



Universidad Autónoma de Tlaxcala

**Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas**

**Conducta de forrajeo y dinámica en el uso del
hábitat de las aves acuáticas vadeadoras en la
laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P r e s e n t a

Juanita Fonseca Parra

Co-directores de Tesis

Dr. Carlos Lara Rodríguez

Dr. Atilano Contreras Ramos

Tlaxcala, Tlax.

Agosto 2012



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Conducta de forrajeo y dinámica en el uso del hábitat de las aves acuáticas vadeadoras en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO (A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Juanita Fonseca Parra

Comité tutorial

Dr. Carlos Lara Rodríguez

Dr. Atilano Contreras Ramos

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Dr. Raúl Ortíz Pulido

Dr. Arturo Estrada Torres



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Juanita Fonseca Parra** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Conducta de forrajeo y dinámica en el uso del hábitat de aves acuáticas vadeadoras en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., AGOSTO 10 DE 2012

DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS

DR. RAÚL ORTIZ PULIDO

DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES

DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

DR. ARTURO ESTRADA TÓRRES



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradocbucat@gmail.com
Tlaxcala, Tlax.

Agradecimientos

Al posgrado del Centro Tlaxcala Biología de la Conducta (CTBC), UAT por haberme aceptado en su programa de maestría, así como por todas las facilidades que me brindaron para culminar satisfactoriamente mi programa de estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada a lo largo de mis estudios de maestría.

A Santander Espacio Común de Educación Superior (ECOES) por la beca otorgada de Movilidad Estudiantil Nacional.

Al Dr. Carlos Lara por aceptar ser mi director de tesis y ser parte importante y enfoque de la misma. Por facilitarme el equipo necesario para el trabajo de campo y laboratorio, por las horas dedicadas al proyecto y por ser un gran director de tesis.

Al Dr. Atilano Contreras, quién sin conocerme y sin saber de aves aceptó ser mi codirector de tesis, ayudándome enormemente en la identificación de los invertebrados. Muchas gracias, sin su ayuda no hubiera sido posible.

Al Dr. Alejandro M. Serrano por su constante asesoría en los análisis estadísticos y por responder a mis numerosas dudas.

Al Dr. Raúl Ortiz Pulido, por formar parte de mi comité tutorial y por brindar lo mejor de sus comentarios y observaciones.

Al Dr. Arturo Estrada por sus enseñanzas durante la maestría, por sus comentarios y revisión de tesis.

Quiero agradecer al Dr. Guillermo Fernández por aceptarme unos meses de estancia en su laboratorio, por sus comentarios y sugerencias, y por los buenos momentos. Muchas gracias

A Medardo, porque me enseñaste mucho sobre las aves, por los consejos que me diste y por tu paciencia. Siempre aprendo algo nuevo contigo.

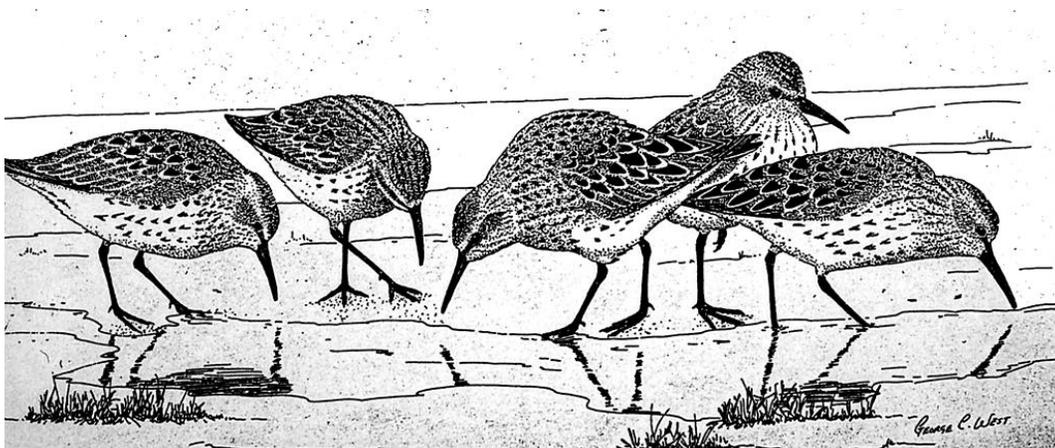
A Chefa por ser mi compañera de campo, por las experiencias vividas y por las buenas charlas. Somos buen equipo.

Y por supuesto, quiero agradecer a todos mis amigos que algunas veces fueron conmigo a ver aves en la laguna: Chefa, Medardo, Bélgica, Quique, Aldo, José Luis, Lara...

Dedicatoria

Quiero agradecer este trabajo a mi familia que forman parte importante en mi vida, y que han sido y son mi principal motivo para continuar superándome.

Medardo, gracias por tu compañía y por tu eterno apoyo. Por compartir tu vida y nuestros logros. Lo que encuentro cada vez que pienso en ti es inspiración, te amo.



Resumen

En el presente estudio se determinó la conducta de forrajeo y la dinámica en el uso del hábitat de las aves acuáticas vadeadoras presentes durante un ciclo anual (2011-2012) en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México. Se registró el tamaño de la laguna, profundidad y el tipo y tamaño de presas potenciales, las cuales se relacionaron con la riqueza y abundancia de especies en diferentes profundidades de la laguna. Se obtuvo un total acumulado de 9,416 registros de aves pertenecientes a 18 especies, de las cuales 6 fueron catalogadas residentes, 8 transitorias o accidentales y 4 migratorias. Las especies más abundantes fueron *Bubulcus ibis*, *Calidris minutilla* y *Limnodromus scolopaceus*. Los resultados muestran que existe una relación entre el tamaño de la laguna y la abundancia y número de especies. Las especies forrajean preferentemente en zonas lodosas y poco profundas (menos de 5 cm) y utilizan la laguna principalmente para la alimentación. Las presas potenciales más abundantes fueron invertebrados de la familia Corixidae y Chironomidae, siendo entre los 5 y 10 mm los tamaños más comunes. No se encontró una relación entre el número de aves y presas en la laguna. En conclusión, la riqueza y abundancia de especies está influenciada por el tamaño de la laguna así como por la variación en la profundidad del agua. La preferencia de zonas lodosas y encharcadas estuvo delimitada por las características morfológicas y los requerimientos de cada especie. La distribución de las aves en la laguna estuvo determinada por la disponibilidad del hábitat y no por la disponibilidad de alimento. A pesar de su pequeño tamaño, la laguna de Acuitlapilco es un sitio que resulta importante a nivel regional como hábitat de las aves acuáticas vadeadoras tanto residentes como migratorias.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	5
JUSTIFICACIÓN.....	8
OBJETIVOS	10
1.1. Objetivo general.....	10
1.2. Objetivos específicos.....	10
METODOLOGÍA	11
1.3. Área de estudio	11
i. Vegetación.....	13
1.4. Determinación de las fluctuaciones en profundidad y superficie del agua	13
1.5. Determinación de los puntos de muestreo y censo de aves	13
1.6. Registro de especies vadeadoras y observaciones de conducta.....	14
1.7. Muestreo de invertebrados.....	16
1.8. Análisis estadístico	17
RESULTADOS	21
1.9. Fluctuaciones en profundidad y superficie del agua	21
1.10. Registro de especies vadeadoras y distribución temporal.....	22
1.11. Uso de hábitat	30
1.12. Observaciones de conducta	34
1.13. Disponibilidad de presas	43
1.14. Aves vadeadoras y disponibilidad de presas	49

DISCUSIÓN	51
CONCLUSIÓN	63
REFERENCIAS	64
ANEXOS	76
PUBLICACIONES	96

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Variación de la profundidad del agua en los sitios de búsqueda de alimento entre los grupos de aves acuáticas. Aves playeras pequeñas (como chorlos) forrajean en aguas de menos de 5 cm de profundidad; aves playeras de gran tamaño (como limosas) forrajean en el agua hasta 15 cm de profundidad; patos chapoteadores (como el pato colorado) y aves vadeadoras de gran tamaño (como las garzas, garcetas e ibis) forrajean en el agua hasta 30 cm de profundidad. Las aves buceadoras (como los cormoranes y zambullidores) requieren una profundidad mínima de <25 cm y pueden alimentarse en el agua hasta varios metros de profundidad..... 3
- Figura 2.** Laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México. 12
- Figura 3.** Variación mensual de la superficie del agua (Ha) estimada durante el periodo de estudio en la laguna de Acuitlapilco. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX)..... 21
- Figura 4.** Variación del tamaño en el cuerpo del agua. La línea roja indica el mes de abril con el menor perímetro, y la línea verde el mes de septiembre con el mayor perímetro. 22
- Figura 5.** Variación temporal de la abundancia de las especies residentes (R), migratorias (M) y transitorias o accidentales (T) presentes en la laguna de Acuitlapilco. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX). 24
- Figura 6.** Prueba de asociación de Olmstead y Tukey para las aves vadeadoras registradas durante un ciclo anual de observaciones en la laguna de Acuitlapilco. Las letras mayúsculas indican los cuadrantes: (A) especies dominantes, (B) especies estacionales, (C) especies raras y (D) especies frecuentes. Las claves para cada especie pueden verse en la Tabla 1. 25
- Figura 7.** Número de individuos y perímetro de la laguna de Acuitlapilco durante los meses de estudio. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX). 26
- Figura 8.** Número de especies y perímetro de la laguna de Acuitlapilco durante los meses de estudio. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX). 27

Figura 9. Correlación entre el perímetro de la laguna con la media de la abundancia de los individuos, y el número de especies.....	28
Figura 10. Dinámica temporal de las especies más abundantes durante el periodo de estudio en la laguna de Acuitlapilco. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX).	29
Figura 11. Abundancia total del número de individuos por zona y periodo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm). Las barras muestran el error estándar.....	32
Figura 12. Porcentaje del total de individuos de cada especie por zona y periodo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).	34
Figura 13. Porcentaje del número total de individuos en las actividades de conductas realizadas por las aves vadeadoras en cada zona de forrajeo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm)	36
Figura 14. Porcentaje de las conductas realizadas por las especies de la familia Ardeidae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo).	37
Figura 15. Porcentaje de las conductas realizadas por la especie de la familia Threskiornithinae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo).	38
Figura 16. Porcentaje de las conductas realizadas por las especies de la familia Charadriidae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo)	39
Figura 17. Porcentaje de las conductas realizadas por las especies de la familia Recurvirostridae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo).	40
Figura 18. Porcentaje del uso de las conductas realizadas por las especies de la familia Scolopacidae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo)	42
Figura 19. Riqueza y abundancia de presas de invertebrados.....	44

Figura 20. Abundancia de presas de invertebrados por zona y periodo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm). Las barras muestran el error estándar.	46
Figura 21. Porcentaje total de presas de invertebrados por zonas (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).	47
Figura 22. Tamaño de las presas de invertebrados.	48
Figura 23. Abundancia de aves vadeadoras y abundancia de presas durante febrero 2011 a enero 2012.	50
Figura 24. Correlación entre el número de presas y el número de aves. a) periodo mínimo, b) periodo máximo.	50

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Listado de especies observadas en la laguna de Acuitlapilco. El código se obtuvo a partir de las dos primeras letras del género y las dos primeras letras de la especie. Estatus: residentes (R), migratorias (M) y transitoria o accidental (T). Los nombres comunes fueron tomados del listado de la página de CONABIO..... 23
- Tabla 2.** Riqueza de aves por zona de forrajeo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm)..... 30

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 1.** Riqueza de especies (S), número total de individuos (N) e índice de equidad de Shannon (H') para la comunidad de aves veadoras en el periodo mínimo y máximo de la laguna (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm)..... 31
- Cuadro 2.** Uso de las zonas de forrajeo (%) de las aves observadas en la laguna de Acuitlapilco (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm)..... 35
- Cuadro 3.** Riqueza de familias (S), número total de presas (N) e índice de equidad de Shannon (H') para la comunidad de invertebrados en el periodo mínimo y máximo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm). 45
- Cuadro 4.** Proporción de las tallas de invertebrados por orden. (Las categorías de las tallas están en mm). (Cyprinodontiformes pertenece a Chordata)..... 49

1. INTRODUCCIÓN

Un objetivo central en la ecología es entender y predecir la dinámica de las comunidades naturales (Wootton 1997, França y Araújo 2007). Una comunidad puede ser definida como un conjunto de especies que coexisten espacial y temporalmente, y que interactúan potencialmente entre ellas (Loeuille 2010). Esta coexistencia de especies se da a través de la repartición de los recursos que utilizan (Maheswaran y Rahmani 2001) y se ha sugerido que tal repartición tiene lugar a lo largo de tres ejes principales: espacio, tiempo y alimento (Schoener 1974).

Cuando se estudia la utilización de recursos en una comunidad, ésta puede ser subdividida en conjuntos de especies que explotan los recursos disponibles de forma similar (Simberloff 1991, Wilson 1999 y Liordos 2010). Estos conjuntos de especies que utilizan el mismo recurso de forma similar son llamados gremios, los cuales tienen un patrón de similitud de las especies que lo conforman con respecto a su morfología y ecología, sin importar su posición taxonómica (Root 1967).

Los gremios han coevolucionado en entidades que proporcionan información importante sobre la estructura y los procesos de la organización de las comunidades (Pianka 1980, López de Casenave y cols. 2008). Por ello, tanto la estructura como la organización de una comunidad puede verse afectada por la forma en que las especies que conforman un gremio explotan los recursos disponibles (Schoener 1974, Angert y cols. 2009). Teóricamente, si dos especies están muy relacionadas en sus requerimientos, métodos variables en el uso de los recursos tanto a escala espacial como temporal deberán ser exhibidos por alguna de ellas para permitir la coexistencia. (Durrell y cols. 1993). Por lo tanto, las decisiones de forrajeo se pueden utilizar como un indicador de cómo los individuos perciben su ambiente con respecto a la disponibilidad de recurso (Liesenjohn y Eccard 2008).

Típicamente se asume que si en un ambiente dado, ocupado por individuos de un mismo gremio, se incrementa el número de individuos de una o varias especies que lo conforman, el riesgo de competencia podría aumentar (Root 1967). Sin embargo, la aparición de alteraciones en las conductas por el uso de los recursos como consecuencia de la presencia de otra especie no indica por sí mismo la existencia de competencia, dado que dos especies pueden coexistir cuando hay un adecuado reparto y uso de los recursos (MacNally 1983, DuBowy 1988, Maheswaran y Rahmani 2001). En este sentido, especies de un mismo gremio pueden reducir una posible competencia interespecífica por la subdivisión en distintos niveles del uso de los recursos disponibles (por ejemplo forrajear en distintas zonas de un ambiente dado) (Schoener 1974, Winemiller y cols. 2001, Palacio-Núñez y cols. 2008, Liordos 2010). Esta división de recursos se encuentra directamente afectada con la dinámica misma del ambiente que alberga a las especies. Así, ambientes muy constantes en escala espacial y temporal con respecto a los nichos que pueden ocupar las especies, pueden promover que la estructura de los gremios sea estable en ambas escalas. Por otro lado, ambientes muy dinámicos, con pérdida o aparición de condiciones y recursos, pueden a su vez provocar cambios en la estructura de los gremios. En este sentido, ecosistemas muy dinámicos como los humedales presentan características que son ideales para evaluar conductas relacionadas con el reparto de los recursos y que conlleva a la coexistencia de las especies.

Los humedales son cuerpos de agua que se encuentran inundados temporal o permanentemente, ya sea de agua dulce o salada, (Ma et al. 2004). Estos ecosistemas suelen ser ricos en biodiversidad, de manera tal que pueden contener diversas comunidades (Ramsar 2004). Por ello, son de gran importancia para la fauna, particularmente para las aves acuáticas, quienes los utilizan para actividades como alimentación, descanso y anidación (O'Neal y cols. 2008).

Las aves acuáticas pueden utilizar estos sistemas de forma permanente (especies residentes) o temporal (especies migratorias) (Davis y Smith 2001). Sin embargo, los cuerpos de agua pueden presentar ciclos anuales o fluctuaciones diarias del nivel del agua, usualmente causada por precipitaciones, mareas o riego agrícola. Este fenómeno puede afectar a las aves

acuáticas de forma diferencial a lo largo del tiempo, debido a que la fluctuación del nivel del agua puede volver más heterogéneo y dinámico el hábitat del humedal, creando zonas con diversas profundidades que varían con el tiempo (Ntiamoa-Baidui y cols. 2008).

Los cambios en la profundidad de un cuerpo de agua, pueden determinar la distribución, abundancia y accesibilidad de los recursos alimenticios disponibles y en consecuencia esto puede afectar el uso de hábitat por parte de las aves acuáticas (Wiens 1989, Dekinga y Piersma 1993, Jing y cols. 2007). La accesibilidad a los alimentos depende de factores intrínsecos y extrínsecos. Los factores intrínsecos incluyen la morfología de las aves (longitud del cuello, patas y tamaño corporal), los métodos de búsqueda de alimento (Ramer y cols. 1991) y la selectividad de la dieta. Por otro lado, los factores extrínsecos incluyen la profundidad del agua, densidad de vegetación y vulnerabilidad de la presa. Estos factores difieren entre especies y grupos de aves que se alimentan en humedales presentando características que maximizan la abundancia y accesibilidad de sus alimentos (Talft y Haig 2003). Se ha sugerido que generalmente, las especies de aves acuáticas con cuellos, picos y patas más largas se pueden alimentar en hábitats más profundos que las aves pequeñas (Fig. 1) (Ma y cols. 2010).

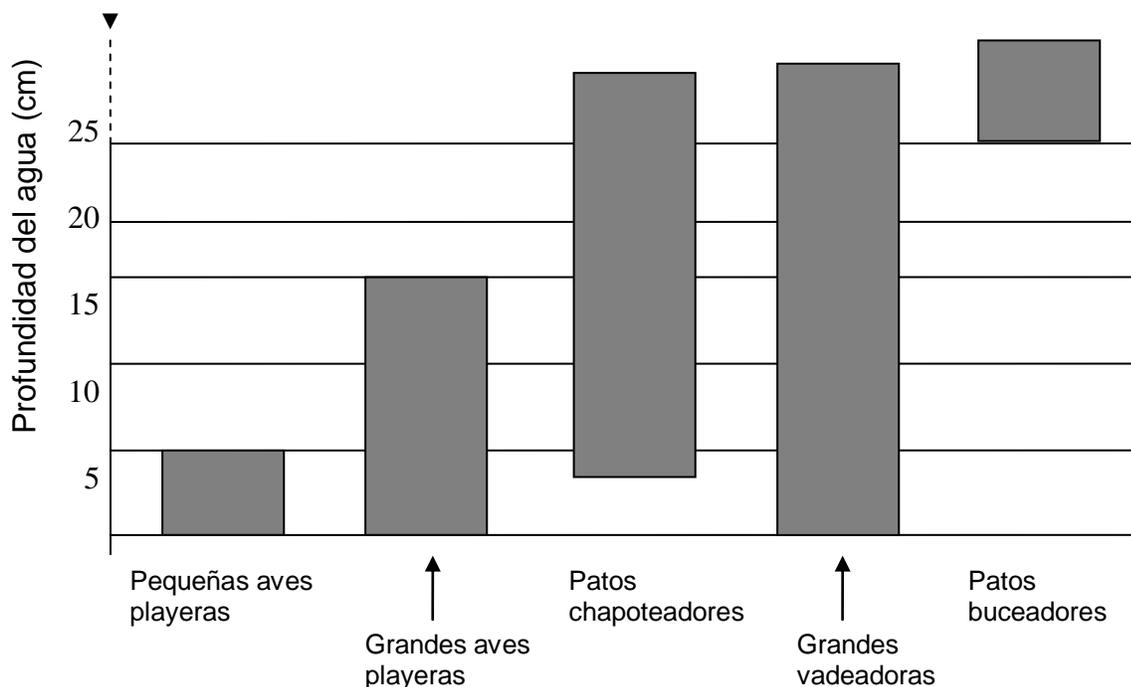


Figura 1. Variación de la profundidad del agua en los sitios de búsqueda de alimento entre los grupos de aves acuáticas. Aves playeras pequeñas (como chorlos) forrajean en aguas de menos de 5 cm de profundidad; aves playeras de gran tamaño (como limosas) forrajean en el agua hasta 15 cm de profundidad; patos chapoteadores (como el pato colorado) y aves vadeadoras de gran tamaño (como las garzas, garcetas e ibis) forrajean en el agua hasta 30 cm de profundidad. Las aves buceadoras (como los cormoranes y zambullidores) requieren una profundidad mínima de <25 cm y pueden alimentarse en el agua hasta varios metros de profundidad.

Las aves vadeadoras son especies que típicamente presentan patas y picos largos, lo que les permite vivir y alimentarse en los hábitats de aguas poco profundas (menos de 30 cm) (Cook y Kobza 2009, Ma y cols. 2010). Este grupo de aves incluye especies de chorlos (Charadriidae), garzas (Ardeidae) e ibis (Threskiornithinae) quienes se alimentan principalmente de invertebrados acuáticos (Helmers 1992, Bolduc y Afton 2003). Aun cuando, como las aves vadeadoras, otros grupos de aves presentan atributos similares para explotar recursos particulares, la variación espacio-temporal en la cantidad y composición de éstos, provocada por las fluctuaciones en el nivel del agua de los humedales que utilizan, ha llevado a las especies desarrollar diferentes adaptaciones y técnicas para explotarlos (ejemplo: detección de presa, estilo de locomoción), particularmente en función del tipo de hábitat y alimento (Barbosa y Moreno 1999, Davis y Smith 2001).

En respuesta a esta variabilidad en la relación profundidad-disponibilidad de alimento, las aves acuáticas deben forrajear oportunísticamente (Kober y Bairlein 2006), pero también deben ajustar su forrajeo a la presencia de otros forrajeadores para evitar interacciones agonísticas y competencia. Una posible solución a este dilema es la segregación de hábitat (distintas zonas de forrajeo a través del tiempo). Ambos aspectos han sido explorados usando a las aves acuáticas como modelo y es precisamente en este sentido hacia donde se enfoca la presente tesis.

2. ANTECEDENTES

La estructura trófica (Cueto y Casanave 2002, D'Amico y cols. 2004), el reparto de alimentos (Davis y Smith 2001), la disponibilidad y selectividad de presa (Ramer y cols. 1991, Durell y cols. 1993, Backwell y cols. 1998, Liordos 2010), las diferencias conductuales (Kushlan 1981, Molokwu y cols. 2007), el riesgo de depredación (Yunger y cols. 2002, Liesenjohann y Eccard 2008) y factores abióticos (Reynolds y Schoech 2003, Loeuille 2010) han sido utilizados a menudo para explicar diferencias en el uso del hábitat de las especies que coexisten (Jing y cols. 2007). A pesar de todos los factores mencionados, se ha sugerido a la disponibilidad de alimento como el factor principal que rige la selección del hábitat por parte de las aves (Liordos 2010).

Sin embargo, aun cuando numerosos estudios han demostrado una correlación positiva entre la abundancia de las aves y la disponibilidad de alimento (Jing y cols. 2007), es necesario considerar que esta asociación puede ser muy dinámica y acorde con los cambios que puede presentar el ambiente que los alberga (Goss-Custard y cols. 2006). Por ejemplo, Placyk Jr. y Harrington (2004) mencionan que las localidades de parada para las aves playeras en la costa de Connecticut, Estados Unidos, fueron las más frecuentadas y con mayor densidad de aves, y también las que contenían la mayor cantidad y diversidad de invertebrados. Asimismo, al estudiar la selección de sitios de forrajeo de *Plegadis chihi* en áreas de pastizales en California, Estados Unidos, Safrán y cols. (2000) encontraron que los individuos se alimentaban cerca de la vegetación emergente donde la abundancia de presas era más abundante.

Por otro lado, la relevancia de la estacionalidad en la organización de las comunidades de aves acuáticas ha sido sugerida en estudios previos (Hernández y Velasco 1990, Colwell y Taft 2000, González-Gajardo y cols. 2009, González y cols. 2011). Por ejemplo, al estudiar las laguna andaluzas en el sur de España, Amat (1984) evaluó las respuestas de las aves a la variabilidad de los cuerpos de agua a la largo del año, encontrando

una relación positiva entre el número de especies de patos y lagunas completamente inundadas, así como una relación negativa entre el número de especies limícolas y lagunas completamente inundadas. Asimismo, este autor sugiere que las diferencias con respecto a la respuesta de los distintos grupos, se basan en diferencias relacionadas con los requerimientos del hábitat de las especies, ya que para el forrajeo los patos requieren áreas profundas, mientras que las limícolas necesitan de zonas con agua poco profunda. Estos resultados indican que los cambios mensuales en la mayoría de los grupos de aves acuáticas están muy afectados por la estacionalidad.

En este sentido, Hernández-Vázquez (2000a) estudió la variación estacional y la relevancia de los humedales para las aves residentes y migratorias en la Manzanilla, Jalisco. Sus resultados indican que la abundancia de los individuos no fue influida por el periodo de migración, sino por condiciones hidrológicas del estero, debido a que el mayor número de aves residentes y migratorias fue observado durante el periodo en el que el nivel del agua se encontraba bajo. Asimismo, al estudiar los patrones de variación espacial y temporal de las aves acuáticas en humedales del centro de Chile, González-Gajardo y cols. (2009) determinan que la variable más importante para determinar la abundancia de las aves son las fluctuaciones del nivel del agua. Del mismo modo, al estudiar una laguna endorreica de Manjavacas, España, Fortuna (2003) mencionó que la variación en la superficie del agua marca la abundancia y composición de la comunidad de las aves acuáticas, la cual se ajusta a la variación en la disponibilidad trófica. Por lo tanto, como lo sugieren los ejemplos antes mencionados, la profundidad del agua es un predictor fundamental de selección diferencial del hábitat (Jing y cols. 2007).

El papel de la profundidad del agua en distintos aspectos de la vida de las aves acuáticas ha sido mostrado en varios estudios. Por ejemplo, Powell (1987) estudió la dinámica de uso de hábitat de forrajeo por las aves zancudas con respecto a fluctuaciones del nivel del agua en la Bahía de Florida, Estados Unidos, mencionando que cuando los niveles del agua son demasiado profundos (más de 30 cm), la mayoría de las aves zancudas tienen implicaciones importantes para alimentarse, especialmente en temporadas de reproducción

donde las crías necesitan sitios con poca profundidad. Por ello, según el autor, la estabilidad poblacional de las aves zancudas depende de sitios alternativos de alimentación. Del mismo modo, Desgranges y cols. (2006) al modelar la respuesta de las aves acuáticas a los cambios en la profundidad del agua del lago de Ontario en Canadá, señalan que los cambios en la profundidad durante la temporada de anidación puede afectar negativamente el éxito reproductivo de muchas especies de aves.

Por otro lado, Beerens y cols. (2011) estudiaron la selección del hábitat de forrajeo de garzas e ibis en respuesta a fluctuaciones de recursos alimenticios provocadas por eventos estacionales de inundaciones y secas en los Everglades de Florida, Estados Unidos, mostrando que las especies tienen patrones flexibles de selección de presas basados en la disponibilidad de alimento. Esto indica, tal como lo señalado previamente por Maherwaran y Rahmani (2001) que la disponibilidad de presa también depende de fluctuaciones en las condiciones del nivel del agua.

Hasta aquí se ha mencionado algunos de los factores más estudiados con respecto a su influencia en el uso de los recursos por las aves acuáticas en humedales, siendo la mayoría de ellos extrínsecos a las aves como tal. Sin embargo, factores tales como limitaciones energéticas, morfológicas y estrategias de forrajeo, sin duda ejercen un importante control sobre el uso del hábitat (Barbosa y Moreno 1999, Reynolds y Schoech 2003). En este sentido, Zeffer y cols. (2003) sugirieron adaptaciones relacionadas con el hábitat y la morfología de las patas de las aves; y tal como mencionan Block y Brennan (1993), las diferencias morfológicas pueden permitir a las aves explotar determinados grupos de presas y el uso de determinados hábitats.

La presente tesis se enfoca al estudio del grupo de las aves vadeadoras, ya que, dadas las características que presenta este grupo de aves, representa un sistema ideal para explorar preguntas relacionadas con el reparto de los recursos y el uso diferencial del hábitat con respecto a la conducta de forrajeo y amplitud de dieta de éstas especies de aves (Blanco 2000).

3. JUSTIFICACIÓN

Las comunidades de aves acuáticas raramente se distribuyen de manera uniforme en los cuerpos de agua. Su diversidad y abundancia se ve restringida a características físicas de los humedales (tamaño, régimen hidrológico) y a su relación con los recursos tróficos (Ma y cols. 2010). En este sentido, es necesaria una mejor comprensión sobre las respuestas conductuales de forrajeo y uso de hábitat con relación a la dinámica de los humedales. El estudio en México sobre comunidades de aves acuáticas se ha enfocado básicamente en la diversidad y el uso del hábitat en poblaciones nidificantes e invernantes, así como la importancia de las aves migratorias, principalmente en humedales de zonas costeras (Acuna y cols. 1994, Amador y cols. 2006). Sin embargo, hacen falta estudios relacionados con la conducta de forrajeo y selección del hábitat en respuesta al régimen hidrológico de los humedales lacustres epicontinentales.

En el estado de Tlaxcala los trabajos relacionados con la avifauna en los cuerpos de agua son mínimos. A la fecha, sólo se cuenta con listados sobre las aves acuáticas en la presa de Atlangatepec y el lago de Jalnene (Fernández y cols. 2007). Sin embargo, pese a ser uno de los cuerpos de agua más representativos de la región en cuanto historia y tradiciones (Ciudad Real 1976), y con el mayor riesgo de desecación por el efecto antropogénico (Sumner 2012), la laguna de Acuitlapilco carece de algún estudio previo a este respecto. Esta laguna, es un hábitat muy dinámico con respecto a cambios en su tamaño y régimen hidrológico, en consecuencia, las aves acuáticas que utilizan este humedal pueden presentar diferentes patrones de selección de hábitat con respecto a las especies que usan humedales más estables. Por todo esto, la laguna de Acuitlapilco es un modelo ideal para observar diferentes respuestas de conducta y selección de hábitat debido a la dependencia de ciertas especies a estos hábitats tan dinámicos como las aves veadoras que deben ajustarse a los recursos alimenticios que cambian constantemente.

En el presente estudio se evaluó la dinámica de la conducta de forrajeo y uso del hábitat de las especies de aves acuáticas vadeadoras en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. Con base en lo mencionado anteriormente, exploramos la posible relación entre la abundancia y diversidad de las aves que conforman este grupo, con características tales como la profundidad de las zonas de forrajeo de estas aves y la disponibilidad y tipo de recursos (invertebrados) ahí presentes.

4. OBJETIVOS

4.1. General

Describir la conducta de forrajeo y dinámica en el uso del hábitat de las aves vadeadoras en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México.

4.2. Específicos

1. Determinar espacial y temporalmente la diversidad y abundancia relativa de las especies de aves que conforman el grupo de las vadeadoras en este sistema lacustre.
2. Describir la conducta de forrajeo de las especies vadeadoras y su variación con respecto a la profundidad de las zonas utilizadas en la laguna.
3. Evaluar espacial y temporalmente la abundancia, el tipo y tamaño de presas presentes en zonas con distinta profundidad utilizadas para forrajear.
4. Analizar la relación entre la disponibilidad y tipo de presas potenciales con las especies de aves vadeadoras en cada una de las zonas de forrajeo.

5. METODOLOGÍA

5.1. Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo de Febrero del 2011 a Enero del 2012 en la laguna de Acuitlapilco ($19^{\circ} 16'$ y $19^{\circ} 17'$ de latitud norte y $98^{\circ} 16'30''$ de longitud oeste), ubicada a 4.5 km al sureste del estado de Tlaxcala, entre los municipios de Tlaxcala y Tepeyanco y situada a una altitud promedio de 2,300 m.s.n.m (Fig. 2) (CONAGUA) www.conagua.gob.mx/DLTla.

La laguna de Acuitlapilco forma la parte final de una cuenca cerrada que pertenece a la región hidrológica número 18, cuenca del Alto Atoyac, subcuenca del río Zahuapan. Era alimentada por siete escurrimientos de agua que descendían por las barrancas de las colinas aledañas durante la época de lluvia (en la actualidad cerradas), así como de manantiales permanentes ubicados en el margen oriental del embalse (actualmente desaparecidos). Éste sistema lacustre tiene una cuenca de captación de 10.3 km^2 , la precipitación media anual en la zona es de 839.3 mm (tomado de la estación base observatorio meteorológico de la ciudad de Tlaxcala) y el volumen escurrido medio anual es de 1.97 millones de metros cúbicos. El almacenamiento que llega a tener la laguna generalmente desaparece en época de sequía o su cuerpo de agua se reduce casi a la mitad, en tanto en época de lluvias conserva un espejo de agua muy variable (CONAGUA) www.conagua.gob.mx/DLTla.

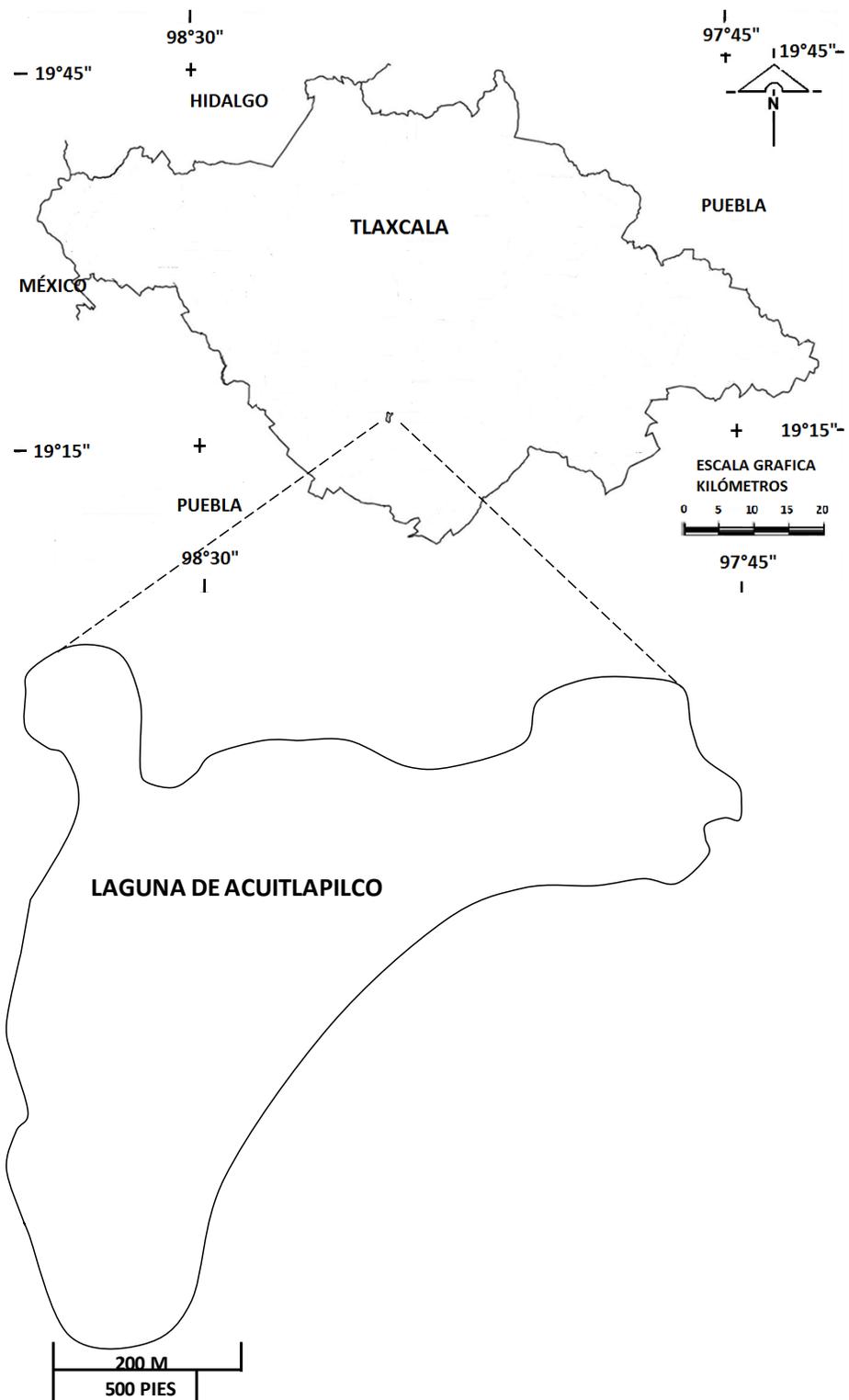


Figura 2. Laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México.

5.1.1. Vegetación

La vegetación asociada con la laguna está representada por 28 especies de plantas (Fonseca y cols. 2012), con predominio de la vegetación acuática y subacuática. En este tipo de vegetación, se integran las comunidades vegetales cuya composición florística está constituida por especies ligadas al medio acuático, a acumulaciones temporales de agua o a suelos húmedos. La vegetación más representativa es: *Pennisetum clandestinum*, *Paspalum distichum*, *Polygonum punctatum*, *Echinochloa holciformis* y *Juncus arcticus*.

5.2. Determinación de las fluctuaciones en profundidad y superficie del agua

Este cuerpo de agua presenta variaciones con respecto a su profundidad y tamaño a lo largo del año. Quincenalmente a lo largo del estudio y de forma paralela a las actividades adelante descritas, se evaluó la profundidad y la superficie de esta laguna. Para la obtención de los datos de profundidad, realizamos recorridos por distintas zonas de la laguna ya sea a pie o utilizando una lancha inflable, y mediante una cuerda métrica se realizaron las mediciones. Se hicieron recorridos quincenales a pie por el perímetro de la laguna registrando el trayecto del recorrido con la ayuda de un GPS para la estimación de la superficie.

5.3. Determinación de los puntos de muestreo y censo de las aves

La laguna de Acuitlapilco tiene una superficie que varía de los 300,000 a los 700,000 m² aproximadamente. Por ello, en la época con menor superficie de agua (periodo mínimo) se establecieron alrededor de la laguna, y separados entre sí por 300 m, 8 puntos fijos de 100 m de radio cada uno. Mientras que 11 puntos fijos con iguales características fueron establecidos en la época con mayor superficie de agua (periodo máximo). Asimismo dado que las especies de aves vadeadoras usualmente usan zonas poco profundas o lodosas para sus actividades de alimentación, se establecieron de forma perpendicular a cada punto de monitoreo anteriormente descrito, una franja iniciando desde la orilla de la laguna y hacia el exterior de esta zona (zona A), y dos franjas imaginarias con respecto a la orilla de la laguna y hacia su

interior, con la finalidad de abarcar distintas profundidades. De esta manera, obtuvimos una zona que abarcó la orilla y hasta los 5 cm de profundidad (zona B) y otra de 5-15 cm (zona C). Las profundidades de agua fueron posteriormente estimadas durante las observaciones por la longitud de la pata de cada ave (Anexo I) (Davis y Smith 2001).

5.4. Registro de especies vadeadoras y observaciones de conducta

Quincenalmente entre febrero de 2011 y hasta enero de 2012, se realizaron recorridos que abarcaron los puntos de monitoreo previamente mencionados. Los monitoreos se llevaron a cabo a partir de las 7:00 am, iniciando los recorridos en puntos distintos a lo largo del estudio para evitar efectos de orden. Utilizando unos binoculares de 10x25 en cada punto, y durante 10 minutos se registraron los siguientes datos: especie de ave vadeadora observada, zona donde se encontró ubicada y el número de individuos. Para la identificación de las especies se emplearon las siguientes guías: *The Shorebird Guide* (O'Brien y cols. 2006) y *The Sibley Field Guide to Birds of Western North America* (Sibley 2003). Para los fines de este estudio se empleó la nomenclatura y arreglo taxonómico propuesto por la American Ornithologist's Union (AOU 2011).

Asimismo, durante las observaciones realizadas en cada punto de monitoreo, registramos aspectos relacionados con la conducta de forrajeo basados en la clasificación de (Colwell M. A. y Landrum 1993b) con algunas modificaciones, categorizando a las aves observadas en las siguientes conductas:

1. Picoteo superficial. Ocurre cuando el ave introduce menos de un cuarto de la longitud total del pico.
2. Picoteo profundo. El ave introduce más de un cuarto de la longitud total del pico una o varias veces.

3. Barrido lateral de segado. El pico es movido en forma de zigzag en el agua o los picotazos se producen en el aire sobre el pasto o agua.
4. Alimentándose solo. El ave se encuentra alimentándose sola, sin otras aves alrededor, al menos en 10 metros.
5. Alimentándose en grupo. El ave se encuentra alimentándose en compañía de otras aves.
6. Locomoción. Incluye correr y caminar, indica cuando el ave da más de un paso o emplea más de dos segundos corriendo o caminando, sin importar pasos lentos o rápidos.
7. Inmóvil. El permanecer inmóvil con la cabeza levantada denota estado de alerta, si la cabeza está en posición normal con la vista fija en su contorno denota búsqueda visual de presa.
8. Reposo. Inmóvil con el pico metido bajo las alas y los ojos cerrados, o cuello y cabeza inmóviles. Consiste en permanecer inmóvil ya sea con la cabeza echada hacia atrás con el pico sobre el manto y cubierto por las alas o con la cabeza en posición normal. Se puede ver al ave en una sola pata o echada totalmente en el suelo, los ojos pueden estar abiertos, cerrados o entre abiertos.
9. Acicalamiento corporal. Limpiando las plumas, baño o estiramiento de cuello y alas.
10. Agresión. Persecución, picoteo o amenaza a otro individuo de la misma u otra especie.
11. Otros. Se describe cualquier otro comportamiento o variantes de las anteriores.

Para la toma de registro de las aves, se tomó la primera conducta observada en cada ave; si el grupo era muy grande se hacían frecuencias totales de los individuos observados para cada conducta.

5.5. Muestreo de invertebrados

Con el fin de evaluar la disponibilidad de alimento para las aves vadeadoras en la laguna, a lo largo del estudio se realizaron muestreos mensuales de invertebrados en las distintas zonas evaluadas para el registro de las aves. Las muestras fueron tomadas aleatoriamente en cada punto de muestreo, zonas y horarios en que se realizaron las observaciones de forrajeo. En las zonas lodosas se tomaron muestras utilizando un tubo de PVC con un diámetro de 10 cm, que se enterró verticalmente en el sedimento blando a una profundidad de 10 cm (Darrigran y cols. 2007). En las zonas con agua se tomaron dos muestras (profundidad menor de 5 cm y de 5 a 15 cm.). Estas muestras se tomaron utilizando una red de arrastre en un cuadrante de 30×30 cm, la cual fue de fabricación casera, de sección triangular de 30 cm de lado, provista de red de tela porosa (de 200-300 μm .) con mango de madera de aproximadamente 60 cm. La eficacia de captura con tamaño de entremallado es de un 98-99% (Darrigran y cols. 2007).

Como el cauce de la laguna es de escasa profundidad se apoyó la red en el fondo del agua y con la mano se removió el substrato. Posteriormente el filtrado se depositó en bolsas plásticas etiquetadas, para posteriormente trasladarlas al laboratorio donde con un tamiz se seleccionaron los invertebrados con una pinza entomológica evitando deformarlos al tomarlos con ellas. Éstos fueron depositados en un frasco de plástico con alcohol al 70% previamente etiquetado para su identificación en el laboratorio de Insectos Acuáticos en el Instituto de Biología de la UNAM.

Los invertebrados obtenidos fueron contados, medidos e identificados a nivel de familia, con la ayuda de las guías: *An introduction to the aquatic insects of North America* (Merritt y cols. 2008), *A field guide to the beetles of North America* (White 1983) y *A field guide to the insects America North of Mexico* (Borror y White 1970) . Asimismo, fueron separados por tamaños asignando seis categorías: 0.1-5.0 mm, 5.1-10.0 mm, 10.1-15.0 mm y 15.-20.0 mm, 20.1-25.0 mm y <25.1 mm (Davis y Smith 2001).

5.6. Análisis estadístico

Los datos de la caracterización de la laguna tales como la profundidad y el perímetro fueron analizados quincenalmente. Con esta información se obtuvo un valor promedio mensual para el perímetro y se estimó el área cubierta por el espejo de agua (en hectáreas). Con base en esto, se caracterizó a la laguna en dos periodos (mínimo y máximo).

Para la caracterización de la avifauna acuática se elaboró un listado del total de las especies registradas indicando para cada una de ellas su estatus (residente, migratoria y transitoria o accidental), la zona donde se localizó y su abundancia mensual.

Para determinar cuáles fueron las especies dominantes dentro de la comunidad se usó la prueba de asociación de Olmstead y Tukey (Sokal y Rohlf 1995). Este procedimiento analiza gráficamente la frecuencia de aparición de cada especie durante todo el ciclo de muestreo expresada en porcentaje (eje X), contra la abundancia total acumulada de dicha especie (eje Y). Las especies dominantes fueron aquellas cuyos valores de abundancia y frecuencia rebasan la mediana de ambos estimadores.

En la gráfica se trazaron las medianas de cada eje cruzando las líneas. De esta manera se obtuvieron cuatro cuadrantes:

- A) Especies dominantes: aquellas especies con una abundancia y frecuencia mayor al valor central del grupo de datos ordenados (frecuentes y abundantes).
- B) Especies estacionales: aquellas especies cuya abundancia es mayor a la mediana, pero con un valor de aparición inferior al valor central de la frecuencia relativa (abundante y poco frecuente).
- C) Especies raras: aquellas especies que tanto su abundancia y frecuencia son bajas, siendo ambos valores menores a sus respectivas medianas (poco frecuentes y poco abundantes).
- D) Especies frecuentes: aquellas especies con una abundancia que no sobrepasa la mediana, pero si la frecuencia relativa de aparición (frecuentes y poco abundantes).

La distribución temporal, así como la diversidad de las aves veadoras fue analizada mensualmente tomando en cuenta el perímetro de la laguna y considerando la abundancia y el número de individuos de cada especie. Posteriormente, se relacionó la riqueza y la abundancia promedio mensual con el perímetro de la laguna, por medio de una prueba de Rangos de Correlación de Spearman para determinar si existe alguna relación entre estas variables.

Se realizaron gráficas de distribución temporal para las aves veadoras más abundantes durante el periodo de estudio, tomando en cuenta la prueba de asociación de Olmstead y Tukey, donde las especies más abundantes sobrepasaron el 91% del total de aves veadoras registradas durante el ciclo anual.

La riqueza de aves fue evaluada para cada zona de forrajeo y cada periodo utilizando el índice de riqueza específica S (número de especies). La diversidad de las especies de aves, fue estimada mediante el índice de diversidad y equidad de Shannon que refleja la heterogeneidad de una comunidad sobre la base de dos factores: el número de especies presentes y su abundancia relativa. Conceptualmente es una medida del grado de incertidumbre asociada con la selección aleatoria de un individuo en la comunidad. El índice de Shannon se define como:

$$H' = - \sum_{i=1}^S \pi_i \ln \pi_i$$

π_i = Proporción de individuos de cada especie en la comunidad, esta proporción se estima a partir de n_i/N , que es la relación entre el número de individuos de la especie i (n_i) y el número total de todas las especies (N). S = número de especies en la muestra. Esta fórmula utiliza Log en base 2, pero usualmente se utiliza Log10 o ln para mayor facilidad de cálculo, los resultados serán comparables si los datos fueron calculados con la misma base.

Se realizó una estandarización de las abundancias obtenidas tanto de aves como de invertebrados, dividiendo las abundancias acumuladas por el número de puntos de observación del muestreo correspondiente. Así, se obtuvo una medida comparable. Posteriormente, las diferencias de abundancias de las especies de aves entre zonas y periodos (mínimos y

máximos) se analizaron mediante un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de Poisson (el más adecuado para datos de conteos), en los que la abundancia se incluyó como variable dependiente y la zona y temporada como factores de efectos fijos. La interacción zona*temporada fue investigada en este modelo. Diferencias posteriores fueron analizadas con el método de Bonferroni. Se consideró $p < 0,05$ como estadísticamente significativo.

Con el fin de detectar si existía una preferencia por alguna zona de forrajeo para cada una de las especies, se utilizó una prueba de Chi cuadrada. Para este análisis se tomó en cuenta el número de veces que se observó a un ave en una zona u otra. Las especies con registros únicos o aquellas especies que sólo fueron observadas en una zona de forrajeo no fueron analizadas. Asimismo, se determinó la distribución espacial para cada una de las especies. Para este análisis se obtuvo el porcentaje del número total de individuos de cada especie en cada zona de forrajeo y en cada periodo.

La preferencia de la conducta de alimentación, reposo y acicalamiento de las aves vadeadoras fueron analizadas con una prueba de Friedman, donde tomamos el picoteo superficial, picoteo profundo, locomoción e inmóvil como conductas relacionadas con la alimentación. También se analizó el porcentaje del número de individuos que emplearon estas conductas, tanto en las zonas de forrajeo como en ambos periodos.

Del mismo modo, se analizó cada una de las actividades comportamentales de las aves vadeadoras en cada zona de forrajeo. Asimismo, se analizaron estas actividades para las especies de cada familia utilizando el porcentaje del número total de individuos, en cada zona de forrajeo y temporada. Para analizar si dichas especies tienen una preferencia por forrajear en grupo o en solitario realizamos una prueba de Chi cuadrada, para esto se tomó en cuenta el número de veces que vimos a cada especie en grupo o solitaria.

Para la caracterización de las posibles presas de invertebrados, se realizaron cuadros del total de las presas recolectadas, indicando la zona de colecta y su abundancia. También se elaboraron gráficas del número de familias y del número de presas por mes, durante el periodo

de estudio. La riqueza de invertebrados fue evaluada para cada zona de forrajeo y cada periodo utilizando el índice de riqueza específica S . Asimismo, la diversidad de invertebrados, fue estimada mediante el índice de diversidad y equidad de Shannon.

Al igual que para las aves, se analizaron las diferencias entre el número de presas presentes entre las zonas y periodos (mínimos y máximos) mediante un GLM con distribución de Poisson, en los que la abundancia se incluyó como variable dependiente y la zona y temporada como factores de efectos fijos. Diferencias posteriores fueron analizadas con el método de Bonferroni. Se consideró $p < 0,05$ como estadísticamente significativa.

Asimismo, se realizaron gráficas de la abundancia en porcentaje del total de presas de invertebrados para cada zona y periodo. También se realizó una prueba de Friedman para explorar diferencias entre las tallas de las presas de los invertebrados y se muestra la proporción de tallas de invertebrados para cada orden.

Finalmente, la abundancia de las aves así como el número de presas fue analizada mensualmente, tomando en cuenta el número total de aves y el número total de presas. Posteriormente, se buscó una posible relación entre la media de la abundancia de aves y la media de la abundancia de presas tanto en el periodo mínimo como máximo, para lo cual se aplicó una prueba de Rangos de Correlación de Spearman. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico SPSS versión 17.0 y el programa estadístico Past versión 1.69.

6. RESULTADOS

6.1. Fluctuaciones en profundidad y superficie del agua

La laguna de Acuitlapilco presenta una profundidad menor a los 2 m, y su superficie exhibe grandes variaciones en el tiempo. En febrero de 2011, al comenzar el muestreo, se tenían 38.75 ha del cuerpo de agua, misma que empezó a descender hasta alcanzar su menor tamaño en el mes de abril con 30.6 ha. A partir de agosto empezó nuevamente a incrementarse el cuerpo de agua. Así, a finales de septiembre la superficie de la laguna tenía su máximo tamaño con 66.35 ha (Fig. 3). En base a estos resultados, y como consecuencia de las precipitaciones, tenemos dos periodos en el tamaño de la laguna, donde llamaremos periodo mínimo de febrero a julio y máximo de agosto a enero (Fig. 4).

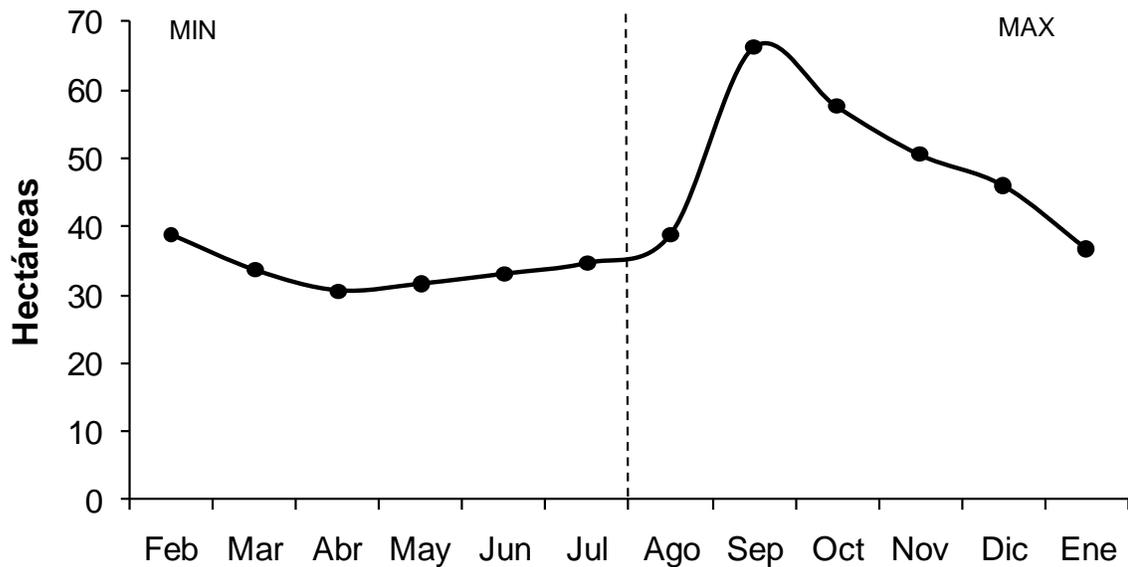


Figura 3. Variación mensual de la superficie del agua (Ha) estimada durante el periodo de estudio en la laguna de Acuitlapilco. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX).



Figura 4. Variación del tamaño en el cuerpo del agua. La línea roja indica el mes de abril con el menor perímetro, y la línea verde el mes de septiembre con el mayor perímetro.

6.2. Registro de las especies veadoras y distribución temporal

Durante el tiempo de muestreo se obtuvo en la laguna un total acumulado de 9,416 registros de aves veadoras, pertenecientes a 18 especies y 5 familias, siendo Scolopacidae la familia más diversa y abundante con 7 especies (Tabla 1). Durante el periodo mínimo de la laguna, las especies más abundantes fueron *Calidris minutilla* y *Limnodromus scolopaceus* con 995 y 486 individuos respectivamente; mientras que en el periodo máximo, las especies que más predominaron respecto a sus abundancias fueron *Bubulcus ibis* y *Calidris minutilla* con 3,984

y 1,361 individuos respectivamente. De todas las especies observadas *Charadrius vociferus* fue la única especie registrada durante todos los meses de monitoreo, el resto de las especies fueron detectadas en algunos meses y su abundancia fue variando. Asimismo, se tiene a *Charadrius semipalmatus*, *Recurvirostra americana*, *Egretta caerulea* y *Butorides virescens* se registraron en una sola ocasión a lo largo del muestreo (Anexo I).

Tabla 1. Listado de especies observadas en la laguna de Acuitlapilco. El código se obtuvo a partir de las dos primeras letras del género y las dos primeras letras de la especie. Estatus: residentes (R), migratorias (M) y transitoria o accidental (T). Los nombres comunes fueron tomados del listado de la página de CONABIO.

ESPECIES	CÓDIGO	ESTATUS	NOMBRE COMÚN
Pelecaniformes			
Ardeidae			
<i>Ardea alba</i>	ARAL	T	Garza blanca
<i>Egretta thula</i>	EGTH	R	Garceta pie dorado
<i>Egretta caerulea</i>	EGCA	T	Garceta azul
<i>Egretta tricolor</i>	EGTR	T	Garceta tricolor
<i>Bubulcus ibis</i>	BUIB	R	Garza ganadera
<i>Butorides virescens</i>	BUVI	T	Garceta verde
Threskiornithinae			
<i>Plegadis chihi</i>	PLCH	R	Ibis cara blanca
Charadriiformes			
Charadriidae			
<i>Charadrius semipalmatus</i>	CHSE	T	Chorlo semipalmeado
<i>Charadrius vociferus</i>	CHVO	R	Chorlo tildío
Recurvirostridae			
<i>Himantopus mexicanus</i>	HIME	R	Candelero americano
<i>Recurvirostra americana</i>	REAM	T	Avoceta americana
Scolopacidae			
<i>Actitis macularius</i>	ACMA	R	Playero alzacolita
<i>Tringa flavipes</i>	TRFL	T	Patamarilla menor
<i>Calidris minutilla</i>	CAMI	M	Playero chichicuilote
<i>Calidris melanotos</i>	CAME	M	Playero pectoral
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	LISC	M	Costurero pico largo
<i>Gallinago delicata</i>	GADE	M	Agachona común
<i>Phalaropus tricolor</i>	PATR	T	Falaropo pico largo

Del total de las especies de aves veadoras registradas, 6 fueron catalogadas residentes, 8 transitorias o accidentales y 4 migratorias. Las especies residentes se observaron todo el año siendo más abundantes entre los meses de septiembre a diciembre (periodo mínimo), las especies transitorias fueron más abundantes en agosto y septiembre, en tanto que las especies migratorias fueron más abundantes entre los meses de febrero y abril (periodo mínimo) y de noviembre a enero (periodo máximo) (Fig. 5). De las 4 especies migratorias *Calidris melanotos* solo se registró en septiembre y octubre con pocos individuos, mientras que *Calidris minutilla* y *Limnodromus scolopaceus* fueron las más abundantes.

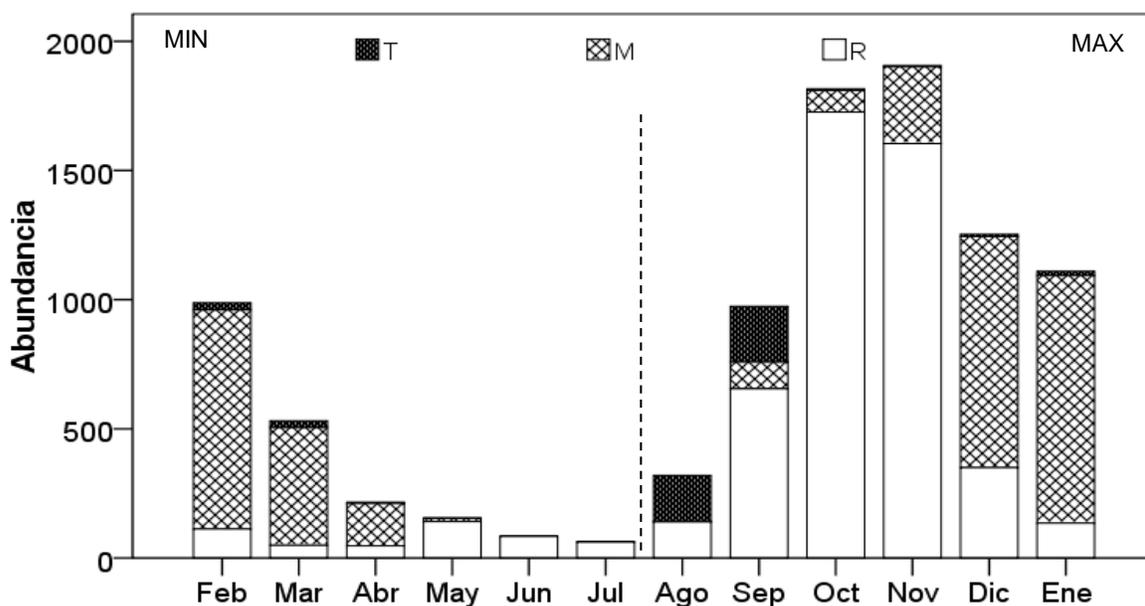


Figura 5. Variación temporal de la abundancia de las especies residentes (R), migratorias (M) y transitorias o accidentales (T) presentes en la laguna de Acuitlapilco. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX).

Los resultados de la prueba de asociación Olmstead y Tukey muestran que del total de las 18 especies de aves veadoras registradas, 7 se distribuyen en el cuadrante A (Fig. 6) y son consideradas como especies dominantes dentro de la comunidad, presentando abundancias elevadas y frecuencias de observación altas. En este grupo, 2 son especies migratorias y 5 residentes. Las especies más abundantes fueron *Bubulcus ibis* (R), *Calidris minutilla* (M) y

Limnodromus scolopaceus (M), mientras que las más frecuentes fueron *Charadrius vociferus* (R), *Actitis macularius* (R) y *Himantopus mexicanus* (R).

Phalaropus tricolor (T) fue la única especie abundante pero poco frecuente (cuadrante B, Fig. 6). El grupo de las especies raras (cuadrante C, Fig. 6) estuvo conformado por 8 especies, de las cuales 2 son migratorias y 6 son especies transitorias o accidentales. Las especies menos abundantes y frecuentes fueron las especies transitorias *Charadrius semipalmatus*, *Egretta caerulea*, *Butorides virescens* y *Recurvirostra americana*, siendo observadas cada una solo en un registro durante todo el periodo de estudio. Por último, *Egretta thula* (R) y *Tringa flavipes* (T) fueron las únicas especies con poca abundancia y alta frecuencia (cuadrante D, Fig. 6).

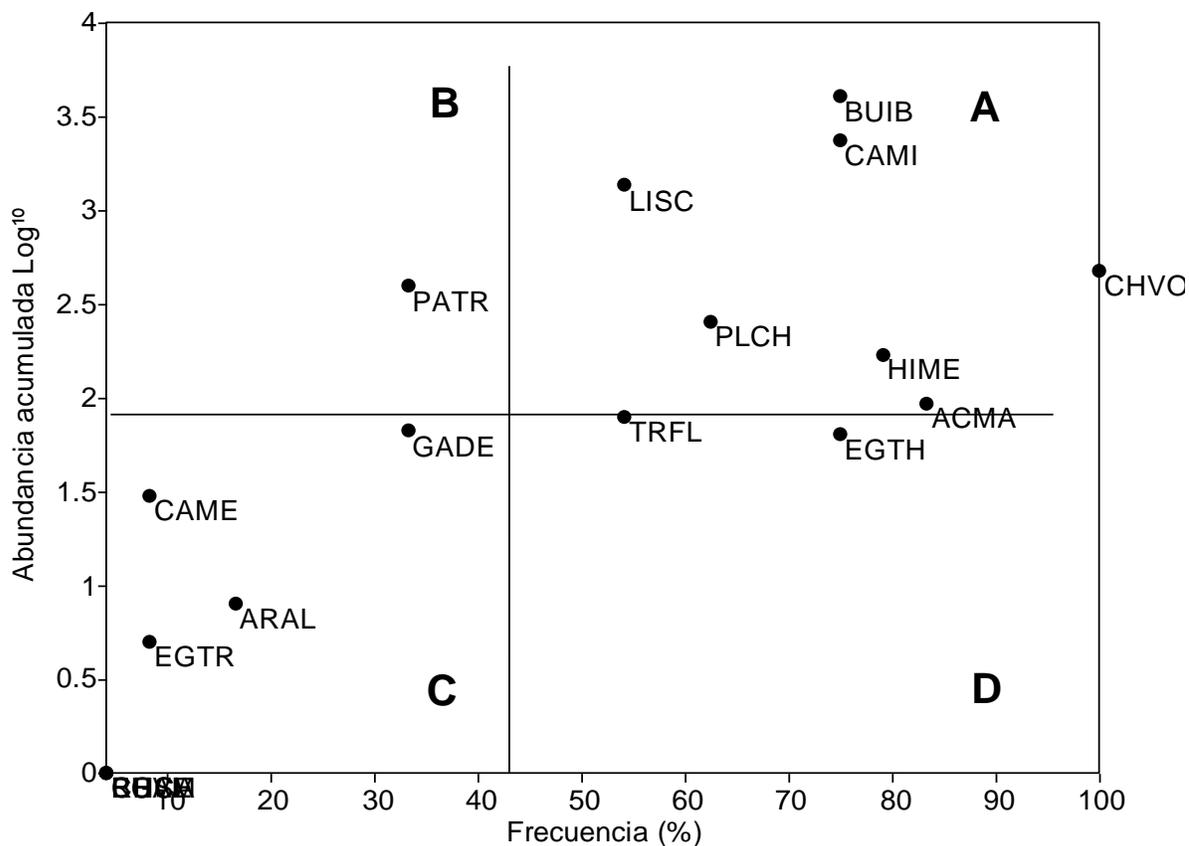


Figura 6. Prueba de asociación de Olmstead y Tukey para las aves vadeadoras registradas durante un ciclo anual de observaciones en la laguna de Acuitlapilco. Las letras mayúsculas indican los cuadrantes: (A) especies dominantes, (B) especies estacionales, (C) especies raras y (D) especies frecuentes. Las claves para cada especie pueden verse en la Tabla 1.

La distribución temporal de las aves vadeadoras presentó variaciones en cuanto a su abundancia entre los meses de estudio. Las abundancias más bajas fueron en los meses de junio y julio con 84 y 63 individuos respectivamente, coincidiendo con el pequeño tamaño de la laguna durante esos meses (periodo mínimo). En octubre se presentó el primer pico alto de abundancia con 1,816 individuos y el segundo, con un mayor número de registros en el mes de noviembre con 1,906 individuos (periodo máximo). Estas fluctuaciones en la abundancia de las aves estuvieron relacionadas con la variación del cuerpo de agua (Fig. 7).

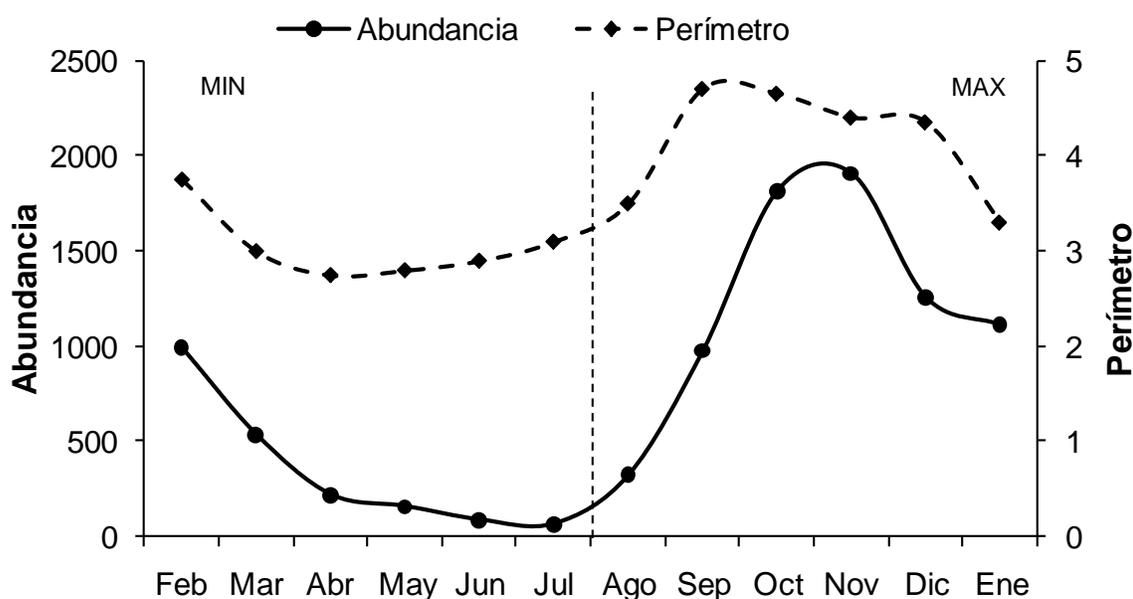


Figura 7. Número de individuos y perímetro de la laguna de Acuitlapilco durante los meses de estudio. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX).

Del mismo modo, la riqueza de especies presentó el menor número de especies en los meses de junio y julio con 6 y 5 especies, respectivamente (periodo mínimo), mientras que los meses de septiembre y enero presentaron el mayor número, con 13 especies, siendo este periodo en cual se presentaron el mayor número de especies (periodo máximo). Además se muestra una concordancia de la riqueza de especies en el mes de septiembre con el mayor perímetro de la laguna. Al igual que la abundancia, el número de especies presentó fluctuaciones relacionadas con las variaciones del cuerpo de agua (Fig. 8).

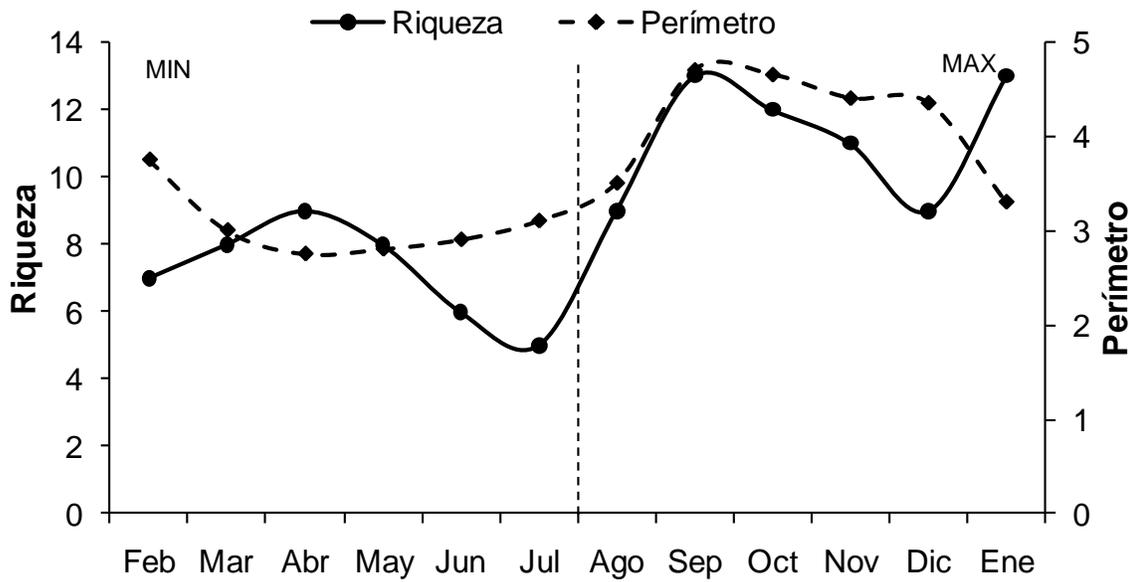


Figura 8. Número de especies y perímetro de la laguna de Acuitlapilco durante los meses de estudio. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX).

Para determinar si la abundancia y riqueza de especies se encontraba relacionada con el perímetro de la laguna, se aplicó una prueba de rangos de correlación de Spearman. Al relacionar los datos del perímetro de la laguna con la media de la abundancia de los individuos se obtuvo una correlación significativa positiva ($r = 0.643$, $N=24$, $P=0.001$, Fig. 9). Del mismo modo, existe una correlación positiva entre el número de especies y el perímetro de la laguna ($r = 0.570$, $N=24$, $P=0.004$, Fig. 9).

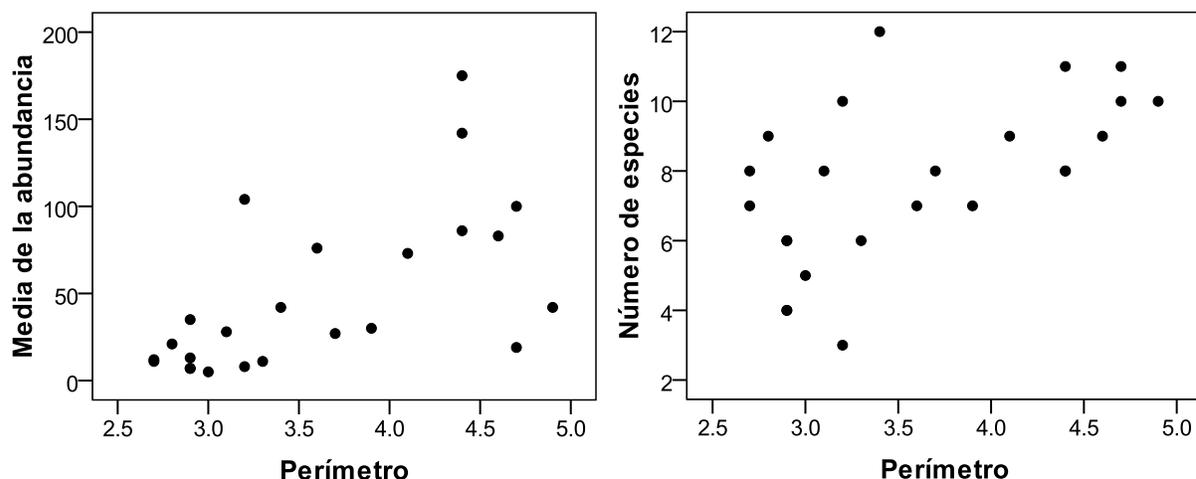


Figura 9. Correlación entre el perímetro de la laguna con la media de la abundancia de los individuos, y el número de especies.

Distribución temporal de las especies con mayor abundancia

Las especies más importantes por su abundancia fueron *Bubulcus ibis*, *Calidris minutilla*, *Limnodromus scolopaceus*, *Charadrius vociferus* y *Phalaropus tricolor*, las que representaron el 91.76% del total de las aves registradas. *Bubulcus ibis* fue la especie con mayor número de registros durante el estudio (4,050 individuos), representando el 43.01% del total de la avifauna observada y mostrando su mayor abundancia de septiembre a noviembre, mientras que en el resto de los meses presentó variaciones en el número de individuos. *Calidris minutilla* fue la especie más abundante después de *Bubulcus ibis* con 2,356 individuos y representando el 25.01%. Esta especie se registró todo el año excepto en junio y julio, presentando el mayor número de individuos de febrero a marzo y de diciembre a enero (Fig.10).

Limnodromus scolopaceus se registró en los meses de invierno, presentando su mayor abundancia de febrero a marzo y de noviembre a enero con un total de 1,366 individuos (14.50%). *Charadrius vociferus* presentó registros todo el año y con abundancias fluctuantes entre 15 y 80 individuos, llegando a tener un registro total de 475 individuos (5.04%). *Phalaropus tricolor* presentó el mayor número de registros de agosto a septiembre y durante

febrero sólo se observaron 10 individuos, en total se registraron 396 individuos (4.2%). Las especies restantes representaron sólo el 8.24% de la avifauna observada (Fig. 10).

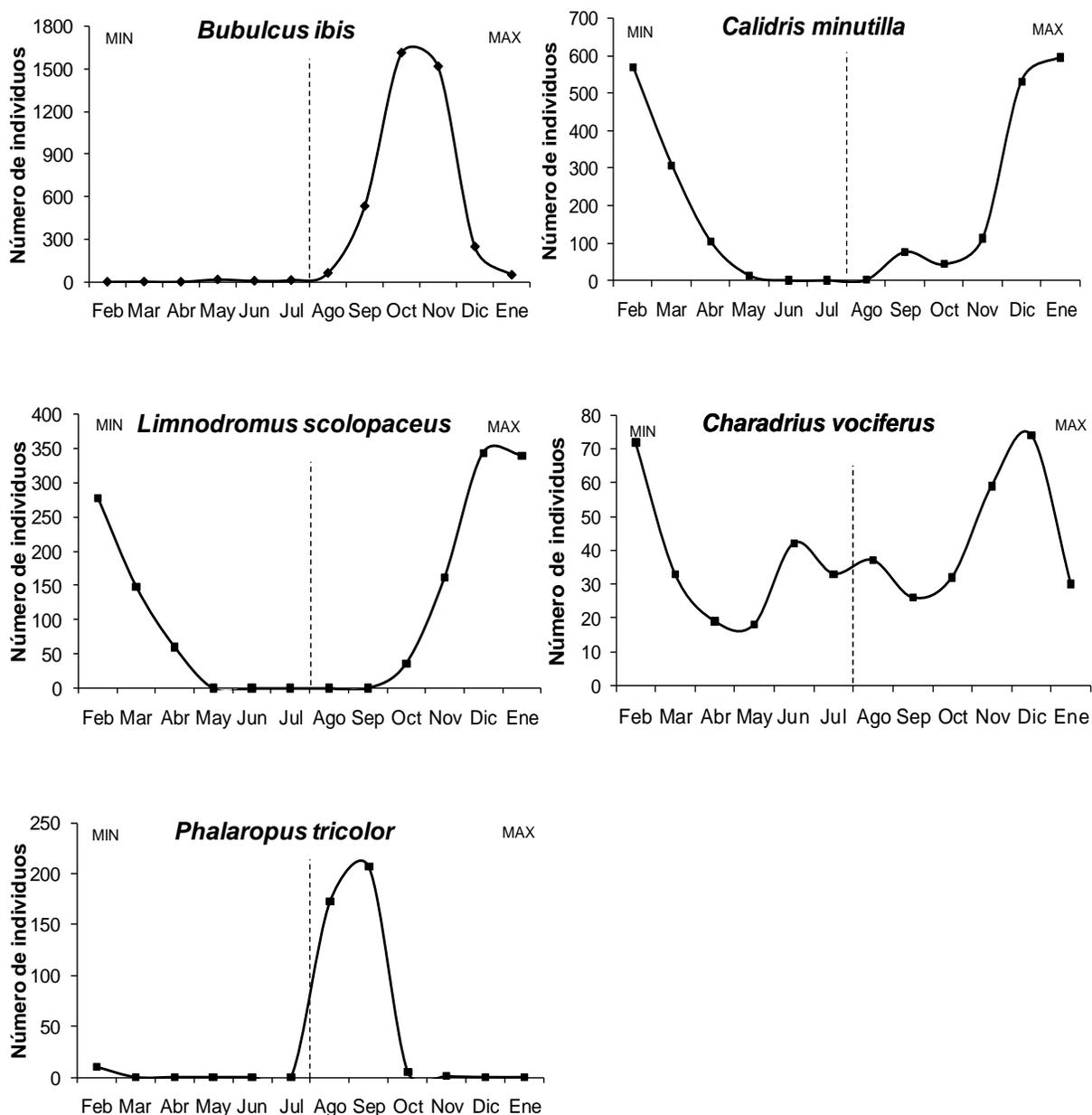


Figura 10. Dinámica temporal de las especies más abundantes durante el periodo de estudio en la laguna de Acuitlapilco. Periodo mínimo (MIN) y máximo (MAX).

6.3. Uso de hábitat

Las zonas lodosas (A) fueron la más utilizadas por las aves veadoras con 6,140 registros de 16 especies, seguida de la zona (B) con una profundidad < 5 cm con 2,430 registros de 14 especies y la zona (C) con una profundidad >5 cm con 846 registros de 9 especies (Tabla 2). De las 18 especies de aves veadoras determinadas, 8 usaron las tres zonas y 5 especies utilizaron tanto la zona A como la B. *Recurvirostra americana* y *Egretta caerulea* fueron observadas sólo una vez en la zona C y B, respectivamente, en tanto *Gallinago delicata* fue únicamente observada en la zona A y para *Butorides virescens* y *Charadrius semipalmatus* solamente se tiene un registro de cada especie en esta zona.

Tabla 2. Riqueza de aves por zona de forrajeo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

ESPECIE	ZONA		
	A	B	C
<i>Ardea alba</i>	x	x	x
<i>Egretta thula</i>	x	x	x
<i>Egretta caerulea</i>		x	
<i>Egretta tricolor</i>	x	x	
<i>Bubulcus ibis</i>	x	x	
<i>Butorides virescens</i>	x		
<i>Plegadis chihi</i>	x	x	x
<i>Charadrius semipalmatus</i>	x		
<i>Charadrius vociferus</i>	x	x	
<i>Himantopus mexicanus</i>	x	x	x
<i>Recurvirostra americana</i>			x
<i>Actitis macularius</i>	x	x	x
<i>Tringa flavipes</i>	x	x	x
<i>Calidris minutilla</i>	x	x	
<i>Calidris melanotos</i>	x	x	
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	x	x	x
<i>Gallinago delicata</i>	x		
<i>Phalaropus tricolor</i>	x	x	x
Total de especies	16	14	9
Total de individuos	6140	2430	846

Durante el estudio, las zonas A y B registraron la mayor riqueza de especies tanto en el periodo mínimo (10 especies) como máximo (14 especies). Sin embargo, en ambos periodos la zona C fue la que tuvo el menor número de especies (7 especies en cada periodo). En cuanto a la abundancia, durante el periodo mínimo la zona B fue la de mayor número con 1,134 registros y la zona A en el periodo máximo con 5,309 registros. En ambos periodos la zona C fue la de menor abundancia. La estimación de diversidad mediante el índice de Shannon (H') varió entre las zonas y periodos, siendo la zona C ($H'=1.43$) la que presentó el mayor valor de diversidad en el periodo mínimo, mientras que la zona A ($H'=1.15$) presentó el menor valor. Mientras tanto, en el periodo máximo la zona B presentó el mayor valor de diversidad ($H'=1.85$) y la zona A ($H'=0.93$) el menor valor (Cuadro 1).

Cuadro 1. Riqueza de especies (S), número total de individuos (N) e índice de equidad de Shannon (H') para la comunidad de aves vadeadoras en el periodo mínimo y máximo de la laguna (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

Índice	MÍNIMO			MÁXIMO		
	A	B	C	A	B	C
S	10	10	7	14	14	7
N	831	1134	72	5309	1296	774
H'	1.15	1.36	1.43	0.93	1.85	0.96

Los resultados del GLM mostraron que las aves vadeadoras fueron significativamente más abundantes en las zonas lodosas, que en zonas con profundidad mayor a los 5 cm (Wald $X^2_2=77.115$, $P= 0.001$). También se observaron diferencias significativas entre los periodos (Wald $X^2_1= 46.655$, $P= 0.001$), teniendo una mayor abundancia en el periodo máximo que en el mínimo. Asimismo, la interacción entre zonas y periodos fue significativa (Wald $X^2_2= 51.819$, $P= 0.001$). Por otro lado, no se encontraron diferencias en la zona A en el periodo mínimo con la zona B ($P=1.00$) tanto en el periodo mínimo como máximo y con la zona C en el periodo máximo ($P=1.00$). Estos resultados evidencian que las variaciones de abundancia a lo largo del estudio fueron diferentes en función de las zonas (Fig. 11).

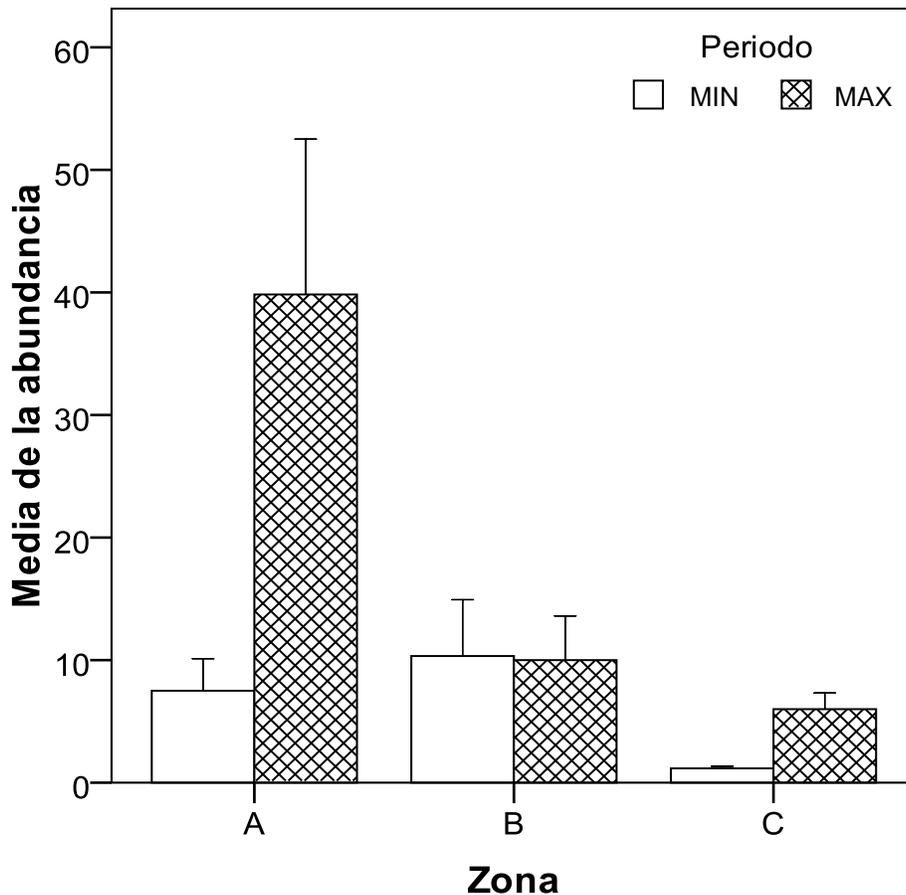


Figura 11. Abundancia total del número de individuos por zona y periodo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm). Las barras muestran el error estandar.

Para el análisis de preferencia de zonas de forrajeo de las especies, encontramos que 4 especies prefieren las zonas lodosas (zona A): *Actitis macularius* ($X^2_2= 21.529$, $P= <0.001$), *Bubulcus ibis* ($X^2_1= 20.447$, $P= <0.001$), *Charadrius vociferus* ($X^2_1= 29.037$, $P= <0.001$) y *Egretta thula* ($X^2_1= 10.75$, $P= <0.005$). La zona con una profundidad < 5 cm fue preferida (zona B) por 3 especies: *Himantopus mexicanus* ($X^2_2= 33.959$, $P= <0.001$), *Limnodromus scolopaceus* ($X^2_2= 45.70$, $P= <0.001$) y *Tringa flavipes* ($X^2_2= 56.27$, $P= <0.001$). Otras tres especies no mostraron preferencia por las zonas lodosas y zonas cuya profundidad fuera < 5 cm: *Calidris melanotos* ($X^2_1= 1.00$, $P= 0.317$), *Calidris minutilla* ($X^2_1= 2.419$, $P= 0.120$) y *Egretta tricolor* ($X^2_2= 0.333$, $P= 0.564$). Del mismo modo, *Plegadis chihi* ($X^2_2= 0.650$, $P= 0.723$) y *Ardea alba* ($X^2_2= 0.50$, $P= 0.779$) no tuvieron preferencia por alguna de las tres

zonas. Por último, *Gallinago delicata*, *Charadrius semipalmatus*, *Recurvirostra americana*, *Egretta caerulea* y *Butorides virescens* fueron excluidas del análisis ya que sólo se registraron en una sola zona.

En cuanto a la distribución espacial de las especies, se obtuvo que *Actitis macularius*, *Limnodromus scolopaceus* y *Plegadis chihi* estuvieron presentes en las tres zonas y en los dos periodos con diferentes porcentajes de abundancia. De la misma manera, *Bubulcus ibis*, *Charadrius vociferus* y *Calidris minutilla* utilizan típicamente las zonas lodosas con cerca del 100% de sus abundancias totales en el periodo máximo y más del 50% en el periodo mínimo, asimismo utilizan zonas con una profundidad menor a los 5 cm en menor porcentaje de abundancia en ambos periodos (Fig. 12).

Por otra parte, en el periodo mínimo, encontramos a *Himantopus mexicanus* y *Egretta thula* utilizando las tres zonas, *Tringa flavipes* mostró un mayor uso en zonas con profundidad menor a los 5 cm que en zonas lodosas, y *Phalaropus tricolor* se registro sólo en las zonas con agua. Sin embargo, en el periodo máximo ambas especies utilizaron las tres zonas, aunque *Phalaropus tricolor* con un mayor porcentaje de abundancia en las zonas con una profundidad mayor a los 5 cm y *Tringa flavipes* en zonas con una profundidad menor a 5 cm. Además, se observó a *Ardea alba* con un bajo registro en zonas con agua y *Gallinago delicata* mostró una marcada preferencia en zonas lodosas. Sumado a estos resultados, tenemos a *Charadrius semipalmatus* y *Recurvirostra americana* como registros únicos en el periodo mínimo en la zona A y C, y *Butorides virescens* y *Egretta caerulea* en la zona A y B, respectivamente (Fig. 12).

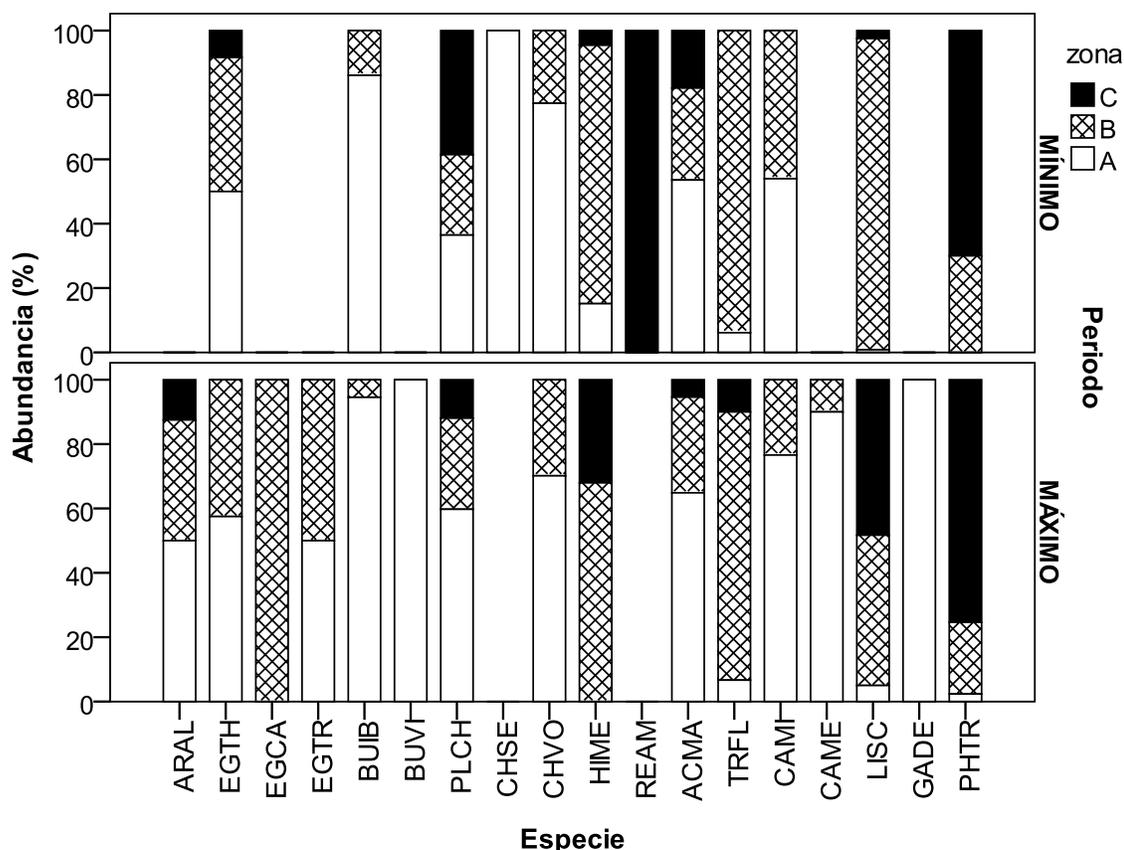


Figura 12. Porcentaje del total de individuos de cada especie por zona y periodo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

6.4.Observaciones de conducta

En general, la mayoría de las aves veadoras fueron registradas alimentándose (56.49% del total de individuos) o en reposo (42.93%), y muy pocas veces acicalándose (0.58%). Estas asimetrías conductuales son estadísticamente significativas (Friedman $X^2_2=17.16$, $P= 0.0002$). Asimismo, el picoteo superficial fue la táctica de forrajeo más utilizada por las aves veadoras (70.20%) seguido del picoteo profundo (29.8%) y sin registro de especies haciendo barrido.

El porcentaje de individuos alimentándose en la zona A y B fue muy similar, teniendo para ambas zonas el 42%, mientras que la zona C obtuvo el menor porcentaje. En cuanto a las áreas utilizadas para el descanso, las zonas lodosas fue donde se observó el mayor

porcentaje de individuos reposando, mientras que el menor valor de aves descansando se obtuvo en la zona C. En lo que respecta al acicalamiento, el mayor porcentaje fue en la zona B, mientras que, al igual que las demás conductas la zona C fue la menos utilizada (Cuadro 2).

Cuadro 2. Uso de las zonas de forrajeo (%) de las aves observadas en la laguna de Acuitlapilco (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

ZONA	ALIMENTÁNDOSE	DESCANSANDO	ACICALÁNDOSE
A	42.47	94.63	37.03
B	42.22	4.6	59.25
C	15.31	0.77	3.72
Total	56.49	42.93	0.58

En lo que respecta a cada una de las actividades comportamentales de las aves en cada zona, tenemos que las especies utilizan más el picoteo superficial en las zonas lodosas (zona A) que en las zonas con agua (zona B). Por el contrario, el picoteo profundo es más utilizado en las zonas B y C que en las zonas lodosas. Para las conductas de locomoción, inmóvil y en reposo, las zonas lodosas fueron las más utilizadas, con más del 90% de la abundancia total para cada una de las conductas. Por último, el porcentaje de individuos acicalándose fue mayor en la zona B que en la A y C (Fig. 13).

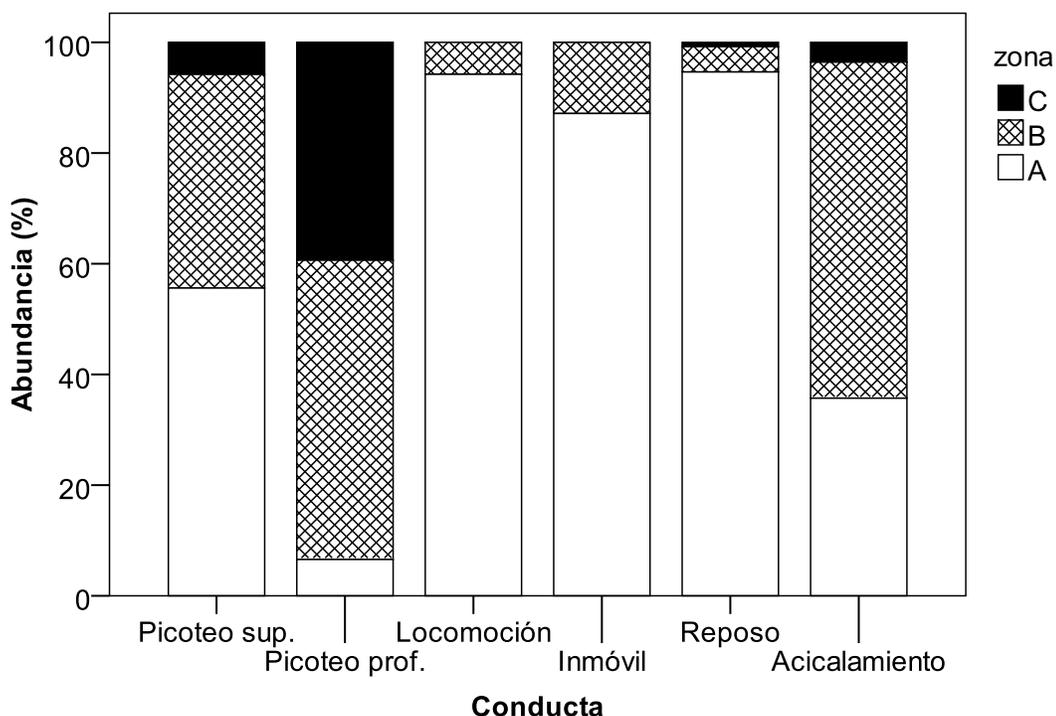


Figura 13. Porcentaje del número total de individuos en las actividades de conductas realizadas por las aves vadeadoras en cada zona de forrajeo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

Comportamiento de la familia Ardeidae

De los seis representantes de la familia Ardeidae, *Ardea alba* y *Egretta thula* fueron las únicas especies que utilizaron la zona C para alimentarse empleando el picoteo profundo. La zona A fue la más utilizada para el descanso de las especies de esta familia, principalmente durante el periodo máximo, con excepción de *Egretta thula* que tuvo un mayor porcentaje de individuos alimentándose en esta zona tanto en el periodo mínimo como máximo, y un mayor porcentaje de individuos descansando en la zona B. Del mismo modo, *Ardea alba*, *Egretta tricolor* y *Bubulcus ibis* utilizaron preferentemente la B para alimentarse utilizando el picoteo superficial, en tanto el único registro de *Egretta caerulea* fue para la actividad de picoteo profundo en la zona B y para *Butorides virescens* fue el descanso en la zona A en el periodo máximo (Fig. 14).

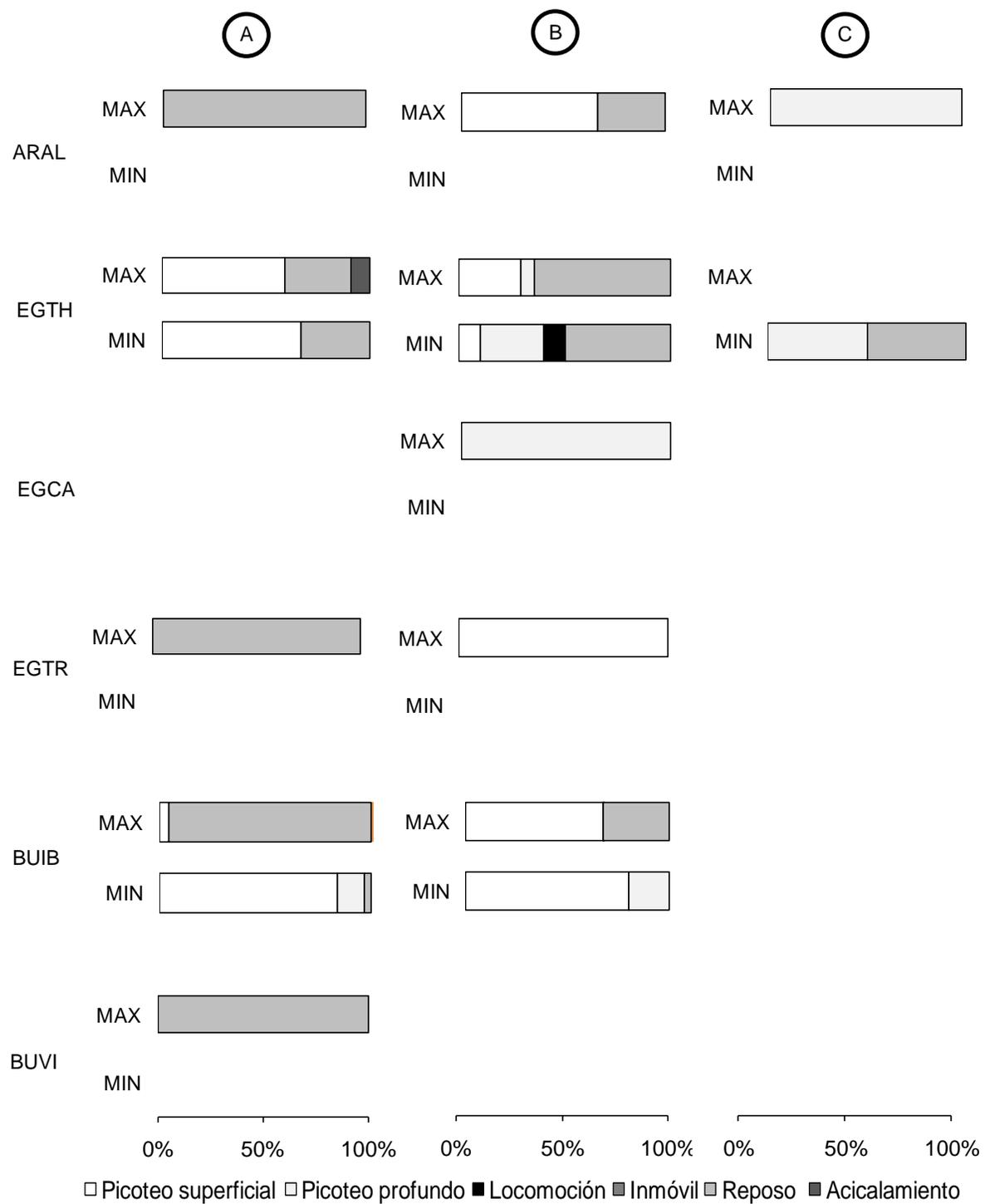


Figura 14. Porcentaje de las conductas realizadas por las especies de la familia Ardeidae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo).

Comportamiento de la familia Threskiornithinae

Plegadis chihi fue la única especie de esta familia la cual mostró diferencias en el porcentaje de abundancia de las conductas realizadas, teniendo un mayor porcentaje de individuos alimentándose en las distintas zonas y periodos utilizando principalmente el picoteo profundo en el periodo mínimo y el picoteo superficial en el periodo máximo. Del mismo modo, pero en menor porcentaje se presentaron individuos descansando en las tres zonas, siendo la zona B la de mayor porcentaje y con menos del 10% para individuos acicalándose. En lo que respecta a las conductas de locomoción e inmóvil no se tuvieron registros (Fig. 15).

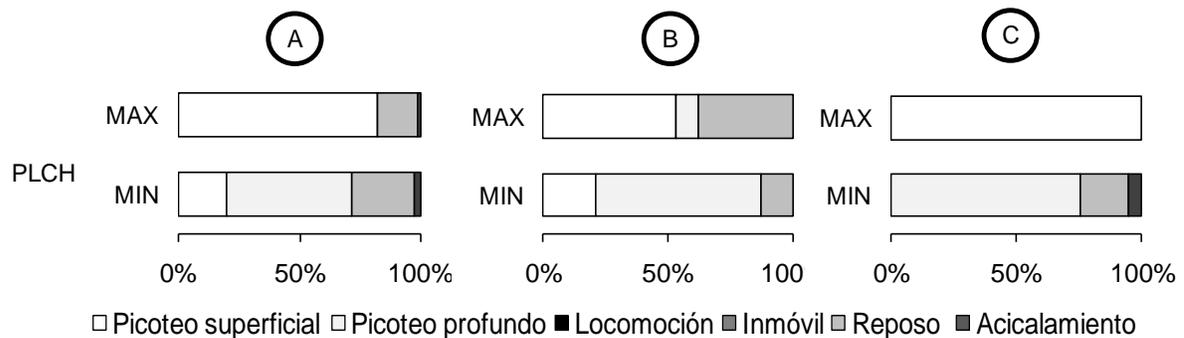


Figura 15. Porcentaje de las conductas realizadas por la especie de la familia Threskiornithinae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo).

Comportamiento de la familia Charadriidae

El único registro de *Charadrius semipalmatus* fue observado alimentándose en la zona A y empleando el picoteo superficial. Asimismo, los individuos de *Charadrius vociferus* utilizaron el picoteo superficial para alimentarse, con más del 50% de su abundancia total para la zona A y B en cada periodo. La conducta de locomoción fue la más empleada por esta especie que para el resto de las demás especies, aunque con menos del 20%. Del mismo modo se observaron individuos inmóviles, descansando y acicalándose con un menor porcentaje de abundancia (Fig. 16).

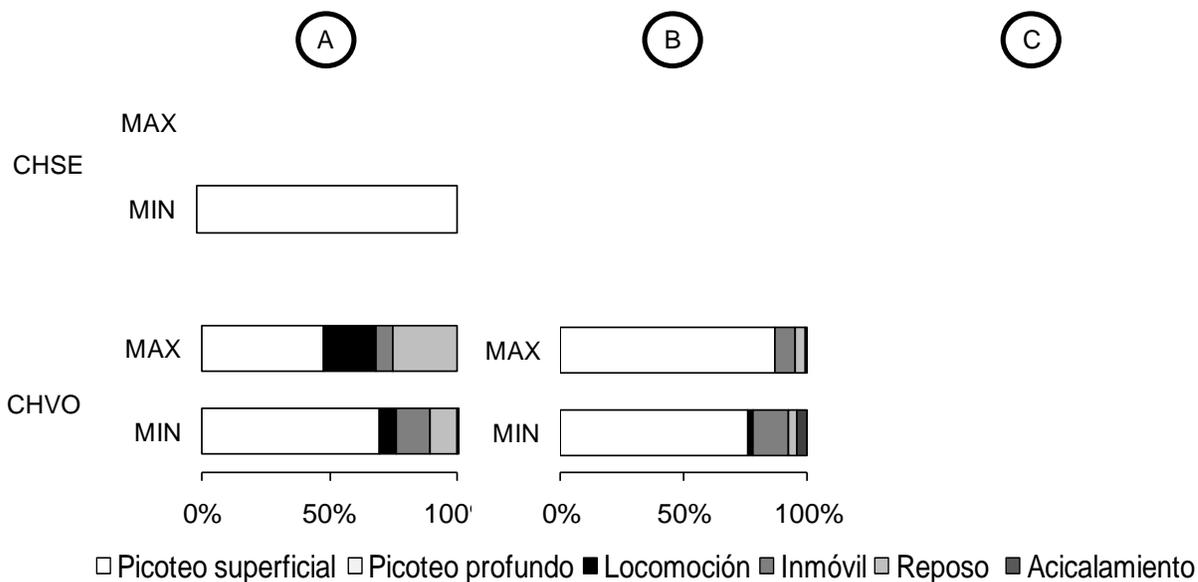


Figura 16. Porcentaje de las conductas realizadas por las especies de la familia Charadriidae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo).

Comportamiento de la familia Recurvirostridae

Himantopus mexicanus utilizó mayormente el picoteo superficial para alimentarse en las zonas A y B durante el periodo mínimo, mientras que el picoteo profundo fue mayor durante el periodo máximo en las zonas B y C, mientras que en la zona A no se tuvieron individuos. El reposo fue una conducta importante para esta especie, teniendo un mayor porcentaje de individuos en la zona C durante el periodo mínimo con más del 50%. *Recurvirostra americana* fue observada descansando en la zona C durante el periodo mínimo (Fig. 17).

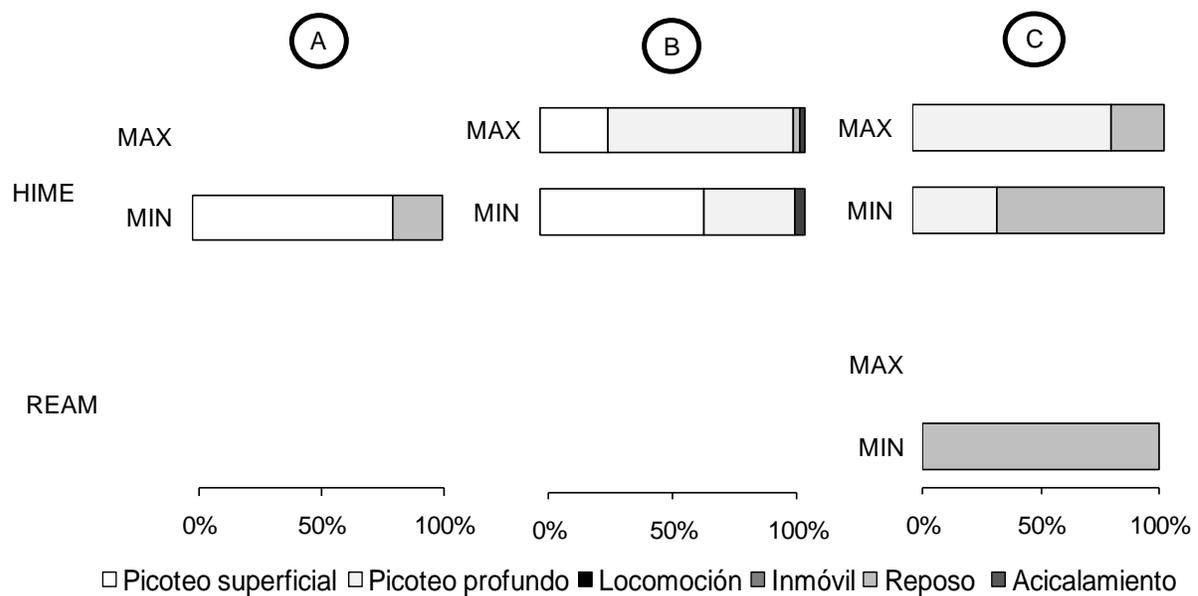


Figura 17. Porcentaje de las conductas realizadas por las especies de la familia Recurvirostridae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo).

Comportamiento de la familia Scolopacidae

Las especies *Actitis macularius* y *Tringa flavipes* se alimentaron utilizando principalmente el picoteo superficial con más del 50% para las tres zonas y periodos, en tanto el picoteo profundo fue observado en el 50% de los registros de *Actitis macularius* en la zona C durante el periodo mínimo. Asimismo, *Tringa flavipes* presentó un 30% tanto para la conducta de inmóvil como acicalamiento. Otra especie que empleó el picoteo superficial fue *Calidris minutilla* con casi el 100% de su abundancia en la zona A y B. En lo que respecta a *Calidris melanotos* sólo se presentó en el periodo máximo con un 100% de registros utilizando el picoteo superficial para alimentarse en la zona B y más de un 70% de observaciones descansando en la zona A. Los individuos de *Limnodromus scolopaceus* utilizaron principalmente el picoteo profundo para alimentarse en las tres zonas, mientras que en las zonas lodosas durante el periodo mínimo utilizaron el picoteo superficial con más del 60%.

La conducta de inmóvil fue realizada por individuos de *Gallinago delicata* solamente en las zonas lodosas, este comportamiento fue combinado con el reposo, y mientras algunos

individuos descansaban otros permanecían alertas ante cualquier peligro. Los individuos de *Phalaropus tricolor* fueron observados alimentándose en las tres zonas, principalmente en las zonas B y C. Los individuos de esta especie emplearon mayormente el picoteo superficial, mientras que el picoteo profundo sólo fue observado durante el periodo máximo con menos del 15% de su abundancia. La conducta de acicalamiento fue observada en las zonas lodosas con menos del 20% (Fig. 18).

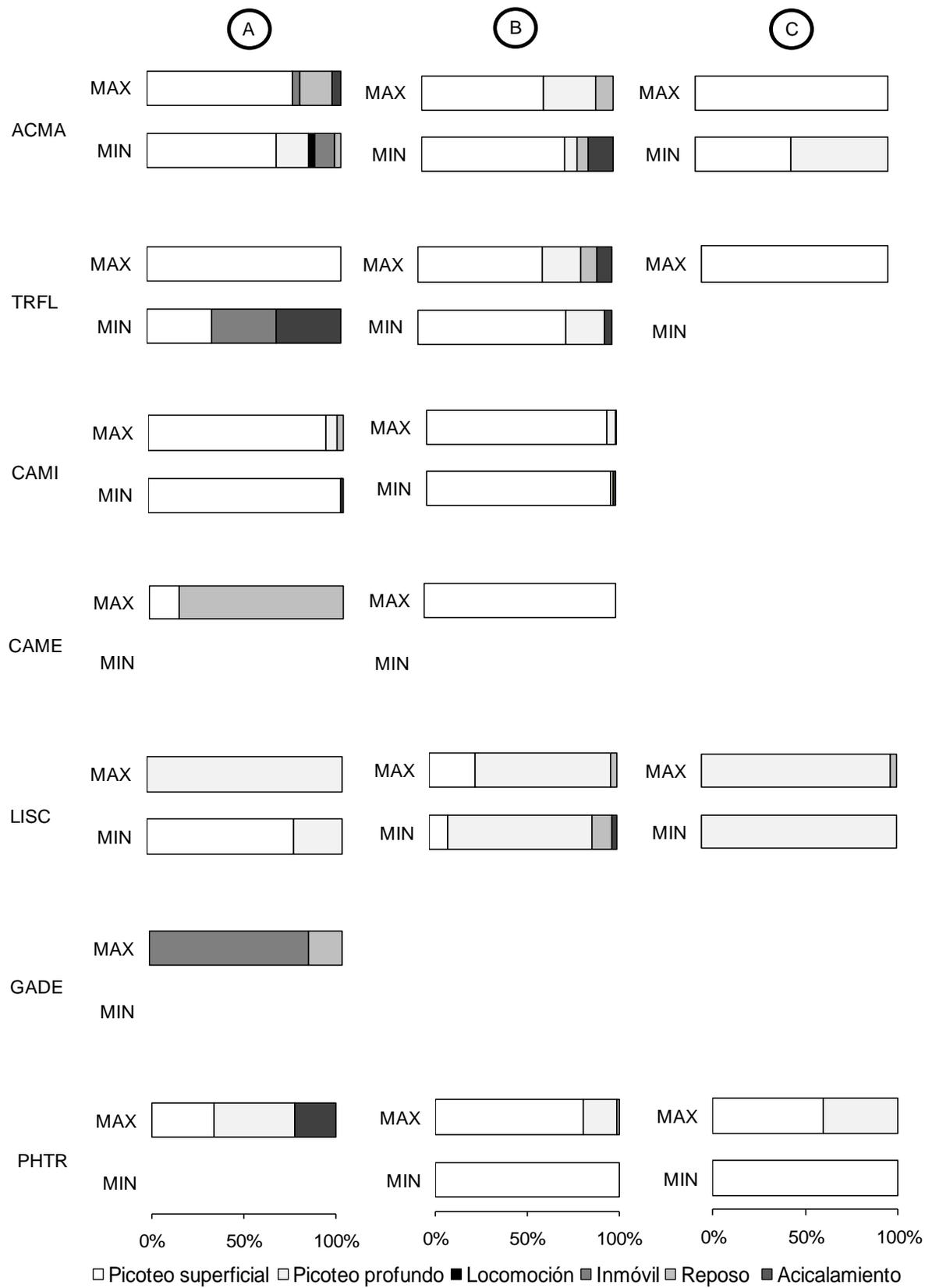


Figura 18. Porcentaje del uso de las conductas realizadas por las especies de la familia Scolopacidae en cada zona (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm) y periodo (MIN: mínimo y MAX: máximo).

En cuanto a la conducta de forrajeo, se observó que *Bubulcus ibis* ($X^2_{1=}$ 13.50, $P=$ <0.001), *Plegadis chihi* ($X^2_{1=}$ 9.966, $P=$ <0.002), *Himantopus mexicanus* ($X^2_{1=}$ 6.422, $P=$ <0.011), *Calidris minutilla* ($X^2_{1=}$ 48.269, $P=$ <0.001), *Limnodromus scolopaceus* ($X^2_{1=}$ 24.897, $P=$ <0.001) y *Phalaropus tricolor* ($X^2_{1=}$ 5.538, $P=$ <0.019) tienen una preferencia por forrajear en grupo; por otro lado, *Actitis macularius* ($X^2_{1=}$ 8.022, $P=$ <0.005) y *Tringa flavipes* ($X^2_{1=}$ 8.395, $P=$ <0.004) por forrajear en solitario; mientras que *Ardea alba* ($X^2_{1=}$ 0, $P=$ 1), *Egretta thula* ($X^2_{1=}$ 0.889, $P=$ 0.346), *Egretta tricolor* ($X^2_{1=}$ 0, $P=$ 1) y *Charadrius vociferus* ($X^2_{1=}$ 0.182, $P=$ <0.670) no mostraron preferencia por forrajear en grupo o en solitario. *Egretta caerulea*, *Charadrius semipalmatus* y *Calidris melanotos* fueron observados forrajeando solamente una vez por lo que se descartaron del análisis. El resto de las especies no fueron observadas forrajeando.

6.5. Disponibilidad de presas

Durante el periodo de estudio, se obtuvo un total de 10,773 presas potenciales de invertebrados pertenecientes a 13 órdenes y 20 familias, siendo la familia Corixidae (8,359 presas) y Chironomidae (1,117 presas) las que representaron mayor número de presas tanto en el periodo mínimo como máximo. Asimismo, se obtuvieron algunas presas ocasionales de Orthoptera, Odonata, Trichoptera y Araneae (Anexo II).

Los mayores picos de abundancia de invertebrados acuáticos se presentaron de junio a septiembre, oscilando entre 1,500 y 2,300 presas de invertebrados. El primer pico fue en el mes de junio durante el periodo mínimo con 2,221 presas de invertebrados y el segundo en el periodo máximo en el mes de agosto con 2,316 presas. De febrero a mayo y de octubre a enero el número de presas se mantuvo entre los 300 y 400 presas. En cuanto a la riqueza de especies, en los meses de abril y junio se encontraron los picos más altos con 14 familias durante el periodo mínimo, mientras que en el periodo máximo el pico más alto fue en el mes de

septiembre, igualmente con 14 familias. Marzo y enero fueron los meses con menor número de familias, con 5 en cada mes (Fig. 19).

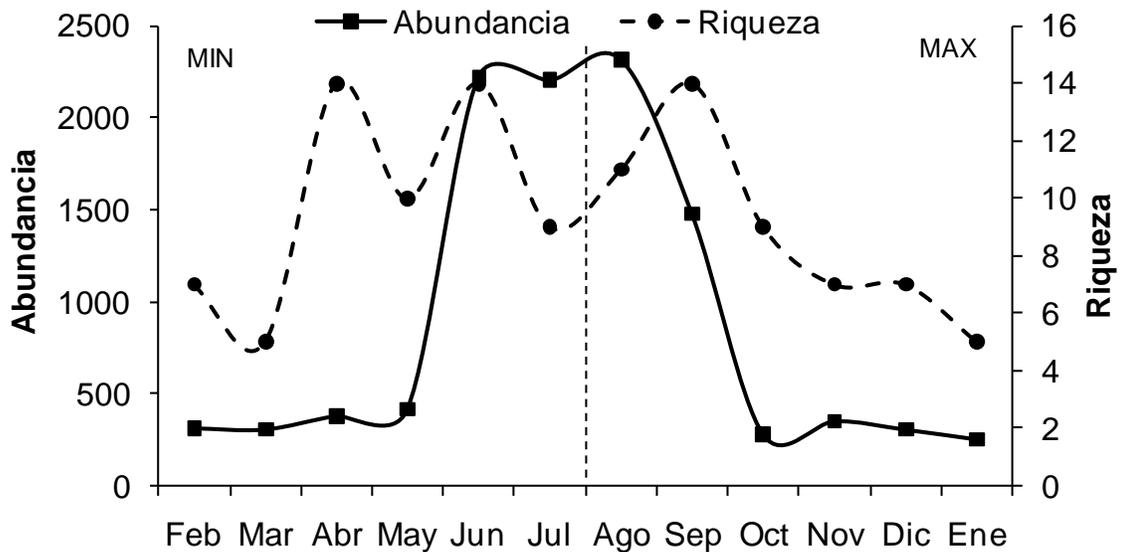


Figura19. Riqueza y abundancia de presas de invertebrados.

Durante el periodo mínimo la mayor riqueza y abundancia fue en la zona B con 11 familias y 2,900 presas de invertebrados. En cuanto al periodo máximo la mayor riqueza fue de 10 especies en la zona C y la mayor abundancia de 3,718 invertebrados, mientras que en ambos periodos la zona A fue la menos diversa y la que tuvo el menor número de presas. La estimación de diversidad mediante el índice de Shannon (H') varió entre las zonas y periodos, siendo la zona A ($H'=0.904$) la que presentó el mayor valor de diversidad en el periodo mínimo, mientras que la zona C ($H'=0.66$) presentó el menor valor. Asimismo, en el periodo máximo la zona B presentó el mayor valor de diversidad ($H'=0.97$) y la zona A ($H'=0.5$) el menor valor (Cuadro 3).

Cuadro 3. Riqueza de familias (*S*), número total de presas (*N*) e índice de equidad de Shannon (*H'*) para la comunidad de invertebrados en el periodo mínimo y máximo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

Índice	MÍNIMA			MÁXIMA		
	A	B	C	A	B	C
<i>S</i>	4	11	10	2	8	10
<i>N</i>	50	2900	2893	5	1207	3718
<i>H'</i>	0.904	0.86	0.66	0.5	0.98	0.77

En cuanto a la abundancia de presas, los resultados muestran que las presas fueron significativamente más abundantes en las zonas con agua (especialmente >5 cm) que en zonas lodosas (Wald $X^2_2= 162.032$, $P= 0.001$). También se observaron diferencias significativas entre los periodos (Wald $X^2_1=86.83$, $P= 0.001$) teniendo un mayor número de presas en el periodo mínimo que en el máximo. Asimismo, la interacción entre zonas y periodos fue significativa (Wald $X^2_2=71.453$, $P= 0.001$). Por otro lado, no se encontraron diferencias en el periodo mínimo y máximo en la zona A ($P=0.380$), ni en la zona C tanto en el periodo mínimo como máximo ($P=1.00$) y con la zona B en el periodo mínimo ($P=1.00$) ($P=1.00$) (Fig. 20).

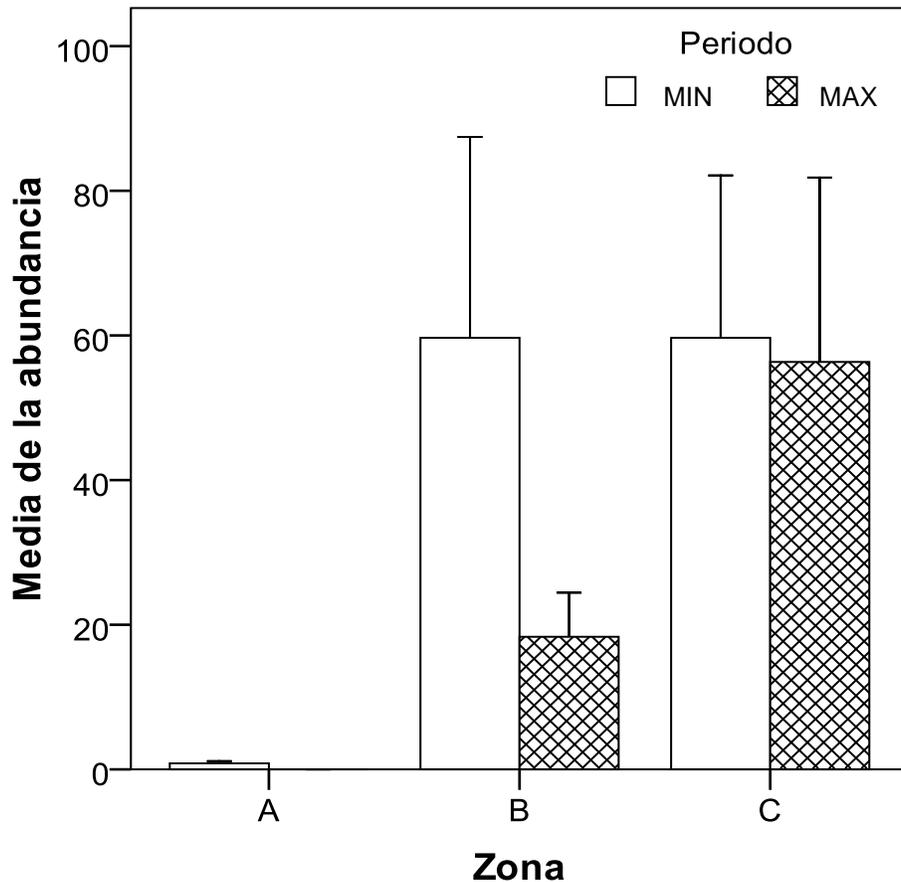


Figura 20. Abundancia de presas de invertebrados por zona y periodo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm). Las barras muestran el error estandar.

La abundancia en porcentaje total de presas de invertebrados muestra que durante el periodo mínimo encontramos presas de todos los órdenes, siendo en la zona B y C en la cual tenemos el mayor porcentaje, y en el periodo máximo el mayor porcentaje de presas se encuentra en la zona C seguida de la B. El porcentaje de abundancia en la zona A para ambos periodos fue muy bajo, teniendo mayor número de presas en el periodo mínimo del orden Coleoptera, Diptera y Trichoptera. Por otro lado, presas del orden Cladocera tienen el 100% de abundancia en la zona C en el periodo mínimo y un 80% en el periodo máximo en la zona C y un 20% en la zona B (Figura 21 y anexo IV).

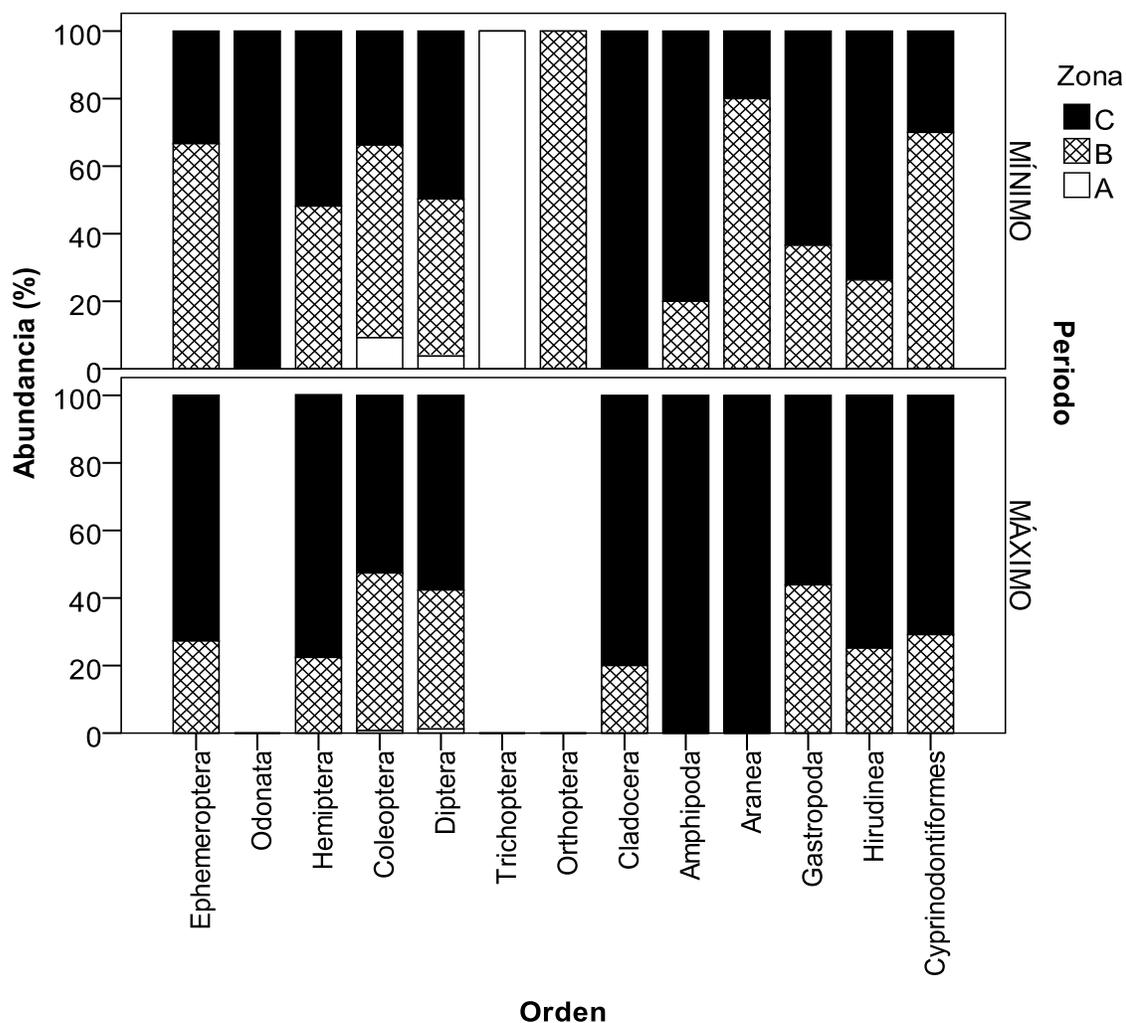


Figura 21. Porcentaje total de presas de invertebrados por zonas (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

Los invertebrados recolectados variaron significativamente entre tamaños (Friedman $X^2_2 = 51.93$, $P < 0.0001$, Fig. 22). El mayor número de presas miden entre 0.1 y los 10 mm. Las comparaciones por pares no muestran diferencias significativas entre estas dos tallas ($P = 0.51$) y tampoco entre la talla 20.5-25 y la talla >25 ($P = 1$). El resto de las tallas presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$).

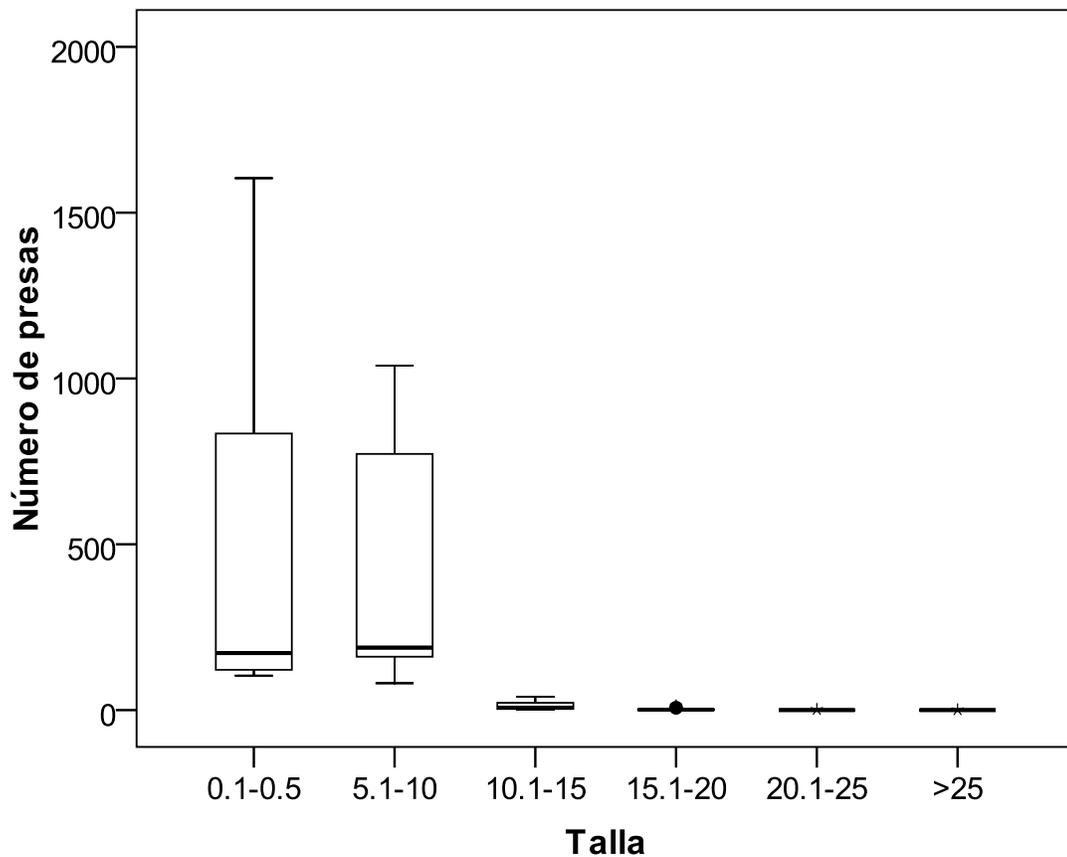


Figura 22. Tamaño de las presas de invertebrados.

Asimismo, el tamaño de las presas varió entre los órdenes. La talla de mayor proporción para casi todos los órdenes fluctuó entre los 5.1 y 10 mm, excepto para Hemiptera, Cladocera y Araneae quienes presentaron mayor proporción de presas entre 0.1-5.0 mm. Las tallas mayores de los 20 mm fueron muy escasas, sólo con la presencia de presas de los órdenes Hemiptera, Hirudinea y Cyprinodontiformes (pertenece a Chordata), éste último con presas mayores a los 25 mm.

Cuadro 4. Proporción de las tallas de invertebrados por orden. (Las categorías de las tallas están en mm). (Cyprinodontiformes pertenece a Chordata).

PRESAS	TALLAS					
	0.1-0.5	5.1-10.0	10.1-15.0	15.1-20.0	20.1-25.0	>25.1
Ephemeroptera		0.92	0.08	–	–	–
Odonata	0.15	0.45	0.1	0.3	–	–
Hemiptera	0.58	0.41	0.003	0.006	0.001	–
Coleoptera	0.16	0.76	0.07	0.01	–	–
Diptera	0.27	0.68	0.05	0.01	–	–
Trichoptera	–	1	–	–	–	–
Orthoptera	–	0.5	–	0.5	–	–
Cladocera	1	–	–	–	–	–
Amphipoda	0.42	0.58	–	–	–	–
Araneae	0.66	0.34	–	–	–	–
Gastropoda	0.15	0.71	0.13	0.01	–	–
Hirudinea	0.38	0.54	0.05	0.02	0.01	–
Cyprinodontiformes	0.01	0.68	0.19	0.09	–	0.03

6.6. Aves vadeadoras y disponibilidad de presas

La relación entre la abundancia de las aves y sus presas se muestran en la figura 21. De forma general, indica que un decremento en el número de aves representa un incremento en el número de presas. De febrero a mayo el número de presas se mantiene constante por debajo de los 400 individuos, sin embargo se incrementa exponencialmente a los casi 2500 individuos a partir de junio y hasta agosto cuando el número de aves presenta sus valores más bajos. A partir de septiembre, el número de presas comienza a disminuir cuando el número de aves comienza a incrementarse y el número de presas se mantiene nuevamente constante por debajo de los 400 individuos (Fig. 23).

Para determinar si la abundancia de aves y presas se encontraba relacionada, se aplicó una prueba de rangos de correlación de Spearman para el periodo mínimo y máximo. Al relacionar los datos del número de individuos de aves y presas durante el periodo mínimo se obtuvo una correlación significativa negativa ($r = -0.637$, $P = 0.004$, Fig. 24a). Mientras que para el periodo máximo no se encontró una correlación ($r = -0.402$, $P = 0.098$, Fig. 24b).

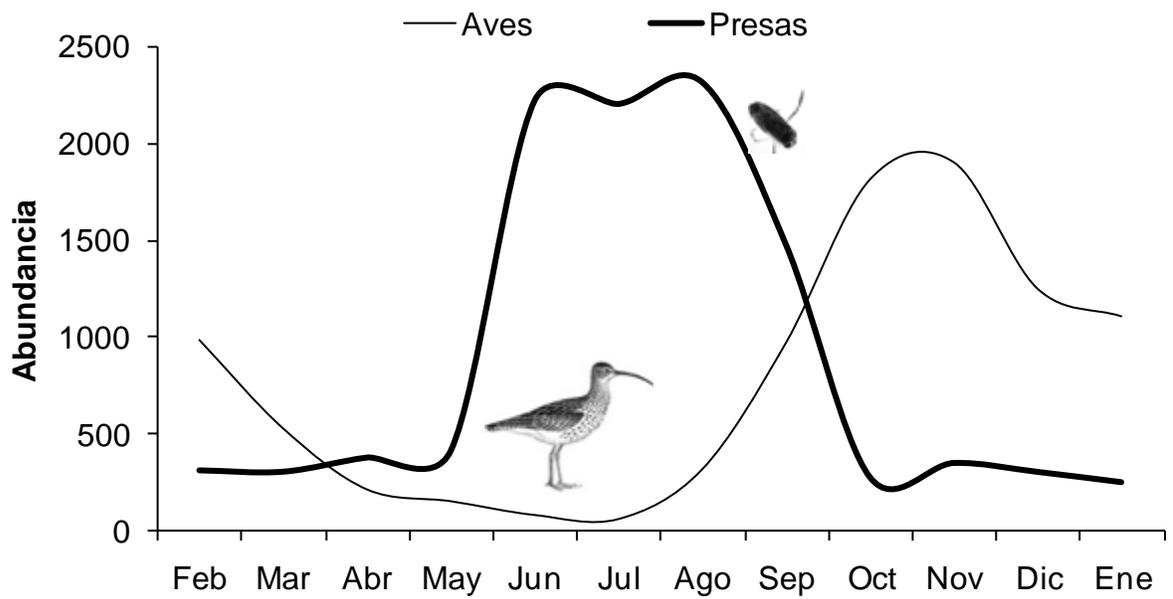


Figura 23. Abundancia de aves vadeadoras y abundancia de presas durante febrero 2011 a enero 2012.

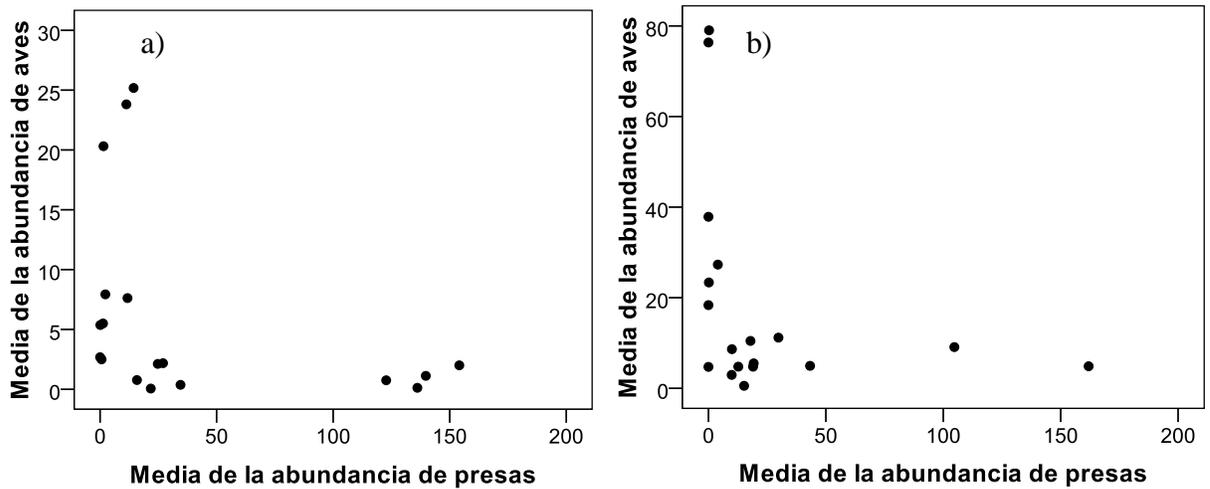


Figura 24. Correlación entre el número de presas y el número de aves. a) periodo mínimo, b) periodo máximo.

7. DISCUSIÓN

Los datos arrojados por el presente estudio muestran que la laguna de Acuitlapilco acoge 18 especies de aves vadeadoras agrupadas en cinco familias. Esta cifra representa el 50% de las especies de aves vadeadoras registradas para el estado de Tlaxcala (Fernández y cols. 2007), de las cuales 6 fueron catalogadas como residentes, 8 transitorias y 4 migratorias, además de otras cuatro especies que se registraron fuera del periodo de estudio (*Ardea herodias*, *Calidris pusilla*, *Calidris bairdii* y *Nycticorax nycticorax*).

La riqueza de especies registrada muestra que la laguna de Acuitlapilco puede ser considerada como un sitio de llegada importante y área de refugio para la avifauna, a pesar de su pequeño tamaño. Esta afirmación se hace evidente cuando la riqueza de especies en esta laguna se compara con la Presa de Atlangatepec (cuerpo de agua más grande del estado de Tlaxcala) que tiene una superficie de 450 Ha y que presenta un total de 29 especies de aves vadeadoras (Rodríguez y cols. 2002), mientras que en la laguna de Acuitlapilco se han observado 22 especies en una área que varía 35 a 75 Ha. Estudios anteriores han comprobado que humedales de pequeño tamaño pueden llegar a tener una riqueza equivalente e incluso superior a la registrada en humedales grandes (Craig y Beal 1992, Ruiz-Campos y cols. 2005). Se sabe que la diversidad y abundancia de aves que usan un humedal aumenta con la proximidad a otros humedales, es decir que hay un efecto de aislamiento que complica la relación entre las características de un humedal determinado y las aves que en él habitan (Craig y Beal 1992). Así por ejemplo, esperaríamos encontrar una mayor diversidad de aves en la laguna de Acuitlapilco debido a la cercanía con otros cuerpos de agua, que en un cuerpo de agua más grande situado donde no hay otros humedales alrededor.

Se observó una mayor riqueza de especies durante el periodo máximo de la laguna, registrando el mayor número entre septiembre y enero lo cual se asocia con la presencia de especies migratorias y transitorias, principalmente de la familia Ardeidae. Estas especies fueron observadas ocasionalmente, registrando de uno a ocho individuos durante este periodo.

La menor riqueza de especies se registró en el periodo mínimo principalmente en junio y julio. Esta variación en el número de especies concuerda con el tamaño de la laguna, ya que se observa que la riqueza de especies disminuye conforme disminuye el cuerpo de agua y se incrementa con el aumento en el tamaño de la laguna. Aunado a estos resultados, se presentó una correlación significativa entre el número de especies y de individuos con el perímetro de la laguna, resultados que concuerdan con lo reportado por González-Gajardo y cols. (2009) donde reportan una fuerte relación entre la riqueza de especies y el tamaño de los humedales, apoyando la idea de que humedales más grandes soportan a un mayor número de especies.

Al igual que la riqueza, la menor abundancia de especies registradas en la laguna de Acuitlapilco se registró durante el periodo mínimo de la laguna. Se observó que la abundancia de especies disminuyó al mismo tiempo en el que también disminuyó el perímetro de la laguna, lo que inicialmente se podría considerar como una relación positiva entre estas dos variables (las dos disminuyen simultáneamente y aumentan de la misma forma). Asimismo, a principios del periodo mínimo se ve que la abundancia de las especies se debe explicar principalmente por la presencia de las especies migratorias que se dirigen hacia el norte, es decir la migración de primavera (DUMAC 2005), mientras que de mayo a julio se presentaron los registros más bajos, quedando principalmente las especies residentes. Sin embargo, al iniciar el periodo máximo, el número de individuos comienza nuevamente a incrementarse al mismo tiempo que el tamaño de la laguna, llegando a tener el mayor número de registros en los meses de octubre y noviembre principalmente por la presencia de individuos de *Bubulcus ibis* y por la llegada de las especies migratorias de noviembre a enero. Además, al incrementarse el tamaño de la laguna, no solo aumenta la disponibilidad de nuevos nichos a explotar y por lo tanto la ocurrencia de un mayor número de especies, sino también una reducción en la superposición del uso del hábitat (Kushlan 1976). Adicionalmente, se observó una correlación positiva entre el número de individuos y el perímetro de la laguna, lo que indica al igual que en otros estudios, que el tamaño de los humedales influye tanto en la riqueza como en la abundancia de las especies de aves acuáticas (Gimenes y Anjos 2006, Ma y cols. 2010).

Durante el periodo de estudio, se observó una variación espacio temporal en la abundancia de las aves veadoras registradas en la laguna de Acuitlapilco. La especie más abundante fue *Bubulcus ibis* con registros casi todo el año y con un incremento a casi 4,000 individuos durante septiembre y noviembre. Esta especie tiene amplia distribución en el estado, por lo que el aumento en su número puede ser el resultado de movimientos locales de otros cuerpos de agua del estado (Fernández y cols. 2007). Asimismo, *Calidris minutilla*, *Limnodromus scolopaceus*, *Phalaropus tricolor* y *Charadrius vociferus* fueron las especies más abundantes, representando junto con *Bubulcus ibis* más del 90% del total de registros en la laguna de Acuitlapilco.

Calidris minutilla y *Limnodromus scolopaceus* presentaron los mismo patrones de abundancia durante los meses de invierno. Por un lado, *Calidris minutilla* comienza su migración de otoño a principios de julio y agosto a sus áreas de invernada desde el Sur de Estados Unidos, América Central y hasta América del Sur, retomando su migración de primavera hacia el norte de Alaska y Canadá a finales de marzo y mediados de mayo (Scott 2006). Por otro lado, *Limnodromus scolopaceus* pasa los inviernos desde el sur de Estados Unidos hasta América Central. La migración de otoño se lleva a cabo de agosto y principios de octubre y la migración de primavera desde finales de febrero y hasta mayo (Steeves y Holohan 1995). Sin duda, la cronología de migración reportada para estas especies coincide con lo reportado en el presente estudio, por lo que no es de sorprender encontrarlas en la laguna.

Contrario a las dos especies antes mencionadas, *Phalaropus tricolor* pasa los inviernos principalmente en lagos salinos en los Andes de Sudamérica y en las tierras bajas del Cono Sur. En México es considerada como una especie transitoria, ya que durante su migración hacia el sur utiliza zonas de parada en América del Norte para posteriormente continuar su ruta a finales de julio y agosto (Lesterhuis y Clay 2010). Nosotros registramos el mayor número de individuos durante agosto y septiembre, por lo que la laguna de Acuitlapilco puede funcionar como sitio de parada migratoria importante para esta especie. Por otro lado, su migración de retorno comienza en marzo; sin embargo, se conoce poco sobre

su migración de retorno, pero los datos sugieren que esta especie utiliza las rutas migratorias a través del interior de América del Sur, continuando a través de América Central y México (Lesterhuis y Clay 2010). Nosotros registramos sólo 10 individuos en febrero. A pesar de esto, se han observado grandes congregaciones de aves hacia el norte en una serie de humedales como el lago de Texcoco, con registros de hasta 40,000 individuos (WHSRN 2008).

En lo que concierne a *Charadrius vociferus*, nosotros registramos a esta especie durante todo el ciclo anual con fluctuaciones en el número de registros y presentándose los mayores picos de abundancia en los meses de febrero, noviembre y diciembre. Estos resultados coinciden con lo reportado por Fernández y cols. (2007) quienes mencionaron que esta especie tiene poblaciones locales, por lo que es común observarla todo el año, además de que se reciben individuos que pasan el invierno en el estado de Tlaxcala.

Como se ha mencionado, la permanencia de las especies en la laguna durante el periodo de estudio no fue constante ya que mientras algunas especies como las migratorias presentaron abundancias altas durante un periodo de tiempo, otras especies como *Charadrius vociferus* fueron observadas durante todos los meses de estudio. Especies como *Egretta caerulea*, *Butorides virescens*, *Recurvirostra americana* y *Charadrius semipalmatus* fueron observadas una sola ocasión. Esta situación es muy común en las comunidades de aves acuáticas, donde se presentan pocas especies abundantes pero un alto número de especies raras (Galindo 2009).

En lo que respecta a los análisis de diversidad, éstos muestran que tanto en el periodo mínimo y máximo, las zonas lodosas presentan los menores valores, en tanto la zona con una profundidad mayor a los 5 cm presenta el valor más alto durante el periodo mínimo. En el periodo máximo, la zona con una profundidad que no rebasa los 5 cm fue la que presentó el mayor valor y fue la más equitativa. Estas fluctuaciones de valores de diversidad, sugieren que este sistema mantiene poblaciones de aves que son dominantes en términos de su abundancia (González y cols. 2011). De ahí que la alta representatividad numérica de individuos de

Bubulcus ibis y la rareza de otras como *Charadrius semipalmatus*, *Recurvirostra americana*, *Egretta caerulea*, entre otras, evidencia la baja equidad en este sistema.

Al examinar la preferencia de las zonas de forrajeo, encontramos que las aves vadeadoras hacen uso principalmente de zonas lodosas y encharcadas que no rebasan los 5 cm de profundidad. En un estudio llevado a cabo en distintos esteros de Jalisco, Hernández-Vázquez (2000b) reportó que en todos los esteros, las aves vadeadoras se concentraron por lo general en sustratos blandos expuestos o someros para alimentarse. En nuestro estudio, el mayor número de aves haciendo uso de estas zonas fue en el periodo máximo, ya que durante este periodo la laguna fue sometida a inundaciones temporales provocadas por las lluvias. En consecuencia, se ampliaron las zonas lodosas y encharcadas, las cuales son consideradas como los principales hábitats de alimentación para estas aves (Peterson y Peterson 1979, Helmers 1992). Además, al incrementarse la humedad del sustrato por el agua, probablemente se afecta la disponibilidad de las presas en dos formas: por un lado, hace el sustrato más fácil de penetrar y por otro incrementa la actividad de los invertebrados y a su vez los hace más susceptibles para las aves (Goss-Custard y cols. 2006).

Asimismo, diversos estudios han documentado que la profundidad del agua influye enormemente en la selección de sitios por las especies (Kushlan 1981, Maheswaran y Rahmani 2001, Canepuccia y cols. 2007, Borges y Shanbhag 2008). En un estudio sobre la distribución espacial de las aves acuáticas respecto al nivel del agua, Hernández-Vázquez (2005) mencionó que las mayores densidades de aves vadeadoras se presentaron en condiciones donde el nivel del agua estaba bajo (menos de 10 cm). Nuestros resultados demuestran que conforme existe mayor profundidad del nivel del agua hay menos individuos, debido a que las especies vadeadoras requieren zonas de poca profundidad para el forrajeo. Es por esto que los cambios relacionados con el aumento en la cobertura de agua tienen un efecto directo sobre este grupo de aves, relacionado con la disponibilidad de ambientes para alimentarse y descansar (Galindo 2009). Por lo tanto, las zonas lodosas y las zonas con una profundidad que no rebasa los 5 cm son zonas ideales para la mayoría de estas especies.

Aunque ya se ha señalado la importancia que tienen las zonas lodosas y encharcadas para las aves vadeadoras, no se puede obviar la importancia de la vegetación que se encuentra en la laguna. Lantz y cols. (2010) reportaron que la profundidad del agua y la densidad de la vegetación son factores importantes en la determinación del hábitat de forrajeo de las aves vadeadoras. Asimismo, Rajpar y Zakaria (2011) mencionaron que las garzas mostraron una asociación positiva con la vegetación emergente en áreas de humedales, lo que puede deberse a los diversos recursos alimentarios que ocurren en la vegetación emergente. De ahí, no es de extrañar que el mayor número de las especies de garzas (*Ardea alba*, *E. thula*, *E. tricolor*, *E. caerulea*, *Butorides virescens*, *Plegadis chihi* y *Bubulcus ibis*) fueron vistas en zonas lodosas y someras donde la vegetación era abundante, ya que además de generar brotes de insectos (Hernández Vázquez S. 2000b), estas zonas fueron utilizadas por la mayoría de esas especies como sitio de descanso. Del mismo modo, Galindo (2009) menciona que las especies del orden Ciconiiformes se observaron principalmente descansando en la vegetación que circunda en las lagunas.

A pesar de esto, en nuestro estudio *Egretta thula* y *Plegadis chihi* fueron las únicas especies que presentaron más de la mitad de sus registros alimentándose en estas zonas, principalmente en el periodo máximo donde la vegetación y las presas fueron más abundantes. Además, en este periodo hubo un aumento en el número de peces, que se sabe constituye el alimento más consumido por dichas especies (Marín y cols. 2003). Sin embargo, muchas garzas usan los humedales para situar la colonia aunque realmente se alimentan en otros sitios. Por ejemplo, Alvarado y Hernández-Vázquez (2004) mencionaron que *Bubulcus ibis* es una especie que no usa los humedales como sitios de alimentación durante el día, sino que se desplaza a los cultivos o cerca del ganado donde se alimenta de una gran variedad de insectos. Nuestras observaciones dentro y fuera del horario de monitoreo nos permitió corroborar que esta especie usa principalmente la laguna como sitio de descanso.

Por otro lado, la alimentación fue la actividad predominante para el resto de las especies. *Calidris minutilla* no tuvo preferencia en alimentarse en las zonas lodosas y zonas con poca profundidad (menos de 5 cm). *Actitis macularius* utilizó preferentemente las zonas

lodosas y *Charadrius vociferus* utilizó particularmente las zonas más alejadas del agua para alimentarse, en tanto que *Himantopus mexicanus*, *Limnodromus scolopaceus* y *Tringa flavipes* se alimentaron preferentemente en las zonas de 5 a 15 cm de profundidad. Mientras que *Phalaropus tricolor* se alimentó de manera indistinta en las tres zonas de forrajeo. Para estas especies, el picoteo superficial fue el tipo de forrajeo más utilizado principalmente en las zonas lodosas, excepto para *Himantopus mexicanus* y *Limnodromus scolopaceus*, que emplearon el picoteo profundo en las zonas con mayor profundidad del agua. Estas diferencias encontradas para la selección de las zonas de forrajeo permite afirmar que las especies tienen preferencias particulares para realizar sus respectivos comportamientos.

En cuanto a la conducta de forrajeo, la mayoría de las especies prefieren forrajear en grupo, ya que las grandes agregaciones de aves se forman en los sitios donde hay mayor disponibilidad de presas. Además, disminuyen el tiempo de búsqueda entre parches de alimentación, aumentan la probabilidad de alimentarse en un lugar adecuado, disminuyen el riesgo de no obtener comida y tal vez tienen potencialmente mayor disponibilidad de alimento (Kushlan 1981). Sólo *Actitis macularius* y *Tringa flavipes* prefirieron forrajear de manera solitario, lo cual puede deberse a la protección de territorios de alimentación (Maheswaran y Rahmani 2001). Cuatro especies entre ellas *Charadrius vociferus* y *Egretta thula* no mostraron preferencia por forrajear de manera solitaria o en grupo.

Por otro lado, se sabe que la distribución espacial de las aves está influenciada por la distribución, abundancia y accesibilidad del alimento (Hernández Vázquez S. 2000b, Liordos 2010). En áreas influenciadas por las mareas hay una correlación positiva entre la abundancia de aves playeras y la densidad de invertebrados (Colwell y Landrum 1993a, Hernández Vázquez S. 2000b). Asimismo, Gimenes y Anjos (2006) mencionaron una fuerte relación entre la densidad de presas y la abundancia de aves Ciconiiformes. Por el contrario, otros estudios demuestran que no hay relaciones sólidas entre las distribuciones de las aves y la abundancia de las presas. Por ejemplo, Wilson (1990) demostró una débil relación entre la abundancia de *Calidris pusilla* y la densidad de las presas. Kesey y Hassall (1989) estudiaron el uso de un lodazal por *Calidris alpina*, donde demostraron que la mayor densidad de C.

alpina se observó en suelos húmedos donde hubo una menor abundancia de presas. Del mismo modo, Sánchez y Green (2006) mencionaron que las aves vadeadoras no se alimentan preferentemente en zonas donde la abundancia de presas es más alta. En el presente estudio ocurrió algo similar, ya que la abundancia de invertebrados presentes en la laguna fue mayor en las zonas más profundas, que fueron además las menos utilizadas por las aves.

Sin embargo, el hecho de que las aves no forrajearan en estas zonas permite suponer que son áreas menos accesibles morfológicamente para estas especies, lo que significa que están más limitadas hasta cierto punto por su morfología que por la disponibilidad del alimento en las zonas (Durell 2000, Safran y cols. 2000). A pesar de esto, *Ardea alba*, *Egretta thula*, *Plegadis chihi*, *Limnodromus scolopaceus*, *Actitis macularius*, *Himantopus mexicanus*, *Tringa flavipes* y *Phalaropus tricolor* utilizaron las tres zonas, debido a que además de las características morfológicas que presentan, es posible que tengan preferencias de forrajeo distintas lo que exhibe diferentes usos del hábitat (Ramer y cols. 1991, Jing y cols. 2007); no obstante, estas especies (excepto *Phalaropus tricolor*) tuvieron preferencia por las zonas que no rebasaran los 5 cm de profundidad.

En cambio, *Charadrius vociferus*, *Calidris minutilla*, *Calidris melanotos* y *Bubulcus ibis* utilizaron preferentemente las zonas lodosas y con una profundidad que no rebasa los 5 cm de profundidad, con excepción de *Gallinago delicata* que se observó haciendo uso únicamente de las zonas lodosas con vegetación. Estas especies de pequeño tamaño (a excepción de *Bubulcus ibis*) son las que resultan más afectadas por el incremento en la cobertura y profundidad del agua lo que provoca que disminuyan en el número de individuos. A pesar de la preferencia por las zonas lodosas, éstas fueron las que presentaron el menor número de presas. Colwell y Landrum (1993) mencionan que las diferencias en el sustrato influyen fuertemente en la variación y abundancia de los invertebrados, por lo que este hecho puede estar pasando en la laguna, ya que al ser suelos litosoles carecen de materia orgánica y falta de nutrientes (Calzada 2007), los cuales están directamente relacionados con la cantidad, diversidad y fauna del suelo (Robert 2002).

Por otra parte, se sabe que las aves vadeadoras se alimentan principalmente de invertebrados acuáticos y que su presencia y abundancia están influenciadas por los tipos, tamaños y cantidades de alimentos disponible dentro de los humedales (Bolduc y Afton 2004). Sin embargo, esta disponibilidad de invertebrados en los humedales puede variar con la temporada de secas y lluvias, y además depende de la función del régimen hidrológico, el cual altera la disponibilidad del hábitat y por tanto compromete la sobrevivencia de los animales asociados con ellos (Helmers 1992, Maheswaran y Rahmani 2001). Nuestros resultados muestran que la abundancia de presas fue mayor a finales del periodo de menor tamaño de la laguna en el mes de junio que es donde comienzan las lluvias y hasta el mes de septiembre. Sin embargo, se ve una disminución del número de presas a finales de octubre época donde descienden las lluvias. De acuerdo con el trabajo de Mora (2011), el crecimiento de los cuerpos de agua influyen en la conducta de los invertebrados, siendo más notorio durante la época de mayor precipitación cuando la dinámica de los hábitats disponibles y las poblaciones cambian. Además, factores como la temperatura, substrato, nivel y calidad del agua también condicionan la permanencia de estas poblaciones (Merritt y cols. 2008).

Adicionalmente, la relación entre la abundancia de aves y presas no fue consistente durante los meses de estudio; es decir, en los meses donde disminuyó el número de aves se incrementó considerablemente el número de presas, mientras que durante los meses de mayor número de aves, el número de presas se mantenía constante. Esta relación podría ser explicada por la teoría depredador-presa ideada por Lotka-Volterra donde menciona que el número de presas crece exponencialmente al no tener depredadores que limiten su población. Este modelo explica la relación existente entre ambas poblaciones y nos da pistas para encontrar los términos adecuados que modele esta situación (Boukal y Krivan 1999). Sin embargo, aunque en nuestro estudio no se modeló esta relación, los resultados obtenidos tienen un comportamiento muy parecido a este modelo. Es importante destacar además, que en esta relación no se tiene en cuenta las variaciones ambientales, las relaciones con otras especies, la presencia del ser humano y otros factores muy importantes como la edad de los animales, que también podría estar influyendo en la relación depredador-presa.

Las presas más abundantes fueron los invertebrados de las familias Corixidae, Hydrophilidae y larvas de la familia Chironomidae. Varios artículos mencionan que la dieta de estas aves está constituida principalmente de invertebrados de los órdenes Coleoptera, Diptera y Hemiptera, entre otros, sin embargo la mayoría de los estudios concuerdan que las larvas de la familia Chironomidae son su principal alimento (Helmers 1992, Safran y cols. 1997, Torres y cols. 2006).

Sumado a esto, nosotros encontramos que las presas variaron en tamaño. La mayoría de las presas medían entre los 0.5 y los 10 mm. Aunque no evaluamos la dieta de las especies, se sabe que la selección de ciertas presas generalmente está limitada por el tamaño de las presas y por la selección de las aves (Davis y Smith 2001, Bolduc y Afton 2003). Por ejemplo, Davis y Smith (2001) mencionan que *Limnodromus scolopaceus* y *Recurvirostra americana* consumen presas de mayor tamaño que *Calidris minutilla* y *C. mauri*. Asimismo, las presas de mayor tamaño pueden ser relativamente más difíciles de manipular para las especies de pequeño tamaño y además el riesgo de ser depredadas es mayor (Schoener 1984). También esto podría estar relacionado con la búsqueda de la ingesta máxima de energía por las aves a través de las compensaciones entre la eficiencia de forrajeo, los costos de manejo y el consumo de energía (Ma y cols. 2010).

Como lo demuestran los resultados, la mayoría de las aves utilizaron la laguna para la alimentación, y sólo muy pocas especies como *Plegadis chihi* y *Bubulcus ibis* la utilizan como sitios de descanso. Con base en esto, esperaríamos que las especies que utilizan la laguna como sitio de parada migratoria se alimentaran oportunísticamente, ya que se ha demostrado que algunas especies que utilizan la misma zona para alimentarse durante su periodo migratorio, varían en su dieta, lo que está relacionado con las distintas técnicas de captura de presa (D'amico y cols. 2004). Además, se ha determinado que la abundancia de presas en la dieta de algunas aves migratorias no se correlaciona con la calidad nutricional y energético de la presa, pero sí con su abundancia en los humedales, lo que sugiere que las aves adoptan una estrategia de forrajeo oportunista durante la migración (Kober y Bairlein 2006, Jing y cols. 2007).

Ahora bien, si el alimento no es la limitante o si las aves no pueden reconocer las diferencias en la disponibilidad de alimento entre zonas de forrajeo, entonces su distribución no correspondería con la disponibilidad de alimento, si no que podría estar determinada por otros factores como los riesgos de depredación, las preferencias de hábitat o las respuestas evolutivas del pasado a circunstancias ecológicas (Johnson y Sherry 2001). Schoener (1974) mencionó que las dimensiones del hábitat a menudo son más importantes que el alimento y que éste a su vez es más importante que el tiempo. Esto parece aplicar a nuestro estudio, ya que las zonas con mayor colecta de invertebrados presentaron menor número de registro de menos aves forrajeando. Estos resultados nos sugieren que al ser en su mayoría aves de pequeño tamaño, no pueden forrajear más allá de lo que su tamaño corporal les permite, y a la vez implica que estén más limitadas a las zonas en donde el alimento se encuentre más accesible. Sin embargo, las zonas con poca profundidad (menos de 5 cm) que no fueron las que presentaron el mayor número de aves, albergaron un gran número de presas de invertebrados que las aves pueden consumir.

Ya se ha mencionado previamente que las diferencias en el tamaño corporal y picos de las aves permiten la repartición de hábitats de alimentación y el consumo de ciertas presas (Helmers 1992). En este sentido, nosotros encontramos que la comunidad de aves vadeadoras de la laguna de Acuitlapilco presenta una repartición de recursos en cuanto las zonas de forrajeo y, aunque la mayoría de las especies utiliza el picoteo superficial para alimentarse, las especies seguramente varían en las diferentes estrategias de búsqueda de alimento, en la manera de capturar a sus presas y probablemente también en el tipo de presa consumida. Además el tamaño de estas especies varía y por consiguiente la forma y tamaño de sus picos, lo que predispone a un ave a una dieta o a una técnica de alimentación en particular (Durell y cols. 1993), lo que está relacionado con la selección y tamaño de presa, así como la selección del microhábitat (Smith 1995, Barbosa y Moreno 1999, Bolduc y Afton 2003).

Conservación

Los resultados obtenidos en este estudio, manifiestan la importancia de la laguna de Acuitlapilco como área de descanso y alimentación para las aves acuáticas residentes y migratorias. Históricamente, se ha evidenciado el efecto antropogénico a los que ha sido sujeta la laguna, entre las que se pueden citar la sobreexplotación de los mantos acuíferos, la contaminación, la invasión de tierras, la explosión demográfica, conflictos sociales, el uso de suelo, entre otras, lo cual ha provocado un decremento del cuerpo de agua durante los últimos 40 años, hasta casi la desecación (Pérez 2011). Estos factores ponen en peligro la permanencia de la zona como sitio importante para la conservación de las especies que habitan en el.

Por lo anterior, se hace necesario conocer más a fondo la dinámica que presenta la laguna y conocer a profundidad la ecología de las aves, aspectos de comportamiento y distribución, amenazas y oportunidades de conservación para poder documentar las posibles respuestas de las aves acuáticas a la estacionalidad de las diferentes situaciones ambientales y de presión antropogénica. De igual manera, es necesario implementar un programa comunal y gubernamental que regule las actividades humanas y garantice la protección de la avifauna en esta zona mediante un plan de rescate y conservación de la laguna.

8. CONCLUSIONES

La dinámica temporal de las aves vadeadoras en la laguna de Acuitlapilco varía a lo largo del año, mostrando que tanto la riqueza como la abundancia de aves se ven influenciada por el tamaño de la laguna así como por la variación en la profundidad del nivel del agua. Además el mayor número de especies y de individuos se presentó durante la temporada de lluvias, debido a una alta disponibilidad de zonas lodosas y encharcadas que sirven principalmente como sitios de alimentación y descanso para este grupo de aves.

La preferencia de zonas lodosas y encharcadas estuvo determinada por las características morfológicas y los requerimientos propios de cada especie. En general, la mayoría de los individuos utilizaron la laguna como sitio de alimentación teniendo a presas de la familia Hemiptera (Corixidae) y Diptera (Chironomidae) como su principal recurso alimenticio disponible, a excepción de las garzas que utilizaron el área principalmente como sitio de descanso. Sin embargo, la distribución de las aves en la laguna estuvo determinada por la disponibilidad del hábitat y no por la disponibilidad de alimento.

En términos generales, la laguna de Acuitlapilco es un humedal que cumple un rol muy importante a nivel regional como hábitat de las aves acuáticas vadeadoras, al albergar una gran cantidad de especies tanto residentes como migratorias. Por lo tanto se recomienda implementar un programa comunal y gubernamental que regule las actividades humanas y garantice la protección de este cuerpo de agua en el estado, y así ayudar a la conservación de las aves.

9. REFERENCIA

American Ornithologists' Union. 2011. Fifty-second supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *Auk* 128:600–613.

Acuna R, Contreras F, Kerekes J. 1994. Aquatic bird densities in two coastal lagoon systems in Chiapas State, Mexico, a preliminary assessment. *Hydrobiologia* 279: 101-106.

Alvarado RLF, Hernández-Vázquez S. 2004. Distribución estacional y uso de hábitat de Ciconiiformes en la reserva Playón de Mismaloya, Jalisco, México. *Bol. Centro Invest. Biol.* 38: 1-19.

Amador E, Mendoza-Salgado R, Anda-Montañez JAd. 2006. Estructura de la avifauna durante el periodo invierno-primavera en el Estero Rancho Bueno, Baja California Sur, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 251-259.

Amat JA. 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola* 31: 61-79.

Angert AL, Huxman TE, Chesson P, Venable DL. 2009. Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *PNAS* 106: 11641-11645.

Backwell PRY, O'Hara PD, Christy JH. 1998. Prey availability and selective foraging in shorebirds. *Animal Behaviour* 55: 1659-1667.

Barbosa A, Moreno E. 1999. Evolution of foraging strategies in shorebirds: an ecomorphological approach. *The Auk* 116: 712-725.

Blanco D. 2000. Los humedales como hábitat de aves acuáticas. *Boletín UNESCO*, Uruguay. 208-217.

Block WM, Brennan LA. 1993. The hábitat concept in ornithology in Power DM, ed. Current ornithology: Plenum press, New York.

Bolduc F, Afton AD. 2003. Effects of structural marsh management and salinity on invertebrate prey of waterbirds in marsh ponds during winter on the gulf coast chenier plain Wetlands 23: 897-910.

—. 2004. Relationships between wintering waterbirds and invertebrates, sediments and hydrology of coastal marsh ponds. Waterbirds 27: 333-341.

Borges DS, Shanbhag AB. 2008. Effect of depth and open waters on site selection by wintering waterfowl in freshwater wetlands. Journal of Cell and Animal Biology 2: 182-186.

Borror DL, White RE. 1970. field guide to the insects America north of Mexico. Boston: Houghton Mifflin.

Boukal DS, Krivan V. 1999. Lyapunov functions for Lotka-Volterra predator-prey models with optimal foraging behavior. Journal of Mathematical Biology 39: 493-517.

Calzada JMM. 2007. Mapas geoquímicos de metales pesados de suelos del estado de Tlaxcala, México. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

Canepuccia AD, Isacch JP, Gagliardini DA, Escalante AH, Iribarne OO. 2007. Waterbird Response to Changes in Habitat Area and Diversity Generated by Rainfall in a SW Atlantic Coastal Lagoon. Waterbirds 30: 541-553.

Ciudad Real A. 1976. Tratado curioso y docto de las grandezas de la Nueva España. Relación breve y verdadera de algunas cosas de las muchas que sucedieron al Padre Fray Alonso Ponce en las Provincias de la Nueva España siendo Comisario General en aquellas partes; 2 Vols., México: UNAM, Instituto de Investigaciones Históricas.

Colwell MA, Landrum SL. 1993a. Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. *The Condor* 95: 94-103.

—. 1993b. Nonrandom distribution and fine-scale variation in prey abundance. *Condor* 95 94-103.

Colwell MA, Taft OW. 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth. *Waterbirds* 23: 45-55.

Cook MI, Kobza M. 2009. South Florida wading bird report. *Wildlife Habitat Management Institute* 15: 1-52.

Craig RJ, Beal KG. 1992. The influence of habitat variables on marsh bird communities of the connecticut river estuary. *Wilson Bull* 104: 295-311.

Cueto VR, Casanave Jld. 2002. Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in eastcentral Argentina. *Wilson Bull* 114: 342-348.

D'amico VL, Hernández MdlÁ, Bala LO. 2004. Selección de presas en relación con las estrategias de forrajeo de aves migratorias en península Valdéz, Argentina. *Ornitología neotropical* 15: 357-364.

Darrigran G, Vilches A, Legarralde T, Damborenea C. 2007. Guía para el estudio de de macroinvertebrados "Métodos de colecta y técnicas de fijación". *ProBiota, FCNyM, UNLP* 10: 1-86.

Davis CA, Smith LM. 2001. Foraging strategies and niche dynamics of coexisting shorebirds at stopover sites in the southern great plains. *The Auk* 118: 484-495.

Dekinga A, Piersma T. 1993. Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a mollusc-eating wader, the Knot *Calidris canutus*. *Bird study* 40: 144-156.

Desgranges J-L, Ingram J, Drolet B, Morin J, Savage C, Borcard D. 2006. Modelling wetland bird response to water level changes in the lake Ontario- St. Lawrence river hydrosystem. *Environmental monitoring and assessment* 113: 329-365.

DuBowy PJ. 1988. Waterfowl communities and seasonal environments: temporal variability in interspecific competition. *Ecology* 69: 1439-1453.

Ducks Unlimited de México AC. (DUMAC) 2005. Programa de conservación y manejo para las aves playeras en el Lago de Texcoco, Estado de México. Diciembre de 2005. Pages 107 pp.

Durell SEALVD. 2000. Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications. *Biol. rev.* 75: 503-518.

Durell SEALVD, Goss-Custard JD, Caldow RWG. 1993. Sex-related differences in diet and feeding method in the oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Journal of Animal Ecology* 62: 205-215.

Fernández JA, Windfield-Pérez JC, Corona MC. 2007. Tlaxcala. En Ortíz-Pulido, R. Navarro-Sigüenza, A., Gómez de Silva, H., Rojas-Soto, O y Peterson, T. A. (Eds.) *Avifaunas Estatales de México*. CIPAMEX. Pachuca, Hidalgo, México. Pp. 137-164. ISSN: 1870-7777.

Fonseca J, Pérez-Crespo MJ, Cruz M, Porrás B, Hernández-Rodríguez E, Pérez JLM, Lara C. 2012. Aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México. *Huitzil* 13: 104-109.

Fortuna MA. 2003. Dependencia hídrica de la comunidad ornítica acuática de la laguna de Manjavacas: la importancia de la desecación estival. *Oxyura* 11: 85-98.

França F, Araújo A. 2007. Are there co-occurrence patterns that structure snake communities in Central Brazil? *Braz. J. Biol.* 67: 33-40.

Galindo AM. 2009. Variación espacio-temporal y selección de hábitat de la avifauna acuática en el Estero del Yugo, Mazatlán, Sinaloa. Tesis de Maestría en Acuicultura y Manejo Ambiental. Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C.

Gimenes MR, Anjos Ld. 2006. Influence of Lagoons Size and Prey Availability on the Wading Birds (Ciconiiformes) in the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 463-473.

González-Gajardo A, Sepúlveda PV, Schlatter R. 2009. Waterbird assemblages and habitat characteristics in wetlands: influence of temporal variability on species-habitat relationships. *Waterbirds* 32: 225-233.

González AL, Vukasovic MA, Estades CF. 2011. Variación temporal en la abundancia y diversidad de aves en el humedal del Río Itata, región del Bío-Bío, Chile. *Gayana* 75: 170-181.

Goss-Custard JD, et al. 2006. Intake rates and the functional response in shorebirds (*Charadriiformes*) eating macro-invertebrates. *Biol. rev.* 81: 501-529.

Helmets DL. 1992. Shorebird Management Manual. Western Hemisphere Shorebird Reserve Network. Manomet, MA. 58 pp.

Hernández A, Velasco T. 1990. Dinámica estacional de la comunidad de limícolas en el río Bernesga (Meseta Norte, España). *Ecología* 4: 229-233.

Hernández Vázquez S. 2000a. Aves acuáticas del estero La Manzanilla, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 80: 143-153.

—. 2000b. Monitoreo y uso del hábitat de aves neárticas y neotropicales asociados a ambientes acuáticos litorales en el municipio de Tomatlán, Jalisco, México. Universidad de

Guadalajara Centro Universitario de la Costa Sur. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L292. México D. F.

—. 2005. Aves acuáticas de la Laguna de Agua Dulce y el Estero El Ermitaño, Jalisco, México. *Revista de Biología Tropical* 53: 229-238.

Jing K, Ma Z, Li B, Li J, Chen J. 2007. Foraging strategies involved in habitat use of shorebirds at the intertidal area of Chongming Dongtan, China. *Ecol Res* 22: 559-570.

Johnson MD, Sherry TW. 2001. Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology* 70: 546-560.

Kelsey MG, Hassall M. 1989. Patch selection by Dunlin on a heterogeneous mudflat. *Omis Scan* 20: 250-254.

Kober K, Bairlein F. 2006. Shorebirds of the Bragantinian Peninsula II. Diet and foraging strategies of shorebirds at a tropical site in Northern Brazil. *Ornitología Neotropical* 17: 549-562.

Kushlan JA. 1976. Wading bird predation in a seasonally fluctuating pond. *The Auk* 93: 464-476.

—. 1981. Resource use strategies of wading birds. *Wilson Bull* 93: 145-163.

Lantz SM, Gawlik DE, Cook MI. 2010. Effects of water depth and submerged aquatic vegetation on the selection of foraging habitat and foraging success of wading birds. *The Condor* 112: 460-469.

Lesterhuis AJ, Clay RP. 2010. Conservation Plan for Wilson's Phalarope (*Phalaropus tricolor*). Version 1.1. Manomet Center for Conservation Sciences, Manomet, Massachusetts.

Liesenjohann T, Eccard JA. 2008. Foraging under uniform risk from different types of predators. *BMC Ecology* 8: 1-19.

Liordos V. 2010. Foraging Guilds of Waterbirds Wintering in a Mediterranean Coastal Wetland. *Zoological Studies* 49: 311-323.

Loeuille N. 2010. Consequences of adaptative foraging in diverse communities. *Functional Ecology* 24: 8-27.

Lopez de Casenave J, Cueto VR, Marone L. 2008. Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert. *Basic and Applied Ecology* 9: 78-90.

Ma Z, Cai Y, Li B, Chen J. 2010. Managing Wetland Habitats for Waterbirds: An International Perspective. *Wetlands* 30: 15-27.

Ma Z, Li B, Zhao B, Jing K, Tang S, Chen J. 2004. Are artificial wetlands good alternatives to natural wetlands for waterbirds? A case study on Chongming Island, China *Biodiversity and Conservation* 13: 333-350.

Mac Nally RC. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *The Ecological Society of America* 64: 1646-1652.

Maheswaran G, Rahmani AR. 2001. Effects of water level changes and wading bird abundance on the foraging behaviour of blacknecked storks *Ephippiorhynchus asiaticus* in Dudwa National Park, India. *J. Biosci.* 26: 373-382.

Marín EG, Guevara VE, Bastidas LV. 2003. Algunos componentes y aspectos ecológicos de la dieta de aves Ciconiiformes en ecosistemas marino-costeros del estado de Sucre, Venezuela. *Saber, Universidad de Oriente, Venezuela* 15: 99-105.

Merritt RW, Coummins KW, Berg MB, eds. 2008. An introduction to the aquatic insects of North America. 4th ed. ed.: 4th ed. Kendall/Hunt Publishing Co., Dubuque.

Molokwu MN, Olsson O, Ottosson U. 2007. Feeding behaviour of birds foraging on predictable resources in habitats of different quality. *Ostrich* 78: 295-298.

Mora MG. 2011. Insectos acuáticos y calidad del agua en la cuenca y embalse del río Peñas Blancas, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 59: 635-654.

Ntiamoa-Baidui Y, Piersma T, Wiersma P, Poot M, Battley P, Gordon C. 2008. Water depth selection, daily feeding routines and diets of waterbirds in coastal lagoons in Ghana. *Ibis* 140: 89-103.

O'Brien M, Crossley R, Karlson K. 2006. *The Shorebird Guide*. Boston: Houghton Mifflin, 477. ISBN 9780618432943.

O'Neal BJ, Heske EJ, Stafford JD. 2008. Waterbird response to wetlands restored through the conservation reserve enhancement program *Journal of Wildlife Management* 72: 654-664.

Palacio-Núñez J, D.Jiménez-García, Olmos-Oropeza G, Enríquez-Fernández J. 2008. Distribución y solapamiento espacial de las aves acuáticas y ribereñas en un humedal de zonas semiáridas del NE de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 24: 125-141.

Pérez FC. 2011. Xochitotla: ¿Es posible su rescate? Primer foro estatal sobre ecosistemas lacustres y sociedad en Tlaxcala: "La laguna de Acuitlapilco a debate".

Peterson CH, Peterson NM. 1979. The ecology of intertidal flats of North Carolina: A community profile. US Fish and Wildlife Service. Washington, D. C. 73.

Pianka ER. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos*: 194-201.

Placyk Jr. JS, Harrington BA. 2004. Prey abundance and habitat use by migratory shorebirds at coastal stopover sites in Connecticut. *J. Field Ornithol.* 75: 223-231.

Powell GVN. 1987. Habitat use wading birds in a subtropical estuary: implications of hydrography. *The Auk* 104: 740-749.

Rajpar MN, Zakaria M. 2011. Bird species abundance and their correlation with microclimate and habitat variables at natural wetland reserve, peninsular Malaysia. *International Journal of Zoology*: 17 pp.

Ramer BA, Page GW, Yoklavich MM. 1991. Seasonal abundance, habitat use, and diet of shorebirds in elkhorn slough, California. *Western birds* 22: 157-174.

Ramsar. 2004. Manual de la convención de Ramsar: Guía a la convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971). Secretaría de la convención Ramsar, Gland (Suiza). Report no.

Reynolds SJ, Schoech SJ. 2003. Nutritional quality of prebreeding diet influences breeding performance of the Florida scrub-jay. *Oecologia* 134: 308-316.

Robert M. 2002. Captura de carbono en los suelos para un mejor manejo de la tierra. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación.: 9-83.

Rodríguez EAB, Mancilla EC, Velázquez PAP, Zavala RMG. 2002. Presa Atlangatepec, Tlaxcala. Pages 93-128. Pesquerías en tres cuerpos de aguas continentales de México. México: SAGARPA.

Root RB. 1967. The niche exploitation pattern of the Bluegray Gnatcatcher. En *Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert*. *Basic and Applied Ecology*. 2008 78-90.

Ruiz-Campos G, Palacios E, Castillo-Guerrero JA, González-Guzmán S, Batche-González EH. 2005. Composición espacial y temporal de la avifauna de humedales pequeños costeros y hábitat adyacentes en el noroeste de Baja California, México. *Ciencias Marinas* 31: 553-576.

Safran RJ, Isola CR, Colwell MA, Williams OE. 1997. Benthic invertebrates at foraging locations of nine waterbird species in managed wetlands of the northern San Joaquin Valley, California. *Wetlands* 17: 407-415.

Safran RJ, Colwell MA, Isola CR, Taft OE. 2000. Foraging site selection by nonbreeding white-faced ibis. *The Condor* 102: 211-215.

Sánchez MI, Green AJ. 2006. Shorebird predation affects density, biomass, and size distribution of benthic chironomids in salt pans: an enclosure experiment. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25: 9-18.

Scott L. 2006. *Wetland Birds of North America: A Guide to Observation, Understanding and Conservation* Ontario, Canada: Key Porter Books Ltd.

Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

—. 1984. Size differences among sympatric, bird-eating hawks: A worldwide survey. En *Foraging strategies and niche dynamics of coexisting shorebirds at stopover sites in the southern great plains* Davis C. and Smith L. 2001. *The Auk*, 118, 484-495.

Sibley DA. 2003. *The Sibley Field Guide to Birds of Western North America*: Knopf Publishing Group, 472 pp. ISBN-13: 9780-6794-51211.

Simberloff D. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.

Smith JP. 1995. Foraging sociability of nesting wading birds (Ciconiiformes) at lake okkeechobee, Florida. *Wilson Bull* 107: 437-451.

Sokal RR, Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. W. H. Freeman and Co. New York.

Steeves JB, Holohan S. 1995. Long-billed Dowitcher *Limnodromus scolopaceus* (Say) migration: two Canadian Prairie studies. *Wader Study Group Bull* 78: 45-49.

Sumner JA. 2012. Ni una sola gota: the politics of water in late nineteenth century Tlaxcala. 2012 Congress of the Latin American Studies Association, San Francisco, California.

Talft OW, Haig SM. 2003. Historical wetlands in Oregon's Willamette valley: implications for restoration of winter waterbird habitat. *Wetlands* 23: 51-64.

Torres M, Quinteros Z, Takano F. 2006. Variación temporal de la abundancia y diversidad de aves limícolas en el refugio de vida silvestre pantanos de villa, Lima, Perú. *Ecología Aplicada* 5: 119-125.

White RE. 1983. *A Field Guide to the Beetles of North America*. Boston: Houghton Mifflin.

WHSRN. 2008. Western Hemisphere Shorebird Reserve Network (WHSRN). 2008. "Lago de Texcoco, Mexico" WHSRN Site Profile. <http://www.whsrn.org/site-profile/lago-texcoco>. Accessed June 2012.

Wiens JA. 1989. *The ecology of bird communities*. Vol. 1: Foundations and patterns: Cambridge University Press, Cambridge. 539 pp.

Wilson JB. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86: 507-522.

Wilson WH. 1990. Relationship between prey abundance and foraging site selection by semipalmated sandpipers on a of fundy mudflat. *J. Field Ornithol.* 61: 9-19.

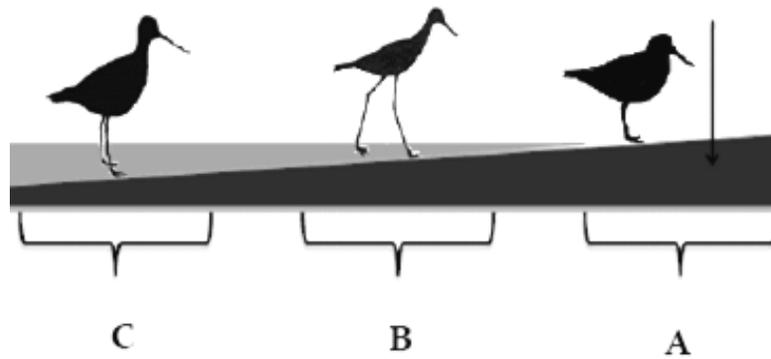
Winemiller KO, Pianka ER, Vitt LJ, Joern A. 2001. Notes and Comments: Food web laws or niche theory? Six independent empirical tests. *The American Naturalist* 158: 193-199.

Wootton JT. 1997. Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecological Monographs* 67: 45-64.

Yunger JA, Meserve PL, Gutiérrez J. 2002. Small-mammal foraging behaviour: mechanisms for coexistence and implication for population dynamics. *Ecological Monographs* 72: 561-577.

Zeffer A, Johansson LC, Marmebro A. 2003. Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (Aves). *Biological Journal of the Linnean Society* 79: 461-484.

Anexo I. Representación de las zonas de forrajeo (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).



Anexo II. Listado de las especies observadas en la laguna de Acuitlapilco (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

ESPECIES	CÓDIGO ZONAS	MÍNIMO						MÁXIMO						
		FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	
Pelecaniformes														
Ardeidae														
<i>Ardea alba</i>	(ARAL)	A											4	
		B						2			1			
		C								1				
<i>Egretta thula</i>	(EGTH)	A			7	1	4	12	3		3		5	
		B		2	1	1	6	2	3	4	3	4	1	
		C		1			1							
<i>Egretta caerulea</i>	(EGCA)	A												
		B							1					
		C												
<i>Egretta tricolor</i>	(EGTR)	A							1				1	
		B							2					
		C												
<i>Bubulcus ibis</i>	(BUIB)	A	1		15	7	8	61	344	1610	1514	247	19	
		B			1		4	1	188				30	
		C												
<i>Butorides virescens</i>	(BUVI)	A											1	
		B												
		C												
<i>Plegadis chihi</i>	(PLCH)	A		1	21	13		1	39	52			2	
		B			14	4	6	24	16	4			1	
		C	1	3	21	12			19					
Charadriiformes														
Charadriidae														
<i>Charadrius semipalmatus</i>	(CHSE)	A		1										
		B												
		C												
<i>Charadrius vociferus</i>	(CHVO)	A	64	23	13	18	19	31	22	26	27	27	52	27
		B	8	10	6		23	2	15		5	32	22	3
		C												

Anexo II. (Continuación...)

ESPECIES	CÓDIGO ZONAS	MÍNIMO						MÁXIMO						
		FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	
Recurvirostridae														
<i>Himantopus mexicanus</i>	(HIME)	A	8	2						14	13	5		
		B	30	7	8	5	3		12	5	6	10	26	
		C				3								12
<i>Recurvirostra americana</i>	(REAM)	A												
		B												
		C						1						
Scolopacidae														
<i>Actitis macularius</i>	(ACMA)	A		2	3	25			1	4	5	4	7	3
		B	2	3	10		1		1	1			3	6
		C				10						2		
<i>Tringa flavipes</i>	(TRFL)	A	3							1			2	
		B	15	26	4	1			4	3		3	7	10
		C												
<i>Calidris minutilla</i>	(CAMI)	A	369	99	69					67	43	100	506	319
		B	201	209	35	13			1	9		13	26	277
		C												
<i>Calidris melanotos</i>	(CAME)	A								27				
		B										3		
		C												
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	(LISC)	A	3		1						35	9		
		B	265	148	57						1	40	123	247
		C	10		2							112	220	93
<i>Gallinago delicata</i>	(GADE)	A								1	2	23	19	22
		B												
		C												
<i>Phalaropus tricolor</i>	(PATR)	A							7	2				
		B	3						59	27				
		C	7						107	178	5	1		
TOTAL			988	531	216	155	84	63	320	974	1816	1906	1253	1110

Anexo III. Riqueza y abundancia de invertebrados por mes y por zonas (A: zona lodosa, B: profundidad <5 cm, C: profundidad >5 cm).

INVERTEBRADOS (Phylum, clase, orden, familia)	ZONAS	MÍNIMO						MÁXIMO					
		FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE
Arthropoda													
Insecta													
Ephemeroptera													
Baetidae	A												
	B				1		1	2	17	2			1
	C			1				36	14		3	2	
Odonata													
Coenagrioniidae	A												
	B												
	C		4	16									
Hemiptera													
Belostomatidae	A												
	B								2				
	C							20	3				
Corixidae	A			3									
	B	34		64	43	1157	871	451	176	55	93	40	28
	C	49	46	188	79	922	1056	1512	986	81	148	126	151
Notonectidae	A												
	B			3		2	6	2	29	13	1		
	C			3		3	3	11	23	19			
Saldidae	A												
	B					1							
	C												
Coleoptera													
Hydrophilidae	A												
	B		1	8	7	30	23	17	40	2			
	C			5	8	22	15	31	35			1	
Staphylinidae	A	6			1				1				
	B			1		6							
	C												

Anexo III. (Continuación...)

INVERTEBRADOS (Phylum, clase, orden, familia)	ZONAS	MÍNIMO						MÁXIMO					
		FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE
Haliplidae	A	1											
	B												
	C												
Dytiscidae	A												
	B		1		3	8	2		3	1			
	C	1		2	2				4				
Carabidae	A	4											
	B												
	C												
Heteroceridae	A					3							
	B					3							
	C												
Diptera													
Ceratopogonidae	A												
	B											12	
	C			1								2	
Chironomidae	A	3	18	4					1				
	B	90	113	11	156	2	5		4	16	37	50	15
	C	124	124	29	101	24	3	18	2	6	48	60	53
Culicidae	A												
	B							1					
	C												
Tipulidae	A	2		3		1				3			
	B					6							
	C					3							
Trichoptera													
Rhyacophilidae	A					1							
	B												
	C												

Anexo III. (Continuación...)

INVERTEBRADOS (Phylum, clase, orden, familia)	ZONAS	MÍNIMO						MÁXIMO					
		FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE
Orthoptera													
Acridae	A												
	B			1			1						
	C												
Crustacea													
Cladocera													
Daphniidae	A												
	B						198						1
	C								1				3
Malacostraca													
Amphipoda	A												
	B			3									
	C			11	1			95	1		4		
Arachnida													
Araneae	A												
	B						4						
	C						1		1				
Mollusca													
Gastropoda	A												
	B				4	6	5	1	35				
	C			8	5	5	8	6	40				
Annelida													
Hirudinea	A												
	B			3	1	1			6	18	9	7	
	C			12	2			28	16	61	8	6	
Chordata													
Actinopterygii													
Cyprinodontiformes													
Poeciliidae	A												
	B				1	7	6	2	16	2		1	
	C					2	4	24	26		1		1
TOTAL		314	307	380	415	2220	2207	2257	1482	279	352	307	253

ANEXO IV. Presas de invertebrados en las zonas y periodos.

ORDEN	MÍNIMO			MÁXIMO		
	A	B	C	A	B	C
Ephemeroptera	0	2	1	0	21	56
Odonata	0	0	20	0	0	0
Hemiptera	3	2181	2349	0	890	3080
Coleoptera	15	93	55	1	63	71
Diptera	31	383	409	4	135	189
Trichoptera	1	0	0	0	0	0
Orthoptera	0	2	0	0	0	0
Cladocera	0	198	0	0	1	4
Amphipoda	0	3	12	0	0	100
Aranea	0	4	1	0	0	1
Gastropoda	0	15	26	0	36	46
Hirudinea	0	5	14	0	40	119
Cyprinodontiformes	0	14	6	0	21	52
Total	50	2900	2893	5	1207	3718

ANEXO V. Familias de invertebrados de la laguna de Acuitlapilco.

Orden Ephemeroptera

Familia Baetidae



Orden Odonata

Familia Coenagrionidae



Orden Hemiptera

Familia Belostomatidae



Familia Corixidae



Familia Notonectidae



Familia Saldidae



Orden Coleoptera

Familia Hydrophilidae (adulto, larvas)



Familia Staphylinidae



Familia Haliplidae



Familia Dytiscidae (adulto, larva)



Familia Carabidae



Familia Heteroceridae



Orden Diptera

Familia Ceratopogonidae



Familia Chironomidae (larva, pupa)



Familia Culicidae



Familia Tipulidae



Orden Trichoptera

Familia Rhyacophilidae



Orden Orthoptera

Familia Acridae



Orden Cladocera

Familia Daphniidae



Orden Amphipoda



Orden Araneae





Orden Gastropoda



Orden Hirudinea



Orden Cyprinodontiformes

Familia Poeciliidae

