



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Dinámica del Ensamble de Especies de Aves Acuáticas
y su Estructura en Gremios
en la Laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala

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

María José Pérez Crespo

Codirectores

Dr. Carlos A. Lara Rodríguez

Dr. Eduardo Palacios Castro

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2012



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Dinámica del Ensamble de Especies de Aves Acuáticas
y su Estructura en Gremios
en la Laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala

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

María José Pérez Crespo

Codirectores

Dr. Carlos A. Lara Rodríguez

Dr. Eduardo Palacios Castro

Comité Tutorial

Dr. José Luis Martínez y Pérez

Dr. Rubén Pineda López

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2012

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, por estos dos años de formación académica, y por las oportunidades brindadas en otras instituciones, particularmente, en el Instituto de Ecología de Jalapa, A.C. (INECOL), y en la Universidad Autónoma de México (UNAM). A todos aquellos profesores que participaron en mi formación como parte del programa de posgrado.

Agradezco a CONACYT por el financiamiento recibido en el periodo 2010-2012, beca número 2010-3366.

Quiero agradecer particularmente al director de tesis, el Dr. Carlos Lara Rodríguez, por su confianza, estímulo, paciencia y colaboración constante, lo que contribuyó a que este trabajo se finalice ordenadamente y en tiempo. Al Dr. Eduardo Palacios, por su participación como co-director. Un agradecimiento al Dr. Rubén Pineda López, por sus idas y venidas a Tlaxcala, y por sus comentarios y cuestionamientos para ampliar mis razonamientos. Al Dr. José Luís Martínez y Pérez, por su paciencia, y por los recorridos en la laguna, con un objetivo diferente: las plantas. Gracias al Dr. Arturo Estrada Torres, por sus críticas, su apoyo y enseñanzas en este periodo, sin las cuales no hubiera podido superar el objetivo de esta maestría: la investigación.

A Juanita Fonseca Parra, por su compañía y trabajo durante los muestreos en la laguna, por esos ratos de escritorio y campo compartidos, por esos momentos en cursos, por esos ratos en canoa, por tu constancia y ejemplo... gracias.

A Bélgica Porras, por su participación en los muestreos, cuando había que atender otros compromisos. A Enrique Hernández Rodríguez, por su ayuda y esos ratos divertidos en la laguna.

Al Prof. Francisco Varela, por su tiempo de lectura, correcciones y sugerencias al escrito de tesis.

A Ian MacGregor Fors, por esos momentos tan productivos que me brindó en Xalapa.

A Aristarco Cortés Martín, por compartir su material fotográfico y por sus horas de dedicación para obtener información que puede contribuir a la protección de la laguna de Acuitlapilco.

También agradezco a aquellas personas de las comunidades que se mostraron interesadas en nuestro trabajo, y en particular, a la administración de la Presidencia Municipal de Acuitlapilco, quienes valoraron nuestro esfuerzo y apoyaron a seguir con nuestro trabajo. Pongo a su disposición la información que sea útil para programas de conservación de la laguna.

Con todo mi cariño a Iñigo y Aristarco, por su comprensión, apoyo y tolerancia, por todas aquellas horas que dediqué a la laguna y a otras actividades, les brindo este trabajo.

Un agradecimiento muy especial a Remedios, sin su ayuda, diariamente durante dos años, no hubiera podido cumplir con mi compromiso.

A Gabriela, por todas aquellas veces que se hizo cargo de mis obligaciones "escolares".

A aquellos que, tras bambalinas, con su apoyo, confianza y ánimo hicieron posible este trabajo.

El aumento del conocimiento depende por completo de la existencia del desacuerdo.

KARL POPPER

Resumen

El presente trabajo estudia la estructura de la comunidad de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, en Tlaxcala, durante un periodo. Debido a que este cuerpo de agua depende exclusivamente de las precipitaciones, su extensión es variable a lo largo del año, alcanzando un tamaño máximo de 70 ha y un mínimo de 30 ha durante el periodo de estudio. Esta característica hace de la laguna un lugar ideal para evaluar la estructura de la comunidad de aves acuáticas bajo dos enfoques: como respuesta a las variaciones del ambiente y con el análisis de patrones de uso de recurso. Las variaciones del ambiente se ven reflejadas en la composición de la comunidad, de forma que cambios en el cuerpo de agua que afectan al hábitat disponible para las aves presentes en la laguna se evidencian en la composición del ensamble. Por otro lado, el análisis de patrones de uso de los recursos, en particular de especies relacionadas funcionalmente, como los miembros de un gremio, ayudan a entender los procesos que estructuran las comunidades. Así, y con datos colectados en muestreos sistemáticos quincenales, se evaluó la composición y dinámica del ensamble de aves acuáticas, y su estructura en gremios. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) determinar la composición del ensamble y su dinámica; (2) explorar los efectos de la variación del cuerpo de agua en el ensamble; (3) y analizar la estructura en gremios y los patrones de uso de recurso. Las dimensiones para la estructuración en gremios se enfocaron a la técnica alimenticia y al uso de hábitat. Los resultados obtenidos muestran que el ensamble de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco resultó dinámico en el periodo de estudio, con presencia de especies residentes y migratorias que lo enriquecen. Tanto la fluctuación del tamaño del cuerpo de agua como la dinámica de hábitats disponibles en las diferentes temporadas, facilitan la entrada y salida de especies en el ensamble. La explotación de estos recursos variables es aprovechada por especies residentes y migratorias. En cuanto a la estructuración en gremios, existen grupos de aves que presentan similitudes en los patrones de explotación de recursos (técnica y uso de hábitat), por lo que las interacciones entre ellas son mas probables que con el resto de las especies del ensamble, determinando la estructura de la comunidad. Concluimos que, el papel que desempeña la variación del cuerpo de agua, tanto de forma directa como indirecta, es

determinante en la estructura de la comunidad de aves acuáticas, tanto residentes como migratorias, de la laguna.. Por ello, cualquier programa de conservación de la laguna debería considerar que estas fluctuaciones tiene un impacto en la diversidad y en la productividad del área.

ÍNDICE

	Pág.
Agradecimientos.....	iii
Resumen	vi
1. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
3. JUSTIFICACIÓN.....	6
4. OBJETIVOS.....	7
4.1. General.....	7
4.1. Particulares.....	7
5. REFERENCIAS	8

CAPÍTULO I: Dinámica del ensamble de aves acuáticas en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala

1. INTRODUCCIÓN	12
2. METODOLOGÍA	14
2.1. Área de estudio	14
2.2. Muestreo de aves acuáticas.....	16
2.3. Cuerpo de agua	16
2.4. Análisis de datos	17
3. RESULTADOS.....	19
3.1. Descripción general del ensamble	19
3.2. Abundancia y riqueza específica	24
3.3. Variación mensual por familias	26
3.4. Jerarquización del ensamble por familia y especies	26
3.5. Variación del cuerpo de agua.....	27
4. DISCUSIÓN.....	31
5. CONCLUSIÓN	34
6. REFERENCIAS.....	35

CAPÍTULO II: Variación del cuerpo de agua y la respuesta del ensamble de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala

1. INTRODUCCIÓN	39
2. METODOLOGÍA	41
2.1. Área de estudio	41
2.2. Muestreo de aves acuáticas	42
2.3. Cuerpo de agua	43
2.4. Análisis de datos	44
2.4.1. Agrupación de muestreos respecto al cuerpo de agua	44
2.4.2. Composición del ensamble por categorías: residentes, migratorios y transitorios..	44
.....	44
2.4.3. Abundancias y cuerpo de agua	45
2.4.4. Abundancias entre temporadas	45
2.4.5. Diversidad por temporada	45
3. RESULTADOS	46
3.1. Agrupaciones de los muestreos con respecto al cuerpo de agua	46
3.2. Composición del ensamble por familia entre temporadas	46
3.3. Composición del ensamble por categoría: residentes, migratorias y transitorias	51
3.4. Abundancias y superficie del cuerpo de agua	51
3.5. Abundancias entre temporadas	54
3.6. Superficie y profundidad del cuerpo de agua	54
3.7. Diversidad por temporada	55
4. DISCUSIÓN	57
5. CONCLUSIÓN	60
6. REFERENCIAS	61

CAPÍTULO III: Estructura en gremios de las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala

1. INTRODUCCIÓN	65
2. METODOLOGÍA	67
2.1. Colecta de datos sobre técnica de alimentación	67
2.2. Determinación de los tipos de hábitats	68
2.3. Análisis de datos	69
2.3.1. Gremios	69
2.3.2. Amplitud de nicho y solapamiento de nicho	69

2.3.3. Modelos nulos	70
3. RESULTADOS	72
3.1. Gremios.....	72
3.2. Amplitud y solapamiento de nicho	78
3.3. Modelos nulos.....	83
3.4. Caracterización de gremios.....	85
4. DISCUSIÓN.....	87
5. CONCLUSIÓN	91
6. REFERENCIAS	92
Publicaciones	94

Lo más hermoso que podemos experimentar es el misterio. Es la fuente de todo verdadero arte y de toda verdadera ciencia. A quien esta emoción le sea ajena, quien ya no sea capaz de detenerse a admirar y dejarse arrebatar por el asombro, es como si estuviera muerto: sus ojos están cerrados.

ALBERT EINSTEIN, "What I Believe", Forum and Century.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las aguas epicontinentales son cuerpos permanentes de agua que se encuentran sobre la superficie de la tierra, alejados típicamente de las zonas costeras. La biodiversidad en estos ecosistemas esta determinada por el régimen hidrológico al que se hayan sometidos, por el tamaño y heterogeneidad del hábitat que albergan y por la vegetación circundante (Blanco 2000). Todas estas características determinan que su productividad sea variable y dinámica a lo largo del año. La variación que presentan los humedales se evidencia en la estructura de los ensambles de especies que los habitan (Lopez de Casenave y cols. 2008). De esta manera, la diversidad presente en estos cuerpos de agua usualmente no se distribuye uniformemente, y las especies ahí presentes constituyen ensambles dinámicos y complejos respecto a la forma en que utilizan los recursos (Winemiller y Pianka 1990).

Las comunidades en estos ecosistemas son inherentemente complejas (Winemiller y Pianka 1990) por la permanente existencia de un número importante de variables del hábitat que influyen sobre las especies que coexisten e interactúan (Palmer y cols. 2003) y la forma en que se estructuran es motivo de estudio hasta la fecha. En la década de los setenta, se propuso la competencia interespecífica como una fuerza estructuradora de las comunidades (Schoener 1974, Wiens 1977) pero su importancia varía con la intensidad de cambio del ambiente, siendo menos relevante en ambientes variables que en estables (Trammer 1969, Wiens 1977, Nudds 1983, DuBow 1988). Por otro lado, el análisis de los patrones de explotación de recursos facilita el entendimiento de los procesos de competencia y estructuración de una comunidad (Root 1967, Mac Nally 1983, Pöysä 1983, Winemiller y Pianka 1990, López de Casenave y cols. 2008). Este análisis se realiza bajo el marco conceptual de la teoría de nicho — concepto definido por Hutchinson (1957) como espacio n-dimensional que engloba las condiciones en las que una especie puede sobrevivir y reproducirse— y de los gremios, bajo el supuesto de la existencia de competidores potenciales entre las especies pertenecientes a un mismo grupo funcional, que para poder coexistir presentarán algún mecanismo para reducir, pero no necesariamente eliminar, el efecto que una especie tiene sobre otra (Adams 1985, Cody 1974, Simberloff y Dayan 1991). En una revisión sobre repartición de recursos en comunidades ecológicas, Schoener (1974) propuso tres dimensiones del nicho donde las especies tienden a

segregarse para preservar el mínimo solapamiento en la repartición del recurso: recurso trófico, hábitat, y con menor importancia el tiempo. Generalmente, los trabajos que analizan los patrones de uso de recurso de gremios en comunidades acuáticas se enfocan en el recurso trófico y el uso de hábitat (Pöysä 1983, Sarrias y cols. 1996, Zárate-Ovando y cols. 2007, Gatto y cols. 2008, Liordos 2009), y aplican la analogía propuesta por Robinson y Holmes (1982) que demuestra una relación entre recurso alimenticio y técnica de forrajeo. Dado que la técnica viene determinada principalmente por la disponibilidad del recurso y estructura del hábitat, la asociación entre técnica y recurso se acepta cuando se evalúa conjuntamente con uso de hábitat (Sarrias y cols. 1996).

Por otro lado, en ambientes acuáticos con fluctuaciones ambientales drásticas entre temporadas, tales como las lagunas epicontinentales, los efectos de la estacionalidad adquieren relevancia en el proceso de estructuración de la comunidad ya que los recursos cambian espacial y temporalmente (Pöysä 1983, Amat 1983 y 1984, Elmberg y cols. 1994, Fortuna 2003, Raeside y cols. 2007). En particular, los cambios estacionales drásticos que afectan al cuerpo de agua en los humedales, modifican la disponibilidad de hábitats y recursos, y por consiguiente, la composición y abundancia de especies en estos ecosistemas (López de Casenave 2008). Este segundo enfoque, propone el estudio de la respuesta de las aves, analizada en la composición y abundancia del ensamble, a las variaciones del cuerpo de agua.

En el presente estudio se describe la dinámica temporal y espacial de la comunidad de aves acuáticas y su estructura en gremios, durante un periodo anual, en la laguna de Acuitlapilco en Tlaxcala. Para ello, se analizó la respuesta de las aves a la variación del cuerpo de agua entre temporadas y se describieron los patrones de uso de recurso de las especies a nivel intra e intergremial.

2. ANTECEDENTES

La mayoría de los estudios hasta ahora realizados en comunidades de aves acuáticas se han enfocado a describir su dinámica anual (Cupul-Magaña 1999, Zárate-Ovando y cols. 2007, Palacio-Núñez y cols. 2008), la dinámica en época reproductiva (Pöysä 1983, Sarrías y cols. 1996) y la que se establece en periodos invernantes (Liordos 2009). Todos estos estudios enfatizan la composición de la comunidad por medio de patrones de uso de recurso y proponen que su estructura se da en respuesta a procesos de competencia por los recursos disponibles.

Por todo esto, los trabajos sobre comunidades de aves acuáticas y patrones de uso de recurso de los gremios se han enfocado generalmente en las dimensiones hábitat y recurso trófico. En este sentido, y tratando de buscar una manera sencilla para determinar el uso de recursos por las especies sin la necesidad de conocer específicamente a ese recurso, la analogía propuesta por Robinson y Holmes (1982) entre técnica de alimentación y recurso consumido, ha sido empleada en varios estudios para explicar la estructura gremial y reparto del recurso en comunidades de aves acuáticas (Pöysä 1983, Sarrías y cols. 1996, Gatto y cols. 2008, Liordos 2008). Un ejemplo de esto es el estudio de Sarrías y cols. (1996) sobre la estructura en gremios de un ensamble de aves durante la estación reproductiva en la Reserva de Costanera Sur, de Buenos Aires, Argentina. Ellos analizaron el hábitat y el recurso trófico como ejes de nicho. En sus resultados, el uso de hábitat presentó mayor amplitud que el uso de la técnica por parte de las especies, por tanto, sugieren que el uso de técnica condiciona la estructuración gremial y el reparto del recurso. En otro estudio, Liordos (2009) evaluó una comunidad de aves acuáticas en un humedal en Attiki, Grecia, durante la época invernal. Encontró poca variabilidad en el uso de hábitat y en las técnicas de alimentación empleadas conjuntamente por los gremios, sugiriendo la existencia de otro eje que explique el reparto del recurso de los gremios. Adicionalmente, observó un reparto espacial entre las especies que conforman cada gremio, lo que aparentemente disminuye la competencia interespecífica. Los dos trabajos mencionados coinciden en que puede existir otro eje (no sometido a análisis) que conjuntamente con uso de hábitat y recurso explique con más fineza el reparto del recurso en la comunidad.

En 1983, Pöysä estudió los patrones de uso de recurso y estructura en gremios de una comunidad de aves acuáticas en el sureste de Finlandia. Para ello, utilizó el cálculo de la amplitud y solapamiento de nicho —de uso de hábitat y técnica de alimentación— que presentan determinadas especies. En su estudio, Pöysä resalta que los datos corresponden a una estación, y sugiere que la competencia por el recurso debería ser analizada con datos de diferentes periodos, ya que los ambientes acuáticos dinámicos experimentan fluctuaciones drásticas en el tiempo. En este sentido, Nudds (1983) realizó un estudio comparativo con gremios de aves acuáticas en Canadá, particularmente en dos áreas de múltiples lagunas con características ambientales diferentes en cuanto a permanencia de agua, para explicar la dinámica de nichos y organización de gremios de aves acuáticas en ambientes variables. Su conclusión —similar a la de Pöysä— refiere que la competencia por recursos limitados, como mecanismo estructurador de las comunidades, es relevante en ambientes estables, pero no en los ambientes inestables, donde las fluctuaciones del recurso son más severas e impredecibles.

Aun cuando la estructura de gremios y los patrones de uso de los recursos por las aves acuáticas que los conforman ha sido sugerida como dinámica, algunos estudios han evaluado las fluctuaciones de ambos factores con respecto a los cambios estacionales en el cuerpo de agua de los sistemas lacustres (Colwell y Taft 2000, Fortuna 2003, Raeside y cols. 2007, Borges y Shanbhab 2008, Shanbhab y Borges 2008). De aquí surge un enfoque menos estudiado que evalúa la respuesta de la comunidad de aves ante fluctuaciones ambientales y, en particular, ante los efectos de la estacionalidad del cuerpo de agua. En México, estudios a este respecto, en sistemas lacustres epicontinentales, son prácticamente inexistentes.

De acuerdo con esta línea de investigación, las comunidades de aves acuáticas responden con cambios en su estructura ante fluctuaciones en los niveles de agua. Estas fluctuaciones (profundidad del agua, superficie del cuerpo de agua, estructura de la vegetación) inciden en las características del hábitat disponible y, por tanto, en el recurso. Por ejemplo, Colwell y Taft (2000) pusieron a prueba en 25 humedales en California, Estados Unidos, la hipótesis que predice que aguas poco profundas acomodan a más especies y mayor abundancia de aves acuáticas que las aguas más profundas. Sus resultados mostraron que algunas especies como anátidos, playeras e ibis aumentan su densidad al incrementar la superficie de aguas poco

profundas. En el mismo sentido, otros estudios han mostrado cómo la variación de los niveles hídricos afecta a la composición de la comunidad de aves acuáticas. Por ejemplo, Amat (1984) encontró que el ave acuática *Netta rufina* —especie flexible en técnica de forrajeo— altera su técnica de alimentación y uso de hábitat entre temporadas ante la variación del recurso trófico, ante la fluctuación de la profundidad del agua y ante la presencia/ausencia de otras especies. Asimismo, en un estudio posterior realizado por el mismo autor (1984), se demostró cómo la variación en la composición de una comunidad resulta más acusada en aquellas lagunas cuyo nivel de variación hídrica es pronunciada. A este respecto, un estudio realizado por Fortuna (2003) analizó los efectos de la desecación estival para la comunidad de aves acuáticas de la laguna de Manjavacas (Cuenca, España). Sus hallazgos resaltan que la variación de la superficie de agua y su nivel hídrico, junto con las migraciones de las especies, son factores que determinan la abundancia y composición de la comunidad de aves a lo largo del ciclo anual. También, resalta la estructura y composición de la vegetación acuática como determinante para el establecimiento de las comunidades de aves. Esta última afirmación, ha sido posteriormente sustentada, en el sentido que la profundidad y superficie del agua y estructura de la vegetación de los humedales son importantes en la elección del hábitat para las aves acuáticas (Shanbhag y Borges 2008).

Por ello, es de esperar que si el cuerpo de agua sufre fluctuaciones drásticas en el transcurso del año, la composición de la comunidad de aves acuáticas no se mantendrá estable. En este sentido, en la presente tesis nos enfocamos precisamente en esa dirección, al evaluar un sistema lacustre con grandes fluctuaciones estacionales en su cuerpo de agua, en el contexto de la respuesta de la comunidad de las aves que alberga con respecto a posibles cambios en su estructura.

3. JUSTIFICACIÓN

En México, los estudios sobre comunidades de aves acuáticas son relativamente pocos y enfocados principalmente a la zona Noroeste del país. Estos estudios han analizado principalmente la diversidad y el uso de hábitat, así como la estructura en gremios y la importancia de especies migratorias, particularmente en humedales marinos; es decir sistemas asociados con zonas costeras (ver revisión de Mellink 2005).

Sin embargo, los estudios orientados a caracterizar los ensambles de aves acuáticas en sistemas lacustres epicontinentales son relativamente escasos en la literatura (Ramírez-Bastida y cols. 2000, Pineda-López y Arellano-Sanaphre 2010) y algunos, sólo han estudiado algunos grupos de especies relacionadas (Sartor 1989, Mellink y Riojas-López 2009, Mungía y cols. 2005, Luevano y cols. 2010, Villamagna y cols. 2010). Asimismo, estudios que enfatizan la estacionalidad como un factor que organiza y estructura comunidades acuáticas son prácticamente inexistentes en México (ver Hernández-Vázquez 2005).

Hasta hace 15 años, Tlaxcala era considerado como uno de los estados con menor conocimiento sobre su biodiversidad (Flores-Villela y Gerez 1994). A la fecha, los avances en el conocimiento de grupos específicos de organismos como las aves han avanzado considerablemente. Sin embargo, los listados publicados más recientemente sobre las especies de aves presentes en el estado, y específicamente para el caso de las aves acuáticas, incluyen únicamente como fuente de registro los municipios de Atlangatepec (Presa de Atlangatepec y laguna de Jalnene) y el Carmen Tequexquitla (lago de Vicencio, lago de Zacatepec y ciénegas de Tequesquitla), pero ignoran completamente a las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco (Fernández 2000, Fernández y cols. 2007).

En particular, la laguna de Acuitlapilco, por el gran dinamismo que presenta con respecto a los cambios en la superficie de agua, es un lugar idóneo no sólo para realizar estudios sobre la comunidad de aves acuáticas que alberga, sino para evaluar las respuestas que estos drásticos cambios conllevan en las fluctuaciones poblacionales de las especies que conforman a la comunidad. Por tanto, el presente estudio evalúa la diversidad y abundancia de las especies de aves presentes en este sistema lacustre a través de un ciclo anual y explora los

posibles efectos de la dinámica de la superficie del agua de la laguna en la composición y diversidad de la comunidad de aves acuáticas.

La información generada ayudará a entender la dinámica de las comunidades de aves viviendo en ambientes con cambios estacionales drásticos, lo cual puede sentar las bases para la aplicación de criterios técnicos para futuros programas de conservación y manejo de la laguna. Asimismo, servirá de referencia para estudios futuros sobre aves en la laguna.

4. OBJETIVOS

4.1. General

Describir la estructura y dinámica del ensamble y la composición de gremios de las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala.

4.1. Particulares

Con el fin de analizar la estructura y dinámica del ensamble bajo dos enfoques —dinámica del ensamble como respuesta a la variación del cuerpo de agua, y competencia interespecífica por el uso de recurso— se dividió la presente tesis en tres capítulos que cubren los siguientes objetivos particulares:

- **Capítulo I:** Describir las fluctuaciones del ensamble en composición de especies y sus abundancias, para el periodo de estudio (febrero 2011 a enero 2012).
- **Capítulo II:** Evaluar el dinamismo del ensamble, tanto de aves residentes como migratorias, con relación a la variación del cuerpo de la laguna.
- **Capítulo III:** Describir los patrones de explotación del recurso de los gremios de la comunidad de aves acuáticas en la laguna. Cada capítulo explica la metodología, resultados, discusión y conclusiones correspondientes con el tema tratado.

5. REFERENCIAS

- Adams J. 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *Journal of Animal Ecology* 54: 43-59.
- Amat J. 1984. Ecological segregation between red-crested pochard *Netta rufina* and pochard *Aythya ferina* in a fluctuating environment. *Ardea* 72: 229-233.
- Amat J. 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola* 31: 61-79.
- Blanco D. 2000. Los humedales como hábitat de aves acuáticas. *Boletín Unesco, Uruguay*, páginas 208-217.
- Borges DS, Shanbhab AB. 2008. Effect of depth and open waters on site selection by wintering waterfowl in freshwater wetlands. *Journal of Cell and Animal Biology* 2 (11): 182-186.
- Cody ML. 1974. *Competition and the structure of bird communities*. Princeton University Press, Princeton.
- Colwell MA y Taft OW. 2000. Waterbird communities in managed wetlands fo varying water depth. *Waterbirds* 23 (1): 45-55.
- Cupul-Magaña FG. 1999. La laguna El Quelele, Nayarit, México, como hábitat de aves acuáticas. *Ciencia y Mar* 3 (8): 21-28.
- DuBowy P. 1988. Waterfowl communities and seasonal environments: temporal variability in interspecific competition. *Ecology* 69-5: 1439-1453.
- Elmberg J, Nummi P, Pöysä H y Sjöberg K. 1994. Relationships between species number, lake size and resource diversity in assemblages of breeding waterfowl. *Journal of Biogeography* 21: 75-84.
- Fernández J. 2000. Avifauna del estado de Tlaxcala. Tesis de licenciatura, Departamento de Agrobiología, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, México.
- Fernández J, Windfield-Pérez J y Corona MC. 2007. Tlaxcala. En Ortiz-Pulido R, Navarro-Sigüenza A, Gómez de Silva H, Rojas-Soto O y Peterson TA. (eds.), *Avifaunas Estatales de México*. CIPAMEX: 137-164.
- Flores-Villela O y Gerez P. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. UNAM-Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad. México, D.F.

- Fortuna MA. 2003. Dependencia hídrica de la comunidad ornítica acuática de la laguna de Manjavacas: la importancia de la desecación estival. *Oxyura* 11 (1): 85-98.
- Gatto A, Quintana F y Yorio P. 2008. Feeding behavior and habitat use in a waterbird assemblage at a marine wetland in coastal Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 31(3):463-471.
- Hernández-Vázquez S. 2005. Aves acuáticas de la Laguna de Agua Dulce y el Estero El Hermitaño, Jalisco, México. *Revista de Biología Tropical* 53:229-238.
- Liordos V. 2010. Foraging guilds of waterbirds wintering in a Mediterranean coastal wetland. *Zoological studies* 49 (3): 311-323.
- López de Casenave J, Cueto VR y Marone L. 2008. Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte Desert. *Basic and Applied Ecology* 9: 78-90.
- Luevano J, Mellink E y Riojas-López M. 2010. Plovers breeding in the highlands of Jalisco, Aguascalientes, Zacatecas and San Luis Potosí, Central Mexico. *Western North American Naturalist* 70:121-125.
- Mac Nally RC. 1983. On Assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64: 1646-1652.
- Mellink E. 2005. Current status of research on the shorebirds, marshbirds and waders of the peninsula of Baja California. En Ralph CJ y Rich TD (eds). *Bird Conservation Implementation and Integration in the Americas: Proceedings of the Third International Partners in Flight Conference 2002*. General Technical Report PSW-GTR-191 vol. 1: 149-150.
- Mellink E y Riojas-López M. 2009. Waterbirds and human-related threats to their conservation in Laguna Cuyutlán, Colima, México. *Revista de Biología Tropical* 57:1-12.
- Munguía P, López P, Fortes I y Brush T. (2005). Seasonal changes in waterbird habitat and occurrence in laguna de Sayula, western Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50: 318-322.
- Nudds TD. 1983. Niche dynamics and organization of waterfowl guilds in variable environments. *Ecology* 64 (2): 319-330.
- Palacio-Núñez J, Jiménez-García D, Olmos-Oropeza G y Enriquez-Fernández J. 1996. Distribución y solapamiento espacial de las aves acuáticas y ribereñas en un humedal de zonas semiáridas del NE de México. *Acta zoológica mexicana* (ns) 24: 125-141.

- Palmer TM, Stanton ML y Young TP. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *The American Naturalist* 162: S63-S79.
- Pineda-López R y Arellano-Sanaphre A. 2010. Noteworthy records of aquatic birds in the state of Querétaro, México. *Huitzil* 11: 49-59.
- Pöysä H. 1983. Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos* 40: 295-307.
- Raeside AA, Petrie SA y Nudds TD. 2007. Waterfowl abundance and diversity in relation to season, wetland characteristics and land-use in semi-arid South Africa. *African Zoology* 42 (1): 80-90.
- Ramírez-Bastida P. 2000. Aves de Humedales en Zonas Urbanas del Noroeste de la Ciudad de México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Robinson SK y Holmes RT. 1982. Foraging behavior of forest birds: The relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63: 1918-1931.
- Root RB. 1967. The niche exploitation pattern of blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Shanbhab AB y Borges SD. 2008. Influence of innate wetland characteristics on site selection by wintering waterbirds in tropical freshwater wetlands. *Proceedings of Taal 2007: The 12th World Lake Conference*: 110-115.
- Sarrías AM, Blanco D y López-de-Casenave J. 1996. Estructura en gremios de un ensamble de aves acuáticas durante la estación reproductiva. *Ecología Austral* 6: 106-114.
- Sartor OW. 1989. Notes on the Rail *Rallus longirostris* in the highlands of central Mexico. *The Wilson Bulletin* 101:117-120.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Simberloff D y Dayan T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.
- Tramer EJ. 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* 50: 927 - 929.
- Villamagna A, Murphy BR y Trauger DL. 2010. Behavioral Response of American Coots (*Fulica americana*) to Water Hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Lake Chapala, Mexico. *Waterbirds* 33: 550-555.

- Wiens JA. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65 (5): 590-597.
- Winemiller KO y Pianka RE. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27-55.
- Zarate-Ovando B, Palacios E y Reyes-Bonilla H. 2008. Estructura de la comunidad y asociación de las aves acuáticas con la heterogeneidad espacial del complejo lagunar Bahía Magdalena-Almejas, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical* 56 (1): 371-389.

CAPÍTULO I:

Dinámica del ensamble de aves acuáticas en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala

Resumen El presente capítulo describe la composición del ensamble de aves acuáticas en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. De febrero 2011 a enero del 2012 se realizaron censos en puntos de conteo para el registro de las especies. Se registró un total de 36 especies de aves acuáticas, y una abundancia total acumulada de 48,794 registros. Once de las especies registradas son residentes, 13 migratorias y 12 especies transitorias o de registro accidental. Cuatro especies dominantes registran el 70% de la abundancia del total del ensamble y la riqueza muestra gran dinamismo por el registro de especies con baja frecuencia de ocurrencia y baja abundancia (44% del total de especies). La riqueza y abundancia de las especies del ensamble varía durante el estudio por la fluctuación del recurso disponible y por las migraciones y desplazamientos regionales de las especies. Nuestros resultados muestran que esta laguna es importante para especies de aves acuáticas tanto residentes como migratorias y con ello resalta la necesidad del establecimiento de programas adecuados de rescate y conservación de este cuerpo de agua, actualmente desprotegido por la legislación y sujeto a grandes presiones antropogénicas.

1. INTRODUCCIÓN

Las aguas epicontinentales —cuerpos de agua sin corriente hacia aguas marítimas— son cuerpos permanentes de agua que se encuentran sobre la superficie de la tierra, alejados típicamente de las zonas costeras. Estos cuerpos poseen propiedades y usos dominados por los acontecimientos permanentes, estacionales o intermitentes de inundación (Aguilar 2003). El régimen hidrológico al que se encuentran sometidos, el tamaño y heterogeneidad del hábitat así como la estructura de la vegetación, constituyen tres características que determinan la biodiversidad en estos ecosistemas (Blanco 2000). Asimismo, estas características promueven que la productividad en dichos ecosistemas sea dinámica y variable a lo largo del año.

En México, estos sistemas acuáticos son particularmente ricos en endemismos tanto en flora como en fauna como resultado de su aislamiento geográfico y, en consecuencia, numerosas especies han desarrollado dependencia por este tipo de hábitats (Aguilar 2003). En el caso de las aves acuáticas, las lagunas constituyen un hábitat indispensable —permanente o temporal— para numerosas especies residentes y migratorias. Estas zonas pueden ser utilizadas por las aves durante una parte del año para cubrir una determinada etapa de su ciclo

anual (por ejemplo, nidificación, reproducción o muda de plumaje), o pueden representar áreas de concentración en la migración anual de algunas especies (Weller 1999).

A pesar de la gran diversidad avifaunística que pueden presentar los sistemas lacustres —en México estas áreas albergan aproximadamente a 360 especies de aves relacionadas con ambientes acuáticos (Aguilar 2003)— las aves acuáticas no se distribuyen con uniformidad, tanto en el espacio como en el tiempo, en estos cuerpos de agua. Por el contrario, su abundancia y diversidad depende de las características propias de la zona, de los asentamientos humanos y usos de la cuenca, así como de los requerimientos particulares de cada especie (Weller 1999, Blanco 2000). Así, las especies constituyen ensambles dinámicos en estos ecosistemas acuáticos a largo del año. En particular, varios estudios han correlacionado la diversidad de estos sistemas con las características propias del cuerpo de agua (Elmberg y cols. 1994, Colwell y Taft 2000, Borges y Shanbhag 2008, Shanbhag y Borges 2008) y con la variación estacional (Amat 1984, Amat y Ferrer 1988, Fortuna 2003, Raeside y cols. 2006). Las variaciones estacionales son evidenciadas fundamentalmente en el estatus de residencia, la abundancia y distribución, la diversidad y la selección de hábitat de las especies (López de Casenave y Marone 1996, López de Casenave 2001). En México, los estudios que caracterizan ensambles de aves acuáticas en sistemas lacustres epicontinentales son relativamente escasos en la literatura (Pineda-López y Arellano-Sanaphre 2010) y algunos, sólo han estudiado algunos grupos de especies relacionadas (Sartor 1989, Mellink 2005, Munguía y cols. 2005, Mellink y Riojas-López 2009, Luévano y cols. 2010, Villamagna y cols. 2010). En el presente capítulo, se presenta la primera descripción del ensamble de aves acuáticas presentes en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. A través de un ciclo anual, se analizaron las fluctuaciones en la composición de especies y sus abundancias.

2. METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio

El presente estudio se realizó en la laguna de Acuitlapilco, que se localiza en la parte sur del estado de Tlaxcala a 4.5 km al sureste de la ciudad capital del estado de Tlaxcala, entre los municipios de Tlaxcala y Tepeyanco, con coordenadas 19°16'36" de latitud norte y 98°16'30" de longitud oeste (Figura 1). El cuerpo de agua es variable a lo largo del año, ya que el aporte de agua es principalmente por agua de lluvia. La laguna tiene una cuenca de captación de 10.3 km², y la precipitación media anual es de 839.3 mm tomando como estación base al Observatorio Meteorológico de la ciudad de Tlaxcala, considerando un periodo de observación de 40 años (1967-2006). El volumen escurrido medio anual es de 1.97 millones de m³. El almacenamiento que llega a tener la laguna generalmente desaparece en el estiaje, y en época de precipitaciones la laguna conserva un espejo de agua muy variable (CONAGUA 2010). Por consiguiente, la composición de la vegetación dominante en el cuerpo de agua y zona perimetral experimenta gran variación a lo largo del año. En la zona perimetral dominan *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Cyperus hermaphroditus* (Jacq.) Standl. *Gnaphalium luteoalbum* L., *Paspalum distichum* L., *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. En la zona de cultivos colindantes al cuerpo de agua encontramos *Zea mays* L. En zona de transición con el cuerpo de agua domina *Echinochloa holciformis* (Kunth) Chase y *Polygonum punctatum* Ell. Al interior del cuerpo de agua encontramos principalmente *Juncus arcticus* Willd. y *Polygonum punctatum* Ell. (datos tomados en muestreos trimestrales durante el periodo de estudio).

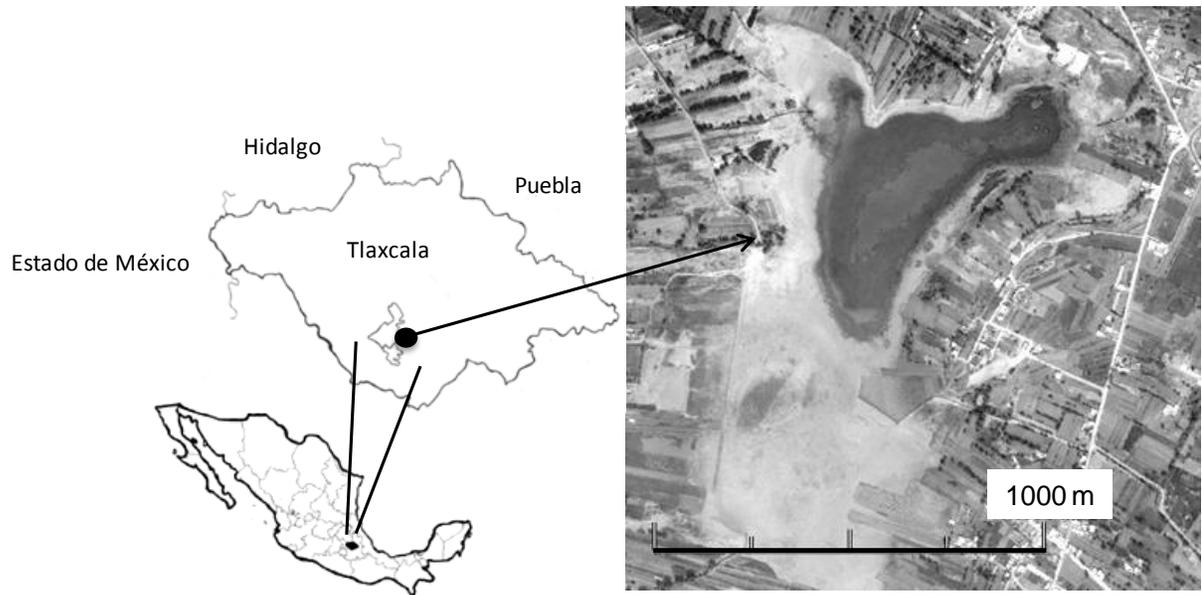


Figura 1. Localización de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, México.

2.2. Muestreo de aves acuáticas

Los censos de las aves acuáticas se realizaron quincenalmente de febrero de 2011 a enero del 2012. Se realizó un total de 24 muestreos (2 muestreos por mes). Se establecieron puntos de observación cada 300 metros aproximadamente siguiendo la periferia de la laguna. En cada punto se censó a las aves en un radio de 150 metros. Durante los censos, y dependiendo de la variación del cuerpo de agua, se añadieron o se eliminaron puntos procurando mantener las mismas coordenadas y distancias entre puntos cuando esto fue posible. Con el objeto de reflejar el incremento en la superficie del cuerpo de agua en la medición de la abundancia total de las aves, las distancias entre puntos de muestreo se mantuvieron constantes a lo largo de la periferia de la laguna independientemente de su tamaño. En ningún caso se incluyó aquellos individuos que pasaron volando por el área, pero sí aquellos que salieron en vuelo de la vegetación durante el conteo. Se utilizaron binoculares (10x50 mm) y se realizaron barridos con cámara fotográfica (Sony α 300-500 mm) en cada punto de muestreo para poder corroborar los datos de especie y abundancia y, en su caso, completar el registro. Se emplearon las guías de campo de Sibley (2003) y van Perlo (2006) para la identificación de especies. A partir de las 07:30 se inició el recorrido en puntos y dirección distinta en cada muestreo para evitar efecto de orden. En cada punto, y durante 10 minutos, se registró el nombre de las especies de aves observadas y el número de individuos por especie. Para tal fin se empleó un formato de campo para la colecta sistemática de datos. Se adoptó la nomenclatura y arreglo taxonómico propuesto por la American Ornithologist's Union (agosto 2011).

2.3. Cuerpo de agua

En cada muestreo de aves y con finalidad de describir la dinámica del cuerpo de agua donde se realizaron los censos, se registró el trayecto alrededor de la laguna con gps (Garmin Oregon 300), y se calculó su área y perímetro a lo largo del estudio.

2.4. Análisis de datos

Para determinar el número de especies y sus abundancias se consideraron los 24 muestreos realizados. Para determinar el estatus de las aves registradas en el estudio se consultó el estatus propuesto por Fernández y cols. (2007) y Howell y Webb (1995). Después de contrastarlos con los datos obtenidos de las especies en el periodo de estudio, se decidió para los fines de la tesis, modificar y asignar el estatus de las especies bajo un punto de vista local. Es decir, considerando los estatus manejados en la literatura pero ajustándolos a los datos observados sobre la persistencia temporal de las especies en la laguna. La razón para llevar a cabo esto, es que los estatus manejados en la literatura suelen ser muy generales y amplios, llegando usualmente a ser poco prácticos a nivel regional o local. Aspectos tales como la presencia de poblaciones locales o residentes, así como variaciones en los rangos de distribución de muchas especies, requieren la asignación de estatus de movimientos considerando el nivel local. Así, especies como *Anas cyanoptera*, *Anas platyrhynchos diazi*, *Anas discors*, *Ardea herodias*, *Egretta thula*, *Egretta tricolor*, *Plegadis chihi* y *Actitis macularius*, se les asignó un estatus diferente al propuesto por los autores mencionados. Las categorías fueron: (M) aves migratorias —observadas durante la temporada de migración en la laguna en sucesivos muestreos—, (R) aves residentes —registradas en casi todos los muestreos— y (T) aves de registros ocasionales o transitorias en la laguna, —incluyen aves migratorias que utilizan la laguna como parada y registradas en uno o dos muestreos—.

Para evaluar la dominancia y jerarquizar las especies del ensamble se calculó la frecuencia y abundancia de familias y de especies. Se determinó la frecuencia de ocurrencia absoluta (FA) como el número de conteos en que estuvo presente la especie o la familia, y la frecuencia de ocurrencia relativa (FR) como porcentaje de conteos donde se presentaron las mismas. Respecto a las abundancias, se cuantificó la abundancia absoluta (AA) de familias y de especies, la abundancia relativa de familias (ARF) como porcentaje de abundancia de cada especie respecto a su familia, y la abundancia relativa respecto al total (ART) como el porcentaje de abundancia de la especie respecto al total de registros en el periodo de muestreo. A partir de los datos transformados de abundancia (\log_{10}) y de la frecuencia relativa del total de los muestreos (24 muestreos) se construyó el diagrama de Olmstead-Tuckey (Sokal y Rohlf

1981), para jerarquizar las familias y especies de la comunidad de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco en cuatro cuadrantes: especies dominantes (frecuencia y abundancia por encima de la media), especies constantes (frecuencia superior a la media y abundancia inferior a la media), ocasionales (frecuencia inferior a la media y abundancia superior a la media) y raras (frecuencia y abundancia por debajo de la media). El origen de coordenadas viene determinado por la media de ambas variables.

Se calculó el índice no paramétrico Chao 2 para estimar la riqueza esperada, con el programa EstimateS 7.5:

$$Chao\ 2 = S + (L^2/2M)$$

Donde S es el número de especies, L es el número de especies únicas en una muestra, M es el número de especies compartidas en dos muestras), que considera la relación entre el número de especies únicas y el número de especies duplicadas.

La diversidad de los muestreos se cuantificó con el índice de Shannon-Wiener:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Donde H' es el índice de Shannon-Wiener, p_i es la abundancia relativa de la especie y se calcula n_i/N ; siendo n_i el número de individuos de la especie i y N el número total de individuos de la muestra.

3. RESULTADOS

3.1. Descripción general del ensamble

Durante el presente estudio (de febrero 2011 a enero 2012), en 24 muestreos quincenales, se observó un total de 48,794 registros, pertenecientes a 36 especies de 9 familias y 5 órdenes de aves acuáticas (Tabla 1). Las especies migratorias registradas fueron 11, de las cuales 6 pertenecen a la familia Anatidae y 5 especies a la familia Scolopacidae. Las especies residentes son 13 y corresponden a 8 familias. Finalmente, 12 especies de 7 familias fueron catalogadas como transitorias (Tabla 1).

El ensamble estuvo dominado por la familia Anatidae en número de especies y registros (10 especies, 22,321 registros) totalizando el 45.75% del ensamble. El 22.28% del ensamble corresponde a la familia Rallidae (3 especies, 10,873 registros), seguido de la familia Ardeidae (7 especies, 6,833 registros) con un 14% del ensamble. La familia Scolopacidae (7 especies, 5,817 registros) representa el 11.92% del ensamble (Figura 2, Tabla 1 y 2). El restante 7% del ensamble se registró en 5 familias: Podicipedidae (0.62%), Threskiornithinae (3.98%), Charadriidae (0.94%), Recurvirostridae (0.38%) y Laridae (0.12%).

Las familias Anatidae, Rallidae y Charadriidae fueron registradas en el 100% de los muestreos (Tabla 1). La mínima frecuencia relativa (16.67%, 4 muestreos) correspondió a la familia Laridae. Las cinco familias restantes mostraron una frecuencia relativa entre el 70% (Threskiornithinae) y el 95% (Ardeidae).

La familia Anatidae estuvo conformada por 10 especies, de las cuales sólo *Oxyura jamaicensis* estuvo presente en el 100% de los muestreos. Cinco especies de anátidos se registraron en más del 50% de los muestreos. En particular, *Anas platyrhynchos diazi*, especie incluida en la nom-059-SEMARNAT (SEMARNAT 2010) con categoría amenazada, se registró con una frecuencia relativa del 84%. Tres especies de anátidos (*Anas americana*, *A. strepera*, *Chen caerulescens*) se observaron en menos del 10% de los muestreos. Los Zambullidores (Podicipedidae) estuvieron representados por sólo dos especies, con la mayoría

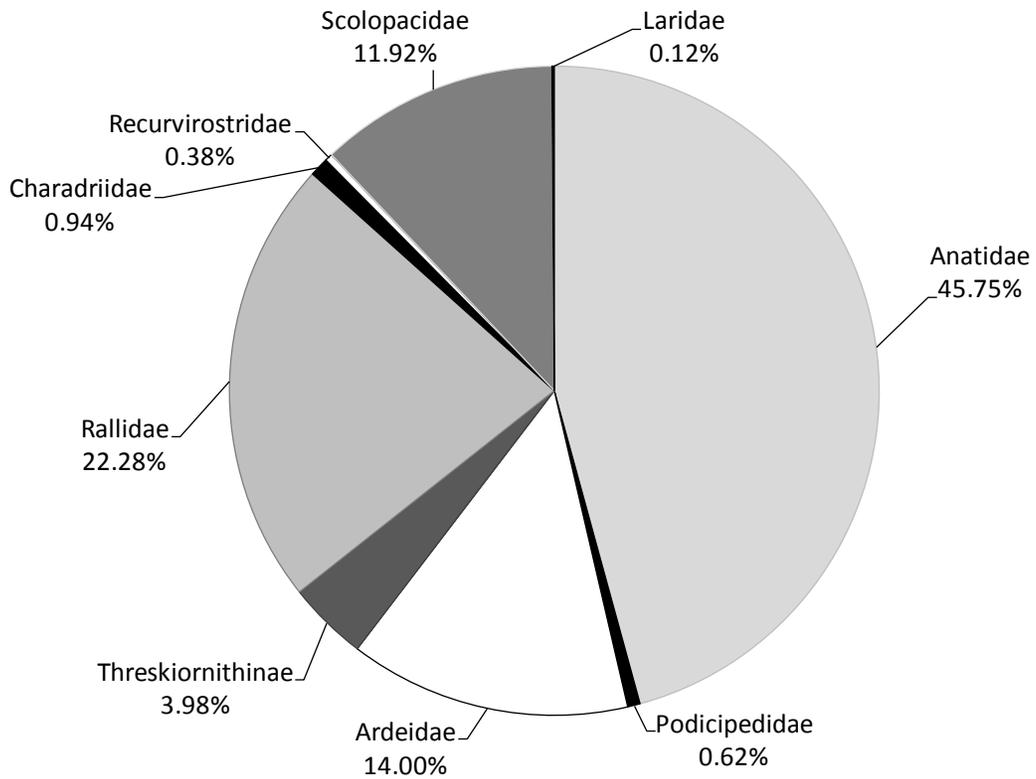


Figura 2. Porcentaje por familia en el ensamblaje para el periodo de estudio (febrero 2011 a enero 2012), de las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala.

de los registros pertenecientes a *Podiceps nigricollis* con el 95% de la abundancia y presente en el 83% de los muestreos. Se registraron 7 especies de garzas (Ardeidae), de las cuales el 98% de los registros pertenecieron a *Bubulcus ibis*, especie colonizadora originaria del viejo mundo. El restante 2% de los registros lo representaron 6 especies de garzas con bajas frecuencias relativas (*Ardea herodias*, *Ardea alba*, *Egretta caerulea*, *E. tricolor*, *E. thula*, *Butorides virescens*). Los ibis (Threskiornithinae) fueron representados por una sólo especie: *Plegadis chihi*, en el 70% de los muestreos. La familia de los rálidos (Rallidae) estuvo compuesta por 3 especies, dos gallaretas (*Fulica americana* y *Gallinula galeata*) y una polluela (*Porzana carolina*). Entre ellas destaca *Fulica americana* con el 99% de los registros de la familia y una frecuencia relativa del 100%. Las otras dos especies se registraron en baja abundancia. Los chorlitos (Charadriidae) sólo registraron dos especies y, en particular, *Charadrius vociferus* sumó el 99% de los registros de la familia. La familia Recurvirostridae estuvo presente con dos especies: *Himantopus mexicanus* y *Recurvirostra americana*. Esta última especie se registró ocasionalmente en el mes de julio con un solo individuo. La familia Scolopacidae se registró en el 87% de los muestreos y tres especies (*Calidris minutilla*, *Limnodromus scolopaceus* y *Phalaropus tricolor*) totalizan aproximadamente el 95% de los registros. Las gaviotas (Laridae), presentaron la menor frecuencia relativa y menor porcentaje del ensamble (16%, 0.12%) (Tabla 1).

Cabe destacar que sólo tres especies: *Charadrius vociferus*, *Fulica americana* y *Oxyura jamaicensis*, estuvieron presentes en la totalidad de los muestreos.

Tabla 1. Estatus estacional residente (R), migratorio (M) y transitorio (T), ver metodología para más información. Frecuencia de ocurrencia absoluta (FA; número de conteos en donde estuvo presente) y relativa (FR; porcentaje de conteos en donde estuvo presente) de las familias y las especies de aves que se observaron en la laguna de Acuitlapilco (n = 24 conteos). Abundancia absoluta (AA) por familia y especie, abundancia relativa (ARF: porcentaje de abundancia respecto a la familia. ART: porcentaje de abundancia respecto al total de 48,794 individuos).

<i>Especie</i>	Nombre común	Estatus	Código	FA	FR	AA	ARF	ART
Anatidae				24	100.00	22,321		45.75
<i>Chen caerulescens</i>	<i>Ganso blanco</i>	T	CHECAE	1	4.17	2	0.009	0.004
<i>Anas strepera</i>	<i>Pato pinto</i>	M	ANASTR	2	8.33	39	0.175	0.080
<i>Anas americana</i>	<i>Pato chalcuán</i>	M	ANAAME	2	8.33	31	0.139	0.064
<i>Anas platyrhynchos</i>	<i>Pato de collar</i>	R	ANAPLA	20	83.33	864	3.871	1.771
<i>Anas discors</i>	<i>Cerceta aliazul</i>	R	ANADIS	17	70.83	162	0.726	0.332
<i>Anas cyanoptera</i>	<i>Cerceta castaña</i>	M	ANACYA	11	45.83	153	0.685	0.314
<i>Anas clypeata</i>	<i>Pato cucharón</i>	M	ANACLY	17	70.83	12,150	54.433	24.901
<i>Anas acuta</i>	<i>Pato golondrino</i>	M	ANAACU	12	50.00	1,083	4.852	2.220
<i>Anas crecca</i>	<i>Cerceta aliverde</i>	M	ANACRE	13	54.17	2,516	11.272	5.156
<i>Oxyura jamaicensis</i>	<i>Pato tepalcate</i>	R	OXYJAM	24	100.00	5,321	23.839	10.905
Podicipedidae				20	83.33	304		0.62
<i>Podilymbus podiceps</i>	<i>Zambullidor piquipinto</i>	R	PODPOD	10	41.67	15	4.934	0.031
<i>Podiceps nigricollis</i>	<i>Zambullidor orejudo</i>	R	PODNIG	20	83.33	289	95.066	0.592
Ardeidae				23	95.83	6,833		14.00
<i>Ardea herodias</i>	<i>Garzón cenizo</i>	T	ARDHER	1	4.17	1	0.015	0.002
<i>Ardea alba</i>	<i>Garceta grande</i>	T	ARDALB	4	16.67	10	0.146	0.020
<i>Egretta thula</i>	<i>Garza nivea</i>	R	EGRTHU	19	79.17	75	1.098	0.154
<i>Egretta caerulea</i>	<i>Garceta azul</i>	T	EGRCAE	2	8.33	2	0.029	0.004
<i>Egretta tricolor</i>	<i>Garceta tricolor</i>	T	EGRTRI	1	4.17	3	0.044	0.006
<i>Bubulcus ibis</i>	<i>Garza ganadera</i>	R	BUBIBI	21	87.50	6,741	98.654	13.815
<i>Butorides virescens</i>	<i>Garza verde</i>	T	BUTVIR	1	4.17	1	0.015	0.002
Threskiornithinae				17	70.83	1,944		3.98
<i>Plegadis chihi</i>	<i>Ibis cariblanco</i>	R	PLECHI	17	70.83	1,944	100.000	3.984
Rallidae				24	100.00	10,873		22.28
<i>Porzana carolina</i>	<i>Polluela sora</i>	T	PORCAR	2	8.33	2	0.018	0.004
<i>Gallinula galeata</i>	<i>Gallineta común</i>	R	GALGAL	19	79.17	57	0.524	0.117
<i>Fulica americana</i>	<i>Gallareta americana</i>	R	FULAME	24	100.00	10,814	99.457	22.163
Charadriidae				24	100.00	461		0.94
<i>Charadrius semipalmatus</i>	<i>Chorlito semipalmado</i>	T	CHASEM	2	8.33	2	0.434	0.004
<i>Charadrius vociferus</i>	<i>Chorlito tildío</i>	R	CHAVOC	24	100.00	459	99.566	0.941
Recurvirostridae				20	83.33	184		0.38
<i>Himantopus mexicanus</i>	<i>Candelerero americano</i>	R	HIMMEX	19	79.17	183	99.457	0.375
<i>Recurvirostra americana</i>	<i>Avoceta americana</i>	T	RECAME	1	4.17	1	0.543	0.002
Scolopacidae				21	87.50	5,817		11.92
<i>Actitis macularius</i>	<i>Playero alzacolita</i>	R	ACTMAC	19	79.17	101	1.736	0.207
<i>Tringa flavipes</i>	<i>Patamarilla menor</i>	M	TRIFLA	13	54.17	94	1.616	0.193
<i>Calidris minutilla</i>	<i>Correlimos menudo</i>	M	CALMIN	17	70.83	2,364	40.640	4.845
<i>Calidris melanotos</i>	<i>Correlimos pectoral</i>	T	CALMEL	2	8.33	20	0.344	0.041
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	<i>Costurero piquilargo</i>	M	LIMSCO	13	54.17	1,281	22.022	2.625
<i>Gallinago delicata</i>	<i>Agachona</i>	M	GALDEL	8	33.33	64	1.100	0.131
<i>Phalaropus tricolor</i>	<i>Falaropo de Wilson</i>	M	PHATRI	11	45.83	1,893	32.543	3.880
Laridae				4	16.67	57		0.12
<i>Leucophaeus pipixcan</i>	<i>Gaviota de Franklin</i>	T	LEUPIP	3	12.50	56	98.246	0.115
<i>Larus delawarensis</i>	<i>Gaviota piquianillada</i>	T	LARDEL	1	4.17	1	1.754	0.002

Tabla 2. Abundancia por muestreo, por especie y por familia. Riqueza observada, riqueza acumulada y riqueza estimada (Chao 2), diversidad específica (índice de Shannon-Wiener) por muestreo de aves en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala.

<i>Especie</i>	feb 1	feb 2	mar 1	mar 2	abr 1	abr 2	may 1	may 2	jun 1	jun 2	jul 1	jul 2	ago 1	ago 2	sep 1	sep 2	oct 1	oct 2	nov 1	nov 2	dic 1	dic 2	ene 1	ene 2	Total	
Anatidae	1117	1425	1437	962	806	179	19	141	118	106	114	92	163	108	291	858	1236	1829	1294	1778	1874	2595	2032	1747	22321	
<i>Chen caerulescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	
<i>Anas strepera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	11	39	
<i>Anas americana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	17	31	
<i>Anas platyrhynchos</i>	15	0	35	30	13	12	7	95	94	73	36	25	84	48	0	22	0	4	15	0	28	155	49	24	864	
<i>Anas discors</i>	5	3	4	7	7	6	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	19	11	4	19	19	9	33	12	162	
<i>Anas cyanoptera</i>	0	15	11	12	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	9	19	11	19	19	20	153	
<i>Anas clypeata</i>	746	1026	834	408	555	3	8	0	0	0	0	0	0	0	211	634	1019	1117	736	962	912	1052	873	1054	12150	
<i>Anas acuta</i>	115	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	28	103	77	57	332	89	204	12	32	30	1083	
<i>Anas crecca</i>	156	310	215	19	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	262	162	406	304	252	266	156	2516	
<i>Oxyura jamaicensis</i>	80	67	338	486	216	158	4	46	24	33	76	67	79	60	51	98	120	368	36	281	396	1096	718	423	5321	
Podicipedidae	39	4	6	5	3	0	0	0	2	7	0	7	9	14	9	26	13	34	20	23	24	21	29	9	304	
<i>Podilymbus podiceps</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	1	0	0	1	0	1	1	3	1	1	1	1	15
<i>Podiceps nigricollis</i>	39	4	6	5	3	0	0	0	2	4	0	5	9	13	9	26	12	34	19	22	21	20	28	8	289	
Ardeidae	3	3	220	23	2	1	22	2	0	15	12	41	57	64	22	1669	319	1299	1027	434	1494	12	24	68	6833	
<i>Ardea herodias</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ardea alba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	1	0	0	0	0	5	10
<i>Egretta thula</i>	0	2	0	0	2	1	7	1	0	8	9	4	5	8	6	0	2	4	3	3	3	1	4	2	75	
<i>Egretta caerulea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	
<i>Egretta tricolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Bubulcus ibis</i>	3	1	220	23	0	15	1	0	7	3	37	52	55	10	1669	315	1295	1024	430	1491	11	19	60	6741		
<i>Butorides virescens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
Threskiornithinae	450	1300	0	1	1	3	7	54	14	11	6	0	7	0	18	10	57	0	1	0	0	0	1	3	1944	
<i>Plegadis chihi</i>	450	1300	0	1	1	3	7	54	14	11	6	0	7	0	18	10	57	0	1	0	0	0	1	3	1944	
Rallidae	497	555	275	251	150	275	26	171	252	236	432	431	401	238	101	77	1368	1169	589	697	646	747	653	636	10873	
<i>Porzana carolina</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Gallinula galeata</i>	3	3	3	7	1	4	0	0	0	2	4	0	1	1	1	0	1	4	1	2	2	4	7	6	57	
<i>Fulica americana</i>	494	552	272	243	149	271	26	171	252	234	428	431	400	237	100	77	1367	1165	588	695	643	743	646	630	10814	
Charadriidae	34	39	22	10	13	3	10	8	11	24	12	24	17	17	3	23	23	11	30	20	38	42	16	11	461	
<i>Charadrius semipalmatus</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Charadrius vociferus</i>	34	38	22	10	12	3	10	8	11	24	12	24	17	17	3	23	23	11	30	20	38	42	16	11	459	
Recurvirostridae	10	29	4	5	4	4	5	3	3	0	0	1	0	0	4	10	9	15	8	11	16	9	12	22	184	
<i>Himantopus mexicanus</i>	10	29	4	5	4	4	5	3	3	0	0	0	0	0	4	10	9	15	8	11	16	9	12	22	183	
<i>Recurvirostra americana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Scolopacidae	305	631	267	234	148	166	48	1	0	0	0	1	445	556	75	697	67	91	61	130	460	452	681	301	5817	
<i>Actitis macularius</i>	1	2	3	2	9	6	34	1	0	0	0	0	2	2	0	5	1	6	2	4	5	5	3	8	101	
<i>Tringa flavipes</i>	12	17	12	16	3	0	1	0	0	0	0	0	6	3	1	0	0	0	2	9	2	0	10	94		
<i>Calidris minutilla</i>	188	390	193	127	86	8	13	0	0	0	0	0	2	0	78	2	41	21	100	292	229	436	158	2364		
<i>Calidris melanotos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	3	0	0	0	0	0	0	0	0	20	
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	91	215	59	89	31	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	36	26	16	143	207	235	111	1281	
<i>Gallinago delicata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	12	8	11	9	7	14	64		
<i>Phalaropus tricolor</i>	13	7	0	0	19	130	0	0	0	0	1	443	546	72	595	61	6	0	0	0	0	0	0	0	1893	
Laridae	0	0	0	0	0	38	17	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57	
<i>Leucophaeus pipixcan</i>	0	0	0	0	0	38	17	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	56	
<i>Larus delawarensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	
Abundancia	2455	3986	2231	1491	1127	669	154	380	400	399	576	598	1099	997	523	3370	3092	4448	3030	3094	4552	3878	3448	2797	48794	
Riqueza por muestreo	18	20	16	18	19	15	13	9	7	10	9	11	11	14	17	17	19	19	20	22	21	20	23	25		
Riqueza acumulada	18	21	22	23	23	24	24	24	24	25	25	26	26	27	30	32	32	32	32	34	34	34	36	36		
Riqueza estimada Chao2	158.45	26.21	27.00	28.16	30.87	31.97	33.03	33.31	35.65	36.88	39.33	40.67	41.53	40.56	41.11	40.79	40.18	39.66	40.12	39.65	39.44	38.66	38.41	38.05		
Diversidad	2.01	1.81	1.89	1.82	1.62	1.65	2.30	1.41	1.08	1.36	0.94	1.04	1.44	1.39	1.84	1.53	1.47	1.71	1.74	1.90	1.98	1.86	2.03	1.91		

3.2. Abundancia y riqueza específica

La abundancia total acumulada fue de 48,794 registros (Tabla 1), con una abundancia máxima en diciembre de 4,552 registros, y la mínima en mayo con 154 registros (Figura 3). Las dos especies más abundantes del estudio, *Anas clypeata* (12,150 registros) y *Fulica americana* (10,873 registros), alcanzan sus picos máximos y mínimos en octubre y mayo respectivamente. La tercera especie en importancia por su abundancia es *Bubulcus ibis* (6,741 registros), seguida de *Oxyura jamaicensis* (5,321 registros) (Tabla 2).

La estimación de la riqueza esperada a través del índice de Chao 2, determinó un estimado de 38 especies, el cual representa un número cercano al acumulado de 36 especies obtenido en nuestro estudio (Figura 4). En enero se registró la máxima riqueza, con 12 especies residentes y 9 migratorias. La mínima riqueza de especies se registró en mayo y julio con 9 especies, todas ellas residentes (Figura 3). La diversidad calculada con el índice de Shannon-Wiener indicó que el primer muestreo de mayo fue el más diverso (Tabla 2), indica que la abundancia estuvo repartida equitativamente entre las especies, en comparación con los demás muestreos.

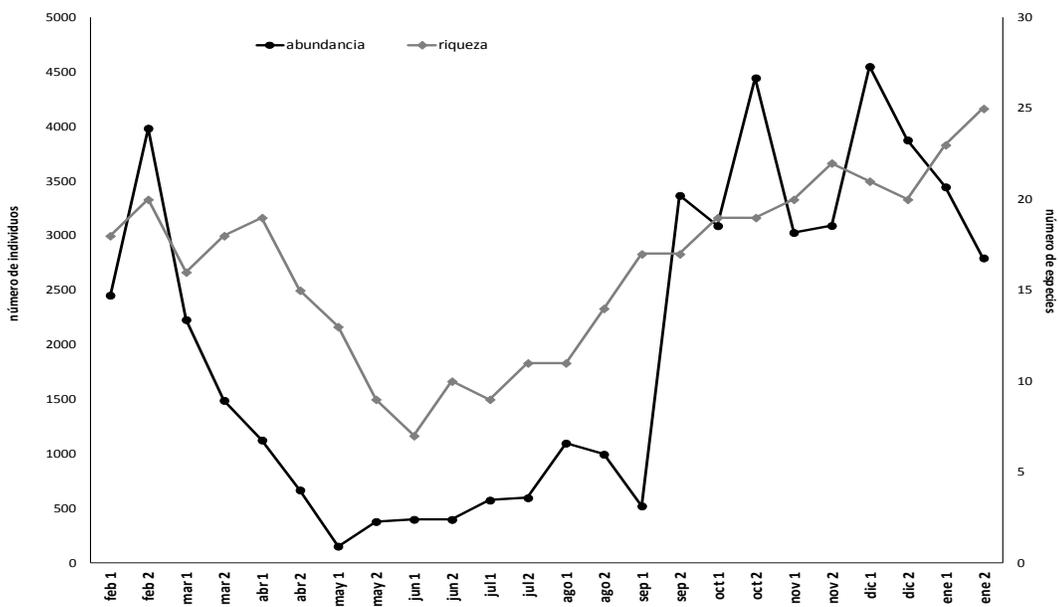


Figura 3. Fluctuaciones por muestreo de abundancia y riqueza de especies de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco ($r^2=0.605$, $P<0.01$).

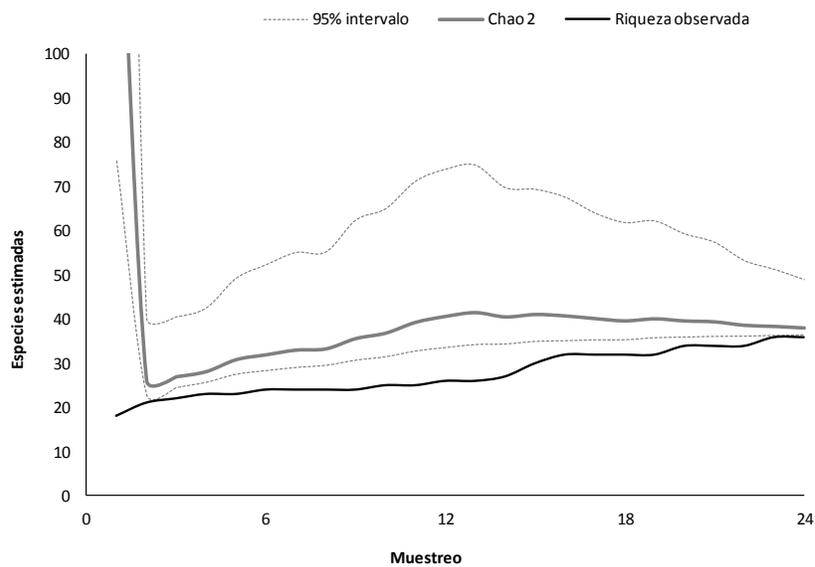


Figura 4. Riqueza de especies para las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco estimada por muestreo calculada con el índice no paramétrico Chao2.

3.3. Variación mensual por familias

El porcentaje de individuos presentes de cada familia varía en el periodo del estudio (Figura 5). Para empezar, en los periodos febrero-abril y octubre-enero los anátidos son lo más abundantes, a causa de los registros de *Anas clypeata*. Otras especies de anátidos, como *A. acuta*, *A. creccas* y *A. cyanoptera*, se registran de octubre a enero, pero están ausentes en periodos reproductivos (Tabla 2). La presencia y ausencia de especies migratorias de anátidos se refleja en la fluctuación anual de la familia. Luego, en mayo, junio y julio, los rálidos aumentan su abundancia por *Fulica americana*. La familia Scolopacidae domina en agosto por el registro de *Phalaropus tricolor*, ave migratoria; y en septiembre domina la familia Ardeidae, debido principalmente a *Bubulcus ibis*. Después, los láridos tienen presencia sólo en los meses de abril y mayo con registros de *Leucophaeus pipixcan*. Los zambullidores (Podicipedidae) se observan todo el año de forma constante, al igual que Recurvirostridae y Charadriidae. Se registran dos especies de zambullidores (Podicipedidae) (Tabla 1), en particular *Podiceps nigricollis* en todos los muestreos y con crías en época reproductiva. Las garzas (Ardeidae) son constantes en todos los periodos y muestran un incremento en la época invernante. Finalmente, Threskiornithidae tiene despuntes en sus abundancias en febrero y mayo, pero su presencia en el ensamble es baja en los demás muestreos.

3.4. Jerarquización del ensamble por familia y especies

Se jerarquizaron las familias y especies de la comunidad de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, por medio del diagrama de Olmstead y Tukey (Figuras 6a y 6b).

Las familias dominantes del ensamble fueron Anatidae (24 muestreos, 22,321 registros), Rallidae (24 muestreos, 10,873 registros), Ardeidae (23 muestreos, 6,833 registros) y Scolopacidae (21 muestreos, 5,817 registros). La familia Charadriidae (24 muestreos, 461 registros), Podicipedidae (20 muestreos, 304 registros) y Recurvirostridae (20 muestreos, 184 registros) son familias constantes a lo largo del año con unas frecuencias relativas entre 80% y 100% pero bajas abundancias (de 180 a 450 registros). Threskiornithidae se clasifica como familia ocasional en 17 muestreos presentes y abundancias acumuladas de 1,944 registros, abundancia por debajo de la media total. En el grupo de familias raras se encuentran los

Láridos, registrados sólo en 4 muestreos y 57 registros en los meses de abril y mayo. En la categorización por especies, 16 especies se consideran dominantes, 4 especies constantes y 16 especies (44%) en categoría rara con baja abundancia y baja frecuencia relativa.

3.5. Variación del cuerpo de agua

El registro de la variación del cuerpo de agua a lo largo del periodo de estudio, demostró que de febrero a mayo el cuerpo de agua decrece hasta su mínimo: 30.1 hectáreas. A partir de las primeras lluvias a mediados de mayo, el cuerpo de agua fluctúa ligeramente, para alcanzar su máximo en septiembre con 66.9 hectáreas. Posteriormente, se inicia de nuevo el descenso al finalizar la temporada de lluvias (Figura 7).



Figura 5. Variación mensual por familia del porcentaje de individuos de las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala.

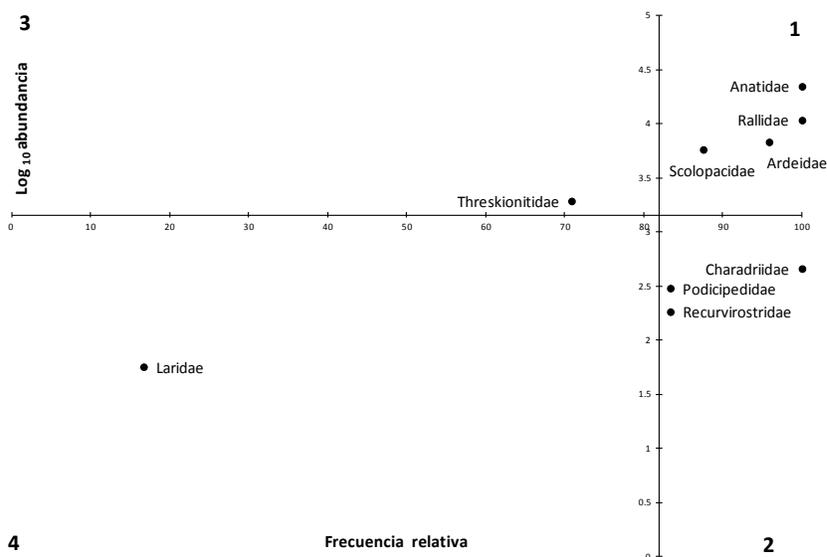


Figura 6a. Diagrama de Olmstead y Tukey por **familia** para el periodo de muestreo de las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. Cruce de ejes en media de frecuencia y media de abundancia (81.94, 3.16). Cuadrante (1) dominantes, (2) constantes, (3) ocasionales y (4) raras.

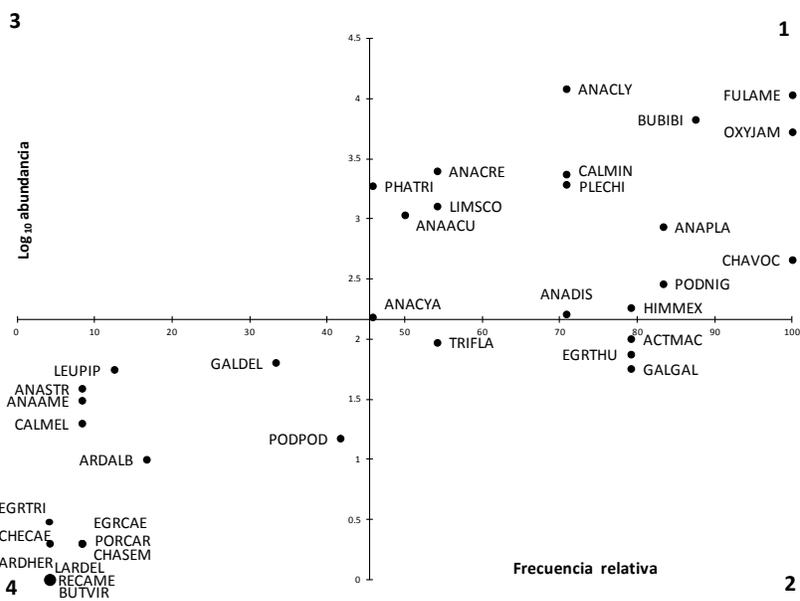


Figura 6b. Diagrama de Olmstead y Tukey por **especie** para el periodo de muestreo de las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. Cruce de ejes en media de frecuencia y media de abundancia (45.49, 2.16). Cuadrante (1) dominantes, (2) constantes, (3) ocasionales y (4) raras. Ver tabla 2 para nomenclatura de especies.

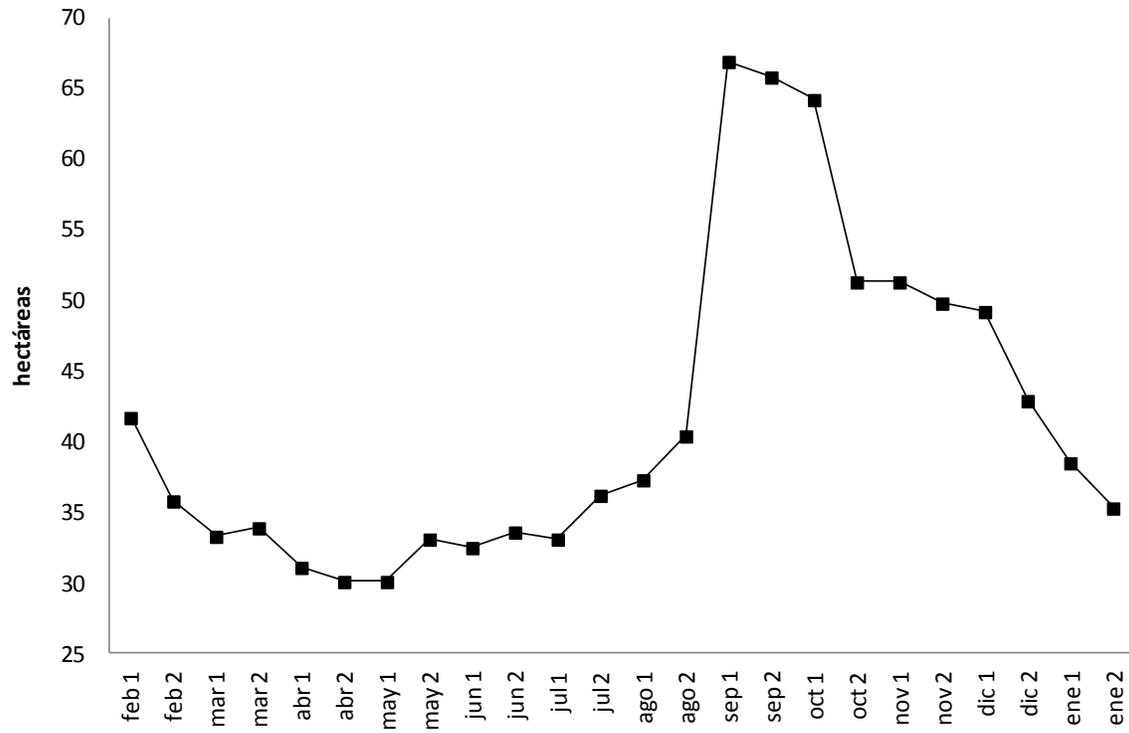


Figura 7. Fluctuación de las hectáreas del cuerpo de agua de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, de febrero 2011 a enero 2012 de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala.

4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que la laguna de Acuitlapilco, en Tlaxcala, alberga numerosas especies de aves acuáticas, y la resaltan como un importante reservorio para este grupo. Nuestros datos muestran que la mayor abundancia y riqueza de especies se presenta durante el otoño e invierno, coincidiendo con la época de migración de las especies neárticas, y con el incremento del tamaño del cuerpo de agua, lo que genera un ensamble dinámico en el periodo de estudio. Hay que destacar que las 36 especies de aves acuáticas registradas en nuestra investigación representan el 12% de las especies reportadas para este grupo en México (Howell y Webb 1995), y el 57% de las aves acuáticas reportadas para Tlaxcala (Fernández y cols. 2007). De las 36 especies, *Chen caerulescens* (Anatidae) es nuevo registro para el estado de Tlaxcala (Fonseca y cols., en preparación).

El dinamismo del ensamble de aves en la laguna de Acuitlapilco se debe principalmente a la variación de abundancias entre los muestreos y a la presencia/ausencia de especies. Sin embargo, la diversidad de la laguna se ve afectada por el reparto no equitativo de abundancias, concentradas en pocas especies dominantes. En particular, al comparar mayo —máxima diversidad— con junio —mínima diversidad—, ambos con el mismo número de especies (nueve) y abundancias de 380 y 600 registros, respectivamente, pero en junio más del 60% de la abundancia del muestreo se registró con una especie (*Fulica americana*), la comparación evidencia cómo la abundancia de una especie dominante afecta al índice de diversidad calculado. Así, en el periodo de estudio, la presencia de cuatro especies dominantes: *Anas clypeata* en el otoño e invierno, *Fulica americana* en época reproductiva, *Bubulcus Ibis* en los meses de octubre y noviembre, y *Oxyura jamaicensis* en invierno, impactan en la diversidad calculada. Entonces, los incrementos de abundancia, aunados al de la riqueza en los meses no reproductivos, no reflejan un aumento de la diversidad, debido a las especies dominantes en cada muestreo. Las variaciones en diversidad resultan, por tanto, de la variación conjunta de dos componentes: riqueza (número de especies) y equitatividad (grado de uniformidad de las abundancias relativas de las especies) (López de Casenave y Marone 1996). Las fluctuaciones de abundancias y riqueza de especies en ambientes acuáticos responden —como se ha propuesto— a la variación drástica del ambiente, desplazamientos a

escala regional y/o por la llegada de especies migratorias en época no reproductiva (Amat 1984, Colenwell y Taft 2000, Shanbhag y Borges 2008). Para empezar, la respuesta de cada especie a la variación drástica del ambiente dependerá de los requerimientos particulares de cada una de ellas (Weller 1999, Blanco 2000). Así, en nuestro estudio, las abundancias de algunas especies varían al modificarse las áreas de forrajeo por la estacionalidad del agua. Por ejemplo, se observó que *Calidris minutilla* y *Limnodromus scolopaceus* tienen los máximos en sus abundancias en diciembre, enero y febrero, época en la que las áreas de agua somera (profundidad de agua menor a 5 cm, aproximadamente) y zonas lodosas quedan expuestas con la disminución del nivel de agua de la laguna. Otra especie, *Anas crecca*, requiere principalmente de áreas de aguas con vegetación poco profundas y lodosas —disponibles cuando el cuerpo de agua ha llegado a un nivel estable pero aún mantiene un nivel suficiente para encharcar las áreas de su preferencia—, por lo que sus abundancias parecen estar acordes con la disponibilidad de estas áreas de noviembre a enero. En definitiva, la disponibilidad del recurso determina las abundancias de algunas especies (Wiens 1977, Amat y Ferrer 1988, Fortuna 2003).

Por otro lado, nuestros resultados sugieren que las abundancias de las especies residentes fluctúan con las migraciones, ya sean poblaciones que se desplazan a escala regional o que llegan en época de invernada. En el caso de *Fulica americana* —especie residente— sus abundancias son inconstantes (incluso cuando las poblaciones migratorias han abandonado la laguna), en particular de mayo a septiembre, pues en este periodo esperaríamos estabilidad en las abundancias de la población residente. Estas fluctuaciones indican la existencia de movimientos regionales de individuos que buscan hábitats alternativos para obtener recursos. Otra especie que presentó fluctuaciones erráticas fue *Anas platyrhynchos diazi*, especie residente incluida en la NOM-059-SEMARNAT-2010 con categoría de amenazada (SEMARNAT 2010). Al igual que *Fulica americana* sus fluctuaciones impredecibles pueden ser asociadas con desplazamientos regionales en busca de recurso. De esta manera, y como se ha sugerido para otros sistemas lacustres, las fluctuaciones en abundancias de aves acuáticas podrían estar reflejando la estacionalidad de los niveles de agua (Fortuna 2003, González-Gajardo y cols. 2009, Ma y cols. 2010), que afectan el recurso

disponible, permitiendo la coexistencia de más o menos individuos por especie en determinadas épocas del año. Adicionalmente, estos desplazamientos a escala regional pueden beneficiar a las poblaciones residentes, ya que se estaría promoviendo el flujo génico de las poblaciones.

Finalmente, la composición del ensamble resulta dinámica por las migraciones en época no reproductiva de aves neárticas. Hay que destacar que la riqueza de especies que presenta la laguna de Acuitlapilco es alta para un cuerpo de agua de apenas 70 hectáreas en época de lluvias, comparada con la riqueza que presentan otros cuerpos de agua de la región, como la presa de Atlangatepec (87 especies reportadas por Fernández en 2005) con superficie 17 veces mayor. Es decir, la laguna de Acuitlapilco registra el 44 por ciento de las especies reportadas para la presa de Atlangatepec (designada desde 2008 como sitio RAMSAR). Gran parte de esta riqueza de la laguna se debe a 16 especies (45 por ciento del total), clasificadas como especies raras de acuerdo con el diagrama de Olmstead y Tukey (baja abundancia y baja ocurrencia), que apenas modifican las abundancias del ensamble. Este recambio de especies se debe a la llegada de aves neárticas en época no reproductiva y a aquellas especies migratorias que usan la laguna como sitio de parada o tránsito. Así, de las 10 especies de anátidos registrados (Anatidae), siete son migratorias neárticas que pasan la temporada de invierno en territorio mexicano. Por otro lado, de las siete especies de la familia Scolopacidae, seis son migratorias o transitorias. En particular, *Phalaropus tricolor* (Scolopacidae), especie transitoria, se observa en la laguna durante su paso migratorio por el país (WHSRN 2007): de áreas de reproducción (Estados Unidos y Canadá) a áreas de invernada (Argentina) en agosto y septiembre, y viceversa en abril y mayo. Los registros de esta especie parecen indicar que llegaron dos pulsos migratorios en agosto y septiembre. Así pues, la presencia de especies migratorias y transitorias determina la riqueza de especies del ensamble.

5. CONCLUSIÓN

Por la variación de las abundancias y composición de especies, el ensamble de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, resultó dinámico en el periodo de estudio. Esta dinámica puede ser una consecuencia de fluctuaciones en abundancia en respuesta a cambios del ambiente, y de movimientos poblacionales regionales y migratorios neárticos (de septiembre a abril). Asimismo, se demostró como las especies migratorias y transitorias aportan riqueza al ensamble.

Desde el punto de vista de la conservación, por la presencia de especies residentes en época reproductiva y con polluelos como *Anas platyrhynchos diazi*, *Oxyura jamaicensis*, *Podiceps nigricollis*, *Fulica americana* y *Gallinula galeata*, y por las especies migratorias registradas junto con el registro ocasional de aves en su paso migratorio por territorio mexicano, indican que esta laguna es un importante reservorio de aves acuáticas que contribuye a la riqueza avifaunística regional. Por todo ello, la conservación de este cuerpo de agua sometido a grandes presiones antropogénicas (por su cercanía a la ciudad y a zonas de cultivo de las poblaciones aledañas) requiere de legislaciones apropiadas y urgentes para su protección.

6. REFERENCIAS

- Aguilar V. 2003. Aguas continentales y diversidad biológica de México: un recuento actual. *Biodiversitas* 48: 2-16.
- Amat J. 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola* 31: 61-79.
- Amat J. 1984. Ecological segregation between red-crested pochard *Netta rufina* and pochard *Aythya ferina* in a fluctuating environment. *Ardea* 72: 229-233.
- Amat J y Ferrer X. 1988. Respuesta de los patos invernantes en España a diferentes condiciones ambientales. *Ardeola* 35 (1): 59-70.
- AOU (American Ornithologists' Union) (online). 2011. Check-list of North American Birds. <www.aou.org/checklist/north/> (consultado en julio 2012).
- Blanco D. 2000. Los humedales como hábitat de aves acuáticas. *Boletín Unesco, Uruguay*. pp. 208-217.
- Borges DS y 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 (11): 182-186.
- Colwell MA y Taft OW. 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth. *Waterbirds* 23 (1): 45-55.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) 2010. Delegación Tlaxcala. Datos proporcionados el 10 de diciembre del 2011.
- Elmberg J, Nummi P, Pöysä H y Sjöberg K. 1994. Relationships between species number, lake size and resource diversity in assemblages of breeding waterfowl. *Journal of Biogeography* 21: 75-84.
- Fernández J, Windfield-Pérez J y Corona MC. 2007. Tlaxcala. En Ortiz-Pulido R, Navarro-Sigüenza A, Gómez de Silva H, Rojas-Soto O, Peterson T A. (Eds.), *Avifaunas Estatales de México*. CIPAMEX: 137-164.
- Fortuna MA. 2003. Dependencia hídrica de la comunidad ornítica acuática de la laguna de Manjavacas: la importancia de la desecación estival. *Oxyura* 11 (1): 85-98.
- González-Gajardo A, Sepúlveda PV y Schlatter R. 2009. Waterbird assemblages and habitat characteristics in wetlands: influence of temporal variability on species-habitat relationships. *Waterbirds* 32: 225-233.}

- Howell SNG y Webb S. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press. New York.
- López de Casenave J y Marone L. 1996. Efectos de la riqueza y de la equitatividad sobre los valores de diversidad en comunidades de aves. *Ecología* 10: 447-455.
- López de Casenave J. 2001. Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte. Tesis doctoral, capítulo IV. Universidad de Buenos Aires. <http://www.ege.fcen.uba.ar/Ecodes/Publicaciones.htm>.
- Luevano J, Mellink E y Riojas-López M. 2010. Plovers breeding in the highlands of Jalisco, Aguascalientes, Zacatecas and San Luis Potosí, Central Mexico. *Western North American Naturalist* 70:121-125.
- Ma Z, Cai Y, Li B y Chen J. 2010. Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands* 30: 15-27.
- Mellink E. 2005. Current status of research on the shorebirds, marshbirds and waders of the peninsula of Baja California. pp. 149-150 en C. John Ralph and Terrell D. Rich (Eds.). *Bird Conservation Implementation and Integration in the Americas: Proceedings of the Third International Partners in Flight Conference 2002*. General Technical Report PSW-GTR-191. vol. 1. Pacific Southwest.
- Mellink E y Riojas-López M. 2009. Waterbirds and human-related threats to their conservation in laguna Cuyutlán, Colima, México. *Revista de Biología Tropical*: 571-12.
- Munguía P, López P, Fortes I y Brush T. 2005. Seasonal changes in waterbird habitat and occurrence in laguna de Sayula, western Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50: 318-322.
- Pineda-López R y Arellano-Sanaphre A. 2010. Noteworthy records of aquatic birds in the state of Querétaro, México. *Huitzil* 11: 49-59.
- Raese AA, Petrie SA y Nudds TD. 2007. Waterfowl abundance and diversity in relation to season, wetland characteristics and land-use in semi-arid South Africa. *African Zoology* 42 (1): 80-90.
- Sartor OW. 1989. Notes on the Rail *Rallus longirostris* in the highlands of central Mexico. *The Wilson Bulletin* 101:117-120.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección Ambiental Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección. México, DF.

- Shanbhab AB y Borges SD. 2008. Influence of innate wetland characteristics on site selection by wintering waterbirds in tropical freshwater wetlands. Proceedings of Taal 2007: The 12th World Lake Conference: 110-115.
- Sibley DA. 2003. The Sibley Field Guide to Birds of Western North America. Knopf Publishing Group.
- Sokal, RR y Rohlf FJ. 1981. Biometry. Freeman, New York.
- Van Perlo B. 2006. Birds of Mexico and Central America: Princeton University Press.
- Villamagna A, Murphy BR y Trauger DL. 2010. Behavioral Response of American Coots (*Fulica americana*) to Water Hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Lake Chapala, Mexico. Waterbirds 33: 550-555.
- Weller MW. 1999. Wetland birds: habitat resources and conservation implications. Cambridge University Press.
- WHSRN (2007) Status of the shorebirds of conservation concern for the Western Hemisphere. Western Hemisphere Shorebird Reserve Network, Manomet, MA. <http://www.whsrn.org/about-shorebirds/shorebird-status>. Consultado en julio 2012.
- Wiens JA. 1977. On competition and variable environments. American Scientist 65 (5): 590-597.

Primero, fue necesario civilizar al hombre en su relación con el hombre. Ahora, es necesario civilizar al hombre en su relación con la naturaleza y los animales.

VICTOR HUGO

El auténtico conservacionista es alguien que sabe que el mundo no es una herencia de sus padres, sino un préstamo de sus hijos.

JJ AUDUBON

Salvaguardar el medio ambiente... Es un principio rector de todo nuestro trabajo en el apoyo del desarrollo sostenible; es un componente esencial en la erradicación de la pobreza y uno de los cimientos de la paz.

KOFI ANNAN

CAPÍTULO II

Variación del cuerpo de agua y la respuesta del ensamble de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala

Resumen. El presente capítulo describe la variación del cuerpo de agua y su relación con la dinámica del ensamble de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, en Tlaxcala. Con las abundancias y riqueza determinadas en el monitoreo realizado de febrero 2011 a enero del 2012, se establecieron tres temporadas de similitud por composición de especies y abundancias que se asociaron a las fluctuaciones del cuerpo de agua (contracción, crecimiento). Los resultados obtenidos indican que las variaciones estacionales del cuerpo de agua permiten albergar un número variable de individuos y de riqueza de especies debido a la modificación y creación de nuevos hábitats que son aprovechados por las especies oportunamente. El comportamiento de las abundancias y riqueza de especies tanto de residentes como migratorias, evidencian como la variación del nivel de agua afecta la composición del ensamble. Programas de conservación relacionados con esta laguna deberían respetar la fluctuación estacional del cuerpo de agua que le confiere gran dinamismo al ensamble. Nuestros resultados resaltan la necesidad del establecimiento de adecuados programas de rescate conservación de este cuerpo de agua que ha perdido volumen y extensión por las presiones antropogénicas a las que se halla sometido y que actualmente está desprotegido por la legislación.

1. INTRODUCCIÓN

Los humedales son ecosistemas productivos, ricos en diversidad (Aguilar 2003, Kingsford y cols. 2004), y dinámicos entre ciclos estacionales. La forma en que se estructuran las comunidades en estos ambientes variables es motivo de estudio hasta la fecha. En la década de los setenta, se propuso la competencia interespecífica como una fuerza estructuradora de las comunidades (Schoener 1974, Wiens 1977), pero su importancia varía con la intensidad de cambio del ambiente, siendo menos relevante en ambientes variables que en estables (Trammer 1969, Wiens 1977, Nudds 1983, DuBowoy 1988). Las comunidades en ambientes que presentan estacionalidad y perturbación varían espacial y temporalmente con respecto a la disponibilidad de recursos, respondiendo con cambios en la composición del ensamble, de forma que se evidencian los efectos de la estacionalidad o perturbación (Amat y Ferrer 1988, Elmberg y cols. 1994, Fortuna 2003, Raeside y cols. 2007). En este sentido, los humedales sometidos a un régimen hidrológico impredecible y variable son un buen sistema para documentar la respuesta de las aves ante una variación estacional que afecta a características

determinantes en la elección de sitios de forrajeo, anidación y/o descanso (Williams 1996, Taft y cols. 2002, Ma y cols. 2010), tanto de especies residentes como migratorias.

Las características del humedal a las que responden las aves son diversas (conectividad con otros cuerpos de agua, fluctuación del agua, profundidad, vegetación, topografía, extensión, salinidad, entre otros). Varios estudios han explicado la relevancia de cada una de ellas, tanto en humedales naturales como en artificiales, para la diversidad de especies reproductivas y migratorias con fines de conservación (Colwell y Oring 1988, Skagen y Knopf 1994, Colwell y Taft 2000, Borges y Shanbhag 2008, Shanbhag y Borges 2008). Por ejemplo, Kingsford y cols. (2004) evidenciaron cómo la variación del nivel de agua, con sus crecimientos y contracciones posteriores, resulta indispensable para mantener la productividad en ecosistemas acuáticos, determinando la diversidad. Otros estudios, como el de González-Gajardo (2009), evaluó la riqueza, abundancia y diversidad de aves acuáticas en los humedales en Chile, encontrando que estas son determinadas por características relativas a la profundidad, área, perímetro, vegetación y fluctuación del agua.

Abordar la variación estacional del cuerpo de agua implica evaluar la respuesta de los ensamblajes. Amat (1984) analizó la respuesta de las poblaciones de aves acuáticas ante las fluctuaciones de la superficie del agua en 31 lagunas andaluzas (España) durante un ciclo anual; y concluyó que los cambios mensuales en composición y diversidad están influidos por la estacionalidad del cuerpo de agua. Por su parte, Fortuna (2003) estudió el patrón temporal de abundancia, riqueza y diversidad de la comunidad de aves acuáticas en la laguna de Manjavacas (Cuenca, España), con una dinámica interanual de dos ambientes: permanencia de agua y total desecación, demostrando una reducción de riqueza y abundancia en el periodo de secas con respecto a la permanencia de agua. Así, estos trabajos enfatizan que la composición de los ensamblajes viene determinada por la variación estacional del agua que afecta a determinadas características del humedal, estructurando las comunidades a diferentes escalas espaciales y temporales (Kingsford y cols. 2004).

En México, los estudios sobre comunidades acuáticas en zonas costeras son numerosos (Cupul-Magaña 1999, Cupul-Magaña 2000, Barragán y cols. 2002, Campos y cols. 2005, Mellink y de la Riva 2005, Palacio-Núñez 2006). Sin embargo, los trabajos en sistemas lagunares son escasos (Ramírez-Bastida y cols. 2000, Pineda-López y Arellano-Sanaphre 2010), y raramente han abordado el papel de la variación estacional del cuerpo de agua como fuerza que estructura la comunidad (ver Hernández-Vázquez 2005).

Por lo anterior, en el estado de Tlaxcala, México, la laguna de Acuitlapilco —que depende exclusivamente de la precipitación para mantener el nivel del agua y, por tanto, presenta condiciones ambientales heterogéneas en un periodo anual— resulta un lugar idóneo para estudiar cómo la riqueza y abundancia del ensamble de aves acuáticas responde a la variación del cuerpo de agua. Particularmente, en este capítulo se evalúa el dinamismo del ensamble, tanto de aves residentes como migratorias, en relación a la variación de la superficie de la laguna.

2. METODOLOGÍA

2.1. Área de estudio

El presente estudio se realizó en la laguna de Acuitlapilco, que se localiza en la parte sur del estado de Tlaxcala a 4.5 kms al sureste de Tlaxcala de Xicohtécatl, ciudad capital del estado, entre los municipios de Tlaxcala y Tepeyanco, con coordenadas extremas al norte 19°44', al sur 19°06' de latitud norte; al este 97°38' y al oeste 98°43' de longitud oeste (Figura 1) (INEGI 2000). El cuerpo de agua es variable a lo largo del año y el aporte de agua es principalmente por agua de lluvia. La laguna tiene una cuenca de captación de 10.3 km², la precipitación media anual es de 839.3 mm tomando como estación base al Observatorio Meteorológico de la ciudad de Tlaxcala, y considerando un periodo de observación de 40 años (1967-2006). El volumen escurrido medio anual es de 1.97 millones de m³. El almacenamiento que llega a tener la laguna generalmente desaparece en el estiaje, y en época de precipitaciones la laguna conserva un espejo de agua muy variable (CONAGUA 2010). En la temporada de lluvias, la profundidad alcanza un máximo de 1.80 m, y en época de secas, un máximo de 80 cm.

Dada la fluctuación del cuerpo de agua y la estacionalidad, la composición de la vegetación en el cuerpo de agua y zona perimetral experimenta gran variación a lo largo del año, siendo más o menos frondosa según la estación. La vegetación predominante en la zona perimetral corresponde a *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Cyperus hermaphroditus* (Jacq.) Standl. *Gnaphalium luteo-album* L., *Paspalum distichum* L., *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. En la zona de cultivos colindantes al cuerpo de agua encontramos *Zea mays*. En zona de transición con el cuerpo de agua domina *Echinochloa holciformis* (Kunth) Chase y *Polygonum punctatum* Ell. Al interior del cuerpo de agua encontramos principalmente *Juncus arcticus* Willd y *Polygonum punctatum* Ell.

2.2. Muestreo de aves acuáticas

Utilizamos la base de datos obtenida para el monitoreo de aves acuáticas cuya metodología fue descrita en el capítulo I. Para cada individuo observado se registró la profundidad del agua en la zona observada y el tipo de vegetación presente o ausente. Previo al inicio de los muestreos de aves en la laguna de Acuitlapilco, se categorizó al cuerpo de agua siguiendo la propuesta de Pöysä (1983), caracterizando profundidad del agua y vegetación presente. Para diferenciar la profundidad del agua se designaron cinco categorías: (AP) aguas profundas, con profundidad mayor a 30 cm, (AM) aguas medias, con profundidad entre 10 cm y 30 cm aproximadamente, (AS) aguas someras, hasta 10 cm de profundidad, (LD) zonas lodosas y (SEC) zonas secas.

Posteriormente, se establecieron como hábitats la combinación de profundidad con presencia o ausencia de vegetación, quedando como categorías: (AP) aguas profundas con más de 30 cm de profundidad sin vegetación emergente, (APV) aguas profundas de más de 30 cm de profundidad con vegetación emergente, (AM) aguas medias de profundidad mayor a 10 cm y menor a 30 cm sin vegetación emergente, (AMV) aguas de profundidad mayor a 10 cm y menor a 30 cm con vegetación emergente, (AS) aguas de profundidad menor a 10 cm sin vegetación emergente, (ASV) aguas de profundidad menor a 10 cm con vegetación emergente, (LD) lodo sin vegetación emergente, (LDV) lodo con vegetación emergente, (SEC) seco sin vegetación, (SECV) seco vegetación perimetral y (SECVI) seco con vegetación interior al cuerpo de agua.

De esta manera, con los datos sobre la dinámica en la abundancia y riqueza de las especies de aves determinadas en la laguna, y con las características del hábitat en el que fueron observados (profundidad, profundidad-vegetación), pudimos explorar su posible relación con la variación del cuerpo de agua cuyo monitoreo es detallado a continuación.

2.3. Cuerpo de agua

De forma simultánea al monitoreo quincenal realizado para el registro de las aves en la laguna, se determinó por medio de un GPS (Garmin modelo Oregon 300), la superficie del cuerpo de agua en hectáreas. Con esta información se pudieron generar mapas sobre la superficie cubierta por la laguna, y determinar los cambios mensuales en ganancia o pérdida de área. Para evaluar la profundidad del agua en las diversas partes de la laguna se tomó trimestralmente las profundidades del cuerpo de agua en puntos al interior y zonas perimetrales de la laguna. Asimismo, mensualmente se tomaron las profundidades de las áreas perimetrales encharcadas.

2.4. Análisis de datos

2.4.1. Agrupación de muestreos respecto al cuerpo de agua

Con el fin de establecer temporadas de muestreos con características comunes de riqueza y abundancia de aves acuáticas y, además, que vayan a la par con la variación del agua, se llevó a cabo un análisis de similitud entre muestreos. Para ello, se realizó una matriz de abundancias por especie y por muestreo del ensamble de aves acuáticas que se sometió a un agrupamiento de similitud con el índice de Bray Curtis (el dendograma se obtuvo con el programa Past 2.10). Posteriormente, para obtener un nivel de similitud que permitiera un criterio objetivo de corte para las agrupaciones, se calculó la media de la matriz de similitud con el índice de Bray-Curtis por medio del programa R-project (R Development Core Team 2012) con el paquete VEGAN 2.0-3 (2012). Debido a que este criterio generó diez grupos de muestreos que mostraron poca relación con las características estacionales del cuerpo de agua, se decidió ajustar la línea de corte de las agrupaciones a un nivel de similitud menor al de la media con el objetivo de establecer grupos que mantuvieran una relación con la dinámica de crecimiento-contracción del cuerpo de agua. Finalmente, las temporadas agruparon muestreos que fueron posteriormente comparados.

2.4.2. Composición del ensamble por categorías: residentes, migratorios y transitorios

Se siguió el estatus de las especies establecido en el capítulo I (metodología), y se analizaron las abundancias por estatus de las especies. Esta división en tres categorías nos permitió aislar los cambios en riqueza y abundancia determinados por las migraciones estacionales en la temporada no reproductiva principalmente, ya que México ofrece sitios de parada e invernada para muchas especies neárticas.

2.4.3. Abundancias y cuerpo de agua

Para determinar si la medida a correlacionar con las abundancias era el perímetro o la superficie, se correlacionaron ambas medidas con el fin de poder establecer una medida única si fuese posible. Adicionalmente, y para explorar la relación de las abundancias de aves acuáticas con la variación del cuerpo de agua, se correlacionó, primero, la superficie de agua (hectáreas) con la abundancia total por muestreo; luego, la superficie con la abundancia de especies residentes; y finalmente, la superficie con abundancias de especies migratorias y transitorias. Las correlaciones se realizaron con el coeficiente de correlación de Pearson, con el programa SPSS statistics 17.0.

2.4.4. Abundancias entre temporadas

Se realizó una estandarización de las abundancias, dividiendo las abundancias acumuladas por el número de puntos de observación del muestreo correspondiente. Así, se obtuvo una medida uniforme. Posteriormente, se realizó un análisis no paramétrico de varianza de Kruskal Wallis para evaluar posibles diferencias de las abundancias (1) de cada temporadas por zonas (profundidad, profundidad-vegetación); (2) entre temporadas; (3) entre zonas (profundidad, profundidad-vegetación); y (4) de aves residentes/migratorias entre temporadas.

2.4.5. Diversidad por temporada

La diversidad de las temporadas se cuantificó con el índice de Shannon-Wiener:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Donde H' es el índice de Shannon-Wiener, p_i es la abundancia relativa de la especie y se calcula n_i/N ; siendo n_i el número de individuos de la especie i y N el número total de individuos de la muestra.

3. RESULTADOS

3.1. Agrupaciones de los muestreos con respecto al cuerpo de agua

La riqueza y abundancia del ensamble de aves acuáticas derivó en tres grupos de muestreos (Figura 1), que guardan una relación con la superficie del cuerpo de agua (Figuras 2). De este modo, se establecieron tres temporadas para el ciclo de estudio: (T1) de febrero a mayo, (T2) de mayo a septiembre y (T3) de septiembre a enero. Así, T1 agrupa siete muestreos marcados por la contracción paulatina de 10 ha del cuerpo de agua. La temporada T2 agrupa ocho muestreos, caracterizados por temporada de lluvia, donde el cuerpo de agua fluctúa desde el mínimo hasta alcanzar el máximo en septiembre. T3 agrupa nueve muestreos, donde el cuerpo de agua decrece 30 ha desde su punto máximo. En particular, la T3 corresponde a la temporada de llegada de aves migratorias y mayor superficie del cuerpo de agua (Figura 1 y Figura 2).

3.2. Composición del ensamble por familia entre temporadas

La composición del ensamble a nivel familia cambia entre temporadas (Tabla 1, Figura 3). Así, en T1 la familia dominante es Anatidae con un 48% del ensamble. Particularmente, *Anas clypeata*, especie migratoria, aporta el 60% de los registros (Tabla 1). En T2, la familia Rallidae representa el 46% del total del ensamble, cuyos registros corresponden a *Fulica americana*, especie residente (Tabla 1). Y finalmente, en T3 nuevamente la familia Anatidae domina el ensamble con el 49% del total, debido principalmente al aporte de las especies migratorias (7 especies de 10). En esta misma temporada, la familia Ardeidae aumentan sus abundancias hasta 20 % del ensamble, por la presencia de *Bubulcus Ibis*. Así, la presencia de individuos residentes o migratorios en mayor o menor cantidad van definiendo la dinámica del ensamble entre temporadas.

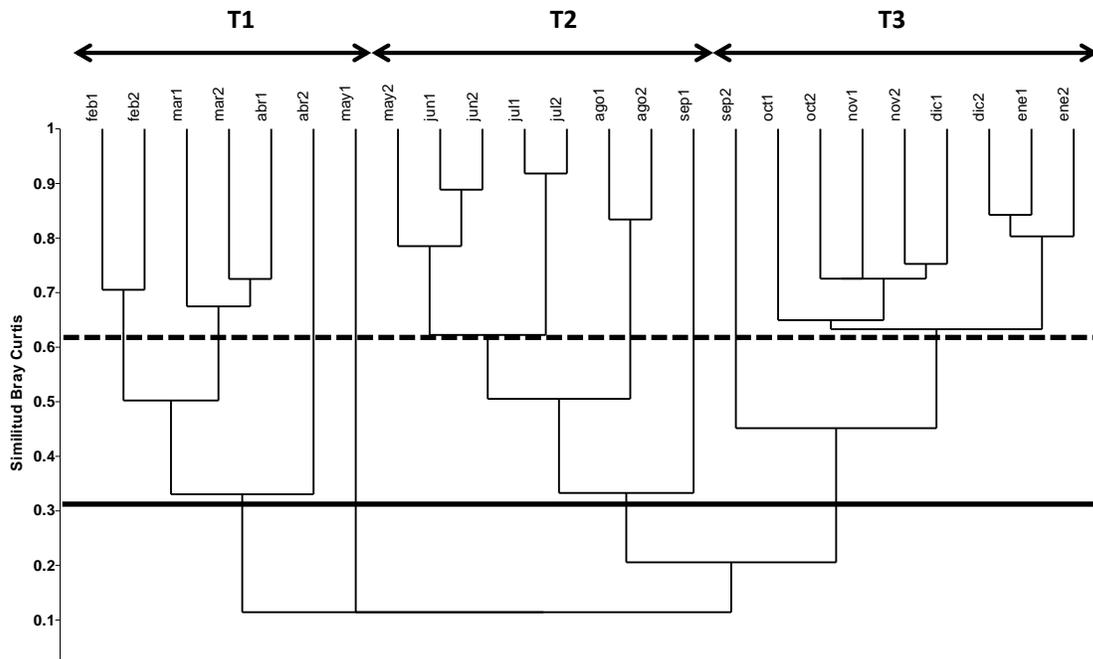


Figura 1. Dendrograma del análisis de similitud con índice de Bray Curtis (programa Past 2.10) para abundancias por especie por muestreo. La línea horizontal punteada representa la media de la matriz de similitud con el índice de Bray Curtis (0.625). La línea horizontal sólida marca el nivel de similitud que se ajusta mejor a la variación del cuerpo de agua en el tiempo (0.310).

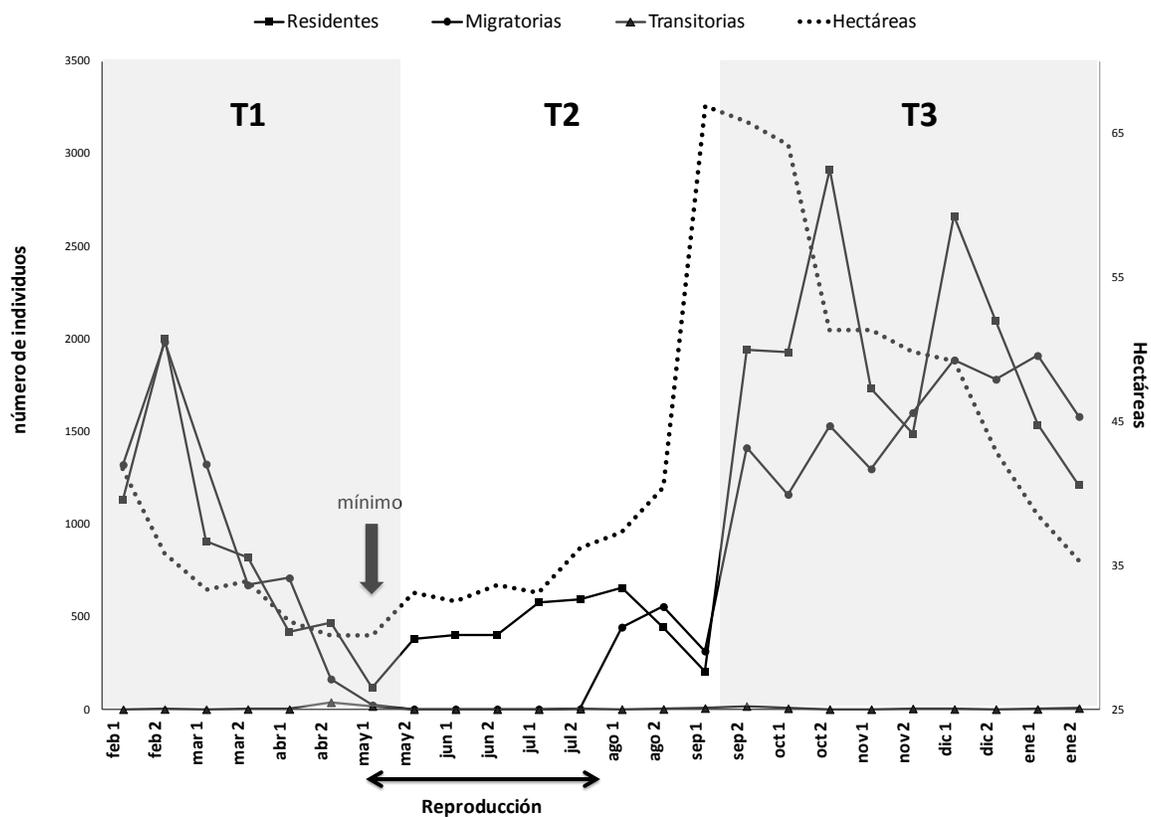
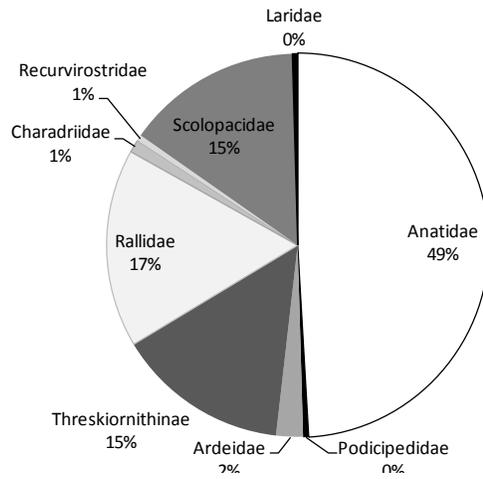


Figura 2. Abundancias de aves residentes, migratorias y transitorias para el ciclo de estudio (dividido por temporadas) para la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. La fluctuación del cuerpo de agua (hectáreas) se muestra con línea punteada. La flecha sólida vertical indica la superficie mínima del cuerpo de agua. La línea sólida horizontal comprende los meses de reproducción para las especies migratorias presentes en la laguna.

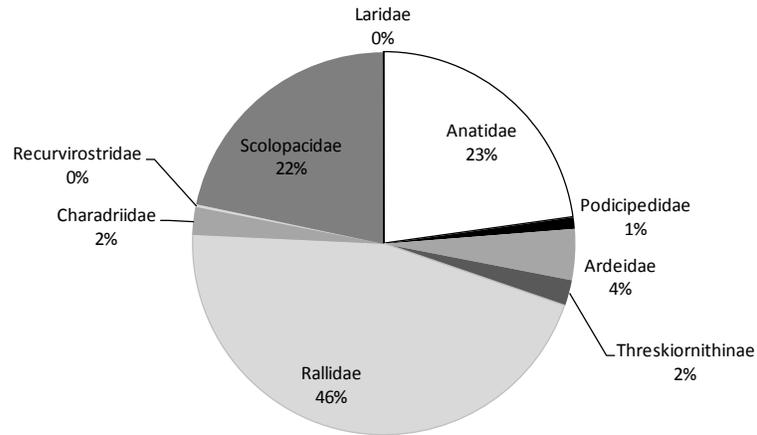
Tabla 1. Estatus estacional (R) residente, (M) migratorio y (T) transitorio. Frecuencia de ocurrencia absoluta (FA; número de conteos en donde estuvo presente) y relativa (FR; porcentaje de conteos presente) de las familias y especies de aves que se observaron en la laguna de Acuitlapilco. Abundancia absoluta (AA) por familia y especie, abundancia relativa (ARF: porcentaje de abundancia respecto a la familia; ART: porcentaje de abundancia respecto al total de la temporada). Periodo de muestreo de febrero 2011 a enero 2012.

Especie	Estatus	Código	T1 (n=7) febrero - mayo					T2 (n=8) mayo - septiembre					T3 (n=9) septiembre - enero						
			FA	FR	AA	ARF	ART	FA	FR	AA	ARF	ART	FA	FR	AA	ARF	ART		
Anatidae			7	100.00	5945			8	100.00	1133			22.79	9	100.00	15243			48.07
<i>Chen caerulescens</i>	T	CHECAE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	11.11	2	0.01	0.01	
<i>Anas strepera</i>	M	ANASTR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	22.22	39	0.26	0.12	
<i>Anas americana</i>	M	ANAAME	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	22.22	31	0.20	0.10	
<i>Anas platyrhynchos</i>	R	ANAPLA	6	85.71	112	1.88	0.92	7	87.50	455	40.16	9.15	7	77.78	297	1.95	0.94		
<i>Anas discors</i>	R	ANADIS	6	85.71	32	0.54	0.26	2	25.00	3	0.26	0.06	9	100.00	127	0.83	0.40		
<i>Anas cyanoptera</i>	M	ANACYA	4	57.14	46	0.77	0.38	-	-	-	-	-	7	77.78	107	0.70	0.34		
<i>Anas clypeata</i>	M	ANACLY	7	100.00	3580	60.22	29.56	1	12.50	211	18.62	4.24	9	100.00	8359	54.84	26.36		
<i>Anas acuta</i>	M	ANAACU	2	28.57	119	2.00	0.98	1	12.50	28	2.47	0.56	9	100.00	936	6.14	2.95		
<i>Anas crecca</i>	M	ANACRE	5	71.43	707	11.89	5.84	-	-	-	-	-	8	88.89	1809	11.87	5.71		
<i>Oxyura jamaicensis</i>	R	OXYJAM	7	100.00	1349	22.69	11.14	8	100.00	436	38.48	8.77	9	100.00	3536	23.20	11.15		
Podicipedidae			5	71.43	57		0.47	6	75.00	48		0.97	9	100.00	199		0.63		
<i>Podilymbus podiceps</i>	R	PODPOD	-	-	-	-	-	3	37.50	6	12.50	0.12	7	77.78	9	4.52	0.03		
<i>Podiceps nigricollis</i>	R	PODNIG	5	71.43	57	100.00	0.47	6	75.00	42	87.50	0.84	9	100.00	190	95.48	0.60		
Ardeidae			7	100.00	274		2.26	7	87.50	213		4.28	9	100.00	6346		20.01		
<i>Ardea herodias</i>	T	ARDHER	-	-	-	-	-	1	12.50	1	0.47	0.02	-	-	-	-	-		
<i>Ardea alba</i>	T	ARDALB	-	-	-	-	-	1	12.50	2	0.94	0.04	3	33.33	8	0.13	0.03		
<i>Egretta thula</i>	R	EGRTHU	4	57.14	12	4.38	0.10	7	87.50	41	19.25	0.82	8	88.89	22	0.35	0.07		
<i>Egretta caerulea</i>	T	EGRCAE	-	-	-	-	-	1	12.50	1	0.47	0.02	1	11.11	1	0.02	0.00		
<i>Egretta tricolor</i>	T	EGRTRI	-	-	-	-	-	1	12.50	3	1.41	0.06	-	-	-	-	-		
<i>Bubulcus ibis</i>	R	BUBIBI	5	71.43	262	95.62	2.16	7	87.50	165	77.46	3.32	9	100.00	6314	99.50	19.91		
<i>Butorides virescens</i>	T	BUTVIR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	11.11	1	0.02	0.00		
Threskiornithinae			6	85.71	1762		14.55	5	62.50	110		2.21	5	55.56	72		0.23		
<i>Plegadis chihi</i>	R	PLECHI	6	85.71	1762	98.33	14.55	5	62.50	110	100.00	2.21	5	55.56	72	100.00	0.23		
Rallidae			7	100.00	2029		16.75	8	100.00	2262		45.49	9	100.00	6582		20.76		
<i>Porzana carolina</i>	T	PORCAR	1	14.29	1	0.05	0.01	-	-	-	-	-	1	11.11	1	0.02	0.00		
<i>Gallinula galeata</i>	R	GALGAL	6	85.71	21	1.03	0.17	5	62.50	9	0.40	0.18	8	88.89	27	0.41	0.09		
<i>Fulica americana</i>	R	FULAME	7	100.00	2007	98.92	16.57	8	100.00	2253	99.60	45.31	9	100.00	6554	99.57	20.67		
Charadriidae			7	100.00	131		1.08	8	100.00	116		2.33	9	100.00	214		0.67		
<i>Charadrius semipalmatus</i>	T	CHASEM	2	28.57	2	1.53	0.02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Charadrius vociferus</i>	R	CHAVOC	7	100.00	129	98.47	1.06	8	100.00	116	100.00	2.33	9	100.00	214	100.00	0.67		
Recurvirostridae			7	100.00	61		0.50	4	50.00	11		0.22	9	100.00	112		0.35		
<i>Himantopus mexicanus</i>	R	HIMMEX	7	100.00	61	100.00	0.50	3	37.50	10	90.91	0.20	9	100.00	112	100.00	0.35		
<i>Recurvirostra americana</i>	T	RECAME	-	-	-	-	-	1	12.50	1	9.09	0.02	-	-	-	-	-		
Scolopacidae			7	100.00	1799		14.85	5	62.50	1078		21.68	9	100.00	2940		9.27		
<i>Actitis macularius</i>	R	ACTMAC	7	100.00	57	3.17	0.47	3	37.50	5	0.46	0.10	9	100.00	39	1.33	0.12		
<i>Tringa flavipes</i>	M	TRIFLA	6	85.71	61	3.39	0.50	2	25.00	9	0.83	0.18	5	55.56	24	0.82	0.08		
<i>Calidris minutilla</i>	M	CALMIN	7	100.00	1005	55.86	8.30	1	12.50	2	0.19	0.04	9	100.00	1357	46.16	4.28		
<i>Calidris melanotos</i>	T	CALMEL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	22.22	20	0.68	0.06		
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	M	LIMSCO	6	85.71	507	28.18	4.19	-	-	-	-	-	7	77.78	774	26.33	2.44		
<i>Gallinago delicata</i>	M	GALDEL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	88.89	64	2.18	0.20		
<i>Phalaropus tricolor</i>	M	PHATRI	4	57.14	169	9.39	1.40	4	50.00	1062	98.52	21.36	3	33.33	662	22.52	2.09		
Laridae			2	28.57	55		0.45	1	12.50	1		0.02	1	11.11	1		0.00		
<i>Leucophaeus pipixcan</i>	T	LEUPIP	2	28.57	55	100.00	0.45	1	12.50	1	100.00	0.02	-	-	-	-	-		
<i>Larus delawarensis</i>	T	LARDEL	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	11.11	1	100.00	0.00		
Total Migratorias				8 especies	6,194				5 especies	1,312				11 especies	14,162				
Total Transitorias				3 especies	58				6 especies	9				7 especies	34				
Total Residentes				12 especies	5,861				13 especies	3,651				13 especies	17,513				
Total Abundancia por temporada							12,113					4,972						31,709	
H' (Diversidad Shannon-Wiener)							2.153					1.721						2.063	

T1
febrero - mayo



T2
mayo-septiembre



T3
septiembre - enero

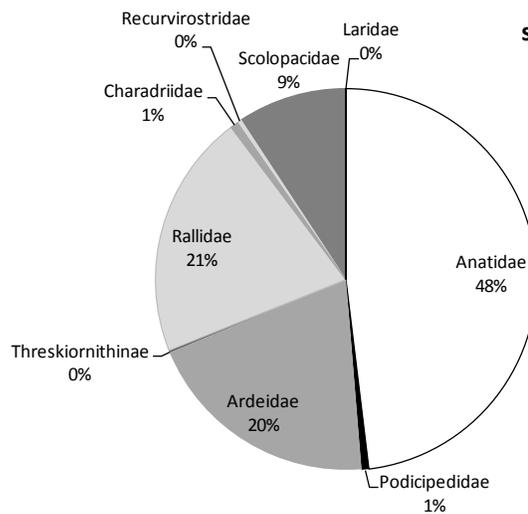


Figura 3. Abundancia relativa de las familias por temporada (T1, T2 y T3) en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. Periodo de muestreo de febrero 2011 a enero 2012.

3.3. Composición del ensamble por categoría: residentes, migratorias y transitorias

De acuerdo al estatus de las especies (Tabla 1), el ensamble muestra una variación en su composición dependiendo de la temporada. Las especies residentes fueron 13 y correspondieron a 8 familias, 11 especies migratorias de dos familias —Anatidae y Scolopacidae—, y 12 especies transitorias que correspondieron a 7 familias. Las residentes estuvieron presentes todo el año con abundancias fluctuantes. De esta forma, cuando el cuerpo de agua alcanzó sus mínimos (en T2), y cuando el hábitat es más homogéneo, estuvieron presentes menos individuos de especies residentes y sus abundancias no se mantuvieron estables. Un ejemplo serían *Fulica americana* y *Oxyura jamaicensis* (Figuras 4), las cuales registraron menos individuos en la temporada T2.

Las especies migratorias estuvieron ausentes en T2 (Figura 2), temporada que coincide con su época reproductiva en áreas de origen. *Anas clypeata* ilustró las variaciones de abundancia de este grupo (Figura 4), que en la temporadas T1 y T3 guardan relación al cuerpo de agua pero en T2 (temporada no reproductiva) estuvo ausente. El último grupo, las transitorias, están presentes todo el año en baja abundancia. En abril y en septiembre muestran picos en sus abundancias por el registro de *Phalaropus tricolor* y *Leucophaceus pipixcan* en su paso por la región (Tabla 1, Figura 2). Estas especies responden principalmente a una explotación oportunista en su ruta migratoria enriqueciendo la diversidad en la laguna.

3.4. Abundancias y superficie del cuerpo de agua

La correlación entre perímetro y superficie del cuerpo de agua (en hectáreas) resultó altamente significativa ($r^2=0.876$, $P=0.000$), por lo que se decidió tomar la medida de superficie para las subsecuentes correlaciones. La correlación de las abundancias y superficie de la laguna por muestreo resultó significativa ($r^2=0.211$, $P<0.001$), al igual que al correlacionar la abundancia de especies residentes con la superficie ($r^2=0.253$, $P<0.05$) (Figuras 5 y 6). La correlación de especies migratorias no resultó significativa incluso al extraer los datos de los muestreos de mayo a septiembre, que corresponden a la época reproductiva de las especies, dónde no estuvieron presentes en los muestreos de la laguna. La correlación de transitorias no tiene

sentido a efectos de evaluar sus abundancias con el cuerpo de agua, ya que la explotación del recurso es ocasional.

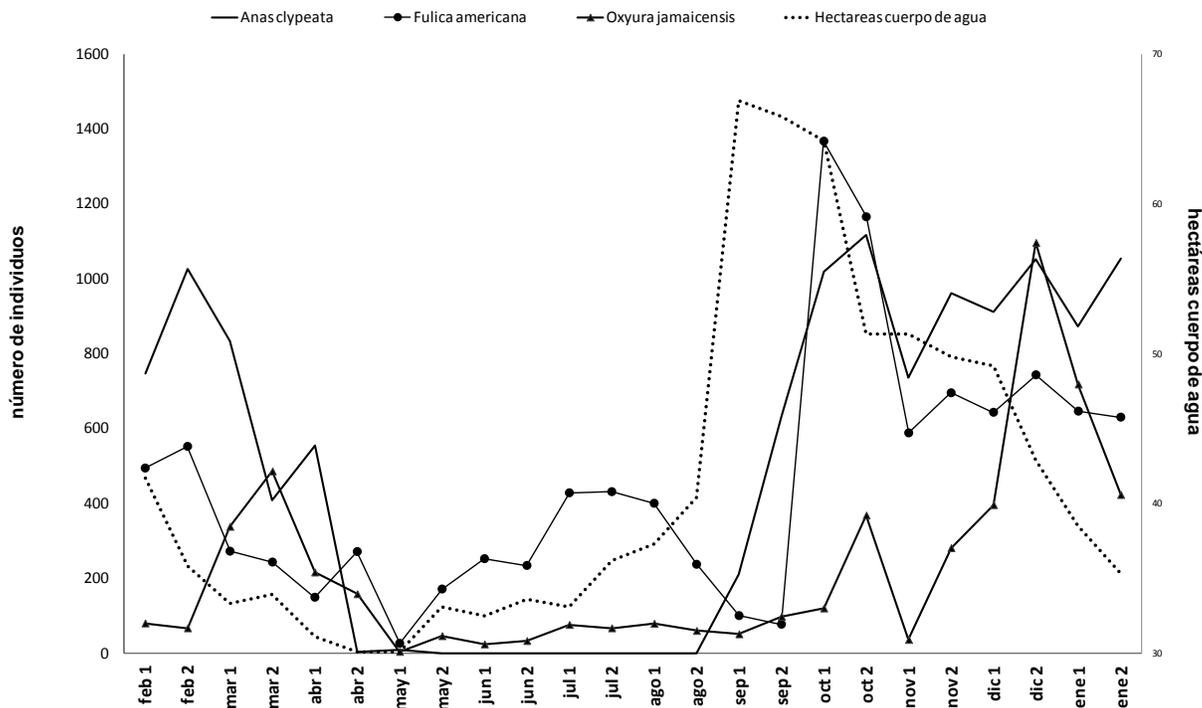


Figura 4. Abundancia por muestreo de *Anas clypeata* (migratoria), *Fulica americana* (residente) y *Oxyura jamaicensis* (residente) en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala.

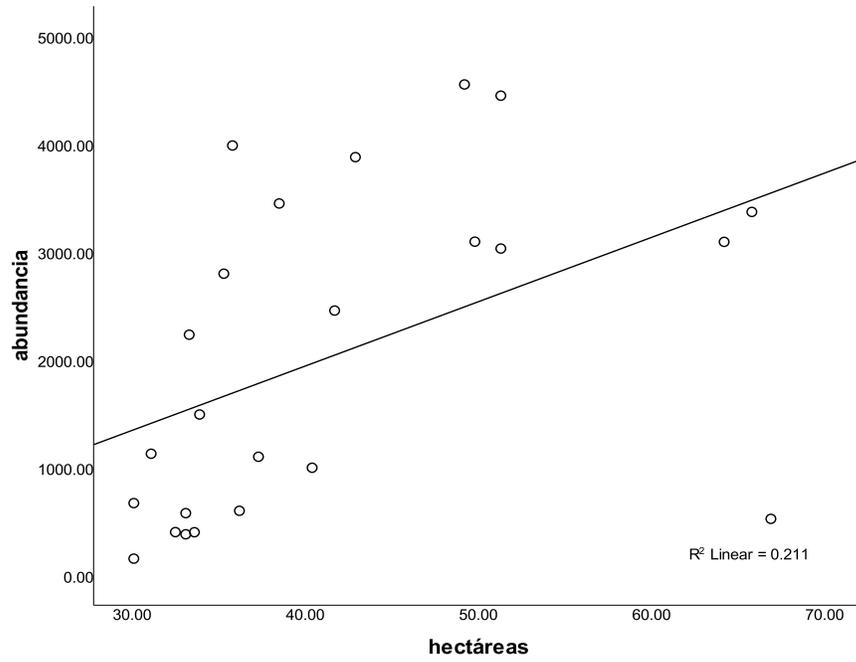


Figura 5. Correlación del cuerpo de agua y abundancia de todas las especies de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala ($r^2=0.211$, $P<0.001$).

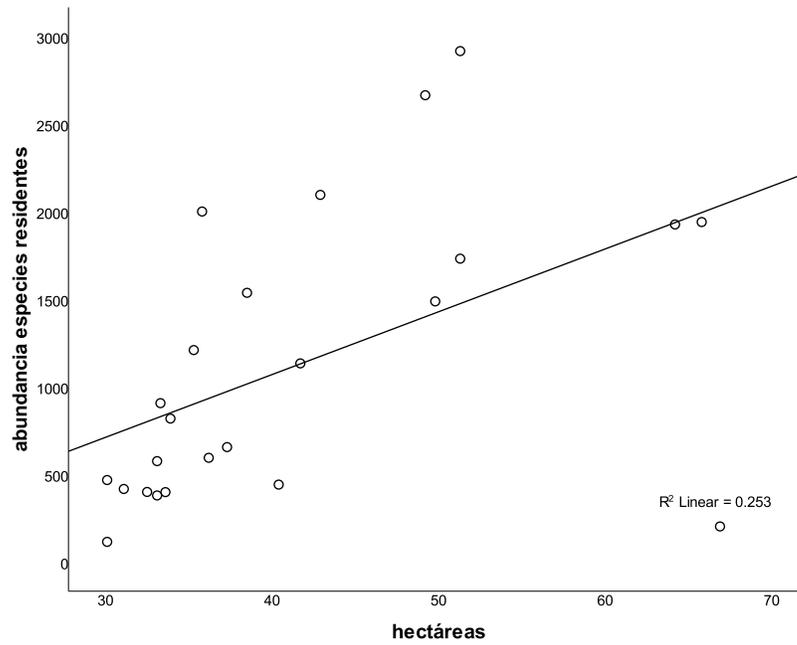


Figura 6. Correlación del cuerpo de agua y abundancia de especies residentes de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala ($r^2=0.253$, $P<0.05$).

3.5. Abundancias entre temporadas

La prueba de Kruskal Wallis determinó que las abundancias entre temporadas (T1, T2 y T3) muestran diferencias ($H=16.340$, $gl=2$, $P=0.0003$). De esta forma, la temporada T3 registró la abundancia máxima, y la mínima se registró en T2. Las diferencias entre abundancias por zonas, tanto para profundidad ($H=56.552$; $gl=4$, $P<0.0001$) como profundidad con presencia o ausencia de vegetación ($H=114.743$, $gl=10$, $P<0.0001$) muestran diferencias. Las abundancias acumuladas para todo el periodo de estudio se concentraron principalmente en aguas someras (AS) y aguas medias (AM), al igual que el número de especies que visitaron estas zonas. En todas las temporadas, más especies y más individuos visitaron las aguas someras que otras zonas. Las zonas lodosas (LD) casi no reciben visitantes en la T2, dado a que en esta temporada no están disponibles dichas zonas (Tabla 2 y Figura 7).

El análisis de abundancias de aves residentes ($H=15.033$, $gl=2$, $P=0.0005$) y de aves migratorias ($H=14.238$, $gl=2$, $P=0.0008$) indica que existen diferencias entre temporadas para ambas categorías (Figura 2). Tanto residentes como migratorias se presentaron en menor abundancia en T2 (mayo a septiembre) y en mayor abundancia en T3 (septiembre a enero).

Por temporada, existen diferencias por temporadas entre zonas (profundidad y profundidad-vegetación). Así, para T1 entre profundidad-vegetación ($H=40.590$, $gl=10$, $P<0.0001$), profundidad ($H=15.026$, $gl=4$, $P=0.0046$); para T2 entre profundidad-vegetación ($H=48.806$, $gl=10$, $P<0.0001$), profundidad ($H=19.845$, $gl=4$, $P<0.0005$); y finalmente para T3 entre profundidad-vegetación ($H=57.094$, $gl=10$, $P<0.0001$) y profundidad ($H=35.031$, $gl=4$, $P<0.0001$).

3.6. Superficie y profundidad del cuerpo de agua

La superficie del cuerpo de agua fluctuó entre 30 y 70 ha alcanzando su máximo en septiembre y el mínimo en mayo (Figura 6, capítulo I). Las zonas centrales del cuerpo de agua alcanzaron una profundidad máxima de 180 cm en septiembre, y en mayo su profundidad fue de 80 cm en los mismos puntos.

Por la topografía de la laguna, dónde existe una bañera principal que tiene una extensión aproximada de 30 a 35 ha, rodeada de terrenos de pendiente ligera, las zonas de encharcamiento de la laguna entre temporadas aproximadamente 30 ha, alcanzaron una profundidad máxima de 30 cm. Aquí se generaron nuevos hábitats con características no disponibles hasta que tiene lugar el crecimiento del cuerpo de agua y su posterior contracción. Así, un aproximado de 30 ha de aguas medias (hasta 30 cm) se van transformando en aguas someras y lodos en los meses de contracción del cuerpo de agua (de septiembre a marzo).

3.7. Diversidad por temporada

El índice de diversidad de Shannon-Wiener indica que T2 es menos diversa que las otras dos temporadas (Tabla 1 y Tabla 2). En T2, se registraron mas especies que en T1, con abundancia total menor, y seis especies se registraron con abundancias muy bajas de hasta 1 individuo. Adicionalmente, en T2, el 45% de la abundancia se concentró en una especie, *Fulica americana* (Tabla 1).

Las aguas medias y someras reciben un mayor número de especies y abundancias en todas las temporadas (Tabla 2). Particularmente, en la T3 (contracción del cuerpo de agua) se observa un incremento de abundancias y especies en aguas medias, someras y lodosas.

Tabla 2. Abundancia acumulada por profundidad y temporada; número acumulado de especies visitantes por profundidad y por temporadas para la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, en el periodo de estudio febrero 2011 a enero 2012. (AP) aguas de profundidad >30 cm; (AM) aguas de profundidad entre 10 y 30 cm; (AS) aguas de profundidad hasta 10 cm; (LD) zonas lodosas; (SEC) zonas secas; temporadas: (T1) de febrero a mayo; (T2) de mayo a septiembre; (T3) de septiembre a enero. (H') índice de Shannon-Wiener.

	AP		AM		AS		LD		SEC		Total	H'
	Ab	Sp										
T1	1641	10	689	12	1584	16	722	8	287	5	4923	2.153
T2	895	8	1001	7	1033	15	112	7	50	6	3091	1.721
T3	1196	8	3708	12	4654	22	1552	11	1011	7	12121	2.063
	3732		5398		7271		2386		1348		20135	

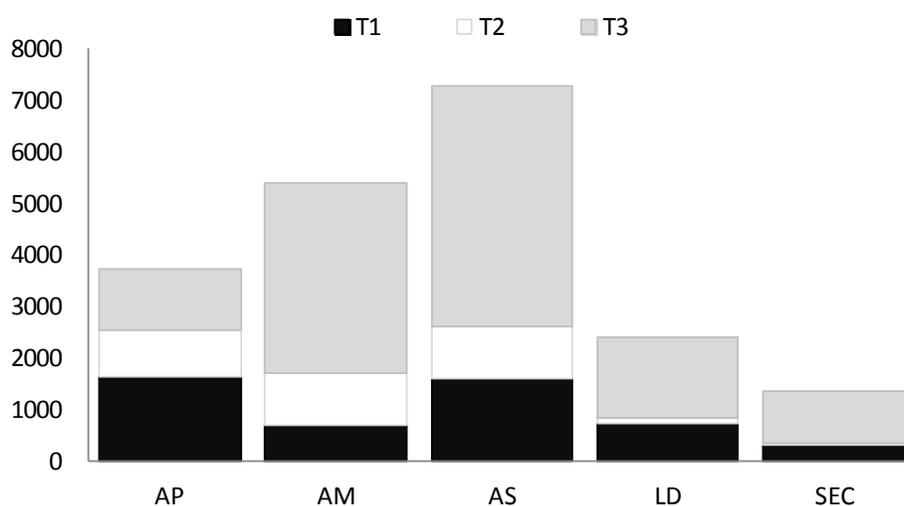


Figura 7. Abundancias acumuladas por profundidades y por temporadas para las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. Periodo de muestreo febrero 2011 a enero 2012. (AP) aguas de profundidad >30 cm; (AM) aguas de profundidad entre 10 y 30 cm; (AS) aguas de profundidad hasta 10 cm; (LD) zonas lodosas; (SEC) zonas secas; temporadas: (T1) de febrero a mayo; (T2) de mayo a septiembre; (T3) de septiembre a enero.

4. DISCUSIÓN

Las fluctuaciones de abundancias y riqueza de especies durante el periodo de estudio se explican por diversos factores relacionados con la variación del cuerpo de agua y con los movimientos migratorios de las especies. Así, la variación del cuerpo de agua afecta a la extensión de las zonas disponibles permitiendo el albergue de mayor número de individuos (abundancia), y también genera zonas con características diversas con la contracción del cuerpo facilitando la entrada y salida de especies (riqueza) al ensamble agua (Elmberg y cols. 1994, Paracuellos y Tellería 2004, González-Gajardo y cols. 2009). De esta manera, los análisis realizados en nuestro estudio muestran tres principales resultados en relación a cambios de abundancias (residentes y migratorias) y riqueza, que a continuación se discuten.

Primero, la variación de abundancias, en particular de las especies residentes, muestra una correlación con la variación de superficie de la laguna. Aun cuando este no es el único factor que explica estos cambios en abundancia, los resultados obtenidos sugieren que a mayor tamaño del humedal es posible albergar más individuos (Colwell y Taft 2000). Así, en la temporada que se inicia en septiembre (T3), la laguna mantiene niveles máximos de agua y con una superficie del doble con respecto a la temporada anterior (T2), con un incremento de abundancias acumuladas de 10 veces. En particular, la laguna alberga a un mayor número de individuos de las especies residentes con el incremento de hábitat. De acuerdo a otros estudios, podemos esperar que el número de individuos de especies residentes de patos (Anatidae) varíe con el tamaño del humedal, tal como ha demostrado Amat (1984) dado los requerimientos ecológicos de este grupo en cuanto a profundidad del cuerpo de agua. De esta forma, *Oxyura jamaicensis* incrementa su abundancia acumulada de 400 individuos antes del aumento de superficie de agua (T2) a 3,500 después del incremento de la laguna (T3). Esto se debe a que la laguna aumenta su profundidad de 80 cm en T2 a 180 cm en T3 (profundidad máxima) y su superficie se duplica, aumentando las áreas de forrajeo para esta especie. En el caso de *Fulica americana* las abundancias acumuladas se incrementan de 2,200 individuos en la T2 a 6,500 en T3. No obstante, el que ambas especies estén presentes en época reproductiva con presencia de polluelos (observación) y en menor abundancia, nos indica que la laguna constituye un

hábitat limitado por su tamaño y/o recurso para la reproducción de individuos de estas especies, en la temporada con menor extensión de cuerpo de agua.

Segundo, las especies migratorias que llegan a la laguna desde septiembre muestran fluctuaciones en sus abundancias, no correlacionado con la superficie del cuerpo de la laguna. Esto indica la existencia de otros factores, algunos de ellos consecuencia de la variación del cuerpo de agua como productividad, vegetación, disposición de hábitats; o simplemente los movimientos migratorios a diversas escalas, que pueden determinar fluctuaciones en abundancias y presencia de especies. A modo de ejemplo, los anátidos presentan menos individuos a medida que disminuye el tamaño de la laguna (en T1). Esto nos hace suponer que la laguna constituye un hábitat alternativo en su temporada de invernada, es decir, explotan el recurso si está disponible, realizando movimientos poblacionales a escala local o regional. Las abundancias de *Anas clypeata* —migratoria— mantienen una relación con el cuerpo de agua, hasta que abandonan la laguna al finalizar la temporada no reproductiva.

Tercero, la variación en la composición de especies del ensamble, la asociamos con la disponibilidad de hábitats que resultan de la fluctuación del cuerpo de agua. Esta fluctuación genera nuevos hábitats con diferentes características en el espacio y en el tiempo (Colwell y Taft 2000, Kingsford y cols. 2004), permitiendo el acceso de recursos a más especies, muchas de ellas que llegan en temporada de migración a la laguna. En la laguna de Acuitlapilco, el crecimiento del cuerpo de agua alcanza el máximo en el mes de agosto; y su posterior contracción, a partir de septiembre, genera hábitats no disponibles antes del crecimiento de la laguna, favoreciendo la entrada de especies al ensamble, como las vadeadoras (Charadriidae y Scolopacidae), garzas (Ardeidae) e ibis (Threskiornithinae) coincidiendo con su temporada migratoria.

En nuestro estudio, las especies vadeadoras muestran un comportamiento similar al encontrado por Hernández-Vázquez (2005), con mayor número de registros en zonas de poca profundidad. En este sentido, otros trabajos muestran resultados similares al nuestro. Por ejemplo, Skagen y Knopf (1994) evaluaron la respuesta de las aves vadeadoras migratorias en 30 humedales dinámicos en Kansas (EUA), y concluyeron que las aves vadeadoras explotan

las áreas de aguas someras y lodosas inmediatamente en cuanto aparecen en el humedal, como consecuencia de una conducta flexible y oportunista en la búsqueda de recursos. En nuestro trabajo, *Calidris minutilla* y *Limnodromus scolopaceus* —desde septiembre hasta abril—, explotan los hábitats de agua somera y lodosa (Figura 4, capítulo III) disponibles por la contracción del cuerpo de agua, y son más o menos abundantes de acuerdo a la cantidad de zonas de aguas someras y lodosas expuestas. Ambas especies abandonan la laguna una vez que se estabiliza el nivel de agua, pues ya no se encuentra disponible el tipo de hábitat que requieren.

Las garzas e ibis también se incorporan al ensamble con la aparición de nuevos hábitats de aguas menos profundas y con más vegetación que les sirve de protección para su descanso. De esta forma, *Bubulcus ibis* y *Plegadis chihi* descansan en zonas de vegetación inundada e interiores al cuerpo de la laguna, y forrajean en terrenos de cultivo encharcados, abundantes a partir de septiembre. Asimismo, los anátidos, como *Anas crecca*, se ven favorecidos por el encharcamiento de la laguna. Esta especie fue registrada principalmente en áreas lodosas y de profundidades menores a 15 cm, áreas que aumentan con la contracción del cuerpo de agua (Figura 4, capítulo III).

En relación a la diversidad y densidad de especies en la laguna, el aumento coincide con la contracción del cuerpo de agua en T3. De esta forma, las 35 ha de fluctuación del cuerpo de agua, con encharcamiento de áreas periféricas de poca pendiente y su posterior contracción, exponen hábitats que no están disponibles cuando la superficie de la laguna está por debajo de las 30 ha, aproximadamente, que llenan la bañera principal. Los hábitats de 5 a 30 cm de profundidad, que lentamente se convierten en zonas de aguas someras y lodosas durante la T3, permiten albergar más especies y en mayor abundancia (Williams 1996).

Finalmente, la existencia de otros cuerpos de agua en el estado (presa de Atlangatepec, presa de San Fernando, presa Lázaro Cárdenas, laguna de Vicencio), de mayor superficie que la laguna de Acuitlapilco, en un radio de 60 km, nos permite inferir que la laguna pone a disposición de las especies recursos suficientes para albergar a más individuos y más especies, coincidiendo con el crecimiento y contracción del cuerpo de agua. Esto evidencia que la

productividad de la laguna de Acuitlapilco, al igual que en otros humedales ya estudiados (Colwell y Taft 2000, Quinn y cols. 2000), se ve favorecida por niveles de agua inestables durante el año, posibilitando el albergue a más especies e individuos.

Con un enfoque conservacionista, es imprescindible que cualquier programa de recuperación de la laguna de Acuitlapilco considere el mantenimiento de la fluctuación del cuerpo de agua, ya que ésta aumenta la productividad y, en consecuencia, incrementa el dinamismo del ensamble. El conservar características que determinan el establecimiento de sitios de forrajeo o descanso para las aves acuáticas, como profundidad del cuerpo de agua, extensión del humedal, vegetación y espacios abiertos (Shangbag y Borges 2007), es determinante para mantener la diversidad. De esta manera, a escala regional, y considerando que los humedales poseen características dinámicas y las aves desarrollan conductas flexibles para aprovechar las ventajas que estos ofrecen a diversas escalas (Skagen y Knopf 1994), es necesario mantener y conservar cuerpos de agua cercanos, debido a que un solo humedal no puede proveer de todo el recurso que requieren las especies en el espacio y en el tiempo (Taft y cols. 2002). En definitiva, es importante no ignorar la pérdida histórica (por efecto antropogénico) que ha sufrido la laguna de Acuitlapilco con respecto a su superficie y volumen, pues pone en riesgo la diversidad existente.

5. CONCLUSIÓN

La diversidad de la laguna de Acuitlapilco en Tlaxcala, viene determinada por diversos factores relacionados directa o indirectamente con la fluctuación del cuerpo de agua. Directamente, el crecimiento del cuerpo de agua posibilita el albergue de mayores abundancias. Indirectamente, la fluctuación en este crecimiento genera habitats con características relacionadas con la contracción del cuerpo de agua. El grupo de especies migratorias, tanto neárticas como poblaciones locales o regionales, adquieren importancia para la diversidad de la laguna, ya que explotan los hábitats disponibles generados con la variación del cuerpo de agua.

6. REFERENCIAS

- Aguilar V. 2003. Aguas continentales y diversidad biológica de México: un recuento actual. *Biodiversitas* 48: 2-16.
- Amat J. 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola* 31: 61-79.
- Amat J y Ferrer X. 1988. Respuesta de los patos invernantes en España a diferentes condiciones ambientales. *Ardeola* 35 (1): 59-70.
- Barragán SJ, López-López E y Babb KA. 2002. Spatial and temporal patterns of a waterfowl community in a reservoir system of the Central Plateau, Mexico. *Hidrobiología* 467:123-131.
- Borges DS y 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 (11): 182-186.
- Campos GR, Palacios E, Castillo-Guerrero JA, González-Guzmán S y 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.
- Colwell MA y Taft OW. 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth. *Waterbirds* 23 (2): 45-55.
- Colwell MA y Oring LW. 1988. Habitat use by breeding and migrating shorebirds in southcentral Saskatchewan. *Wilson Bull.* 100 (4): 554-566.
- CONAGUA. Comisión Nacional del Agua. 2010. Delegación Tlaxcala. Datos proporcionados el 10 de diciembre del 2011.
- Cupul-Magaña FG. 1999. La laguna El Quelele, Nayarit, México, como hábitat de aves acuáticas. *Ciencia y Mar* 3 (8): 21-28.
- Cupul-Magaña FG. 2000. Aves acuáticas del estero El Salado, Puerto Vallarta, Jalisco. *Huitzil* 2000 (1): 3-8.
- DuBow P. 1988. Waterfowl communities and seasonal environments: temporal variability in interspecific competition. *Ecology* 69-5: 1439-1453.
- Elmberg J, Nummi P, Poysä H y Sjoberg K. Relationships Between Species Number, Lake Size and Resource Diversity in Assemblages of Breeding Waterfowl. *Journal of Biogeography* 21 (1): 75-84.

- Fortuna MA. 2003. Dependencia hídrica de la comunidad ornítica acuática de la laguna de Manjavacas: la importancia de la desecación estival. *Oxyura* 11 (1): 85-98.
- González-Gajardo A, Sepúlveda PV y Schlatter R. 2009. Waterbird assemblages and habitat characteristics in Wetlands: influence of temporal variability on species-habitat relationships. *Waterbirds* 32 (2): 225-233.
- Hernández-Vázquez S. 2005. Aves acuáticas de la Laguna de Agua Dulce y el Estero El Hermitaño, Jalisco, México. *Revista de Biología Tropical* 53:229-238.
- INEGI 2000. Marco Geostadístico, 2000. <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/geoestadistica/default.aspx>.
- Kingsford RT, Jenkins KM y Potter JL. 2004. Imposed Hydrological Stability on Lakes in Arid Australia and Effects on Waterbirds. *Ecology* 85 (9): 2478-2492.
- Ma Z, Cai Y, Li B y Chen J. 2010. Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands* 30: 15-27.
- Mellink E y de la Riva G. 2005. Non-breeding waterbirds at Laguna de Cuyutlán and its associated wetlands, Colima, México. *J. field Ornithology*. 76 (2): 158-167.
- Nudds TD. 1983. Niche dynamics and organization of waterfowl guilds in variable environments. *Ecology* 64 (2): 319-330.
- Palacio-Núñez J, Jiménez-García D, Olmos-Oropeza G y Enríquez-Fernández J. 1996. Distribución y solapamiento espacial de las aves acuáticas y ribereñas en un humedal de zonas semiáridas del NE de México. *Acta zoológica mexicana* (ns) 24: 125-141.
- Paracuellos M y Tellería JL. 2004. Factors affecting the distribution of a waterbird community: the role of habitat configuration and bird abundance. *Waterbirds* 27 (4): 446-453.
- Pineda-López R y Arellano-Sanaphre A. 2010. Noteworthy records of aquatic birds in the state of Querétaro, México. *Huitzil* 11: 49-59.
- Quinn GP, Hillman TJ y Cook R. 2000. The response of macroinvertebrates to inundation in floodplain wetlands: a possible effect of river regulation. *Regulated Rivers: Research and Management* 16: 469-477.
- Raeside AA, Petrie SA y Nudds TD. 2007. Waterfowl abundance and diversity in relation to season, wetland characteristics and land-use in semi-arid South Africa. *African Zoology* 42 (1): 80-90.
- Ramírez-Bastida P. 2000. Aves de Humedales en Zonas Urbanas del Noroeste de la Ciudad de México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Shanbhab AB y Borges SD. 2008. Influence of innate wetland characteristics on site selection by wintering waterbirds in tropical freshwater wetlands. *Proceedings of Taal 2007: The 12th World Lake Conference*: 110-115.
- Skagen SK y Knopf FL. 1994. Migrating shorebirds and habitat dynamics at a prairie wetland complex. *Wilson Bull.*106 (1): 91-105.
- Taft OW, Colwell MA, Craig RI y Safran RJ. 2002. Waterbird responses to experimental drawdown: implications for the multispecies management of wetland mosaics. *Journal of Applied Ecology* 39: 987–1001.
- Trammer EJ. 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* 50 (5): 927-929.
- VEGAN 2.0-3. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH y Wagner H. 2012. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-3. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Wiens JA. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65 (5): 590-597.
- Williams OE. 1996. Waterbird responses to late winter and early spring drawdowns of moist-soil managed wetlands in California's San Joaquin valley. Tesis de maestría. Humboldt State University, Arcata, CA.

No estabas allí al principio. Tampoco estabas allí al final... Tu conocimiento de lo que está pasando sólo puede ser superficial y relativo.

WILLIAM BURROUGS

CAPÍTULO III

Estructura en gremios de las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco

Resumen. El presente capítulo describe la estructura en gremios de las aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, en Tlaxcala. De forma paralela al monitoreo de aves acuáticas realizado de febrero 2011 a enero del 2012, se registraron los patrones de forrajeo de las especies en dos dimensiones —técnica de alimentación y uso de hábitat—. Por medio de análisis de agrupamiento se obtuvieron 3 gremios por técnica de alimentación y 4 gremios por uso de hábitat de forrajeo. Con ambas dimensiones conjuntamente se clasificaron a las especies en 8 gremios, que mostraron gran especialización en el uso de técnica de alimentación. Así mismo, a través del cálculo de la amplitud y sobrelape de nicho, se caracterizaron los patrones de explotación del recurso de las especies a nivel intra e intergremial. Los valores obtenidos de amplitud de nicho indicaron que las especies son especialistas, y por tanto vulnerables a la variación del recurso; el sobrelape de nicho fue generalmente alto entre especies pertenecientes a un mismo gremio. Estos patrones de sobrelape se compararon, con el uso de modelos nulos, con comunidades en ausencia de competencia, y los resultados indican que los sobrelapes observados son diferentes a los de las comunidades generadas. En conclusión, la comunidad de aves acuáticas en la laguna de Acuitlapilco presenta sobrelapes de nichos que indican que incurran en interacciones competitivas entre especies pertenecientes a un mismo gremio, y por tanto debe existir algún mecanismo que permita la coexistencia de estas especies. Se recomienda incluir la dimensión tiempo para evaluar como fluctúan los gremios con la variación del recurso.

1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades de aves que habitan ambientes acuáticos se estructuran típicamente de forma compleja, dada la gran cantidad de variables que influyen sobre las especies que se relacionan e interactúan (Winemiller y Pianka 1990, Palmer y cols. 2003) y los recursos tan diversos ahí disponibles (Weller 1999). Generalmente, para comprender la estructura y procesos de competencia que organizan las comunidades, diversos trabajos se han enfocado en el análisis de los patrones de repartición del recurso (Schoener 1974, Wiens 1977, Pianka 1980, Winemiller y Pianka 1990, López de Casenave y cols. 2008). Estos estudios parten del supuesto que las especies con patrones similares de explotación del recurso son susceptibles de presentar interacciones que afectan la distribución y diversidad de la comunidad.

El análisis de los patrones de explotación de los recursos se realiza, generalmente, en el marco conceptual de la teoría de nicho, y en particular entre especies de un gremio —especies que explotan de forma similar los mismos recursos (Root 1967), bajo el supuesto de la

existencia de competidores potenciales entre los miembros de un mismo grupo funcional (Root 1967, Albrecth y Gotelli 2001, Palmer y cols. 2003). Así, las especies de un mismo gremio son susceptibles de presentar interacciones por el reparto del recurso, y se ha propuesto que para coexistir presentarán algún mecanismo para reducir, pero no necesariamente eliminar, el efecto que una especie tiene sobre otra (Cody 1974, Simberloff y Dayan 1991).

Schoener (1974) propuso tres dimensiones del nicho donde las especies tienden a segregarse para preservar el mínimo solapamiento en el recurso: hábitat, recurso trófico y, en menor importancia, el tiempo. Así, la caracterización de los gremios por medio de estas dimensiones nos proveen de información sobre las posibles interacciones interespecíficas e intraespecíficas causadas por la repartición del recurso. Los trabajos con comunidades de aves acuáticas se han enfocado principalmente en dos dimensiones: en el uso de hábitat y en el recurso trófico (Pöysä 1983, Zárate-Ovando y cols. 2007, Gatto y cols. 2008, López de Casenave y cols. 2008, Liordos 2009), por ser factores que afectan la distribución, riqueza y abundancia en los humedales (Weller 1999), y bajo el supuesto que ambas dimensiones, conjuntamente, indican una diferenciación en el recurso (Wiens 1989).

En este sentido, y tratando de buscar una manera sencilla de determinar el recurso trófico sin la necesidad de analizarlo específicamente, la analogía entre técnica de alimentación y recurso consumido propuesta por Robinson y Holmes (1982) se ha aplicado en varios estudios (Pöysä 1983, Sarrías y cols. 1996, Gatto y cols. 2008, Liordos 2008) para explicar la estructura gremial y el reparto del recurso en comunidades de aves acuáticas. Un ejemplo es el estudio de Sarrías y cols. (1996) sobre la estructura en gremios de un ensamble de aves durante la estación reproductiva en la Reserva de Costanera Sur, de Buenos Aires, Argentina. Ellos analizaron el hábitat y el recurso trófico como ejes de nicho. En sus resultados, el uso de hábitat presentó mayor amplitud que el uso de la técnica por parte de las especies. Por tanto, sugieren que la técnica es un condicionante para la estructuración gremial y reparto del recurso. En otro estudio, Liordos (2009) evaluó una comunidad de aves acuáticas en un humedal en Attiki, Grecia, durante la época invernal. Encontró que las dimensiones uso de hábitat y técnicas de alimentación empleadas conjuntamente por los gremios, presentaban poca variabilidad, sugiriendo la existencia de otro eje que explicara el reparto del recurso. Los

dos trabajos mencionados coinciden en que puede existir otro eje (no sometido a análisis) que, conjuntamente con uso de hábitat y recurso trófico, explique con más fineza el reparto del recurso en la comunidad.

En el presente capítulo se exploran los patrones de explotación del recurso de los gremios de la comunidad de aves acuáticas en la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, en dos dimensiones: uso de hábitat y técnica de alimentación. La caracterización de gremios se realizó a posteriori, a partir de los datos tomados en campo por medio de un análisis de agrupación multivariado (Pöysä 1983, Sarrias y cols. 1996). Posteriormente, se evaluaron con la amplitud y sobrelape de nichos las interacciones intragremiales e interespecíficas ocasionadas por la explotación del recurso y los posibles mecanismos que les permiten coexistir. Para determinar si los patrones de sobrelape detectados en la comunidad están basados en una razón ecológica, se utilizaron modelos nulos como herramienta complementaria (Albrecht y Gotelli 2001, Pérez-Neto 2004). La información obtenida ayudará a entender cuáles son los procesos de estructuración de la comunidad de la laguna.

2. METODOLOGÍA

2.1. Colecta de datos sobre técnica de alimentación

Durante los censos de las aves acuáticas descritos en los capítulos anteriores, se registró la técnica de alimentación de cada individuo que forrajeaba. Para ello, siguiendo los criterios de Pöysä (1983) y Sarrias y cols. (1996), aunado a los resultados de observaciones piloto, se definieron ocho técnicas para acceder al recurso alimenticio: (BC) buceo: inmersión completa del individuo en agua, desaparece completamente de la vista del observador; (BR) barrido en lodo: sumerge pico en zona lodosa y lo mueve de lado a lado; (CB) captura con cabeza sumergida: sumerge cabeza y puede estar o no en movimiento; (CP) captura con pico sumergido en agua: sumerge pico, puede o no estar en movimiento; (CLL) captura de alimento con cuello sumergido en agua: sumerge cabeza y cuello, puede o no estar en movimiento; (FL) filtrado: sumerge parcialmente pico, en movimiento, y lo mantiene bajo el agua mientras se desplaza; (PC) picoteo: movimientos intermitentes con pico en agua, lodo o vegetación; y (SI)

semi-inmersión vertical: sumerge la mitad anterior del cuerpo y mantiene posición vertical con cola y patas por encima del agua.

2.2. Determinación de los tipos de hábitats

Previo al inicio de los muestreos de aves en la laguna de Acuitlapilco, se categorizó al cuerpo de agua siguiendo la propuesta de Pöysä (1983), caracterizando profundidad del agua y vegetación presente. Para diferenciar la profundidad del agua se designaron cinco categorías: (AP) aguas profundas, con profundidad mayor a 30 cm, (AM) aguas medias, con profundidad entre 10 cm y 30 cm aproximadamente, (AS) aguas someras, hasta 10 cm de profundidad, (LD) zonas lodosas y (SEC) zonas secas. Asimismo, se realizaron mediciones de profundidad del agua en puntos aleatorios de la laguna cada cuatro meses, y se elaboraron sus mapas correspondientes.

Para determinar la vegetación presente en la laguna y sus alrededores se realizó un recorrido cada tres meses (a partir del inicio del estudio) en el que se anotó la vegetación dominante en cada uno de los puntos utilizados para el registro de las aves. A partir de estos datos se consideraron para registro las siguientes categorías de vegetación asociadas con las aves observadas en el cuerpo de agua y ribereña: (ECHHOL) *Echinochloa holciformis* (Kunth) Chase, (JUNART) *Juncus arcticus* Willd., (CYPHER) *Cyperus hermaphroditus* (Jacq.) Standl., (CYNDAC) *Cynodon dactylon* (L.) Pers., (GNALUT) *Gnaphalium luteo-album* L., (PASDIS) *Paspalum distichum* L., (PENCLA) *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov., (POLPUN) *Polygonum punctatum* Ell., y (ZEAMAY) *Zea mays* L.

Posteriormente, para simplificar los análisis de agrupamiento y cálculo de amplitud y solapamiento de nicho, se establecieron como hábitats la combinación de profundidad con presencia o ausencia de vegetación, quedando como categorías: (AP) aguas profundas con más de 30 cm de profundidad sin vegetación emergente, (APV) aguas profundas de más de 30 cm de profundidad con vegetación emergente, (AM) aguas medias de profundidad mayor a 10 cm y menor a 30 cm sin vegetación emergente, (AMV) aguas de profundidad mayor a 10 cm y menor a 30 cm con vegetación emergente, (AS) aguas de profundidad menor a 10 cm sin

vegetación emergente, (ASV) aguas de profundidad menor a 10 cm con vegetación emergente, (LD) lodo sin vegetación emergente, (LDV) lodo con vegetación emergente, (SEC) seco sin vegetación, (SECVP) seco vegetación perimetral y (SECVI) seco con vegetación interior al cuerpo de agua.

2.3. Análisis de datos

2.3.1. Gremios

Para estudiar la similitud de los patrones de alimentación y uso de hábitat de las especies, se tomaron datos de aquellas que acumulasen al menos 15 observaciones (Gatto y cols. 2008). Posteriormente, las proporciones de uso de hábitat y/o técnica por especie se agruparon en tres matrices: hábitat (21 spp. x 11 hábitats), técnica (21 spp. x 9 técnicas) y ambas dimensiones simultáneamente (21 spp. x 56 combinaciones de técnica y hábitat). A cada matriz se le aplicó una transformación angular ($y = \arcsen \sqrt{x}$) para disminuir la kurtosis de los datos y se sometió a análisis de agrupamiento con matrices de distancias euclidianas para el establecimiento de los gremios. Los tres dendogramas se construyeron con el método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA) (Sarrías y cols. 1996, Gatto 2008, López de Casenave y cols. 2008) con el programa R project, versión 2.15.0 (2012), usando el paquete Vegan, versión 2.0-3 (Oksanen y cols. 2012). Para determinar las agrupaciones, se tomaron aquellos conjuntos de especies que están separados entre sí por distancias euclidianas menores que la distancia media entre todos los pares de especies para unificar el umbral de corte en los tres dendogramas y hacerlos comparables (Pöysä 1983, Holmes y Recher 1986, Sarrías y cols. 1996, Gatto 2008, López de Casenave y cols. 2008).

2.3.2. Amplitud y solapamiento de nicho

Para el cálculo de amplitud y solapamiento de nicho, se usaron las matrices originales de datos por dimensión técnica (9 técnicas) y/o dimensión hábitat (11 hábitats) de aquellas especies que acumularon más de 15 observaciones. La matriz de ambas dimensiones simultáneas se analizaron 56 combinaciones de un total de 99 combinaciones posibles. La amplitud de nicho de cada especie se estimó con el índice de Levins (1968):

$$B = (1 / \sum p_i^2)$$

Donde B es el índice de Levins; si B es 0, la amplitud de nicho es nula; si B es igual a n — n categorías de la dimensión—, la amplitud de nicho es máxima; p_i es la proporción de uso de recurso de una especie.

El solapamiento de nicho para las especies se calculó con el software EcoSim Professional, versión 1 (Entsminger 2012), con el índice de Pianka:

$$O_{ij} = O_{ji} = (\sum p_i q_i)(\sum p_i^2 q_j^2)^{-1/2}$$

Donde p_i es la representación proporcional de uso del recurso i por parte de una especie; q_i es la proporción de uso del mismo recurso en otra especie. Se obtienen valores de O_{ij} de 0 a 1 (0 a 100 por ciento), interpretando de similitud nula a total en el uso de los recursos entre dos especies. Si el índice de solapamiento de nicho O_{ij} es igual a 0, entonces no existe solapamiento o su similitud es nula; si O_{ij} es igual a 1 indica que es el máximo solapamiento o máxima similitud.

2.3.3. Modelos nulos

Para evaluar la significancia estadística de los patrones de solapamientos calculados, se comparó el solapamiento observado (media) con los solapamientos generados con modelos nulos (1000 interacciones) en ausencia de competencia. Los modelos nulos se generaron con el software EcoSim Professional, versión 1 (2012), por medio del algoritmo RA4¹. Este algoritmo es muy conservador, ya que mantiene la estructura de la matriz original y produce valores de solapamiento de nicho más cercanos a los de los datos reales (Jaksic y Medel 1990, Winemiller y

¹ A pesar que Winemiller y Pianka (1990) compararon el algoritmo RA3 y RA4, y encontraron que RA3 era superior detectando patrones no aleatorios de solapamiento de nicho, se empleó el algoritmo RA4 en este estudio debido a que el algoritmo RA3 mantiene la amplitud de nicho observado de las especies, pero permite el uso potencial de otro recurso. Sin embargo, en este estudio, las especies de aves registradas presentan morfología que las limita para explotar el recurso en diferentes hábitats y técnicas de alimentación; por tanto, no es probable que empleen técnicas de forrajeo y uso de hábitat diferente al observado. Por ello, se crearon modelos nulos con el algoritmo RA4 que mantiene los valores de amplitud de nicho de las especies, y no permite el uso de otro recurso que no sea el observado (mantiene en cero las categorías que no presentan datos).

Pianka 1990, Albrecht y Gotelli 2001). En consecuencia, si los resultados son significativos con RA4, probablemente revelan patrones significativos de sobrelapes.

En resumen, los modelos nulos permiten evaluar estadísticamente los patrones de sobrelape observados contra patrones de sobrelape que se dan al azar en una comunidad en ausencia de competencia interespecífica. Así, si la media observada es estadísticamente diferente (mayor o menor) o igual a la simulada, es posible inferir si existe o no una razón ecológica que explique estos patrones.

3. RESULTADOS

3.1. Gremios

Por medio del análisis de agrupamiento de técnicas de alimentación empleadas por las especies y estableciendo como nivel de corte la media de similitud (1.112) entre todos los pares de especies, se agruparon tres gremios: (T1) buceadores, (T2) picoteadores y (T3) generalistas (Figura 1). Asimismo, la agrupación de especies por uso de hábitat, con nivel de corte en la media de similitud (1.058), generó cuatro gremios: (H1) aguas profundas, (H2) aguas medias, (H3) aguas someras y (H4) generalistas en aguas con vegetación, tanto de periferia como interior (Figura 3). La interpretación de las características de los gremios se realizó con ayuda de las tablas de frecuencia por especie para técnica y para uso de hábitat (Figuras 2 y 4).

La agrupación con ambas dimensiones (técnica y hábitat), y manteniendo el mismo punto de corte que las agrupaciones unidimensionales (media de las distancias de la matriz), genera cuatro gremios (Figura 5). El análisis de estos grupos indica que existen diferencias tanto en técnica como uso de hábitat que permiten subdividir estos gremios en grupos de mayor similitud. Así, ajustando la línea de corte a un nivel de similitud mayor al de la media, se establecieron ocho gremios (Figura 5): (G1) buceadores, (G2) picoteadores en periferia con vegetación, (G3) picoteadores en aguas someras y lodos, (G4) picoteadores en aguas profundas sin vegetación emergente, (G5) picoteadores y generalistas en cuerpo de agua con vegetación, (G6) capturadores de pico sumergido en aguas profundas, (G7) semi-inmersión vertical en aguas poco profundas y (G8) generalistas. Este ajuste a un nivel más elevado de similitud permitió generar un mayor número de gremios con mayor similitud en las dimensiones sometidas a análisis, permitiendo una agrupación más fina de los gremios.

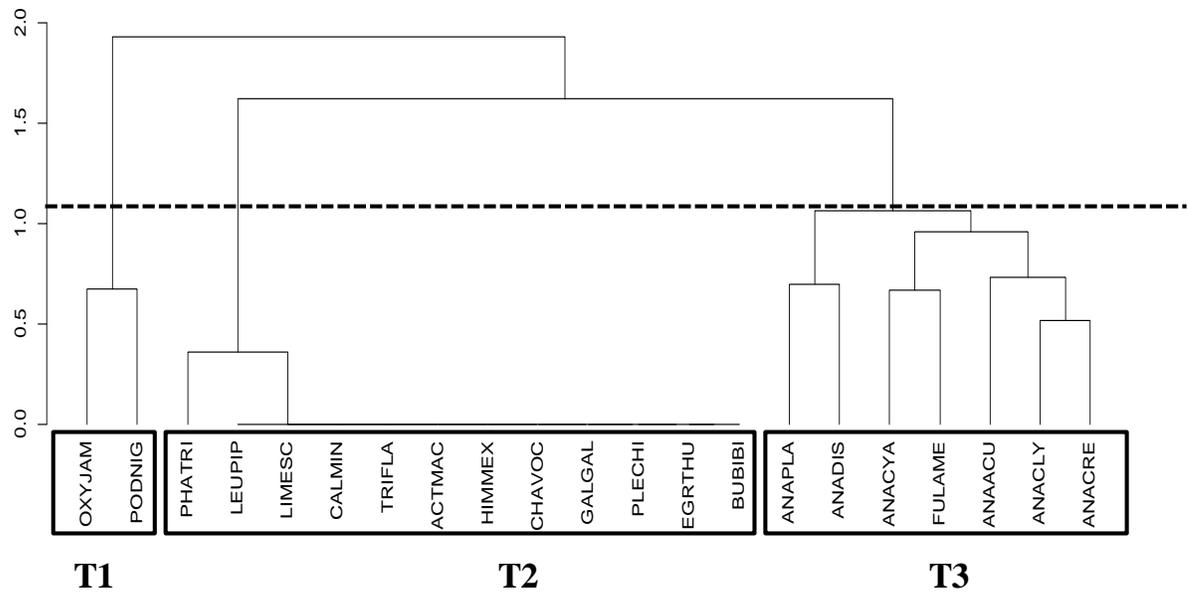


Figura 1. Análisis de agrupamiento por uso de **técnicas de alimentación** de las especies de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, para el ciclo de muestreo (febrero 2011 a enero 2012). La línea punteada indica la media de similitud entre todos los pares de especies (media igual a 1.112). Los gremios están agrupados en recuadros: (T1) buceadores, (T2) picoteadores y (T3) generalistas.

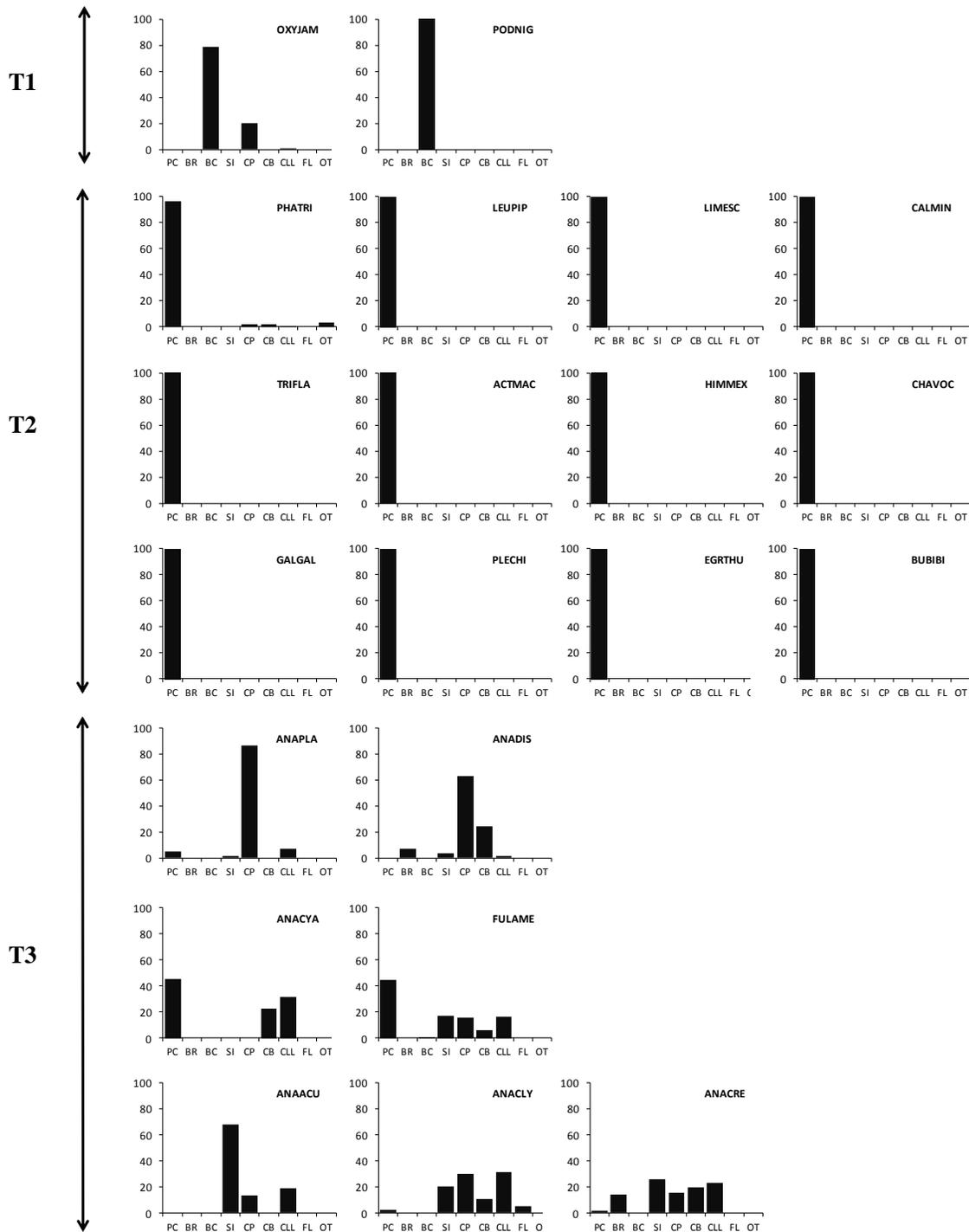


Figura 2. Porcentaje de uso de las **técnicas de alimentación** de las especies de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala. Técnicas: (PC) picoteo; (BR) barrido; (BC) buceo; (SI) semi-inmersión vertical; (CP) captura pico sumergido; (CB) captura cabeza sumergida; (CLL) captura cuello sumergido; (FL) filtrado; (OT) otra. Gremios: (T1) buceadores; (T2) picoteadores; (T3) generalistas. Nomenclatura de especies correspondiente a la Tabla 1 del Capítulo I.

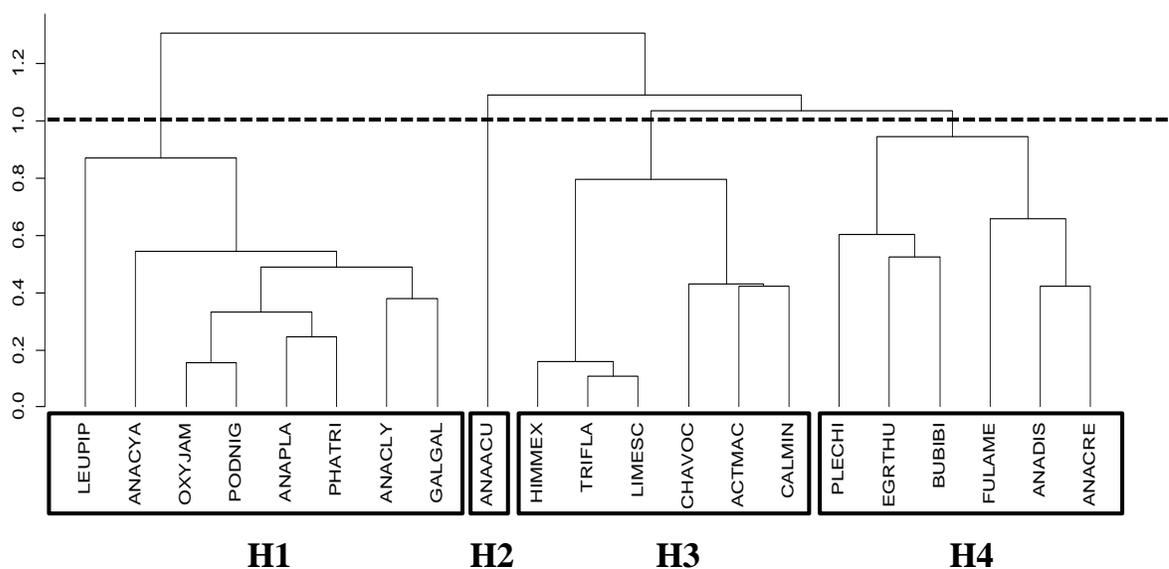


Figura 3. Análisis de agrupamiento por uso de hábitat de las especies de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, para el ciclo de muestreo (febrero 2011 a enero 2012). La línea punteada indica la media de similitud entre todos los pares de especies (media igual a 1.058). Los gremios están agrupados en recuadros: (H1) aguas profundas, (H2) aguas medias, (H3) aguas someras y lodos, y (H4) generalistas en aguas con vegetación, tanto de periferia como interior. Nomenclatura de especies correspondiente a la Tabla 1 del Capítulo I.

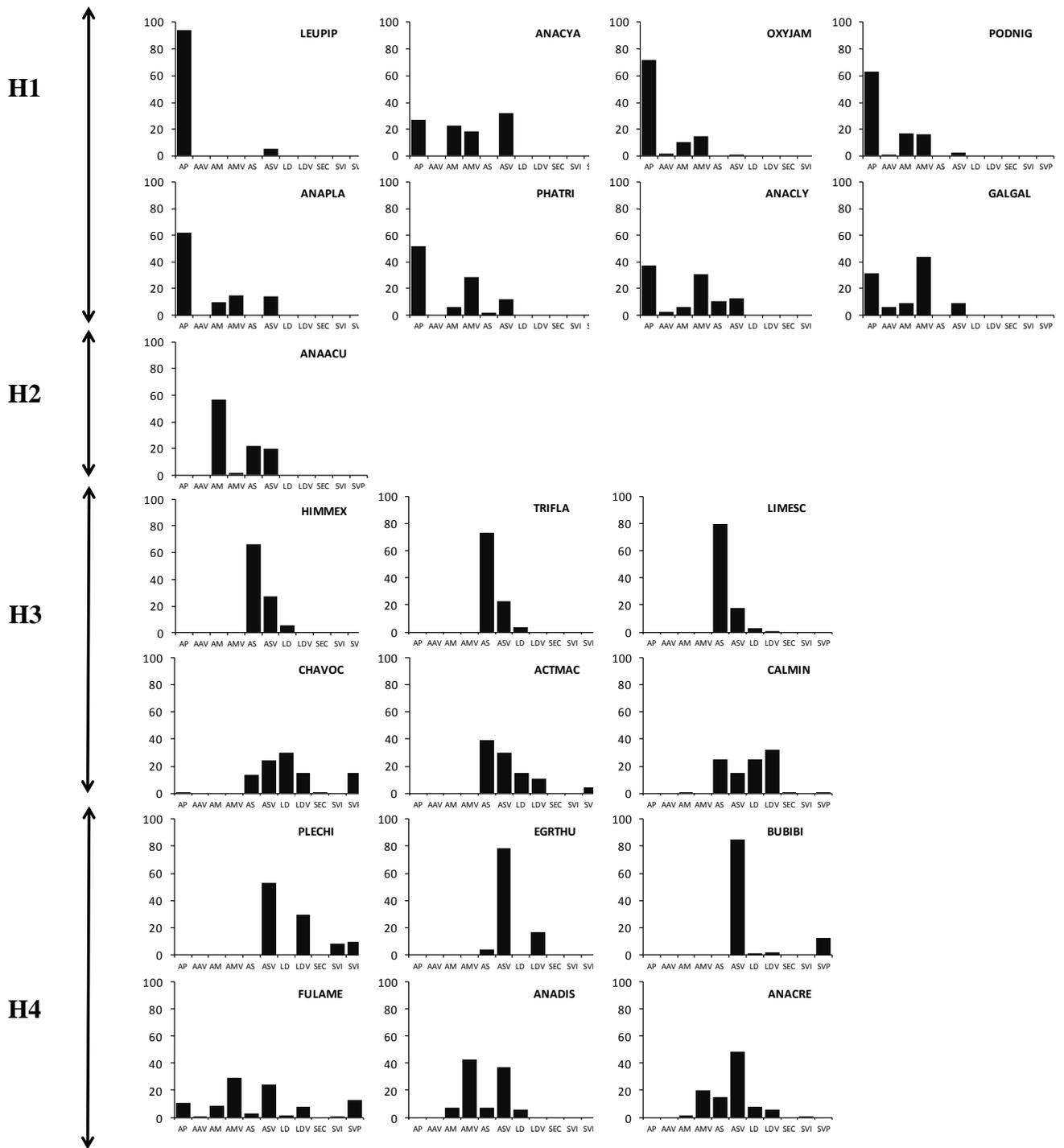


Figura 4. Porcentaje de uso de hábitat de las especies de la laguna de Acutlapilco, Tlaxcala. Técnicas: (PC) picoteo; (BR) barrido; (BC) buceo; (SI) semi-inmersión vertical; (CP) captura pico sumergido; (CB) captura cabeza sumergida; (CLL) captura cuello sumergido; (FL) filtrado; (OT) otra. Gremios: (H1) aguas profundas; (H2) aguas medias; (H3) aguas someras y lodos; (H4) generalistas en aguas con vegetación, tanto de periferia como interior. Nomenclatura de especies correspondiente a la Tabla 1 del Capítulo I.

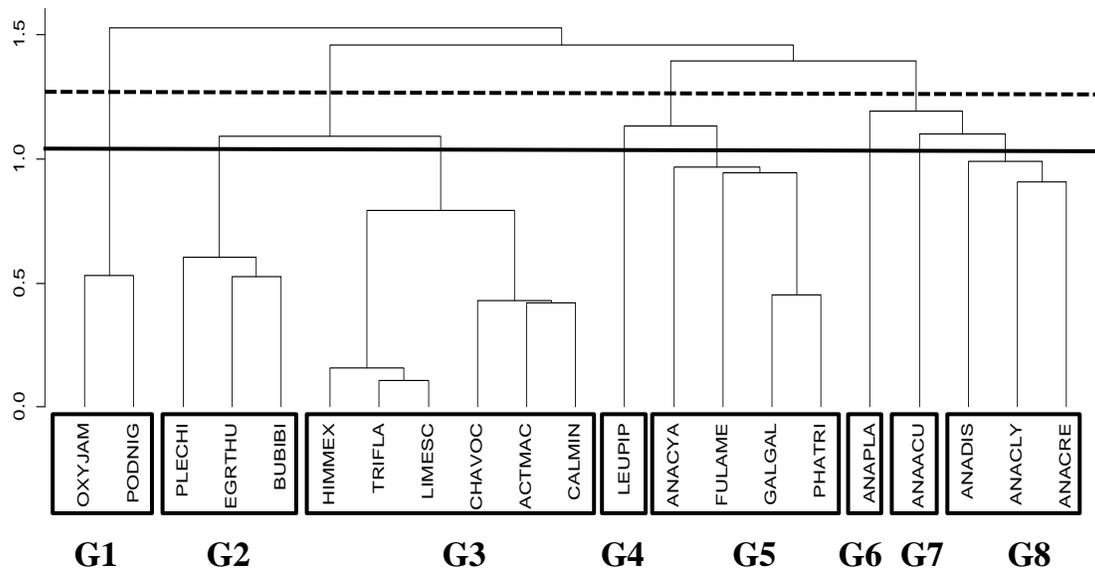


Figura 5. Análisis de agrupamiento por uso de hábitat de las especies de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, para el ciclo de muestreo (febrero 2011 a enero 2012). La línea punteada indica la media de similitud entre todos los pares de especies (media igual a 1.31414). Los gremios están agrupados en recuadros: (G1) buceadores, (G2) picoteadores en periferia con vegetación, (G3) picoteadores en aguas someras y lodos, y (G4) picoteadores en aguas profundas sin vegetación, (G5) picoteadores y generalistas en cuerpo de agua con vegetación, (G6) capturadores de pico sumergido en aguas profundas, (G7) semi-inmersión vertical en aguas poco profundas, (G8) generalistas. Nomenclatura de especies correspondiente a la Tabla 1 del Capítulo I.

3.2. Amplitud y solapamiento de nicho

Se calculó la amplitud de nicho por cada una de las dimensiones (técnica y hábitat) y ambas dimensiones conjuntas por especie y, posteriormente, se agrupó las amplitudes de nicho de las especies por gremios. Las medias de amplitud de nicho de los gremios son bajas, siendo menores en el uso de técnica de alimentación que en el uso de hábitat. Los gremios G5 y G8, conformados por especies generalistas, presentan una amplitud bidimensional más elevada que la media de la comunidad. Estos dos gremios son flexibles en uso de técnica y uso de hábitat (Tabla 1).

Los solapamientos de nicho para uso de técnica, hábitat y bidimensional (Tablas 2 y 3) se calcularon para evaluar la similitud de los patrones de explotación de recursos entre las especies. La media del solapamiento para técnica y para hábitat, entre todas las especies, son menores a 0.5 (técnica 0.47, hábitat 0.41) y menor a 0.2, calculado para ambas dimensiones (0.194). Al agrupar los solapamientos entre las especies de un mismo gremio, predominan solapamientos mayores a 0.90 para uso de técnica y 0.82 para uso de hábitat (Tabla 4). Los solapamientos de nicho para ambas dimensiones simultáneas son ligeramente inferiores e iguales a 0.74. En particular, los gremios G1 (buceadoras) y G2 (picoteadoras de periferia) muestran solapamientos elevados para todas las dimensiones; y el G8 (generalistas) muestra solapamientos más bajos de la media. En general, la comunidad muestra un alto solapamiento intragremial pero no intergremial, y ambas dimensiones actúan conjuntamente disminuyendo los solapamientos unidimensionales.

Tabla 1. Amplitud de nicho (índice de Levins) de las especies de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, para las dimensiones técnica de alimentación, uso de hábitat y ambas conjuntamente, agrupadas por gremios con sus respectivas medias. La enumeración de los gremios corresponde a la Figura 5.

Gremio		Técnica (n = 9)	Hábitat (n = 11)	Ambas (n = 56)
G1	<i>Oxyura jamaicensis</i>	1.51	1.82	2.96
	<i>Podiceps nigricollis</i>	1.00	2.20	2.20
	Media	1.26	2.01	2.58
G2	<i>Plegadis chihi</i>	1.00	2.61	2.61
	<i>Egretta thula</i>	1.00	1.54	1.54
	<i>Bubulcus ibis</i>	1.00	1.36	1.36
	Media	1.00	1.84	1.84
G3	<i>Himantopus mexicanus</i>	1.00	1.92	1.92
	<i>Tringa flavipes</i>	1.00	1.68	1.68
	<i>Limnodromus scolopaceus</i>	1.00	1.51	1.51
	<i>Charadrius vociferus</i>	1.00	4.69	4.69
	<i>Actitis macularius</i>	1.00	3.53	3.53
	<i>Calidris minutilla</i>	1.00	3.96	3.96
	Media	1.00	2.88	2.88
G4	<i>Leucophaeus pipixcan</i>	1.00	1.12	1.12
	Media	1.00	1.12	1.12
G5	<i>Anas cyanoptera</i>	2.78	3.84	5.15
	<i>Fulica americana</i>	3.53	5.35	12.79
	<i>Gallinula galeata</i>	1.00	3.22	3.22
	<i>Phalaropus tricolor</i>	1.14	2.71	3.06
	Media	2.11	3.78	6.05
G6	<i>Anas platyrhynchos</i>	1.34	2.32	2.86
	Media	1.34	2.32	2.86
G7	<i>Anas acuta</i>	1.95	2.44	4.13
	Media	1.95	2.44	4.13
G8	<i>Anas discors</i>	2.17	3.01	5.32
	<i>Anas clypeata</i>	4.10	3.80	14.57
	<i>Anas crecca</i>	4.90	3.25	12.01
	Media	3.72	3.35	10.63
Media total		1.67	2.47	4.01

Tabla 2. Sobrelape de nicho de las especies de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, para el ciclo de muestreo (febrero 2011 a enero 2012) calculado para la dimensión técnica de alimentación (arriba de la diagonal) y uso de hábitat (debajo de la diagonal). La media de los sobrelapes para uso de técnica es igual a 0.472. La media de los sobrelapes para uso de hábitat es igual a 0.417. Nomenclatura de especies corresponde a la Tabla 1 del Capítulo I.

	ANAPLA	ANADIS	ANACYA	ANACLY	ANAACU	ANACRE	OXYJAM	PODNIG	EGRTHU	BUBIBI	PLECHI	GALGAL	FULAME	CHAVOC	HIMMEX	ACTMAC	TRIFLA	CALMIN	LIMESC	PHATRI	LEUPIP
ANAPLA	-	0.93	0.09	0.67	0.23	0.40	0.25	0.00	0.06	0.06	0.06	0.06	0.37	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.06	0.08	0.06
ANADIS	0.32	-	0.15	0.68	0.23	0.56	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00
ANACYA	0.78	0.72	-	0.46	0.14	0.46	0.01	0.00	0.76	0.76	0.76	0.76	0.84	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76	0.76
ANACLY	0.88	0.64	0.81	-	0.67	0.86	0.16	0.00	0.05	0.05	0.05	0.05	0.57	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.07	0.05
ANAACU	0.20	0.37	0.60	0.27	-	0.74	0.05	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.44	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ANACRE	0.27	0.88	0.69	0.49	0.40	-	0.09	0.00	0.03	0.03	0.03	0.03	0.52	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.04	0.03
OXYJAM	0.98	0.18	0.66	0.84	0.14	0.09	-	0.97	0.00	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
PODNIG	0.98	0.24	0.73	0.86	0.24	0.13	0.99	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EGRTHU	0.21	0.63	0.61	0.25	0.32	0.89	0.01	0.04	-	1.00	1.00	1.00	0.84	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
BUBIBI	0.21	0.64	0.62	0.25	0.31	0.87	0.02	0.04	0.97	-	1.00	1.00	0.84	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
PLECHI	0.18	0.55	0.53	0.21	0.27	0.80	0.01	0.04	0.94	0.88	-	1.00	0.84	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
GALGAL	0.76	0.71	0.76	0.94	0.22	0.44	0.73	0.77	0.16	0.17	0.14	-	0.84	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
FULAME	0.53	0.89	0.81	0.76	0.39	0.78	0.41	0.47	0.59	0.61	0.62	0.80	-	0.84	0.84	0.84	0.84	0.84	0.84	0.85	0.84
CHAVOC	0.13	0.43	0.33	0.20	0.26	0.67	0.03	0.04	0.59	0.58	0.65	0.10	0.50	-	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
HIMMEX	0.08	0.37	0.24	0.28	0.43	0.59	0.01	0.02	0.42	0.38	0.33	0.06	0.28	0.52	-	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
ACTMAC	0.12	0.49	0.35	0.29	0.43	0.76	0.01	0.02	0.63	0.58	0.59	0.10	0.44	0.79	0.92	-	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
TRIFLA	0.06	0.32	0.19	0.27	0.42	0.52	0.00	0.01	0.34	0.29	0.25	0.05	0.24	0.46	1.00	0.89	-	1.00	1.00	1.00	1.00
CALMIN	0.07	0.31	0.19	0.18	0.27	0.54	0.01	0.01	0.46	0.32	0.57	0.05	0.35	0.85	0.62	0.81	0.59	-	1.00	1.00	1.00
LIMESC	0.05	0.27	0.14	0.25	0.40	0.46	0.00	0.01	0.26	0.22	0.19	0.04	0.19	0.42	0.98	0.86	1.00	0.57	-	1.00	1.00
PHATRI	0.97	0.48	0.79	0.96	0.17	0.35	0.94	0.95	0.19	0.19	0.16	0.90	0.66	0.13	0.10	0.13	0.09	0.07	0.07	-	1.00
LEUPIP	0.95	0.04	0.57	0.74	0.02	0.05	0.97	0.94	0.06	0.06	0.05	0.57	0.28	0.05	0.02	0.03	0.02	0.02	0.01	0.87	-

Tabla 3. Sobrelape de nicho de las especies de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, para el ciclo de muestreo (febrero 2011 a enero 2012), para las **dimensiones técnica de alimentación y uso de hábitat**, conjuntamente. La media de los sobrelapes es igual a 0.194. Nomenclatura de especies corresponde a la Tabla 1 del Capítulo I.

	ANAPLA	ANADIS	ANACYA	ANACLY	ANAACU	ANACRE	OXYJAM	PODNIG	EGRTHU	BUBIBI	PLECHI	GALGAL	FULAME	CHAVOC	HIMMEX	ACTMAC	TRIFLA	CALMIN	LIMESC	PHATRI	LEUPIP
ANAPLA		0.24	0.00	0.64	0.07	0.08	0.32	0.00	0.09	0.09	0.08	0.01	0.12	0.05	0.03	0.05	0.03	0.03	0.02	0.04	0.01
ANADIS			0.04	0.33	0.22	0.47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ANACYA				0.24	0.06	0.27	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.67	0.51	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.72	0.62
ANACLY					0.18	0.44	0.19	0.00	0.01	0.01	0.01	0.07	0.32	0.01	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.11	0.09
ANAACU						0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
ANACRE							0.01	0.00	0.01	0.00	0.01	0.00	0.32	0.02	0.01	0.02	0.01	0.02	0.01	0.00	0.00
OXYJAM								0.94	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01
PODNIG									0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
EGRTHU										0.97	0.94	0.16	0.45	0.59	0.42	0.63	0.34	0.46	0.26	0.18	0.06
BUBIBI											0.88	0.17	0.47	0.58	0.38	0.58	0.29	0.32	0.22	0.18	0.06
PLECHI												0.14	0.56	0.65	0.33	0.59	0.25	0.57	0.19	0.16	0.05
GALGAL													0.66	0.10	0.06	0.10	0.05	0.05	0.04	0.90	0.57
FULAME														0.50	0.16	0.34	0.13	0.35	0.10	0.61	0.38
CHAVOC															0.52	0.79	0.46	0.85	0.42	0.12	0.05
HIMMEX																0.92	1.00	0.62	0.98	0.09	0.02
ACTMAC																	0.89	0.81	0.86	0.12	0.03
TRIFLA																		0.59	1.00	0.07	0.02
CALMIN																			0.57	0.07	0.02
LIMESC																				0.06	0.01
PHATRI																					0.86
LEUPIP																					

Tabla 4. Media de solapamiento de nicho entre las especies de un mismo gremio, media de los gremios y media para todas las especies de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, durante el periodo de muestreo (febrero 2011 a enero 2012). La enumeración de los gremios corresponde a la Figura 5.

Gremio	Especies	Técnica	Hábitat	Ambas
G1	<i>Oxyura jamaicensis</i> <i>Podiceps nigricollis</i>	0.969	0.992	0.936
G2	<i>Plegadis chihi</i> <i>Egretta thula</i> <i>Bubulcus ibis</i>	1.000	0.929	0.929
G3	<i>Himantopus mexicanus</i> <i>Tringa flavipes</i> <i>Limnodromus scolopaceus</i> <i>Charadrius vociferus</i> <i>Actitis macularius</i> <i>Calidris minutilla</i>	1.000	0.752	0.752
G4	<i>Leucophaeus pipixcan</i>	-		-
G5	<i>Anas cyanoptera</i> <i>Fulica americana</i> <i>Gallinula galeata</i> <i>Phalaropus tricolor</i>	0.841	0.784	0.679
G6	<i>Anas platyrhynchos</i>	-		-
G7	<i>Anas acuta</i>	-		-
G8	<i>Anas discors</i> <i>Anas clypeata</i> <i>Anas crecca</i>	0.700	0.671	0.416
	Media gremios	0.902	0.825	0.742
	Media todas las especies	0.472	0.417	0.194

3.3. Modelos nulos

Para determinar el solapamiento esperado en ausencia de competencia interespecífica y compararlo con los patrones de solapamientos observados, se generaron modelos nulos con el algoritmo RA4 (Figura 6). Para el uso de técnica, la media de los solapamientos observados resultó estadísticamente igual a la esperada. Para uso de hábitat y ambas dimensiones conjuntamente, la media de los solapamientos fue estadísticamente mayor que lo esperado ($P < 0.01$; $P < 0.05$). Inferimos, por tanto, que en la comunidad son posibles las interacciones por el uso de hábitat; y, en consecuencia, en la explotación del recurso.

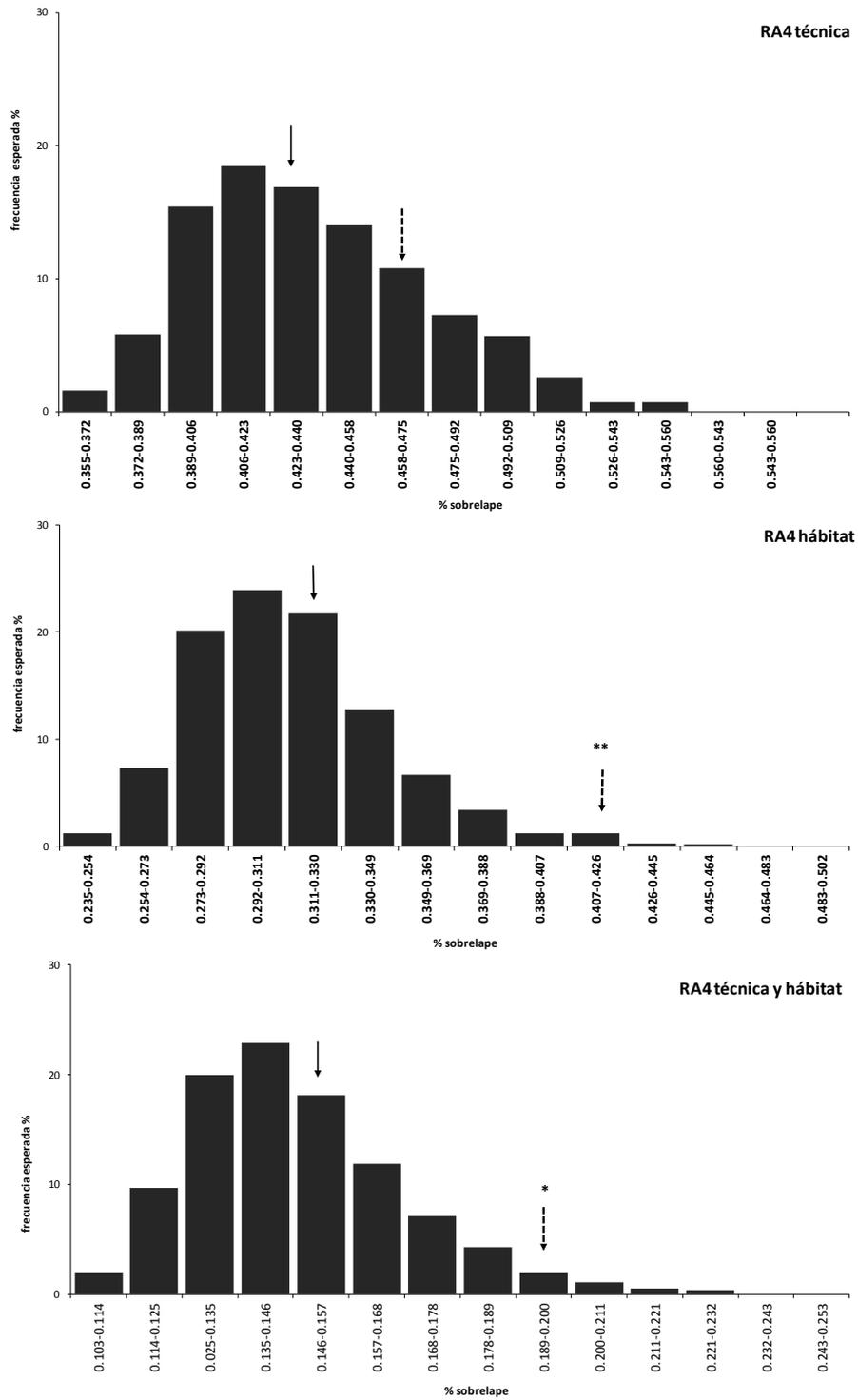


Figura 6. Comparación de la media del sobrelape de nicho observado (flecha punteada) y la media de los sobrelapes de nicho de las comunidades simuladas (flecha continua) con 1000 interacciones, algoritmo **RA4** y con el índice de Pianka para el uso de técnica de alimentación, uso de hábitat ($P=0.01$) y ambas conjuntamente ($P<0.05$).

3.4. Caracterización de gremios

El gremio de buceadoras (G1) lo componen *Oxyura jamaicensis* y *Podiceps nigricollis*. Para obtener el recurso, estas especies bucean en aguas profundas sin vegetación emergente. Ambas muestran gran especialización en el recurso y explotan las mismas áreas.

El gremio G2 está compuesto de *Bubulcus ibis*, *Egretta thula* y *Plegadis chihii*, especies picoteadoras en zonas de vegetación con agua somera, lodos y zonas secas. Estas especies se observaron también en las zonas de cultivo de la periferia. Este gremio muestra una alta especialización en uso de técnica, que es común en todas las especies del gremio.

Las picoteadoras en aguas someras y lodos, del gremio G3, son las más numerosas. Presentan el mismo uso de técnica, pero explotan el recurso en áreas diferentes. Estas especies vadeadoras, pequeñas de tamaño, suelen forrajear en grupos de la misma especie o especies diversas, como medida de protección contra depredadores. Este gremio puede subdividirse en dos, si aumentamos el nivel de similitud de las agrupaciones. Por un lado, *Himantopus mexicanus*, *Tringa flavipes*, *Limnodromus scolopaceus* fueron observadas picoteando principalmente en aguas someras sin vegetación emergente. Por otro lado, *Charadrius vociferus*, *Actitis macularius* y *Calidris minutilla* picotearon en aguas someras y lodosas indistintamente, con presencia o ausencia de vegetación.

Leucophaeus pipixcan, única especie del G4, es una especie de aguas profundas, abiertas sin vegetación. Se le observó picoteando la superficie del agua, a veces siguiendo algún anátido, o bien realizando un remolino en el agua para aprovechar la columna de agua y picotear invertebrados.

El quinto gremio (G5) lo conforman cuatro especies generalistas en técnica y uso de hábitat. La técnica es la dimensión que las agrupa, pero el uso de hábitat es la dimensión que las diferencia, como indican sus sobrelapes. Ocupan principalmente el picoteo y forrajear en aguas profundas sin vegetación y aguas medias y someras con vegetación. Podemos ver dos sub-agrupaciones en este gremio. Por un lado, *Phalaropus tricolor* y *Gallinula galeata* con picoteo en superficie de agua. Y por otro, *Fulica americana* y *Anas cyanoptera* con una variedad de técnicas, principalmente picoteo, captura con cuello y

cabeza sumergida. Todas las especies se observaron en aguas de diferentes profundidades con y sin vegetación. Cabe destacar a *Fulica americana* que ocupó todos los hábitats de la laguna y empleó variedad de técnicas.

Anas platyrhynchos es la única especie del gremio G6 que captura alimento con el pico sumergido, en las zonas profundas sin vegetación o zonas de aguas medias con vegetación.

Anas acuta conforma el gremio G7 que usó principalmente la técnica de semi-inmersión vertical en zonas de aguas medias con y sin vegetación emergente. Al disminuir el cuerpo de agua, esta especie se desplazó a zonas de aguas someras con vegetación para forrajear con captura cuello o cabeza sumergida.

Finalmente, el gremio G8 agrupa especies (*Anas discors*, *Anas clypeata* y *Anas crecca*) que emplean diversas técnicas dependiendo de las características del hábitat donde exploten el recurso, por esto se designaron como generalistas. Estas especies muestran diferencias en la combinación de hábitat y técnica, de forma que ocupan hábitats similares pero la técnica que emplean en ese hábitat en particular es diferente. De esta forma, *Anas crecca* ocupa aguas someras y medias, accediendo a la capa de lodo y vegetación sumergida, empleando la técnica que más se ajuste a la profundidad del agua (DuBowy 1988); a diferencia de *Anas clypeata*, que en aguas medias aplica una captura con pico o con cuello sumergido para realizar un filtrado de invertebrados en la torre de agua, sin necesidad de acceder a las capas de lodo y/o vegetación sumergida.

4. DISCUSIÓN

Este capítulo describe los gremios de la comunidad de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala, y analiza los patrones de explotación del recurso en dos dimensiones: técnica de alimentación y hábitat. Las especies se agruparon en ocho gremios, por medio de análisis de agrupamiento a posteriori de los datos de los patrones de explotación del recurso bidimensional. Esta agrupación nos permite entender cuál es la estructura de la comunidad de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco y evaluar cuáles son los patrones de interacción por explotación de recursos inter e intragremiales. Posteriormente, con modelos nulos, se evaluó la posible existencia de interacciones comparando los sobrelapes observados con los esperados al azar. La información que obtenemos con el análisis de los patrones de explotación de recursos es importante para entender la estructura espacial de la comunidad de aves presentes en la laguna.

Los gremios que resultaron a posteriori del análisis de agrupamiento muestran una gran especialización en cuanto al uso de técnica, pero son más flexibles en el uso de hábitat, de acuerdo con los valores de amplitud de nicho. La combinación de ambas dimensiones nos aporta una imagen en el espacio de la estructura de la comunidad en función de sus patrones de alimentación (Wiens 1989). Así, la agrupación por dimensión técnica de alimentación estructura la comunidad en tres gremios, en tanto que la dimensión hábitat estructura cuatro gremios; pero la información que aportan estos grupos funcionales unidimensionales a la estructura de la comunidad en función de patrones de uso de recurso se incrementa con ambas dimensiones conjuntamente. Por lo tanto, ya que partimos del supuesto que distintos usos de técnicas y/o hábitats reflejan diferencias en la explotación del recurso alimenticio (Holmes y Recher 1986, Wiens 1989), se caracterizaron los gremios en dos dimensiones conjuntamente (Sarrias y cols. 1994, Liordos 2009). Consecuentemente, al agrupar las especies considerando las dos dimensiones (técnica y hábitat), las doce especies de picoteadoras (unidimensionales por técnica) se estructuraron en grupos funcionales de mayor similitud en sus patrones de alimentación. De esta forma, se dividieron en picoteadoras en zonas secas y lodosas con vegetación (*Bubulcus ibis*), picoteadoras de aguas lodosas (*Actitis macularius*), picoteadoras en aguas someras (*Limnodromus scolopaceus*) y picoteadoras de aguas profundas (*Leucophaceus pipixcan*). Así, las diferentes agrupaciones generadas por cada dimensión evidencian como la

respuesta por parte de las especies a cada dimensión es diferencial, tal como sugirió Schoener (1974). Para completar este análisis de patrones de uso de recurso, sería conveniente realizar análisis de dieta y presas, y enriquecer la información de la estructura de los gremios generada por ambas dimensiones (Sarrías y cols. 1996, Liordos 2009).

En general, las bajas amplitudes de nicho que muestran las especies de la laguna para técnica de alimentación indican que los gremios son especialistas en uso de técnica. Adicionalmente, la amplitud de nicho bidimensional es estrecha, evidenciando que el nivel variable de recursos puede afectar a las especies de la comunidad (Pöysä 1983). Por un lado, la variación afectará principalmente a especies con amplitud estrecha, como las vadeadoras del gremio G3 (Scolopacidae) y G4 (Ardeidae y Threskiornithinae). Dado que explotan el recurso en zonas con características particulares —zonas lodosas y de aguas someras— y con una sola técnica —picoteo—, se ven afectadas por las variaciones del recurso, como demuestra su presencia y abundancia restringida a meses de contracción del cuerpo de agua cuando se generan esos hábitats (ver Capítulo II). Por otro lado, la variación afectará menos a especies generalistas del gremio G8 (*Anas discors*, *A. clypeata* y *A. crecca*) y G5 (*A. cyanoptera*, *Fulica americana*, *Gallinula galeata*, *Phalaropus tricolor*) con amplitud de nicho unidimensional y bidimensional mayor a la media. La capacidad que poseen estas especies para explotar el recurso en diversas áreas o empleo de varias técnicas (amplitudes bidimensionales anchas) les permite segregarse espacialmente, disminuyendo potenciales interacciones interespecíficas e intraespecíficas. En particular, las dos especies más abundantes de la comunidad, con alta amplitud de nicho unidimensional y, por consiguiente, alta amplitud bidimensional, no se ven afectadas por las abundancias elevadas de individuos de la misma especie —*Anas clypeata*— ni por variación del recurso —*Fulica americana* que permanece en la laguna incluso en aquellos meses que muestran menos variedad de hábitats (meses de mayo a septiembre correspondientes a T2)— (ver Capítulo II). Esta alta amplitud bidimensional les permite ser más flexibles que el resto de las especies, confiriéndoles ventaja al explotar el recurso.

El patrón de solapamiento de nichos intragremiales es elevado, a diferencia de bajos solapamientos intergremiales, confirmando que las interacciones competitivas son más probables entre las especies pertenecientes a un mismo gremio (Pianka 1980, Jaksic y Medel 1990). En concreto, las interacciones intragremiales se dan en gremios con pocas

especies o un número moderado de ellas (MacNally 1983, Liordos 2000). Los gremios de la comunidad de aves de la laguna, conformados por pocas especies, presentan sobrelapes de nicho elevados; por ello, es de esperar que exista algún mecanismo que permita a las especies coexistir, evitando la exclusión competitiva. De esta forma, especies del G3 (picoteadoras de aguas someras y lodosas) presentan altos sobrelapes y, adicionalmente, estrechas amplitudes de nicho. Entre algunos mecanismos propuestos, que disminuyen la competencia por la explotación del recurso, encontramos el tamaño del pico correlacionado con el tamaño de la presa (Holmes y Pitelka 1968, Case 1981) y el tamaño del ave correlacionado con el tamaño de presa y con la profundidad del agua (Eldridge 1987, Davis y Smith 2001). Así, las especies de este grupo, diferentes en tamaño de cuerpo y pico, pueden forrajear en la misma zona y con la misma técnica, pero potencialmente accederían a diferente tipo de presa evitando las interacciones interespecíficas. En resumen, las diferencias morfológicas entre especies (del mismo o distinto gremio) que sobrelapan sus nichos nos permiten estimar diferencias en la explotación del recurso (Schoener 1974, Zeffler y cols. 2003).

Los sobrelapes de especies con miembros de otros gremios son bajos y aquellas especies que muestran sobrelapes intergremiales elevados corresponden a especies de abundancias dispares, amplitudes de nicho variables o especies que se segregan en el tiempo. Así, *Oxyura jamaicensis* (abundancia acumulada de 5,300 registros) y *Podiceps nigricollis* (280 registros acumulados) están presentes todo el año, con sobrelape casi total en sus nichos y estrecha amplitud para ambas especies. Las diferencias en sus abundancias puede ser el mecanismo que les permite coexistir. *Anas clypeata* y *Anas platyrhynchos*, presentes en los mismos muestreos, sobrelapan nichos pero las diferentes amplitudes de nicho, tanto para técnica como para hábitat y diferencias en sus abundancias, pueden estar funcionando como mecanismos de coexistencia.

Liordos (2000) encontró patrones de sobrelapes intra e intergremiales similares a los encontrados entre las especies de la laguna de Acuitlapilco. En su trabajo, concluye que bajos sobrelapes intergremiales indican que la comunidad muestra gran especialización. Por otro lado, los bajos sobrelapes intergremiales de especies con pocos individuos, indican que la laguna no mantiene muchos individuos por especie pero sí puede mantener diversidad de especies que exploten diferentes microhábitats (Wiens 1989). La alta

diversidad registrada en las temporadas T1 (febrero a mayo) y T3 (septiembre a enero), con muchas especies en abundancias bajas y de forma ocasional —como se analizó en el capítulo II—, es una prueba de la disponibilidad de diversos microhábitats.

Los sobrelapes de nicho en uso de hábitat y sobrelape bidimensional (hábitat y técnica) de los gremios de la comunidad observada en la laguna de Acuitlapilco son mayores a lo esperado al azar en una comunidad simulada sin competencia interespecífica. Por tanto, debido a los sobrelapes mas elevados en uso de hábitat, existe la posibilidad de competencia por el uso de hábitat entre especies. Así, las fluctuaciones estacionales del hábitat adquieren un papel relevante en la estructura de la comunidad, que se ve sometida a presión cuando escasean los recursos y cuando la competencia por estos recursos es potencialmente más intensa (Wiens 1977). De esta forma, las fluctuaciones estacionales permiten que se incorporen o retiren especies del ensamble de la comunidad de la laguna aumentando y/o disminuyendo el número de especies por gremio. En este sentido, Pianka (1974) propuso que si se mantiene el recurso fijo, las comunidades con mayor sobrelape de nicho soportan mayor cantidad de especies que una con menores sobrelapes. Al no mantenerse el recurso fijo por las fluctuaciones estacionales en la laguna, alteramos esta relación, y la comunidad mantendrá menos especies con mayores sobrelapes o viceversa. Con la finalidad de explorar con más detalle este resultado, sería conveniente estudiar la dimensión tiempo, como sugieren varios autores (Schoener 1974, DuBowoy 1988, Barnes y Nudds 1990, Kronfeld-Schor y Dayan 2003), y analizar la estructura de la comunidad de aves acuáticas de la laguna y sus patrones de explotación de recursos entre temporadas (López de Casenave y cols. 2008).

5. CONCLUSIÓN

La comunidad de la laguna de Acuitlapilco se estructura en gremios que muestran una especialización en el acceso a recursos alimenticios. Las especies de un mismo gremio presentan similitud en sus patrones de explotación, siendo más probables las interacciones entre estas especies, pero no constituye una prueba de la existencia de competencia. Inferimos que deben existir mecanismos que eviten la exclusión competitiva entre ellos. Estos mecanismos pueden estar determinados por diferencias en abundancias, diferencias morfológicas y la segregación en el tiempo, principalmente. Dado que los atributos de los gremios, nicho y solapamiento de nicho se han calculado con un recurso que fluctúa entre estaciones, se propone analizar la estructura de la comunidad incluyendo la dimensión tiempo, a una escala estacional, para obtener una descripción detallada de la comunidad de aves acuáticas de la laguna de Acuitlapilco, Tlaxcala.

6. REFERENCIAS

- Albrecht M y Gotelli NJ. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134–141.
- Barnes GG y Nudds TD. 1990. Temporal variation in microhabitat relationships among grebes and coots. *Wilson Bull.*, 102 (1): 99-108.
- Case TJ. 1981. Niche Separation and Resource Scaling. *The American Naturalist* 118 (4): 554-560.
- Cody ML. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton.
- Davis CA y Smith LM. 2001. Foraging strategies and niche dynamics of coexisting shorebirds at stopover sites in the southern great plains. *The Auk* 118 (2): 484 - 495.
- DuBow P. 1988. Waterfowl communities and seasonal environments: temporal variability in interspecific competition. *Ecology* 69-5: 1439-1453.
- Eldridge JL. 1987. Ecology of migrant sandpipers in mixed-species foraging flocks. Ph.D. dissertation, University of Minnesota, Minneapolis.
- Entsminger GL. 2012. EcoSim Professional: Null modeling software for ecologists, Version 1. Acquired Intelligence Inc., Kesey-Bear & Pinyon Publishing. Montrose, CO 81403. <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>
- Gatto A, Quintana F y Yorrio P. 2008. Feeding behavior and habitat use in a waterbird assemblage at a marine wetland in coastal Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 31(3):463-471.
- Holmes RT y Pitelka FA. 1968. Food overlap among coexisting sandpipers on northern Alaskan tundra. *Systematic Zoology* 17: 305–318.
- Holmes RT y Recher HF. 1986. Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *Condor* 88: 427-439.
- Jaksic FM y Medel RG. 1990. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia* 82: 87-92.
- Kronfeld-Schor N y Dayan T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:153-181.
- Levins R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press.
- Liordos V. 2010. Foraging guilds of waterbirds wintering in a Mediterranean coastal wetland. *Zoological studies* 49 (3): 311-323.
- López de Casenave J, Cueto VR y Marone L. 2008. Seasonal dynamics of guild structure in a bird assemblage of the central Monte desert. *Basic and Applied Ecology* 9: 78–90.
- Mac Nally R C. 1983. On Assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64: 1646-1652.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH y Wagner H. 2012. *Vegan: Community Ecology*

Package. R package version 2.0-3. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>

- Palmer TM, Stanton ML y Young TP. 2003. Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *The American Naturalist* 162: S63-S79.
- Peres-Neto PR. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia* 140: 352–360.
- Pianka ER. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71 (5): 2141-2145.
- Pianka ER. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35: 194-201.
- Pôysâ H. 1983. Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos* 40: 295-307.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.r-project.org/>
- Robinson SK y Holmes RT. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63 (6): 1918-1931.
- Root RB. 1967. The niche exploitation pattern of the Bluegray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Sarrías A M, Blanco D y López-de-Casenave J. 1996. Estructura en gremios de un ensamble de aves acuáticas durante la estación reproductiva. *Ecología Austral* 6: 106-114.
- Schoener T W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Simberloff D y Dayan T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.
- Weller MW. 1999. *Wetlands Birds: Habitat Resources and Conservation Implications*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens JA. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist* 65: 590-597.
- Wiens JA. 1989. *The ecology of bird communities. Volumen I. Foundations and patterns*. Cambridge University Press, UK.
- Winemiller KO y Pianka ER. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27-55.
- Zarate-Ovando B, Palacios E y Reyes-Bonilla H. 2008. Estructura de la comunidad y asociación de las aves acuáticas con la heterogeneidad espacial del complejo lagunar Bahía Magdalena-Almejas, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical* 56 (1): 371-389.
- Zeffer A, Johansson LC y Marmebro A. 2003. Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:461-484.