carvalho-Perello, L. Maltchik. 2005. Spatial and temporal patterns of waterbird assemblages in fragmented wetlands of southern Brazil. *The International Journal of Waterbirds Biology* 28(3): 261-272.
- Hoffman, W., G.T. Bancroft, R.J. Sawicki. 1994. Foraging habitat of wading birds in the water conservation areas of the Everglades. Pp. 585-614. *En S.M. Davis, J.C. Ogden (eds.). Everglades: the ecosystem and its restoration. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida, E.U.A.*
- Howell, S.N.G. 2004. An update on status of birds from Isla Cozumel, Mexico. *Cotinga* 22(1):15-19.
- Howell, S.N.G., S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, Nueva York, E.U.A.*
- Hubbell, S.P. 2001. *The unified theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press. Princeton, N.J. E.U.A.*
- Husak, M.S. 2000. Seasonal variation in territorial behavior of Golden-fronted Woodpeckers in Western-Central, Texas. *The Southwestern Naturalist* 45(1):30-38.
- Hutto, R.L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Pp. 455-476. *En M.L. Cody (ed.). Habitat selection in birds. Academic Press, San Diego, CA. E.U.A.*
- Isola, C.R., M.A. Colwell, O.W. Taft, R.J. Safran. 2002. Interspecific differences in habitat use of shorebirds and waterfowl foraging in managed wetlands of California's San Joaquin Valley. *The International Journal of Waterbirds Biology* 23(2):196-203.
- Jackson, H.B., L. Fahrig. 2012. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology* 27:929-941.
- Janssen L.L.F. 2001. Visual image interpretation. Pp. 306-333. *En L.L.F Janssen, G.C. Huurneman (eds.). Principles of remote sensing. An introductory textbook. ITC Educational Textbooks Series, Enschede.*

- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61(1):65-71.
- Johnson, R.R., J.J. Dinsmore. 1985. Brood-rearing and postbreeding habitat use by Virginia rails and soras. *The Wilson Journal of Ornithology* 97(4):551-554.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *The Auk* 118(2):557-562.
- Kent, M., P. Coker. 1992. *Vegetation description and analysis. A practical approach*. 2a ed. Wiley, New York E.U.A.
- Kutt, A.S. 2007. Bird assemblage in a dune-mangrove mosaic, Cairns, Queensland. *Australian Zoologist* 34(2): 158-164.
- Lefebvre, G., B. Poulin, R. McNeil. 1994. Temporal dynamics of mangrove bird communities in Venezuela with special reference to migrant warblers. *The Auk* 111(2):405-415.
- Levin, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. *The American Naturalist* 108 (960):207-228.
- López-Portillo, J., E. Ezcurra. 1989. Response of three mangroves to salinity in two geoforms. *Functional Ecology* 3(3):355-361.
- Ma, Z., Y. Cai, B. Li, J. Chen. 2010. Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands* 30(1):15-27.
- MacKinnon, B. 2013. *Sal a pajarear Yucatán (Guía de aves)*. La Vaca Independiente México, México.
- Martínez-Morales, M.A., P. Caballero-Cruz, A.D. Cuarón. 2009. Predicted population trends of the Cozumel curassow: empirical evidence and predictive models for conservation management. *Journal of Field Ornithology* 80(4):317-327.
- McNair, D. 2006. Historical breeding distribution and abundance of the White-crowned Pigeon (*Patagioenas leucocephala*) on St. Croix, U.S. Virgin Islands. *The Journal of Caribbean Ornithology* 19(1):1-7.
- Mohd-Azlan, J., M.J. Lawes. 2011. The effect of the surrounding landscape matrix on mangrove bird community assembly in north Australia. *Biological Conservation* 144(9):2134-2141.
- Morris, K. 2012. *Wetland connectivity: understanding the dispersal of organisms that occur in Victoria's wetlands*. Arthur Rylah Institute for Environmental Research Technical Report Series No. 225. Department of Sustainability and Environment, Heidelberg, Victoria, E.U.A.
- Motulsky, H., A. Christopolus. 2003. *Fitting models to biological data using linear and nonlinear regression. a practical guide to curve fitting*. GraphPad Software Inc. San Diego, California, E.U.A.
- Murkin, H.R., R.M. Kaminski, R.D. Titman. 1982. Responses by dabbling ducks and aquatic invertebrates to an experimentally manipulated cattail marsh. *Canadian Journal of Zoology* 60(10):2324-2332.
- Naugle, D.E., R.R. Johnson, M.E. Estey, K.F. Higgens. 2000. A landscape approach to conserving wetland bird habitat in the prairie pothole region of eastern South Dakota. *Wetlands* 20(4):588-604.
- Noske, R.A., 1996. Abundance, zonation and foraging ecology of birds in mangroves of Darwin Harbour, Northern Territory. *Wildlife Research* 23(4):443-474.
- O'Brien, M., R. Crossley, K. Karlson. 2006. *The shorebird guide*, 1a ed. Houghton Miffling Company. New York, New York, E.U.A.
- Orians, G.H., J.F. Wittenberger. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* 137:29-49.
- Palmer, M.W. 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology* 74(8):2215-2230.
- Petit, L.J., D.R. Petit. 1996. Factors governing habitat selection by Prothonotary Warblers: Field tests of the Fretwell-Lucas models. *Ecological Monographs* 66(3):367-387.

- Rajpar, M.N., M. Zakaria. 2011. Bird species abundance and their relationship with microclimate and habitat variables at natural wetland reserve, Peninsular Malaysia Forest. *International Journal of Zoology* 2011:1-17.
- Ralph, C.J., J.R. Sauer, S. Droege (eds.). 1995. *Monitoring bird populations by point counts*. Gen. Tech. Rep. PSW-GRT-149. Pacific Southwest Research Station, USDA Forest Service, Albany, CA., E.U.A.
- Root, R.B. 1969. The behavior and reproductive success of the blue-gray gnatcatcher. *The Condor* 71:16-31.
- Rotenberry, J.T. 1978. Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient. *Ecology* 59(4):693-699.
- Rotenberry, J. T., J. A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: A multivariate analysis. *Ecology* 61(5):1228-1250.
- Sherry, T.W., R.T. Holmes. 1988. Habitat selection by breeding American Redstarts in response to a dominant competitor, the Least Flycatcher. *The Auk* 105:350-364.
- Stolen, E.D. 2006. *Habitat selection and foraging success of wading birds in impounded wetlands in Florida*. Tesis de doctorado. University of Florida.
- Taft W.O., S.M. Haig. 2006. Importance of wetland landscape structure to shorebirds wintering in an agricultural valley. *Landscape Ecology* 21(2):169-184
- Téllez-Valdés, O., E.F. Cabrera-Cano. 1978. *Listados Florísticos de México VI. Flórula de la Isla de Cozumel*. Universidad Nacional Autónoma de México. Quintana Roo, México.
- Téllez-Valdés, O., E.F. Cabrera-Cano, M.E. Linares, R. Bye. 1989. *Las plantas de Cozumel. Guía Botánico-Turística de la Isla de Cozumel, Quintana Roo*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Tozer, D.C., E. Nol, F.A. Kenneth. 2010. Effects of local and landscape-scale habitat variables on abundance and reproductive success of wetland birds. *Wetlands Ecology and Management* 18(6):679-693.
- Turner, M.G., R.H. Gardner, R.V. O'Neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice*. 1a ed. Springer-Verlag. New York, E.U.A.
- Warnock, S.E., J.Y. Takekawa. 1995. Habitat preferences of wintering shorebirds in a temporally changing environment: Western Sandpipers in the San Francisco Bay estuary. *The Auk* 112(4):920-930.
- Weller, M. 1999. *Wetland Birds: Habitat resources and conservation implications*, 1a ed. University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Weller, M., C.E. Spatcher. 1965. *Role of habitat in the distribution and abundance of marsh birds*. Iowa State Univ. Special Report 43.
- Whittaker, R.J., K.J. Willis, R. Field. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28(4):453-470.
- Wiens, J.A. 1989a. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3(4):385-397.
- Wiens, J.A. 1989b. *The ecology of bird communities*, volume 1, Foundations and Patterns, 1a ed. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Wiens, J. A., J. T. Rotenberry, B. Van Horne. 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: The effects of spatial scale. *Oikos* 48(2):132-147.
- Wunderle, J.M., R.B. Waide. 1994. Future prospects for Nearctic migrants wintering in Caribbean forests. *Bird Conservation International* 4(2-3):191-207.

Cuadro 1. Descripción de las coberturas usadas para caracterizar en términos de composición los paisajes de Cozumel.

Cobertura	Abreviatura	Tipo de vegetación	Descripción
Humedal somero	SOMERO	---	Zonas de inundación (elevación <0.5 s.n.m.) con escasa o nula vegetación (<30% de la superficie es ocupada por vegetación); se presentan franjas de mangle de <400 m de ancho.
Humedal profundo	PROFUNDO	---	Zonas de inundación (elevación >0.5 s.n.m.) con escasa o nula vegetación.
Humedal herbáceo	POPAL	Vegetación acuática herbácea mixta	Humedales herbáceos. Vegetación acuática representada por popales en asociación con vegetación flotante, o asociaciones de hidrófitas sumergidas con ciperáceas y vegetación flotante.
Tular/Carrizal	TULE	Vegetación acuática herbácea emergente	Vegetación acuática dominada por tule (<i>S. domingensis</i>) o carrizo (<i>C. jamaicense</i>); donde el manglar representa <60% de la vegetación.
Arbustos halófilos con manglar	BATIS	Vegetación acuática arbórea	Arbustos halófilos (principalmente <i>S. marina</i>) que ocupan >30% de la superficie en asociación con mangle negro, el cual cubre <70% de la superficie.
Islotes de mangle	ISLOTE	Vegetación acuática arbórea	Zonas inundadas con islotes de mangle con diámetros <20 m. Los islotes cubren >30% de la superficie. Estas zonas están desprovistas de tule o carrizo.
Manglar	MANGLE	Vegetación acuática arbórea	Parches de mangle de >400 m ² . El dosel de los árboles converge cubriendo >80% de la superficie. El mangle representa >85% de la vegetación.
Manglar mixto	BOTON	Vegetación acuática arbórea	Asociaciones de mangle botoncillo con elementos herbáceos y arbóreos de selva donde >60% de la vegetación es mangle botoncillo (<i>C. erectus</i>).
Matorral de dunas costeras	DUNA	Vegetación terrestre nativa	Matorrales bajos y dispersos de dunas costeras.
Vegetación arbórea terrestre	SELVA	Vegetación terrestre nativa	Selva baja caducifolia y tasistal en asociación con dunas costeras o mangle botoncillo. Incluye los bosques de mangle botoncillo donde >20% de la vegetación es selva baja caducifolia o tasistal.
Jardín	JARDÍN	Vegetación terrestre introducida	Vegetación modificada, generalmente representada por pastos cultivados, así como arbustos y árboles ornamentales no nativos.
Playa litoral	PLAYA	---	Playas arenosas o rocosas con <20% de la superficie ocupada por matorrales de dunas costeras.
Mar	MAR	---	Zonas intermareales y oceánicas.

Cuadro 2. Descripción de las métricas paisajísticas usadas para estimar la diversidad de los paisajes en Cozumel.

Métrica paisajística	Abreviatura	Descripción
Riqueza de coberturas al interior de las lagunas estuarinas	REST	Numero de coberturas asociadas a las lagunas estuarinas presentes en el paisaje. Considerando las coberturas SOMERO, PROFUNDO, BATHIS, ISLOTE y MANGLE.
Riqueza de tipos de vegetación	RVEG	Número de tipos vegetación presentes en el paisaje, considerando los cinco tipos de vegetación presentes en el Cuadro 1.
Índice de equidad de Shannon	SEI	Medición de la equidad en la distribución y abundancia de todas las coberturas presentes en el paisaje, considerando todas las coberturas descritas en el Cuadro 1. El SEI se aproxima a 1 cuando la distribución de las abundancias de las coberturas tiende a ser equitativa.

Cuadro 3. Variables que mejor explican cómo incide la composición y heterogeneidad del paisaje sobre la abundancia de los gremios tróficos en las tres escalas espaciales de análisis. Las variables explicativas corresponden a las presentes en los MLG con valores de $\Delta AICc < 2$, y aquellas en negritas figuran en el modelo más parsimonioso. Los signos indican si la relación es positiva (+) o negativa (-).

Gremio trófico	Escala (m)	Variables
Herbívoro acuático (a1j)	145	POPAL(+), MANGLE(-), SELVA(-), PLAYA(+), RVEG(+), SEI(+)
	300	RVEG(+), MANGLE(-), SEI(+)
	850	SELVA(+)
Consumidor de invertebrados acuáticos de orilla (a2k)	145	SOMERO(+), POPAL(+), MANGLE(-), PLAYA(+), BOTON(-), SEI(+)
	300	ISLOTE(+)
	850	SOMERO(+)
Consumidor de invertebrados acuáticos de columna de agua y superficie (a2l)	145	SOMERO(+), SELVA(+), SEI(+), POPAL(+), BOTON(+)
	300	---
	850	SELVA(+), POPAL(-)
Consumidor de invertebrados y vertebrados acuáticos (a2.5no)	145	POPAL(+), BATIS(+), ISLOTE(+), MANGLE(-), SELVA(-), PLAYA(+), TULE(-)
	300	ISLOTE(+), BATIS(+), MANGLE(-)
	850	SOMERO(+)
Piscívoro (a3pq)	145	TULE(-), ISLOTE(+), BATIS(+), MANGLE(-), SELVA(-), RVEG(+), BOTON(-), SEI(+)
	300	ISLOTE(+), SEI(+), SOMERO(+)
	850	SOMERO(+), SEI(+)
Frugívoro-granívoro terrestre (t1ab)	145	ISLOTE(+), SELVA(+), MANGLE(+), RVEG(+), POPAL(+), BATIS(+)
	300	SELVA(+), BATIS(+), PLAYA(+)
	850	AREA(+), SOMERO(-), SEI(-)
Omnívoro terrestre (t1.5r)	145	MANGLE(-), SELVA(-), RVEG(+), POPAL(+), TULE(-), PLAYA(+)
	300	SOMERO(+), RVEG(+)
	850	PLAYA(+), SELVA(+)
Insectívoro frugívoro-nectarívoro terrestre (t2cd)	145	SOMERO(-), SELVA(+), MANGLE(+), JARDÍN(-), RVEG(+)
	300	MANGLE(+), SELVA(+), BATIS(+), PLAYA(+)
	850	SOMERO(-), RVEG(-), SEI(-), AREA(+)
Insectívoro terrestre (t2eg)	145	TULE(+), MANGLE(+), BOTON(+), SELVA(+), SEI(+), POPAL(+), ISLOTE(+)
	300	MANGLE(+), SELVA(+), PLAYA(+)
	850	SOMERO(-), SEI(+), AREA(+)
Carroñero (t4s)	145	POPAL(+), BATIS(+), PLAYA(-), BOTON(-), JARDÍN(-)
	300	SELVA(+), ISLOTE(+), RVEG(-)
	850	SOMERO(-), RVEG(-), SEI(-), AREA(+)

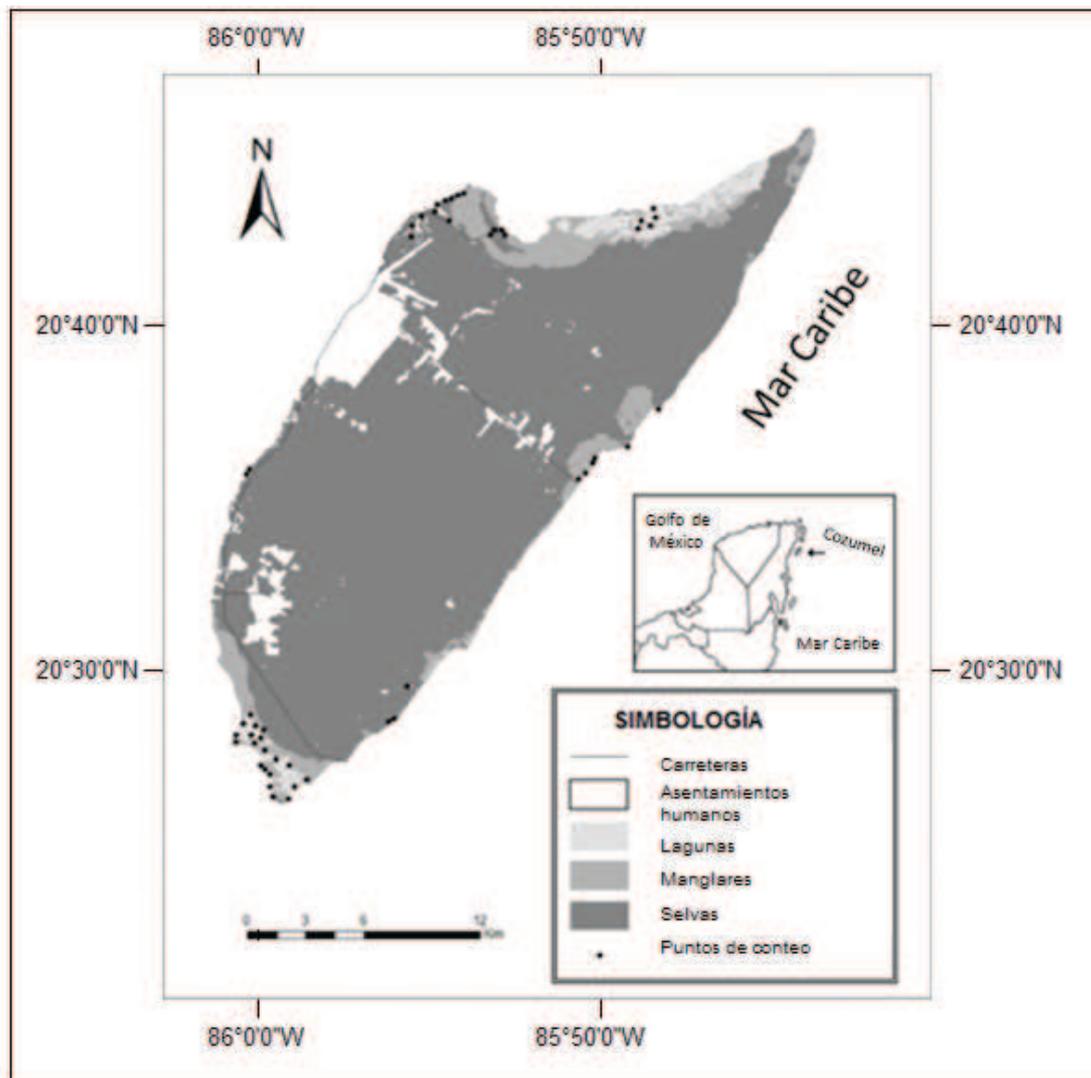


Figura 1. Localización geográfica de los sitios de muestreo de las aves (puntos de conteo). El mapa muestra de manera general la localización de los humedales (lagunas y manglar), la vegetación terrestre (selva), las vías de comunicación (carreteras) y los asentamientos humanos (asentamientos humanos) en Cozumel.

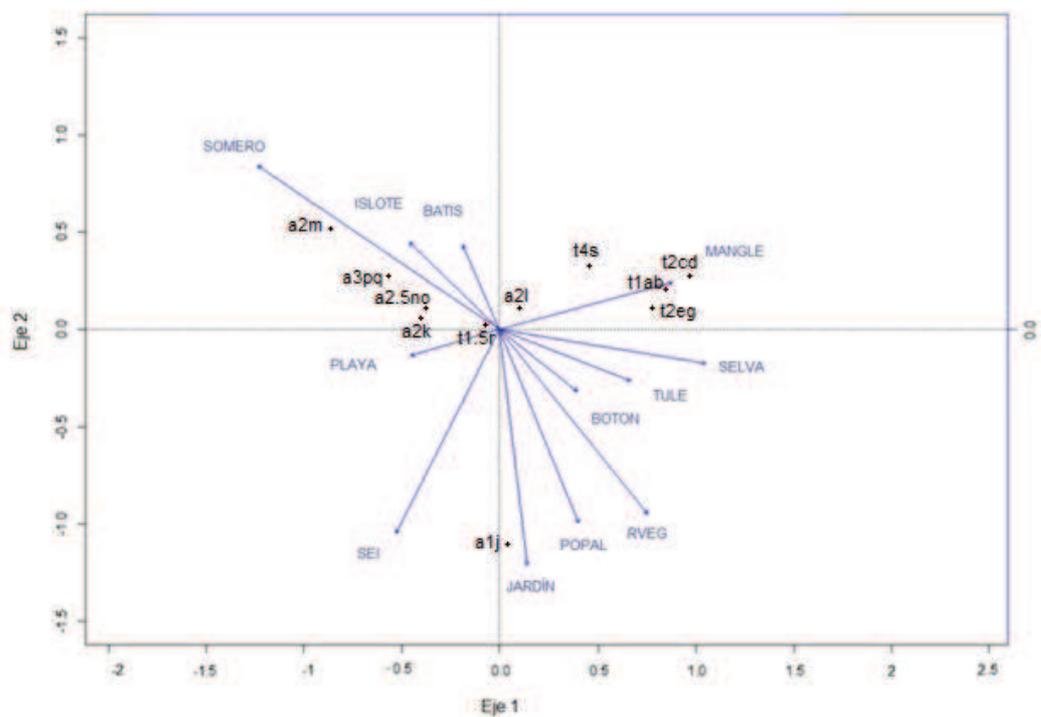


Figura 2. Diagrama del análisis de correspondencias canónicas (CCA) que muestra las relaciones entre la abundancia de las aves en los gremios tróficos y las variables explicativas que caracterizan la composición del paisaje en la escala de 145 m de radio.

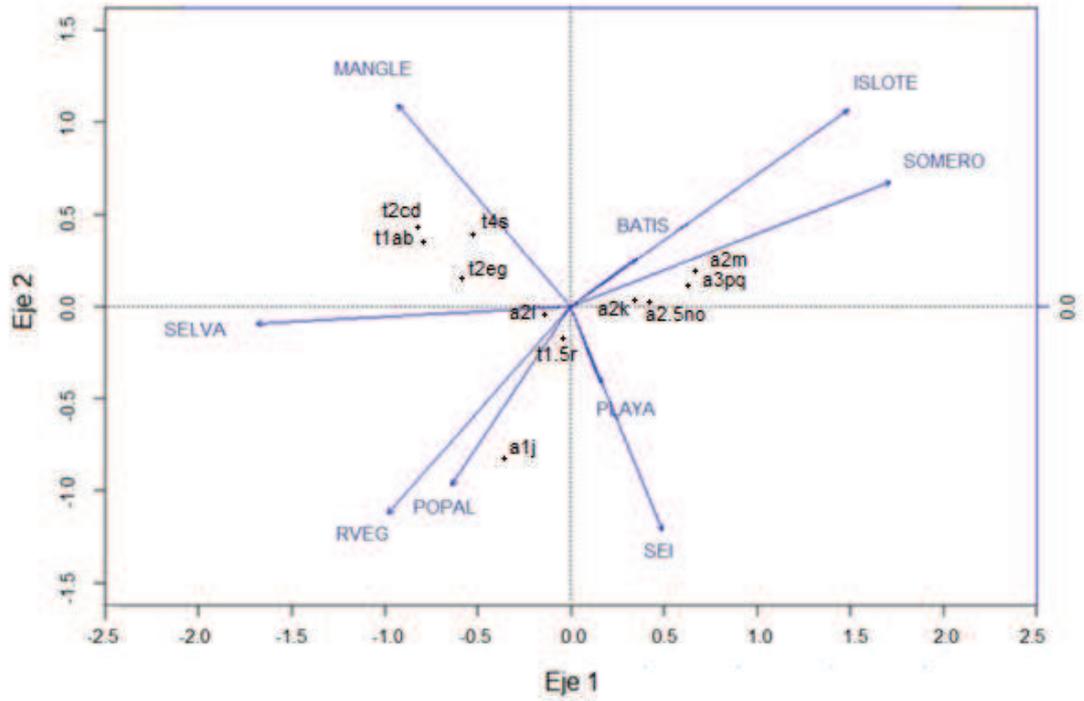


Figura 3. Diagrama del análisis de correspondencias canónicas (CCA) que muestra las relaciones entre la abundancia de las aves en los gremios tróficos y las variables explicativas que caracterizan la composición del paisaje en la escala de 300 m de radio.

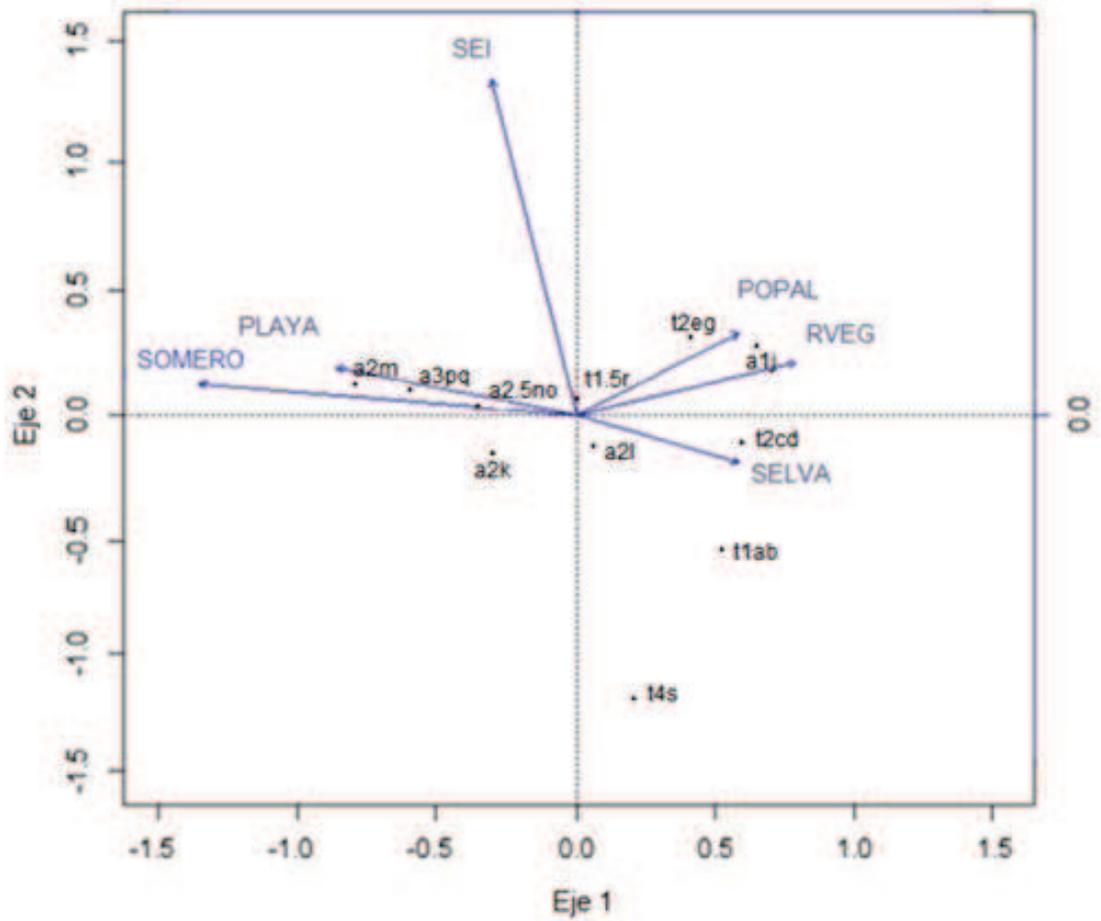


Figura 4. Diagrama del análisis de correspondencias canónicas (CCA) que muestra las relaciones entre la abundancia de las aves en los gremios tróficos y las variables explicativas que caracterizan la composición del paisaje en la escala de 850 m de radio.

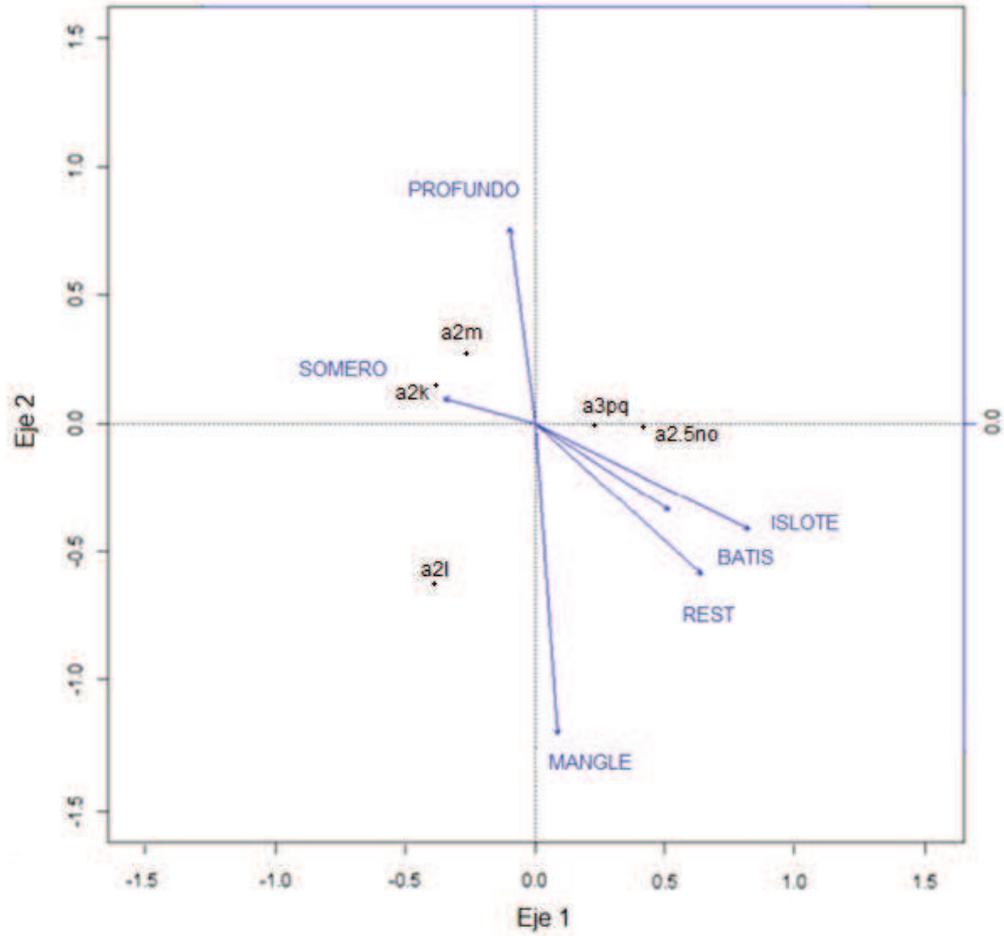


Figura 5. Diagrama del análisis de correspondencias canónicas (CCA) que muestra las relaciones entre la abundancia de las aves en los gremios tróficos a2k, a2l, a2m, a2.5no y a3pq, y las variables explicativas que caracterizan la composición del paisaje al interior de las lagunas estuarinas en la escala de 145 m de radio.

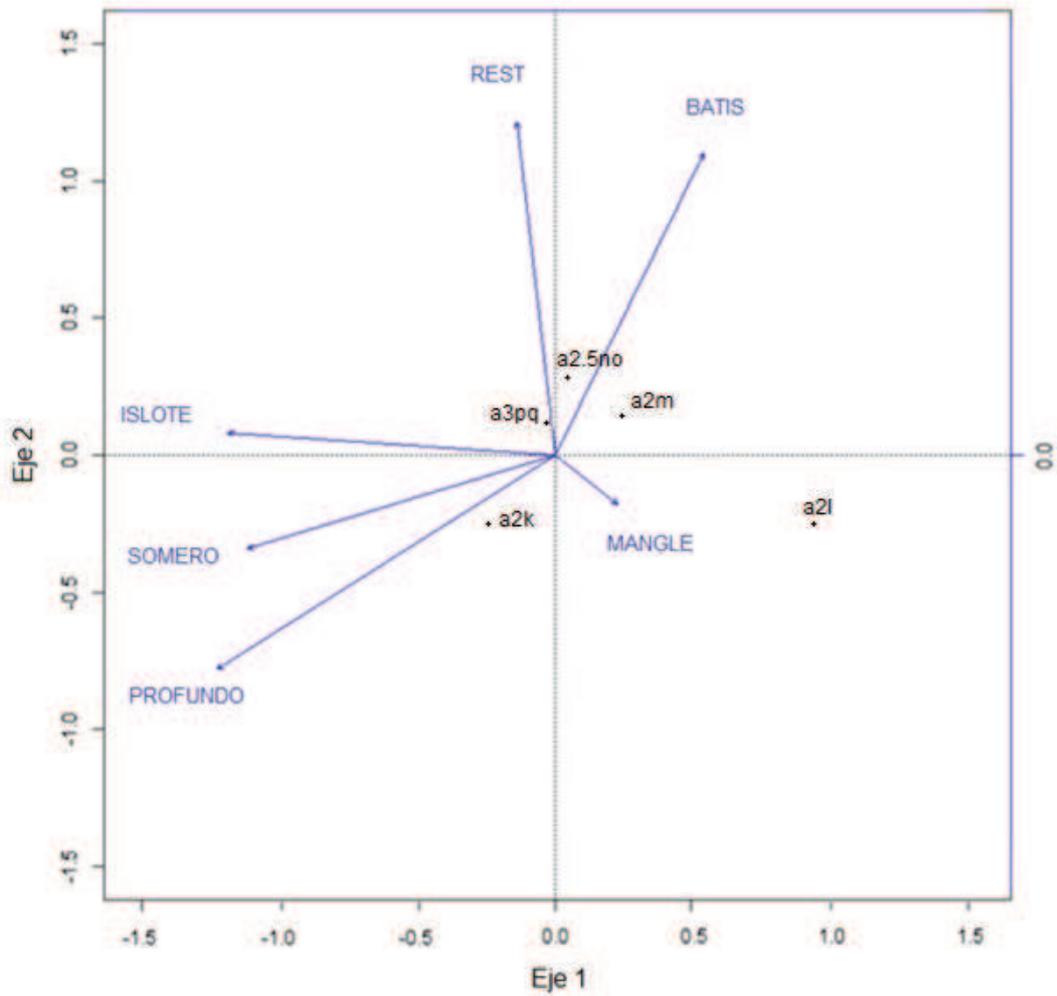


Figura 6. Diagrama del análisis de correspondencias canónicas (CCA) que muestra las relaciones entre la abundancia de las aves en los gremios tróficos a2k, a2l, a2m, a2.5no y a3pq, y las variables explicativas que caracterizan la composición del paisaje al interior de las lagunas estuarinas en la escala de 300 m de radio.

Capítulo 3

Conclusiones

Con base en la respuesta diferencial de las especies en los gremios tróficos en relación a la composición y heterogeneidad del paisaje a través de las escalas consideradas hemos identificado algunas de las características de los humedales de la isla que permiten el establecimiento de las aves pertenecientes a los distintos gremios tróficos. La heterogeneidad del paisaje se relacionó positivamente con la abundancia de las especies en la escala de 145 m de radio posiblemente porque las especies estudiadas requieren de una mezcla de ambientes diversos para obtener sus requerimientos ecológicos (Orians y Wittenberger 1991, Dunning *et al.* 1992) o debido que los gremios tróficos están integrados por especies con requerimientos distintos (Orians y Wittenberger 1991). De manera que la heterogeneidad permite la coexistencia entre especies pertenecientes al mismo nivel trófico (Levin 1974). Sin embargo, en una escala más amplia posiblemente el incremento de ambientes reduce el área de los ambientes que usan (Fahrig *et al.* 2011).

En las lagunas estuarinas, la abundancia de las aves que se alimentan de invertebrados y vertebrados acuáticos se relaciona positivamente con el tamaño de las lagunas. Sin embargo, conservar el tamaño de los humedales no es suficiente para mantener su funcionalidad y calidad como hábitat potencial para estas aves (Ma *et al.* 2011). El manejo de las lagunas estuarinas de Cozumel debe estar enfocado en mantener tanto el tamaño de las lagunas estuarinas como las condiciones en su interior (heterogeneidad en las condiciones de vegetación y profundidad) que inciden sobre la abundancia de las especies que conforman el ensamble. En las lagunas estuarinas las abundancias de las especies en los gremios tróficos que consumen invertebrados acuáticos se relacionó positivamente con zonas con escasa vegetación o vegetación poco densa. Por lo cual es importante considerar que la modificación de los humedales y su hidrología puede afectar las condiciones físicas de los humedales (salinidad, profundidad, conductividad, hidroperiodo), las cuales a su vez determinan la composición y estructura de las comunidades vegetales que, consecuentemente, inciden en la composición y diversidad de los ensambles de aves (e.g., Weller y Spatcher 1965). El incremento de vegetación densa puede incidir negativamente sobre la abundancia y el éxito reproductivo de las aves que habitan las lagunas y que requieren de áreas abiertas para forrajear (e.g., Hoffman *et al.* 1994, Bancroft *et al.* 2002). Un claro ejemplo es la

invasión por *T. domingensis* en los Everglades de Florida donde la expansión del tule ha reducido los sitios de alimentación de las aves piscívoras y consecuentemente su éxito reproductivo y su tamaño poblacional (Hoffman *et al.* 1994, Bancroft *et al.* 2002).

La profundidad del agua debe ser considerada en su manejo de los humedales de Cozumel. Encontramos que existe una relación entre la profundidad de las lagunas estuarinas y la abundancia de las aves que se alimentan de invertebrados acuáticos. A pesar de que no fue posible evaluar si la profundidad del agua incide también sobre la abundancia de las especies en los humedales herbáceos, es muy probable que sea así debido a que las zonas someras son usadas como sitios de alimentación por una gran diversidad de aves acuáticas cuyos requerimientos de profundidad se superponen en diversos tipos de humedales (Colwell y Taft 2000, Isola *et al.* 2002, Castro-Tavares *et al.* 2015).

Si bien, las lagunas estuarinas de Cozumel se encuentran protegidas en su totalidad bajo decretos federales y estatales (CONANP 2012), no todas las lagunas interiores y sus humedales herbáceos se encuentran protegidos (en Cozumel los humedales herbáceos ocurren únicamente en las lagunas interiores). Las abundancias de todas las aves herbívoras acuáticas y algunas especies que consumen invertebrados acuáticos se relacionaron positivamente con los humedales herbáceos, independientemente de su tamaño. Además, los humedales herbáceos de Cozumel constituyen el hábitat exclusivo de al menos ocho especies pertenecientes a otros gremios tróficos que se alimentan de organismos acuáticos (*Tachybaptus dominicus*, *Podilymbus podiceps*, *Charadrius vociferus*, *Jacana spinosa*, *Calidris melanotos*, *Tringa solitaria*, *Anhinga anhinga* y *Plegadis falcinellus*). De manera que la protección de los humedales de la isla debe estar dirigida tanto a los grandes sistemas de lagunas estuarinas como las lagunas interiores, no obstante su reducido tamaño y carácter estacional.

Dada la relación positiva encontrada entre la extensión de los bosques de mangle y las abundancias de las especies que consumen tantos invertebrados terrestres como semillas, frutos y néctar. Conservar grandes extensiones de bosques de mangle es importantes para conservar la diversidad de aves terrestres

de Cozumel, entre ellas taxa endémicos y amenazados cómo *Melanoptila glabrirotris* y *Patagioenas leucocephala*.

Nuestro trabajo proporciona información de línea base sobre la estructura de los ensambles de aves que habitan los humedales de Cozumel y su relación con factores ambientales, como la heterogeneidad y composición del paisaje. La información que generamos debe ser usada para tomar decisiones y planear estrategias de manejo, sin embargo recomendamos aún se requiere de un estudio a largo plazo que permita comprender el papel de la dinámica temporal sobre los patrones de uso y selección de hábitat de las aves que habitan estos humedales para que su conservación resulte exitosa (Ma *et al.* 2010). Debido a que los humedales son ambientes dinámicos que dependen de los regímenes de agua, y son usados de manera estacional y periódica por aves migratorias (Weller 1999).

Literatura citada

- Andrén H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71(3): 355-366.
- Arizmendi M del C, Márquez L. 2000. Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves en México. México: FMCN, CIPAMEX, CONABIO, CCA.
- Bancroft GT, Gawlik DE, Rutchey K. 2002. Distribution of wading birds relative to vegetation and water depths in the Northern Everglades of Florida, USA. *Waterbirds* 25(3): 265-277.
- Baker MC. 1979. Morphological correlates of habitat selection in a community of shorebirds (Charadriiformes). *Oikos* 33(1): 121-126.
- Benoit LK, Askins RA. 2002. Relationship between habitat area and the distribution of tidal marsh birds. *Wilson Bulletin* 114: 314-323.
- Block WM, Brennan LA. 1993. The habitat concept in ornithology: theory and applications. En DM Power. Eds Current Ornithology. E.U.A.: Plenum Press, p. 35-91.
- Brandolin PG, Blendinger PG. 2015. Effect of habitat and landscape structure on waterbird abundance in wetlands of central Argentina. *Wetlands Ecology and Management* 24(1): 93-105.
- Brennan EK. 2006. Local and landscape variables influencing migratory bird abundance, diversity, behavior, and community structure in Rainwater Basin wetlands. [Tesis de Doctorado] Texas Tech University, 165 p.
- Brown M, Dinsmore J. 1986. Implications of marsh size and isolation for marsh bird management. *Journal of Wildlife Management* 50(3): 392-397.
- Burel F, Baudry J. 2001. Ecología del paisaje: conceptos, métodos y aplicaciones. España: Ediciones Mundi-Prensa Libros SA.
- Burger J, Niles L, Clark K. 1997. Importance of beach, mudflats and marsh habitats to migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biological Conservation* 79(2): 283-292.
- Castro-Tavares D, Guadagnin DL, Mourac JF, Siciliano S, Merico A. 2015. Environmental and anthropogenic factors structuring waterbird habitats of tropical coastal lagoons: Implications for management. *Biological Conservation* 186: 12-21.
- Colwell MA. 1993. Shorebird community patterns in a seasonally dynamic estuary. *The Condor* 95: 104-114

- Colwell MA, Taft OW. 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth. *Waterbirds* 23(1):45-55.
- (CONANP) Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2012. Se decreta porción Norte y área Costera Oriental de la Isla Cozumel como Área Natural Protegida; [consultada 2017 junio 7]. http://www.conanp.gob.mx/difusion/comunicado.php?id_subcontenido=307.
- (CONANP) Comisión de Áreas Naturales Protegidas. 2013. Anteproyecto para la operación de proyectos de compensación ambiental por cambio de uso de suelo en terrenos forestal: restauración y conservación del ecosistema de manglar en el área de protección de flora y fauna "Isla de Cozumel", Quintana Roo.
- Craig RJ, Beal KG. 1992. The influence of habitat variables on marsh bird communities of the Connecticut River estuary. *Wilson Bulletin* 104(2): 295-311.
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65(1): 169-175.
- Escalante–Pliego P, Macouzet T. 1997. Avifauna de la Isla de Cozumel, Quintana Roo. México: Instituto de biología, Universidad Nacional Autónoma de México; Informe final SNIB–CONABIO.
- Faaborg J, Arendt WJ. 1989. Long-term declines in winter resident warblers in a Puerto Rican dry forest. *American Birds* 43: 1226-1230.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin JL. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14(2): 101-112.
- Fairbairn SE, Dinsmore JJ. 2001. Factors associated with occurrence and density of wetland birds in the Prairie Pothole region of Iowa. *Journal of the Iowa Academy of Science* 108(1): 8-14.
- Flores JS, Espejel I. 1994. Tipos de vegetación de la península de Yucatán. Fascículo 3. *Etnoflora Yucatanense*. México: Universidad Autónoma de Yucatán.
- Flores-Verdugo FJ, Agraz-Hernández CM, Benítez-Pardo D. 2006. Creación y restauración de ecosistemas de manglar: principios básicos. En Moreno-Casasola P., Presbarbosa RE, Travieso-Bello AC eds. *Estrategia para el Manejo Costero Integral: El Enfoque Municipal*. México: Instituto de Ecología A.C. y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, p. 1093-1110.

- Gawlik DE. 2002. The effects of prey availability on the numerical response of wading birds. *Ecological Monography* 72(3): 329-346.
- Guadagnin DL, Malchik L. 2007. Habitat and landscape factors associated with neotropical waterbird occurrence and richness in wetland fragments. *Biodivers Conserv* 16: 1231-1244.
- Guadagnin DL, Maltchik L, Fonseca CR. 2009. Species–area relationship of Neotropical waterbird assemblages in remnant wetlands: looking at the mechanisms. *Diversity and Distributions* 15(2): 319-327.
- Guadagnin DL, Schmitz-Peter A, Carvalho-Perello LF, Maltchik L. 2005. Spatial and temporal patterns of waterbird assemblages in fragmented wetlands of southern Brazil. *Waterbirds* 28(3): 261-272.
- Hoffman W, Bancroft GT, Sawicki RJ. 1994. Foraging habitat of wading birds in the water conservation areas of the Everglades. En: Davis SM, Ogden JC. Eds.. *Everglades: the ecosystem and its restoration*. E.U.A.: St. Lucie Press, p. 585-614.
- Howell SN. 2004. An update on status of birds from Isla Cozumel, Mexico. *Cotinga* 22(1): 15-19.
- ICBP (1992) Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation. Cambridge, U.K.: International Council for Bird Preservation.
- Isola CR, Colwell MA, Taft OW, Safran RJ. 2002. Interspecific differences in habitat use of shorebirds and waterfowl foraging in managed wetlands of California's San Joaquin Valley. *Waterbirds* 25(2): 196-203.
- Johnson DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61(1): 65-71.
- Kaminski R, Prince H. 1984. Dabbling duck-habitat associations during spring in delta marsh, Manitoba. *Journal of Wildlife Management* 48(1): 37-50.
- Kutt AS. 2007. Bird assemblage in a dune-mangrove mosaic, Cairns, Queensland. *Australian Zoologist* 34(2): 158-164.
- Lefebvre G, Poulin B, McNeil R. 1994. Temporal dynamics of mangrove bird communities in Venezuela with special reference to migrant warblers. *The Auk* 111(2): 405-415.
- Levin SA. 1974. Dispersion and population interactions. *American Naturalist* 108 (960): 207-228

- Ma Z, Cai Y, Li B, Chen J. 2010. Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands* 30(1): 15-27.
- McNair D. 2006. Historical breeding distribution and abundance of the White-crowned Pigeon (*Patagioenas leucocephala*) on St. Croix, U.S. Virgin Islands. *The Journal of Caribbean Ornithology* 19(1): 1-7.
- Mitsch WJ, Gosselink JG. 2000. *Wetlands*. Tercera edición. Nueva York, U.S.A.: John Wiley & Sons.
- Mohd-Azlan J, Lawes MJ. 2011. The effect of the surrounding landscape matrix on mangrove bird community assembly in north Australia. *Biological Conservation* 144(9): 2134-2141.
- Murkin HR, Kaminski RM, Titman RD. 1982. Responses by dabbling ducks and aquatic invertebrates to an experimentally manipulated cattail marsh. *Canadian Journal of Zoology* 60(10): 2324-2332.
- Naugle DE, Johnson RR, Estey ME, Higgens KF. 2000. A landscape approach to conserving wetland bird habitat in the prairie pothole region of eastern South Dakota. *Wetlands* 20(4): 588-604.
- Noske RA. 1996. Abundance, zonation and foraging ecology of birds in mangroves of Darwin Harbour, Northern territory. *Wildlife Research* 23(4): 443-474.
- Orians GH, Wittenberger JF. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* 137: 29-49.
- Paszkowski C, Tonn W. 2000. Community concordance between the fish and aquatic birds of lakes in northern Alberta, Canada: the relative importance of environmental and biotic factors. *Freshwater Biology* 43(3): 421-437.
- RAMSAR. 2014. Humedales de México. [consultada 2017 abril 10]. <http://ramsar.conanp.gob.mx>.
- Rajpar MN, Zakaria M. 2011. Bird species abundance and their relationship with microclimate and habitat variables at natural wetland reserve, Peninsular Malaysia Forest. *International Journal of Zoology* 1-17.
- Rotenberry JT. 1978. Components of avian diversity along a multifactorial climatic gradient. *Ecology* 59(4): 693-699.
- Stolen ED. 2006. Habitat selection and foraging success of wading birds in impounded wetlands in Florida. [Tesis de Doctorado]. University of Florida, 174p.
- Taft WO, Haig SM. 2006. Importance of wetland landscape structure to shorebirds wintering in an agricultural valley. *Landscape Ecology* 21(2): 169-184.

- Téllez O, Cabrera EF, Linares ME, Bye R. 1989. Las plantas de Cozumel. Guía botánico-turística de la isla de Cozumel, Quintana Roo. México: Instituto de Biología, UNAM.
- Tozer DC, Nol E, Kenneth FA. 2010. Effects of local and landscape-scale habitat variables on abundance and reproductive success of wetland birds. *Wetlands Ecology and Management* 18(6): 679-693.
- Turner MG, Gardner RH, O'Neill RV. 2001. Landscape ecology in theory and practice. Nueva York, E.U.A.: Springer-Verlag.
- Warnock SE, Takekawa JY. 1995. Habitat preferences of wintering shorebirds in a temporally changing environment: Western Sandpipers in the San Francisco Bay estuary. *The Auk* 112(4): 920-930.
- Weller M. 1999. Wetland birds: habitat resources and conservation implications. 1a edición. Reino Unido: Cambridge University Press.
- Weller M, Spatcher CE. 1965. Role of habitat in the distribution and abundance of marsh birds. E.U.A.: Iowa State University. Special Report 43.
- Wiens JA. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3(4): 385-397.
- Wiens JA, Rotenberry JT, Van Horne B. 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: The effects of spatial scale. *Oikos* 48(2): 132-147.
- Woinarski JC, Tidemann SC, Kerin S. 1988. Birds in a tropical mosaic: the distribution of bird species in relation to vegetation patterns. *Australian Wildlife Research* 15(2): 171-96.

Anexo 1

Cuadro 1.1. Clasificación en gremios tróficos de las especies de aves que habitan los humedales de Cozumel con base en la modificación de la clasificación de Ruiz-Bruce-Taylor y colaboradores (no publicado). Gremios tróficos: (a1) herbívoros acuáticos; (a2) insectívoros acuáticos; (a2.5) generalistas acuáticos, (a3) piscívoros (t1) herbívoros terrestres; (t2) insectívoros terrestres; (t3) carnívoros terrestres. Recursos tróficos clave: (a) fruta; (b) semillas; (c) fruta/invertebrados; (d) néctar/invertebrados; (e) invertebrados terrestres de hojas y tallos; (f) invertebrados terrestres de corteza; (g) invertebrados aéreos; (h) aves y mamíferos; (i) herpetofauna; (j) plancton y plantas acuáticas. Las siguientes categorías de uso de recursos tróficos se clasifican como recursos de importancia menor, significativa y mayor en la dieta de las especies: (1) partes vegetativas de plantas terrestres; (2) fruta; (3) néctar; (4) semillas terrestres; (5) invertebrados terrestres, arbóreos y aéreos; (6) invertebrados de suelo y hojarasca; (7) herpetofauna; (8) aves y mamíferos; (9) plancton y plantas acuáticas; (10) invertebrados acuáticos de la columna de agua y de la superficie; (11) infauna acuática; (12) cangrejos; (13) vertebrados acuáticos, y (14) carroña.

Gremio trófico Especie	Gremio y recurso trófico clave	Menor	Significativo	Mayor	Referencias
(a1j) Herbívoro acuático					
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	a1j	1,5,10	4,9		Bolen y Forsyth 1967, Bolem y Beecham 1970
<i>Anas discors</i>	a1j		4,9,10		Bellrose 1980, Rappole <i>et al.</i> 1983, Bottero y Rusch 1994
<i>Porzana carolina</i>	a1j		5,9,10		Webster 1964, Rundle y Sayre 1983, Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Porphyrio martinicus</i>	a1j		9,10		Rappole <i>et al.</i> 1983, Stephens 1984
<i>Gallinula galeata</i>	a1j		5,9,10		Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Fulica americana</i>	a1j	4,5,10,13	9		Rappole <i>et al.</i> 1983, McKnight y Hepp 1998, Villamagna <i>et al.</i> 2010
(a2k) Consumidor de invertebrados acuáticos de orilla					
<i>Lateralus ruber</i>	a2k		5,9	10	Rappole <i>et al.</i> 1983 (Congener), del Hoyo <i>et al.</i> 1996 (Congener)
<i>Pluvialis squatarola</i>	a2k	12	5, 10		Rappole <i>et al.</i> 1983, Iribarne y Martinez 1999
<i>Charadrius semipalmatus</i>	a2k	11	5, 10, 12		Baker y Baker 1973, Rappole <i>et al.</i> 1983, Smith y Nol 2000
<i>Charadrius wilsonia</i>	a2k	11	5, 10, 12		Rappole <i>et al.</i> 1983, Iribarne y Martinez 1999, Paulson 2005
<i>Charadrius vociferus</i>	a2k	11	5,10		Brooks 1967, Rundle 1982, Rappole <i>et al.</i> 1983, Baldassarre y Fischer 1984, Fair 1995
<i>Jacana spinosa</i>	a2k	5,9,13		10	Jenni y Collier 1972, Howell y Webb 1995
<i>Actitis macularius</i>	a2k	13	5	10	Rappole <i>et al.</i> 1983, Placyk y Harrington 2004
<i>Tringa solitaria</i>	a2k	7,11	5, 10		Bent 1929, Palmer 1967, Johnsgard 1981, Rappole <i>et al.</i> 1983, Moskoff 1995
<i>Arenaria interpres</i>	a2k	12	5,10,11		Rappole <i>et al.</i> 1983, Whitfield 1990
<i>Calidris fuscicollis</i>	a2k	5	4, 10, 11		Rappole <i>et al.</i> 1983, Beltzer 1991, Montalti <i>et al.</i> 2003, Hernández y Bala 2007

Gremio trófico Especie	Gremio y recurso trófico clave	Menor	Significativo	Mayor	Referencias
<i>Calidris minutilla</i>	a2k		5,10,11		Baker y Baker 1973, Brooks 1967, Rappole <i>et al.</i> 1983, Paulson 2005
<i>Calidris melanotos</i>	a2k	9	5,10,11		Brooks 1967, Rappole <i>et al.</i> 1983, Holden y Cleeves 2002
<i>Calidris mauri/pusilla</i>	a2k		5,10,11		Rappole <i>et al.</i> 1983, Paulson 2005
<i>Calidris bairdi</i>	a2k		5,10		Brooks 1967, Rappole <i>et al.</i> 1983, Baldassarre y Fischer 1984
(a2l) Consumidor de invertebrados acuáticos de la columna de agua y superficie					
<i>Plegadis falcinellus</i>	a2l	7,12,13,5	10,11,9		Rappole <i>et al.</i> 1983, Acosta <i>et al.</i> 1996, Macías <i>et al.</i> 2004, Taylor y Taylor 2015
<i>Himantopus mexicanus</i>	a2l		5,13	10	Rappole <i>et al.</i> 1983, Ueng <i>et al.</i> 2009 (congener)
<i>Tringa melanoleuca</i>	a2l	11	5,13	10	Brooks 1967, Rappole <i>et al.</i> 1983, Paulson 2005
<i>Tringa semipalmata</i>	a2l	11,12,13	5,10		Rappole <i>et al.</i> 1983, Paulson 2005, Castillo-Guerrero <i>et al.</i> 2009
<i>Tringa flavipes</i>	a2l	13	5,11	10	Brooks 1967, Baker y Baker 1973, Rappole <i>et al.</i> 1983, Weber y Haig 1997, Paulson 2005
<i>Phalaropus tricolor</i>	a2l		5,9	10	Rappole <i>et al.</i> 1983, Paulson 2005
(a2m) Consumidor de infauna acuática					
<i>Phoenicopterus ruber</i>	a2m	10	9, 11		Allen 1956, Rooth 1965, Espino-Barros y Baldassarre 1989, Schmitz <i>et al.</i> 1990, Schmitz y Baldassarre 1992, Arengo y Baldassarre 1995
<i>Numenius phaeopus</i>	a2m	5,10,12		11	Rappole <i>et al.</i> 1983, Velásquez y Navarro 1993
<i>Calidris himantopus</i>	a2m	5,6,9	10,11,4		Brooks 1967, Burton 1972, Baldassarre y Fischer 1984

Gremio trófico Especie	Gremio y recurso trófico clave	Menor	Significativo	Mayor	Referencias
<i>Limnodromus griseus</i> (a2.5no) Consumidor de vertebrados y vertebrados acuáticos	a2m		10	11	Baker y Baker 1973, Rappole <i>et al.</i> 1983, Weber y Haig 1997
<i>Ixobrychus exilis</i>	a2.5n	7	5, 10, 13		Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Eudocimus albus</i>	a2.5n	5, 7	10, 12, 13		Kushlan 1979, Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Platalea ajaja</i>	a2.5n	9	10,13		Rappole <i>et al.</i> 1983, Swennen y Yu 2005 (congener)
<i>Leucophaeus atricilla</i>	a2.5n	12	5,10,13,14		Rappole <i>et al.</i> 1983, Dosch 1997, Howell y Dunn 2007, Bernhardt <i>et al.</i> 2010
<i>Tachybaptus dominicus</i>	a2.5n		5,10,13		Howell y Webb 1995
<i>Podilymbus podiceps</i>	a2.5n	9	5,10,13		Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Egretta caerulea</i>	a2.5o	5,7	10,13	12	Wunderle 1981, Rappole <i>et al.</i> 1983, Miranda y Collazo 1997, Olmos <i>et al.</i> 2001,
<i>Nyctanassa violacea</i>	a2.5o	5, 7, 9, 10	8	13	Rappole <i>et al.</i> 1983, Martínez 2004
<i>Rallus longirostris</i> (a3pq) Piscívoro	a2.5o	9, 11	10,12		Oney 1954, Heard 1982, Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Ardea herodias</i>	a3p	5,7,8,9,1 0		13	Rappole <i>et al.</i> 1983, Ramo y Busto 1993
<i>Ardea alba</i>	a3p	5,7,12	10	13	Rappole <i>et al.</i> 1983, Ramo y Busto 1993, Miranda y Collazo 1997
<i>Egretta thula</i>	a3p	5,7	10	13	Rappole <i>et al.</i> 1983, Ramo y Busto 1993, Miranda y Collazo 1997
<i>Egretta tricolor</i>	a3p	5,10		13	Rappole <i>et al.</i> 1983, Ramo y Busto 1993, Miranda y Collazo 1997
<i>Egretta rufescens</i>	a3p	10		13	Rappole <i>et al.</i> 1983, Ramo y Busto 1993
<i>Bubulcus ibis</i>	a3p	7	5		Wunderle 1981, Rappole <i>et al.</i> 1983

Gremio trófico Especie	Gremio y recurso trófico clave	Menor	Significativo	Mayor	Referencias
<i>Butorides virescens</i>	a3p	5	10	13	Rappole et al. 1983, Helm 2012
<i>Cochlearius cochlearius</i>	a3p		10	13	Ramo y Busto 1993, Kushlan 2009
<i>Fregata magnificens</i>	a3q	10		13	Calixto-Albarrán y Osorno 2000
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	a3q	9, 10		13	Rappole et al. 1983, Casaux et al. 2009
<i>Anhinga anhinga</i>	a3q	9, 10		13	Owre 1967, Rappole et al. 1983
<i>Pelecanus occidentalis</i>	a3q	10	13		Rappole et al. 1983, Visser et al. 2005
<i>Pandion haliaetus</i>	a3q	5, 7		13	Green et al. 1978, Rappole et al. 1983
<i>Sternula antillarum</i>	a3q			13	Atwood y Kelly 1984, Zuria y Mellink 2005, Elliott et al. 2007
<i>Thalasseus maximus</i>	a3q	10, 12		13	Rappole et al. 1983, Aygen y Emslie 2006
<i>Megasceryle alcyon</i>	a3q	10		13	Rappole et al. 1983, Sullivan et al. 2006
(t1.5r) Omnívoro terrestre					
<i>Coccyzus minor</i>	t1.5r		2,5,7		Wunderle 1981, Rappole et al. 1983
<i>Pitangus sulphuratus</i>	t1.5r	7, 12, 13	2, 4, 5, 10		Fitzpatrick 1980, Rappole et al. 1983, Eguiarte y Martínez del Río 1985, Iribarne y Martínez 1999, Latino y Beltzer 1999, Herrera et al. 2006
<i>Quiscalus mexicanus</i>	t1.5r	2, 7, 12, 14	6, 8	4, 5	Blankinship 1966, Teather y Weatherhead 1988, Wehtje 2003
(t1ab) Frugívoro- granívoro terrestre					
<i>Patagioenas leucocephala</i>	t1a		5, 4	2	Audubon 1834, Rappole et al. 1983, Bancroft y Bowman 2001, Bancroft y Bowman 1994
<i>Zenaidra asiática</i>	t1a		4, 2		Rappole et al. 1983, Pruitt et al. 2008
<i>Amazona albifrons</i>	t1a	1	2, 3, 4		Matuzac et al. 2008
<i>Setophaga coronata</i>	t1a	3, 4	2, 5		Rappole et al. 1983, Parrish 1997

Gremio trófico Especie	Gremio y recurso trófico clave	Menor	Significativo	Mayor	Referencias
<i>Coereba flaveola caboti</i>	t1a	4	2,3,5		Snow y Snow 1971, Adolph y Roughgarden 1983, Poulin <i>et al.</i> 1994a, Poulin <i>et al.</i> 1994b, Sainz-Borgo 2016
<i>Spindalis zena</i>	t1a		5	2	Latta y Wunderle 1996, Hechevarria-García <i>et al.</i> 2011
<i>Icterus cucullatus</i>	t1a		2,3,5		Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Icterus spurius</i>	t1a	3	2,5		Rappole <i>et al.</i> 1983, Gryj <i>et al.</i> 1990
<i>Streptopelia decaocto</i>	t1b			4	Poling y Hayslette 2006
<i>Columbina passerina</i>	t1b		5	4	Howell y Webb 1995, Latta y Wunderle 1996, Perez <i>et al.</i> 2001, Parra-Hernández <i>et al.</i> 2009
<i>Columbina talpacoti</i>	t1b	5		4	Cintra 1988, Parra-Hernández <i>et al.</i> 2009, Sainz-Borgo 2016
<i>Leptotila jamaicensis</i>	t1b		4,2	4	Greenberg <i>et al.</i> 1997 (congener), observación personal
<i>Tiaris olivaceus intermedia</i>	t1b		5,2	4	Skutch 1954, Lack 1976, Stiles y Skutch 1989, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Sporophila torqueola</i>	t1b			4	Poulin <i>et al.</i> 1994b (congener)
<i>Cardinalis cardinalis</i>	t1b		2,4,5		Poulin <i>et al.</i> 1994a (congener), McGraw <i>et al.</i> 2003, Baldwin <i>et al.</i> 2008
(t2cd) Insectívoro frugívoro-nectarívoro terrestre					
<i>Melanerpes pygmaeus</i>	t2f		2,5		Scott y Martin 1984, Greenberg y Bichier 2005 (congener)
<i>Melanerpes aurifrons</i>	t2f		2,4	5	Kujawa 1984, Greenberg <i>et al.</i> 1997, Greenberg y Bichier 2005, Schroeder <i>et al.</i> 2013
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	t2c		2,5		Rappole <i>et al.</i> 1983, Hutto 1994, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Elaenia martinica</i>	t2c		2,5		Ricklefs y Cox 1977, Adolph y Roughgarden 1983
<i>Tyrannus tyrannus</i>	t2c		2,5		Morehouse y Brewer 1968, Morton 1971, Rappole <i>et al.</i> 1983, Beal 1897

Gremio trófico Especie	Gremio y recurso trófico clave	Menor	Significativo	Mayor	Referencias
<i>Tyrannus dominicensis</i>	t2c		2,5		Rappole <i>et al.</i> 1983, Adolph y Roughgarden 1983
<i>Vireo griseus</i>	t2c		2,5		Rappole <i>et al.</i> 1983, Parrish 1997, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Vireo bairdi</i>	t2c		2,5		Macouzet 2010, Rodriguez-Flores 2010
<i>Vireo olivaceus</i>	t2c		2,5		Williamson 1971, Rappole <i>et al.</i> 1983, Poulin <i>et al.</i> 1994a, Poulin <i>et al.</i> 1994b, Parrish 1997
<i>Vireo magister</i>	t2c		2,5		Rodriguez-Flores 2010, Brewer 2016
<i>Melanoptila glabrirostris</i>	t2c		2,5		Morgenthaler 2003
<i>Dumetella carolinensis</i>	t2c		5,2		Parrish 1997, Greenberg <i>et al.</i> 1997, Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Mimus gilvus</i>	t2c	4,7	5,2		Haverschmidt 1953, Poulin <i>et al.</i> 1994a, Poulin <i>et al.</i> 1994b
<i>Setophaga tigrina</i>	t2c		2,3	5	Post 1978, Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Setophaga magnolia</i>	t2c		2,5		Parrish 1997, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Piranga rubra</i>	t2c		2,5		Rappole <i>et al.</i> 1983, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Anthracothorax prevostii</i>	t2d		3,5		Rensen <i>et al.</i> 1986
<i>Chlorostilbon forficatus</i>	t2d		3,5		Rensen <i>et al.</i> 1983, Greenberg <i>et al.</i> 1997 (congener)
(t2eg) Insectívoro terrestre <i>Crotophaga sulcirostris</i>	t2e	2,7		5	Vehrencamp 1978, Wunderle 1981, Wheelwright <i>et al.</i> 1984, Greenberg y Bichier 2005
<i>Campostoma imberbe</i>	t2e		2	5	Fitzpatrick 1980, Rappole <i>et al.</i> 1983, Hutto 1994
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	t2e		2	5	Greenberg <i>et al.</i> 1997, Greenberg y Bichier 2005, Sainz-Borgo 2016
<i>Troglodytes aedon</i>	t2e	2		5	Rappole <i>et al.</i> 1983, Poulin <i>et al.</i> 1994b, Parrish 1997, Greenberg <i>et al.</i> 1997, Sainz-Borgo 2016
<i>Poliophtila caerulea</i>	t2e			5	Root 1967, Rappole <i>et al.</i> 1983, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Parkesia motacilla</i>	t2e	5,4	6,10		Rappole <i>et al.</i> 1983, Craig 1984

Gremio trófico Especie	Gremio y recurso trófico clave	Menor	Significativo	Mayor	Referencias
<i>Parkesia noveboracensis</i>	t2e	2,4,5,13	10	6	Rappole <i>et al.</i> 1983, Poulin <i>et al.</i> 1994b, Greenberg <i>et al.</i> 1997, Parrish 1997
<i>Mniotilta varia</i>	t2e	2,3		5	Rappole <i>et al.</i> 1983, Gryj <i>et al.</i> 1990, Parrish 1997, Greenberg y Bichie 2005
<i>Protonotaria citrea</i>	t2e		2	5	Post 1978, Rappole <i>et al.</i> 1983, Poulin <i>et al.</i> 1994b
<i>Geothlypis trichas</i>	t2e		2	5	Hutto 1981, Rappole <i>et al.</i> 1983, Parrish 1997, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Setophaga citrina</i>	t2e			5	Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Setophaga dominica</i>	t2e			5	Rappole <i>et al.</i> 1983, Hall 1996
<i>Setophaga ruticilla</i>	t2e	2		5	Rappole <i>et al.</i> 1983, Poulin <i>et al.</i> 1994b, Parrish 1997
<i>Setophaga americana</i>	t2e	3	2	5	Post 1978, Rappole <i>et al.</i> 1983, Parrish 1997
<i>Setophaga petechia</i>	t2e	2		5	Rappole <i>et al.</i> 1983, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Setophaga palmarum</i>	t2e	2,3,4	6	5	Rappole <i>et al.</i> 1983, Martin y Karr 1990, del Hoyo <i>et al.</i> 2010, Curson 2010
<i>Setophaga discolor</i>	t2e	2, 3		5	Post 1978, Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Setophaga virens</i>	t2e		2	5	Rappole <i>et al.</i> 1983, Greenberg <i>et al.</i> 1997, Parrish 1997
<i>Passerculus sandwichensis</i>	t2e		4,5,6		Rappole <i>et al.</i> 1983
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	t2g	2	5		Rappole <i>et al.</i> 1983, Greenberg <i>et al.</i> 1997, Greenberg y Bichier 2005
<i>Tyrannus melancholicus</i>	t2g		2	5	Fitzpatrick 1980, Rappole <i>et al.</i> 1983, Wheelwright <i>et al.</i> 1984, Moermond y Denslo 1985, Greenberg <i>et al.</i> 1997
<i>Tyrannus couchii</i>	t2g		2	5	Greenberg <i>et al.</i> 1997
(t3h) Carnívoro terrestre					
<i>Falco peregrinus</i>	t3h	5		8	Castellanos <i>et al.</i> 2006; Ellis <i>et al.</i> 2004

Gremio trófico Especie	Gremio y recurso trófico clave	Menor	Significativo	Mayor	Referencias
(t4s) Carroñero <i>Coragyps atratus</i> <i>Cathartes aura</i>	t4s t4s	5 5		14 14	Rappole <i>et al.</i> 1983 Rappole <i>et al.</i> 1983

Anexo 2

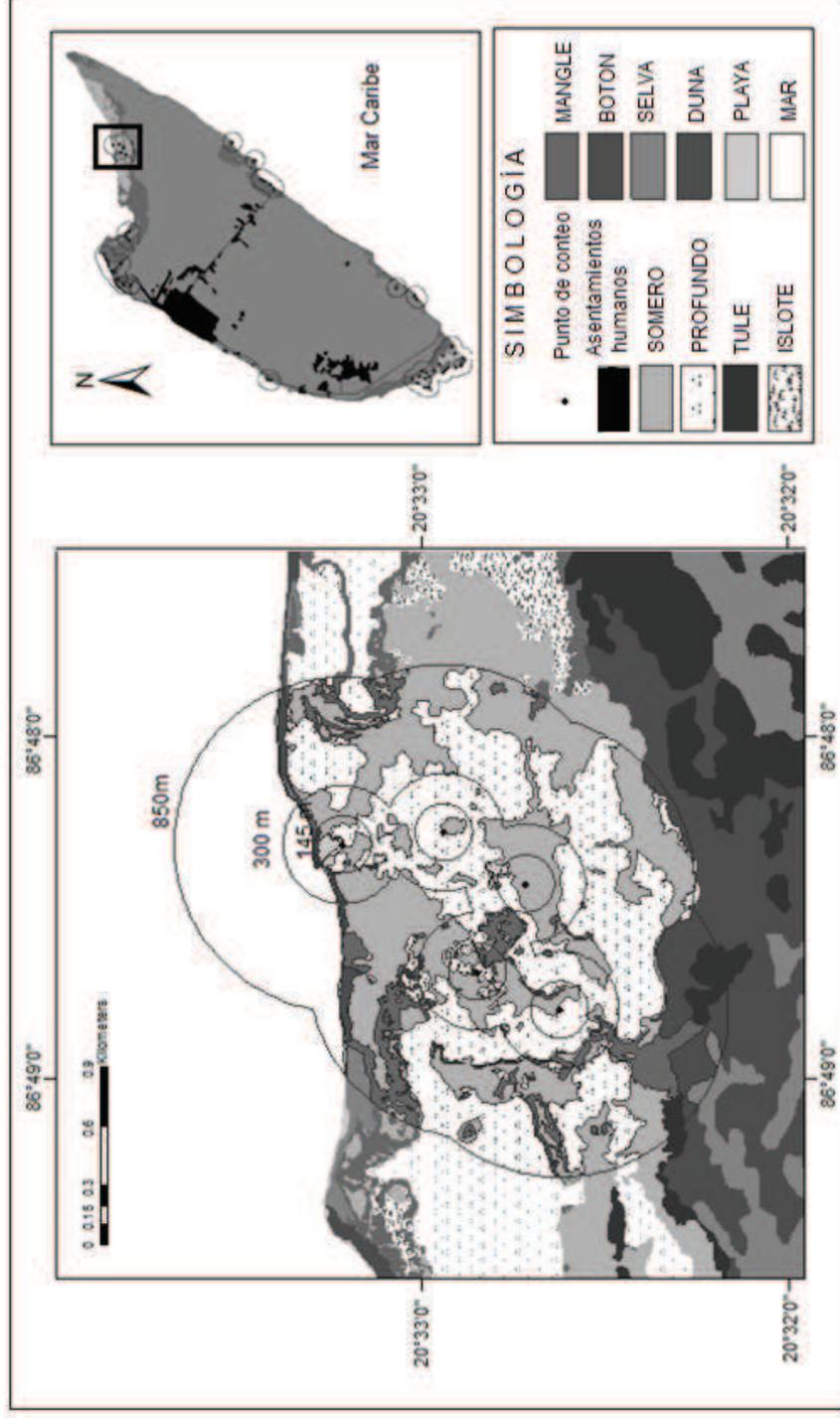


Figura 2.1. Clasificación de las coberturas del paisaje en los humedales del norte de Cozumel. Los círculos concéntricos alrededor de los puntos de conteo (muestreo de aves) representan los paisajes analizados en las escalas de 145, 300 y 850 m de radio.

Cuadro 2.1. Descripción de las características de los paisajes analizados en las escalas de análisis.

Escala (radio en m)	Tamaño del paisaje (ha)	No. puntos de conteo por paisaje	No. total de paisajes
145	6.6	1	51
300	28.23	1	23
	28.24	1	
	28.24	1	
	28.24	1	
	28.24	1	
	28.24	1	
	28.24	1	
	28.24	1	
	28.24	1	
	46.33	2	
	46.43	2	
	46.69	2	
	50.63	2	
	54.12	2	
	55.48	2	
	56.15	2	
	56.41	2	
	63.68	3	
	69.13	3	
	84.95	1	
	118.35	5	
	130.92	5	
	133.32	6	
850	226.76	1	10
	226.76	1	
	226.76	1	
	280.68	2	
	281.52	2	
	385.92	4	
	466.07	4	
	521.37	5	
	989.99	10	
	1689.24	20	

Anexo 3

Modelos lineales generalizados (MLG) con distribución binomial negativa, escala 145 m

Selección de MLG con base en el criterio de información de Akaike para evaluar cómo incide la composición y configuración de paisaje en la abundancia de las aves en los gremios tróficos. Para cada modelo: El Δ AICc corresponde a la diferencia entre valor de AICc del modelo con el menor valor y el AICc de los otros modelos generados. Los modelos en negritas corresponden a aquellos con valor de Δ AICc < 2 y se consideran igualmente parsimoniosos que el modelo más parsimonioso.

Cuadro 3.1. Herbívoro acuático (a1j).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG+POPAL+PLAYA+JARDÍN+SOMERO+ISLOTE+TULE+BATIS+BOTON	49.99	14	37	314.14	18.33
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG+POPAL+PLAYA+JARDÍN+SOMERO+ISLOTE+TULE+BATIS	49.96	13	38	310.32	14.51
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG+POPAL+PLAYA+JARDÍN+SOMERO+ISLOTE+TULE	49.91	12	39	306.74	10.94
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG+POPAL+PLAYA+JARDÍN+SOMERO+ISLOTE	49.89	11	40	303.60	7.80
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG+POPAL+PLAYA+JARDÍN+SOMERO	50.04	10	41	300.49	4.68
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG+POPAL+PLAYA+JARDÍN	49.83	9	42	297.95	2.14
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG+POPAL+PLAYA	49.54	8	43	295.81	0.00
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG+POPAL	51.01	7	44	300.09	4.28
SEI+MANGLE+SELVA+RVEG	51.52	6	45	302.48	6.67
SEI+MANGLE+RVEG	51.70	5	46	302.78	6.97
MANGLE+SEI	51.64	4	47	306.43	10.62
SEI	52.19	3	48	308.79	12.99

Cuadro 3.2. Consumidor de invertebrados acuáticos de orilla (a2k).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA+SEI+BOTON+RVEG+BATIS+ISLOTE+SELVA+TULE+JARDÍN	59.94	14	37	400.00	17.25
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA+SEI+BOTON+RVEG+BATIS+ISLOTE+SELVA+TULE	59.99	13	38	396.75	14.00
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA+SEI+BOTON+RVEG+BATIS+ISLOTE+SELVA	59.95	12	39	393.39	10.64
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA+SEI+BOTON+RVEG+BATIS+ISLOTE	59.90	11	40	390.17	7.42
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA+SEI+BOTON+RVEG+BATIS	59.91	10	41	387.46	4.70
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA+SEI+BOTON+RVEG	59.78	9	42	385.10	2.35
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA+SEI+BOTON	60.04	8	43	383.25	0.50
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA+SEI	59.61	7	44	382.75	0.00
MANGLE+SOMERO+POPAL+PLAYA	59.89	6	45	383.20	0.45
MANGLE+SOMERO+POPAL	59.03	5	46	385.11	2.36
MANGLE+SOMERO	58.92	4	47	391.39	8.63
MANGLE	58.85	3	48	390.06	7.31

Cuadro 3.3. Consumidor de invertebrados acuáticos de columna de agua y superficie (a2l).

VARIABLES	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+BOTON+RVEG+BATIS+TULE+MANGLE+PLAYA+JARDÍN+ISLOTE	57.98	14	37	318.02	23.16
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+BOTON+RVEG+BATIS+TULE+MANGLE+PLAYA+JARDÍN	57.98	13	38	314.19	19.33
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+BOTON+RVEG+BATIS+TULE+MANGLE+PLAYA	57.96	12	39	310.57	15.71
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+BOTON+RVEG+BATIS+TULE+MANGLE	57.79	11	40	307.56	12.70
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+BOTON+RVEG+BATIS+TULE	57.73	10	41	304.59	9.73
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+BOTON+RVEG+BATIS	57.63	9	42	301.86	7.00
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+BOTON+RVEG	57.44	8	43	299.56	4.70
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+BOTON	57.34	7	44	294.86	0.00
SOMERO+SELVA+SEI+POPAL	57.45	6	45	295.90	1.04
SOMERO+SELVA+SEI	57.04	5	46	295.74	0.88
SOMERO+SELVA	58.11	4	47	297.85	2.99
SOMERO	57.87	3	48	305.37	10.51

Cuadro 3.4. Consumidor de invertebrados y vertebrados acuáticos (a2.5no).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL+PLAYA+ISLOTE+TULE+SOMERO+SEI+RVEG+JARDÍN+POPAL	54.74	14	37	328.76	17.03
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL+PLAYA+ISLOTE+TULE+SOMERO+SEI+RVEG+JARDÍN	54.88	13	38	324.98	13.25
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL+PLAYA+ISLOTE+TULE+SOMERO+SEI+RVEG	54.92	12	39	321.58	9.85
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL+PLAYA+ISLOTE+TULE+SOMERO+SEI	54.72	11	40	318.38	6.65
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL+PLAYA+ISLOTE+TULE+SOMERO	54.88	10	41	315.80	4.07
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL+PLAYA+ISLOTE+TULE	55.10	9	42	313.55	1.81
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL+PLAYA+ISLOTE	55.35	8	43	311.73	0.00
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL+PLAYA	55.12	7	44	318.40	6.67
MANGLE+BATIS+SELVA+POPAL	55.85	6	45	324.22	12.49
MANGLE+BATIS+SELVA	56.59	5	46	328.58	16.85
MANGLE SELVA	56.72	4	47	334.45	22.72
MANGLE	57.33	3	48	339.48	27.75

Cuadro 3.5. Piscivoro (a3pq).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE+BATIS+RVEG+BOTON+SEI+SOMERO+POPAL+PLAYA+JARDÍN	60.81	14	37	381.32	12.63
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE+BATIS+RVEG+BOTON+SEI+SOMERO+POPAL+PLAYA	60.82	13	38	377.49	8.80
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE+BATIS+RVEG+BOTON+SEI+SOMERO+POPAL	60.84	12	39	374.53	5.83
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE+BATIS+RVEG+BOTON+SEI+SOMERO	60.74	11	40	372.08	3.39
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE+BATIS+RVEG+BOTON+SEI	60.65	10	41	370.03	1.33
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE+BATIS+RVEG+BOTON	60.38	9	42	368.69	0.00
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE+BATIS+RVEG	59.99	8	43	370.16	1.46
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE+BATIS	60.82	7	44	371.98	3.29
MANGLE+SELVA+TULE+ISLOTE	60.06	6	45	376.64	7.94
MANGLE+SELVA+TULE	59.17	5	46	378.90	10.21
MANGLE+SELVA	59.30	4	47	380.99	12.30
MANGLE	59.08	3	48	392.29	23.60

Cuadro 3.6. Frugívoro-granívoro terrestre (t.lab).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE+BATIS+POPAL+TULE+SOMERO+SEI+PLAYA+JARDÍN+BOTON	57.53	14	37	314.42	17.42
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE+BATIS+POPAL+TULE+SOMERO+SEI+PLAYA+JARDÍN	57.56	13	38	310.60	13.59
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE+BATIS+POPAL+TULE+SOMERO+SEI+PLAYA	57.44	12	39	307.01	10.01
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE+BATIS+POPAL+TULE+SOMERO+SEI	57.37	11	40	304.16	7.15
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE+BATIS+POPAL+TULE+SOMERO	57.96	10	41	301.67	4.66
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE+BATIS+POPAL+TULE	59.26	9	42	299.56	2.55
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE+BATIS+POPAL	59.80	8	43	297.36	0.35
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE+BATIS	58.19	7	44	297.01	0.00
SELVA+MANGLE+RVEG+ISLOTE	57.88	6	45	297.15	0.15
SELVA+MANGLE+RVEG	59.63	5	46	299.56	2.56
SELVA+MANGLE	61.34	4	47	302.94	5.93
SELVA	61.69	3	48	307.14	10.13

Cuadro 3.7. Omnívoro terrestre (t1.5r).

Variabes	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE+PLAYA+POPAL+BOTON+SEI+SOMERO+BATIS+JARDÍN+ISLOTE	54.87	14	37	339.49	19.21
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE+PLAYA+POPAL+BOTON+SEI+SOMERO+BATIS+JARDÍN	54.87	13	38	335.66	15.37
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE+PLAYA+POPAL+BOTON+SEI+SOMERO+BATIS	54.90	12	39	332.15	11.86
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE+PLAYA+POPAL+BOTON+SEI+SOMERO	54.79	11	40	329.16	8.88
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE+PLAYA+POPAL+BOTON+SEI	54.77	10	41	326.09	5.80
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE+PLAYA+POPAL+BOTON	54.83	9	42	323.56	3.27
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE+PLAYA+POPAL	54.83	8	43	321.63	1.34
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE+PLAYA	54.95	7	44	320.57	0.29
MANGLE+SELVA+RVEG+TULE	55.09	6	45	320.29	0.00
MANGLE+SELVA+RVEG	55.49	5	46	321.01	0.72
MANGLE+SELVA	56.09	4	47	323.71	3.42
MANGLE	56.26	3	48	322.58	2.30

Cuadro 3.8. Insectívoro frugívoro-nectarívoro terrestre (t2cd).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG+JARDÍN+SEI+ISLOTE+BATIS+BOTON+TULE+POPAL+PLAYA	55.94	14	37	308.55	22.29
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG+JARDÍN+SEI+ISLOTE+BATIS+BOTON+TULE+POPAL	55.88	13	38	304.73	18.47
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG+JARDÍN+SEI+ISLOTE+BATIS+BOTON+TULE	55.81	12	39	301.11	14.86
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG+JARDÍN+SEI+ISLOTE+BATIS+BOTON	55.87	11	40	297.71	11.45
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG+JARDÍN+SEI+ISLOTE+BATIS	55.80	10	41	294.49	8.24
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG+JARDÍN+SEI+ISLOTE	55.56	9	42	291.74	5.48
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG+JARDÍN+SEI	55.33	8	43	289.34	3.08
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG+JARDÍN	56.51	7	44	287.50	1.24
SELVA+SOMERO+MANGLE+RVEG	56.27	6	45	287.19	0.93
SELVA+SOMERO+MANGLE	58.15	5	46	286.36	0.10
SELVA+SOMERO	58.76	4	47	286.26	0.00
SELVA	59.61	3	48	300.69	14.43

Cuadro 3.9. Insectívoro terrestre (12eg).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON+SEI+POPAL+ISLOTE+BATIS+RVEG+PLAYA+JARDÍN+SOMERO	50.76	14	37	334.37	16.33
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON+SEI+POPAL+ISLOTE+BATIS+RVEG+PLAYA+JARDÍN	50.82	13	38	330.55	12.51
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON+SEI+POPAL+ISLOTE+BATIS+RVEG+PLAYA	50.97	12	39	326.95	8.91
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON+SEI+POPAL+ISLOTE+BATIS+RVEG	51.39	11	40	323.58	5.54
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON+SEI+POPAL+ISLOTE+BATIS	51.40	10	41	320.61	2.57
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON+SEI+POPAL+ISLOTE	51.46	9	42	318.04	0.00
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON+SEI+POPAL	52.57	8	43	318.15	0.11
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON+SEI	52.50	7	44	318.71	0.67
SELVA+MANGLE+TULE+BOTON	54.05	6	45	321.95	3.92
SELVA+MANGLE+TULE	54.36	5	46	327.01	8.97
SELVA+MANGLE	55.24	4	47	333.24	15.21
SELVA	55.93	3	48	338.60	20.56

Cuadro 3.10. Carroñero (t4s).

Variab	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN+BOTON+SEI+MANGLE+ISLOTE+RVEG+SELVA+SOMERO+TULE	42.44	14	37	176.21	20.55
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN+BOTON+SEI+MANGLE+ISLOTE+RVEG+SELVA+SOMERO	42.44	13	38	172.38	16.72
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN+BOTON+SEI+MANGLE+ISLOTE+RVEG+SELVA	42.37	12	39	168.79	13.13
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN+BOTON+SEI+MANGLE+ISLOTE+RVEG	42.53	11	40	165.48	9.81
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN+BOTON+SEI+MANGLE+ISLOTE	42.69	10	41	162.33	6.66
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN+BOTON+SEI+MANGLE	42.99	9	42	159.68	4.01
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN+BOTON+SEI	44.24	8	43	157.83	2.16
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN+BOTON	44.11	7	44	155.71	0.05
POPAL+PLAYA+BATIS+JARDÍN	44.86	6	45	156.30	0.63
POPAL+PLAYA+BATIS	44.39	5	46	155.67	0.00
POPAL+PLAYA	44.16	4	47	163.54	7.87
POPAL	44.27	3	48	165.46	9.79

Modelos lineales generalizados (MLG) con distribución binomial negativa, escala 300 m

Selección de MLG con base en el criterio de información de Akaike para evaluar cómo incide la composición y configuración de paisaje en la abundancia de las aves en los gremios tróficos. Para cada modelo: El Δ AICc corresponde a la diferencia entre valor de AICc del modelo con el menor valor y el AICc de los otros modelos generados. Consideramos igualmente parsimoniosos a los modelos con valor de Δ AICc < 2 que el modelo más parsimonioso.

Cuadro 3.11. Herbívoro acuático (a1j).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
RVEG+MANGLE+SEI+PLAYA+BATIS+POPAL+SELVA+ISLOTE+SOMERO	26.26	11	12	232.18	28.34
RVEG+MANGLE+SEI+PLAYA+BATIS+POPAL+SELVA+ISLOTE	26.30	10	13	224.95	21.11
RVEG+MANGLE+SEI+PLAYA+BATIS+POPAL+SELVA	26.47	9	14	218.94	15.10
RVEG+MANGLE+SEI+PLAYA+BATIS+POPAL	26.43	8	15	214.04	10.20
RVEG+MANGLE+SEI+PLAYA+BATIS	26.53	7	16	210.33	6.49
RVEG+MANGLE+SEI+PLAYA	26.72	6	17	207.36	3.52
RVEG+MANGLE+SEI	26.88	5	18	204.62	0.78
RVEG+MANGLE	27.20	4	19	204.33	0.49
RVEG	27.48	3	20	203.84	0.00

Cuadro 3.12. Consumidor de invertebrados acuáticos de orilla (a2k)...

Variabes	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
ISLOTE+SEI+SELVA+MANGLE+POPAL+SOMERO+RVEG+PLAYA+BATIS	24.47	11	12	250.33	26.27
ISLOTE+SEI+SELVA+MANGLE+POPAL+SOMERO+RVEG+PLAYA	24.50	10	13	242.75	18.69
ISLOTE+SEI+SELVA+MANGLE+POPAL+SOMERO+RVEG	24.51	9	14	236.53	12.46
ISLOTE+SEI+SELVA+MANGLE+POPAL+SOMERO	24.50	8	15	231.19	7.13
ISLOTE+SEI+SELVA+MANGLE+POPAL	24.61	7	16	228.27	4.21
ISLOTE+SEI+SELVA+MANGLE	24.77	6	17	226.71	2.65
ISLOTE+SEI+SELVA	24.90	5	18	226.58	2.52
ISLOTE+SEI	25.22	4	19	226.32	2.26
ISLOTE	25.26	3	20	224.06	0.00

Cuadro 3.13. Consumidor de invertebrados acuáticos de columna de agua y superficie (a2l).

Variabes	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
Modelos inválidos	-	-	-	-	-

Cuadro 3.14. Consumidor de invertebrados y vertebrados acuáticos (a2.5no).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
ISLOTE+BATIS+MANGLE+RVEG+SOMERO+SELVA+SEI+POPAL+PLAYA	26.77	11	12	214.32	27.32
ISLOTE+BATIS+MANGLE+RVEG+SOMERO+SELVA+SEI+POPAL	26.80	10	13	206.67	19.67
ISLOTE+BATIS+MANGLE+RVEG+SOMERO+SELVA+SEI	26.85	9	14	201.07	14.07
ISLOTE+BATIS+MANGLE+RVEG+SOMERO+SELVA	26.72	8	15	196.49	9.49
ISLOTE+BATIS+MANGLE+RVEG+SOMERO	26.70	7	16	192.15	5.15
ISLOTE+BATIS+MANGLE+RVEG	26.62	6	17	190.67	3.67
ISLOTE+BATIS+MANGLE	26.49	5	18	188.75	1.75
ISLOTE+BATIS	26.34	4	19	187.01	0.00
ISLOTE	26.07	3	20	187.01	0.01

Cuadro 3.15. Piscívoro.

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
ISLOTE+SEI+SOMERO+RVEG+BATIS+SELVA+PLAYA+MANGLE+POPAL	27.18	11	12	229.41	22.78
ISLOTE+SEI+SOMERO+RVEG+BATIS+SELVA+PLAYA+MANGLE	27.21	10	13	222.29	15.66
ISLOTE+SEI+SOMERO+RVEG+BATIS+SELVA+PLAYA	27.16	9	14	216.77	10.14
ISLOTE+SEI+SOMERO+RVEG+BATIS+SELVA	26.42	8	15	212.90	6.27
ISLOTE+SEI+SOMERO+RVEG+BATIS	26.60	7	16	210.82	4.19
ISLOTE+SEI+SOMERO+RVEG	26.20	6	17	210.30	3.67
ISLOTE+SEI+SOMERO	26.23	5	18	207.60	0.97
ISLOTE+SEI	26.15	4	19	206.63	0.00
ISLOTE	26.48	3	20	212.96	6.33

Cuadro 3.16. Frugívoro-granívoro terrestre (t1ab).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SELVA+BATIS+PLAYA+MANGLE+SEI+POPAL+RVEG+ISLOTE+SOMERO	29.15	11	12	203.14	29.39
SELVA+BATIS+PLAYA+MANGLE+SEI+POPAL+RVEG+ISLOTE	29.23	10	13	195.54	21.80
SELVA+BATIS+PLAYA+MANGLE+SEI+POPAL+RVEG	29.30	9	14	189.19	15.45
SELVA+BATIS+PLAYA+MANGLE+SEI+POPAL	28.97	8	15	183.92	10.17
SELVA+BATIS+PLAYA+MANGLE+SEI	28.51	7	16	179.82	6.07
SELVA+BATIS+PLAYA+MANGLE	27.79	6	17	176.56	2.81
SELVA+BATIS+PLAYA	27.62	5	18	174.09	0.34
SELVA+BATIS	28.10	4	19	173.75	0.00
SELVA	27.50	3	20	175.16	1.41

Cuadro 3.17. Omnívoro terrestre (t1.5r).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SOMERO+RVEG+SELVA+SEI+ISLOTE+POPAL+PLAYA+BATIS+MANGLE	26.06	11	12	208.65	30.45
SOMERO+RVEG+SELVA+SEI+ISLOTE+POPAL+PLAYA+BATIS	26.05	10	13	200.98	22.79
SOMERO+RVEG+SELVA+SEI+ISLOTE+POPAL+PLAYA	26.05	9	14	194.50	16.31
SOMERO+RVEG+SELVA+SEI+ISLOTE+POPAL	25.85	8	15	189.33	11.14
SOMERO+RVEG+SELVA+SEI+ISLOTE	26.01	7	16	185.10	6.91
SOMERO+RVEG+SELVA+SEI	26.23	6	17	182.60	4.41
SOMERO+RVEG+SELVA	25.93	5	18	180.66	2.46
SOMERO+RVEG	25.86	4	19	178.20	0.00
SOMERO	26.04	3	20	182.20	4.00

Cuadro 3.18. Insectívoro frugívoro-nectarívoro (t2cd).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SELVA+MANGLE+PLAYA+BATIS+SOMERO+ISLOTE+POPAL+RVEG+SEI	30.20	11	12	194.28	24.98
SELVA+MANGLE+PLAYA+BATIS+SOMERO+ISLOTE+POPAL+RVEG	29.76	10	13	186.75	17.45
SELVA+MANGLE+PLAYA+BATIS+SOMERO+ISLOTE+POPAL	28.41	9	14	180.89	11.58
SELVA+MANGLE+PLAYA+BATIS+SOMERO+ISLOTE	27.93	8	15	176.86	7.56
SELVA+MANGLE+PLAYA+BATIS+SOMERO	27.89	7	16	172.92	3.61
SELVA+MANGLE+PLAYA+BATIS	27.57	6	17	169.79	0.49
SELVA+MANGLE+PLAYA	27.07	5	18	169.30	0.00
SELVA+MANGLE	27.23	4	19	170.04	0.73
SELVA	26.27	3	20	173.54	4.23

Cuadro 3.19. Insectívoro terrestre (t2eg).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
MANGLE+SELVA+PLAYA+BATIS+RVEG+ISLOTEs+SEI+SOMERO+POPAL	26.18	11	12	213.61	30.27
MANGLE+SELVA+PLAYA+BATIS+RVEG+ISLOTEs+SEI+SOMERO	26.19	10	13	205.95	22.61
MANGLE+SELVA+PLAYA+BATIS+RVEG+ISLOTEs+SEI	26.20	9	14	199.51	16.16
MANGLE+SELVA+PLAYA+BATIS+RVEG+ISLOTEs	26.10	8	15	194.23	10.89
MANGLE+SELVA+PLAYA+BATIS+RVEG	26.01	7	16	190.15	6.81
MANGLE+SELVA+PLAYA+BATIS	26.23	6	17	186.44	3.10
MANGLE+SELVA+PLAYA	26.09	5	18	183.34	0.00
MANGLE+SELVA	25.70	4	19	185.77	2.43
MANGLE	25.36	3	20	185.26	1.92

Cuadro 3.20. Carroñero (t4s).

Variabes	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SELVA+RVEG+ISLOTE+POPAL+BATIS+MANGLE+SEI+PLAYA+SOMERO	23.67	11	12	139.38	26.07
SELVA+RVEG+ISLOTE+POPAL+BATIS+MANGLE+SEI+PLAYA	23.75	10	13	133.42	20.12
SELVA+RVEG+ISLOTE+POPAL+BATIS+MANGLE+SEI	24.45	9	14	127.99	14.67
SELVA+RVEG+ISLOTE+POPAL+BATIS+MANGLE	24.75	8	15	123.16	9.84
SELVA+RVEG+ISLOTE+POPAL+BATIS	24.56	7	16	118.77	5.45
SELVA+RVEG+ISLOTE+POPAL	24.27	6	17	116.58	3.27
SELVA+RVEG+ISLOTE	24.26	5	18	114.21	0.89
SELVA+RVEG	24.64	4	19	113.41	0.09
SELVA	24.38	3	20	113.32	0.00

Modelos lineales generalizados (MLG) con distribución binomial negativa, escala 850 m

Selección de MLG con base en el criterio de información de Akaike para evaluar cómo incide la composición y configuración de paisaje en la abundancia de las aves en los gremios tróficos. Para cada modelo: El Δ AICc corresponde a la diferencia entre valor de AICc del modelo con el menor valor y el AICc de los otros modelos generados. Consideramos igualmente parsimoniosos a los modelos con valor de Δ AICc < 2 que el modelo más parsimonioso.

Cuadro 3.21. Herbívoro acuático (a1j).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SELVA+PLAYA+SOMERO+SEI+RVEG+AREA	12.95	8	2	246.66	134.45
SELVA+PLAYA+SOMERO+SEI+RVEG	12.56	7	3	157.00	44.80
SELVA+PLAYA+SOMERO+SEI	11.67	6	4	129.99	17.78
SELVA+PLAYA+SOMERO	11.03	5	5	119.60	7.39
SELVA+PLAYA	11.34	4	6	116.66	4.45
SELVA	11.47	3	7	112.21	0.00

Cuadro 3.22. Consumidor de invertebrados acuáticos de orilla (a2k).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SOMERO+RVEG+SELVA+AREA+POPAL+SEI	11.38	8	2	253.58	136.88
SOMERO+RVEG+SELVA+AREA+POPAL	10.96	7	3	167.01	50.31
SOMERO+RVEG+SELVA+AREA	10.92	6	4	140.92	24.22
SOMERO+RVEG+SELVA	11.00	5	5	128.04	11.34
SOMERO+RVEG	11.18	4	6	122.28	5.58
SOMERO	11.22	3	7	116.70	0.00

Cuadro 3.23. Consumidor de invertebrados acuáticos de columna de agua y superficie (a2l).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SELVA+POPAL+RVEG+SEI+AREA+SOMERO	16.86	8	2	219.28	119.93
SELVA+POPAL+RVEG+SEI+AREA	17.90	7	3	130.32	30.97
SELVA+POPAL+RVEG+SEI	11.83	6	4	119.97	20.62
SELVA+POPAL+RVEG	11.76	5	5	105.49	6.14
SELVA+POPAL	11.78	4	6	99.35	0.00

Cuadro 3.24. Consumidor de invertebrados y vertebrados acuáticos (a2.5no).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SOMERO+SELVA+PLAYA+SEI+AREA+RVEG	17.09	8	2	227.58	134.86
SOMERO+SELVA+PLAYA+SEI+AREA	18.37	7	3	138.86	46.14
SOMERO+SELVA+PLAYA+SEI	11.12	6	4	119.67	26.95
SOMERO+SELVA+PLAYA	11.07	5	5	104.79	12.07
SOMERO+SELVA	11.06	4	6	97.67	4.95
SOMERO	10.73	3	7	92.72	0.00

Cuadro 3.25. Piscívoro (a3pq).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SOMERO+SEI+SELVA+AREA+PLAYA+POPAL	13.19	8	2	238.08	133.97
SOMERO+SEI+SELVA+AREA+PLAYA	11.17	7	3	151.97	47.86
SOMERO+SEI+SELVA+AREA	11.09	6	4	125.92	21.81
SOMERO+SEI+SELVA	10.90	5	5	114.34	10.23
SOMERO+SEI	10.90	4	6	105.34	1.23
SOMERO	11.10	3	7	104.11	0

Cuadro 3.26. Frugívoro-granívoro terrestre (t1ab).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
AREA+SEI+SOMERO+RVEG+POPAL+PLAYA	7.67	8	2	223.75	122.73
AREA+SEI+SOMERO+RVEG+POPAL	8.02	7	3	135.41	34.39
AREA+SEI+SOMERO+RVEG	10.127	6	4	109.71	8.70
AREA+SEI+SOMERO	10.77	5	5	101.92	0.90
AREA+SEI	10.749	4	6	105.05	4.04
AREA	10.896	3	7	101.02	0.00

Cuadro 3.27. Omnívoro terrestre (t1.5r).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
PLAYA+SELVA+SEI+RVEG+POPAL+AREA	11.63	7	2	231.71	140.11
PLAYA+SELVA+SEI+RVEG+POPAL	11.27	6	3	141.94	50.34
PLAYA+SELVA+SEI+RVEG	11.51	5	4	112.45	20.85
PLAYA+SELVA+SEI	11.26	4	5	98.55	6.95
PLAYA+SELVA	10.48	3	6	91.60	0.00

Cuadro 3.28. Insectívoro frugívoro-nectarívoro terrestre (t2cd).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
RVEG+SOMERO+SEI+AREA+POPAL+SELVA	3.9	8	2	214.81	118.54
RVEG+SOMERO+SEI+AREA+POPAL	4.25	7	3	125.10	28.83
RVEG+SOMERO+SEI+AREA	5.37	6	4	96.27	0.00
RVEG+SOMERO+SEI	10.55	5	5	112.98	16.71
RVEG+SOMERO	10.61	4	6	104.87	8.60
RVEG	10.75	3	7	100.57	4.30

Cuadro 3.29. Insectívoros terrestres (t2eg).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SOMERO+SEI+AREA+RVEG+POPAL+SELVA	1.19	7	2	217.02	126.82
SOMERO+SEI+AREA+RVEG+POPAL	2.45	6	3	128.27	38.07
SOMERO+SEI+AREA+RVEG	4.11	5	4	99.94	9.74
SOMERO+SEI+AREA	9.37	4	5	90.20	0.00
SOMERO+SEI	10.42	3	6	111.54	21.34

Cuadro 3.30. Carroñero (t4s).

Variables	Devianza residual	K	gl	AICc	Δ AICc
SEI+AREA+SOMERO+RVEG+PLAYA+POPAL	2.18	6	8	188.41	117.54
SEI+AREA+SOMERO+RVEG+PLAYA	3.23	5	7	99.46	28.59
SEI+AREA+SOMERO+RVEG	4.64	4	6	70.87	0.00
SEI+AREA+RVEG	13.28	3	5	77.00	6.13

Literatura citada en Anexo 1

- Acosta, M., L. Mugica, C. Mancina, X. Ruiz. 1996. Resource partitioning between Glossy and White Ibises in a rice field system in southcentral Cuba. *Colonial Waterbirds* 19(1):65-72.
- Adolph, S.C., J. Roughgarden. 1983. Foraging by passerine birds and Anolis Lizards on St. Eustatius (Neth. Antilles): implications for interclass competition, and predation. *Oecología* 56(2-3):313-317.
- Allen, R.P. 1956. *The flamingos: their life history and survival*. Research Report No. 5, National Audubon Society. New York, E.U.A.
- Arengo, F., G.A. Baldassarre. 1995. Effects of Food Density on the Behavior and Distribution of Nonbreeding American Flamingos in Yucatan, Mexico. *The Condor* 97(2):325-334.
- Atwood, J.L., P.R. Kelly. 1984. Fish dropped on breeding colonies as indicators of Least Tern food habits. *Wilson Bulletin* 96(1):34-47.
- Aygen, D., S.D. Emslie. 2006. Royal Tern (*Sterna maxima*) chick diet at Fisherman Island National Wildlife Refuge, Virginia. *Waterbirds* 29(3):395-400.
- Audubon J.J. 1834. *Ornithological biography or an account of the habits of the birds of United States of America*. No. 2, Adam Black, Edimburgo, Reino Unido.
- Baker, M.C., A.E.M. Baker. 1973. Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. *Ecological Monographs* 43(2):193-212.
- Baldassarre, G.A., D.H. Fischer. 1984. Food Habits of Fall Migrant Shorebirds on the Texas High Plains. *Journal of Field Ornithology* 55(2):220-229.
- Baldwin, M.J., W.C. Barrow Jr., C. Jeske, F. C. Rohwer. 2008. Metabolizing energy in Chinese Tallow fruit for Yellow-rumped Warblers, Northern Cardinals, and American Robins. *Wilson Journal of Ornithology* 120(3):525-530.
- Bancroft T., R. Bowman. 1994. Temporal Patterns in Diet of Nestling White-Crowned Pigeons: Implications for Conservation of Frugivorous Columbids. *The Auk* 111(4):844-852.
- Bancroft, G.T., R. Bowman. 2001. White-crowned pigeon. *The Birds of North America*. <https://birdsna.org/Species-Account/bna/species/whcpig2/introduction> (consultado el 17 de junio de 2017)
- Beal, F.E.L. 1897. Some common birds in their relation to agriculture. *U.S. Department. Agriculture Farmers' Bulletin*. 1-48.
- Bellrose, F.C. 1980. *Ducks, geese and swans of North America*, 3a. ed. Stackpole, Books, Harrisburg, Pennsylvania, E.U.A.
- Beltzer, A.H. 1991. Aspects of the Foraging Ecology of the Waders *Tringa flavipes*, *Calidris fuscicollis* and *Charadrius collaris* (Aves: Scolopacidae; Charadriidae) in Del Cristal Pond (Santa Fé, Argentine). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 26(2):65-73.
- Bent, A. C. 1929. Life histories of North American shorebirds. No. 2. U.S. National. Museum Bulletin, E.U.A.
- Bernhardt, G.E., L. Kutschbach-Brohl, B.E. Washburn, R.B. Chipman, L.C. Francoeur. 2010. Temporal variation in terrestrial invertebrate consumption by Laughing gulls in New York. *The American Midland Naturalist* 163(2):442-454.
- Blankinship, D. 1967. The relationships of white-winged dove production to control of Great-tailed Grackles in the Lower Rio Grande Valley of Texas. Tesis de maestría. Texas College of Arts and Industry, Texas, E.U.A.

- Bolen, E.G., J.J. Beecham. 1970. Notes on the foods of juvenile black-bellied tree ducks. *Wilson Bulletin* 82(3):325-326.
- Bolen, E.G., B.J. Forsyth. 1967. Foods of the black-bellied tree duck in south Texas. *Wilson Bulletin* 79(1):43-49.
- Botero, J.E., D.H. Rusch, 1994. Foods of blue-winged teal in two Neotropical wetlands. *Journal of Wildlife Management* 58(3):561-565.
- Brewer, D. 2016. Yucatan Vireo (*Vireo magister*). En: J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D.A. Christie, E. de Juana (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Brooks, W. 1967. Food and feeding habits of autumn migrant shorebirds at a small Midwestern pond. *Wilson Bulletin* 79(3):307-315.
- Burton, P.J.K. 1972. The feeding techniques of Stilt Sandpipers and Dowitchers. *Transactions San Diego Society Natural History* 17:63-68.
- Calixto-Albarrán, I., J.L. Osorno. 2000. The diet of the Magnificent Frigatebird during chick rearing. *The Condor* 102(3):569-576.
- Casaux, R.J., C.Y. Di Prinzio, M.L. Bertolin, M.A. Tartara. 2009. Diet of the Neotropic Cormorant *Phalacrocorax olivaceus* at West Chubut, Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 32(3):444-449.
- Castellanos, A., C. Arquëlles, F. Salinas, A. Rodríguez, E. Sánchez. 2006. Food habits of breeding Peregrine falcons (*Falco peregrinus*) in the Ojo de Liebre Lagoon, Baja California, Mexico. Pp: 71-82. En: R. Rodríguez-Estrella (ed.). *Current raptor studies in Mexico*. CONABIO. Ciudad de México, México.
- Castillo-Guerrero, J.A., G. Fernández, G. Arellano, E. Mellink. 2009. Diurnal abundance, foraging behaviour and habitat use by non-breeding Marbled Godwits and Willets at Guerrero Negro, Baja California Sur, Mexico. *Waterbirds* 32(3):400-407.
- Cintra, R. 1988. Reproductive Ecology Of The Ruddy Ground-Dove On The Central Plateau Of Brazil. *Wilson Bulletin* 100(4):43-457.
- Craig, R.J. 1984. Comparative Foraging Ecology of Louisiana and Northern Waterthrushes. *Wilson Bulletin* 96(2):173-183.
- Del Hoyo, J., A. Elliot, J. Sargatal. 1996. Handbook of the Birds of the World. Linxs Edicions. Barcelona, España.
- Dosch, J.J. 1997. Diet of nestling Laughing Gulls on southern New Jersey. *Colonial Waterbirds* 20(2):273-281.
- Eguiarte, L.E., C. Martínez del Rio. 1985. Feeding habits of the Citreoline Trogon in a tropical dry forest during the dry season. *The Auk* 102(2):872-874.
- Elliott, M.L., R. Hurt, W.J. Sydeman. 2007. Breeding biology and status of the California Least Tern *Sterna antillarum browni* at Alameda Point, San Francisco Bay, California. *Waterbirds* 30(3):317-325.
- Espino-Barrios, R., G.A. Baldassare. 1989. Numbers, migration chronology, and activity patterns of nonbreeding Caribbean Flamingos in Yucatan, Mexico. *The Condor* 91(3):592-597.
- Fair, J.M., P.L. Kennedy, L.C. McEwen. 1995. Diet of Nesting Killdeer in North Dakota. *Wilson Bulletin* 107(1):174-178.
- Fitzpatrick, J.W. 1980. Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *The Condor* 82(1):43-57.
- Green, H.W., G.M. Burghardt, B.A. Dugan, A.S. Rand. 1978. Predation and the defensive behaviour of Green iguanas (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 12(2):169-176.

- Greenberg, R., P. Bichier, P. 2005. Determinants of tree species preference of birds in Oak-Acacia woodlands of Central America. *Journal of Tropical Ecology* 21(1):57-66.
- Greenberg, R., P. Bichier, J. Sterling. 1997. Bird populations in rustic and planted shade coffee plantations of eastern Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 29(4):501-514.
- Gryj, E., C. Martínez del Rio, I. Baker. 1990. Avian pollination and nectar use in *Combretum fruticosum* (Loefl.). *Biotropica* 22(3):266-271.
- Hall, G.A. 1996. Yellow-throated Warbler. En: A. Poole F. Gill (ed.). *The Birds of North America*. No. 223, Inc., Philadelphia, PA, E.U.A.
- Haverschmidt, Fr. 1953. Wing-Flashing Of The Graceful Mockingbird, *Mimus gilvus*. *Wilson Bulletin* 65(1):52.
- Heard, R.W. 1982. Observations on the Food and Food Habits of Clapper Rails (*Rallus longirostris* Boddaert) from Tidal Marshes Along the East and Gulf Coasts of the United States. *Gulf and Caribbean Research* 7(2):125-135.
- Hecheverría-García G.G., J. Domínguez-Conde, A.E. Reyes-Vázquez, O. Triay-Limonta, V. Berovides. 2011. Variaciones estacionales en el frugivorismo del cabrero *Spindalis zena* (Aves, Thraupidae) en el bosque pluvisilva de la Gran Piedra Santiago de Cuba. *CUBAZOO Revista del Parque Zoológico Nacional* 24:61-68.
- Helm, S.R. 2012. Notes on prey of a Green Heron from Oregon. *Northwestern Naturalist* 93(1):85-87.
- Hernández, M. de los A. y L.O. Bala 2007. Prey selection and foraging patterns of the Whiterumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*) at Peninsula Valdés, Patagonia, Argentina. *Ornitología Neotropical* 18(18):37-46.
- Herrera, L.G., K. Hobson, J.C. Martínez, G. Méndez. 2006. Tracing the origin of dietary protein in tropical dry forest birds. *Biotropica* 38(6):735-742.
- Holden, P., T. Cleeves. 2002. *RSPB Handbook of British birds*, 1a ed. London: Bloomsbury Publishing PLC, Reino Unido.
- Howell, S.N.G., J. Dunn .2007. *Gulls of the Americas*. New York, NY: Peterson Field Guides, E.U.A.
- Howell, S.N.G., S. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Nueva York, E.U.A.
- Hutto, R.L. 1994. The composition and social organization of mixed-flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *The Condor* 96(1):105-118.
- Iribarne, O.O., y M.M. Martínez. 1999. Predation on the southwestern Atlantic fiddler crab (*Uca uruguayensis*) by migratory shorebirds (*Pluvialis dominica*, *P. squatarola*, *Arenaria interpres*, and *Numenius phaeopus*). *Estuaries and Coasts* 22(1):47-54.
- Jenni, D.A., G. Collier. 1972. Polyandry in the American Jacana (*Jacana spinosa*). *The Auk* 89:743-765.
- Johnsgard, P.A. 1981. *The plovers, sandpipers, and snipes of the world*. University of Nebraska Press, Lincoln, NE, E.U.A.
- Kujawa, K.I. 1984. Foraging behavior of the Golden-fronted Woodpecker (*Melanerpes aurifrons*) in the San Angelo, Texas region. Tesis de Maestría, Angelo State University, San Angelo, Texas, E.U.A.
- Kushlan, J.A. 1979. Feeding ecology and prey selection in the White ibis. *The Condor* 81(4):376-389.
- Kushlan, J.A. 2009. Feeding repertoire of the Boat-billed Heron (*Cochlearius cochlearius*). *Waterbirds* 32(3):408-414.

- Latino, S., A. Beltzer. 1999. Ecología trófica del benteveo *Pitangus sulphuratus* (aves: Tyrannidae) en el valle de inundación del río Paraná, Argentina. *Orsis* 14:69-78.
- Latta, S.C., J.M. Wunderle. 1996. The Composition and Foraging Ecology of Mixed-Species Flocks in Pine Forests of Hispaniola. *The Condor* 98(3):595-607.
- Macías, M., A.J. Green, M.I. Sánchez. 2004. The Diet of the Glossy Ibis During the Breeding Season in Doñana, Southwest Spain. *Waterbirds* 27(2):234-239.
- Macouzet, T. 2010. Ficha técnica de *Vireo bairdi*. En: P. Escalante-Pliego (ed.). Fichas sobre las especies de aves incluidas en Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000. Parte 1. Instituto de Biología, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. W007. México, D.F.
- Martin, T.E., J.R. Karr. 1990. Behavioral Plasticity of Foraging Maneuvers of Migratory Warblers: Multiple Selection Periods for Niches? *Studies in Avian Biology* 13:353-359.
- Martínez, C. 2004. Food and niche overlap of the Scarlet Ibis and the Yellow-crowned Night-heron in a tropical mangrove swamp. *Waterbirds: The International Journal of Waterbird Biology* 27(1):1-8.
- Matuzak, G.D., M.B. Bezy y D.J. Brightsmith. 2008. Foraging Ecology Of Parrots In A Modified Landscape: Seasonal Trends And Introduced Species. *The Wilson Journal of Ornithology* 120(2):353-365.
- McGraw, K.J., G.E. Hill, R.S. Parker. 2003. Carotenoid pigments in a mutant cardinal: implications for the genetic and enzymatic control mechanism of carotenoid metabolisms in birds. *The Condor* 105(3):587-592.
- McKnight S.K., G.R. Hepp. 1998. Foraging-niche Dynamics of Gadwalls and American Coots in Winter. *The Auk* 115(3):670-683.
- Miranda, L., J.A. Collazo. 1997. Food habits of 4 species of wading birds (Ardeidae) in a tropical mangrove swamp. *Colonial Waterbirds* 20(3):413-418.
- Montalti, D., A.M. Arambarri, G.E. Soave, C.A. Darrieu, A.R. Camperi. 2003. Seeds in the Diet of the White-rumped Sandpiper in Argentina. *Waterbirds*, 26(2):166-168.
- Morehouse, E.L., R. Brewer. 1968. Feeding of Nestling and Fledgling Eastern Kingbirds. *The Auk* 85(1):44-54.
- Morgenthaler, A. 2003. Ecology of the Black Catbird, *Melanoptila glabrirostris*, at Shipstern Nature Reserve (Belize), and distribution in Yucatan. Tesis de Maestría. Switzerland Institut of Zoology, University of Neuchâtel, Suecia.
- Morton, E.S. 1971. Food and migration habits of the Eastern Kingbird in Panama. *The Auk* 88:925-926.
- Moskoff, W. 1995. Solitary Sandpiper (*Tringa solitaria*). En: A. Poole, F. Gill (eds.). *The Birds of North America*, No.156. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Olmos, F., R.S.E. Silva A. Prado. 2001. Breeding season diet of Scarlet Ibises and Little Blue Herons in a Brazilian mangrove swamp. *Waterbirds* 24(1):50-57.
- Oney, J. 1954. *Final report clapper rail survey and investigation study*. Ga. Game and Fish. Commission, Atlanta, E.U.A.
- Owre, O.T. 1967. Adaptations for locomotion and feeding in the Anhinga and the Double-crested Cormorant. *Ornithological Monographs* 6:1-138.
- Palmer, R.S. 1967. Solitary Sandpiper (*Tringa solitaria*). Pp. 196-197. En: G.D. Stout (ed.). *Shorebirds of North America*. Viking Press, New York, NY, E.U.A.

- Parra-Hernández, R.M., S. Losada-Prado, J. Murillo, M.A. Carvajal-Lozano. 2009. Dieta alimenticia de algunas aves de la Cuenca del río Prado-Tolima. *Revista Tumbaga* 4:97-119.
- Parrish, J.D. 1997. Patterns of frugivory and energetic condition in Nearctic landbirds during autumn migration. *The Condor* 99(3):681-697.
- Paulson, D.R. 2005. *Shorebirds of North America: the Photographic Guide*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, E.U.A.
- Pérez, E., L. Bulla, E. Santiago. 2001. Similitudes dietarias entre ocho aves granívoras en la estación experimental “La iguana”, Estado Guárico, Venezuela. *Ecotropicos* 14(2):49-56.
- Placyk Jr., J.S., B.A. Harrington. 2004. Prey abundance and habitat use by migratory shorebirds at coastal stopover sites in Connecticut. *Journal of Field Ornithology* 75(3):223-231.
- Poling, T.D., S.E. Hayslette. 2006. Dietary overlap and foraging competition between mourning doves and Eurasian collared-doves. *The Journal of Wildlife Management* 70(4):998-1004.
- Post, W. 1978. Social and Foraging Behavior of Warblers Wintering in Puerto Rican Coastal Scrub. *Wilson Bulletin* 90(2):197-214.
- Poulin, B., G. Lefebvre, R. McNeil. 1994a. Characteristics of Feeding Guilds and Variation in Diets of Bird Species of Three Adjacent Tropical Sites. *Biotropica* 26(2):187-197.
- Poulin B., G. Lefebvre y R. McNeil. 1994b. Diets of Land Birds from Northeastern Venezuela. *The Condor* 96(2):354-367.
- Ramo, C., B. Busto. 1993. Resource use by herons in a Yucatan wetland during breeding season. *Wilson Bulletin* 105(4):573-586.
- Rappole, J.H., E.S. Morton, T.E. Lovejoy, J.L. Ruos. 1983. *Nearctic avian migrants in the Neotropics*. Washington D.C.: USFWS-World Wildlife Fund U.S., E.U.A.
- Remsen, J.V., F.G. Stiles y P.E. Scott. 1986. Frequency of Arthropods in Stomachs of Tropical Hummingbirds. *The Auk* 103(2):436-441.
- Ricklefs, R.E., G.W. Cox. 1977. Morphological Similarity and Ecological Overlap among Passerine Birds on St. Kitts, British West Indies. *Oikos* 29(1):60-66.
- Rodríguez-Flores, C., C. Soberanes-González, M.C. Arizmendi. 2010. Yucatan Vireo (*Vireo magister*). En: T.S. Schulenberg (ed.). Neotropical Birds Online. Ithaca: Cornell Lab of Ornithology. Disponible en: http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=510956 (consultado el 7 de enero de 2017)
- Root, R. 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37(4):317-350.
- Rooth, J. 1965. The flamingos on Bonaire (Netherlands Antilles): habitat, diet, and of *Phoenicopterus ruber ruber*, no. 41., Uitgaven “Natuurwetench Stud. Suriname in de Ned. Antilles” Antillas.
- Rundle, W.D, M.W. Sayre. 1983. Feeding ecology of migrant Soras in South-eastern Missouri, *The Journal of Wildlife Management* 47(4):1153-1159.
- Sainz-Borgo, C. 2016. Diet composition of bird associated to an urban forest patch in northern Venezuela. *Interciencia* 41(2):19-126.
- Schmitz, R., A. Aguirre, R. Cook, y G. Baldassare. 1990. Lead poisoning of Caribbean Flamingos in Yucatan, Mexico. *The Journal of Wildlife Management* 18(4):399-404.

- Schmitz, R., G. Baldassare. 1992. Correlates of Flock Size and Behavior of Foraging American Flamingos Following Hurricane Gilbert in Yucatan, Mexico. *The Condor* 94(1):260-264.
- Schroeder, E.L., C.W. Boal, S.N. Glasscock. 2013. Nestling Diets and Provisioning Rates of Sympatric Golden-fronted and Ladder-backed Woodpeckers. *The Wilson Journal of Ornithology* 125(1):188-192.
- Scoot, E., R.F. Martin. 1984. Avian consumers of *Bursera*, *Ficus* and *Ehretia* fruits in Yucatan. *Biotropica* 16:319-323.
- Smith, A.C., E. NOL. 2000. Winter foraging behavior and prey selection of the Semipalmated Plover on coastal Venezuela. *The Wilson Journal of Ornithology* 112(4):467-472.
- Snow, B.D. Snow. 1971. The feeding ecology of tannagers and honeycreepers in Trinidad. *The Auk* 88(1):291-322.
- Stephens, M.L. 1984. Interspecific aggressive behaviour of the polyandrous Northern Jacana (*Jacana spinosa*). *The Auk* 101(1):508-518.
- Sullivan, S.M.P., M.C. Watzin, W.C. Hession. 2006. Differences in the reproductive ecology of Belted Kingfishers (*Ceryle alcyon*) across streams with varying geomorphology and habitat quality. *Waterbirds* 29(3):258-270.
- Swennen, C., Y.T. Yu. 2005. Food and feeding behaviour of the Black-faced Spoonbill. *Waterbirds* 28(1):19-27.
- Taylor, I.R., S.G. Taylor. 2015. Foraging Habitat Selection of Glossy Ibis (*Plegadis falcinellus*) on an Australian Temporary Wetland. *Waterbirds* 38(4):364-372.
- Teather, K.L., P.J. Weatherhead. 1988. Sex-specific energy requirements of Great-Tailed Grackle (*Quiscalus mexicanus*) nestlings. *Journal of Animal Ecology* 57(2):659-668.
- Ueng, Y.T., J.P. Wang, P.C.L Hou, J.J Perng. 2009. Diet of Black-winged Stilt chicks in coastal wetlands of southwestern Taiwan. *Waterbirds* 32(4):514-522.
- Vehrencamp, S.L. 1978. The adaptive significance of communal nesting in Groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 4(1):1-33.
- Velásquez, C.R., R.A. Navarro. 1993. The influence of water depth and sediment type on the foraging behavior of Whimbrels. *Journal of Field Ornithology* 64(2):149-157.
- Villamanga, A.M, B.R. Murphy, D. Trauger. 2010. Behavioral Response of American Coots (*Fulica americana*) to Water Hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Lake Chapala, Mexico. *Waterbirds* 33(4):550-555.
- Visser, J.M., W.G. Vermillion, D.E. Evers, R.G. Linscombe, C.E. Sasser. 2005. Nesting habitat requirements of the Brown Pelican and their management implications. *Journal of Coastal Research* 21(2):27-35.
- Weber, L.M., S.M. Haig. 1997. Shorebird diet and size selection of nereid polychaetes in South Carolina coastal diked wetlands. *Journal of Field Ornithology* 68(3):358-366.
- Webster, C.G. 1964. Fall foods of soras from two habitats in Connecticut. *Journal of Wildlife Management* 28(1):163-165.
- Wehtje, W. 2003. The range expansion of the great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus* Gmelin) in North America since 1880. *Journal of Biogeography* 30(10):1593-1607.

- Wheelwright, N.T., W.A Haber, K.G. Murray, C. Guindon. 1984. Tropical fruit- eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rica lower montane forest. *Biotropica* 16(3):173-192.
- Whitfield, D.P. 1990. Individual feeding specializations of wintering turnstone *Arenaria interpres*. *Journal of Animal Ecology* 56(1):193-211.
- Williamson, P. 1971. Feeding Ecology of the Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*) and Associated Foliage-Gleaning Birds. *Ecological Monographs* 41(2):129-152.
- Wunderle Jr., J.M. 1981. Avian predation upon *Anolis* lizards on Grenada, West Indies. *Herpetologica* 37(2):104-108.
- Zuria, I., E. Mellink. 2005. Fish abundance and the 1995 nesting season of the Least Tern at Bahía de San Jorge, Northern Gulf of California, Mexico. *Waterbirds*, 28(2):172-180.