

UNIVERSIDAD DEL MAR
DIVISIÓN DE POSGRADO

ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE LA
COMUNIDAD AVIFAUNÍSTICA EN LA LAGUNA COSTERA LA
VENTANILLA-TONAMECA, OAXACA, MÉXICO

MATEO DONALD MANUEL RUIZ BRUCE TAYLOR

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

PUERTO ANGEL, SAN PEDRO POCHUTLA, OAXACA
2011

La presente tesis titulada: Análisis de la diversidad y composición de la comunidad avifaunística en la laguna costera La Ventanilla-Tonameca, Oaxaca, México, realizado por el alumno: Mateo Donald Manuel Ruiz Bruce Taylor, bajo la dirección del Comité de Tesis indicado, ha sido aprobado por el mismo y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
ESPECIALISTA EN ECOLOGIA MARINA

COMITÉ DE TESIS

Director

Dr. José Cruz Bojorges Baños

Asesor

Dr. Ramón Andrés López Pérez

Asesor

Dr. Carlos García Estrada

Asesor

Dr. Juan Francisco Meraz Hernando

Asesor

M. C. Antonio López Serrano

Puerto Ángel, San Pedro Pochutla, Oaxaca; noviembre 2011

*DEDICO ESTE TRABAJO A
MI HIJA MATILDA,
TAN RECIEN NACIDA,
Y AL FUTURO QUE LA ESPERA.*

AGRADECIMIENTOS

El contenido de este trabajo resulta de una coordinación constante con el Director, Dr. José Bojorges Baños, cuyo consejo fue inestimable y sinceramente agradecido. Doy las gracias a los integrantes del comité de Asesores, en particular a Dr. Ramón Andrés López Pérez, quién participó en la formación de la tesis tanto como asesor como profesor del UMAR.

Mi estancia a la UMAR fue posible con el apoyo financiero de CONACYT, así mismo agradezco a Dr. Edgar Robles Zavala de la División de Posgrado por su ayuda en obtener la beca.

Mi colega de la Maestría, Héctor Hernández Ramírez, hizo revisión lingüística del trabajo y agradezco su ayuda en enfrentar el reto de escribir en mi segundo idioma.

La SA de CV Servicios Ecoturísticos La Ventanilla apoyó al trabajo de campo con el préstamo de lanchas, adicionalmente agradezco a Liborio Aragón Arvea de la comunidad de Chacahua por brindar el uso de su canoa.

El infalible positivismo de mi esposa Laura Kate Ruiz fue imprescindible, y la agradezco el apoyo moral que me dio.

Contenido

| | Páginas |
|---|---------|
| ÍNDICE DE FIGURAS | III |
| ÍNDICE DE CUADROS | V |
| ÍNDICE DE APÉNDICES | VII |
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| INTRODUCCIÓN | 3 |
| Fundamentos de los análisis numéricos | 13 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 21 |
| HIPÓTESIS | 24 |
| OBJETIVOS | |
| Diversidad de especies y la distribución de abundancias | 25 |
| Composición de la comunidad | 26 |
| METODOLOGÍA | |
| Métodos de conteo | 27 |
| Diversidad de especies y la distribución de abundancias | |
| Densidad y riqueza de especies | 28 |
| Modelos descriptivos e índices de diversidad | 31 |
| Composición de la comunidad | |
| Variación espacial de las especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios | 34 |
| Relación entre aves, hábitat y estructura espacial | 36 |
| RESULTADOS | |
| Diversidad de especies y la distribución de abundancias | |
| Densidad y riqueza de especies | 40 |
| Modelos descriptivos e índices de diversidad | 42 |
| Composición de la comunidad | |
| Variación espacial de las especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios | 45 |
| Relación entre aves, hábitat y estructura espacial | 47 |

| | |
|---|----|
| DISCUSIÓN | |
| Diversidad de especies y la distribución de abundancias | |
| Densidad y riqueza de especies | 49 |
| Modelos descriptivos e índices de diversidad | 59 |
| Composición de la comunidad | |
| Variación espacial de las especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios | 67 |
| Relación entre aves, hábitat y estructura espacial | 72 |
| CONCLUSIÓN | |
| Diversidad de especies y la distribución de abundancias | 75 |
| Composición de la comunidad | 76 |
| RECOMENDACIONES | 78 |
| BIBLIOGRAFÍA | 79 |

Índice de figuras

| | Página |
|--|--------|
| 1 Localización geográfica del estado de Oaxaca (I), el Municipio de Santa María Tonameca (II) y la laguna costera La Ventanilla-Tonameca (III) | 90 |
| 2 Inexactitud relativa de nueve estimadores de la riqueza de especies | 91 |
| 3 Números de especies representadas por uno y dos individuos (A) y encontradas en una y dos muestras (B) | 91 |
| 4 La acumulación de las especies registradas en función de intervalos de tres meses | 92 |
| 5 La acumulación de las especies registradas en función de intervalos de tres meses para las parcelas 1 (A) y 2 (B) | 93 |
| 6 Comparación de la riqueza de especies estimada en seis áreas de hábitat utilizando curvas de rarefacción | 93 |
| 7 Ordenación por abundancia de las comunidades de las parcelas 1 y 2 basado en datos de un año de recuentos de 10 minutos | 94 |
| 8 Promedios de la serie de Hill para parcelas 1 y 2 con las muestras agregadas por salida de campo ($n = 36$) | 94 |
| 9 Promedios de la serie de Hill para parcelas 1 y 2 con las muestras agregadas por salida de campo ($n = 36$) | 95 |
| 10 La serie de Hill para las parcelas 1 y 2 con muestras combinadas y lapsos de conteo de 10 y 20 minutos | 95 |
| 11 Diferencias en los números de Hill provenientes de recuentos de 10 y 20 minutos convertidas en porcentajes | 96 |
| 12 Ordenación de seis áreas por cuatro medidas de diversidad utilizando análisis de componentes principales | 96 |
| 13 Medición de diversidad beta de aves utilizando la serie de Hill a dos escalas espaciales | 97 |
| 14 Análisis cluster de 143 especies | 98 |
| 15 Mapa conceptual (ACM) de la distribución espacial de 19 órdenes taxonómicas de aves en las seis áreas de hábitat homogéneo | 99 |

| | | |
|----|---|-----|
| 16 | Mapa conceptual (ACM) de la distribución espacial de siete β 1-gremios de aves en las seis áreas de hábitat homogéneo | 99 |
| 17 | Densidades poblacionales (A) y área basal (B) de árboles estimados para las áreas A, B y C (n = 80 árboles por área) | 100 |
| 18 | Densidades relativas estimadas para las especies arbóreas en las áreas A, B y C del manglar de La Ventanilla | 100 |
| 19 | Correlograma de comunidades avifaunísticas y componentes del hábitat en P1 | 101 |
| 20 | Correlograma de comunidades avifaunísticas y componentes del hábitat en P2. | 101 |

Índice de cuadros

| | Página | |
|----|---|-----|
| 1 | Número de especies pertenecientes a 20 ordenes taxonómicos en el manglar (P1), estuario (P2) y la zona de estudio (Z). | 102 |
| 2 | Números y porcentajes de especies migratorias y residentes en la P1, P2 y Z. | 103 |
| 3 | Números y porcentajes de especies en clases de hábitos alimentarios en la P1, P2 y Z. | 103 |
| 4 | Los parámetros matemáticos de los ajustes de la serie log, el log normal y la vara quebrada a los datos de P1, P2 y el estudio global (G). | 103 |
| 5 | El ajuste de la serie log, el log normal y la vara quebrada a los datos de las seis áreas (A – F). | 104 |
| 6 | Los parámetros matemáticos de los ajustes de la serie log, el log normal y la vara quebrada a los datos de las áreas A –F. | 104 |
| 7 | Valores de H' , $1/\lambda$ y J' para P1 y P2. | 105 |
| 8 | Comparación de la diversidad y equidad entre la P1 y la P2 con pruebas de U de Mann-Whitney ($n = 36$) y de Solow ($n = 1$). | 105 |
| 9 | Análisis del efecto del lapso de conteo sobre los índices de diversidad y equidad con pruebas de U de Mann-Whitney ($n = 36$) y de Solow ($n = 1$). | 106 |
| 10 | Repartición de la diversidad gamma en sus componentes alfa y beta. | 106 |
| 11 | 16 componentes de hábitat utilizado en la asignación de especies a β 1-gremios. | 107 |
| 12 | 143 especies detectadas con muestreo estandarizado durante un año, clasificadas en siete β 1-gremios mediante análisis cluster. | 107 |
| 13 | Comparación de 20 ordenes taxonómicos en la P1 y P2 con pruebas de U de Mann-Whitney. | 108 |
| 14 | Comparación de la composición de siete β -1 gremios en las P1 y P2 con pruebas de U de Mann-Whitney. | 108 |
| 15 | Resultados de las pruebas entre áreas utilizando el análisis de similitud (ANOSIM del paquete PRIMER). | 109 |

| | | |
|----|--|-----|
| 16 | Análisis de la importancia de especies (SIMPER; PRIMER): especies que aportan la mayor disimilitud entre las áreas dentro de P1 y P2. | 110 |
| 17 | Análisis de correspondencia múltiple (ACM) de 19 órdenes taxonómicos en las seis áreas de la zona de estudio. | 111 |
| 18 | ACM de siete β 1-gremios en las seis áreas del área de estudio. Valores en negritas son los de mayor similitud para cada β 1-gremio. | 111 |
| 19 | Comparaciones de cinco variables de hábitat en la P1 con la prueba de <i>U</i> de Mann-Whitney. | 112 |
| 20 | Comparaciones de cinco variables de hábitat en la P2 con la prueba de <i>U</i> de Mann-Whitney. | 112 |
| 21 | Autocorrelación entre los sitios de conteos dentro de P1. | 113 |
| 22 | Autocorrelación entre los sitios de conteos dentro de P2. | 113 |
| 23 | Correlación entre variables de hábitat y similitud de especies, órdenes y β 1-gremios de aves en el estudio global ($n = 18$). | 114 |
| 24 | Correlación entre variables de hábitat y similitud de especies, órdenes y β 1-gremios de aves en la P1 ($n = 9$). | 114 |
| 25 | La correlación entre variables de hábitat y similitud de especies, órdenes y β 1-gremios de aves en la P2 ($n = 9$). | 114 |

Índice de apéndices

| | Página |
|---|--------|
| 1 Distribución de 185 especies en 18 ordenes, 44 familias y 137 géneros. | 115 |
| 2 Lista de las 185 especies de aves observadas en interacción con el sistema lagunar La Ventanilla-Tonameca de 2006 a 2010. | 117 |
| 3 Asignación de 143 especies a los β 1-gremios (1-7) basado en el análisis cluster de las variables 1 a 16 | 127 |
| 4 Valores de entrada a las tablas de contingencia del análisis de correspondencia múltiple. | 130 |
| 5 Las variables de hábitat utilizadas en las pruebas de autocorrelación y el análisis de BIOENV para el estudio global y para cada parcela. | 131 |

Resumen

Se registraron las especies de aves en una laguna costera de Oaxaca, México con el propósito de entender el recambio en su diversidad y la variación espacial en la composición de la comunidad. Se muestreó mensualmente por 18 meses en 24 sitios de conteo con recuentos de 10 y 20 minutos en una superficie de área estandarizado. Se calibró la densidad de especies observada y estimada con una cota de riqueza verdadera, obtenida del muestreo combinado durante cuatro años. Se consideraron patrones espaciales a dos escalas, analizando la distribución de abundancias relativas y la composición de la comunidad en sitios con manglar y otros de estuario sin bosque. Adicionalmente, se relacionó la heterogeneidad de los componentes del hábitat con la variación espacial en la comunidad avifaunística. Se estimó una riqueza verdadera de 185 especies, 115 en el manglar y 149 en el estuario. Respecto a esto, los recuentos de 20 minutos dieron cobertura de 83.8% y la estimación con Jackkife 2 alcanzó 99.4%, mientras que los recuentos de 10 minutos dieron cobertura de 79.8%. Los índices de diversidad indicaron una mayor diversidad en el manglar en una muestra promedio mensual y una mayor diversidad en el estuario al considerar el ciclo anual completo. Se encontraron diferencias significativas a nivel de especies, órdenes y gremios, tanto entre el manglar y estuario como dentro de estas mismas; los órdenes y beta gremios se distribuyen en una secuencia progresivamente terrestre desde el estuario hacia el manglar. Los componentes de hábitat dieron correlaciones significativas y hicieron evidente la importancia de conservar sitios con hábitat y comunidades avifaunística complementarios.

Palabras claves: Diversidad beta, variación espacial, composición de comunidad, avifauna, hábitat.

Abstract

Bird species were recorded in a coastal lagoon in Oaxaca, Mexico, with the intention of understanding turnover in diversity and spatial variation in the community composition. Sampling was done monthly over 18 months at 24 point count sites of standardized area, with 10 and 20 minute counts. Observed and estimated species density was calibrated with a true richness bench mark, obtained from four years combined sampling. Spatial patterns were considered at two scales, analyzing the distribution of relative abundance and the bird community composition at mangrove sites and at estuary sites without forest. In addition, heterogeneity of habitat components was related to spatial variation in the bird community composition. A true species richness of 185 was estimated, 115 in the mangrove and 149 at the estuary. Relative to this, 20 minute counts gave 83.8% coverage and the Jackkife 2 estimator reached 99.4%, while 10 minute counts gave 78.8% coverage. Diversity indices indicated a greater diversity in the mangrove in an average monthly sample and a greater diversity at the estuary when the complete annual cycle is considered. Significant differences were found at the level of species, order and guild, both between the mangrove and the estuary and within these sites, with the orders and beta guilds distributed in a progressively terrestrial sequence from the estuary to the mangrove. The habitat components gave significant correlations and made evident the importance of conserving sites with complementary habitat and bird communities. Key words: Beta diversity, spatial variation, community composition, birds, habitat.

Introducción

México cuenta con alrededor de 11% de la avifauna mundial, por encima de 1100 especies están registradas en el país, de las cuales aproximadamente el 13% son endémicas (Valdez *et al.* 2006). La Republica Mexicana alberga 30% más especies que los Estados Unidos y Canadá combinados, a pesar de que consta de solamente el 11% del área geográfica de ambos países (Valdez *et al.* 2006). Oaxaca es el estado con mayor riqueza de aves, con registros confirmados de 736 especies (Navarro *et al.* 2004). Mapas de distribución indican que cerca de 300 especies ocurren en la región costera del estado (Howell & Webb 1995), sin considerar las poblaciones no detectadas o individuos errantes.

Las lagunas costeras del Pacífico Mexicano proporcionan áreas de conservación importantes para patos, garzas y aves playeras durante su migración (Wilson & Ryan 1997, Mikuska *et al.* 1998, Butler *et al.* 2001). Dentro de estos ambientes, los manglares son aprovechados como sitios de reproducción por especies acuáticas residentes como garzas e ibis, además proveen cobertura de follaje para invertebrados fitófagos, los cuales son consumidos por aves migratorias terrestres insectívoras (Lefebvre *et al.* 1992, Lefebvre *et al.* 1994, Becerril & Carmona 1997, Becerril 2001, Studds & Marra 2005).

La documentación de la diversidad avifaunística en una laguna costera genera parámetros para los cuales habrá explicaciones teóricas (Hill 1973); por ejemplo, el estudio comparativo de patrones ecológicos posibilita discernir la magnitud de los procesos ecológicos de los que resultan (Bell 2001). Además de su utilidad para entender la funcionalidad y conservación de un ecosistema, la diversidad biológica tiene valores económicos, ecosistémicos y estéticos para la sociedad (Leakey & Lewin 1995). Incluso, una evaluación rigurosa del valor de la biodiversidad en una laguna costera requeriría considerar las opciones futuras y tomar en cuenta valores potenciales actualmente no percibidos (Faith 2011).

En cuanto a la diversidad biológica en manglares, se encuentra que la riqueza de especies no-arbóreas es generalmente mucho más elevada que la diversidad de especies arbóreas (Lugo 2002). Adicionalmente, existen pocas especies halófilas que son tolerantes a condiciones de sombra, así que se observa una escasez de sotobosque en manglares maduros (Snedaker & Lahman 1988). En Oaxaca, las áreas de estuarios sin manglares presentan comunidades vegetales de tular y

carrizal (*Typha* ssp. y *Hymenachne amplexicaulis*) que son con frecuencia homogéneos (Rzedowski 2006). Lo anterior implica que en áreas con o sin rodales de mangle el número de especies de plantas vasculares en estas lagunas costeras es relativamente bajo y, por consiguiente, la variabilidad de flora entre sitios es limitado. A diferencia, la diversidad en las taxocenosis animales es relativamente alta y la documentación de la avifauna proporciona bases aptas para la investigación del recambio de diversidad en las lagunas costeras.

En un ambiente tropical tal como las lagunas costeras de Oaxaca, el muestreo de aves enfrenta las adversidades de vegetación espesa, alta riqueza y rareza de especies, plumajes confundibles, agregaciones de individuos y dinámicas temporales (Karr 1981). Estudios cuantitativos y detallados de comunidades avifaunísticas tropicales son laboriosos y permanecen incompletos para áreas extensas (Herzog *et al.* 2002). Idealmente, el muestreo de aves en ambientes tropicales combina métodos estándares audio-visuales con capturas con redes de neblina (Blake & Loiselle 2001). Adicionalmente, recorridos aleatorios pueden incrementar la detección y así lograr una estimación más exacta de la riqueza de especies (Bojorges *et al.* 2006).

Comparado con la captura de aves con redes de neblina, las técnicas de recuento son relativamente económicas de llevar a cabo (Rappole *et al.* 1998, Leyequién 2006). Los puntos de conteo y los transectos son dos métodos audiovisuales alternativos, sin embargo existen desventajas al uso de transectos en manglares; es difícil moverse discretamente (Lefebvre & Poulin 1997) y la imposibilidad de seguir una trayectoria recta impide la estandarización de la longitud del transecto. Aunado a lo anterior, existe evidencia de mayor detección de especies mediante puntos de conteo, que con transectos (Macedo *et al.* 2007).

Los puntos de conteo constan de recuentos de aves durante lapsos fijos en sitios preestablecidos y son versátiles en cuanto al hábitat y terreno en que se aplican (Ralph *et al.* 1992). Es un método de muestreo estandarizado, ampliamente empleado para estudiar los patrones de abundancia relativa de cada especie y las diferencias en la composición de especies según el tipo de hábitat (Ralph *et al.* 1992). La duración del conteo y el número de muestreos son aspectos controlables del diseño de un estudio y son abiertos a la manipulación. No existe una estandarización del lapso de conteo o el número de muestras, los investigadores

adaptan sus protocolos de muestreo a sus metas específicas debido a que los recursos y tiempo están disponibles a ellos en medidas distintas.

Si la estimación de la abundancia relativa de especies es una prioridad, los sesgos específicos a cada especie provocados por diferencias en movilidad y detectabilidad son reducidos con lapsos de conteo de menor duración (Scott & Ramsey 1981, Granholm 1983, Johnson 1995), por lo que cinco minutos son apropiados (e.g. Rappole *et al.* 1998, Wang & Finch 2002). No obstante, existen estudios que emplean lapsos de conteo de 10 minutos (Lefebvre & Poulin 1997, Hobson & Bayne 2000, Zou *et al.* 2008) o 20 minutos que incluyen estimaciones de abundancia (Aleixo 1999, Galetti & Aleixo 1998, Archaux & Bakkaus 2007). La estimación de abundancias relativas es recomendable para estudios comparativos de avifauna en ambientes tropicales, donde la estimación de densidades absolutas es impedida por sitios de cortejo donde los machos se agregan, por las especies con hembras que cantan, por especies no territoriales y por especies con territorialidad inter-específica (Aleixo 1999).

Al trabajar principalmente con estimaciones de riqueza o densidad de especies, las desventajas de los lapsos de conteo de menor duración son evidentes; Drapeau *et al.* (1999) demostraron que conteos puntuales de mayor duración aumentaron la exactitud de estimaciones de riqueza, sobre todo por encima de 20 minutos. En el caso del muestreo con conteos de radio fijo en comunidades avifaunísticas de alta riqueza en ambientes heterogéneos tropicales, la subestimación es la preocupación principal (Bojorges *et al.* 2006) y el uso de conteos más cortos es propenso a detectar menos especies. Por otra parte, los puntos de conteo de radio fijo constan de unidades de muestreo estándares, los cuáles son apropiados para comparar estimaciones de la diversidad de aves en sitios distintos, siempre y cuando usen un esfuerzo de muestreo estandarizado (Whittaker *et al.* 2001).

Factores ambientales de importancia ecológica varían diferencialmente con el área, lo cual implica que los parámetros de escala en el muestreo sean de importancia (Whittaker *et al.* 2001). Whittaker *et al.* (2001) denominaron como “enfoque” a la escala espacial de la toma de datos, o la escala a la que los datos sean agregados para análisis, y como “extensión” a la escala a la que se hacen comparaciones. Por otro lado, Legendre y Legendre (1998) utilizan el intervalo de muestreo para referir la distancia promedio entre sitios de muestreo vecinos.

Por lo anterior, es evidente que las especificaciones de escala son importantes para los estudios que utilizan los puntos de conteo y que son un método de muestreo relativamente versátil, económico para ejecutar y efectivo en manglares. La alta variabilidad en el lapso de conteo utilizado sugiere que sea un aspecto del muestreo que es flexible a las necesidades y limitaciones de cada investigación. No obstante, existe poca información explícita de como los datos de recuentos responden a diferencias en el lapso.

Dentro del contexto geográfico continental, las estimaciones de la riqueza específica avifaunística en manglares incluyen 82 y 57 especies en el Pacífico y Caribe de Panamá (Lefebvre & Poulin 1997), 50 en el Caribe Colombiano (Chaves-Fonnegra *et al.* 2005), 75 en el Pacífico Colombiano (Naranjo 1997) y 81 especies en manglares de Brasil (Macedo *et al.* 2007). A la escala regional se han registrado 160 especies de aves en los aproximadamente 320,000 ha de manglares de la costa del Pacífico de Centro América (Jiménez 1999).

Existen pocos estudios sobre comunidades avifaunísticas en lagunas costeras del Pacífico Mexicano. Por ejemplo, existen listados de especies acuáticas de Nayarit que reportan 40 especies (Laguna el Quelele: Cupul-Magaña 1999) y 54 especies (desembocadura del Río Ameca entre Nayarit y Jalisco: Martínez-Martínez & Cupul-Magaña 2002). Estos trabajos tuvieron la finalidad de evaluar la importancia de las áreas estudiadas para aves, pero no analizaron asociaciones con hábitats específicos. Un estudio más detallado fue realizado por Mellink & de la Riva (2005), quienes registraron 57 especies de aves acuáticas en la Laguna de Cuyutlán, Colima. Realizaron su muestreo en áreas bordeadas por manglares, áreas con herbáceas halófilas y áreas principalmente cubiertas por agua somera; estos autores señalan que la respuesta ecológica de la avifauna a la diversidad de hábitats que existen dentro de esta laguna costera es evidente.

Amador *et al.* (2006) compararon la abundancia, riqueza y equidad de especies de aves registradas en bosque de mangle y áreas abiertas en la laguna costera el Rancho Bueno, Baja California, en la que documentaron un total de 56 especies. Salvo el mes de marzo, las áreas abiertas presentaron riqueza y abundancia más alta que las áreas de manglar. En el área de manglar el registro mensual mínimo fue de 15 especies y el máximo de 28, con un promedio de 20.4 durante los ocho muestreos. En el área de agua abierta el menor número de especies observadas fue de 22 y el mayor de 33, con un promedio de 26.1. A pesar de esta observación, la

equidad fue más alta en los bosques de manglar. Los autores atribuyen la mayor dominancia a la presencia de tres especies de hábitos alimentario oportunistas que son muy abundantes.

La avifauna de la costa oaxaqueña ha recibido escasa atención y los investigadores que han trabajado en esta región comparten el parecer de que existe la necesidad de incrementar la información (Mellink *et al.* 1998, Becerril 2001, Bojorges 2011). Mellink *et al.* (1998) recorrieron lagunas costeras, playas y el océano en esta región, registraron datos de 31 especies (Pelecaniformes, Ciconiiformes y de las sub-familias Sterninae y Rynchopinae) y compilaron un inventario anotado con observaciones de movimientos migratorios, reproducción, preferencia de hábitat y número de individuos. Estos autores consideran que las comunidades avifaunísticas observadas son distintas entre sí y que poseen alto potencial para evaluar la relación entre aves y la estructura de hábitat, pues observaron una relación entre cambios en la avifauna y cambios en el ambiente.

Becerril (1999) registró 68 especies de aves en manglares de Chacahua-Pastoria y 70 en Corralero-Alotengo; posteriormente (Becerril 2001) documentó 88 en el área de manglar de La Ventanilla. Sugiere que la mayor riqueza de especies de La Ventanilla, en comparación con los otros dos humedales, es explicada por una predominancia de especies terrestres, las cuales constaron de 55.7% de la comunidad (Becerril 2001), pero recomienda un análisis más detallado para su caracterización. Además reportó mayor abundancia y riqueza de especies en verano e invierno respectivamente; tales fluctuaciones las atribuyó a la agregación reproductiva y aportes de especies migratorias, respectivamente. Reconoció que el 70.4% de las aves vistas en La Ventanilla fueron especies consideradas como residentes.

Bojorges (2011) registró y comparó la riqueza y diversidad de especies de aves en Chacahua, Manialtepec y La Ventanilla. Al término del estudio, se observaron 94 especies en los tres humedales, la mayor riqueza la presentó Manialtepec con 72 especies, seguida de La Ventanilla y Chacahua con 71 y 67 especies, respectivamente. Los análisis estadísticos excluyeron los registros de las especies capturadas y se limitaron a las 68 especies observadas dentro el bosque de mangle o perchando sobre el dosel del mismo. Bajo éstos supuestos 42, 45 y 40 especies fueron detectadas en Chacahua, Manialtepec y La Ventanilla, respectivamente. El análisis de Bojorges (2011) es el único que compara la diversidad de aves en

manglares con el índice de diversidad de Shannon, esto mediante la prueba de Hutcheson (Zar 1999). Los resultados indican una relación parcialmente inversa entre la riqueza y la diversidad, ya que con 3.51 La Ventanilla presentó un valor de Shannon significativamente por arriba de los otros dos sitios y con 3.29 Manialtepec resultó como significativamente mayor en diversidad que Chacahua ($H' = 2.98$). El autor atribuye la alta diversidad registrada en La Ventanilla a la baja dominancia y las proporciones similares de especies raras y escasas. En adición, recomienda un análisis de la dinámica comunitaria de la avifauna para explicar éstas observaciones, así como ampliar el muestreo en ambientes adyacentes para asegurar el registro de la mayoría de las especies.

Fuera de los manglares, Ugalde–Lezama *et al.* (2010) comparan índices de Shannon de dos áreas de bosque con grados particulares de perturbación, a una altitud superior a 3000 m en el Estado de México. Con puntos de conteo se encontraron $H' = 2.8$ en el área poco alterado y $H' = 2.7$ en el sitio con mayor perturbación, valores que no fueron significativamente diferentes. A diferencia, los resultados de capturas con redes de neblina dieron $H' = 2.9$ para el sitio perturbado y de 2.7 en el otro, con una diferencia significativa. Los autores atribuyen la mayor diversidad en el sitio perturbado a la mayor complejidad de la estructura de la vegetación. Por otra parte, en selva Atlántica en Brasil subtropical, Aleixo (1999) comparó la diversidad avifaunística de un área de selva primaria con la de una selva perturbada. Encontró valores de $H' = 4.16$ y $H' = 4.34$ respectivamente, pero esta diferencia no fue significativa, a pesar de diferencias significativas en la estructura de vegetación.

La riqueza de especies proveniente de muestreo es un sustituto de la riqueza que realmente existe en el sitio y es propensa a subestimarse, una tendencia que se acentúa en comunidades de alta riqueza y con baja detectabilidad (Brose *et al.* 2003). La extrapolación del número de especies detectada con muestreo hacia el número que en realidad ocurre es un objetivo clave en la conservación biológica (Colwell & Coddington 1994), sobre todo si esta va acompañada de intervalos de confianza (Colwell *et al.* 2004). Existen numerosos métodos de extrapolación, en los estudios ornitológicos destacan ICE (Indicador de Cobertura basado en Frecuencia: Bojorges & López-Mata 2006, Bojorges 2011), Jackknife 2 (Boulinier *et al.* 1998, Archaux & Bakkaus 2007, Ugalde-Lezama *et al.* 2010) y Chao 1 (Herzog *et al.* 2002). Bojorges (2011) utilizó el ICE en el manglar La Ventanilla, Oaxaca y en dos lagunas

adicionales del estado. En La Ventanilla, el estimador indicó que se había detectado 95% de las especies con recorridos aleatorios, mientras en los otros sitios se obtuvieron cifras de 89% (Chacahua) y 91% (Manialtepec). En Veracruz, Bojorges & López-Mata (2006) utilizaron el ICE para extrapolar datos de recuentos en selva subperennifolia y encontraron que la riqueza observada constó de 89%-99% de las estimaciones en tres áreas. En Francia, Archaux & Bakkaus (2007) encontraron que la riqueza observada varió entre 78-81% de la estimada con el método de Jackknife 1 y entre 75-88% con el Jackknife 2; asimismo, Boulinier *et al.* (1998) reportaron que observaciones de aves en reproducción en los EUA constaron de 71-82% de estimaciones provenientes de extrapolación con los métodos de Jackknife.

Estimaciones del número de especies en una comunidad proporcionan parámetros que son comparables, independiente de la identidad de las especies registradas. En contraste, la proporción de especies encontrada en exclusivamente una u otra comunidad es una medida de complementariedad que toma en cuenta la composición de especies (Colwell & Coddington 1994). En el caso del análisis de Bojorges (2011), la proporción correspondiente fue de 0.54 entre La Ventanilla y Chacahua y de 0.58 entre La Ventanilla y Manialtepec. En Panamá la complementariedad entre manglares del Pacífico y el Caribe fue de 0.74, ya que se encontraron solamente 36% especies de ave como común a ambos sitios (Lefebvre & Poulin 1997).

Una forma alternativa de cuantificar diferencias en la composición de especies entre sitios parte del valor de la riqueza promedio, o diversidad alfa (Jost 2007). Se relaciona este valor con la diversidad total del área de interés para obtener una medida de diversidad beta, la estandarización de este último permite interpretarlo como el número promedio de comunidades completas en cualquier par de sitios (Harrison *et al.* 1992). Harrison *et al.* (1992) utilizaron éste método para calcular la diversidad beta de aves en Inglaterra a lo largo de transectos de 850 km y 400 km, los resultados de 0.03 y 0.06 respectivamente sugieren poco recambio en la composición de especies. Utilizando la misma metodología, los resultados de Bojorges (2011) producen una diversidad beta de 0.30 y los de Lefebvre & Poulin (1997) en Panamá dan el valor respectivo de 0.50. En la Cordillera Central de Costa Rica, Blake & Loiselle (2000) registraron un valor de diversidad beta de 0.61 en el recambio de la composición de especies de aves a lo largo de una gradiente de altitud entre 50 y 1000 metros. Sin embargo, utilizando la misma fórmula de Harrison

et al. (1992), la diversidad beta de Blake & Loiselle (2000) sería 0.40, ya que el método de cálculo utilizado en el estudio original no tomó en cuenta correcciones para poblaciones finitas.

Los factores que explican el recambio espacial de aves han sido investigados extensivamente y se ha encontrado que la composición florística y la fisionomía de la vegetación son factores que influyen en la distribución de la comunidad avifaunística (Bojorges & López-Mata 2006, Kissling *et al.* 2006, Archaux & Bakkaus 2007; Jayapal *et al.* 2009; Nikolov 2009). En la región costera, Butler *et al.* (2001) relacionaron la abundancia de aves playeras con la productividad de aguas costeras marinas a una escala global. Dentro de las lagunas costeras, investigaciones anteriores sugieren que los factores causales del recambio espacial de aves son complejos (Mellink & de la Riva 2005).

En China, Zou *et al.* (2008) encontraron una relación negativa entre la densidad de aves playeras y la de bentos, probablemente debido a la depredación. En adición, registraron una asociación positiva entre la riqueza y densidad de playeros y el área de bajos lodosos, señalando la importancia que las llanuras de marea sin manglares tienen para los Scolopacidae. La profundidad del agua ha sido relacionada con aves en varios contextos, por ejemplo Collazo *et al.* (2002), utilizando una manipulación de inundaciones, identificaron una profundidad de 4 cm como óptimo para dos especies de playero (*Calidris* spp.). Gawlik (2002) detectó una interacción entre la densidad de peces y la profundidad de agua en el uso de hábitat por vadeadores en pozos artificiales (Ardeidae, Threskiornithidae y Ciconiidae spp.). En Japón, se encontró una profundidad de agua < 30 cm como una determinante crítica en la diversidad de aves acuáticas y una correlación positiva de estas especies con el área de tular y la presencia de árboles a lo largo del contorno de la laguna costera (Hattori & Mae 2001).

En el caso particular de manglares, Lefebvre & Poulin (1997) señalaron que dos rodales de *Avicennia germinans* (mangle negro), con condiciones abióticas distintas, sustentaron comunidades avifaunísticas propias, aún cuando su composición florística era igual. Sugieren que respuestas bióticas, como son la fenología de plantas y la composición de invertebrados, fueron factores parciales en determinar las diferencias observadas. Chaves-Fonnegra *et al.* (2005) relacionan la densidad de aves en un manglar colombiano con la heterogeneidad en la cantidad de agua, salinidad, cobertura y el número de especies de vegetación. En Brasil, Macedo *et al.*

(2007) sugieren que actividades antropogénicas en sitios colindantes al manglar influyeron en sus resultados, en conjunto con el cambio en la fisionomía de la vegetación dentro del hábitat.

Al considerar los antecedentes sobre avifauna en humedales costeros de América Latina, destacan los estudios con un enfoque particular en las especies acuáticas (Cupul-Magaña 2002, Martínez-Martínez & Cupul-Magaña 2002, Mellink & de la Riva 2005). No obstante, la exclusión de las aves terrestres limita la determinación de recambio en la comunidad, ya que por consiguiente no se representan ciertas especies asociadas a manglar o tular. Otros trabajos utilizan la clasificación de especies en grupos ecológicos; Macedo *et al.* (2007) asignan a las especies a gremios, basándose en trabajos previos, Chaves *et al.* (2005) usan categorías de hábitos alimentarios mediante observación directa y Lefebvre & Poulin (1997) hacen comparaciones estadísticas entre gremios generales de alimento. Por otro lado, no se encontró comparaciones estadísticas entre órdenes taxonómicos, lo cual es una agrupación convencional y potencialmente útil para procesos de diferenciación.

Los estudios que analizan recambio en el ensamble completo de aves identifican la importancia de factores oceanográficos (Butler *et al.* 2001), bióticos (Hattori & Mae 2001, Zou *et al.* 2008), abióticos (Hattori & Mae 2001, Collazo 2002, Gawlik 2002) o la respuesta biótica a factores abióticos (Lefebvre & Poulin 1997). Sin embargo, el papel que la composición florística de manglar tenga en el recambio de la comunidad avifaunística es poco conocido, igual como la posibilidad de una interacción entre las aves y la estructura del manglar. Adicionalmente, es evidente que la mayoría de los antecedentes consideran el manglar como un hábitat homogéneo, ya que hacen comparaciones entre lagunas por separado, y no entre áreas dentro del mismo humedal.

La mayoría de los estudios avifaunísticos en la zona costera tropical describen la avifauna en el contexto del ecosistema del manglar. Sin embargo, estos son ecosistemas abiertos e interconectados con las comunidades ecológicas de aguas estuarinas, arrecifes coralinos, pastos marinos y llanuras de inundación (Lugo 2002). Por lo tanto, la conservación de aves en manglares requiere tomar en cuenta los procesos que afectan al sistema costero en general. Lugo (1999) recomienda una clasificación jerárquica de los hábitats de manglar para asistir en su investigación y manejo, en donde el nivel superior a ecosistema es el de paisaje, que abarca el contexto en el cual los ecosistemas de manglar funcionan. Con la excepción del

aporte de Amador *et al.* (2006), existe poco trabajo en América Latina que sintetiza áreas con o sin manglar en una investigación de avifauna al nivel de paisaje costero y existe una carencia de comparación estandarizada entre áreas de manglar, tular o sedimentos estuarinos. Respecto a los manglares de Oaxaca, los inventarios de aves son incompletos (Bojorges 2011) y marcadamente escasos para hábitats tales como marismas y tulares.

La homogeneidad dentro de las comunidades florísticas de manglares y estuarios facilita el reconocimiento, delimitación y clasificación de unidades de hábitat para el manejo de la diversidad avifaunística (Mac Nally *et al.* 2002); la coherencia de la avifauna dentro de las clases de hábitats reconocidos es un requisito para validar la clasificación de unidades de hábitat (Mac Nally *et al.* 2002). La comprensión de la variación espacial en la riqueza y composición de especies de aves, y su interacción con el hábitat, tienen gran importancia para su manejo en áreas naturales protegidas, ya que ayudan a conservar sitios con comunidades avifaunísticas complementarias (Humphries *et al.* 1995, Williams *et al.* 1996, Jost *et al.* 2010).

Al establecer asociaciones entre comunidades y unidades de hábitat, la conservación de conjuntos de hábitat complementarias presenta una estrategia para el manejo de la biodiversidad (Mac Nally *et al.* 2002). Por ejemplo, Mac Nally *et al.* (2002) utilizaron un análisis de similitud (ANOSIM: Clarke & Gorley 2007) para investigar la coherencia de la comunidad avifaunística dentro de clases ecológicas de vegetación en Australia y encontraron que 10 de las 15 clases presentaron comunidades avifaunística significativamente no-aleatorias. Adicionalmente, encontraron conformidad en la distribución de aves, mamíferos, especies de árboles y la estructura de hábitat entre clases de vegetación. No obstante, los autores señalan que otros taxa no respondieron de la misma forma y que el uso de clases ecológicas de vegetación requiere de medidas de conservación complementarias para proteger fauna representativa.

Barlow & Peres (2004) utilizaron el algoritmo de ANOSIM para analizar el efecto de los incendios sobre las aves en la amazona y reportaron las especies de mayor influencia mediante el análisis de porcentajes de similitud (SIMPER: Clarke & Gorley 2007). Este último utiliza disimilitudes promedios y las varianzas respectivas para proporcionar medidas de la intensidad y consistencia con que las especies contribuyen a las similitudes entre los sitios (Clarke & Warwick 2001). Los mismos autores utilizaron correlaciones entre matrices para encontrar la mejor combinación

de variables de hábitat que genera el mismo patrón de ordenación que la composición de aves (BIOENV: Clarke & Gorley 2007).

Potencialmente, las herramientas analíticas facilitan el manejo de la diversidad avifaunística en las lagunas costeras de Oaxaca, por lo tanto, se requiere de evidencia de su utilidad e información sobre las deficiencias. El presente estudio documenta y caracteriza la avifauna en unidades de hábitat de mangle rojo, mangle blanco, estuario sin bosque de manglar y playa barrera. Con base en muestreo estandarizado, se evalúan estimadores de riqueza y el efecto que el lapso de conteos tenga sobre las medidas de diversidad. Se utilizan métodos de análisis multivariado para determinar los patrones espaciales de especies, órdenes y gremios entre unidades de hábitat. Con la finalidad de entender la interacción entre la avifauna y su hábitat, se relacionan los taxa y gremios con la heterogeneidad de condiciones en la laguna costera. No obstante lo anterior, correlaciones entre la variación espacial de la composición de la comunidad de aves y la heterogeneidad espacial de los componentes de su hábitat, no necesariamente establecen relaciones causales, sino sugieren hipótesis mecanicísticas que ayudan a priorizar aquellas relaciones que merecen observaciones a mayor detalle (Fleishman *et al.* 2002).

Fundamentos de los análisis numéricos

Esta sección proporciona información sobre los métodos subyacentes de los análisis numéricos y las referencias pertinentes. No es imprescindible para comprender la parte medular del trabajo, no obstante, aporta el contexto necesario para evaluar la sección de metodología e interpretar los resultados con mayor penetración.

La acumulación de observaciones de taxa en función de unidades de muestreo o individuos produce una curva de acumulación. La secuencia en que se añaden nuevas observaciones afecta la forma de dicha curva debido a la heterogeneidad entre las unidades muestreadas y error de muestreo (Colwell & Coddington 1994). Para eliminar este efecto, se aleatoriza la secuencia de observaciones para generar curvas de rarefacción suavizadas, de manera que representa el valor promedio de las aleatorizaciones correspondientes a cada conjunto de observaciones acumuladas. Las curvas de rarefacción suavizadas corresponden a la expectativa estadística de la acumulación de especies registradas (Gotelli & Colwell 2001).

Al trazar la curva de rarefacción con la abscisa escalada al número de muestras acumuladas se representa la densidad de especies con una curva de acumulación suavizadas, la cual hará evidente la relación no-lineal entre el muestreo y el número de taxa detectados. Este método provee una herramienta convincente para hacer comparaciones de la densidad de especies de sitios distintos (Gotelli & Colwell 2001). A diferencia, el trazo de una curva de rarefacción suavizada con la abscisa escalada al número de individuos representa la riqueza de especies, indicando la razón taxa/individuos en conjuntos de progresivamente mayores observaciones (Gotelli & Colwell 2001).

Tanto la densidad como la riqueza de especies tienen desventajas y ventajas. Por ejemplo, las diferencias sistemáticas entre las abundancias que se registran pueden hacer la densidad de especies propensa a sesgos positivos en muestras con altas densidades de individuos (Gotelli & Colwell 2001). La variabilidad en las probabilidades de detección de aves en hábitats distintos es otra fuente de sesgo en la comparación de densidades de especies (Willot 2001). A pesar de lo anterior, la densidad de especies es preferible para relacionar una medida de riqueza comunitaria a un área especificada, siendo aplicable en el manejo de sitios designados para la conservación (Gotelli & Colwell 2001). Adicionalmente, la densidad de especies provee un esquema práctico para la planificación de inventarios. Esto porque el número de individuos que se registrará durante un esfuerzo dado de muestreo variará en función de densidades de poblaciones y repuestas temporales a las condiciones ecológicas, y por lo tanto es difícil de predecir (Moreno & Halffter 2001).

Existe un sesgo negativo ubicuo en las estimaciones de riqueza o densidad de especies provenientes de muestreos, lo cual aumenta en comunidades de alta riqueza y con especies de baja detectabilidad (Brose *et al.* 2003). El muestreo estandarizado permite la extrapolación, ya sea por el ajuste a modelos de distribución de las frecuencias de especies, o por el uso de estimadores no paramétricos (Palmer 1990, Colwell & Coddington 1994, Butler & Chazdon 1998, Moreno & Halffter 2000, O'Hara 2005). La proporción de especies presentes en una muestra respecto al número de especies en la población estadística indica la cobertura del muestreo (Chao 1984, Brose *et al.* 2003). A pesar de la utilidad obvia de las extrapolaciones, es menester acordar que el número de especies observada

permanece como la única referencia cualitativa, ya que solamente este contiene información de la identidad taxonómica de las especies.

Los estimadores de riqueza no paramétricos utilizan a las especies de baja abundancia o incidencia para estimar de la riqueza verdadera. En la terminología de Colwell & Coddington (1994), los singletons y doubletons se refieren a especies representadas únicamente por uno y dos individuos respectivamente. De un modo parecido, las especies únicas y duplicadas son aquellas especies registradas en una o dos muestras, independientemente de cuantos individuos haya (Mao & Colwell 2005). Debido a la dependencia de los métodos no paramétricos de tales variables, las estimaciones que producen convergirán con la riqueza verdadera cuando todas las especies sean representadas por al menos tres individuos o en tres muestras. De este modo se considerará el censo como completo cuando ninguna especie sea rara (Colwell & Coddington 1994).

El esfuerzo de muestreo necesario para adquirir una estimación de riqueza exacta es influido por el método de estimación utilizado, la estructura e identidad de la comunidad bajo estudio y las condiciones en cuales se muestrea (Colwell & Coddington 1994, Brose *et al.* 2003). Lo anterior hace necesario poner a prueba diversos estimadores de riqueza, esto en localidades distintas y con taxa diversos (Colwell & Coddington 1994). La calibración taxa-específica de los métodos de estimación requiere de inventarios completos; sin embargo, las bases de datos empíricos que son exhaustivos son pocos frecuentes, en particular para comunidades de alta riqueza, y los antecedentes indican que existe variabilidad en los resultados (Palmer 1990, Herzog *et al.* 2002, Brose *et al.* 2003).

Palmer (1990) analizó estimaciones de riqueza de especies respecto a una referencia de riqueza verdadera en su análisis de comunidades florísticas en EUA. Utilizó la desviación promedio al cuadrado para evaluar la inexactitud de datos observados y extrapolaciones, identificando los modelos de Jackknife 1 y 2 como los de menor inexactitud. En Bolivia, Herzog *et al.* (2002) compararon nueve estimadores de riqueza con dos listas de especies de aves acumuladas, las cuales representaron la riqueza verdadera de dos sitios. Reportaron sus estimaciones como porcentajes de la riqueza verdadera e indican coberturas de 65% y 74% para las especies observadas con muestreo estandarizado (Herzog *et al.* 2002). Recomendaron el estimador paramétrico de Michaelis-Menten, debido a su consistencia y exactitud, este método dio coberturas de 80% y 82% con el tamaño

máximo de muestreo. Brose *et al.* (2003) compararon 11 métodos de estimación utilizando múltiples comunidades simuladas con riquezas, equidad y estructura variable. Para medir la inexactitud de cada método, utilizaron el cuadrado de la desviación relativa de la densidad observada con respecto a la riqueza verdadera, mientras que para medir la precisión utilizaron la desviación estándar de la misma desviación relativa. Con base en esto, encontraron que Jackknife 1 y 2 son los estimadores de mayor precisión y menor inexactitud.

La densidad de especies es un parámetro mensurable de la comunidad avifaunística; las medidas de diversidad que incluyen la distribución de frecuencias de las especies son parámetros alternativos y aportan información estadística y ecológicamente significativa (Jost *et al.* 2010). Los índices de diversidad combinan la información de las especies en la comunidad en un solo valor, con la finalidad de hacer comparaciones posteriores (Legendre & Legendre 1998). Existe una cantidad desconcertante de índices y parámetros de diversidad y el carácter compuesto de los mismos es propenso a confundir su interpretación (Magurran 1988, Brose *et al.* 2003). No obstante, los índices de diversidad de Simpson y Shannon son suficientemente usados para permitir comparaciones entre estudios y enfatizan aspectos complementarios de la distribución de frecuencias. El índice de Shannon mide el grado de incertidumbre con que se puede predecir la especie del siguiente individuo colectado y es sensible a las especies raras (Krebs 1999). El índice de diversidad de Simpson mide la probabilidad que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a especies distintas y es sensible a las especies comunes (Krebs 1999).

Existen varios métodos para comparar índices de diversidad provenientes de dos muestras distintas, ejemplos incluyen intervalos de confianza con remuestreo mediante Bootstrap (Buckland *et al.* 2005), la prueba U de Mann-Whitney (Aleixo 1999, Ugalde-Lezama *et al.* 2010), la prueba de Hutcheson (Zar 1999, Bojorges & López-Mata 2006) y pruebas de aleatorización (Solow 1993). En el caso de la prueba de Solow, el algoritmo combina las dos muestras representativas y posteriormente se genera una distribución hipotética de cada una con particiones aleatorias. Se determina la significancia de la diferencia entre muestras observadas mediante una comparación con la diferencia esperada bajo el supuesto de una distribución aleatoria.

No obstante la utilidad de lo anterior, en su formulación original los índices de Shannon y Simpson no cumplen con algunos conceptos intuitivos de la diversidad (Jost 2007). En la biología de conservación, la biodiversidad es una entidad que se puede perder, en este sentido una medida de la misma debería de reflejar una reducción en diversidad de forma proporcional o lineal (Jost *et al.* 2010). Por otra parte, si existen dos comunidades de especies completamente distintas, ambos con diversidad X, la combinación de las dos debería de resultar en 2X. Los índices estándares no producen este efecto, lo cual dio lugar a su conversión a números equivalentes (Hill 1973). Con esta formulación alternativa, existe una unidad subyacente a las medidas de riqueza de especies y los índices de diversidad de Shannon y de Simpson (Hill 1973, Jost 2007). Una interpretación figurativa de esta serie es la profundidad a cual se examina la comunidad, dado que el orden de diversidad controla la sensibilidad de la medida a las especies raras (Hill 1973). Al igual que la densidad de especies, los valores permiten una comparación entre comunidades que es independiente de la identidad de especies registradas.

La densidad de especies, la riqueza o un índice de diversidad asociada a un parche local con condiciones micro ambientales es una medida de diversidad alfa (Whittaker *et al.* 2001). El recambio de especies o diversidad entre sitios locales es una medida de diversidad beta, mientras la diversidad del paisaje en que se encuentran los sitios es la diversidad gamma (Whittaker *et al.* 2001). Al dividir la diversidad gamma en sus componentes alfa y beta, los componentes que se obtengan deberían de ser ortogonales, de tal forma que: $\text{gamma} = \text{alfa} \times \text{beta}$ (Jost 2007). Del mismo modo, la diversidad beta es la razón entre la diversidad total y la de un sitio local; por lo tanto, se interpreta como la proporción por la cual una región sea más diversa que la localidad promedio (Harrison *et al.* 1992). Harrison *et al.* (1992) utilizaron una medida de diversidad beta corregido para poblaciones infinitas y estandarizada para comparar conjuntos de diversidad alfa de tamaños distintos, generando una medida de similitud promedio entre sitios.

La composición de una comunidad es el número, identidad y abundancia de las especies de que se compone (Legendre *et al.* 2005). Las medidas de diversidad alfa son insensibles a la composición de la comunidad y son influidos por especies generalistas y de distribución extensa (Knopf & Samson 1994). Existen métodos alternativos que enfatizan la identidad de las especies o el carácter ecológico de la comunidad que analiza, algunos de cuales son relevantes para el presente estudio.

Un método para describir o comparar una comunidad avifaunística es la agregación de especies en grupos para reducir el número de variables consideradas. Para ser útil, la variable agregada debería de simplificar los procesos complejos al nivel de poblaciones, pero a la vez no perder la esencia de los componentes (Pianka 1994). Un criterio para agrupación es el taxonómico, sea por géneros, familias u órdenes. Mientras este método reduce el número de variables y abarca información filogenética, la presencia de órdenes o familias monotípicas y la divergencia ecológica dentro de los taxa superiores causa nuevos problemas en su interpretación.

Un criterio alternativo a la agrupación taxonómica son los gremios ecológicos, originalmente definidos para describir un grupo de aves que explotaron la misma clase de recurso ambiental de manera parecida (Root 1967). Esta definición enfatiza la manera de forrajear y aporta una herramienta para investigar el papel de la partición de recursos y el potencial para la competencia inter-específica (Simberloff & Dayan 1991). No obstante, Wilson (1999) observó que el término 'gremio' ha sido alterado en su acepción y actualmente abarca sistemas de clasificación más generales. Propone la definición amplia: un grupo de especies que son parecidas en una manera ecológicamente relevante. En congruencia con los conceptos de diversidad ya mencionados, Wilson define a los alfa (α) gremios a aquellos grupos que responden a la distribución de recursos dentro de comunidades y como beta (β) gremios a aquellos grupos que responden a condiciones ambientales entre comunidades. Describe cinco clases de β -gremios, utilizando la distribución de especies en el espacio (β 1-gremio), su distribución en el tiempo (β 2-gremio), la selección *a priori* de caracteres morfológicos o fisiológicos (β 3-gremio), el análisis de diversos caracteres seleccionados de manera objetiva (β 4-gremio) y las respuestas de las especies a cambios en su medioambiente (β 5-gremio). Dado que la formación de β 1-gremios agrupa las especies por condiciones en lugar de recursos, excluye la competencia entre los integrantes y, por lo tanto, produce grupos con una tendencia hacia concurrencia en sus hábitats (Wilson 1999).

En una comunidad con más de tres taxa o grupos ecológicos, la ordenación en espacio reducido es recomendable para representar la distribución espacial de su composición, ya que las gráficas de dispersión abarcan un máximo de tres dimensiones (Legendre & Legendre 1998). Existen un gran número de métodos multivariados de ordenación en espacio reducido, sin embargo no existe una forma

objetiva de evaluar su eficiencia; incluso es posible que los resultados provenientes de distintos métodos de ordenación sean comparables (Brehm & Fiedler 2004). Por lo tanto, se menciona aquí solamente aquellos métodos de ordenación que son pertinentes al presente trabajo.

Para realizar la ordenación de la información multidimensional en un espacio reducido, el análisis de componentes principales (ACP) y el análisis de correspondencia múltiple (ACM) forman ejes nuevos que representan la mayor fracción posible de la variabilidad de la matriz de observaciones (Legendre & Legendre 1998). El ACP se basa en la matriz de dispersión, la cual contiene los coeficientes de covarianza entre las variables. Los ejes principales de la matriz de dispersión son independientes entre sí y proporcionan la información necesaria para formar los componentes principales de la ordenación (Legendre & Legendre 1998). Adicionalmente, el ACP proporciona direcciones lineales de cada variable (eigenvectores), lo cual facilita la interpretación de la distribución de objetos (Legendre & Legendre 1998). El ACM ajusta un modelo nulo a una tabla de contingencia y posteriormente estandariza los residuales de las frecuencias absolutas respecto al modelo nulo. De forma parecida al ACP, se utilizan ejes principales de la matriz resultante para graficar la ordenación. Permite estudiar la correspondencia entre filas con columnas, y las relaciones entre las filas y entre las columnas por separado (Legendre & Legendre 1998).

Una prioridad para la conservación es la protección de áreas complementarias en su composición de especies, de tal forma que nuevas áreas protegidas son elegidas con base en el grado al cuál contribuyen especies no representadas en el conjunto de sitios previo (Williams *et al.* 1996). Los métodos de análisis multivariado ofrecen herramientas apropiadas para seleccionar tales sitios ya que incorporan la composición de la comunidad específica de los áreas estudiados y son sensibles a respuestas bióticas o a cambios en condiciones ecológicas (Clarke & Warwick 2001).

Algunos análisis apropiados para estudiar diferencias en la composición de comunidades entre grupos de sitios se basan en las matrices de asociación, las cuales son triangulares y contienen los coeficientes de asociación entre todas las combinaciones de sitios (Legendre & Legendre 1998, Legendre *et al.* 2005). Clarke & Warwick (2001) utilizan el estadístico R para medir similitud entre grupos de sitios elegidos *a priori*. El valor de R es dependiente de la diferencia entre el promedio de los coeficientes de asociación para pares de sitios dentro de grupos, y el promedio

de coeficientes para pares de sitios entre grupos (Clarke & Warwick 2001). En el caso de cero traslape entre comunidades, la R adquiere el valor de uno; su valor mínimo es cero y representa comunidades idénticas (PRIMER V6; Clarke & Gorley 2007). La correlación no paramétrica es una forma de relacionar dos matrices de asociación, por ejemplo, entre una matriz de especies y otra de variables ambientales. El coeficiente de tal correlación es menor en su valor que su equivalente calculado con los datos crudos (Legendre *et al.* 2005), sin embargo, proporciona un indicador de la intensidad de recambio de especies en función de un factor, tal como distancia geográfica o estructura de hábitat (Barlow & Peres 2004).

La distribución espacial heterogénea de los organismos, los recursos finitos y las condiciones ambientales son principios primordiales de la teoría ecológica (Scheiner & Willig 2008). La investigación de la distribución espacial de la diversidad, de las especies u órdenes taxonómicos, de las comunidades y de los gremios ecológicos procura entender los mecanismos que controlan a los patrones espaciales observados. Factores causales internos son relacionados a dinámicas poblacionales, dispersión e interacciones bióticas tales como la colonización, extinción y competencia (Eldridge & Johnson 1988, Legendre & Legendre 1998; Bell 2001, He 2005, Legendre *et al.* 2005). Por el contrario, los factores causales externos son relacionados a características ambientales. Una asociación entre la estructura espacial de una comunidad y los componentes de su hábitat es indicativo de un factor causal externo y es congruente con una hipótesis de control ambiental. Una estructura espacial independiente de variables ambientales sugiere un control interno y es descrito formalmente por autocorrelación en las variables de la comunidad ecológica.

Se define a la autocorrelación espacial como la propiedad de aquellas variables que toman valores a sitios pareados, a distancias dadas, que son más similares (autocorrelación positiva) o menos similares (autocorrelación negativa) que lo esperado, si fueran observaciones de pares asociados al azar (Legendre 1993). Para determinar el grado de autocorrelación presente entre variables, Legendre & Fortin (1989) recomiendan la comparación de dos matrices de asociación, esto con la finalidad de averiguar si la distancia ecológica aumenta con la distancia geográfica correspondiente. En adición, proponen la elaboración de correlogramas para facilitar la representación de tal comparación.

Área de estudio

La planicie costera del Pacífico sur del estado de Oaxaca colinda con cadenas montañosas por su lado noreste, las cuales disminuyen el alcance de los vientos alisios que soplan desde el Golfo de México y la precipitación asociada a estos. Dichos vientos aportan tasas anuales de precipitación de 1500-4000 mm a la vertiente del Golfo, en contraste la zona costera del Pacífico recibe relativamente baja precipitación con 800–1000 mm por año (Trejo 2004). La temperatura promedio anual está por encima de 26° C y el clima se clasifica como cálido subhúmedo. La estacionalidad de la precipitación es muy definida, la mayoría de la lluvia cae entre mayo y octubre, y se caracteriza por aguaceros intensos acompañados por vientos fuertes; producto de la circulación monzónica y el desplazamiento de ciclones desde el Pacífico (Trejo 2004).

La laguna costera La Ventanilla-Tonameca se ubica entre 15°40' N y 96°34' O, tiene un superficie aproximada de 12000 ha (Anónimo 1995). Su origen se debe a la morfoestructura de la planicie costera de Oaxaca y a la acreción de terrenos tectono-estratigráficos en las zonas de sutura subductiva Norteamericana-Cocos sur, lo cual ha producido llanuras planas u onduladas en el estrecho sector entre La Sierra Madre del Sur y el Océano Pacífico (Hernández *et al.* 2009). La geología del área consta de complejos metamórficos y intrusivos (Hernández *et al.* 2009). Dentro de la laguna costera, los suelos son gleysoles (Alfaro 2004), moderadamente ácidos y fuertemente salinos (González 2006).

La laguna tiene una conexión efímera con el mar y es separada y protegida del océano por una playa, atributos identificados por Lankford (1976) en su definición de 'laguna costera', con referencia específica a las cuencas costeras de México. El Río Tonameca es el aporte fluvial principal, en adición, diez corrientes de agua intermitentes entran a la cuenca de la laguna (Anónimo 1995). El canal de marea atraviesa la playa barrera frente a la entrada del río a la laguna, hacia su extremo occidental, y permanece abierta durante la temporada de lluvias. Al momento de perder la conexión con el océano, la salida del agua fluvial se detiene y el nivel de agua en la laguna sube por aproximadamente un metro y a cierto grado se conserva agua durante la temporada seca.

El extremo oriental de la laguna está a una distancia de cinco kilómetros del canal de marea y no se ha conectado con el océano durante seis años (obs. pers.),

aunque previo a este había una conexión fugaz en años con suficiente precipitación. Los árboles de *Rhizophora mangle* (mangle rojo) y *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) crecen en esta área, sobre relieve plano y a una elevación por encima de la marea alta promedio. La baja velocidad de las corrientes de agua y el sistema radical bien desarrollado conducen a una clasificación de manglar de tipo borde (Lugo & Snedaker 1974). Hacia tierra adentro, se encuentra *R. mangle* creciendo en cuencas de drenaje de caudales terrestres, así que se encuentran condiciones características de manglar de cuenca (Lugo & Snedaker 1974). El manglar está en etapa de regeneración avanzada después de haber sido destruido por el huracán Paulina en 1997.

El cambio gradual de la vegetación, de acuática a terrestre, da lugar a comunidades florísticas con árboles de *Pithecellobium dulce* (huamuchil), *Tabebuia rosea* (macuil), *Ficus tecolutensis* (macahuite), *Byrsonima crassifolia* (nanche), *Bravaisia integerrima* (zanate), *Guazuma ulmifolia* (caulote) y *Sabal mexicana* (palma real) en el ecotono lagunar-terrestre. Por la playa se encuentra matorral de *Guaiacum coulteri* (guayacan), *Prosopis laevigata* (mezquite), *Chrysobalanus icaco* (icaco), esparcidos con suculentas y cactus; mientras que por los lomeríos alrededor de la cuenca lagunar hay selva baja caducifolia dominada por árboles de *Calycopyllum candidissium* (camarón), *Cordia elaeagnoides* (ocotillo), *Spondias purpurea* (ciruelo), *Gliricidia sepium* (cacahuanano), *Caesalpinia eriostachys* (umaga), *Acacia farnesiana* (huizache), *Leacaena leucocephala* (guaje), *Jacaratia mexicana* (papayón), *Cochlospermum vitifolium* (cojón) y *Pterocarpus acapulcensis* (grado; Pennington & Sarukhán 2005).

El área de la desembocadura del río Tonameca presenta pocos árboles y en su lugar se encuentra una comunidad florística dominada por tule, carrizo, pasto halófilo y lirios de las especies *Typha domingensis* (espadañas tropical), *Cyperus giganteus* (papiros mexicano), *Hymenachne ampexicaulis* (trumpetilla), *Nymphaea ampla* (flor de loto) y *Pistia statiotes* (lechuguilla).

El Área Natural Protegida “Santuario de Playa Escobilla” abarca la extensión oeste de la laguna; además el sitio fue designado como reserva comunitaria por la Asamblea General de Comuneros del Municipio de Santa María Tonameca, dentro de la reserva se encuentra restringida la pesca, cacería, corte o quema de vegetación, la acuacultura, pastoreo y apertura de la desembocadura. La comunidad al este de la laguna se llama La Ventanilla y es un destino turístico en donde se

ofrecen recorridos guiados al manglar en lanchas conducidas por remo. Servicios Ecoturísticos de La Ventanilla es una cooperativa que maneja una Unidad para la Conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de la Vida Silvestre (UMA). Realizan recuperación de huevos de tortuga marina (*Lepidochelys olivacea*, *Chelonia mydas* y *Dermochelys coriacea*) para la liberación posterior de las crías, reproducción y liberación de cocodrilos (*Crocodylus acutus*), reproducción de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y reforestación de especies de mangle y árboles tropicales. Las comunidades de Chacahua y Lagunilla están al extremo oeste, cerca de la desembocadura del río Tonameca, y practican agricultura, cacería, ganadería y pesca.

Hipótesis

El presente trabajo plantea la variación espacial en la comunidad avifaunística de la laguna costera La Ventanilla-Tonameca como una hipótesis alternativa a la distribución homogénea, la cual toma el papel de un modelo nulo en este contexto. Más específicamente, predice que exista un recambio espacial, tanto dentro de los hábitats de manglar y estuario, como entre estos dos. Se propone que el recambio sea evidente en el número de especies, en la distribución de abundancias, así como en la identidad y abundancias relativas de las especies y órdenes taxonómicos. Adicionalmente, se espera que la asignación de especies a β 1-gremios no impida los procesos de diferenciación espacial y que tanto las especies como los órdenes taxonómicos y β 1-gremios sean relacionados con variables espaciales de componentes del hábitat. En cuanto a los métodos de muestreo y análisis, se propone que el lapso de conteo utilizado sea un factor que potencialmente afecte a la estimación del número de especies, asimismo a la estimación de la distribución de abundancias. Se procura averiguar si estimadores de riqueza produzcan una estimación comparable con una referencia de la riqueza de especie verdadera para la misma comunidad.

Objetivos

El objetivo general del presente trabajo incluye la caracterización de la comunidad avifaunística en el ecosistema de la laguna costera La Ventanilla-Tonameca. Analíticamente, el propósito es entender el recambio en la diversidad y la variación espacial en las especies que componen esta comunidad.

Específicamente, los objetivos particulares se agrupan en dos secciones; una con base en la estructura taxa-independiente y otra que trata de comparaciones que incorporan la identidad de los taxa. Cada sección incluye dos temas:

Diversidad de especies y la distribución de abundancias

Densidad y riqueza de especies

- I. Estimar el número de especies de aves en la laguna costera.
- II. Caracterizar las especies por su estatus migratoria y por sus actividades alimenticias, y realizar esta misma caracterización en una unidad de hábitat con manglar y otra de estuario sin bosque.
- III. Estimar el número de especies dentro de los órdenes taxonómicos observados en la laguna y dentro las unidades de hábitat con y sin bosque de manglar.
- IV. Mediante curvas de acumulación de especies, comparar la densidad de especies de aves en la unidad de hábitat de manglar con la del estuario.
- V. Mediante curvas de rarefacción, comparar la riqueza de especies de aves entre tres áreas dentro la unidad de hábitat de manglar: un área de *L. racemosa* (mangle blanco) y dos de *R. mangle* (mangle rojo).
- VI. Mediante curvas de rarefacción, comparar la riqueza de especies de aves entre tres áreas dentro la unidad de hábitat de estuario sin bosque: un área de playa barrera y dos áreas de laguna interna.
- VII. Evaluar la inexactitud y precisión de ocho estimadores de riqueza de especies, tomando en cuenta el efecto que el lapso de conteo tenga sobre estos y sobre la riqueza observada con muestreo estandarizado.

Modelos descriptivos e índices de diversidad

- VIII. Mediante los modelos descriptivos del log normal, la serie log y la vara quebrada y con los índices de Shannon-Wiener, Simpson y Pielou,

comparar la diversidad y equidad de muestras de avifauna provenientes de la unidad de hábitat con manglar y la de estuario sin bosque.

- IX. Con los mismos modelos descriptivos, evaluar la diversidad de las áreas de *L. racemosa*, *R. mangle*, playa barrera y de la laguna interna sin bosque.
- X. Mediante la serie de Hill, evaluar la diversidad y equidad de la comunidad avifaunística en las dos unidades de hábitat y en las tres áreas incluidas en cada una de ellas.
- XI. Mediante la serie de Hill, estimar la diversidad beta de la comunidad avifaunística entre las dos unidades de hábitat y entre las tres áreas incluidas en cada una de ellas.
- XII. Evaluar el efecto que el lapso de conteo tenga sobre las medidas de diversidad y equidad utilizadas.

Composición de la comunidad

Variación espacial de las especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios

- XIII. Asignar las especies de aves a β 1-gremios de forma objetiva.
- XIV. Identificar los órdenes taxonómicos y β 1-gremios que presentan variación significativa entre la unidad de hábitat de manglar y la de estuario sin bosque.
- XV. Describir y determinar la variación espacial, en especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios, entre el área de *L. racemosa* y las dos áreas de *R. mangle*.
- XVI. Describir y determinar la variación espacial, en especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios, entre el área de playa barrera y las dos áreas de laguna interna.

Relación entre aves, hábitat y estructura espacial

- XVII. Generar descripciones numéricas de la heterogeneidad espacial en los componentes del hábitat en cada área de ambas unidades de hábitat.
- XVIII. Determinar la autocorrelación de la distribución espacial de las aves y de los componentes de su hábitat.
- XIX. Identificar aspectos del hábitat que explican los patrones espaciales de las especies, los órdenes taxonómicos y los β 1-gremios.

Metodología

Métodos de conteo

Los recuentos de avifauna se realizaron en dos unidades de hábitats: manglar y estuario sin bosque (~ 50 ha cada una), ubicadas dentro de la laguna costera La Ventanilla-Tonameca (en adelante referida como la zona de estudio). La unidad de manglar fue designada como parcela 1 (P1) y el estuario como parcela 2 (P2). Para fines del presente trabajo, la combinación de recuentos provenientes de P1 con los de P2 se refiere como el estudio global. A una escala inferior, se reconocieron tres superficies de hábitat secundarias dentro de cada parcela, las cuales se denominaron como áreas. Las áreas ubicadas dentro P1 se denominaron A (*L. racemosa* periférico), B (*R. mangle* periférico) y C (*R. mangle* interior), y las ubicadas en P2 como D (playa barrera), E (laguna interior) y F (laguna ribereña; Fig.1). En cada área se ubicaron sitios de conteo de manera aleatoria procurando tener acceso a estos y cubrir las seis áreas por medio de réplicas: cuatro sitios en cada área, 12 por cada parcela y 24 en el estudio global

Los sitios de conteo estuvieron separados por un mínimo de 100 m, con un promedio de 0.14 km ($\sigma = 0.05$) entre sitios vecinos, correspondiendo con el intervalo de muestreo definido por Legendre y Legendre (1998). Se consideró la distancia promedio entre todas las combinaciones de sitios de conteo como una medida del enfoque espacial, la cual fue de 2.17 km ($\sigma = 1.76$) a escala de estudio global, 0.36 km ($\sigma = 0.20$) dentro de las parcelas y 0.19 km ($\sigma = 0.07$) dentro de las áreas. La distancia de separación promedio entre los puntos ubicados en el estuario, respecto a aquellos en el manglar fue 3.34 km ($\sigma = 0.36$), lo cual corresponde a la extensión de la escala de parcelas (*sensu* Whittaker *et al.* 2001) y lo equivalente a la escala de área fue de 2.47 km ($\sigma = 1.75$).

Los sitios de conteo tuvieron una superficie estándar de 0.78 Ha, lo equivalente a un radio fijo de 50 metros para reducir el sesgo hacia especies visualmente inidentificables a distancias mayores y para evitar la sobre-representación de especies con vocalizaciones fuertes (Herzog *et al.* 2002). Los muestreos se llevaron a cabo a pie o en lancha impulsada por remo y se realizaron 18 recuentos mensuales en cada sitio entre noviembre de 2008 y abril de 2010. En el estuario, las condiciones impidieron el acceso a partes de la laguna en noviembre 2008, y enero

y junio de 2009; por lo que fue necesario la toma de ocho recuentos adicionales en julio 2009 y 16 en mayo de 2010, con el fin de obtener el mismo número de recuentos para ambas parcelas.

La misma persona realizó todos los recuentos (M. Ruiz) para excluir el sesgo de variabilidad del observador. La toma de datos se limitó a las primeras dos horas de luz de día y se abarcaron cuatro puntos de conteo por salida de campo. Se mantuvo el subconjunto de sitios visitados como constante, pero la secuencia en que se visitaban fue al azar para excluir los efectos de ritmos circadianos. El lapso de conteo fue de 20 minutos y se dividió en dos intervalos de 10 minutos, los cuales no se consideraron como unidades independientes debido a que fueron acumulativos. Solamente aquellas aves no detectadas durante los primeros 10 minutos fueron incluidas en el segundo intervalo, con la intención específica de generar muestras de lapsos distintos pero comparable en todos los demás atributos (i.e. ubicación, hora, fecha y observador). El número de individuos de todas las especies vistas o escuchadas dentro del punto de conteo fue registrado; se incluyeron algunas aves en vuelo pero se hizo una distinción entre aquellos individuos que volaban sobre el sitio de conteo sin detenerse y aquellos que entraron repetitivamente al vuelo para aprovechar algún recurso o de las condiciones. Los colibríes, golondrinas y fragatas son ejemplos de aves que se observaron alimentándose, tomando agua o bañándose durante vuelo, y estos individuos fueron incluidos en el registro; de esta manera, se procuró contar únicamente aquellos individuos observados en interacción ecológica con el sitio de conteo (Remsen 1994, Gomez de Silva *et al.* 1999).

Diversidad de especies y la distribución de abundancias

Densidad y riqueza de especies

Para estimar la riqueza verdadera de la zona de estudio y para cada una de las parcelas se incluyeron todas las especies detectadas en interacción ecológica con el ambiente de la laguna durante el traslado hacia y entre los sitios de conteo y todas las especies observadas en recorridos aleatorios en la zona de estudio iniciados en 2006; adicionalmente, para la riqueza de P1 se incluyeron las especies registradas dentro del bosque del manglar durante un estudio previo (Bojorges & Buenrostro-Silva 2008, Bojorges 2011). Debido a la alta variedad de aves, la dificultad en

detectar algunas especies y el carácter heterogéneo del ecosistema lagunar, existe la posibilidad que la estimación de riqueza verdadera sea una subestimación (Bojorges *et al.* 2006). Por esta razón, se recomienda interpretar la como un límite inferior, aunque de aquí en adelante se referirá como 'riqueza verdadera' con la intención de distinguirlo de estimaciones derivadas de muestreo estandarizado.

Para reportar las especies registradas se utilizó la nomenclatura y secuencia taxonómica de la lista de aves de América del norte de la Unión de Ornitólogos Americanos (AOU) y los nombres comunes fueron aquellos aportados por Howell & Webb (1995). Se descargó la lista del AOU de su página de Internet oficial en marzo 2011 (Anónimo), y incluye decisiones formalizadas en el décimo suplemento desde la publicación de la séptima edición de la lista (Chesser *et al.* 2010). Algunos cambios relevantes son el reconocimiento de los órdenes nuevos de Suliformes, compuestos de Fregatidae, Sulidae y Phalacrocoracidae, y de Accipitriformes, compuestos de Cathartidae, Pandionidae y Accipitridae. En adición, las familias de Ardeidae y Threskiornithidae están actualmente clasificadas como Pelecaniformes, dejando a *Mycteria americana* y *Jabiru mycteria* como los únicos representantes de los Ciconiiformes listados para América del norte.

Con base en registros de presencia y ausencia se calculó el número de especies perteneciente a cada orden taxonómico en el manglar, estuario y la zona de estudio y se estimó el porcentaje de cada orden respecto a la riqueza verdadera respectiva. Se obtuvieron los números y porcentajes de especies migratorias mediante cotejo con el trabajo de Howell & Webb (1995) y se asignaron las especies a clases de hábitos alimentarios acuáticos, terrestres y rapaces. Aunado a lo anterior, se derivó una medida básica de complementariedad entre las dos parcelas (Colwell & Coddington 1994), se identificaron las especies adicionales a aquellas encontradas en los antecedentes de la zona de estudio (Bojorges & Buenrostro-Silva 2008, Mellink *et al.* 1998, Becerril 2001) y se documentaron las abundancias observadas durante el muestreo estandarizado.

La densidad de especies se determinó con base en el muestreo estandarizado (Gotelli y Colwell 2001), analizando el número de especies del estudio global y de las dos parcelas de manera separada incluyendo los 18 meses de muestreo para proporcionar la mayor cobertura disponible. Se generaron curvas de acumulación de especies para representar las estimaciones provenientes de recuentos de 10 y 20 minutos, las cuales fueron suavizadas con 100 aleatorizaciones de las matrices

originales con el software EstimateS (Colwell 2008). Los números acumulados de singletons, doubletons, especies únicas y duplicadas fueron graficadas como funciones de las muestras acumuladas para facilitar la evaluación visual de estas variables (Longino *et al.* 2002). Con base en las mismas matrices, las curvas de acumulación suavizadas para ocho estimadores de riqueza adicionales fueron generadas con el mismo programa; el Indicador de Cobertura basado en Frecuencia (ICE), el Indicador de Cobertura basado en Abundancia (ACE), Chao 1 (CH1), Chao 2 (CH2), el Jackknife de primer orden (JK1), Jackknife de segundo orden (JK2), Bootstrap (BS) y el estimador paramétrico de Michaelis-Menten (MM). Posteriormente, la densidad de especies observada y los ocho métodos de extrapolación fueron calibrados utilizando la riqueza de especies verdadera obtenida.

Dado que había 100 aleatorizaciones de cada una de las 432 muestras originales y que había dos lapsos de conteo correspondientes a cada muestra, se generó un conjunto de 86400 muestras para cada estimador. Para obtener un subconjunto representativo de menor tamaño se utilizaron las 100 aleatorizaciones correspondientes a cada una de seis muestras separadas por intervalos de tres meses, para ambos lapsos de conteo ($n = 1200$). Con base en lo anterior, se midió la inexactitud del estimador con la desviación relativa al cuadrado, y se graficaron los promedios e intervalos de confianza de la inexactitud utilizando remuestreo con reemplazo para evaluar la precisión del estimador mediante la inspección visual de la dispersión central (Brose *et al.* 2003). Se utilizó la prueba de U de Mann-Whitney para determinar diferencias entre los estimadores, analizando las estimaciones numéricas en lugar de las medidas de inexactitud. En adición, se empleó la prueba de U para determinar diferencias estadísticas entre lapsos de conteo de 10 y 20 minutos para cada estimador.

Para analizar las interacciones entre los dos lapsos de conteo y el número de muestreos se seleccionó el método de extrapolación identificado como de menor inexactitud y mayor precisión, junto con la densidad de especies observadas. Se utilizó el subconjunto de muestras separadas por intervalos de tres meses con el propósito de obtener una referencia temporal estructurada de la acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo. Gráficamente la densidad de especies fue escalada a muestras sobre la abscisa y para facilitar su interpretación se presentaron estos resultados tanto como porcentajes de la riqueza verdadera como el número de especies observadas. Se generaron las gráficas para evaluar la

exactitud mediante remuestreo sin reemplazo para incluir todas las muestras en cada aleatorización y de este modo obtener estimaciones máximas. Se utilizó remuestreo con reemplazo para evaluar la precisión porque genera intervalos de confianza que permanecen como significativos independiente del tamaño de muestra, a diferencia a los intervalos generados con el algoritmo de re-muestreo sin reemplazo (Colwell 2008).

De la misma forma, se generaron curvas de acumulación suavizadas de la densidad de especies observada para las parcelas 1 y 2 por separado y con ambos lapsos de conteo. Dado que la varianza de las especies observadas es calculada de forma analítica con el algoritmo de Mao, el compromiso mutuo entre precisión y exactitud inherente en aquellos métodos basado en remuestreo es evitado (Colwell *et al.* 2004). En las mismas gráficas de las densidades observadas, se trazaron las curvas correspondientes al método de extrapolación anteriormente seleccionado. Debido a la carencia de estimaciones específicas y comparables de las riquezas verdaderas de las dos parcelas, las curvas de acumulación representan números de especies y no porcentajes de una riqueza verdadera. No obstante, se incluyó la riqueza verdadera estimada para cada parcela en las gráficas como referencia. Los números de especies detectadas con muestreo estandarizado en las seis áreas (A–F) fueron considerados en términos de la riqueza de especies para reducir el sesgo causado por densidades altas de individuos en algunas muestras (Gotelli & Colwell 2001). Para comparar las áreas, se generaron curvas de colocación aleatoria con la rarefacción basada en individuos de Coleman mediante el paquete estadístico EstimateS (Colwell 2008). En este caso, la abscisa fue escalada a individuos y se compararon las áreas después de la rarefacción al número de individuos mínimo (Gotelli & Colwell 2001). Para considerar la densidad de especies se tomó en cuenta el valor terminal de cada curva, ya que las superficies de las áreas A–F fueron iguales. Se generaron intervalos de confianza de 95% en el mismo programa, aunque para finalidades de claridad no se representan gráficamente debido a su traslape.

Modelos descriptivos e índices de diversidad

Se utilizaron los mismos tres enfoques espaciales: estudio global, parcela (P1 y P2) y áreas (A-F) en el análisis de la distribución de abundancias relativas. Para excluir el efecto de las fluctuaciones estacionales causadas por aves migratorias y en

reproducción, se utilizaron datos provenientes de un ciclo anual, el cuál es el lapso mínimo que pueda contener una muestra de una comunidad con componentes migratorios y refleja la diversidad alfa puntual en la dimensión temporal (Halffter & Moreno 2005).

Los datos de 10 y 20 minutos de conteo por separado fueron ajustados a tres modelos de distribución de abundancia de especies para las tres escalas ya definidas. Los modelos fueron el log normal, la serie log y la vara quebrada y se realizaron los ajustes en el programa de Species Richness and Diversity III (Henderson & Seaby 2002). Mediante el mismo, se aplicó la prueba de bondad de ajuste de ji-cuadrado para determinar la significancia estadística de los ajustes resultantes ($\alpha = 0.05$). Para facilitar la inspección visual, se graficaron las distribuciones de las parcelas 1 y 2 utilizando el algoritmo de porcentajes de la abundancia total en función de la ordenación de especies sobre la abscisa (Magurran 1988). Siguiendo las recomendaciones de Kempton & Taylor (1974), siempre que los datos de parcelas ajustaron al modelo de forma adecuada, se presentaron los parámetros de α de la serie log y la λ del log normal como medidas de diversidad.

Se estimaron los índices estándares no paramétricos de diversidad de Shannon-Wiener ($H' \log_e$), el recíproco del índice de Simpson ($1/\lambda$; $\lambda = \sum p_i^2$) y equidad de Pielou (J') para ambas parcelas con conteos de 10 y 20 minutos, con la finalidad de hacer comparaciones estadísticas entre parcelas con ambos lapsos de conteo y entre los lapsos de conteo dentro de cada parcela. Los valores estimados se compararon mediante dos métodos estadísticos: la prueba de aleatorización de Solow (1993) para comparar la diversidad acumulativa del año completo y pruebas no paramétricas de U de Mann-Whitney para comparar los conjuntos de observaciones mensuales. Se basó la prueba de Solow en una sola muestra por parcela, compuesta por la combinación de datos obtenidos durante el año de muestreo, mientras que para la prueba de U se agregaron los conteos de cada salida de campo; de este modo, las tres salidas mensuales de los 12 meses formaron un conjunto de $n = 36$ por parcela. Se realizaron las pruebas de Solow en el programa de Species Richness and Diversity II (Henderson & Seaby 2002) y para las pruebas de U se utilizó el programa de Statistica 7 (Anónimo 2004).

En las pruebas de U se corrigió la concentración de Simpson para poblaciones finitas ($1/\lambda'$), esto debido al tamaño de muestra relativamente reducida (Magurran

1988, Krebs 1999). Al comparar los lapsos de conteo con las pruebas de U , se realizó una modificación con el fin de respetar el supuesto de independencia entre muestras: se separaron las muestras en dos conjuntos para comparar los conteos de 10 minutos de un conjunto, con los de 20 minutos del otro. En todos los casos se utilizó el valor proveniente del año combinado (prueba de Solow) o el promedio de muestreos mensuales (pruebas de U), para plantear una hipótesis nula de una cola y se interpretó el valor de p correspondiente a un solo lado de la distribución ($\alpha = 0.05$).

Se generaron intervalos de confianza (95%) para los valores de los índices para facilitar su comparación con otros estudios. En el caso del año combinado se calcularon los intervalos con el método de Bootstrap utilizando el programa de Species Richness and Diversity II (Henderson & Seaby 2002). Como el recambio estacional no estaba dentro de los objetivos del presente estudio, no se documentaron los índices de diversidad para cada mes, sino el promedio de los muestreos mensuales (diversidad alfa promedio; Halffter & Moreno 2005). Para considerar la dispersión central de este promedio se generaron los intervalos de confianza (95%) con $\sigma \cdot k$, donde $k = 1.96$ (Cervantes-Hernández 2008).

Para hacer comparaciones biológicamente significativas de especies raras y comunes en las parcelas se utilizaron los métricos lineales de la serie de diversidad de Hill (1973):

N_0 = riqueza específica

N_1 = exponencial de la diversidad de Shannon: $e^{H'}$

N_2 = recíproco de la concentración de Simpson: $1/\lambda$

Estos son compuestos por la unidad común del “número efectivo de especies” en la terminología de Hill (1973) o los ‘números equivalentes’ en la de Jost (2007). A pesar de su independencia de la distribución de abundancia de las especies, se incluyó N_0 en el presente estudio por motivo de integridad.

Se representaron las 36 salidas de campo gráficamente para ambas parcelas mediante la serie de Hill, utilizando los promedios e intervalos de confianza (95%). Se trataron los datos de conteos de 10 y 20 minutos como una sola muestra, por lo tanto $n = 72$ para cada parcela. En la misma gráfica se añadieron las diferencias entre parcelas como porcentajes para permitir comparaciones en términos relativos para cada número de la serie ($P1/P2 \times 100$). Para visualizar el efecto del lapso de conteo, se graficaron los datos del estudio global con ambos lapsos, presentando la diferencia como porcentaje (10 minutos/20 minutos $\times 100$). En adición a esto, se

generó la serie de Hill basada en el año de muestreo combinado para cada parcela ($n = 1$), con la representación gráfica presentando los dos lapsos de conteo e incluyendo la diferencia entre parcelas expresado como porcentaje. Para examinar el efecto del lapso de conteo con datos combinados, se graficaron las diferencias entre los valores de N_0 , N_1 y N_2 generados con 10 y 20 minutos de conteo, expresados como porcentajes, tanto para el área de estudio global como para cada parcela.

Se realizó la comparación de las unidades de hábitat para la extensión espacial más fina (áreas A-F) mediante un análisis de componentes principales. Se eligió este método de análisis multivariado porque permite la representación de las áreas en un espacio reducido y proporciona medidas de la importancia de los estimadores de diversidad de Hill sobre los ejes principales (los eigenvectores: Legendre & Legendre 1998). Se incluyeron N_0 , N_1 , N_2 de la serie de Hill y la medida la equidad $E_{a,b}$, lo cual es la razón entre dos órdenes de diversidad (Hill 1973). En este caso se utilizó N_{10} , es decir N_1 / N_0 . Se generaron los números de diversidad a partir de las sumas de las observaciones de cada área y posteriormente fueron normalizados para dar la misma ponderación a cada índice irrespectivo de la escala de su unidad (Clarke & Warwick 2001). Se consideró que los estimadores de diversidad de Hill para las áreas A-F representan medidas de diversidad alfa puntual.

Para cuantificar el recambio espacial en la diversidad de aves se dividió la diversidad gama en los componentes de alfa y beta con datos provenientes de conteos de 10 y 20 minutos a las escalas de parcela (1 y 2) y de áreas (A-F). La diversidad gamma fue definida como aquella correspondiente a un elemento en el paisaje (Whittaker *et al.* 2001), en este caso el ecosistema de la laguna costera. Las diversidades alfas fueron los promedios de los números de Hill ponderadas por el tamaño de la comunidad (Jost 2007) y se utilizó la formula multiplicativa, corregida para muestreo de una población finita y estandarizado para permitir comparación directa entre grupos de comunidades de tamaños desiguales (Harrison *et al.* 1992).

Composición de la comunidad

Variación espacial de las especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios

Los análisis fueron realizados utilizando los datos provenientes de los conteos de febrero 2009 a enero 2010. Debido a la mayor sensibilidad de los métodos taxa-

dependientes (Clarke & Warwick 2001), los análisis están basados en los conteos de 10 minutos, con la finalidad de reducir las discrepancias entre la detectabilidad de especies (Scott & Ramsey 1981, Granholm 1983, Johnson 1995). Se usan los gremios de distribución espacial para brindar una clasificación que se enfoca en los requisitos ecológicos de las aves.

Para llevar a cabo la asignación de las especies a los gremios, se emplearon atributos de afiliación concordantes con gremios de distribución espacial (β 1-gremios; Wilson 1999). Esta agrupación es apropiada para alcanzar el objetivo de identificar la variación no continua en la distribución espacial de la comunidad avifaunística y relacionarla con los hábitats en que se encuentran. Primero, se identificaron los hábitats principales de la laguna que son frecuentados por las aves para alimentarse y aquellos que son utilizados para refugio durante actividades reproductivas o descanso. Posteriormente, se elaboró una matriz de especies por variables de hábitat, codificando como '1_{ij}' aquellas celdas en que la especie *i* fue observada en el hábitat *j* y como '0_{ij}' aquellas celdas en cuales la especie *i* no fue observada en el hábitat *j*. No se aplicó un criterio selectivo y todas las variables que representaron condiciones en las cuales se había observado una especie fueron codificado con '1'. A partir de la matriz de entrada de especies y variables de hábitat, se generó la matriz triangular de asociación mediante el programa Primer V6 (Clarke & Gorley 2007), con el coeficiente cuantitativo y asimétrico de Bray Curtis (Bray & Curtis 1957). Finalmente, se analizó la matriz de asociación proveniente con clasificación jerárquica y aglomerativa utilizando una similitud del 40% para asignar cada especie a un β 1-gremio.

Para contrastar estadísticamente la composición de la comunidad avifaunística del manglar con aquella del estuario, se utilizó la agrupación tanto por β 1-gremios como por órdenes taxonómicos, agregando las observaciones de especies en conformidad. Para cada parcela, se produjo una matriz de $n = 144$ muestras por $p = 7$ variables de gremios y otra de $n = 144$ muestras por $p = 20$ variables de órdenes taxonómicos. Se compararon las variables correspondientes de cada parcela con pruebas de *U* de Mann-Whitney en el programa de Statistica 7 (Anónimo 2004), utilizando una hipótesis nula de una cola ($\alpha = 0.05$).

Antes de iniciar el análisis multivariado de las áreas A-F se llevó a cabo un proceso de homogenización, eliminando de cada área un sitio de conteo dado que: 1) las colonias reproductivas de B1 generaron datos aberrantes; 2) permitió unidades de

hábitat con mayor homogeneidad, así que para cada área se eliminó el área de hábitat menos representativo; 3) la eliminación del sitio B1 hizo prudente la estandarización de la extensión cubierta en las demás áreas (Whittaker *et al.* 2001).

Se comparó la composición de la comunidad avifaunística entre cada una de las áreas a nivel de especie, orden y β 1-gremio, utilizando el análisis de similitud (ANOSIM) en el programa de Primer V6 (Clarke & Gorley 2007). Los datos fueron transformados a su raíz cuadrada para reducir la ponderación de especies de mayor abundancia. La matriz de asociación fue generada con el índice de Bray Curtis y la significancia del valor de R obtenido para cada prueba por pares fue determinada con 999 permutaciones. Para desglosar el efecto de las estaciones anuales se introdujo el mes de muestreo como segundo factor y se realizaron pruebas de dos vías.

Las diferencias significativas halladas mediante ANOSIM ($P < 0.05$) fueron analizados al nivel de especie con un desglose de la disimilitud entre áreas dentro de cada parcela. Se utilizó el análisis de importancia de especies (SIMPER) en el programa de Primer V6 (Clarke & Gorley 2007) para obtener la disimilitud promedio de Bray Curtis entre las áreas A-F, y posteriormente calcular la contribución de cada especie a la misma (Clarke & Warwick 2001). Se reportan aquellas especies que aportan en conjunto una disimilitud acumulativa de $>25\%$.

Para examinar los órdenes taxonómicos y los β 1-gremios a la escala de área se empleó un análisis de correspondencia múltiple (ACM) realizado en el programa de Statistica 7 (Anónimo 2004), lo cual proporcionó una ordenación en espacio reducido de las distribuciones espaciales de órdenes y gremios a través de las seis áreas. La matriz de entrada contuvo las sumas de $n = 36$ muestras por área de cada orden o β 1-gremio y se aplicó la prueba estadística de ji-cuadrada a la tabla de contingencia. Para analizar la correspondencia entre filas y columnas se calcularon índices de similitud utilizando el signo positivo o negativo de la diferencia entre la frecuencia relativa observada y la frecuencia relativa esperada. Este signo aplicado a la contribución de cada celda de la tabla de contingencia a la ji-cuadrada global indicó similitud o disimilitud entre las áreas y sus descriptores.

Relación entre aves, hábitat y estructura espacial

Se describió el hábitat de forma cuantitativa para determinar si sus condiciones estructurales también experimentan variación espacial a través de las áreas. Se

realizaron transectos de 50 metros en cada uno de los 18 sitios, colocándolos en dirección este-oeste o norte-sur. En la parcela 1 los transectos fueron colocados dentro de las islas de mangle, y en la parcela 2 fueron a un metro tierra adentro del contorno del agua. La cuerda del transecto fue marcado con nudos a intervalos de cinco metros.

La ausencia de flora baja en P1 hizo que todas las variables fueran relacionadas con los árboles, menos la estimación de la cobertura de espejo de agua. Para estimar la densidad poblacional de árboles se utilizó el método de punto centrado en cuadrante, basado en las distancias entre los nudos del transecto y el primero árbol vivo de cada cuarto. La estimación fue generada con la ecuación de Pollard (1971) y los intervalos de confianza con el método de Seber (1982). Con cada uno de los cuatro árboles pertinentes a cada punto del transecto, se estimaron la altura total y la altura de la primera rama viva, y se midió la circunferencia del tronco. Esta última medición fue realizada a la altura de pecho con todas las especies salvo *Rhizophora mangle*, en cuyo caso se aplicó la recomendación de Agraz-Hernández *et al.* (2006), tomando la circunferencia a 30 cm por arriba de la raíz zancuda más alta del tronco. Aunado a lo anterior, se estimó la cobertura de sub-dosel y dosel de cada tramo de 5 metros de transecto. La densidad de los árboles y el área basal fueron graficadas para evaluar el traslape de los intervalos confianza (95%) y el área basal, la altura, la altura de la primera rama viva, la cobertura de subdosel y dosel fueron comparadas al nivel de área con pruebas de *U* de Mann-Whitney en el programa de Statistica 7 (Anónimo 2004). Cada árbol medido fue identificado, con el propósito de calcular las densidades relativas de cada especie. Para cuantificar la cobertura de espejo de agua se dividió el núcleo ($r = 25$ m) de cada sitio de conteo en cuartos con una brújula, para posteriormente promediar las coberturas estimadas de cada cuarto.

En P2 las variables de mayor relevancia fueron relacionadas con la flora a nivel de suelo, la cual fue clasificada en grupos con especies indicadoras especificadas (Ralph *et al.* 1992). Los grupos constaron de hierbas, vegetación de hoja flotante y la unión entre tular y gramíneas (TULG). Las TULG y hierbas fueron subdivididas en dos clases de altura de < 1 m y > 1 m. Las especies indicadoras dentro de las categorías fueron *Typha domingensis* y *Hymenachne ampexicaulis* en TULG, *Mimosa* ssp. en las hierbas y *Eichhornia crassipes* y *Pistia stratiotes* entre la vegetación de hoja flotante. La cuantificación fue a través de estimaciones visuales dentro de cuadrantes de 1 m², colocados cada 5 m a lo largo de transectos de 50 m,

con un transecto en cada uno de los nueve sitios de conteo correspondientes a la parcela. Para cada tramo de 5 m se estimó la cobertura de dosel y subdosel, y se contó el número de árboles dentro del núcleo de $r = 25$ m de cada sitio de conteo. La cobertura del agua fue estimada dentro del mismo círculo de 1963.5 m^2 . Se utilizaron las pruebas de U para comparar las variables de flora baja, de subdosel y dosel por área.

Se evaluó el papel de dependencia espacial como factor determinante en la variación espacial de la comunidad avifaunística y de los componentes de hábitat. Dado que la distancia promedio entre sitios de la misma área (188 m , $\sigma = 93$) fue significativamente menor ($U = 84$, $P < 0.001$) que la distancia promedio entre áreas (498 m , $\sigma = 210$ dentro de P1 y 349 m , $\sigma = 109$ en P2), se juzgó que la distribución de los sitios de conteo hizo la comparación de áreas susceptible al efecto de autocorrelación positiva. En el contexto del presente estudio, se consideró la dependencia espacial entre sitios como una explicación alternativa de la variación espacial en las aves, y fue considerado en conjunto con factores ambientales o bióticos. Por otro lado, se analizó la dependencia espacial en el hábitat para hacer más explícita su relación con la comunidad de aves.

Se realizaron pruebas para autocorrelación entre los sitios de conteo dentro de cada parcela para indagar la dependencia espacial entre sitios. En el caso de las aves, se sumaron los totales de observaciones de cada especie para cada sitio para generar una matriz de similitud ecológica entre los nueve sitios y por separado se elaboró una matriz de distancias geográficas entre los mismos puntos. Las distancias geográficas fueron divididas en clases de distancia sucesivamente mayor, de acuerdo con el método de Oden y Sokal (1986). Para cada clase de distancia, se generó una matriz con combinaciones codificadas de sitios pertinentes con el valor de '1' y las demás con '0'. Para relacionar las matrices de asociación de cada clase de distancia geográfica con aquella de distancia ecológica, se usó el coeficiente Rho de correlación no paramétrico de Spearman, lo cual es un alternativo robusto al estadístico de Mantel (Dietz 1983). Se realizaron 999 permutaciones de la matriz de datos ecológicas para generar un valor de P asociado con el coeficiente de Spearman observado, esto con el programa de Primer V6 (RELATE: Clarke & Gorley 2007). Este procedimiento fue repetido con los componentes de hábitat, substituyendo las variables de estructura y cobertura de vegetación en lugar de las abundancias de aves. Se graficaron los valores resultantes en correlogramas, una

para cada parcela, utilizando el valor de alpha ajustado con la corrección de Bonferroni (α') para determinar la significancia de la prueba global ($\alpha' = \alpha/k$ donde k = el número de pruebas independientes: Legendre & Legendre 1998).

Se correlacionaron las matrices de asociación de aves con aquellas de variables de hábitat, esto a los niveles de especies, orden y gremio. Todas las matrices de asociación fueron generadas con el índice de similitud de Bray Curtis y la significancia del valor de Rho fue determinada con 999 permutaciones. Se empleó la búsqueda exhaustiva disponible en la rutina de BIOENV en el paquete de Primer V6 (Clarke & Gorley 2007), utilizando el algoritmo para hallar la combinación de variables de hábitat que mejor correlacionó con las aves. Se realizaron las pruebas por parcela y por área global; en la prueba global y la de P2 se utilizaron las mismas nueve variables y en la P1 se reemplazaron las variables de flora baja con aquellas de estructura forestal. Los conjuntos de variables de hábitat específicas a cada parcela fueron idénticas a las usadas en las pruebas de autocorrelación.

Resultados

Diversidad de especies y la distribución de abundancias

Densidad y riqueza de especies

La riqueza verdadera de la zona de estudio fue de 185 especies, compuesta de 20 órdenes, 45 familias y 137 géneros (Apéndices 1 y 2). En el manglar (P1) se detectaron 115 especies pertenecientes a 20 órdenes, 39 familias y 94 géneros; en el estuario (P2) se registraron 149 especies de 17 órdenes, 40 familias y 110 géneros (los órdenes no encontrados en este ambiente fueron los Psittaciformes, Strigiformes y Piciformes). Se registraron 106 especies exclusivas a una u otra parcela (36 especies para P1, y 70 para P2), lo que equivale al 0.57 de la riqueza verdadera de la zona de estudio y corresponde a la complementariedad entre las dos parcelas (Colwell & Coddington 1994); adicionalmente, 79 especies fueron comunes a ambas parcelas.

Los tres órdenes con mayor riqueza de especies en la zona de estudio fueron los Passeriformes con 66 especies (35.7%), los Charadriiformes con 40 (21.6%) y los Pelecaniformes con 18 (9.7%) (Cuadro 1). En el manglar, los órdenes más ricos en especies fueron los Passeriformes, Pelecaniformes y Accipitriformes, con 52 (45.2%), 15 (13.0%) y 6 (5.2%) respectivamente; se registraron 30 especies migratorias (26.1%) y 85 residentes (73.9%) y los hábitos alimentarios fueron predominantemente terrestres (76 especies; 66.1%) (Cuadros 2 y 3). En el estuario, el orden de los Passeriformes fue el más rico en especies con 47 (31.5%), seguido por los Charadriiformes con 40 (26.8%) y los Pelecaniformes con 17 (11.4%) (Cuadro 1); se registraron 72 especies migratorias (48.3%) y 77 residentes (51.7 %) y los hábitos alimentarios más comunes fueron acuáticos (77 especies; 51.7%) (Cuadros 2 y 3). Se registraron 67 especies que trabajos previos recientes en el área de estudio no habían sido detectado (Bojorges & Buenrostro-Silva 2008, Mellink *et al.* 1998, Becerril 2001): 5 especies de Anseriformes, 1 de Podicipediformes, 2 de Pelicaniformes, 1 de Accipitriformes, 1 de Falconiformes, 2 de Gruiformes, 27 de Charadriiformes, 1 de Psittaciformes, 2 de Caprimulgiformes, 2 de Apodiformes y 23 de Passeriformes.

Se realizaron 432 muestreos estandarizados durante los 18 meses, haciendo un total de 11,616 y 15,290 observaciones con 10 y 20 minutos de recuento, respectivamente. Con recuentos de 10 minutos se registraron 144 especies en el estudio global, 77 en el manglar y 118 en el estuario, dando coberturas de muestreo de 79.8%, 68.6% y 79.2%, respectivamente. Con recuentos de 20 minutos se registraron 155 especies en el estudio global, 87 en el manglar y 127 en el estuario, lo cual corresponde respectivamente al 83.8%, 75.7% y 85.2%, respectivamente, de las riquezas verdaderas.

La densidad de especies promedio para los 24 sitio fue de 41.4 ($\sigma = 9.3$) para lapsos de 10 minutos y 48.6 ($\sigma = 9.8$) para 20 minutos, con valores máximos de 67 y 73 respectivamente. La densidad de especies observada presentó el mayor grado de inexactitud respecto a la riqueza verdadera (Fig. 2) y produjo coberturas finales de 80% y 84% correspondientes a los recuentos de 10 y 20 minutos respectivamente. Las estimaciones de la densidad observada fueron significativamente menores que los valores de los otros estimadores ($P < 0.05$). El estimador de Michaelis-Menten alcanzó coberturas finales de 72% y 78%, y generó valores significativamente menores que los obtenidos por los métodos no-paramétricos ($P < 0.05$). Los estimadores Bootstrap, Chao 1 e ICA, produjeron resultados similares ($P > 0.05$) y sus coberturas oscilaron entre 82% y 89%. Los estimadores Chao 2 e ICF produjeron estimaciones similares entre si ($P > 0.05$) y significativamente mayores a los anteriores ($P < 0.05$) con coberturas de 83% y 92%. Los estimadores de Jackknife 1 y 2 presentaron menor grado de inexactitud, generando estimaciones significativamente superiores a los demás métodos ($P < 0.05$) y produciendo coberturas entre 90% y 99%, además las estimaciones de Jackkife 2 fueron significativamente mayores que Jackknife 1 ($P < 0.05$) (Fig. 2). En todos los casos, las estimaciones de 10 minutos fueron significativamente menores que aquellas de 20 minutos obtenidas con el mismo estimador ($P < 0.05$). Tanto las especies doubletons como las duplicadas presentaron una tendencia ascendente conspicua con recuentos de 10 minutos, lo cual contrasta con las demás curvas de la Figura 3.

Basado en re-muestreo sin reemplazo Jackknife 2 estimó el 88.65% (164 especies) y 99.43% (184 especies) de la riqueza verdadera con recuentos de 10 y 20 minutos respectivamente (Fig. 4A). En términos de precisión, el re-muestreo con reemplazo de Jackknife 2 generó intervalos de confianza razonablemente

consistentes, dio coberturas finales de 82.9% (153 especies) y 86.5% (160 especies) con recuentos de 10 y 20 minutos, respectivamente; en adición produjo una asíntota (Fig. 4B).

Con base en la referencia temporal estructurada, se observa que la diferencia entre los valores de la densidad de especies observada por los dos lapsos de recuento disminuye en función de tiempo de forma constante pero de poca proporción (Fig. 4A). A pesar de esto, el desfase temporal presentado por el lapso menor se vuelve sucesivamente mayor en función de las muestras acumuladas. Los intervalos de confianza son estrechos en comparación con el estimador de Jackknife 2 y disminuyen al adquirir más muestras. A la escala de parcela, los datos de la densidad observada provenientes del estuario producen una estimación relativamente mayor a lo largo de la curva (Fig. 5); además, la trayectoria converge hacia la riqueza verdadera a un mayor grado que la curva correspondiente al manglar. Con respecto a las extrapolaciones, la curva que más acerca a una asíntota es la de P1 con recuentos de 10 minutos y en el caso de la P2 se observa una disparidad amplia entre los dos lapsos de recuento, con tendencias divergentes.

Después de la estandarización a la abundancia mínima registrada a la escala de área (897 individuos en área A; Fig. 6), las curvas de rarefacción de las áreas E y F registran riquezas de especies de 87 y 83, respectivamente, con intervalos de confianza de 95% traslapados. Las siguientes áreas con mayor riqueza de especies son la D con 68 y la A con 63. Así mismo, estas dos últimas áreas no presentaron diferencias significativas entre sí. Se observaron un total 57 especies en el área C, una riqueza significativamente por debajo de D pero con intervalos de confianza traslapados con A. Finalmente, se observó que el área B fue de menor riqueza que las demás áreas con 48 especies.

Los valores terminales de las curvas indican que las áreas con mayor densidad de especies fueron E, F y D, con 100, 93 y 89 especies y estas áreas presentaron los intervalos de confianza traslapados. Las áreas de B, A y C tuvieron menor densidad con 71, 63 y 57 especies, respectivamente, con la excepción de C también presentaron intervalos de confianza traslapado (Fig. 6).

Modelos descriptivos e índices de diversidad

Las abundancias de las especies registradas a escala de estudio global en los lapsos de 10 y 20 minutos no se ajustaron a ningún modelo de distribución de

abundancias ($P < 0.05$). En adición, a escala de parcela, las abundancias registradas en ambos lapsos de recuento no se ajustaron al modelo de la vara quebrada. Por otra parte, estas mismas, obtenidas con lapsos de 10 minutos se ajustaron en P1 a log normal $P = 0.59$ ($\chi^2 = 5.61$; gl = 7) y a la serie log $P = 0.34$ ($\chi^2 = 9.07$; gl = 8); en P2 se ajustaron a log normal, $P = 0.14$ ($\chi^2 = 10.95$; gl = 7) y a la serie log $P = 0.11$ ($\chi^2 = 11.81$; gl = 7) (Fig. 7; Cuadro 4). Las abundancias registradas con recuentos de 20 minutos solo se ajustaron a la serie log en P2 ($P = 0.24$; $\chi^2 = 10.44$; gl = 8); estas mismas se ajustaron al modelo log normal en ambas parcelas: en P1 $P = 0.06$ ($\chi^2 = 14.83$; gl = 8) y en P2 $P = 0.22$ ($\chi^2 = 10.77$; gl = 8) (Cuadro 4). Dado que los modelos de la serie log y el log normal ajustaron a los datos de lapsos de recuentos de 10 minutos en ambas parcelas, se consideraron los parámetros de estos ajustes en la comparación de las parcelas: la α de la serie log fue de 12.12 en la P1 y de 22.42 en la P2 y la λ del log normal dio 90.14 para P1 y 150.9 para P2.

A escala espacial de área, las abundancias de las muestras A, B C y D ajustaron a los modelos serie log y log normal con ambos lapsos de recuento. Los datos del área E ajustaron a los mismos modelos con recuentos de 10 minutos pero no de 20. Los datos del área C, con ambos lapsos de recuento, y los de las áreas de A y E con recuentos de 10 minutos ajustaron al modelo de la vara quebrada. Se registraron 13 ajustes significativos ($P > 0.05$) con recuentos de 10 minutos y 9 con los de 20 minutos (Cuadros 5 y 6).

En el análisis de los tres índices estándares de H' $1/\lambda'$ y J' (Cuadro 7), el uso de pruebas de U de Mann-Whitney con los datos agregados por salidas de campo produjo resultados distintos a aquellos obtenidos con pruebas de Solow utilizando el total de las muestras combinadas (Cuadro 8). Al comparar las dos parcelas con las pruebas de Solow se determinó que los tres índices de P2 son significativamente mayores que los observados en P1 ($P < 0.05$). Con las pruebas de U no se rechazó la hipótesis nula en el caso de la diversidad de Shannon, sin embargo con los índices de Simpson y Pielou la diversidad y la equidad de P1 resultaron significativamente mayores que en P2 ($P < 0.05$) (Cuadro 8). Este patrón de diferencias entre los dos métodos de prueba permaneció como constante independientemente del lapso de recuento considerado.

Al comparar los lapsos de recuento con las pruebas de U se determinó que para P1 el valor del índice de Shannon (H') obtenido con 20 minutos fue

significativamente mayor al obtenido con 10, mientras que los valores del recíproco de Simpson y el índice de equidad ($1/\lambda'$ y J') no difirieron significativamente. En la P2 los dos índices de diversidad (H' y $1/\lambda'$) fueron significativamente mayores con recuentos de 20 minutos ($p < 0.05$) y el índice de equidad (J') no difirió significativamente (Cuadro 9). Con las pruebas de Solow en la P2 se encontraron los valores de los tres índices como significativamente mayores con recuentos de 20 minutos. Sin embargo, para la P1 se encontraron los valores de H' , $1/\lambda'$ y J' como significativamente menores con 20 minutos, (Cuadro 9).

La representación gráfica de la serie de Hill con datos agregados por salida de campo muestra que la P1 tiene mayor diversidad en su estructura comunitaria que la P2 (Fig. 8). Los valores promedio de N_1 son 15.0 y 14.1 para P1 y P2 respectivamente y para N_2 son 12.0 y 10.0, lo cual señala que el grado de diferencia es más marcado con las especies comunes (N_2) que las raras (N_1). Excluyendo la estructura comunitaria, la riqueza específica (N_0) presenta el patrón inverso a los demás números de Hill, con promedios de 21.8 para P1 y 23.9 para P2 (Fig. 8). La Figura 9 indica que el porcentaje de la diversidad registrada con recuentos de 10 minutos representa entre el 80.4% y el 81.6% de aquella registrada con 20.

Con las muestras combinadas la P2 presenta mayor diversidad que la P1 independientemente del número de diversidad considerado y se observa que la diferencia es más marcada entre estas con N_2 que con N_1 y más marcada con N_1 que con N_0 (Fig. 10). Por lo tanto, el número de Hill que presenta mayor diferencia es N_2 , con 17.41 en P2 y 5.46 en P1 con recuentos de 10 minutos y con 20.67 en P2 y 4.91 en P1 con 20 minutos. Al comparar los lapsos de recuento con las muestras combinadas, se encuentra que la discrepancia entre las dos parcelas es mayor con recuentos de 10 minutos que con los de 20 (Fig. 10). El aumento en el lapso de recuento produjo una disminución en N_1 y N_2 en el caso de P1 pero un aumento en el caso de P2 y el grado de diferencia producida por el cambio en el lapso es mayor con N_2 que con N_1 y mayor con N_1 que con N_0 (Fig. 11).

El análisis de componentes principales de las seis áreas con las cuatro medidas de diversidad mostró una ordenación con dos componentes principales (CP's) que explica 99.73% de la varianza en la matriz de dispersión. Los CP's 1 y 2 explicaron el 70% y el 39.3% de la dicha varianza respectivamente. Las cargas de mayor importancia sobre el CP1 fueron de los índices que aportan alguna ponderación a la

distribución de abundancias (N_{10} , N_2 , y N_1), en contraste, la carga mayor del CP2 fue de la riqueza de especies (N_0) (Fig. 12).

La división de la diversidad gama produjo diversidad de alfa y beta mayor a la extensión de parcela que sus valores correspondientes a la extensión de área, para la serie completa de N_0 , N_1 , y N_2 (Fig. 13; Cuadro 10). En ambas escalas de extensión, se encontró un aumento en la diversidad beta en función del orden de diversidad. Este patrón es acentuado a la extensión de área, en la cual el número de diversidad N_2 desplegó un valor marcadamente alto en comparación con los demás. Aunque la diferencia entre los valores provenientes de los dos lapsos de recuento fue mínima, los recuentos de 20 minutos produjeron valores de diversidad beta constantemente menores (Fig. 13).

Composición de la comunidad

Variación espacial de las especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios

Se identificaron 10 condiciones en las cuales las especies de aves se alimentan y seis que son aprovechadas como refugio (Cuadro 11). El análisis cluster produjo siete β 1-gremios con un nivel de similitud de 40% (Fig. 14). El Cuadro 12 contiene los componentes de hábitat característicos de cada gremio y el número de especies que lo componen, el gremio de mayor riqueza de especies se caracteriza por el uso de vegetación variada. La composición específica de cada gremio y las variables codificadas como positivas para cada especie están presentadas en el Apéndice 3.

Al comparar la composición de órdenes taxonómicos en las dos parcelas se encontró un número significativamente mayor de Galliformes, Pelecaniformes, Columbiformes, Psittaciformes, Strigiformes, Apodiformes, Trogoniformes, Coraciiformes, Piciformes, y Passeriformes en el manglar que en el estuario y un número significativamente mayor de Anseriformes, Podicipediformes, Suliformes, Accipitriformes, Falconiformes, Gruiformes, Charadriiformes y Caprimulgiformes en el estuario que en el manglar ($P < 0.05$: Cuadro 13). Con respecto a los β 1-gremios se encontró que la abundancia de aves del G6 fue significativamente mayor en el manglar y que las de G1, G2, G3 y G7 fueron significativamente mayores en el estuario ($P < 0.05$: Cuadro 14).

El análisis de similitud de las áreas A-F produjo diferencias significativas en las especies, los órdenes y β 1-gremios entre aquellas áreas pertenecientes a parcelas

distintas, así que las áreas A, B y C resultaron como distintas a las áreas D, E y F ($P < 0.001$). Dentro de la P1 las especies y órdenes del área A fueron significativamente distintas de aquellas de las áreas B y C ($P < 0.05$) y entre estas últimas no hubo diferencias ($P > 0.05$). En cuanto a los β 1-gremios, la única diferencia significativa fue entre A y B ($P < 0.01$). Dentro de la P2 las áreas E y F no presentaron diferencias ($P > 0.05$) pero el área D resultó significativamente distinta a las anteriores en especies, órdenes y gremios ($P < 0.01$), salvo la comparación de órdenes con el área F ($P > 0.05$: Cuadro 15).

Las especie que más influyeron en la disimilitud en P1 entre las áreas A y B fueron *Butorides virescens*, *Cacicus melanicterus*, *Patagioenas flavirostris*, *Chloroceryle americana*, *Pitangus sulphuratus* y *Thryothorus pleurostictus*. Con excepción de *P. sulphuratus*, el área B tuvo una mayor abundancia de estas especies. Entre las áreas A y C, las especies que hicieron mayor contribución a la disimilitud fueron *T. pleurostictus*, *P. sulphuratus*, *B. virescens*, *Amazilia rutila* y *Dendroica petechia*, esta última es la única especie con mayor abundancia en el área A. Dentro de P2, las abundancias altas de *Leucophaeus atricilla*, *Quiscalus mexicanus*, *Calidris minutilla*, *Phalacrocorax brasilianus* y *Actitis macularius* en la playa barrera fueron importantes para diferenciar el área D de las áreas de E y F (SIMPER: Cuadro 16).

En el análisis de correspondencia múltiple de los 19 órdenes taxonómicos se generó un valor de Ji-cuadrado significativo ($\chi^2 = 91757$, $gl = 484$, $P < 0.0001$) y en la ordenación resultante se explicó 13% de la inercia total en las primeras dos dimensiones (Fig. 15). Los órdenes de Galliformes, Psittaciformes, Strigiformes Trogoniformes y Piciformes están al extremo izquierda de la gráfica y los índices de similitud relacionan estos órdenes con el área A (Cuadro 17). Los Columbiformes, Apodiformes y Coraciiformes están agrupados con las tres áreas de P1 y los índices de similitud sugieren que: 1) los Columbiformes sean fuertemente atraídos al área B; 2) que haya una distribución equitativa de Coraciiformes entre B y C y 3) que los Apodiformes sean asociados principalmente con el área C. Los Pelecaniformes, Cuculiformes y Passeriformes están ubicados en el espacio entre las áreas de P1 y P2, sin embargo los índices de similitud indican una asociación entre los Passeriformes y las áreas A y C (Cuadro 17).

La posición del área D en el espacio reducido presenta la mayor separación de los demás sitios, con los Suliformes, Charadriiformes y dos órdenes de rapaces ubicados en sus contornos. Las Gruiformes, Podicipediformes y Anseriformes están

asociados en mayor grado con las áreas internas de la laguna (Fig. 15). Dentro del área interna de la laguna, se observa que las aguas protegidas del área E fueron favorecidos por Anseriformes y Podicipediformes y el área de la desembocadura fluvial (F) fue frecuentado por los Gruiformes (Cuadro 17). El Apéndice 4A contiene las sumas de las observaciones de órdenes para las seis áreas homogeneizadas.

El análisis de correspondencia múltiple de los β 1-gremios produjo un valor de Ji-cuadrado significativo ($\chi^2 = 50358$, gl = 144, $P < 0.0001$) con 27.44% de la inercia total explicada en los primeros dos ejes de la ordenación. Se encontró que las dos áreas periféricas del manglar (A y B) presentaron mayor similitud con el β 1-gremio de aprovechadoras del dosel (G6) (Cuadro 18). A diferencia, el área del interior del manglar (C) presentó relativamente mayor correspondencia con los β 1-gremios de aprovechadoras de estratos diversos (G5) y aprovechadoras de vegetación y agua (G4: Fig. 16). Con respecto al ambiente estuarino, se encontraron altos índices de similitud entre los gremios de sustratos litorales y expuestos (G1 y G2) y el área D (Cuadro 18). En la ordenación (Fig. 16) se encuentra que los aprovechadores de vegetación de hoja flotante y del espacio aéreo (G3 y G7 respectivamente) están asociados con el interior de la laguna. El Apéndice 4B contiene las sumas de las observaciones de órdenes para las seis áreas homogeneizadas.

Relación entre aves, hábitat y estructura espacial

La estimación de la densidad de árboles dentro de la P1 con la ecuación de Pollard indicó que el área A contiene una densidad por hectárea mayor que el área B y que A y C no difieren entre si (Fig. 17A). La comparación de las cinco variables de P1 con pruebas de U rindió siete diferencias significativas ($\alpha = 0.05$) en dos patrones generales. El área A presentó menor altura de la primera rama viva y mayor cobertura de subdosel que las áreas de B y C, y el área C rindió una altura total y altura de primera rama viva mayor que A y B (Cuadro 19). El área basal no produjo diferencias significativas, a pesar de un valor promedio mucho mayor para la especie *L. racemosa* (Fig. 17B). En las tres áreas se encontró una predominancia de mangle, con la mayor proporción de vegetación asociada en el área A (aproximadamente 0.15), en el área C solo se registraron individuos de *R. mangle* (Fig. 18).

Con respecto a P2, se encontraron 12 resultados significativos ($\alpha = 0.05$). La variable de vegetación de hoja flotante produjo una ordenación de $D < E < F$ y la de TULG > 1m de $D < F < E$. Además, el área D presentó menor cobertura de hierbas >

1 m que las otras dos áreas y F rindió mayor cobertura de hierbas < 1m. (Cuadro 20). El subdosel y dosel fueron ausentes en las áreas de D y F, y por lo tanto presentaron significativamente menor cobertura que E.

Se detectó una autocorrelación significativa global dentro de cada parcela en la comunidad avifaunística, pero no en el hábitat. Para las aves en P1 se hallaron valores de P significativos después de la corrección de Bonferroni en las clases de distancia de 0-200 m (negativa, $P = 1$) y de 401-600 m (positiva, $P = 0.011$; Fig. 19 y Cuadro 21). En P2 la clase de distancia de 101-200 m fue la única a en rendir un resultado significativo, en común con la P1 esta clase de distancia menor fue negativamente autocorrelacionada ($P = 0.997$; Fig. 20 y Cuadro 22). En común con la comunidad avifaunística, los componentes de hábitat también mostraron cierta estructura espacial entre sitios más cercanos, a pesar de no presentar un resultado global significativo.

Al correlacionar la matriz de asociación de hábitat con aquella de las especies de aves se encontró un valor de Rho estadísticamente significativo para el estudio global, para P1 y para P2, con valores de 0.898 ($P < 0.001$), 0.706 ($P = 0.006$) y 0.715 ($P = 0.009$), respectivamente. En el caso del estudio global, las variables seleccionadas para aportar la mayor correlación posible fueron la cobertura de dosel, TULG <1 m, TULG >1 m, hierbas <1 m y hierbas >1 m (Cuadro 23). En P1 las variables de mayor importancia fueron la cobertura de dosel, el área basal total y la altura de los árboles (Cuadro 24) y para P2 fueron del subdosel y TULG > 1 m (Cuadro 23). Con los 19 órdenes taxonómicos P2 no produjo una correlación significativa, pero con la prueba del estudio global y la de la P1 se obtuvieron correlaciones significativas sin alteración de ninguna de las variables seleccionadas (Rho = 0.793 y $P < 0.001$ para el estudio global y Rho = 0.584 con $P = 0.018$ para la P1: Cuadros 23 y 24). Finalmente, reduciendo las 134 especies de la matriz de entrada a las siete variables de β 1-gremios, se encontró la correlación como significativa solamente con la prueba del estudio global, con un valor de Rho de 0.832 ($P < 0.001$: Cuadro 23). Se presentan las variables de hábitat utilizadas en el análisis de BIOENV y lo de autocorrelación en el Apéndice 5.

Discusión

Diversidad de especies y la distribución de abundancias

Densidad y riqueza de especies

No obstante la extensión relativamente reducida de la laguna costera La Ventanilla-Tonameca, la estimación de la riqueza verdadera de 185 especies es alta en comparación a otras investigaciones en manglares en México, América Latina y a la escala regional del Pacífico en Centro América (Lefebvre & Poulin 1997, Jiménez 1999, Becerril 2001, Lugo 2002, Chaves-Fonnegra *et al.* 2005, Macedo *et al.* 2007, Bojorges 2011). Tres aspectos del muestreo destacan como posibles factores para obtener un número elevado de especies. En primer lugar, se acumularon una gran cantidad de observaciones durante los cuatro años de registros cualitativos. Debido a la dependencia de la riqueza del tamaño de muestra o el número de individuos considerados (Taylor *et al.* 1976), esta acumulación de observaciones aumentó la riqueza de especies. En segundo lugar, se realizó el muestreo en ambientes distintos, con disimilitudes importantes entre la avifauna asociada a cada uno (Amador *et al.* 2006, Bojorges 2011). Por último, se utilizó una combinación de métodos de muestreo, con datos provenientes de puntos de conteo, recorridos aleatorios y redes de niebla, lo cual aumentó la detección de especies (Bojorges *et al.* 2006).

La estimación de riqueza verdadera habría sido aun más alta si se hubiera incluido aquellos individuos que no interactuaron directamente con el ecosistema lagunar. Por ejemplo, el criterio de interacción ecológica excluyó a individuos de *Chondrohierax uncinatus* (Milano piquiganchudo), *Circus cyaneus* (Gavilán rastrero), *Accipiter cooperii* (Gavilán de Cooper) y *Buteogallus urubitinga* (Aguililla negra mayor), aves rapaces que se observaron en vuelo sobre el manglar durante el muestreo pero no en interacción con el ecosistema. El objetivo de implementar el criterio de interacción ecológica fue a excluir especies de poca relevancia ecológica (Remsen 1994, Gómez de Silva *et al.* 1999; sin embargo, los rapaces suelen ocurrir a densidades bajas a través de su área de distribución y por lo tanto su registro en áreas reducidas es menos probable (Terborgh *et al.* 1990). Este atributo de los

rapaces fomenta considerarlos como componentes persistentes del ecosistema, aun cuando se observan de paso.

Aunado al anterior, el número de especies hubiera incrementado al combinar el presente estudio con otras fuentes de información; por ejemplo, Becerril (2001) reportó nueve especies adicionales a las que se detectaron en el estudio presente. Asimismo, algunas especies observadas en otras lagunas a lo largo de la costa Oaxaqueña hubieran sido incluidas, tales como *Burhinus bistriatus* (Alcaraván americana) o *Podiceps nigricollis* (Zambullidor orejudo: obs. pers.). Incluso, si 185 representa un límite inferior, el límite superior podría considerar la riqueza a escala regional (O'Hara 2005). En dado caso, los mapas de distribución indican que 277 especies ocurren en el área de estudio, excluyendo todas aquellas ocurrencias dudosas o aisladas y aquellas especies de ecología oceánica (Howell & Webb 1995).

Sin embargo, la inclusión indistinta de especies generaría una lista de decreciente relevancia para un estudio ecológico. Por ejemplo, Becerril (2001) combinó observaciones con binoculares desde una lancha con recorridos a pie en sitios adyacentes al cuerpo de agua para detectar a las especies, esta metodología incluyó hábitats no contemplados en el presente estudio, tales como palmeras de coco y selva subhúmeda; al incluir las especies reportadas por dicho autor, se hubiera perdido la especificidad de hábitat que se utilizó en la presente investigación. En adición, el recambio temporal puede obstruir la interpretación de una medida de diversidad que incluye los registros de especies adicionales sin excluir las que ya no están, sea por emigración o muerte de los individuos (Halffter & Moreno 2005). Dado que la desaparición de especies de la comunidad no esté reflejada en una medida de diversidad acumulada, el valor resultante tiene un significado biológico limitado (Halffter & Moreno 2005). Por ejemplo, en selvas de crecimiento secundario en Costa Rica, Blake & Loiselle (2001) observaron que el recambio temporal durante 10 años aumentó la riqueza registrada dado que al término del estudio algunas especies habían desaparecido del sitio y otras habían llegado. Como consecuencia, el total de especies que registraron no reflejó el número de especies presentes en la comunidad a un tiempo dado (Blake & Loiselle 2001). Se puede concluir que una estimación de la riqueza de especies que tenga sentido debería de ser homogéneo tanto espacial como temporalmente, si es que vaya a proveer una medida de diversidad alfa.

En cuanto a la composición de la riqueza verdadera de la zona de estudio, se registraron los Passeriformes en proporciones similares entre ambas parcelas y comparable con lo registrado en un manglar Brasileño (38%: Macedo Mestre *et al.* 2007). No obstante, estos porcentajes de Passeriformes están por debajo de lo correspondiente al nivel subcontinental (50%: Anónimo 2011). La presencia reducida de los Passeriformes fue compensada por el mayor número de especies de Pelecaniformes y Charadriiformes, lo cual concuerda con las condiciones ecológicas de la laguna costera. Los porcentajes de Pelecaniformes en las dos parcelas fue similar, en contraste, se encontró una diferencia marcada en los Charadriiformes.

Otro contraste señalado entre las dos parcelas fue la proporción de especies migratorias (Cuadro 2); el registrado en el manglar (26) fue similar a estudios en manglares a la escala regional del Pacífico de Centro América (>25%: Jiménez 1999), en Colombia (27%: Chaves-Fonnegra *et al.* 2005), Brasil (20%: Macedo Mestre *et al.* 2007), en tres manglares del estado de Oaxaca (26%-38%: Bojorges 2011) y en el área de P1 en 2001 (30%: Becerril). En el estuario, el porcentaje de especies migratorias (48%) superó al registrado en una combinación de manglar con barras de arena en Baja California (39%: Amador *et al.* 2006). Estos estudios usaron avistamientos como observaciones y dan un promedio de 29%, por otro lado capturas con redes de neblina en tres manglares del estado de Oaxaca registraron 42% de especies migratorias (Bojorges 2011). Esta diferenciación es congruente con la mejor detección de especies migratorias con redes de neblina en hábitats secundarios en Costa Rica (Blake & Loiselle 2001).

Con respecto a los hábitos alimentarios, en el manglar se encontró una proporción relativamente alta de rapaces, la cual se combinó con la alta proporción de especies terrestres para dejar solamente el 27.8% como especies acuáticas. En contraste, en el estuario, el 51.7% de la riqueza verdadera fue acuática (Cuadro 3). Adicionalmente, la clasificación por hábitos tróficos hizo posible la comparación del presente trabajo con otros estudios; el porcentaje de especies acuáticas en el manglar es similar a lo reportado en manglares de Brasil (27%: Macedo *et al.* 2007), pero queda por debajo de porcentajes registrados en Colombia (36%: Chaves-Fonnegra *et al.* 2005), Baja California, México (82%: Amador *et al.* 2006) y en la misma área P1 (44%: Becerril 2001). Una explicación posible de la mayor proporción de especies acuáticas en estos estudios es la inclusión de hábitats ajenos al interior del bosque del manglar, así como la playa barrera de La Ventanilla (Becerril 2001),

el mar y planos lodosos (Chaves-Fonnegra *et al.* 2005) y el espejo de agua de la laguna (Amador *et al.* 2006). En este sentido, el porcentaje de especies acuáticas detectadas en ambas parcelas combinadas es una cifra de mayor relevancia (57% en P1 y P2 combinados). Al considerar el estuario por separado, las 77 especies acuáticas sobrepasan a las 57 detectadas en un ambiente estuarino de Colima (Mellink & de la Riva 2005) o las 54 de la desembocadura del Río Ameca en Nayarit (Martínez-Martínez & Cupul-Magaña 2002), sin embargo existe una carencia de información sobre las comunidades completas de aves de desembocaduras fluviales.

La complementariedad de 0.53 entre el manglar y el estuario fue parecida a aquella encontrada entre el manglar de La Ventanilla y los dos manglares de Chacahua y Manialtepec (Bojorges 2011). Las distancias que separan estos sitios de La Ventanilla son de 108 y 68 km respectivamente, en lugar de los 3 km que separa el manglar del estuario en el presente estudio. En este sentido, el recambio de especies entre dos unidades de hábitat distintas a proximidad cercana tuvo una complementariedad en su avifauna parecida a aquella entre unidades de hábitat parecido a distancias muchos mayores. Por otro lado, la complementariedad reportada para avifauna entre manglares separados por 65 km en el Pacífico y Caribe de Panamá es mayor que la encontrada en la costa de Oaxaca (Lefebvre & Poulin 1997). Los autores consideraron que condiciones hidrográficas, la fenología de plantas y la composición de invertebrados fueron factores que influyeron en este recambio alto (Lefebvre & Poulin 1997).

El muestreo estandarizado en el área de estudio registró una densidad de especies (OBS) relativamente (155). Sin embargo, al considerar las parcelas por separado las 87 especies detectadas en el área de manglar es parecido a valores de riqueza anteriormente registrados en el área de estudio (Becerril 2001, Bojorges 2011) o en otros manglares (Lefebvre & Poulin 1997, Chaves-Fonnegra *et al.* 2005, Macedo *et al.* 2007), los cuales varían de 50 a 88 especies. La calibración de OBS con la riqueza verdadera produjo porcentajes comparables con aquellos reportados para comunidades avifaunísticas en Bolivia (Herzog *et al.* 2002); en dicho estudio, la estimación de la riqueza verdadera utilizada para calibrar los datos de muestreo estandarizado fue obtenida mediante muestreo extensivo combinado, sin embargo existen más referencias publicadas que comparan el número de aves observadas con una estimación generada con métodos de extrapolación (Boulinier *et al.* 1998, Bojorges & López-Mata 2006; Archaux & Bakkaus 2007; Bojorges 2011).

Utilizando las estimaciones de Jackknife 2 (JK2) como la riqueza verdadera, los recuentos de 10 y 20 minutos presentan coberturas de 89% y 84%, cifras similares a los intervalos de 75% a 88% reportados por Archaux & Bakkaus (2007) y Boulinier *et al.* (1998), cuyos estudios también utilizaron los métodos de Jackknife. Los trabajos de Bojorges (2011) y Bojorges & López-Mata (2006) utilizaron el estimador de ICF y encontraron que la riqueza observada alcanzó entre 89% y 99% de la cifra dada por el estimador. Al comparar la estimación de OBS para el presente trabajo con la de ICF se encuentran los porcentajes comparables de 96% y 94% para los recuentos de 10 y 20 minutos respectivamente. Lo anterior sugiere que los estimadores de Jackknife y ICF producen extrapolaciones de una magnitud similar a pesar de diferencias en los métodos y condiciones de muestreo; por lo tanto se presentan como métodos que permiten hacer estimaciones robustas.

La mayor inexactitud de Michaelis-Menten (MM) contrasta con lo reportado por Herzog *et al.* (2002), quienes lo encontraron como de mayor exactitud entre los nueve estimadores que analizaron. El estimador MM fue el único en producir un sesgo negativo respecto a OBS y las coberturas finales son inferiores a todos los demás estimadores. No obstante, la Figura 2 indica una inexactitud mayor en OBS que en el estimador de MM, lo que fue respaldado por la prueba de *U*. Es probable que este resultado se deba a las estimaciones relativamente altas de MM en los primeros meses de muestreo; a los tres meses OBS presenta el 52% de la riqueza verdadera y MM da 62%, en adelante la estimación de OBS permanece como inferior a la de MM hasta los 13 meses de muestreo.

En un sentido teórico, los métodos paramétricos son más adecuados para estimar la riqueza porque extrapolan hacia una asíntota en vez de presumir un número de individuos infinito, como hacen los métodos no paramétricos (O'Hara 2005). Sin embargo, ajustes pobres de los modelos a la distribución observada provocan inexactitudes y los modelos paramétricos presumen probabilidades de detección homogéneas entre especies, donde la realidad es muy distinta (O'Hara 2005).

En contraste con el estimador de MM, los métodos de JK1 y JK2 alcanzaron 94.6% y 99.4% de la riqueza verdadera respectivamente y fueron los métodos de menor inexactitud. Se hallaron diferencias significativas entre JK1 y JK2, una distinción que acuerda con el trabajo de Archaux & Bakkaus (2007). Boulinier *et al.* (1998) notaron que los métodos de Jackknife respetan el supuesto de una probabilidad de detección específica a cada especie. Por lo tanto, este método no paramétrico tiene en cuenta

las diferencias en la conducta de las especies de aves, sus abundancias y la inconsistencia por parte del observador (Boulinier *et al.* 1998). En su análisis de aves reproductoras en los Estados Unidos, los mismos autores encontraron que los métodos de Jackknife tuvieron mejor exactitud en comparación con modelos de supuestos más restringidos.

La ordenación por inexactitud relativa de los siete estimadores no paramétricos fue en parte una consecuencia de los parámetros de la base de datos analizado. No obstante, las propiedades particulares de cada estimador influyeron en los resultados obtenidos y los comentarios siguientes procuran aclarar las repuestas observadas. Los dos estimadores basados en abundancia ICA y Chao 1 fueron estadísticamente similares, igual que los dos estimadores basados en frecuencia ICF y Chao 2. Existen diferencias entre los parámetros de los estimadores que distinguen los dos métodos basados en abundancia de aquellos dos basados en frecuencia. Había menos singletons que especies únicas y la relación entre doubletons y singletons fue mayor que la relación entre especies duplicadas y únicas. El uso común de singletons y especies únicas como enumeradoras por los cuatro estimadores y la posición común de doubletons y duplicadas como denominadores en Chao 1 y 2, hizo que los métodos basados en abundancia produjeran estimaciones inferiores a sus equivalentes basados en frecuencia. Como el sesgo de estos cuatro estimadores fue en todos los casos negativo, las estimaciones más altas de ICF y Chao 2 fueron por consecuencia de mayor exactitud que aquellas de ICA y Chao1.

En común con ICF y Chao 2, los estimadores de Jackknife dependen de medidas basadas en frecuencia, en adición incluyen el número de muestras de tal forma que si las demás variables son fijas, la estimación aumenta con el tamaño de muestra. El uso de 432 muestras puede haber sido un factor en producir las estimaciones altas de Jackknife, de hecho a 72 muestras (tres meses) Chao 2 presentó mayor exactitud que JK1. Dado que la utilidad de los métodos de extrapolación es reducir el esfuerzo de muestreo necesario, el desempeño de estimadores a tamaños de muestras pequeñas es de alta relevancia (Colwell & Coddington 1994). Sin embargo, a partir del primer mes la estimación de JK2 permaneció superior a la demás y a los tres meses dio una cobertura de 74% y 82% con 10 y 20 minutos.

La representación gráfica de OBS y JK2 con la abscisa escalada a muestras, en lugar de individuos, disminuyó el efecto de fluctuaciones en los números de

individuos, lo cual facilita la comparación del presente estudio con otros (Moreno & Halffter 2001). Además, el uso de intervalos de tres meses proporcionó una referencia temporal estructurada útil para planificar el muestreo de aves en lagunas costeras a la escala regional (Fig. 4).

La ausencia de una asíntota en las curvas de acumulación de especies observadas indica un muestreo incompleto o una comunidad temporalmente, espacialmente o metodológicamente no delimitado (Longino *et al.* 2002). Las propiedades de la laguna costera la hacen un ecosistema operacional y una unidad de investigación naturalmente delimitada (Palmer & White 1994). A pesar de lo anterior, el sistema lagunar es complejo y abierto, con redes tróficas que abarcan áreas geográficas extensas (Lugo 2002); por lo tanto la probabilidad que la acumulación de especies de aves observadas alcanzara una asíntota es limitada.

La curva de acumulación del JK2 utilizando re-muestreo sin reemplazo sugiere que se habría excedido la riqueza verdadera sin alcanzar una asíntota estable si se hubiera continuado con el muestreo (Fig. 4A). No obstante lo anterior, no existe certeza que una asíntota sea alcanzable con curvas de acumulación de estimadores no paramétricos, principalmente por la presencia de especies raras (Mao & Colwell 2005). El remuestreo con reemplazo produjo una asíntota con el JK2 tanto con recuentos de 10 minutos como con 20, posiblemente debido a la proporción menor de especies únicas incluidas en las submuestras. Sin embargo, el reemplazo de muestras durante el procedimiento de remuestreo produjo estimaciones más bajas que aquellas obtenidas con remuestreo sin reemplazo, omitiendo 14 y 6 especies de las estimaciones finales de recuentos de 10 y 20 minutos.

El lapso de conteo reducido de 10 minutos hizo que nueve especies fueran excluidas de la estimación de OBS, una pérdida de información de relativamente poca magnitud para una reducción de 144 a 72 horas de recuento. No obstante, la comparación de las estimaciones de OBS de 10 y 20 minutos con pruebas de *U* produjo una diferencia significativa, lo cual concuerda con Drapeau *et al.* (1999). Las cifras de rarefacción obtenidas a intervalos de tres meses resaltan las relaciones no lineales entre el esfuerzo de muestreo y la estimación de OBS. A los seis meses la estimación con recuentos de 20 minutos es 69% de la riqueza verdadera y existe un lapso de casi tres meses hasta que los recuentos de 10 minutos alcanzan la misma cobertura. A los 12 meses el retraso entre los recuentos de 10 y 20 minutos incrementa a seis meses, así que mientras los recuentos de 20 minutos alcanzan

una cobertura de 79%, la estimación con recuentos de 10 minutos no alcanza la misma cobertura a los 18 meses. Además, la convergencia débil entre las dos curvas sugiere que dentro de esquemas de tiempo prácticos existe una proporción de la comunidad que permanecerá no detectada con recuentos de 10 minutos. Dado que en el mejor caso la curva de acumulación de especies apenas alcanzó el 83.8% de la riqueza verdadera estimada, los métodos de extrapolación ofrecen una herramienta potencialmente útil.

Existen indicaciones adicionales de que el muestreo con recuentos de 10 minutos es menos efectivo al realizado con 20, incluso que no genere datos idóneos para la extrapolación. A partir del cuarto mes, el número de doubletons y duplicados detectado con lapsos de 10 minutos siguió en aumento, lo cual es una indicación de un muestreo inadecuado (Longino *et al.* 2002). Con recuentos de 10 minutos las tendencias de las curvas de los doubletons y singletons convergen y eventualmente se cruzan, lo mismo sucede con las especies únicas y duplicadas, dando lugar a estimaciones relativamente bajas con estimadores basados en abundancia y frecuencia, respectivamente. Con lapsos de 20 minutos, las especies singletons y únicas permanecen por encima de las especies doubletons y duplicadas, generando estimaciones más altas. Como consecuencia, los métodos de extrapolación que dependen de estos parámetros produjeron amplias discrepancias entre los dos lapsos y diferencias significativas en las pruebas de U . Es pertinente observar que aquellos estimadores que incorporan parámetros adicionales o alternativos produjeron discrepancias reducidas (ICA, ICF y Bootstrap), aunque evidentemente fueron de mayor inexactitud.

En común con el estudio global, a la escala de parcela la reducción del lapso de recuento de 20 a 10 minutos provocó cambios en las curvas de acumulación de JK2. Con los recuentos de 20 minutos la ausencia de una asíntota para ambas parcelas sugiere la posibilidad de detectar especies adicionales, incluso por encima de la riqueza verdadera estimada. A diferencia, con los recuentos de 10 minutos la curva de P1 alcanzó una estimación máxima después de un año y la de P2 a 9 meses; de allí en adelante ambas curvas presentan tendencias negativas (Fig. 5). A pesar de esto, las estimaciones máximas del JK2 producen coberturas de 79% y 94% de las riquezas verdaderas de P1 y P2, respectivamente. Esta observación señala un problema: aun cuando la tendencia del estimador JK2 sugirió un muestreo adecuado que incluyó pocas especies raras (Longino *et al.* 2002, Mao & Colwell 2005), la

estimación final no concordó con la riqueza verdadera y conduce a una conclusión engañosa. Lo anterior sugiere que la interpretación correcta del Jackknife 2 sea como un límite inferior del número de especies presentes.

En adición, la comparación de parcelas con curvas de acumulación suavizadas mostró claramente mayor densidad de especies en el estuario que el manglar, un resultado que está de acuerdo con las observaciones realizadas en Rancho Bueno, Baja California por Amador *et al.* (2006). Aquí, el muestreo realizado en el estuario permitió la documentación de 45 especies previamente no registradas en el área de estudio, lo cual ejemplifica la estrategia recomendada por Bojorges (2011), quien indica que para inventarios regionales es menester dirigir esfuerzos de muestreo en varios ambientes para detectar el mayor número de especies posibles. Durante su muestreo en La Ventanilla, el mismo autor documentó 18 especies previamente no registradas mediante muestreo dirigido al interior del bosque del manglar. De forma parecida, en el presente trabajo se obtuvieron registros de 22 especies adicionales en el manglar, lo cual indica que la riqueza avifaunística del área de estudio aumenta en función del esfuerzo de muestreo aplicado.

Un determinante posible de la diferencia en densidades de especies entre las parcelas es la dinámica temporal en el estuario, donde la hidrología es afectada a niveles circadianos y anuales: marea, el caudal fluvial y las condiciones oceanográficas. El disturbio continuo que resulta de estos procesos, es una influencia que posibilita elevar la diversidad biótica (Schmida & Wilson 1985). La forma en que las fluctuaciones abióticas afectan a la diversidad es compleja, en un escenario posible liberan espacio ecológico a través de mantener poblaciones bajas (comunidades interactuantes) y en otro, los organismos se agregan sobre recursos efímeros, lo cual reduce la dominancia por especies competitivamente superiores (comunidades no interactuantes: Cornell & Lawton 1992). Teniendo en cuenta la movilidad de las aves y su ecología diversa, el segundo de estos dos escenarios ofrece la explicación más contundente. Aunado al anterior, la dispersión aleatoria de individuos entre micrositios es otro factor que puede dar lugar a una diversidad elevada (Schmida & Wilson 1985). Dentro del estuario se encuentran parches de hábitat tales como bajos lodosos, playa, tular, vegetación flotante y cuerpos de agua, los cuales son discretos y constan de condiciones particulares para componentes específicos de la comunidad avifaunística.

En concordancia con la heterogeneidad temporal en las condiciones abióticas en el estuario, existe un recambio estacional en su comunidad avifaunística. Tomando en cuenta únicamente las estimaciones de muestreo estandarizado, la riqueza comunitaria residente del manglar iguala exactamente con aquella del estuario (69 especies). Sin embargo, de las 28 especies exclusivas a P1 solamente *Protonotaria citrea* (Chipe protonotario) es migratorio, mientras de las 68 especies exclusivas a P2, 44 son migratorias. Estas cifras sugieren que la mayor densidad de especies en el estuario se deba en cierto grado a un número más alto de aves migratorias.

A la escala de área, la relación entre la riqueza y densidad de especies es visualmente evidente (Fig. 6), esto debido al uso de las curvas de rarefacción con áreas de muestreo estandarizadas. La ordenación de la riqueza de especies indica que las dos áreas del interior del estuario presentan la mayor riqueza, las dos áreas de manglar de *R. mangle* la menor riqueza y las áreas de la playa barrera y del mangle *L. racemosa* presentan riqueza intermedia. Por otro lado, con una ordenación de la densidad de especies la playa barrera es parecida al interior del estuario, el área de *R. mangle* periférico (área B) tiene el mayor número de especies del manglar, el área de *L. racemosa* no difirió significativamente de área B, y el área de *R. mangle* interior permanece con el menor número de especies (Fig. 6).

Tanto la riqueza como la densidad de especies indican que las áreas de E, F y D albergan un mayor número de especies que las áreas A, B y C, aunque esta distinción es menos evidente para la comparación de la riqueza de especies (Fig. 6). Las abundancias relativamente altas que se registraron en las áreas del estuario potencialmente explican su mayor densidad de especies, sin embargo, la abundancia en el área B es mayor que cualquier otro y, aun así, su riqueza y densidad de especies resultan significativamente menor que aquellos en las áreas del estuario.

La alta densidad de individuos en al área B es debida a los registros provenientes de un solo sitio de conteo (B1), en lo cual se encuentran aves acuáticas coloniales y especies terrestre gregarias que pasan la noche y se reproducen. El 78.8% de las observaciones en el área B son atribuibles a solamente cuatro especies en el sitio B1, estas son tres especies que forrajean en ecosistemas terrestres; *Quiscalus mexicanus* (Zanate mayor), *Molothrus aeneus* (Vaquero ojirrojo) y *Bubulcus ibis* (Garza ganadera), y el piscívoro *Egretta thula* (Garza nívea). El valor de riqueza de especies significativamente bajo para el área B es un ejemplo de una estimación

negativamente sesgada en una localidad de alta densidad de individuos (Moreno & Halffter 2001).

Un análisis alternativo hubiera excluido el susodicho sitio de conteo; sin embargo, este omitiría las abundancias marcadas de la colonia reproductiva, un componente dominante de la comunidad ecológica en la que se encuentra (Anderson & Polis 1999). Ni el área A ni C incluyen sitios con agregaciones intra-específicas de una magnitud comparable con las de B, pero las áreas difieren en su composición florística y en su proximidad a otros hábitats. A pesar de esto, las riquezas de especies y abundancias similares indican que componen un hábitat relativamente homogéneo para la diversidad avifaunística.

El área D es similar al área B en que al parecer la alta densidad de individuos registrada sobre la playa barrera dio lugar a un sesgo negativo en la riqueza, eso después de la rarefacción a una abundancia comparable con otros sitios. En este sentido, la densidad de especies proporciona mayor representatividad y sugiere que la playa barrera es parecida al interior de laguna (área E) en su diversidad de aves. Por otro lado, es posible que la detectabilidad de la especie afectó la estimación de su densidad. El área D presenta relativamente poca vegetación y como consecuencia las probabilidades de detección de especies son más altas que en cualquier otra área. Como una proporción mayor de los individuos presentes fue detectada, es posible que la estimación de la densidad de especies fuera elevada respecto de las áreas con probabilidades de detección menores (Willot 2001). Ésta observación respalda el uso de la riqueza de especies como medida de diversidad y conduce a la conclusión que la playa barrera (D) es significativamente menos rica en especies que las demás áreas del estuario y es de una riqueza parecida al área A (Fig. 6). A pesar del conflicto en conclusiones provenientes de la riqueza y densidad de especies, el uso de áreas de muestreo estandarizado evita la necesidad de elegir una u otra, ya que la representación gráfica facilita la interpretación de ambas.

Modelos descriptivos e índices de diversidad

En cuanto a las distribuciones de abundancias, los ajustes al modelo del log normal fueron marginalmente mejores que aquellos a la serie log a la escala de parcela. De las cuatro pruebas realizadas con cada modelo, todos ajustaron con el log normal, tres con la serie log y ninguno con la vara quebrada. Con recuentos de 10 minutos, las distribuciones de ambas parcelas ajustaron tanto a log normal como a la serie log,

sin embargo una evaluación de la distribución entera de la Ji-cuadrada permite determinar cuál modelo aporta el mejor ajuste y confirma el mejor ajuste con el log normal (Magurran 1988). En el caso de P1, la probabilidad que la distribución esperada de log normal sea distinta a la distribución observada es de 41.1% mientras para la serie log es de 66.4%. Así mismo, para P2 la probabilidad de una distribución distinta es de 85.9% para el log normal y 89.3% para la serie log.

El mejor ajuste al log normal con respecto a la serie log sugiere un grado menor de dominancia en la comunidad avifaunística, tanto en el manglar y como el estuario (Magurran 1988). En la Figura 7 se observa una sección de la gráfica relativamente plana y compuesta de una diversidad de especies de abundancia intermedia. Una interpretación biológica posible del ajuste al log normal es que existe una repartición secuencial de recursos por las especies integrantes de la comunidad en proporción con sus abundancias relativas (Magurran 1988). El ajuste es congruente con el trabajo de Kempton & Taylor (1974) con Lepidópteros, en el que observaron que comunidades efímeras con aportes migratorios marcados fueron mejor descritos por este modelo.

La comparación visual de la distribución de las abundancias en las parcelas por separado, hace evidente una mayor dominancia de las especies abundantes en el manglar, mientras en el estuario las especies de abundancia intermedia forman una mayor proporción de la comunidad y existen numerosas especies raras. Al entender la dominancia como inversa a la diversidad (Krebs 1999, Magurran 1988), las relaciones evidentes en la Figura 7 son congruentes con los índices de diversidad paramétricos de α y λ , los cuales fueron relativamente altos para P2, probablemente debido al mayor número de especies de abundancia intermedia y especies raras respectivamente.

A la escala espacial de área, los modelos log normal y serie log describen numéricamente comunidades con diversas estructuras. Por ejemplo, en un año, en el área A se registraron 396 individuos de 45 especies con recuentos de 10 minutos, mientras que en el área D se registraron 1918 individuos de 80 especies con recuentos de 20 minutos. No obstante, las variables consideradas en las áreas A, B, C y D ajustaron a ambos modelos con ambos lapsos de conteo. Mientras estos resultados sugieren una aptitud de los modelos para describir datos ecológicos muy distintos, es pertinente notar que los datos del área F no ajustaron de forma adecuada a ninguno de los tres modelos utilizado aquí. Por otro lado, el área C

produjo ajustes significativos para los tres modelos, independientemente del lapso de conteo.

Las seis áreas produjeron repuestas cualitativamente idénticas en las pruebas de bondad de ajuste para los modelos del log normal y la serie log, lo cual dificulta una diferenciación entre las áreas con base en estos. A diferencia, solamente las áreas A, C y E proporcionaron ajustes adecuados al modelo de la vara quebrada, lo que representa menor grado de dominancia y sugiere heterogeneidad en la composición de la comunidad avifaunística en estas áreas (Magurran 1988). Es posible que la mayor equidad en dichas comunidades se deba a la ausencia de agregaciones específicas de aves, así como colonias de Ardeidae en reproducción (área B) o Charadriiformes en migración (áreas D y F).

Con respecto al lapso de conteo, a la escala de parcela, los datos provenientes de recuentos de 10 minutos produjeron ajustes relativamente mejores que aquellos de 20 minutos. A la escala de área, se encuentran cuatro casos en los que el lapso de conteo mayor impidió el ajuste a modelos. Para el área E los datos ajustaron a los tres modelos con 10 minutos pero a ninguno con los de 20, y los datos del área A ajustaron al modelo de la vara quebrada únicamente con datos de 10 minutos (Cuadro 5). Lo anterior sugiere que hubo un efecto del lapso mayor que alteró la distribución observada de tal forma que no sea compatible con los modelos.

El análisis de los índices estándares a la escala de parcela utilizando los dos métodos de pruebas estadísticas señaló que el arreglo de datos afecta el resultado obtenido. Las seis pruebas de Solow indicaron significativamente mayor diversidad en el estuario; en contraste, cuatro pruebas de U indicaron mayor diversidad en el manglar y con dos se aceptó la hipótesis nula. La prueba de Solow incluyó la gama de especies registradas durante el año y en este sentido incorporó el recambio estacional. Por contraste, la prueba de U de Mann-Whitney consideró conjuntos de muestras mensuales y excluyó el recambio intermensual. Es útil considerar la densidad de especies de los dos arreglos de datos para apreciar la magnitud del efecto resultante. Basado en el año de recuentos con 20 minutos, la prueba de Solow comparó comunidades con 75 especies en P1 y 119 en P2, mientras que la prueba de U comparó conjuntos con entre 18 y 34 especies para P1 y entre 19 y 39 especies para P2. No sólo es la comparación con la prueba de Solow basada en un número de especies relativamente mayor, sino también presenta mayor diferencia entre las parcelas.

Al considerar los resultados de la prueba de Solow es relevante tomar en cuenta el carácter comparativamente migratorio de la comunidad del estuario. La combinación del recambio estacional de especies raras con agregaciones de múltiples especies migratorias proporciona una explicación posible para la diversidad alta durante el año. Por otro lado, las pruebas de U indicaron que durante un mes de muestreo es probable que se encuentre relativamente menor dominancia y mayor equidad en la estructura de la comunidad avifaunística en el manglar.

Las medidas de diversidad no paramétricas permitieron la comparación del presente estudio con otras investigaciones (Cuadro 7). Bojorges (2011) registró una diversidad de $H' = 3.51$ basado en recorridos aleatorios en el área del manglar, lo cual excede el límite superior de confianza de 95% generado con las muestras del manglar combinadas. El límite superior de confianza de 95% del promedio mensual de las áreas de P1 fue de 3.80, no obstante, el registro mayor proveniente del manglar en este estudio fue de 3.12 (área C en febrero). Lo anterior sugiere que el método de recorridos aleatorios utilizado por Bojorges provee una mayor ponderación hacia las especies de baja abundancia que los puntos de conteo. No obstante lo anterior, es relevante tomar en cuenta que el muestreo de Bojorges (2011) tuvo una mayor representación de la época de migración, la cual se caracteriza por menores agregaciones de individuos y un número mayor de especies (Becerril 2001).

El valor de H' obtenido con las muestras del estuario combinadas es significativamente alto en comparación con el índice para el manglar del trabajo previo de Bojorges (2011) (Cuadro 7), probablemente debido al componente migratorio de la comunidad al estuario. Se nota que el valor de H' obtenido por Bojorges (2011) esta dentro de los intervalos de 95% confianza del promedio mensual de H' en el estuario; sin embargo la estimación de diversidad de este autor se basa en la combinación de muestras, por lo tanto la comparación directa con el valor correspondiente del presente trabajo lleva a la conclusión de que la muestra del estuario tuvo mayor diversidad que el trabajo previo en el manglar.

La mayor equidad detectada en el manglar con respecto al estuario con muestreos mensuales concuerda con resultados de aves en Baja California, donde se encontró un promedio de $J' = 0.83$ en áreas con mangle y $J' = 0.58$ en áreas sin manglar, esto entre noviembre y mayo (Amador *et al.* 2006). De forma parecida al estudio de este autor, el estuario de P2 fue un hábitat para agregaciones de especies oportunistas,

entre las cuales se destaca *Leucophaeus atricilla* (Gaviota reidora) que constó de 16% de los individuos registrados durante el año. Otras agregaciones notorias que posiblemente contribuyeron a la equidad relativamente menor en el estuario fueron el migratorio *Calidris minutilla* (Playerito mínimo) con 8% y el residente *Himantopus mexicanus* (Candelero americano) con 6%.

La inspección visual de la serie de Hill con el promedio de las salidas mensuales indica que hay una diversidad de especies comunes (N_2) relativamente alta en el manglar, lo cual concuerda con los resultados de las pruebas de U con el índice de $1/\lambda'$. Por otro lado, al incorporar el recambio estacional con las muestras combinadas, los valores de la serie Hill del estuario son por mucho superior a aquellos del manglar, lo cual concuerda con los resultados de las pruebas de Solow. Estas conclusiones se evidencian mediante la interpretación de las pruebas estadísticas con los índices estándares, incluso los valores de U que se obtienen al comparar las parcelas con los números de diversidad son idénticos a los obtenidos con los índices estándares correspondientes. No obstante, la serie de Hill representa la diversidad de tal forma que una diferencia en la diversidad detectada sea reflejada por una diferencia proporcional en la medida utilizada (Jost 2007, Jost *et al.* 2010). Esta interpretación está fuera del alcance de las pruebas estadísticas o los índices estándares y permite evaluar el grado de diferencia encontrado, incluso cuando los resultados de las pruebas estadísticas no permitieron diferenciación (Jost 2007).

En la comparación de conjuntos de salidas mensuales, se encontró que la diversidad de especies relativamente raras (N_1) registradas en el manglar fue 6.6% superior a lo observado en el estuario, mientras la diferencia entre las especies relativamente comunes (N_2) fue de 20.1% (Fig. 8). En contraste, la comparación de muestras combinadas determinó que la diversidad de especies raras (N_1) para el manglar fue entre 23.8% y 31.3% aquella detectada para el estuario y que la diversidad de especies comunes (N_2) fue entre 30.4% y 37.6% (Fig. 10). Estas cifras indican dos conclusiones que no están disponibles con los índices estándares: 1) la mayor diversidad en especies raras que se detectó en el manglar mediante salidas de campo, no es de una magnitud tan significativa como la mayor diversidad en especies raras y comunes detectada en el estuario con las muestras combinadas; 2) la mayor diversidad de especies comunes en el estuario (N_2) es más evidente que la mayor diversidad de especies raras (N_1).

Es evidente que el lapso de conteo fue un factor que influyó en los índices de diversidad o equidad resultantes. Se encontraron diferencias estadísticas en nueve de las 12 pruebas realizadas, siendo las excepciones las pruebas de U para el índice de J' (P1 y P2) y de $1/\lambda'$ (P1). Lo anterior permite inferir que las estimaciones de abundancias relativas fueron alteradas por la duración de conteo, sin embargo la elección de uno u otro lapso como idóneo es discutible. Recuentos más largos facilitan mayor detección de especies inconspicuas o de vocalizaciones infrecuentes, sin embargo son propensos a sobre estimar las abundancias (Scott & Ramsey 1981, Granholm 1983, Johnson 1995). En este sentido, las condiciones que maximizan la probabilidad de detección de una especie no minimizan la variabilidad de dicha probabilidad (Johnson 1995). La variabilidad en la movilidad de las especies produce sesgos variados y por lo tanto los recuentos prolongados aumentarán las diferencias en las probabilidades de detección entre especies (Scott & Ramsey 1981). Tomando en cuenta lo anterior, se propone que habrá mayor homogeneidad en las probabilidades de detección de especies con los recuentos de 10 minutos que con los de 20.

En el caso de la muestra combinada la gráfica del efecto que el lapso de conteo tuvo sobre la serie de Hill presenta una señal clara: en el manglar, el aumento en el tiempo en el sitio de conteo produjo un aumento en la dominancia detectada entre las especies comunes, mientras en el estuario produjo una reducción (Fig. 11). Las propiedades del hábitat en cada sitio son factores que posiblemente influyeron en la secuencia de detección. En la vegetación espesa del manglar la detección de individuos múltiples es paulatina; por otro lado, las especies gregarias acuáticas del estuario son rápidamente contadas al empezar el muestreo. Lo anterior sugiere un efecto de interacción entre el tipo de hábitat y el lapso de conteo utilizado, un efecto observado anteriormente en la determinación de la riqueza específica (Drapeau *et al.* 1999). El efecto diferencial que las propiedades de cada hábitat tuvieron sobre las estimaciones de abundancias implica que las diferencias determinadas entre el manglar y el estuario no solamente reflejan diferencias en los números de individuos presentes, sino también diferencias en las probabilidades de detección asociadas a cada parcela (Johnson 1995). Para reducir este sesgo, se recomienda el uso de lapsos de conteo cortos consiguiendo una muestra instantánea apropiada para organismos móviles; además, un radio extenso del sitio de conteo reduce la razón

entre la periferia y el área, por lo tanto reduce la probabilidad de que individuos entren al sitio durante el recuento (Granholm 1983).

El análisis de componentes principales permitió una visión de conjunto de las diversidades relativas de las seis áreas y reveló algunos patrones dentro de cada parcela. Debido a la predominancia de cargas negativas sobre los primeros dos componentes principales, las áreas ubicadas en la esquina izquierda inferior son de mayor diversidad (Fig. 12). Las posiciones relativas de las áreas son parcialmente congruentes con los patrones hallados con los análisis anteriores; las áreas de D, E y F de P2 están en el área inferior del trazo, indicando una densidad de especies mayor con respecto a las áreas de P1. La posición de las áreas A y C indica relativamente baja densidad de especies (N_0), dominancia media (N_2) y alta equidad (N_{10}), este último concuerda con el ajuste adecuado del modelo de la vara quebrada de las abundancias de especies en dichas muestras. Las áreas de A y C están cercanas en el espacio euclidiano, igual como E y F, y ambos pares están en una posición de mayor diversidad que las áreas de B y D. La posición relativa de las áreas E y F sugiere mayor heterogeneidad entre las especies relativamente raras (N_1) y la posición de las áreas de B y D corresponden a la densidad de especies media (N_0), dominancia alta (N_2) y equidad baja (N_{10}). La separación de las áreas B y D de las demás es probablemente debido a la frecuencia de grandes agregaciones intra-específicas en estos sitios. Dado que N_2 equipara con el recíproco de la probabilidad que dos organismos seleccionados al azar sean de la misma especie (Krebs 1999), la presencia de 2371 observaciones de *Quiscalus mexicanus* o 925 de *Molothrus aeneus* en el área B, y 673 observaciones de *Leucophaeus atricilla* en el área D, hizo que N_2 tomara un valor reducido para dichas áreas. Se encuentra el caso contrario en las áreas de A y C, en las cuales las dos especies de mayor abundancia no suman 100 individuos.

Los vectores de las variables hacen evidente la relación entre los descriptores, las medidas de N_1 , N_2 y N_{10} presentan una secuencia de covarianza con respecto a N_0 , empezando con positiva, pasando por nula y terminando como negativa (Fig. 12). Se observa cierta variabilidad en la distancia euclidiana entre los recuentos de 10 y 20 minutos, ya que las áreas de alta diversidad de E y F presentan la mayor disparidad. La ordenación por el CP2 es consistente en encontrar la muestra correspondiente a 20 minutos como la variable de mayor diversidad, lo cual acuerda con la

representación gráfica a la escala de parcela (Fig. 10), sin embargo el CP1 no permite una interpretación tan clara.

Por lo que se refiere a la división de la diversidad gama en sus componentes de alfa beta, la comparación de los valores obtenidos en el presente estudio con los resultados de otros investigadores provoca tres observaciones. Primero, se encontró un grado de recambio entre las parcelas sin y con manglar que es comparable con estudios de manglares de costas distintas en Panamá (Lefebvre & Poulin 1997). En segundo lugar, la diversidad beta entre las seis áreas con distintas especies de manglar y con distinta vegetación hidrófila fue comparable con aquello registrado entre tres manglares de la costa de Oaxaca (Bojorges 2011). Por último, la diversidad beta estimada entre sitios neotropicales (Lefebvre & Poulin 1997, Blake & Loiselle 2000, Bojorges 2011, el presente estudio) es mayor que la obtenida con transectos en Inglaterra (Harrison *et al.* 1992), sugiriendo que existe mayor recambio espacial de avifauna entre sitios neotropicales que entre sitios a latitudes templadas. En resumen, la ordenación de estos resultados de mayor a menor diversidad beta produce la siguiente secuencia: Tonameca-La Ventanilla a la escala de parcela (0.51), dos manglares de Panamá (0.50), una gradiente de altitud en Costa Rica (0.40), tres manglares de Oaxaca (0.30), Tonameca-La Ventanilla a la escala de áreas (0.26), transecto longitudinal en Inglaterra (0.06) y transecto latitudinal en Inglaterra (0.03).

De este modo, se encontró mayor recambio entre las parcelas que entre las áreas, lo cual sugiere que la laguna La Ventanilla-Tonameca no es homogéneo en su diversidad avifaunística (Jost *et al.* 2010). Aunado a lo anterior, el menor grado de diferenciación entre parcelas o áreas que las especies raras aportan (N_1) en comparación a las más comunes (N_2), sugiere que el aspecto característico de cada sitio es intrínseco, ya que abarca las especies principales de las comunidades y no simplemente registros aislados.

La diversidad beta es un concepto clave para entender el funcionamiento de ecosistemas y para la conservación de biodiversidad (Legendre *et al.* 2005). En el presente estudio se conjetura que la diversidad beta relativamente alta entre parcelas refleja condiciones determinantes del hábitat que reparten la comunidad avifaunística entre el manglar y el estuario (Wilson & Shmida 1984); de este modo, cada parcela presentó su propia composición de comunidad (Bojorges & López-Mata 2006). No obstante la mayor densidad de especies en el estuario, lo resultados

hallados aquí aportan evidencia que la combinación de manglar y estuario es una prioridad para conservar una diversidad representativa de la comunidad avifaunística del área de estudio, incluso existe recambio en la diversidad dentro de cada ambiente.

Composición de la comunidad

Variación espacial de las especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios

Los algoritmos de clasificación son aptos para generar hipótesis pero no para probarlas, en este sentido la asignación de especies a β 1-gremios fue exploratorio (Cormack 1971). De acuerdo con Wilson (1999), el criterio para la asignación de las especies a los β 1-gremios fue restringido a aquellos elementos que no son el objetivo de competencia; este criterio redujo la posibilidad de que las interacciones inter-específicas confundieran los patrones espaciales hallados en la distribución de los gremios. Por lo tanto, las variables utilizadas para realizar el análisis cluster fueron efectivas para agrupar de forma objetiva aquellas especies que utilizan hábitats parecidos.

La división de la comunidad avifaunística resultante sugirió que la vegetación es un componente del hábitat importante para la avifauna en la laguna, ya que los dos gremios con el mayor número de especies estuvieron compuestos por especies que frecuentan vegetación variada (G5) y el dosel (G6) con 27% y 20% de las especies, respectivamente. A pesar de la mayor abundancia de G5 y G6, es importante notar que la suma de especies encontradas en los gremios que están asociados con sedimentos estuarinos y con agua fue de 48% (G1-G4). En cuanto a los gremios de carácter terrestre (G5 y G6), es razonable conjeturar que la distribución espacial de las especies integrantes se extienda afuera de la laguna costera y ocupe hábitats colindantes, tales como bosque subhúmedo o selva seca, ya que el manglar se considera un ecosistema abierto (Lugo 2002). En contraste, es menos probable que los gremios de carácter acuático ocupen un área extensa del ambiente oceánico, esto debido a la importancia de agua calmada, de poca profundidad o efímera para la mayoría de las especies avifaunísticas en cuestión. Como una consecuencia de esta circunstancia, es probable que los hábitats requeridos por los gremios G1-G4 sean restringidas a la laguna costera a un grado mayor que aquellos necesarios para los gremios G5 y G6.

Los β 1-gremios asociados a agua y estratos expuestos (G1), sustratos litorales (G2) y vegetación acuática (G3) presentaron significativamente mayor abundancia en la comunidad perteneciente al estuario. G1 y G2 fueron compuestos principalmente de aves marinas y playeras (Charadriiformes) y el G3 de especies de patos (Anatidae), gallinetas y la Gallareta americana (Rallidae, Apéndice 3). En adición, el β 1-gremios de aprovechadores aéreos (G7) presentó mayor abundancia en el estuario y fue compuesto principalmente de vencejos y golondrinas (Apodidae y Hirundinidae). Los β 1-gremios de agua y vegetación (G4) y vegetación variada (G5) no produjeron diferencias significativas entre las parcelas. En el G5 la mayoría de las especies fueron terrestres (Passeriformes) y el G4 fue en su mayor parte compuesto de especies piscívoras de garza (Ardeidae), martín pescador (Alcedinidae), la Anhinga americana y el Cormorán neotropical (Suliformes), junto con los zambullidores (Podicipediformes).

Solamente el gremio asociado con el dosel (G6) presentó significativamente mayor abundancia en el manglar que el estuario. Sin embargo, si las variables utilizadas en el análisis cluster hubieran ejecutado mayor discriminación en el aspecto específico de vegetación aprovechada (por ejemplo; herbáceas, sotobosque, dosel, troncos), es probable que se hubiera obtenido una diferenciación mayor. Los integrantes de G6 fueron exclusivamente especies terrestres, incluyendo rapaces, loros y pericos, carpinteros, mosqueros y chipes migratorios (Accipitridae, Psittacidae y Picidae, Tyrannidae y Parulidae). Este gremio incluyó especies que estudios previos han identificado como beneficiarios de las condiciones húmedas del manglar para reproducción, mudas y adquisición de masa para migración (Lefebvre *et al.* 1994, Studds & Marra 2005).

La división de los órdenes taxonómicos entre las dos parcelas fue relativamente equitativa en las diferencias estadísticamente significativas: diez órdenes fueron de mayor abundancia en el manglar y ocho en el estuario, dejando solamente los Ciconiiformes y los Cuculiformes como estadísticamente comparables. Ocho de los órdenes con abundancias significativamente altas en el manglar fueron de especies principalmente terrestres, mientras en el estuario solamente dos. Esta diferencia marcada sugiere que la fisionomía relativamente compleja del manglar proporciona nichos ecológicos para especies terrestres de filogenias relativamente separadas. Dado que la sistemática procura reflejar la filogenia y que las propiedades ecológicas de especies son un resultado de la evolución (Scheiner & Willig 2008), se

sugiere que la predominancia de grupos terrestres en el manglar al nivel de orden refleje una diversidad de requisitos ecológicos. En el estuario, la división de órdenes de carácter primordialmente terrestre y acuático no fue tan evidente con cinco grupos acuáticos a tres terrestres. No obstante, las abundancias de los órdenes de Anseriformes, Podicipediformes, Suliformes Gruiformes y Charadriiformes sugieren que la zona transitoria en el área del estuario es un espacio ecológicamente complejo para grupos de aves de hábitos acuáticos.

Al hacer las comparaciones estadísticas entre las seis áreas, el recambio espacial entre el manglar y el estuario fue significativo en especies, órdenes y β 1-gremios. Esto implica complementariedad en la composición de las comunidades de los dos ambientes, y por lo tanto identifica la combinación de los dos hábitats como una prioridad para la conservación de aves en la laguna La Ventanilla-Tonameca (Williams *et al.* 1996). Además, indica coherencia en las comunidades dentro de las unidades de hábitat de manglar y estuario, lo cual es un atributo relevante para la clasificación de hábitat en el contexto del manejo de diversidad avifaunística (Mac Nally *et al.* 2002). Por otra parte, dentro de las parcelas no hubo concordancia completa entre los tres sistemas de clasificación. A la escala de área, la comparación de especies presentó la mayor sensibilidad con cuatro resultados significativos, mientras la comparación de órdenes y β 1-gremios dieron tres resultados significativos cada uno. Dado que los órdenes taxonómicos y β 1-gremios constan de agrupaciones de las especies, se interpreta el patrón hallado al nivel de especie como la referencia principal.

En el manglar se encontró conformidad entre especies y órdenes, con los dos niveles taxonómicos señalando que las áreas dominadas por especies distintas de mangle tengan diferencias significativas en la composición de sus comunidades. Al encontrar coherencia en la composición de las comunidades registradas en los dos áreas de *R. mangle* se sugiere que ésta comunidad vegetal representa una unidad de manejo de diversidad avifaunística (Mac Nally *et al.* 2002). Entre los sitios del estuario se encontró coherencia entre las dos áreas del interior de la laguna, E y F, indicando que la avifauna asociada a estos sitios es de mayor similitud que lo esperado al azar, y que las dos áreas forman una unidad de hábitat (Mac Nally *et al.* 2002). De forma parecida, tanto las especies como los β 1-gremios señalan que las áreas internas de la laguna albergan una comunidad de aves particular respecto a la playa barrera (área D).

En la comparación de la riqueza de las áreas, la D resultó menos diversa que las demás y el área A fue comparable con C (Fig. 6). En este sentido, la comparación de la diversidad independiente de la identidad de los taxa no detectó la importancia que el manglar de *L. racemosa* y la playa barrera tienen para las aves. En contraste, el análisis de similitud infiere que la composición de las comunidades de las áreas A y D difiere a un grado significativo e implica que la diversidad total del área sea mayor al incluir estos dos sitios. Lo anterior sugiere que un análisis de la variación espacial que retenga la identidad de los taxa facilitará una comprensión eficiente de la complementariedad perteneciente a un conjunto de sitios (Humphries *et al.* 1995). Dado que el presente estudio abarcó solamente una área de *L. racemosa* y una de playa barrera, no generó evidencia de coherencia dentro de estas clases de hábitat, lo cual requeriría de replicas en sitios adicionales.

En las áreas pertenecientes al manglar, la especie con mayor importancia en diferenciar entre el área A y B/C fue *Butorides virescens* (Garza verde), un Ardeido pequeño y común que se encontró con menor abundancia en el área de *L. racemosa* (A). Esta especie es de tibia y tarso relativamente corto y pesca desde perchas, en muchos casos desde las raíces zancudas de *R. mangle*. En adición, la mayor abundancia de *Thryothorus pleurostictus* (Matraca barrada) se destacó en las áreas de *R. mangle* (B y C), un ave terrestre que se alimenta en estratos de vegetación baja dentro de cobertura densa. La observación cualitativa conduce al supuesto que para *T. pleurostictus* el sistema radical tupido de *R. mangle* tome un papel ecológico parecido a aquello de un soto bosque, dado que existen pocas especies de vegetación baja en manglares maduros (Snedaker & Lahman 1988). Solamente una especie migratoria (*Dendroica petechia*, Chipe amarillo) fue listada en los primeros 30% de disimilitud acumulativa del análisis SIMPER del manglar, para distinguir el área A de C, con mayor abundancia en A. Las abundancias promedio de *D. petechia* fueron de 0.43, 0.41 y 0.41 en las áreas de A, B y C respectivamente, indicando que el área de *L. racemosa* fue relativamente favorecida por este Parulido (índices de abundancia puntuales: Blondel *et al.* 1981).

En el estuario, el análisis SIMPER rindió una señal clara en diferenciar entre la playa barrera y el interior de la laguna. Se encontraron tres Charadriiformes, una especie estrictamente acuática (*Phalacrocorax brasilianus*: Suliformes) y un generalista (*Quiscalus mexicanus*: Passeriformes) con mayor abundancia en D que en E y F, y estas especies aportaron la disimilitud entre las áreas en la misma

secuencia. La concordancia tanto en la identidad de especie como en el grado de diferenciación sugiere una asociación constante de estas especies con la playa barrera.

La ordenación en espacio reducido (ACM) hizo posible visualizar las relaciones de las áreas A-F con los órdenes y β 1-gremios (Figs. 14 y 15). Al nivel de orden, el trazó del mapa conceptual presentó una congruencia limitada con los índices de similitud correspondientes. Esta desventaja en la representación visual fue evidente en el valor de inercia, lo cual fue bajo respecto al valor correspondiente con el análisis de β 1-gremios. No obstante lo anterior, un patrón evidente es la secuencia de órdenes cada vez más acuáticas hacia la derecha de lo ordenación. En adición, el mayor grado de agregación entre las áreas del manglar respecto al estuario sugiere una heterogeneidad más marcada en la P2.

Los índices de similitud del ACM identifican el área A como de importancia relativa para seis órdenes, incluyendo Psittaciformes, Strigiformes, Piciformes y Trogoniformes. Estos órdenes anidan en cavidades y la observación empírica sugiere que existe mayor disponibilidad de este recurso en el área A que en B o C. Este atributo de la especie de mangle *L. racemosa* tiene mayor magnitud al considerarlo en conjunto con el resultado del análisis de similitud, ya que las diferencias entra su comunidad y aquellas de las áreas de *R. mangle* fueron estadísticamente significativas.

Las posiciones relativas de los Charadriiformes y Suliformes respecto al área D reflejan los datos de entrada; 60% y 67% de las observaciones respectivas de estos órdenes fueron obtenidos en el área D (Apéndice 4A), señalando la importancia de la playa barrera. La diferenciación entre las áreas E y F sugiere que la presencia de la corriente fluvial tuvo un efecto directo u indirecto sobre la distribución de Anseriformes, Podicipediformes y Gruiformes. La posición relativamente central de los Pelecaniformes, Cuculiformes y Passeriformes sugiere que las poblaciones de estas órdenes son propensas a permanecer en los ambientes tanto del manglar y como del estuario. En adición, observación empírica sugiere que individuos de los Pelecaniformes (Ardeidae) se desplazan del mangar, donde pasan la noche, para alimentarse en las aguas del estuario durante el día.

La ordenación de los β 1-gremios generó una inercia aproximadamente dos veces mayor que la inercia proveniente del análisis de órdenes y comparable con aquello encontrado en mariposas nocturnas de la familia Geometridae en Ecuador (Brehm &

Fiedler 2004). Parecido al trazo de órdenes, el ACM de β 1-gremios presenta una ordenación de las áreas desde la izquierda hacia la derecha: A/B, C, F, E y D. Los índices de similitud indican que el β 1-gremio compuesto de especies asociado con el dosel sigue esta secuencia exactamente (G6: Cuadro 18). La interpretación lógica es un gradiente creciente de carácter marino en la comunidad avifaunística. Esta perspectiva es especialmente convincente si se considera el manglar como una comunidad florística dominada por especies pioneras que persisten en la interfase terrestre oceánica (Lugo 2002). En este contexto, las áreas A y B son extensiones del ecosistema terrestre y el área C presenta una mayor influencia del ambiente acuático. Las áreas de E, F ocupan una posición intermedia entre el manglar y la conexión efímera con el océano (D). Una percepción paradójica comprende al manglar como un ecosistema maduro, lo cual relaciona la ordenación de los β 1-gremios desde la derecha hacia la izquierda con la colonización ecológica de la interfase terrestre oceánica (Lugo 2002). Independiente de la dirección en que se interpreta la Figura 15, la secuencia de los β 1-gremios es cercana a lo esperado al considerar la transición de condiciones dentro de la laguna costera.

Relación entre aves, hábitat y estructura espacial

La variación espacial en la composición de la comunidad avifaunística del estudio global concuerda con un principio primordial de la teoría general de ecología, que los organismos están distribuidos de forma heterogénea en el espacio y tiempo (Scheiner & Willig 2008). El presente estudio no encontró autocorrelación positiva entre sitios vecinos, lo cual no apoya la hipótesis de variación espacial influida por distancia geográfica. Entre los causas posibles de la variación espacial hallada, está el factor interno de la dispersión de especies, bajo un modelo neutral (Bell 2001, He 2005, Legendre *et al.* 2005). Sin embargo, dado la escala local del presente trabajo y la alta capacidad para dispersión de las aves, esta explicación no es contundente. Alternativamente, la competencia inter-específica es un factor que potencialmente afecta a la distribución espacial de especies (Eldridge & Johnson 1988), aunque la variedad ecológica de las especies en el presente del trabajo haría improbable que esta interacción produzca un patrón discernible al nivel de comunidad.

Lo anterior sugiere que la variación espacial de la comunidad avifaunística sea relacionada a factores externos, entre los cuales una estructura espacial en las condiciones ambientales del hábitat es una circunstancia que posiblemente

contribuye (Legendre & Legendre 1998; Legendre *et al.* 2005). La concordancia entre los correlogramas de aves y hábitat proporciona indicaciones de que la estructura espacial de componentes del hábitat es un factor causal de la distribución espacialmente heterogénea de las aves (Figs. 18 y 19).

Con respecto al manglar, las frecuencias relativas de las especies arbóreas en las áreas A-C indican que los rodales son casi monoespecíficos. La menor altura de las primeras ramificaciones y la mayor cobertura de subdosel en el área A son indicativas de heterogeneidad en la estructura, así como la mayor altura de dosel en el área C y la mayor densidad de árboles en A respecto a B. Esta fisionomía no uniforme concuerda con el estudio de manglares en La Ventanilla por Tovilla *et al.* (2010), en el cual se encontró un rango de área basal por hectárea de 31 a 69 m² y de altura de 8.8 a 12.18 m. De forma parecida, la carencia de vegetación >1 m de altura en el área D, la mayor cobertura de hierbas bajas y vegetación de hoja flotante en el área F y la presencia de dosel y subdosel en el área E son descripciones numéricas de heterogeneidad espacial en componentes del hábitat disponible para aves en el estuario.

Teniendo en cuenta la variación espacial hallada en la comunidad avifaunística y la distribución heterogénea de componentes de su hábitat, la posibilidad de una función que relaciona las aves con su hábitat se vuelve patente. Las correlaciones entre las matrices de asociación de aves y las de hábitat demostraron una asociación positiva, tanto dentro de las parcelas como a escala global. En cuanto al estudio global, las distribuciones espaciales de especies, órdenes y β 1-gremios fueron asociadas a la cobertura de dosel y las cuatro categorías de vegetación baja. La importancia de los tulares fue enfatizada en el análisis del estuario por separado, identificándole como un componente de la comunidad vegetal clave para aves a dos escalas. En el manglar, la combinación de la cobertura de dosel, el área basal total y la altura de los árboles produjo la mejor correlación, lo cual concuerda con investigaciones en África donde se identificó la arquitectura del manglar como un determinante de su uso por aves (Lugo 1999).

La relación entre el hábitat y las aves a escala global, los β 1-gremios y órdenes taxonómicos presentaron las mismas asociaciones con las variables de hábitat que las especies. La asociación entre componentes del hábitat y aves tiene implicaciones para la conservación; por ejemplo, a la escala de parcela surge que la heterogeneidad espacial en el área basal del manglar, y en la cobertura de

tulares en el estuario, favorecerá la variación espacial en la composición de la comunidad de aves, y por lo tanto su diversidad beta y gamma. Además, las relaciones entre variables ambientales y la distribución de especies permiten el uso de las variables ambientales como sustitutos en la evaluación de la diversidad y de esta forma puede ahorrar recursos, ya que el muestreo de hábitat requiere de menos tiempo que el de las aves (Humphries *et al.* 1995).

El papel que la diversidad florística tiene como determinante de la diversidad avifaunística ha sido demostrado a escalas extensas (Kissling *et al.* 2006) y locales (Bojorges & López-Mata 2006). Sin embargo, los manglares presentan un caso particular, ya que constan de pocas especies arbóreas y por lo tanto existe relativamente poco recambio en este atributo. Como consecuencia, el papel de la composición florística como factor discriminante en la composición de la comunidad avifaunística es limitado (Jayapal *et al.* 2009). Aunado al anterior, las especies de mangle presentan respuestas altamente plásticas a condiciones de crecimiento y, en este sentido, es preferible a caracterizar un manglar por el tipo de hábitat en que se encuentra que por su composición florística (Lugo 1999). La fisionomía de una selva es una variable alternativa a la composición florística para explicar la composición avifaunística, a escalas regionales o entre hábitats (Archaux & Bakkaus 2007, Jayapal *et al.* 2009, Nikolov 2009). Las pautas fisiográficas de manglar indican que el área basal y la altura de árboles que se registraron en el presente estudio son característicos del tipo borde (Agraz Hernández *et al.* 2006), y Tovilla *et al.* (2010) usaron esta misma clasificación para los manglares de La Ventanilla. Tal clasificación ofrece la posibilidad de considerar los resultados del trabajo presente en un contexto regional.

Los resultados aquí presentados concuerdan con el principio ecológico de interacción entre organismos y sus ambientes, tanto bióticos como abióticos (Scheiner & Willig 2008). El papel del hábitat en la variación espacial de la comunidad avifaunística tiene implicaciones para el manejo de biodiversidad dentro de la laguna costera. En el presente contexto, indica que las áreas investigadas no fueron iguales en las comunidades de aves asociadas y que se requerirá conservar extensiones sustentables de las clases de hábitat señaladas para salvaguardar la diversidad y composición de aves en la laguna costera Tonameca-La Ventanilla (Legendre *et al.* 2005).

Conclusión

Diversidad de especies y la distribución de abundancias

Densidad y riqueza de especies

La similitud entre la estimación de riqueza verdadera y la extrapolación de muestreo estandarizado sugiere que 185 especies es una estimación razonablemente completa del número de especies de relevancia ecológica en la laguna costera Tonameca-La Ventanilla en los cuatro años de observaciones.

El método de extrapolación de Jackkife 2 presentó significativamente menor inexactitud que los demás métodos y el método paramétrico de Michaelis-Menten resultó con menor exactitud. El área del estuario abarcó una mayor densidad de especies que el manglar, parcialmente debido a la ocurrencia de especies migratorias.

Los recuentos de 10 minutos generaron estimaciones significativamente menores que los de 20 minutos. Adicionalmente, el número de especies raras se acumuló constantemente con el lapso de 10 minutos y las curvas suavizadas evidenciaron un desfase creciente entre los lapsos.

Modelos descriptivos e índices de diversidad

La agregación de datos y las pruebas utilizadas influyeron en la comparación de las estructuras de la comunidad avifaunística a la escala de parcela. Al comparar conjuntos de índices de diversidad provenientes de salidas mensuales se encontró mayor diversidad y equidad en el manglar, con la diferencia más marcada entre especies comunes. Al agregar todas las muestras se incorporó el recambio estacional de especies y el estuario presentó mayor diversidad, esto a un grado más marcado que las diferencias detectadas con el arreglo alternativo.

A la escala de área se encontró concordancia entre la interpretación de modelos de la distribución de abundancias y los índices de diversidad. La playa barrera y el área de descanso y reproducción de especies terrestres y de Ardeidae presentaron alta dominancia. Las áreas de *L. racemosa* (mangle blanco) y el interior del área de *R. mangle* (mangle rojo) estuvieron caracterizadas por su mayor equidad y la avifauna del contorno continental del estuario presentó la mayor heterogeneidad en la composición de especies poco comunes. La diversidad beta observada a la

escala de área fue comparable con otros estudios a escalas espaciales mayores. Entre las parcelas la diferenciación fue aun más marcada.

Diferencias estadísticas entre los índices de diversidad provenientes de recuentos de 10 y 20 minutos, junto con respuestas diferenciales entre las parcelas, indicaron que la estimación de abundancias relativas fue alterada por el lapso de conteo.

Composición de la comunidad

Variación espacial de las especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios

La asignación de especies a β 1-gremios proporcionó variables agregadas que facilitaron la interpretación de patrones espaciales en la composición de especies, sin comprometer la diferenciación entre sitios. Las tendencias observadas en las ordenaciones de órdenes taxonómicos y β 1-gremios reflejaron una gradiente desde el manglar hacia el estuario. Este fue evidente en una mayor presencia de β 1-gremios y órdenes de carácter acuático hacia el estuario.

Se encontraron diferencias significativas en la composición de especies, órdenes taxonómicos y β 1-gremios de aves del manglar y del estuario. A la escala de área, la composición distintiva de los taxa avifaunísticos en las áreas de *L. racemosa* (mangle blanco) y de la playa barrera fue parcialmente atribuida a una correspondencia de las órdenes de Psittaciformes, Strigiformes, Piciformes, Trogoniformes Galliformes y Passeriformes con el área de *L. racemosa*, y una correspondencia de Charadriiformes, Suliformes, Falconiformes y Accipitriformes con el área de la playa barrera.

Relación entre aves, hábitat y estructura espacial

Los componentes del hábitat que se midieron presentaron una distribución espacialmente heterogénea y algunas fueron significativamente correlacionadas con la distribución de las aves. Lo anterior infiere una interacción entre las aves y los componentes de hábitat identificados. En lugar de distancia geográfica, dispersión o competencia, heterogeneidad de condiciones en el hábitat de las aves resultó como un factor externo que explica la variación espacial observada en la comunidad avifaunística.

La cobertura del dosel y de la vegetación baja fueron las variables con mayor correlación con la composición de la comunidad avifaunística a la escala global. Dentro del estuario los tulares y el subdosel tuvieron mayor relación y lo

equivalente en el manglar fue la cobertura de dosel, el área basal total y la altura de los árboles. Tomando en cuenta la diversidad florística relativamente baja en la laguna costera, se encontró que las descripciones numéricas de la fisionomía de vegetación son adecuadas y significativas para el análisis ecológico.

Recomendaciones

El uso de muestreo estandarizado facilitó la extrapolación de especies observadas. Para alcanzar una cobertura de aproximadamente 80% se requirió de un año de recuentos de 20 minutos, que a la tasa de muestreo del presente trabajo consta de 12 días de 8 horas con recuentos estandarizados. No obstante, se recomienda un muestreo limitado a las primeras horas de luz, debido a la reducción rápida de actividad avifaunística posterior a esto.

Los lapsos de conteo deberían de proveer la máxima detección de especies posibles y una cobertura adecuada de las especies raras que constituyen los parámetros de estimadores no paramétricos. Por lo tanto se recomienda que recuentos sean de 20 minutos cuando la investigación tenga estas finalidades. Por otro lado, los recuentos de mayor lapso aumentan sesgos en las estimaciones de abundancias relativas, por lo tanto se recomiendan conteos de 10 minutos para comparaciones de estructura comunitaria y la composición de comunidades.

El lapso de conteo tuvo un efecto sobre las mediciones de estructura comunitaria y, por lo tanto, se sugiere la necesidad de obtener estimaciones de densidades absolutas en lugar de frecuencias relativas. La evaluación visual de gráficas de los números de Hill hizo posible interpretaciones no evidentes con pruebas estadísticas con índices estándares. Independiente de la medida de diversidad empleada, es esencial tomar en cuenta la agregación de datos y los métodos de comparación.

La asociación hallada entre la composición de la comunidad avifaunística y componentes de su hábitat, así como la alta diversidad beta, implican la necesidad de conservar hábitats representativos de ambas parcelas para abarcar los requisitos de la comunidad avifaunística.

La coherencia en la composición de aves dentro de las unidades de *R. mangle* y las unidades del contorno continental del estuario favorece la consideración de estos hábitats como unidades para el manejo de la diversidad avifaunística. Se requiere de estudios adicionales para investigar coherencia de la composición de aves en áreas de *L. racemosa* y playas barreras, y para corroborar si las conclusiones obtenidas en este trabajo se presentan a escalas de mayor extensión.

Bibliografía

- Agraz-Hernández, C. M., Noriega-Trejo, R., López-Portillo, J., Flores-Verdugo, F. J. & Jiménez-Zacarías, J. J. 2006. Guía de campo. Identificación de los manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche, 45pp.
- Aleixo, A. 1999. Effects of selective logging on a bird community in the Brazilian Atlantic forest. *Condor* 101(3): 537-548.
- Alfaro Sánchez, G. 2004. Suelos. Pp:55-65. *In* Garcia-Mendoza, A. J., Ordoñez, M. J. & Briones-Salas, M. (eds.), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de biología UNAM-Fondo Oaxaqueño-WWF, México.
- Amador, E., Mendoza Salgado, R. & de Anda Monatañez, J. A. 2006. Estructura de la avifauna durante el periodo invierno-primavera en el Rancho Bueno, Baja California Sur, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 77(002): 251-259.
- Anderson, W. B. & Polis, G. A. 1999. Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect nutrient status on Gulf of California Islands. *Oecologia* 118(3): 324-332.
- Anónimo. 1995. Carta topográfica San Pedro Pochutla DI4B28, 1: 50,000. (ed.) Instituto Nacional de Estadística y Geografía Sistemática.
- Anónimo. 2004. *Statistica 7*. StatSoft, Inc., Tulsa.
- Anónimo. 2011. American ornithologists' union. Consultado en marzo 2011: www.aou.org/checklist/north/results.
- Archaux, F. & Bakkaus, N. 2007. Relative impact of stand structure, tree composition and climate on mountain bird communities. *For. Ecol. Manage.* 247(1-3): 72-79.
- Barlow, J. & Peres, C. A. 2004. Avifaunal response to single and recurrent wildfires in amazonian forests. *Ecological Applications* 14(5): 1358-1373.
- Becerril Morales, F. & Carmona, R. 1997. Anidación de aves acuáticas en la ensenada de La Paz, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 23(002): 265-271.
- Becerril Morales, F. 1999. Caracterización de la avifauna en los sistemas lagunares Chacahua-Pastoría y Corralero-Alotengo, Oaxaca, Mexico (Año 1998-1999). Instituto de ecología, Universidad del Mar.
- Becerril Morales, F. 2001. Distribución, abundancia y biología reproductiva en la comunidad de aves del estero La Ventanilla, Oaxaca. 32. Instituto de Ecología, Universidad del Mar.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293(5539): 2413-2418.

- Blake, J. G. & Loiselle, B. A. 2000. Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *Auk* 117(3): 663-682.
- Blake, J. G. & Loiselle, B. A. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: Perspectives from mist nets and point counts. *Auk* 118(2): 304-326.
- Blondel, J., Ferry, C. & Frochot, B. 1981. Point counts with unlimited distance. *Stud. Avian Biol.* 6: 414-420.
- Bojorges Baños, J. C. 2011. Riqueza y diversidad de especies de aves asociadas a manglar en tres sistemas lagunares en la región costera de Oaxaca, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 82: 1-18.
- Bojorges Baños, J. C. & Buenrostro-Silva, A. 2008. Riqueza y diversidad de especies de aves asociada a manglar en tres sistemas lagunares de la región costa de Oaxaca, Mexico. Universidad de Mar.
- Bojorges Baños, J. C. & López-Mata, L. 2006. Asociación de la riqueza y diversidad de especies de aves y estructura de la vegetación en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 77: 235-249.
- Bojorges Baños, J. C., López-Mata, L., Tarango-Arámbula, L. A., Nerrera-Haro, J. G. & Mendoza-Martínez, G. D. 2006. Combinación de métodos de muestreo para registrar la riqueza de especies de aves en ecosistemas tropicales. *Universidad y Ciencia* 22(2): 111-118.
- Boulinier, T., Nichols, J. D., Sauer, J. R., Hines, J. E. & Pollock, K. H. 1998. Estimating species richness: The importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79(3): 1018-1028.
- Bray, J. R. & Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27(4): 325-349.
- Brehm, G. & Fiedler, K. 2004. Ordinating tropical moth ensembles from an elevational gradient: a comparison of common methods. *J. Trop. Ecol.* 20(2): 165-172.
- Brose, U., Martinez, N. D. & Williams, R. 2003. Estimating species richness: Sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology* 84(9): 2364-2377.

- Buckland, S. T., Magurran, A. E., Green, R. E. & Fewster, R. M. 2005. Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 360: 243-254.
- Butler, B. J. & Chazdon, R. L. 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30(2): 214-222.
- Butler, R. W., Davidson, N. C. & Morrison, R. I. G. 2001. Global-scale shorebird distribution in relation to productivity of near-shore ocean waters. *Waterbird Society* 24(2): 224-232.
- Cervantes-Hernández, P. 2008. Media, varianza y desviación estándar. *Ciencia y Mar* XII(34): 29-36.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scand. J. Stat.* 11: 265-270.
- Chaves-Fennegra, A., Fiorenzano, M., Pantaleón-Lizarazú, A. M., Rodríguez-Gacha, D. F., Franco-Herrera, A. & López-Victoria, M. 2005. Aves de un manglar en PNN Tayrona, Caribe Colombiano. *Boletín SAO* 15(1): 3-12.
- Chesser, R. T., Banks, R. C., Barker, F. K., Cicero, C., Dunn, J. L., Kratter, A. W., Lovette, I. J., Rasumussen, P. C., Remsen, J. V., Rising, J. D., Stotz, D. F. & Winker, K. 2010. Fifty-first supplement to the American Ornithologists' Union check-list of North American birds. *Auk* 127(3): 726-744.
- Clarke, K. R. & Gorley N. R. 2007. *Primer V6: Multivariate Statistics for Ecologists*. Primer-E LTD, Plymouth.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. 2001. *Change in marine communities*. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- Collazo, J. A., O'Harra, D. A. & Kelly, C., A. 2002. Accessible habitat for shorebirds: intergrated approaches. *Waterbird Society* 25: 13-24.
- Colwell, R. K. 2008. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Users guide and application. Versión 8. Consultado a <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K. & Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 345: 101-118.
- Colwell, R. K., Mao, C. X. & Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85(10): 2717-2727.

- Cormack, R. M. 1971. A review of classification. *J. R. Stat. Soc. A* 134(3): 321-367.
- Cornell, H. V. & Lawton, J. H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities. *J. Anim. Ecol.* 61(1): 1-12.
- Cupul-Magaña, G. F. 1999. La laguna El Quelele, Nayarit, México, como hábitat de aves acuáticas. *Ciencia y Mar* III(8): 39-43.
- Dietz, E. J. 1983. Permutation tests for association between two distance matrices. *Systematic Zoology* 32(1): 21-26.
- Drapeau, P., Leduc, A. & McNeil, R. 1999. Refining the use of point counts at the scale of individual points in studies of bird-habitat relationships. *J. Avian Biol.* 30(4): 367-382.
- Eldridge, J. L. & Johnson, D. H. 1988. Size difference in migrant sandpiper flocks: ghosts in ephemeral guilds. *Oecologia* 77(4): 433-444.
- Faith, D. P. 2011. Higher level targets for ecosystem services and biodiversity should focus on regional capacity for effective trade-offs. *Diversity and Distributions* 3: 1-7.
- Fleishman, E., Betrus, C. J., Blair, R. B., Mac Nally, R. & Murphy, D. D. 2002. Nestedness analysis and conservation planning: the importance of place, environment, and life history across taxonomic groups. *Oecologia* 133(1): 78-89.
- Galetti, M. & Aleixo, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *J. Appl. Ecol.* 35(2): 286-293.
- Gawlik, D. E. 2002. The effects of prey availability on the numerical response of wading birds. *Ecological Monographs* 72(3): 329-346.
- Gómez de Silva, H. G., González-García, F. & Casillas-Trejo, M. P. 1999. Birds of the upper cloud forest of El Triunfo, Chiapas, Mexico. *Ornitología Neotropical* 10(1):1-26.
- González Terrenos, E. 2006. Estudio de la actividad microbiana en suelos de manglar. Tesis de Maestría, Universidad del Mar, Puerto Ángel.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Granholm, S. L. 1983. Bias in density estimation due to movement of birds. *Condor* 85: 243-248.
- Halffter, G. & Moreno, C. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. Pp:5-18. *In* G. Halffter, Soberón, J., Koleff, P. & Melic, A. (eds.), *Sobre*

- diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. CONABIO/SEA/Grupo Diversitas-México/CONACYT.
- Harrison, S., Ross, S. J. & Lawton, J. H. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. Anim. Ecol.* 61(1): 151-158.
- Hattori, A. & Mae, S. 2001. Habitat use and diversity of waterbirds in a coastal lagoon around Lake Biwa, Japan. *Ecological Research* 16: 543-553.
- He, F. 2005. Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Functional Ecology* 19: 187-193.
- Henderson, P. A. & Seaby, R. M. H. 2002. Species richness and diversity III. Pisces Conservation LTD, Pennington, Inglaterra.
- Hernández Santana, J. R., Ortiz Pérez, M. A. & Mah Eng, M. F. 2009. Análisis morfoestructural del estado de Oaxaca, México: un enfoque de clasificación tipológica del relieve. *Investigaciones geográficas, Bol. Inst. de Geog., UNAM* 68(7-24).
- Hernández, H. M., Gómez-Hinostrosa, C. & Cabello, B. G. 2004. Cactáceas. Pp:199-207. *In* García-Mendez, A. J., Ordoñez, M. J. & Briones-Salas, M. (eds.), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM - Fondo Oaxaqueño – WWF, México.
- Herzog, S. K., Kessler, M. & Cahill, T. M. 2002. Estimating richness of tropical bird communities from rapid assessment data. *Auk* 119(3): 749-769.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying theory and its consequences. *Ecology* 54(2): 427-432.
- Hobson, K. A. & Bayne, E. 2000. Breeding bird communities in boreal forests of western Canada: consequences of "unmixing" the mixedwoods. *Condor* 102: 759-769.
- Howell, S. N. G. & Webb, S. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, New York, 851 pp.
- Humphries, J. C., Williams, P. H. & Vane-Wright, R. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 93-111.
- Jayapal, R., Qureshi, Q. & Chellam, R. 2009. Importance of forest structure versus floristics to composition of avian assemblages in tropical deciduous forests of Central Highlands, India. *For. Ecol. Manage.* 257: 2287-2295.
- Jiménez, J. A. 1999. Ambiente, distribución y características estructurales en los manglares del Pacífico de Centro América: contrastes climáticos. Pp:51-70. *In*

- Yáñez-Arancibia, A. & Lara-Domínguez, A. L. (eds.), Ecosistemas de manglar en América tropical. Instituto de Ecología A.C. México; UICN/ORMA Costa Rica; NOAA/NMFS silver spring MO USA, Xalapa.
- Johnson, D. H. 1995. Point counts of birds: what are we estimating? United States Department of Agriculture, Forest Services.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88(10): 2427-2439.
- Jost, L., DeVries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A. & Ricotta, C. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16: 65-76.
- Karr, J. R. 1981. Surveying birds in the tropics. *Stud. Avian Biol.* 6: 548-553.
- Kempton, R. A. & Taylor, L. R. 1974. Log-series and log-normal parameters as diversity discriminants for the Lepidoptera. *J. Anim. Ecol.* 43(2): 381-399.
- Kissling, D., W., Rashbek, C. & Böhning-Gaese, K. 2006. Food plant diversity as broad-scale determinant of avian frugivore richness. *Proc. R. Soc. B* 274: 799-808.
- Knopf, F. L. & Samson, F. B. 1994. Scale perspectives on avian diversity in western riparian ecosystems. *Conservation Biology* 8(3): 669-676.
- Krebs, C. K. 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Educational Publishers, 620 pp.
- Koolhaven, W., Hendrikse, J., Nieuwenhuis, W., Retsios, B., Schouwenburg, M., Wang, L., Budde, P. & Nijmeijer, R. 2005. *Ilwis 3.3*. ITC, RSF/GSD, Enschede, Netherlands.
- Lankford, R. R. 1976. Coastal lagoons of Mexico; their origin and classification. Centro de Ciencias de Mar y Limnología, Universidad Autónoma de México, Mexico D.F.
- Leakey, R. & Lewin, R. 1995. *The sixth extinction: biodiversity and its survival*. 2a ed. Phoenix, London 271
- Lefebvre, G. & Poulin, B. 1997. Bird communities in Panamanian black mangroves: potential effects of physical and biotic factors. *J. Trop. Ecol.* 13(1): 97-113.
- Lefebvre, G., Poulin, B. & McNeil, R. 1992. Settlement period and function of long-term territory in tropical mangrove passerines. *Condor* 94(1): 83-92.
- Lefebvre, G., Poulin, B. & McNeil, R. 1994. Temporal dynamics of mangrove bird communities in Venezuela with special reference to migrant warblers. *Auk* 111(2): 405-415.

- Legendre, P. 1993. Autocorrelation: Trouble or a new paradigm? *Ecology* 74(6): 1659-1673.
- Legendre, P., Bocard, D. & Peres-Neto, P. R. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75(4): 435-450.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80(2): 107-138.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical ecology. Elsevier science, Amsterdam, 853 pp.
- Leyequién Abarca, E. 2006. Birds, traditional coffee plantations and spatial complexity: the diversity puzzle. Ph.D. thesis, Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Longino, J. T., Coddington, J. A. & Colwell, R. K. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83(3): 689-702.
- Lugo, A. E. 1999. Mangrove ecosystem research with emphasis on nutrient cycling. Pp 17-38, *In* Yáñez-Arancibia A. & Lara-Domínguez, A. L. (eds.), *Ecosistemas de Manglar en América tropical*. Instituto de ecología A.C. UICN/ORMA Costa Rica NOAA/NMFS USA, Xalapa.
- Lugo, A. E. 2002. Conserving Latin American and Caribbean mangroves: issues and challenges. *Madera y Bosques* 8: 5-25.
- Lugo, A. E. & Snedaker, S., C. 1974. The ecology of mangroves. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 39-64.
- Mac Nally, R., Bennet, A. F., Brown, G. W., Lumsden, L. F., Yen, A., Hinkley, S., Lillywhite, P. & Ward, D. 2002. How well do ecosystem-based planning units represent different components of biodiversity? *Ecological Applications* 12(3): 900-912.
- Macedo Mestre, L. A., Krul, R. & dos Santos-Moraes, V. 2007. Mangrove bird community of Paranaguá Bay - Paraná, Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 50(1): 75-83.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, USA, 179 pp.
- Mao, C. X. & Colwell, R. K. 2005. Estimation of species richness: mixture models, the role of rare species, and inferential challenges. *Ecology* 86(5): 1143-1153.

- Martínez-Martínez, B. Z. & Cupul-Magaña, G. F. 2002. Listado actualizado de aves acuáticas de la desembocadura del Río Ameca, Bahía de Banderas, México. *Ciencia y Mar*: 39-43.
- Mellink, E. & de la Riva, G. 2005. Non-breeding waterbirds at Laguna de Cuyutlán and its associated wetlands, Colima, Mexico. *J. Field Ornithol.* 76(2): 158-167.
- Mellink, E., Luévano, J. & Zuria, I. 1998. Nota sobre los Pelecaniformes, Ciconiiformes, gallitos marinos (Sterninae) y rayadores (Rynchopinae) de la costa chica de Oaxaca, México. *Ciencias Marinas* 24(4): 367-388.
- Mikuska, T., Kushlan, J. A. & Hartley, S. 1998. Key areas for wintering north American herons. *Colonial Waterbirds* 21(2): 125-134.
- Moreno, C. E. & Halffter, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.* 37(1): 149-158.
- Moreno, C. E. & Halffter, G. 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *J. Appl. Ecol.* 38(2): 487-490.
- Naranjo, L.G. 1997. A note on the birds of the Colombian Pacific mangroves. Pp: 64-70, *In* Kejerve, B., de Lacerda, L.D. & Diop, E.H.S. (eds), *Mangrove ecosystem studies in Latin America and Africa*. United Nations educational scientific and cultural organization, Paris.
- Navarro S., A. G., Garcia-Trejo, E. A., Peterson, A. T. & Rodríguez-Contreras, V. 2004. Aves. Pp: 391-421. *In* Garcia-Mendoza, A. J., Ordoñez, M. J. & Briones-Salas, M. (eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño-WWF México.
- Nikolov, S. C. 2009. Effects of stand age on bird communities in late successional Macedonia. *For. Ecol. Manage.* 257: 580-587.
- O'Hara, R. B. 2005. Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin? *J. Anim. Ecol.* 74: 375-386.
- Oden, N. L. & Sokal, R. R. 1986. Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Systematic Zoology* 35(4): 608-617.
- Palmer, M. W. 1990. The estimation of species richness. *Ecology* 71(3): 1195-1198.
- Palmer, M. W. & White, P. S. 1994. On the existence of ecological communities. *J. Veg. Sci.* 5 :279-282.
- Pennington, T., D. & Sarukhán, J. 2005. *Árboles tropicales de México*. Manual para la identificación de las principales especies UNAM, México, 523pp.
- Pianka, E. 1994. *Evolutionary ecology*. Harper Collins, 485 pp.

- Pollard, J. H. 1971. On distance estimators of density in randomly distributed forests. *Biometrics* 27: 991-1002.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T., E., DeSante, D. F. & Mila, B. 1992. *Manual de métodos de campo de aves terrestres*. Pacific Southwest Station, Albany.
- Rappole, J. H., Winker, K. & Powell, G. V. N. 1998. Migratory bird habitat use in southern Mexico: Mist nets versus point counts. *J. Field Ornithol.* 69(4): 635-643.
- Remsen, J. V. J. 1994. Use and misuse of bird lists in community ecology and conservation. *Auk* 111(1): 225-227.
- Root, R. B. 1967. The niche-exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 400 pp.
- Scheiner, S. M. & Willig, M. R. 2008. *A general theory of ecology*. *Theoretical Ecology* 1(1): 21-28.
- Scott, J. M. & Ramsey, F. L. 1981. Length of count period as a possible source of bias in estimating bird densities. *Stud. Avian Biol.* 6:409-413.
- Seber, G. A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. 2a ed. Blackburn Press, New Jersey, 654 pp.
- Shmida, A. & Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12(1): 1-20.
- Simberloff, D. & Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 115-143.
- Snedaker, S. C. & Lahman, E. J. 1988. Mangrove undersorey absence: a consequence of evolution? *J. Trop. Ecol.* 4(3): 311-314.
- Solow, A. 1993. A simple test for change in community structure. *J. Anim. Ecol.* 62(1): 191-193.
- Studds, C. E. & Marra, P. P. 2005. Nonbreeding habitat occupancy and population processes: an upgrade experiment with a migratory bird. *Ecology* 86(9): 2380-2385.
- Taylor, L. R., Kempton, R. A. & Woiwod, I. P. 1976. Diversity statistics and the log-series model. *J. Anim. Ecol.* 45(1): 255-272.

- Terborgh, J., Robinson, S. K., Parker III, T. A., Munn, C. A. & Pierpont, N. 1990. Structure and organization of an Amazonian bird community. *Ecological Monographs* 60(2): 213-238.
- Tovilla Hernández, C., Ovalle Estrada, F., de la Presa Pérez, J. C. & Gonzalez Castillo, D. T. 2010. Segundo informe: inventario y monitoreo del estado actual de los bosques de manglar de Chiapas y Oaxaca. El colegio de la frontera sur-unidad Tapachula.
- Trejo, I. 2004. Clima. Pp: 67-85. *In* Garcia-Mendez, A. J., Ordoñez, M. J. & Briones-Salas, M. (eds.), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de biología UNAM-Fondo Oaxaqueño-WWF, México.
- Ugalde-Lezama, S., Alcántara-Carbajal, J. L., Valdez-Hernández, J. I., Ramírez-Valverde, G., Velázquez-Mendoza, J. & Tarángo-Arámbula, L. A. 2010. Riqueza, abundancia y diversidad de aves en un bosque templado con diferentes condiciones de perturbación. *Agrociencia* 44: 159-169.
- Valdez, R., Gúzman-Aranda, J. C., Abarca, F. J., Tarango-Arámbula, L. A. & Sánchez, F. C. 2006. Wildlife conservation and management in Mexico. *Wildl. Soc. Bull.* 34(2): 270-282.
- Wang, Y. & Finch, D., M. 2002. Consistency of mist netting and point counts in assessing landbird species richness and relative abundance during migration. *Condor* 104(1): 59-72.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. & Field, R. 2001. Scale and species richness: Towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28(4): 453-470.
- Williams, P., Gibbons, D., Margules, C., Rebelo, A., Humphries, C. & Pressey, R. 1996. A comparison of richness hotspots, rarity hotspots, and complementary areas for conserving diversity of british birds. *Conservation Biology* 10(1): 155-174.
- Willot, S. J. 2001. Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *J. Appl. Ecol.* 38(2): 484-486.
- Wilson, J. B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86(3): 507-522.
- Wilson, M. H. & Ryan, D. A. 1997. Conservation of Mexican wetlands: Role of the American Wetlands Conservation Act. *Wildl. Soc. Bull.* 25(1): 57-64.
- Wilson, M. V. & Shmida, A. 1984. Measuring beta-diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72(3): 1055-1064.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice Hall, 663pp.

Zou, F., Zhang, H., Dahmer, T., Yang, Q., Cai, J., Zhang, W. & Liang, C. 2008. The effects of benthos and wetland area on shorebird abundance and species richness in coastal mangrove wetlands of Leizou Peninsula, China. *For. Ecol. Manage.* 255: 3813-3818.

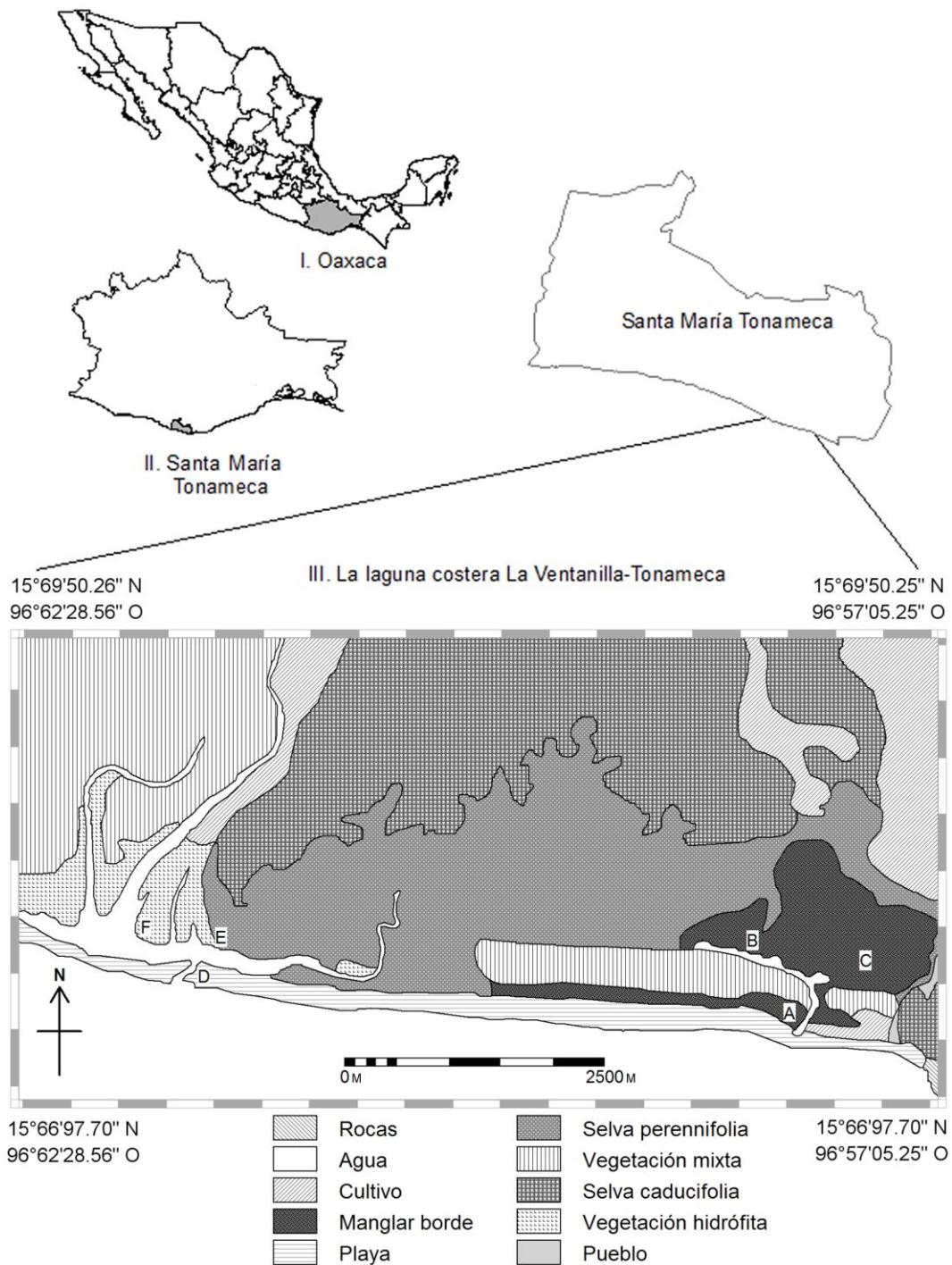


FIG. 1. Localización geográfica del estado de Oaxaca (I), el Municipio de Santa María Tonameca (II) y la laguna costera La Ventanilla-Tonameca (III). Las letras A, B y C corresponden a las áreas de la parcela 1 y las letras D, E y F a las áreas de la parcela 2. La selva perennifolia abarca manglar de cuenca con selva baja inundable, las áreas de vegetación hidrófita presentan herbáceas emergentes tales como *Typha domingensis* y *Hymenachne amplexicaulis*, y las de cultivo incluyen plantaciones de las palmas *Sabal mexicana* y *Cocos nucifera*. Se realizó el mapa de la laguna en el programa de Ilwis 3.3 (Koolhaver *et al.* 2005), utilizando imágenes satelitales y recorridos terrestres.

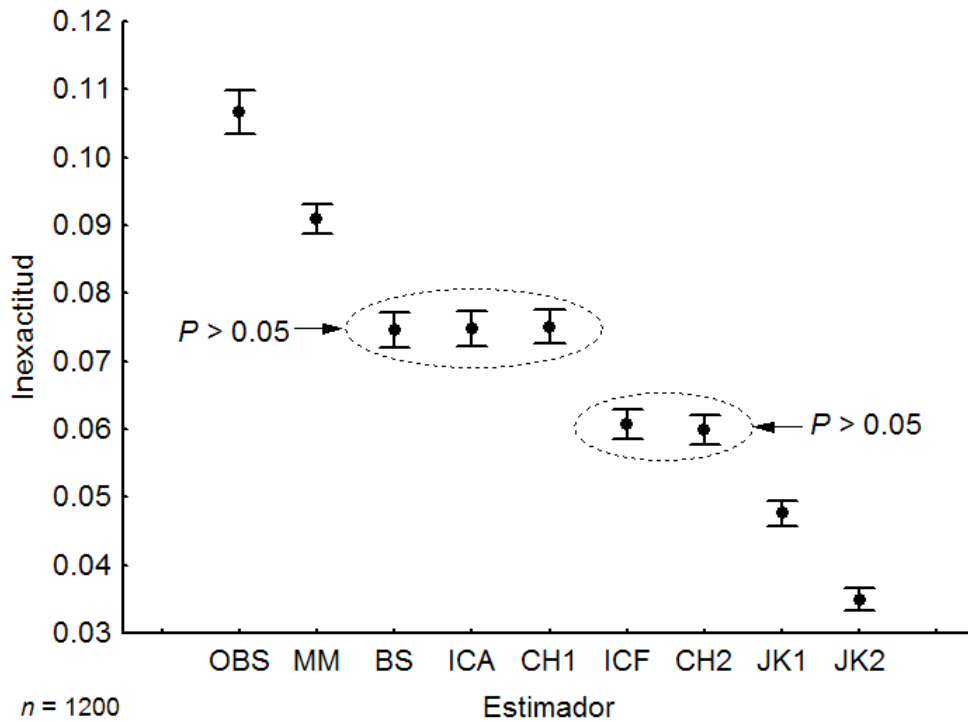


FIG. 2. Inexactitud relativa de nueve estimadores de la riqueza de especies, calculado con la fórmula de Brose *et al.* (2003): $\text{inexactitud} = ((\text{estimado} - \text{verdadero})/\text{verdadero})^2$. Los valores de P refieren a pruebas de U de Mann-Whitney en la comparación de los estimadores agrupados por círculos.

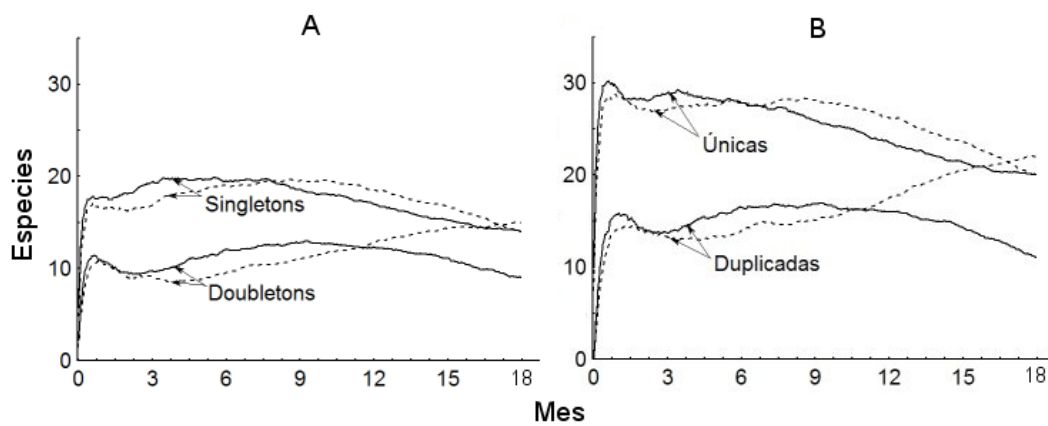


FIG. 3. Números de especies representadas por uno y dos individuos (A) y encontradas en una y dos muestras (B). Las líneas discontinuas representan datos de recuentos de 10 minutos y las continuas de 20.

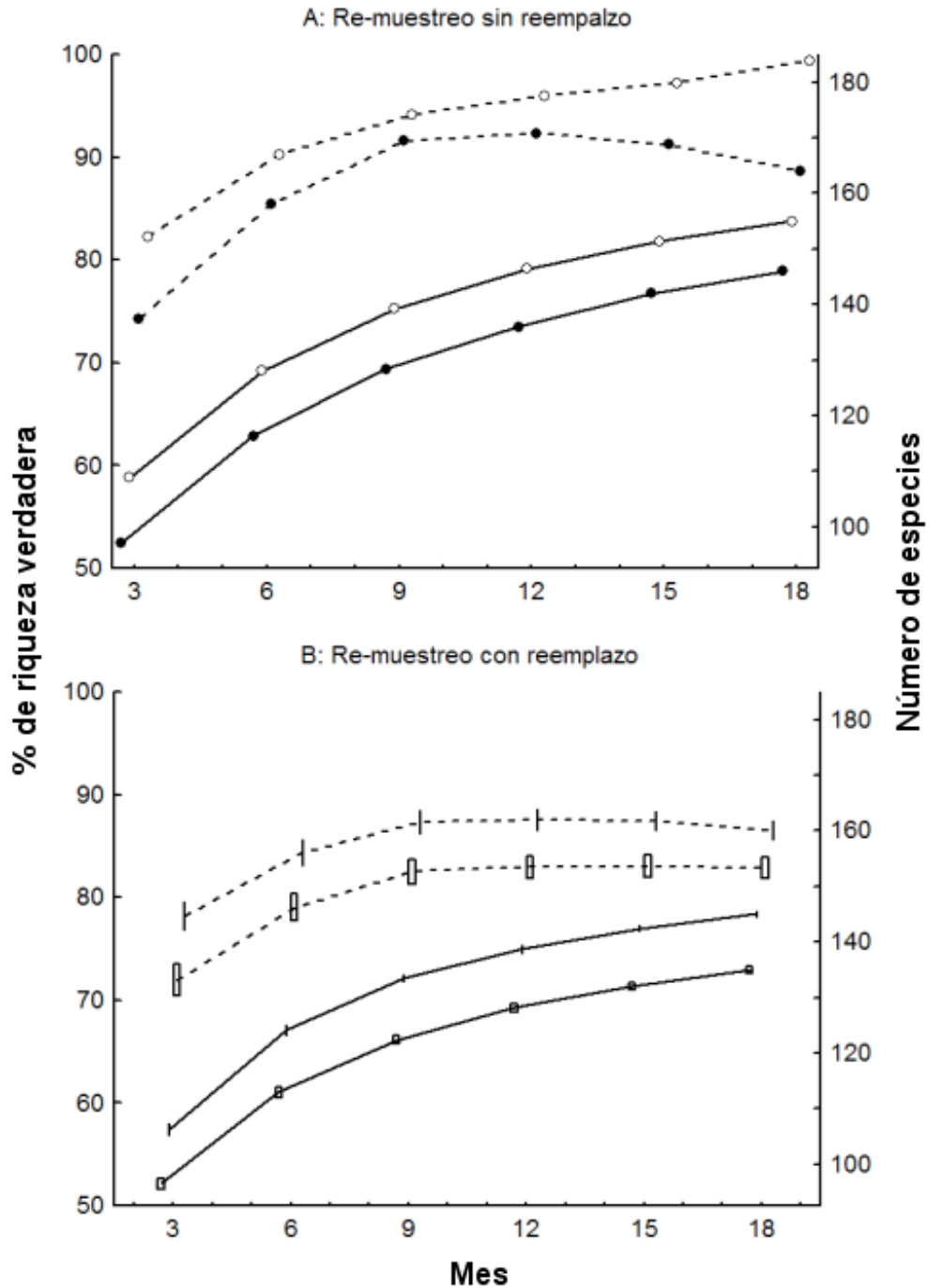


FIG. 4. La acumulación de las especies registradas en función de intervalos de tres meses. Líneas continuas corresponden a la densidad de especies observada y líneas discontinuas a las estimaciones de Jackknife 2. Círculos rellenos (A) o rectángulos (B) representan lapsos de conteo de 10 minutos; círculos vacíos (A) y líneas (B) indican conteos de 20. Promedios (A y B) y intervalos de 95% confianza (B) derivados de 100 aleatorizaciones.

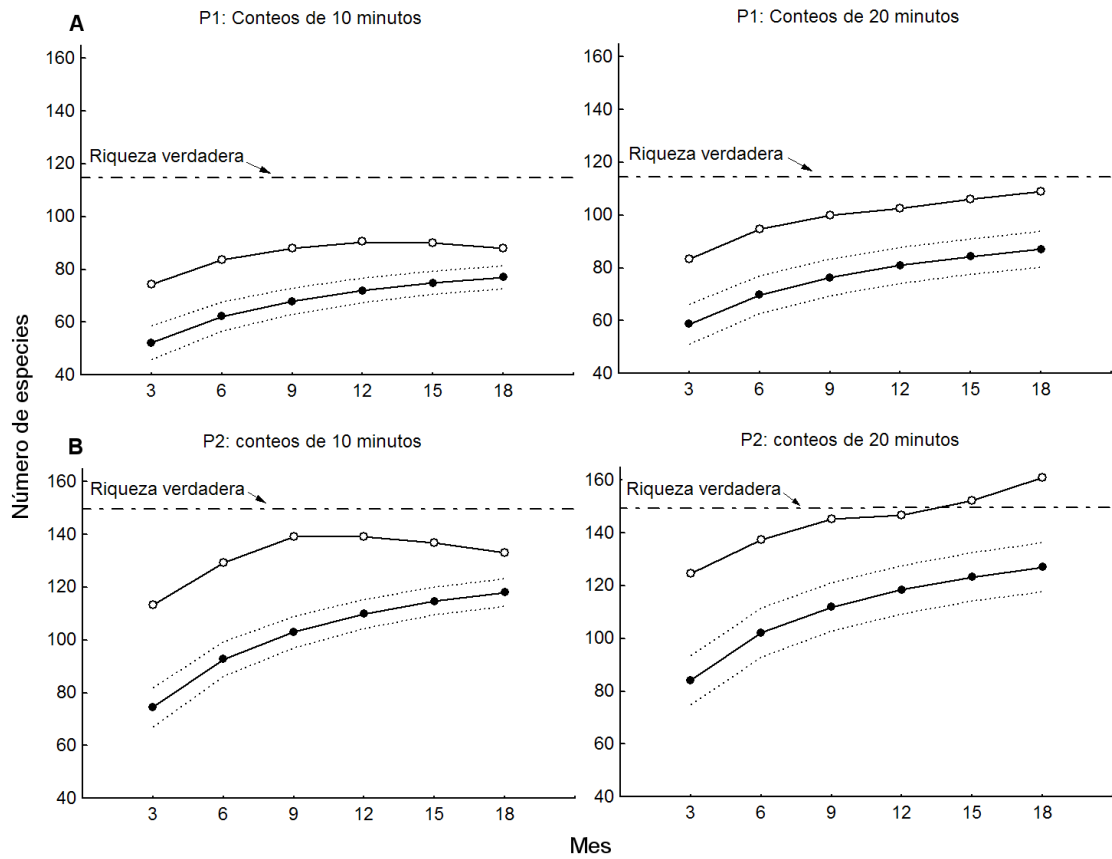


FIG. 5. La acumulación de las especies registradas en función de intervalos de tres meses para las parcelas 1 (A) y 2 (B). Círculos rellenos representan la densidad de especies observadas, junto con intervalos de 95% de confianza, y círculos vacíos indican el estimador de Jackknife 2. Promedio derivado de 100 aleatorizaciones.

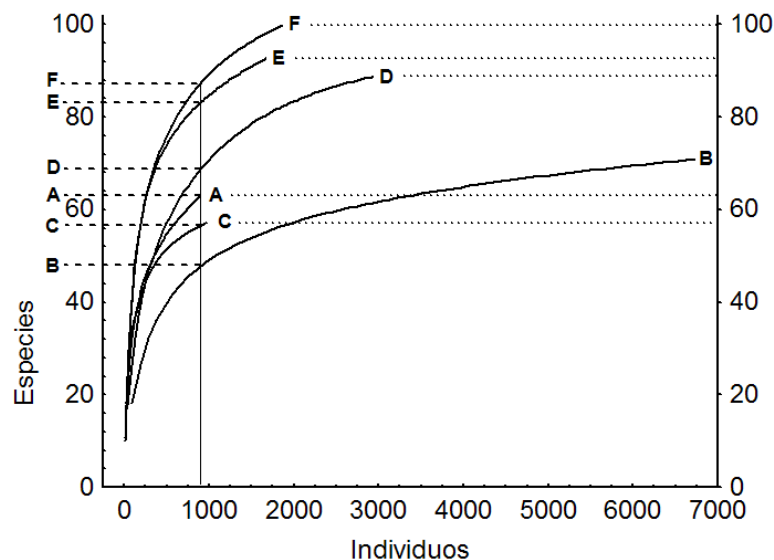


FIG. 6. Curvas de rarefacción de especies de aves con recuentos de 20 minutos en las seis áreas. El valor terminal de las curvas es comparable en términos de la densidad de especies. A = *L. racemosa* periférico, B = *R. mangle* periférico, C = *R. mangle* interior, D = playa barrera, E = laguna maréal interior y F = laguna maréal ribereña.

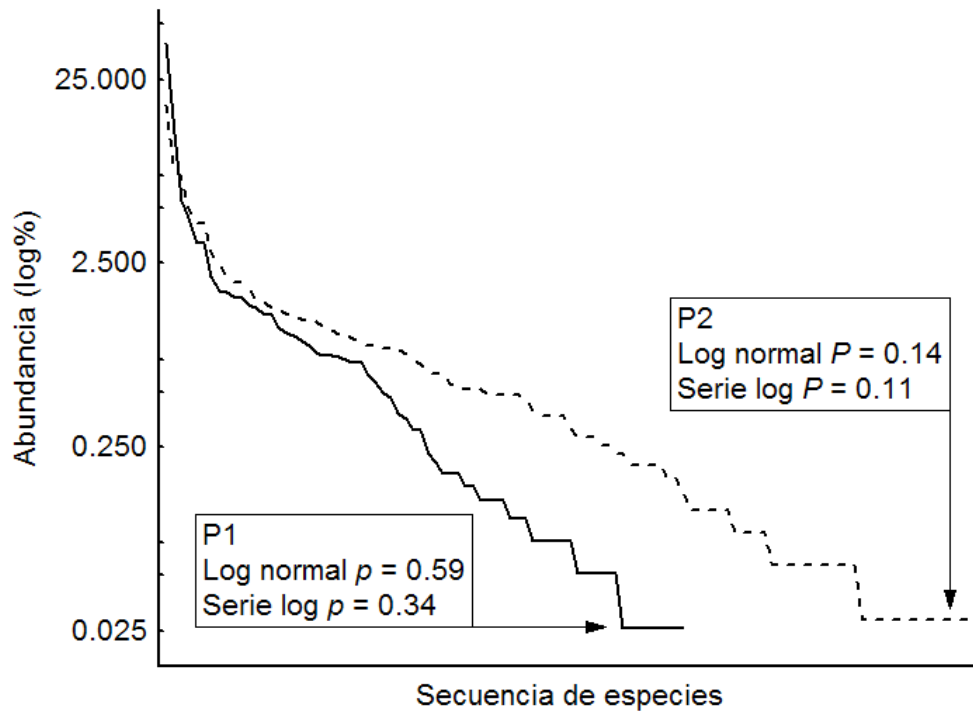


FIG. 7. Ordenación por abundancia de las comunidades de las parcelas 1 y 2 basado en datos de un año de recuentos de 10 minutos. Los valores de P refieren a las pruebas de bondad (χ^2) para dos modelos de la distribución de abundancias.

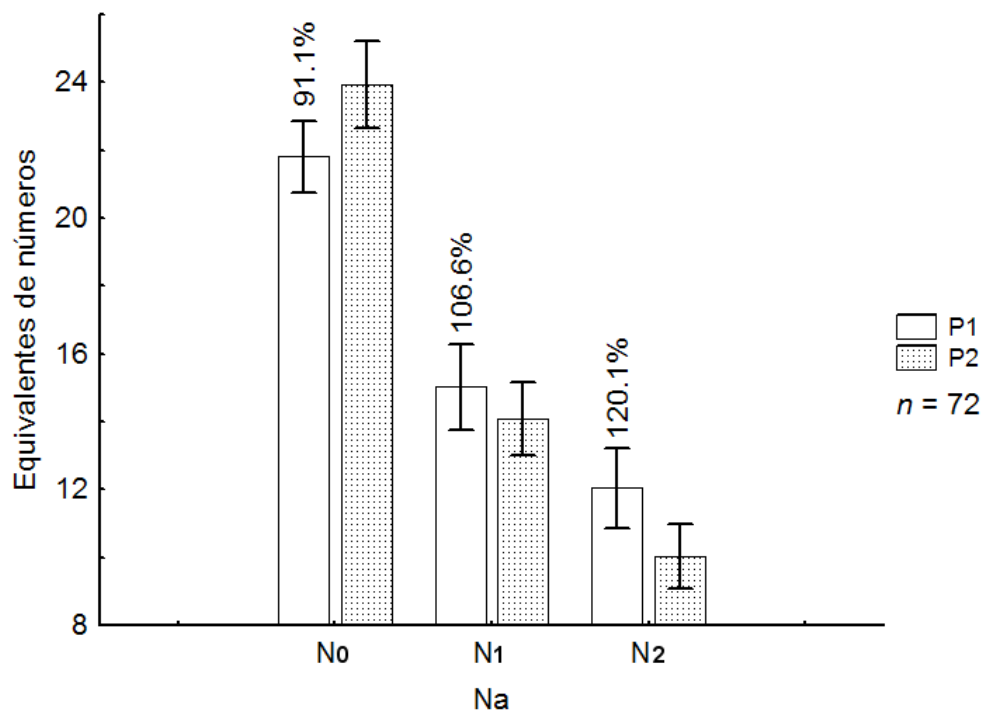


FIG. 8. Promedios e intervalos de 95% de confianza de la serie de Hill para parcelas 1 y 2. Las muestras son agregadas por salida de campo ($n = 36$) y se consideran los recuentos de 10 y de 20 minutos en el mismo conjunto. Los porcentajes corresponden a la proporción de diversidad de la P1 con respecto a la P2: $(N_a P1 / N_a P2) \times 100 = \%$.

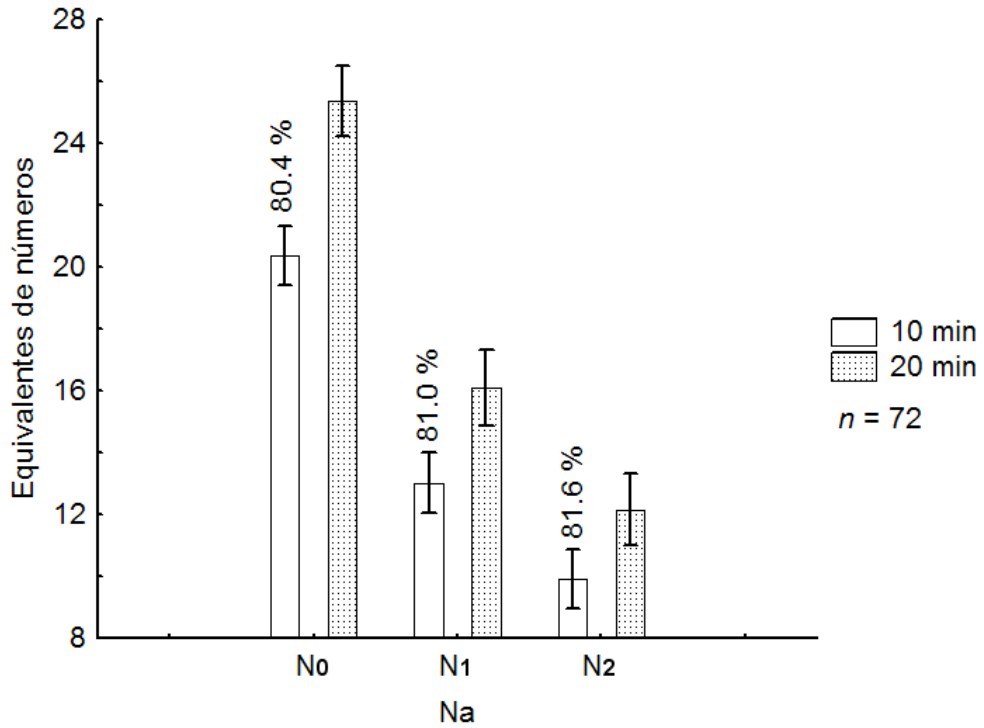


FIG. 9. Promedios e intervalos de 95% de confianza de la serie de Hill para lapsos de conteo de 10 y 20 minutos. Se abarcan datos de las 36 salidas de campo a las parcelas 1 y 2 en el mismo conjunto y los porcentajes corresponden a la proporción de diversidad detectado con recuentos de 10 minutos con respecto a lo de 20: $(N_a 10 \text{ min.} / N_a 20 \text{ min.}) \times 100 = \%$.

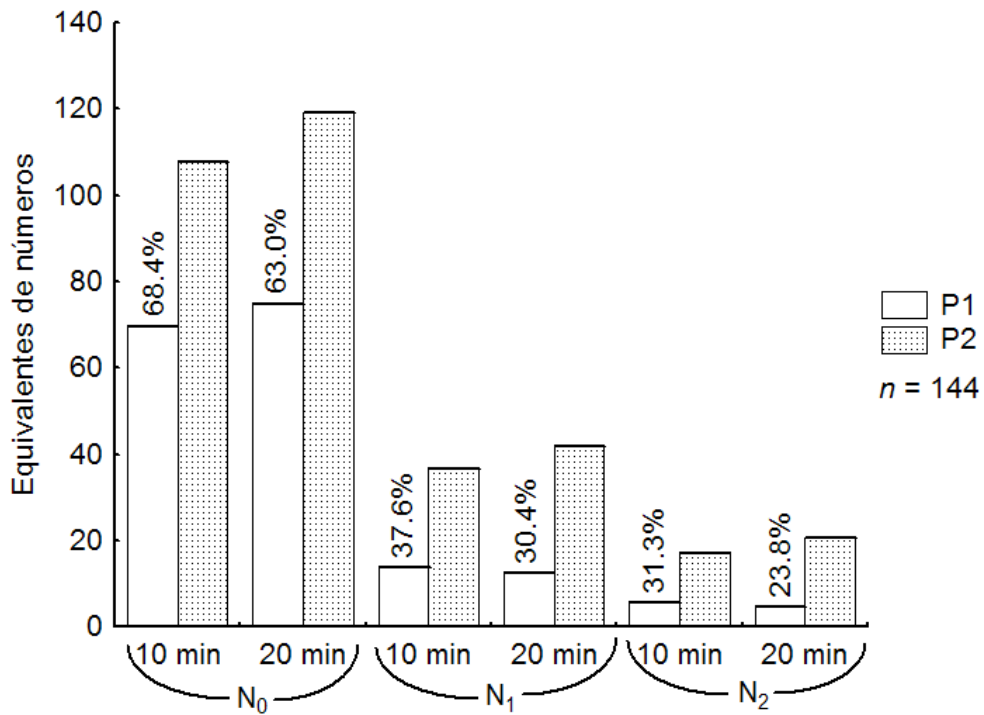


FIG. 10. La serie de Hill para las parcelas 1 y 2 con muestras combinadas y lapsos de conteo de 10 y 20 minutos. Los porcentajes corresponden a la proporción de diversidad de la P1 con respecto a la P2: $(P1/P2) \times 100$.

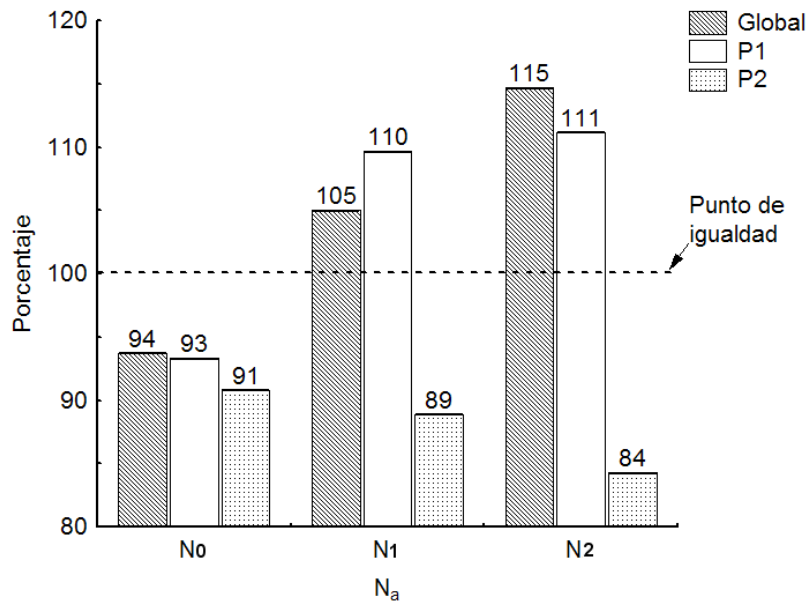


FIG. 11. Diferencias en los números de Hill provenientes de recuentos de 10 y 20 minutos convertidas en porcentajes. Se basa en muestras combinadas dando $n = 144$ para parcelas y 288 para el estudio global. El punto de igualdad representa la situación en la cual el cambio de lapso no tenga ningún efecto.

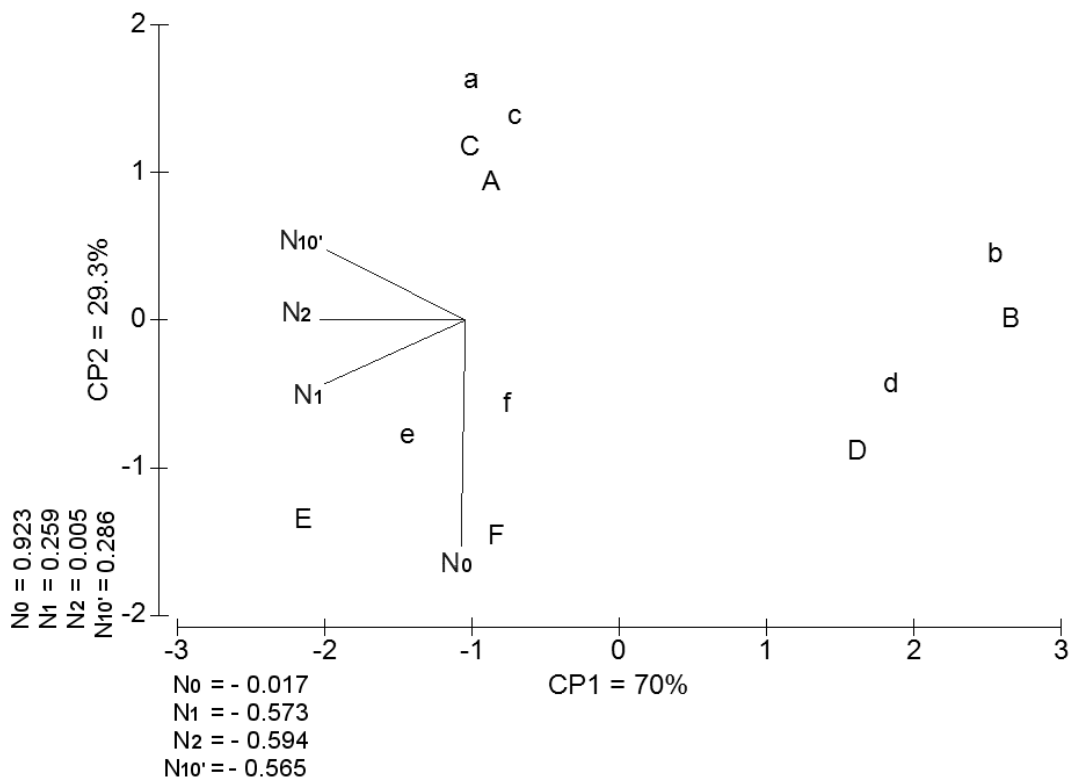


FIG. 12. Ordenación de seis áreas por cuatro medidas de diversidad utilizando análisis de componentes principales. Las letras minúsculas denotan recuentos de 10 minutos y las mayúsculas son de 20. Los vectores de la variables N_0 , N_1 , N_2 y $N_{10'}$ representan las direcciones lineales de cada una y se presentan los eigenvectores de N_a sobre los ejes.

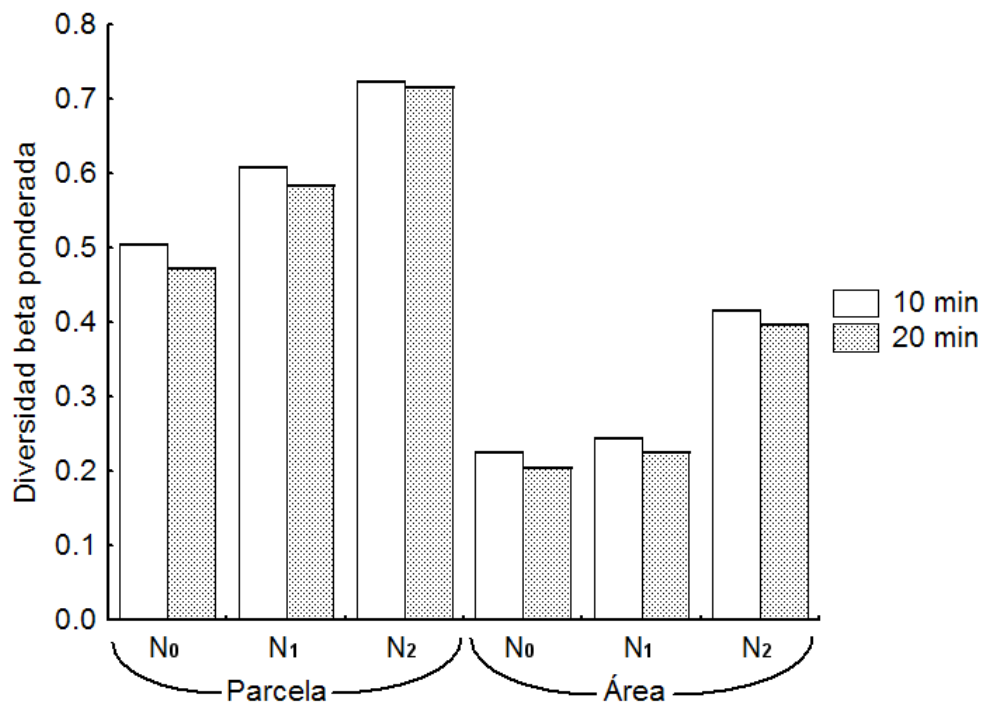


FIG. 13. Medición de diversidad beta de aves utilizando la serie de Hill a dos escalas espaciales. A la extensión de parcela se derivaron los valores de diversidad alfa con $n = 144$ muestras y a la extensión de área con $n = 36$. La diversidad gamma proviene de la combinación de $n = 244$ muestras.

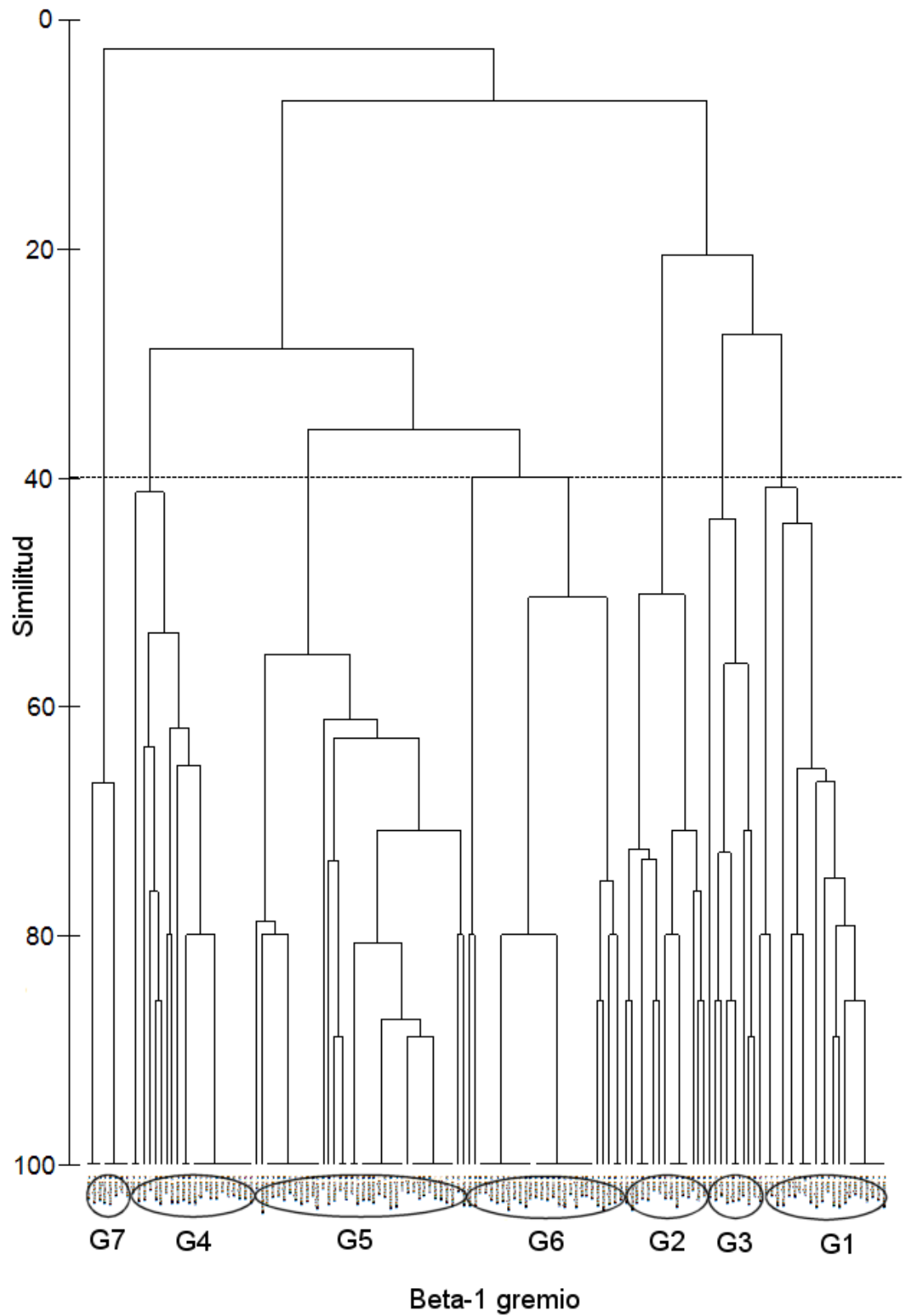


FIG. 14. Análisis cluster de 143 especies. Los integrantes de los β 1-gremios aprovechan los siguientes componentes del hábitat: G1 = agua y sustratos expuestos; G2 = sustrato litoral; G3 = vegetación acuática; G4 = agua y vegetación; G5 = vegetación variada; G6 = el dosel; G7 = espacio aéreo.

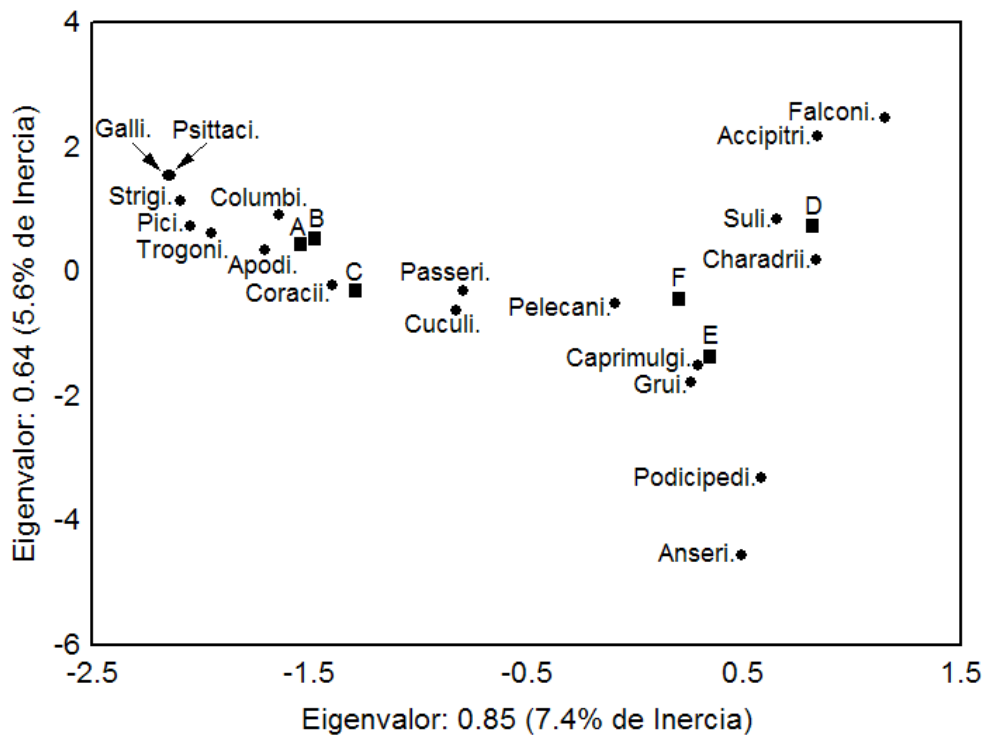


FIG. 15. Mapa conceptual del análisis de correspondencia múltiple. Se representa la distribución espacial de 19 órdenes taxonómicos de aves en las seis áreas de hábitat homogéneo.

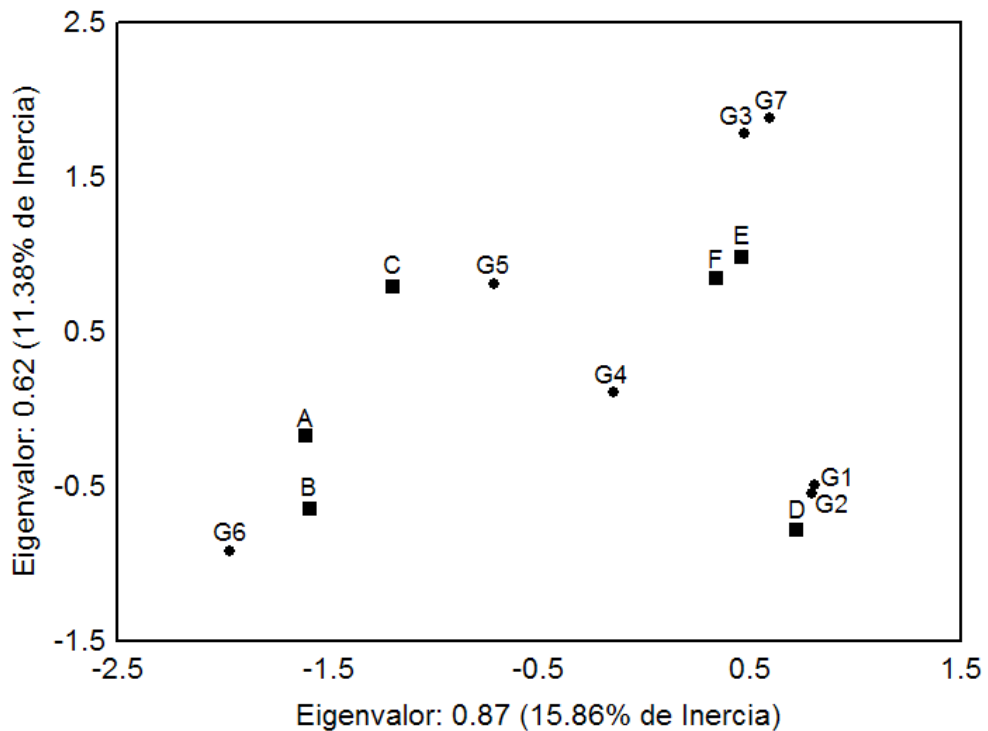


FIG. 16. Mapa conceptual del análisis de correspondencia múltiple. Se representa la distribución espacial de siete β1-gremios en las seis áreas de hábitat homogéneo.

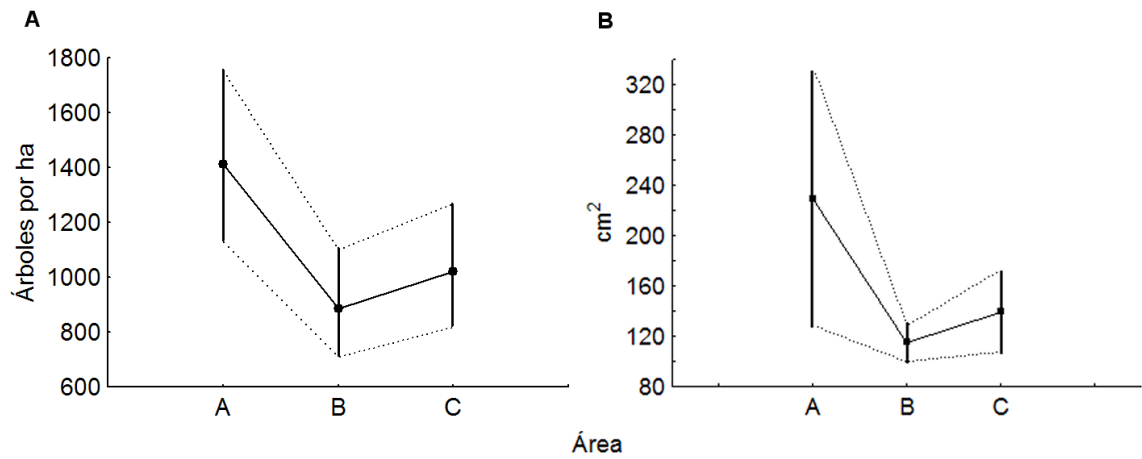


FIG. 17. Densidades poblacional (A) y área basal (B) de árboles estimados para las áreas A, B y C ($n = 80$ árboles por área).

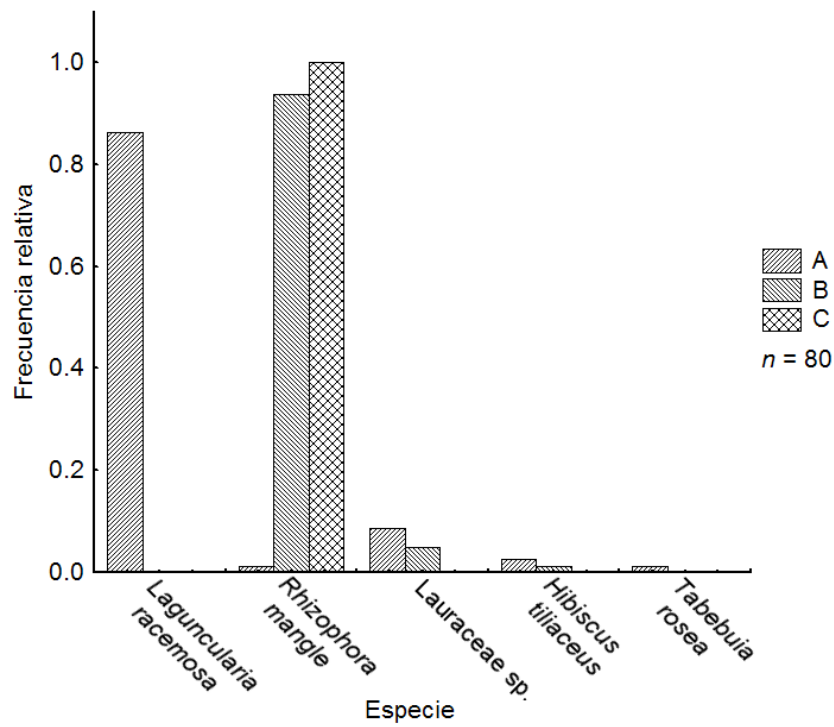


FIG. 18. Densidades relativas de *Laguncularia racemosa* (Mangle blanco), *Rhizophora mangle* (Mangle rojo), Lauraceae sp. (Laurel), *Hibiscus tiliaceus* (Majagua) y *Tabebuia rosea* (Macuil) en las áreas A, B y C del manglar de La Ventanilla.

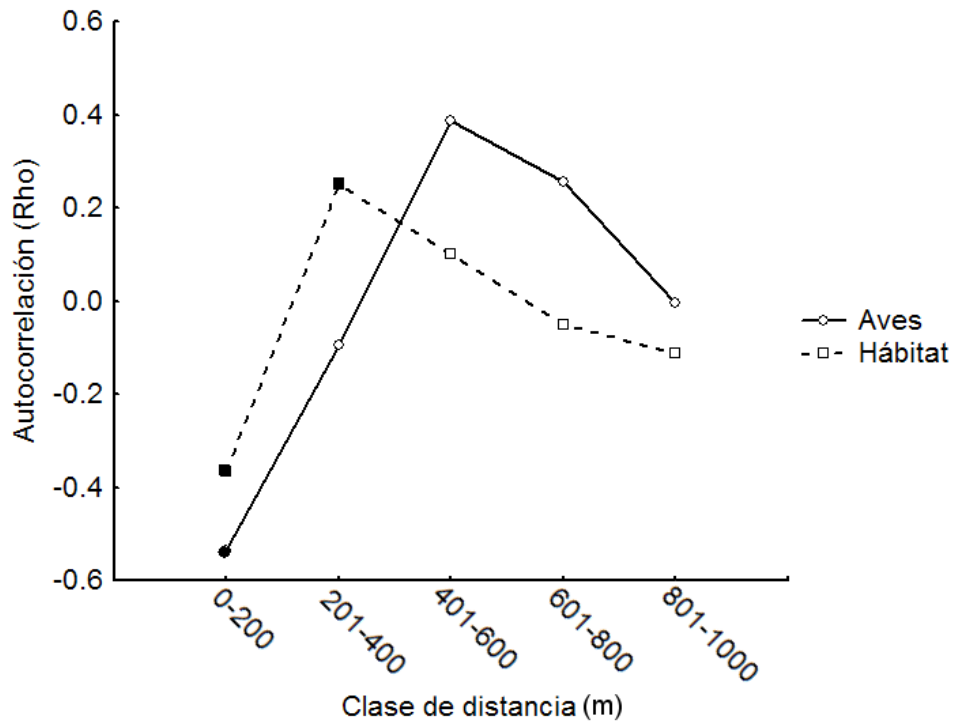


FIG. 19. Correlograma de comunidades avifaunísticas y componentes del hábitat en P1 ($n = 9$ sitios de conteo). Círculos o cuadros rellenos significan valores significativos antes de la corrección de Bonferroni.

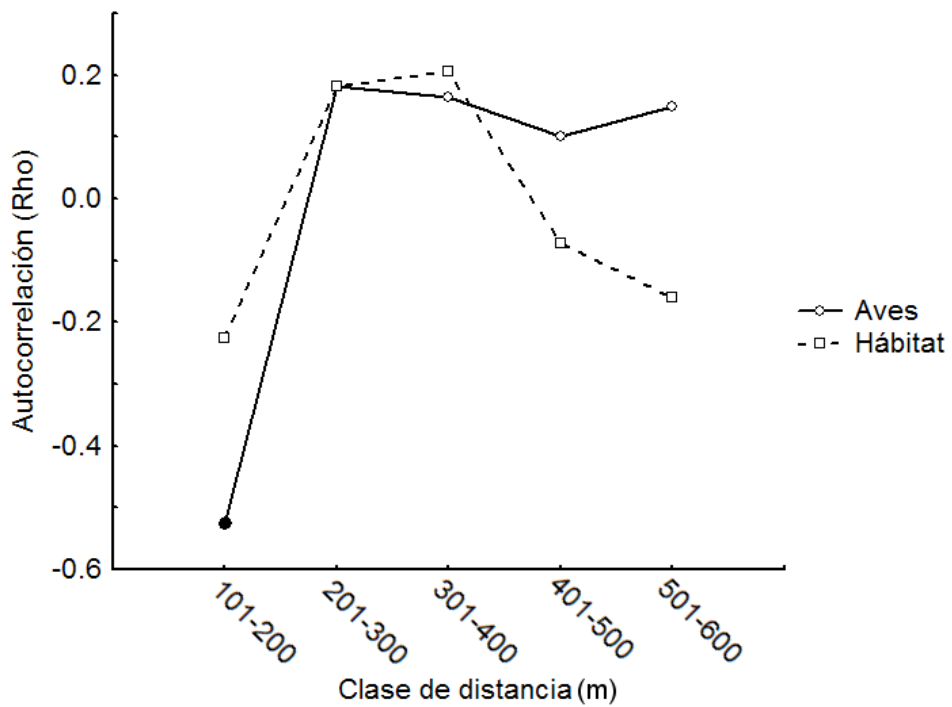


Figura 20. Correlograma de comunidades avifaunísticas y componentes del hábitat en P2 ($n = 9$ sitios de conteo). Círculos o cuadros rellenos significan valores significativas antes de la corrección de Bonferroni.

Cuadro 1. Número de especies pertenecientes a 20 ordenes taxonómicos en el manglar (P1), estuario (P2) y la zona de estudio (Z). Los datos son provenientes de 4 años de muestreo combinado y los porcentajes son relativos al total de cada columna.

| Orden | P1 | P2 | Z |
|------------------|------------|------------|------------|
| Anseriformes | 1 (0.9%) | 6 (4.0%) | 6 (3.2%) |
| Galliformes | 1 (0.9%) | 1 (0.7%) | 1 (0.5%) |
| Podicipediformes | 1 (0.9%) | 2 (1.3%) | 2 (1.1%) |
| Ciconiiformes | 1 (0.9%) | 1 (0.7%) | 1 (0.5%) |
| Suliformes | 2 (1.7%) | 3 (2.0%) | 3 (1.6%) |
| Pelecaniformes | 15 (13.0%) | 17 (11.4%) | 18 (9.7%) |
| Accipitriformes | 6 (5.2%) | 4 (2.7%) | 7 (3.8%) |
| Falconiformes | 1 (0.9%) | 2 (1.3%) | 3 (1.6%) |
| Gruiformes | 5 (4.2%) | 4 (2.7%) | 5 (2.7%) |
| Charadriiformes | 3 (2.6%) | 40 (26.8%) | 40 (21.6%) |
| Columbiformes | 5 (4.3%) | 4 (2.7%) | 5 (2.7%) |
| Psittaciformes | 3 (2.6%) | 0 (0.0%) | 3 (1.6%) |
| Cuculiformes | 2 (1.7%) | 3 (2.0%) | 4 (2.2%) |
| Strigiformes | 2 (1.7%) | 0 (0.0%) | 2 (1.1%) |
| Caprimulgiformes | 1 (0.9%) | 4 (2.7%) | 4 (2.2%) |
| Apodiformes | 5 (4.3%) | 5 (3.4%) | 6 (3.2%) |
| Trogoniformes | 1 (0.9%) | 1 (0.7%) | 1 (0.5%) |
| Coraciiformes | 5 (4.3%) | 5 (3.4%) | 5 (2.7%) |
| Piciformes | 3 (2.6%) | 0 (0.0%) | 3 (1.6%) |
| Passeriformes | 52 (45.2%) | 47 (31.5%) | 66 (35.7%) |
| Total | 115 | 149 | 185 |

Cuadro 2. Números y porcentajes de especies migratorias y residentes en la P1, P2 y Z.

| | P1 | P2 | Z |
|--------------------------------|------------|------------|-------------|
| Migratorio | 27 (23.5%) | 59 (39.6%) | 66 (35.7%) |
| Transitorio | 3 (2.6%) | 11 (7.4%) | 12 (6.5%) |
| Migratorio/transitorio errante | 0 | 2 (1.3%) | 2 (1.1%) |
| Total migratorio | 30 (26.1%) | 72 (48.3%) | 80 (43.2%) |
| Residente | 84 (73%) | 76 (51%) | 103 (55.7%) |
| Residente errante | 1 (0.9%) | 1 (0.7%) | 2 (1.1%) |
| Total residente | 85 (73.9%) | 77 (51.7%) | 105 (56.8%) |

Cuadro 3. Números y porcentajes de especies en clases de hábitos alimentarios en la P1, P2 y Z.

| | P1 | P2 | Z |
|------------|------------|------------|------------|
| Acuáticos | 32 (27.8%) | 77 (51.7%) | 79 (42.7%) |
| Terrestres | 76 (66.1%) | 68 (45.6%) | 96 (51.9%) |
| Rapaces | 7 (6.1%) | 4 (2.7%) | 10 (5.4%) |

Cuadro 4. Los parámetros matemáticos de los ajustes de la serie log, el log normal y la vara quebrada a los datos de P1, P2 y el estudio global (G). Los datos son provenientes de un año conteos de 10 y 20 minutos. Se presenta el valor de P , el valor de Ji-cuadrada (χ^2) y los grados de libertad (gl). * = P significativo.

| | Serie log 10 min. | | | Serie log 20 min. | | |
|----|-----------------------|----------|----|-----------------------|----------|----|
| | P | χ^2 | gl | P | χ^2 | gl |
| G | 0.01 | 21.71 | 8 | 0.02 | 20.06 | 9 |
| P1 | 0.34* | 9.07 | 8 | 0.02 | 18.60 | 8 |
| P2 | 0.11* | 11.81 | 7 | 0.24* | 10.44 | 8 |
| | Log normal 10 min. | | | Log normal 20 min. | | |
| | P | χ^2 | gl | P | χ^2 | gl |
| G | 0.03 | 18.67 | 9 | 0.02 | 19.22 | 9 |
| P1 | 0.59* | 5.61 | 7 | 0.06* | 14.83 | 8 |
| P2 | 0.14* | 10.95 | 7 | 0.22* | 10.77 | 8 |
| | Vara quebrada 10 min. | | | Vara quebrada 20 min. | | |
| | P | χ^2 | gl | P | χ^2 | gl |
| G | 0.00 | 151.53 | 7 | 0.00 | 218.41 | 8 |
| P1 | 0.00 | 97.02 | 6 | 0.00 | 127.29 | 6 |
| P2 | 0.00 | 80.10 | 6 | 0.00 | 103.49 | 7 |

Cuadro 5. El ajuste de la serie log, el log normal y la vara quebrada a los datos de las seis áreas (A – F). Los datos son provenientes de un año conteos de 10 y 20 minutos; $\alpha = 0.05$.

| | Serie log | | Log normal | | Vara quebrada | |
|---|-----------|---------|------------|---------|---------------|---------|
| | 10 min. | 20 min. | 10 min. | 20 min. | 10 min. | 20 min. |
| A | si | si | si | si | si | no |
| B | si | si | si | si | no | no |
| C | si | si | si | si | si | si |
| D | si | si | si | si | no | no |
| E | si | no | si | no | si | no |
| F | no | no | no | no | no | no |

Cuadro 6: Los parámetros matemáticos de los ajustes de los modelos de la serie log, el log normal y la vara quebrada a los datos de las áreas A –F. Se presenta el valor de P , el valor de Ji-cuadrada (χ^2) y los grados de libertad (gl). * = P significativo.

| | Serie log 10 min. | | | Serie log 20 min. | | |
|---|-----------------------|----------|----|-----------------------|----------|----|
| | P | χ^2 | gl | P | χ^2 | gl |
| A | 0.12 | 7.24 | 4 | 0.24 | 6.72 | 5 |
| B | 0.27 | 8.71 | 7 | 0.27 | 9.89 | 8 |
| C | 0.19 | 6.11 | 4 | 0.08 | 9.96 | 5 |
| D | 0.35 | 6.66 | 6 | 0.87 | 3.16 | 7 |
| E | 0.05 | 11.05 | 5 | 0.00 | 19.01 | 6 |
| F | 0.01 | 16.35 | 5 | 0.00 | 24.31 | 6 |
| | Log normal 10 min. | | | Log normal 20 min. | | |
| | P | χ^2 | gl | P | χ^2 | gl |
| A | 0.71 | 2.13 | 4 | 0.19 | 7.44 | 5 |
| B | 0.84 | 3.45 | 7 | 0.82 | 3.61 | 7 |
| C | 0.49 | 4.42 | 5 | 0.72 | 2.86 | 5 |
| D | 0.69 | 3.93 | 6 | 0.97 | 1.35 | 6 |
| E | 0.49 | 4.45 | 5 | 0.01 | 16.20 | 6 |
| F | 0.01 | 15.96 | 6 | 0.00 | 22.07 | 6 |
| | Vara quebrada 10 min. | | | Vara quebrada 20 min. | | |
| | P | χ^2 | gl | P | χ^2 | gl |
| A | 0.64 | 2.51 | 4 | 0.00 | 15.37 | 4 |
| B | 0.00 | 135.50 | 6 | 0.00 | 178.13 | 6 |
| C | 0.10 | 7.90 | 4 | 0.19 | 7.44 | 5 |
| D | 0.00 | 82.85 | 6 | 0.00 | 76.73 | 6 |
| E | 0.07 | 10.16 | 5 | 0.00 | 23.05 | 5 |
| F | 0.00 | 24.08 | 5 | 0.00 | 36.41 | 5 |

Cuadro 7. Valores de H' , $1/\lambda$ y J' para P1 y P2. Intervalos de 95% de confianza generados con Bootstrap ($n = 1$) y con $\sigma \times 1.96$ ($n = 36$). Donde $n = 36$ el recíproco del índice de Simpson ($1/\lambda$) esta corregido para poblaciones finitas ($1/\lambda'$).

| | Shannon-Wiener (H') | | Simpson ($1/\lambda$ y $1/\lambda'$) | | (J) de Pielou | |
|-----------|-------------------------|------------|--|-------------|---------------|------------|
| | $n = 1$ | $n = 36$ | $n = 1$ | $n = 36$ | $n = 1$ | $n = 36$ |
| P1 10 | 2.63 | 2.50 | 5.46 | 16.34 | 0.53 | 0.85 |
| 95% conf. | 2.57 - 2.68 | ± 1.05 | 5.13 - 5.80 | ± 16.07 | 0.52 - 0.54 | ± 0.37 |
| P1 20 | 2.54 | 2.70 | 4.91 | 18.10 | 0.51 | 0.85 |
| 95% conf. | 2.49 - 2.58 | ± 1.10 | 4.70 - 5.15 | ± 16.13 | 0.50 - 0.52 | ± 0.37 |
| P2 10 | 3.61 | 2.46 | 17.5 | 10.99 | 0.73 | 0.81 |
| 95% conf. | 3.55 - 3.64 | ± 0.87 | 16.22 - 18.68 | ± 10.35 | 0.72 - 0.74 | ± 0.29 |
| P2 20 | 3.73 | 2.68 | 20.75 | 13.24 | 0.75 | 0.82 |
| 95% conf. | 3.66 - 3.75 | ± 0.89 | 19.50 - 22.03 | ± 11.54 | 0.74 - 0.76 | ± 0.28 |

Cuadro 8. Comparación de la diversidad y equidad entre la P1 y la P2 con pruebas de U de Mann-Whitney ($n = 36$) y de Solow ($n = 1$). H_1 = hipótesis alternativa y los valores de P son de una cola.

| | Shannon-Wiener (H') | | Simpson ($1/\lambda$ y $1/\lambda'$) | | Igualdad de Pielou (J') | |
|-----------------|-------------------------|-------------------|--|-------------|-----------------------------|-------------|
| | Solow | U | Solow | U | Solow | U |
| H_1 : 10 min. | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ |
| Valor de P | $P < 0.001$ | $P = 0.078$ | $P < 0.001$ | $P < 0.001$ | $P < 0.001$ | $P < 0.001$ |
| Interpretación | $P_2 > P_1$ | $P_1 \approx P_2$ | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ |
| H_1 : 20 min. | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ |
| Valor de P | $P < 0.001$ | $P = 0.118$ | $P < 0.001$ | $P < 0.001$ | $P < 0.001$ | $P < 0.001$ |
| Interpretación | $P_2 > P_1$ | $P_1 \approx P_2$ | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ | $P_2 > P_1$ | $P_1 > P_2$ |

Cuadro 9. Análisis del efecto del lapso de conteo sobre los índices de diversidad y equidad con pruebas de U de Mann-Whitney ($n = 36$) y de Solow ($n = 1$). H_1 = hipótesis alternativa y los valores de P son de una cola.

| | Shannon-Wiener (H') | | Simpson ($1/\lambda$ y $1/\lambda'$) | | Igualdad de Pielou (J) | |
|----------------|-------------------------|-------------|--|-----------------|----------------------------|-----------------|
| | Solow | U | Solow | U | Solow | U |
| H1: P1 | 10 > 20 | 20 > 10 | 10 > 20 | 20 > 10 | 10 > 20 | 20 > 10 |
| Valor de P | $P = 0.005$ | $P = 0.006$ | $P = 0.003$ | $P = 0.134$ | $P = 0.003$ | $P = 0.400$ |
| Interpretación | 10 > 20 | 20 > 10 | 10 > 20 | 20 \approx 10 | 10 > 20 | 20 \approx 10 |
| H1: P2 | 20 > 10 | 20 > 10 | 20 > 10 | 20 > 10 | 20 > 10 | 20 > 10 |
| Valor de P | $P < 0.001$ | $P = 0.002$ | $P < 0.001$ | $P = 0.023$ | $P < 0.001$ | $P = 0.109$ |
| Interpretación | 20 > 10 | 20 > 10 | 20 > 10 | 20 > 10 | 20 > 10 | 20 \approx 10 |

Cuadro 10. Repartición de la diversidad gamma en sus componentes alfa y beta. Se utilizó la fórmula multiplicativa (γ/α) , corregida para poblaciones finitas $[(\gamma/\alpha)-1]$, con ponderaciones estadísticas de cada comunidad y estandarizado para comparar grupos de comunidades de tamaños distintos; $[(\gamma/\alpha)-1]/(N-1)$.

| 10 minutos | | | | |
|---------------|--------|--------|--------------------------|-----------------------------|
| Comunidad | Gamma | Alpha | Beta $(\gamma/\alpha)-1$ | $[(\gamma/\alpha)-1]/(N-1)$ |
| N_0 Parcela | 134 | 89 | 0.506 | 0.506 |
| N_0 Área | 134 | 63 | 1.127 | 0.225 |
| N_1 Parcela | 35.538 | 22.117 | 0.607 | 0.607 |
| N_1 Área | 35.538 | 15.959 | 1.227 | 0.245 |
| N_2 Parcela | 13.577 | 7.879 | 0.723 | 0.723 |
| N_2 Área | 13.577 | 4.418 | 2.073 | 0.415 |
| 20 minutos | | | | |
| Comunidad | Gamma | Alpha | Beta $(\gamma/\alpha)-1$ | $[(\gamma/\alpha)-1]/(N-1)$ |
| N_0 Parcela | 143 | 97 | 0.474 | 0.474 |
| N_0 Área | 143 | 70.833 | 1.019 | 0.204 |
| N_1 Parcela | 33.826 | 21.363 | 0.583 | 0.583 |
| N_1 Área | 33.826 | 15.881 | 1.130 | 0.226 |
| N_2 Parcela | 11.837 | 6.904 | 0.715 | 0.715 |
| N_2 Área | 11.837 | 3.966 | 1.985 | 0.397 |

Cuadro 11. 16 componentes de hábitat utilizado en la asignación de especies a β 1-gremios.

| No. de variable | Aprovechamiento alimentario |
|-----------------|-----------------------------|
| 1 | Aire |
| 2 | Vegetación flotante |
| 3 | Herbácea, tule y arbustos |
| 4 | Arbóreo inferior a medio |
| 5 | Arbóreo medio a superior |
| 6 | Sustrato seco |
| 7 | Sustrato húmedo o saturado |
| 8 | Sustrato inundado |
| 9 | Capa superficial de agua |
| 10 | Columna de agua |
| No. de variable | Refugio o reproducción |
| 11 | Superficie del agua |
| 12 | Sedimentos estuarinos |
| 13 | Playa |
| 14 | Herbáceas, tule y arbustos |
| 15 | Árboles |
| 16 | Perchas prominentes |

Cuadro 12. 143 especies detectadas con muestreo estandarizado durante un año, clasificadas en siete β 1-gremios mediante análisis cluster. Similitud entre grupos = 40%.

| Código | Componentes característicos | Número de especies |
|--------|-----------------------------|--------------------|
| G1 | Agua y estratos expuestos | 23 |
| G2 | Sustrato litoral | 15 |
| G3 | Vegetación acuática | 9 |
| G4 | Agua y vegetación | 22 |
| G5 | Vegetación variada | 38 |
| G6 | Dosel | 28 |
| G7 | Espacio aéreo | 8 |

Cuadro 13. Comparación de 20 ordenes taxonómicos en la P1 y P2 con pruebas de U de Mann-Whitney. Las columnas de P1 y P2 contienen las frecuencias observadas.

| Orden | P1 | P2 | Z adjusted | P | Interpretación |
|------------------|------|------|------------|-------|----------------|
| Anseriformes | 0 | 55 | -2.252 | 0.012 | P1 < P2* |
| Galliformes | 24 | 0 | 3.532 | 0.000 | P1 > P2** |
| Podicipediformes | 0 | 17 | -2.674 | 0.004 | P1 < P2** |
| Ciconiiformes | 1 | 0 | 1.000 | 0.159 | P1 ~ P2 |
| Suliformes | 42 | 185 | -1.803 | 0.036 | P1 < P2* |
| Pelecaniformes | 613 | 437 | -2.374 | 0.009 | P1 > P2** |
| Accipitriformes | 6 | 71 | -2.101 | 0.018 | P1 < P2* |
| Falconiformes | 0 | 4 | -1.738 | 0.041 | P1 < P2* |
| Gruiformes | 11 | 70 | -2.026 | 0.021 | P1 < P2* |
| Charadriiformes | 30 | 1926 | -11.698 | 0.000 | P1 < P2** |
| Columbiformes | 135 | 38 | 1.913 | 0.028 | P1 > P2* |
| Psittaciformes | 69 | 0 | 5.217 | 0.000 | P1 > P2** |
| Cuculiformes | 15 | 27 | -1.289 | 0.099 | P1 ~ P2 |
| Strigiformes | 12 | 0 | 3.213 | 0.001 | P1 > P2** |
| Caprimulgiformes | 0 | 4 | -2.011 | 0.022 | P1 < P2* |
| Apodiformes | 66 | 11 | 7.175 | 0.000 | P1 > P2** |
| Trogoniformes | 22 | 4 | 2.965 | 0.002 | P1 > P2** |
| Coraciiformes | 99 | 29 | 5.595 | 0.000 | P1 > P2** |
| Piciformes | 54 | 0 | 7.178 | 0.000 | P1 > P2** |
| Passeriformes | 2704 | 633 | 3.401 | 0.000 | P1 > P2** |

Cuadro 14. Comparación de la composición de siete β -1 gremios en las P1 y P2 con pruebas de U de Mann-Whitney. Las columnas de P1 y P2 contienen las frecuencias observadas.

| Gremio β -1 | P1 | P2 | Z | P | Interpretación |
|-------------------|------|------|----------|-------|----------------|
| G1 | 0 | 1388 | -10.2421 | 0.000 | P1 < P2** |
| G2 | 2 | 616 | -9.6524 | 0.000 | P1 < P2** |
| G3 | 39 | 226 | -4.1655 | 0.000 | P1 < P2** |
| G4 | 581 | 558 | -0.4203 | 0.674 | P1 ~ P2 |
| G5 | 2678 | 540 | 1.6891 | 0.091 | P1 ~ P2 |
| G6 | 580 | 30 | 12.9545 | 0.000 | P1 > P2** |
| G7 | 23 | 153 | -4.2072 | 0.000 | P1 < P2** |

Cuadro 15. Resultados de las pruebas entre áreas utilizando el análisis de similitud (ANOSIM del paquete PRIMER). Se compara especies, órdenes y β 1-gremios en cada caso. * = significativo con $\alpha = 0.05$ y ** = significativo con $\alpha = 0.01$. Como todas las pruebas entre parcelas resultaron como significativas ($P < 0.001$), no se incluyen.

| Comparación | Áreas | R | P |
|------------------|-------|-------|----------|
| Especies | A, B | 0.145 | 0.021* |
| Órdenes | A, B | 0.162 | 0.025* |
| β 1-gremio | A, B | 0.213 | 0.009** |
| Especies | A, C | 0.170 | 0.012* |
| Órdenes | A, C | 0.253 | 0.003** |
| β 1-gremio | A, C | 0.096 | 0.086 |
| Especies | B, C | 0.094 | 0.117 |
| Órdenes | B, C | 0.039 | 0.323 |
| β 1-gremio | B, C | 0.068 | 0.187 |
| Especies | D, E | 0.623 | <0.001** |
| Órdenes | D, E | 0.363 | 0.002** |
| β 1-gremio | D, E | 0.319 | <0.001** |
| Especies | D, F | 0.291 | <0.001** |
| Órdenes | D, F | 0.085 | 0.109 |
| β 1-gremio | D, F | 0.213 | 0.005** |
| Especies | E, F | 0.098 | 0.096 |
| Órdenes | E, F | 0.118 | 0.083 |
| β 1-gremio | E, F | 0.137 | 0.058 |

Cuadro 16. Análisis de la importancia de especies (SIMPER; PRIMER): especies que aportan la mayor disimilitud entre las áreas dentro de la P1 y la P2. Se analizan aquellas diferencias encontradas como significativas al nivel de especie con en análisis de similitud (ANOSIM), incluyendo las especies necesarias para rendir una disimilitud cumulativa de >25%. La columna denominada 'relación' indica en cuál área cada especie presentó mayor abundancia. En seguida se presenta la disimilitud promedia aportada por cada especie, dividido por su desviación estándar (Diss/ σ), y la disimilitud cumulativa (Cum.%) entre áreas.

| A y B | Relación | Diss/ σ | Cum.% |
|----------------------------------|----------|----------------|-------|
| <i>Butorides virescens</i> | B > A | 1.14 | 5.35 |
| <i>Cacicus melanicterus</i> | B > A | 1.08 | 10.68 |
| <i>Patagioenas flavirostris</i> | B > A | 0.53 | 14.90 |
| <i>Chloroceryle americana</i> | B > A | 0.88 | 19.07 |
| <i>Pitangus sulphuratus</i> | A > B | 0.81 | 23.17 |
| <i>Thryothorus pleurostictus</i> | A < B | 0.94 | 27.25 |
| A y C | Relación | Diss/ σ | Cum.% |
| <i>Thryothorus pleurostictus</i> | C > A | 1.09 | 6.04 |
| <i>Pitangus sulphuratus</i> | C > A | 0.98 | 11.77 |
| <i>Butorides virescens</i> | C > A | 1.00 | 17.46 |
| <i>Amazilia rutila</i> | C > A | 1.02 | 22.63 |
| <i>Dendroica petechia</i> | A > C | 0.84 | 26.97 |
| D y E | Relación | Diss/ σ | Cum.% |
| <i>Leucophaeus atricilla</i> | D > E | 0.55 | 7.38 |
| <i>Quiscalus mexicanus</i> | D > E | 1.18 | 13.35 |
| <i>Calidris minutilla</i> | D > E | 0.81 | 19.02 |
| <i>Phalacrocorax brasilianus</i> | D > E | 0.69 | 23.93 |
| <i>Actitis macularius</i> | D > E | 1.11 | 27.97 |
| D y F | Relación | Diss/ σ | Cum.% |
| <i>Leucophaeus atricilla</i> | D > F | 0.59 | 7.88 |
| <i>Quiscalus mexicanus</i> | D > F | 1.15 | 13.96 |
| <i>Calidris minutilla</i> | D > F | 0.81 | 20.02 |
| <i>Phalacrocorax brasilianus</i> | D > F | 0.59 | 24.53 |
| <i>Actitis macularius</i> | D > F | 1.11 | 28.72 |

Cuadro 17. Análisis de correspondencia múltiple (ACM) de 19 órdenes taxonómicos en las seis áreas de la zona de estudio. Valores en negritas son los de mayor similitud para cada orden taxonómico.

| | Similitud | | | | | |
|------------------|--------------|--------------|-------------|--------------|--------------|-------------|
| | Área A | Área B | Área C | Área D | Área E | Área F |
| Anseriformes | -4.1 | -6.7 | -4.1 | -18.1 | 162.8 | -5.3 |
| Galliformes | 80.8 | 16.4 | -1.8 | -8.9 | -4.5 | -3.9 |
| Podicipediformes | -0.9 | -1.5 | -0.9 | -1.4 | 20.0 | -0.5 |
| Suliformes | -13.3 | -8.9 | -1.7 | 46.6 | -1.6 | -8.6 |
| Pelecaniformes | -1.3 | 0.5 | 1.9 | -8.5 | 6.8 | 0.7 |
| Accipitriformes | -0.1 | -7.4 | -5.6 | 49.7 | -14.2 | 5.6 |
| Falconiformes | -0.3 | -0.5 | -0.3 | 4.3 | -0.8 | 0.7 |
| Gruiformes | -5.2 | -2.4 | -0.9 | 8.0 | -8.0 | 22.6 |
| Charadriiformes | -131.4 | -196.8 | -129.3 | 237.6 | 5.3 | 4.4 |
| Columbiformes | -5.7 | 360.9 | 8.0 | -38.3 | -16.4 | -10.1 |
| Psittaciformes | 125.5 | 65.6 | -2.6 | -21.5 | -11.0 | -9.5 |
| Cuculiformes | -0.4 | 20.0 | -1.9 | -9.3 | 0.0 | 3.7 |
| Strigiformes | 18.2 | 8.2 | 1.3 | -4.5 | -2.3 | 2.0 |
| Caprimulgiformes | -0.1 | -0.1 | -0.1 | -0.4 | -0.2 | 4.3 |
| Apodiformes | 23.8 | 11.6 | 81.0 | -17.1 | -7.2 | -10.8 |
| Trogoniformes | 34.1 | 4.4 | 7.4 | -7.8 | -2.2 | -3.4 |
| Coraciiformes | 5.3 | 41.4 | 38.2 | -26.2 | -0.1 | -11.2 |
| Piciformes | 52.7 | 15.3 | 39.9 | -18.6 | -9.5 | -8.2 |
| Passeriformes | 113.4 | 40.5 | 92.6 | -163.4 | -7.5 | 8.1 |

Cuadro 18. ACM de siete β 1-gremios en las seis áreas del área de estudio. Valores en negritas son los de mayor similitud para cada β 1-gremio.

| | Similitud | | | | | |
|----|-----------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| | A | B | C | D | E | F |
| G1 | -9521.0 | -155.3 | 93.7 | 201.5 | 9.0 | -0.3 |
| G2 | -41.7 | 66.0 | -41.0 | 89.2 | -2.3 | 10.5 |
| G3 | -15.7 | -7.2 | -10.0 | -10.4 | 109.7 | 0.6 |
| G4 | -1.7 | 5.5 | 12.3 | -2.7 | 0.1 | -2.0 |
| G5 | 83.8 | 14.4 | 130.3 | -118.5 | -7.6 | 4.2 |
| G6 | 272.3 | 607.7 | 53.6 | -179.1 | -80.7 | -62.9 |
| G7 | -10.7 | -13.7 | -10.5 | -6.2 | 15.9 | 50.7 |

Cuadro 19. Comparaciones de cinco variables de hábitat en la P1 con la prueba de U de Mann-Whitney. Valores de p son de pruebas de una sola cola. Interpretaciones marcadas con * indican resultados significativos con $\alpha = 0.05$, con ** $\alpha = 0.01$. Abreviaciones: AB = área basal de árbol; Alt. = altura de árbol; PRV = altura de primera rama viva; SD = cobertura de sub-dosel; D = cobertura de dosel.

| | | AB | Alt. | PRV | SD | D |
|-----|----------------|--------|---------|---------|---------|-------|
| A/B | Z | -0.644 | 0.787 | -3.361 | 1.876 | 0.945 |
| | P | 0.260 | 0.216 | 0.000 | 0.030 | 0.172 |
| | Interpretación | A ~ B | A ~ B | A < B** | A > B* | A ~ B |
| A/C | Z | -1.253 | -2.412 | -5.704 | 2.588 | 0.945 |
| | P | 0.105 | 0.008 | 0.000 | 0.005 | 0.172 |
| | Interpretación | A ~ C | A < C** | A < C** | A > C** | A ~ C |
| B/C | Z | -0.596 | -3.792 | -3.897 | -0.175 | 0.024 |
| | P | 0.276 | 0.000 | 0.000 | 0.431 | 0.491 |
| | Interpretación | B ~ C | B < C** | B < C** | B ~ C | B ~ C |
| n | | 80 | 80 | 80 | 27 | 27 |

Cuadro 20. Comparaciones de cinco variables de hábitat en la P2 con la prueba de U de Mann-Whitney. Valores de P son de pruebas de una sola cola. Interpretaciones marcadas con * indican resultados significativos con $\alpha = 0.05$, con ** $\alpha = 0.01$. Abreviaciones: TULG = tular y gramíneas.

| | | TULG <1m | TULG >1m | Hierbas <1m | Hierbas >1m | Flotante |
|-----|----------------|----------|----------|-------------|-------------|----------|
| D/E | Z | 0.017 | -5.301 | 0.354 | -3.417 | -2.594 |
| | P | 0.493 | 0.000 | 0.362 | 0.000 | 0.005 |
| | Interpretación | D ≈ E | D < E** | D ≈ E | D < E** | D < E** |
| D/F | Z | -1.418 | -3.417 | -2.162 | -4.561 | -4.325 |
| | P | 0.078 | 0.000 | 0.015 | 0.000 | 0.000 |
| | Interpretación | D ≈ F | D < F** | D < F* | D < F** | D < F** |
| E/F | Z | -1.507 | 2.510 | -2.201 | -1.374 | -2.055 |
| | P | 0.066 | 0.006 | 0.014 | 0.085 | 0.020 |
| | Interpretación | E ≈ F | E > F** | E < F* | E ≈ F | E < F* |
| n | | 30 | 30 | 30 | 30 | 30 |

Cuadro 21. Autocorrelación entre los sitios de conteos dentro de P1. Los valores de Rho corresponden a la correlación entre las clases de distancia y la similitud de comunidades avifaunísticas y la similitud en componentes de hábitat de la parcela 1.

| Distancia | Frecuencia | Rho aves | <i>P</i> aves | Rho hábitat | <i>P</i> hábitat |
|-----------|------------|----------|---------------|-------------|------------------|
| 0-200 | 5 | -0.537 | 1** | -0.367 | 0.961* |
| 201-400 | 12 | -0.096 | 0.699 | 0.25 | 0.066 |
| 401-600 | 12 | 0.386 | 0.011* | 0.102 | 0.254 |
| 601-800 | 4 | 0.255 | 0.071 | -0.051 | 0.64 |
| 801-1000 | 3 | -0.005 | 0.512 | -0.111 | 0.768 |

* = significativa y ** = muy significativa, en ambos casos antes de la corrección de Bonferroni

Cuadro 22. Autocorrelación entre los sitios de conteos dentro de P2. Los valores de Rho corresponden a la correlación entre las clases de distancia y la similitud de comunidades avifaunísticas y la similitud en componentes de hábitat de la parcela 2.

| Distancia | Frecuencia | Rho aves | <i>P</i> aves | Rho hábitat | <i>P</i> hábitat |
|-----------|------------|----------|---------------|-------------|------------------|
| 101-200 | 9 | -0.528 | 0.997* | -0.225 | 0.926 |
| 201-300 | 9 | 0.182 | 0.129 | 0.182 | 0.122 |
| 301-400 | 9 | 0.164 | 0.16 | 0.207 | 0.082 |
| 401-500 | 6 | 0.1 | 0.271 | -0.072 | 0.68 |
| 501-600 | 3 | 0.15 | 0.2 | -0.16 | 0.805 |

* = significativa y ** = muy significativa, en ambos casos antes de la corrección de Bonferroni

Los cuadros 21 y 22 incluyen las frecuencias observadas para las clases de distancia y los valores de *P* de cada Rho, estos calculados con 999 permutaciones. Se consideran como significativos aquellos valores de $P < 0.05$ (autocorrelación positiva) o $P > 0.95$ (autocorrelación negativa) y como muy significativo los valores de $P < 0.01$ o $P > 0.99$.

Cuadro 23. Correlación entre variables de hábitat y similitud de especies, órdenes y β 1-gremios de aves en el estudio global ($n = 18$). Apéndice 5 contiene las variables de hábitat.

| | | |
|-------------------|-----------|----------------------------------|
| Especies | Rho | 0.898 |
| | <i>P</i> | <0.001 |
| | Variables | 3, 5, 6, 7 & 8 |
| Órdenes | Rho | 0.796 |
| | <i>P</i> | <0.001 |
| | Variables | 1, 2, 3, 4 & 6 3, 5, 6, 7 & 8 |
| β 1-gremios | Rho | 0.832 |
| | <i>P</i> | <0.001 |
| | Variables | 3, 5, 6, 7 & 8 |

Cuadro 24. Correlación entre variables de hábitat y similitud de especies, órdenes y β 1-gremios de aves en la P1 ($n = 9$). Apéndice 5 contiene las variables de hábitat.

| | | |
|-------------------|-----------|-------------|
| Especies | Rho | 0.706 |
| | <i>P</i> | 0.006 |
| | Variables | 3, 5 & 6 |
| Órdenes | Rho | 0.584 |
| | <i>P</i> | <0.001 |
| | Variables | 3, 5 & 6 |
| β 1-gremios | Rho | 0.445 |
| | <i>P</i> | 0.143 |
| | Variables | 3, 5, 6 & 7 |

Cuadro 25. La correlación entre variables de hábitat y similitud de especies, órdenes y β 1-gremios de aves en la P2 ($n = 9$). Apéndice 5 contiene las variables de hábitat.

| | | |
|-------------------|-----------|-------------|
| Especies | Rho | 0.715 |
| | <i>P</i> | 0.009 |
| | Variables | 4 & 6 |
| Órdenes | Rho | 0.462 |
| | <i>P</i> | 0.246 |
| | Variables | 5, 6, 7 & 9 |
| β 1-gremios | Rho | 0.438 |
| | <i>P</i> | 0.414 |
| | Variables | 5, 6 & 7 |

Apéndice 1. Distribución de 185 especies en 18 ordenes, 44 familias y 137 géneros.

| Ordenes | Familias |
|------------------------------|---|
| Anseriformes (1 familia) | Anatidae (6 especies en 3 géneros) |
| Galliformes (1 familia) | Cracidae (1 especie) |
| Podicipediformes (1 familia) | Podicipedidae (2 especies en 2 géneros) |
| Pelecaniformes (4 familias) | Pelecanidae (2 especies en 1 género) |
| | Phalacrocoracidae (1 especie) |
| | Anhingidae (1 especie) |
| | Fregatidae (1 especie) |
| Ciconiiformes (3 familias) | Ardeidae (13 especies en 9 géneros) |
| | Threskiornithidae (3 especies en 3 géneros) |
| | Ciconiidae (1 especie) |
| Falconiformes (3 familias) | Cathartidae (2 especies en 2 géneros) |
| | Accipitridae (5 especies en 4 géneros) |
| | Falconidae (2 especies en 2 géneros) |
| Gruiformes (2 familias) | Rallidae (4 especies en 4 géneros) |
| | Aramidae (1 especie) |
| Charadriiformes (6 familias) | Charadriidae (7 especies en 2 géneros) |
| | Haematopodidae (1 especie) |
| | Recurvirostridae (2 especies en 2 géneros) |
| | Jacanidae (1 especie) |
| | Scolopacidae (18 especies en 9 géneros) |
| | Laridae (11 especies en 8 géneros) |
| Columbiformes (1 familia) | Columbidae (5 especies en 4 géneros) |
| Psittaciformes (1 familia) | Psittacidae (3 especies en 2 géneros) |
| Cuculiformes (1 familia) | Cuculidae (4 especies en 4 géneros) |
| Strigiformes (1 familia) | Strigidae (2 especies en 2 géneros) |
| Caprimulgiformes (1 familia) | Caprimulgidae (4 especies en 2 géneros) |
| Apodiformes (2 familias) | Apodidae (3 especies en 3 géneros) |
| | Trochilidae (3 especies en 3 géneros) |
| Trogoniformes (1 familia) | Trogonidae (1 especie) |
| Coraciiformes (2 familias) | Momotidae (1 especie) |
| | Alcedinidae (4 especies en 2 géneros) |
| Piciformes (1 familia) | Picidae (3 especies en 3 géneros) |
| Passeriformes (12 familias) | Tyrannidae (15 especies en 11 géneros) |
| | Vireonidae (4 especies en 1 género) |
| | Corvidae (1 especie) |
| | Hirundinidae (5 especies en 5 géneros) |

Apéndice 1. Continúa.

| Ordenes | Familias |
|--------------------------|---|
| Passeriformes (continúa) | Troglodytidae (3 especies en 2 géneros) Sylviidae (2 especies en 1 género) Turdidae (2 especies en 2 géneros) Parulidae (12 especies en 9 géneros) Emberizidae (6 especies en 5 géneros) Cardinalidae (6 especies en 5 géneros) Icteridae (9 especies en 6 géneros) Fringillidae (1 especie) |

Apéndice 2. Lista de las 185 especies de aves observadas en interacción con el sistema lagunar La Ventanilla-Tonameca de 2006 a 2010. Se presentan en la nomenclatura taxonómica de la Unión de Ornitólogos Americanos (2011) y los nombres comunes son aquellos aportados por Howell & Webb (1995). Los valores de abundancia provienen de conteos estandarizados de 20 minutos, el símbolo *se indica que las especies no fueron registradas con conteos y ** indica registros únicamente a través de captura durante el muestreo por Bojorges-Baños & Buenrostro-Silva (2008).

Abreviaturas: Estac. = estacionalidad, R = residente, RE residente errante, M = migratorio, T = transitorio, ME = migratorio errante, TE = transitorio errante, Habs. = hábitos alimentarios, A = acuático, T = terrestre y Rz = rapaz.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|--|------------|-----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| ANSERIFORMES | | | | | |
| Anatidae | | | | | |
| <i>Dendrocygna autumnalis</i> Pijiji aliblanco | * | 14 | 14 | R | A |
| <i>Dendrocygna bicolor</i> Pijiji canelo | 0 | 16 | 16 | R | A |
| <i>Branta bernicla</i> Branta | 0 | 4 | 4 | ME | A |
| <i>Anas americana</i> Pato chalcuán | 0 | * | * | M | A |
| <i>Anas discors</i> Cerceta aliazul | 0 | 75 | 75 | M | A |
| <i>Anas clypeata</i> Pato cucharón norteño | 0 | * | * | M | A |
| GALLIFORMES | | | | | |
| Cracidae | | | | | |
| <i>Ortalis poliocephala</i> Chachalaca mexicana | 40 | * | 40 | R | T |
| PODICIPEDIFORMES | | | | | |
| Podicipedidae | | | | | |
| <i>Tachybaptus dominicus</i> Zambullidor menor | 3 | 82 | 85 | R | A |
| <i>Podilymbus gigas</i> Zambullidor piquipinto | 0 | 28 | 28 | M | A |
| CICONIIFORMES | | | | | |
| Ciconiidae | | | | | |
| <i>Mycteria americana</i> Cigüeña americana | 2 | 1 | 3 | R | A |
| SULIFORMES | | | | | |
| Fregatidae | | | | | |
| <i>Fregata magnificens</i> Fragata magnífica | 0 | 10 | 10 | R | A |
| Phalacrocoracidae | | | | | |
| <i>Phalacrocorax brasilianus</i> Cormorán neotropical | 21 | 285 | 306 | R | A |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|---|------------|-----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| Anhingidae | | | | | |
| <i>Anhinga anhinga</i> | 69 | 6 | 75 | R | A |
| <i>Anhinga americana</i> | | | | | |
| PELECANIFORMES | | | | | |
| Pelecanidae | | | | | |
| <i>Pelecanus erythrorhynchos</i> Pelicano blanco americano | 0 | * | * | M | A |
| <i>Pelecanus occidentalis</i> Pelicano café | 1 | 118 | 119 | T | A |
| Ardeidae | | | | | |
| <i>Ixobrychus exilis</i> Avetorito americano | * | 4 | 4 | M | A |
| <i>Tigrisoma mexicanum</i> Garza-tigre gorjinuda | 2 | 0 | 2 | R | A |
| <i>Ardea herodias</i> Garzón cenizo | 1 | 8 | 9 | M | A |
| <i>Ardea alba</i> Garza grande | 58 | 116 | 174 | R | A |
| <i>Egretta thula</i> Garza nivea | 307 | 260 | 567 | R | A |
| <i>Egretta caerulea</i> Garza azul | 7 | 29 | 36 | R | A |
| <i>Egretta tricolor</i> Garza tricolor | 10 | 55 | 65 | R | A |
| <i>Egretta rufescens</i> Garza rojiza | 0 | 5 | 5 | M | A |
| <i>Bubulcus ibis</i> Garza ganadera | 218 | 4 | 222 | R | A |
| <i>Butorides virescens</i> Garza verde | 252 | 79 | 331 | R | A |
| <i>Nycticorax nycticorax</i> Garza-nocturna coroninegra | * | 4 | 4 | M | A |
| <i>Nyctanassa violacea</i> Garza-nocturna cononiclara | 11 | 28 | 39 | R | A |
| <i>Cochlearius cochlearius</i> Garza cucharón | 61 | * | 61 | R | A |
| Threskiornithidae | | | | | |
| <i>Eudocimus albus</i> Ibis blanco | 27 | 81 | 108 | R | A |
| <i>Plegadis chihi</i> Ibis cariblanco | 0 | 5 | 5 | M | A |
| <i>Platalea ajaja</i> Espátula rosada | * | 37 | 37 | R | A |
| ACCIPITRIFORMES | | | | | |
| Cathartidae | | | | | |
| <i>Coragyps atratus</i> Zopilote negro | 6 | 99 | 105 | R | T |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|---|------------|----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| <i>Cathartes aura</i> Aura cabecirroja | 1 | 17 | 18 | R | T |
| Pandionidae | | | | | |
| <i>Pandion haliaetus</i> Gavilán pescador | 0 | 3 | 3 | M | Rz |
| Accipitridae | | | | | |
| <i>Geranospiza caerulescens</i> Gavilán zancudo | * | 0 | * | R | Rz |
| <i>Buteogallus anthracinus</i> Aguililla negra menor | 5 | 3 | 8 | R | Rz |
| <i>Buteo magnirostris</i> Aguililla caminera | 4 | 0 | 4 | R | Rz |
| <i>Buteo nitidus</i> Aguililla gris | * | 0 | * | R | Rz |
| FALCONIFORMES | | | | | |
| Falconidae | | | | | |
| <i>Caracara cheriway</i> Carcara común | 0 | 4 | 4 | R | Rz |
| <i>Herpetotheres cachinnans</i> Halcón guaco | * | 0 | * | R | Rz |
| <i>Falco peregrinus</i> Halcón peregrino | 0 | 4 | 4 | M | Rz |
| GRUIFORMES | | | | | |
| Rallidae | | | | | |
| <i>Porzana carolina</i> Polluela sora | * | * | * | M | A |
| <i>Porphyrio martinica</i> Gallineta morada | 21 | 35 | 56 | R | A |
| <i>Gallinula chloropus</i> Gallineta común | 5 | 71 | 76 | R | A |
| <i>Fulica americana</i> Gallareta americana | * | 59 | 59 | M | A |
| Aramidae | | | | | |
| <i>Aramus guarauna</i> Carao | 1 | 0 | 1 | RE | A |
| CHARADRIIFORMES | | | | | |
| Charadriidae | | | | | |
| <i>Pluvialis squatarola</i> Chorlo gris | 0 | 5 | 5 | M | A |
| <i>Pluvialis dominica</i> Chorlo-dorado americano | 0 | 1 | 1 | T | A |
| <i>Charadrius collaris</i> Chorlito collarejo | 0 | 67 | 67 | R | A |
| <i>Charadrius alexandrinus</i> Chorlito nivéo | 0 | 92 | 92 | M | A |
| <i>Charadrius wilsonia</i> Chorlito piquigruoso | 0 | 31 | 31 | M | A |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|--|------------|-----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| <i>Charadrius semipalmatus</i> Chorlito semipalmado | 0 | 77 | 77 | M | A |
| <i>Charadrius vociferus</i> Chorlito tildío | 0 | * | * | M | A |
| Haematopodidae | | | | | |
| <i>Haematopus palliatus</i> Ostrero americano | 0 | 8 | 8 | R | A |
| Recurvirostridae | | | | | |
| <i>Himantopus mexicanus</i> Candelero americano | * | 292 | 292 | R | A |
| <i>Recurvirostra americana</i> Avoceta americana | 0 | 11 | 11 | M | A |
| Jacanidae | | | | | |
| <i>Jacana spinosa</i> Jacana mesoamericana | 66 | 302 | 368 | R | A |
| Scolopacidae | | | | | |
| <i>Actitis macularius</i> Playero alzacolita | 3 | 143 | 146 | M | A |
| <i>Tringa solitaria</i> Playero solitario | 0 | * | * | M | A |
| <i>Tringa melanoleuca</i> Patamarilla mayor | 0 | 90 | 90 | M | A |
| <i>Tringa semipalmata</i> Playero pihuihui | 0 | 77 | 77 | M | A |
| <i>Tringa flavipes</i> Patamarilla menor | 0 | 22 | 22 | M | A |
| <i>Bartramia longicauda</i> Zarapito ganga | 0 | * | * | T | A |
| <i>Numenius phaeopus</i> Zarapito trinador | 0 | 27 | 27 | R | A |
| <i>Limosa fedoa</i> Picopando canelo | 0 | 16 | 16 | M | A |
| <i>Arenaria interpres</i> Vuelvepiedras rojizo | 0 | 3 | 3 | M | A |
| <i>Calidris alba</i> Playero blanco | 0 | 32 | 32 | M | A |
| <i>Calidris pusilla</i> Playerito semipalmado | 0 | * | * | TE | A |
| <i>Calidris mauri</i> Playerito occidental | 0 | 17 | 17 | M | A |
| <i>Calidris minutilla</i> Playerito mínimo | 0 | 583 | 583 | M | A |
| <i>Calidris melanotos</i> Playero pectoral | 0 | 1 | 1 | T | A |
| <i>Calidris himantopus</i> Playero zancudo | 0 | * | * | M | A |
| <i>Limnodromus griseus</i> Costurero piquicorto | 0 | 24 | 24 | M | A |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|---|------------|------|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| <i>Limnodromus scolopaceus</i> Costurero piquilargo | 0 | 13 | 13 | M | A |
| <i>Phalaropus tricolor</i> Falárapo de Wilson | 0 | * | * | T | A |
| Laridae | | | | | |
| <i>Leucophaeus atricilla</i> Gaviota reidora | 0 | 1013 | 1013 | M | A |
| <i>Leucophaeus pipixcan</i> Gaviota de Franklin | 0 | 11 | 11 | T | A |
| <i>Sternula antillarum</i> Golondrina-marina mínima | 0 | 21 | 21 | R | A |
| <i>Gelochelidon nilotica</i> Golondrina-marina piquigruesa | 0 | * | * | M | A |
| <i>Hydroprogne caspia</i> Golondrina-marina caspica | 0 | 2 | 2 | M | A |
| <i>Chlidonias niger</i> Golondrina-marina negra | 0 | 37 | 37 | M | A |
| <i>Sterna hirundo</i> Golondrina-marina común | 0 | 3 | 3 | R | A |
| <i>Thalasseus maximus</i> Golondrina-marina real | 0 | 68 | 68 | M | A |
| <i>Thalasseus sandvicensis</i> Golondrina-marina de Sandwich | 0 | 3 | 3 | T | A |
| <i>Thalasseus elegans</i> Golondrina-marina elegante | 0 | 63 | 63 | T | A |
| <i>Rynchops niger</i> Rayador americano | 0 | 50 | 50 | M | A |
| COLUMBIFORMES | | | | | |
| Columbidae | | | | | |
| <i>Patagioenas flavirostris</i> Paloma morada | 186 | * | 186 | R | T |
| <i>Zenaida asiatica</i> Paloma aliblanca | 5 | 0 | 5 | R | T |
| <i>Columbina inca</i> Tórtola colilarga | 7 | 32 | 39 | R | T |
| <i>Columbina talpacoti</i> Tórtola rojiza | 9 | 18 | 27 | R | T |
| <i>Leptotila verreauxi</i> Paloma arroyera | 13 | 3 | 16 | R | T |
| PSITTACIFORMES | | | | | |
| Psittacidae | | | | | |
| <i>Aratinga canicularis</i> Perico frentinaranja | 92 | 0 | 92 | R | T |
| <i>Amazona albifrons</i> Loro frentiblanco | 91 | 0 | 91 | R | T |
| <i>Amazona oratrix</i> Loro cabeciamarillo | * | 0 | * | R | T |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|---|------------|----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| CUCULIFORMES | | | | | |
| Cuculidae | | | | | |
| <i>Piaya cayana</i> Cuco ardilla | 4 | 0 | 4 | R | T |
| <i>Coccyzus minor</i> Cuco manglero | 0 | 4 | 4 | R | T |
| <i>Morococcyx erythropygus</i> Cuco-terrestre menor | 0 | 1 | 1 | R | T |
| <i>Crotophaga sulcirostris</i> Garrapatero pijuy | 44 | 58 | 102 | R | T |
| STRIGIFORMES | | | | | |
| Strigidae | | | | | |
| <i>Glaucidium brasilianum</i> Tecolotito común | 27 | 0 | 27 | R | Rz |
| <i>Ciccaba virgata</i> Búho café | * | 0 | * | R | Rz |
| CAPRIMULGIFORMES | | | | | |
| Caprimulgidae | | | | | |
| <i>Chordeiles acutipennis</i> Chotacabras menor | 0 | 2 | 2 | M | T |
| <i>Chordeiles minor</i> Chotacabras mayor | 0 | 2 | 2 | T | T |
| <i>Nyctidromus albicollis</i> Tapacaminos picuyo | * | * | * | R | T |
| <i>Caprimulgus ridgwayi</i> Tapacaminos préstame-tu-cuchillo | 0 | * | * | R | T |
| APODIFORMES | | | | | |
| Apodidae | | | | | |
| <i>Cypseloides niger</i> Vencejo negro | 0 | 4 | 4 | M | T |
| <i>Streptoprocne zonaris</i> Vencejo cuelliblanco | 4 | 13 | 17 | R | T |
| <i>Chaetura vauxi</i> Vencejo de Vaux | 1 | * | 1 | R | T |
| Trochilidae | | | | | |
| <i>Amazilia rutila</i> Colibri canelo | 120 | 14 | 134 | R | T |
| <i>Heliomaster constantii</i> Picolargo coronioscuro | * | 0 | * | R | T |
| <i>Archilochus colubris</i> Colibri gorjirrubí | * | * | * | M | T |
| TROGONIFORMES | | | | | |
| Trogonidae | | | | | |
| <i>Trogon citreolus</i> Trogon citrino | 43 | 10 | 53 | R | T |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|---|------------|----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| CORACIIFORMES | | | | | |
| Momotidae | | | | | |
| <i>Momotus mexicanus</i> Momoto coronicafé | 1 | 2 | 3 | R | T |
| Alcedinidae | | | | | |
| <i>Megaceryle torquata</i> Martin-pescador collarejo | 82 | 8 | 90 | R | A |
| <i>Megaceryle alcyon</i> Martin-pescador norteño | 18 | 11 | 29 | M | A |
| <i>Chloroceryle amazona</i> Martin-pescador amazona | * | 1 | 1 | R | A |
| <i>Chloroceryle americana</i> Martin-pescador verde | 178 | 29 | 207 | R | A |
| PICIFORMES | | | | | |
| Picidae | | | | | |
| <i>Melanerpes chrysogenys</i> Carpintero cachetidorado | 77 | 0 | 77 | R | T |
| <i>Dryocopus lineatus</i> Carpintero lineado | 45 | 0 | 45 | R | T |
| <i>Campephilus guatemalensis</i> Carpintero piquiclaro | * | 0 | * | R | T |
| PASSERIFORMES | | | | | |
| Tyrannidae | | | | | |
| <i>Camptostoma imberbe</i> Mosquerito lampino norteño | 5 | 0 | 5 | R | T |
| <i>Contopus sordidulus</i> Pibí occidental | * | 3 | 3 | T | T |
| <i>Empidonax albigularis</i> Mosquero gorjiblanco | 1 | * | 1 | M | T |
| <i>Empidonax traillii</i> Mosquero saucero | 18 | 18 | 36 | M | T |
| <i>Empidonax difficilis</i> Mosquero occidental | 28 | 9 | 37 | M | T |
| <i>Pyrocephalus rubinus</i> Mosquero cardenal | 0 | * | * | RE | T |
| <i>Attila spadiceus</i> Atila rabadilla-brillante | 2 | 0 | 2 | R | T |
| <i>Myiarchus tyrannulus</i> Copetón tirano | 5 | 0 | 5 | R | T |
| <i>Pitangus sulphuratus</i> Luis grande | 119 | 29 | 148 | R | T |
| <i>Megarynchus pitangua</i> Luis piquigrueso | 1 | 0 | 1 | R | T |
| <i>Myiozetetes similis</i> Luis gregario | 103 | 1 | 104 | R | T |
| <i>Tyrannus melancholicus</i> Tirano tropical | 109 | 42 | 151 | R | T |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|---|------------|-----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| <i>Tyrannus crassirostris</i> Tirano piquigrueso | 4 | 1 | 5 | R | T |
| <i>Tyrannus forficatus</i> Tirano-tirejeta rosado | 0 | 2 | 2 | M | T |
| <i>Pachyramphus aglaiae</i> Cabezón degollado | 4 | 0 | 4 | R | T |
| Vireonidae | | | | | |
| <i>Vireo belli</i> Vireo de Bell | 1 | 16 | 17 | R | T |
| <i>Vireo hypochryseus</i> Vireo dorado | 2 | 0 | 2 | R | T |
| <i>Vireo gilvus</i> Vireo gorjeador | 1 | 0 | 1 | R | T |
| <i>Vireo flavoviridis</i> Vireo amarillo-verdoso | * | 0 | * | M | T |
| Corvidae | | | | | |
| <i>Calocitta formosa</i> Urraca-hermosa cariblanca | 67 | 0 | 67 | R | T |
| Hirundinidae | | | | | |
| <i>Progne chalybea</i> Martín pechigris | 13 | 47 | 60 | R | T |
| <i>Tachycineta albilinea</i> Golondrina manglera | 14 | 70 | 84 | R | T |
| <i>Stelgidopteryx serripennis</i> Golondrina-aliserraada norteña | 81 | 155 | 236 | R | T |
| <i>Petrochelidon pyrrhonota</i> Golondrina risquera | 0 | 32 | 32 | T | T |
| <i>Hirundo rustica</i> Golondrina ranchera | 4 | 37 | 41 | M | T |
| Troglodytidae | | | | | |
| <i>Campylorhynchus rufinucha</i> Matraca rufinucha | 98 | 134 | 232 | R | T |
| <i>Thryothorus pleurostictus</i> Saltapared vientre-barrado | 124 | 44 | 168 | R | T |
| <i>Thryothorus felix</i> Saltapared feliz | ** | 93 | 93 | R | T |
| Poliophtilidae | | | | | |
| <i>Poliophtila caerulea</i> Perlita grisilla | ** | 0 | ** | M | T |
| <i>Poliophtila albiloris</i> Perlita cejiblanca | 0 | 5 | 5 | R | T |
| Turdidae | | | | | |
| <i>Catharus ustulatus</i> Zorzalito de Swainson | 0 | 1 | 1 | M | T |
| <i>Turdus rufopalliatus</i> Zorzal dorsirrufo | 52 | 2 | 54 | R | T |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | Estac. | Habs. |
|---|------------|-----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | | |
| Parulidae | | | | | |
| <i>Oreothlypis celata</i> Chipe corona-naranja | 1 | 5 | 6 | M | T |
| <i>Oreothlypis ruficapilla</i> Chipe de Nashville | 0 | 2 | 2 | M | T |
| <i>Parula americana</i> Parula norteña | 5 | 0 | 5 | M | T |
| <i>Dendroica petechia</i> Chipe amarillo | 160 | 43 | 203 | M | T |
| <i>Dendroica magnolia</i> Chipe de magnolia | ** | 0 | ** | M | T |
| <i>Dendroica dominica</i> Chipe gorjiamarillo | 3 | 0 | 3 | M | T |
| <i>Mniotilta varia</i> Chipe trepador | 22 | 1 | 23 | M | T |
| <i>Setophaga ruticilla</i> Pavito migratorio | 63 | 1 | 64 | M | T |
| <i>Protonotaria citrea</i> Chipe protonotario | 1 | 0 | 1 | T | T |
| <i>Parkesia noveboracensis</i> Chipe-suelero charquero | 76 | 22 | 98 | M | T |
| <i>Oporornis tolmiei</i> Chipe de Tolmie | ** | 1 | 1 | M | T |
| <i>Geothlypis trichas</i> Mascarita común | 19 | 109 | 128 | M | T |
| Emberizidae | | | | | |
| <i>Saltator coerulescens</i> Saltator grisáceo | 0 | 10 | 10 | R | T |
| <i>Volatinia jacarina</i> Semillero brincador | 0 | 1 | 1 | R | T |
| <i>Sporophila torqueola</i> Semillero collarejo | 0 | 14 | 14 | R | T |
| <i>Sporophila minuta</i> Semillero pechicanelo | * | 37 | 37 | R | T |
| <i>Arremonops rufivirgatus</i> Gorrion olivaceo | ** | 0 | ** | R | T |
| <i>Passerculus sandwichensis</i> Gorrion sabanero | 0 | * | * | M | T |
| Cardinalidae | | | | | |
| <i>Piranga rubra</i> Tángara roja | * | 0 | * | M | T |
| <i>Cardinalis cardinalis</i> Cardenal norteño | 0 | 7 | 7 | R | T |
| <i>Granatellus venustus</i> Granatelo mexicano | 0 | 1 | 1 | R | T |
| <i>Cyanocompsa parellina</i> Colorín azulinegro | 0 | * | * | R | T |

Apéndice 1. Continúa.

| TAXÓN | ABUNDANCIA | | | | |
|---|------------|-----|--------|--------|-------|
| | P1 | P2 | Global | Estac. | Habs. |
| <i>Passerina leclancherii</i> Colorín pechinaranja | 2 | 1 | 3 | R | T |
| <i>Passerina ciris</i> Colorín sietecolores | * | 0 | * | M | T |
| Icteridae | | | | | |
| <i>Agelaius phoeniceus</i> Tordo sargento | 0 | 29 | 29 | R | T |
| <i>Dives dives</i> Tordo cantor | 2 | 0 | 2 | R | T |
| <i>Quiscalus mexicanus</i> Zanate mayor | 3966 | 389 | 4355 | R | T |
| <i>Molothrus aeneus</i> Vaquero ojirrojo | 971 | 7 | 978 | R | T |
| <i>Icterus spurius</i> Bolsero castaño | 6 | 80 | 86 | M | T |
| <i>Icterus pustulatus</i> Bolsero dorsirrayado | 32 | 8 | 40 | R | T |
| <i>Icterus pectoralis</i> Bolsero pechimanchado | 80 | 30 | 110 | R | T |
| <i>Icterus gularis</i> Bolsero de altamira | 1 | 2 | 3 | R | T |
| <i>Cacicus melanicterus</i> Cacique mexicano | 165 | 0 | 165 | R | T |
| Fringillidae | | | | | |
| <i>Euphonia affinis</i> Eufonia gorjinegro | * | 3 | 3 | R | T |

Apéndice 3. Asignación de 143 especies a los β 1-gremios (1-7) basado en el análisis cluster de las variables 1 a 16. Los componentes de hábitat que constan las variables están listado en el cuadro 11 y las secuencia de especies dentro de cada gremio es alfabética.

| β1-gremio 1 | Variables | β1-gremio 2 | Variables |
|-------------------------------------|------------------|-------------------------------------|------------------|
| <i>Ch. niger</i> | 9,12 | <i>A. macularius</i> | 2,7,12,13 |
| <i>E. rufescens</i> | 10,12 | <i>A. interpres</i> | 6,7,13 |
| <i>F. magnificens</i> | 9 | <i>C. alba</i> | 6,7,12,13 |
| <i>H. mexicanus</i> | 9,12 | <i>C. mauri</i> | 6,7,12 |
| <i>H. caspia</i> | 9,10,12 | <i>C. minutilla</i> | 7,12 |
| <i>L. atricilla</i> | 7,9,13 | <i>C. cheriway</i> | 7,13,16 |
| <i>L. pipixcan</i> | 7,9,12 | <i>C. aura</i> | 6,13,16 |
| <i>L. griseus</i> | 8,12 | <i>Ch. alexandrinus</i> | 6,7,13 |
| <i>L. scolopaceus</i> | 8,12 | <i>Ch. collaris</i> | 6,7,13 |
| <i>L. fedoa</i> | 8,12 | <i>Ch. semipalmatus</i> | 6,7,13 |
| <i>N. phaeopus</i> | 7,8,12 | <i>Ch. wilsonia</i> | 6,7,13 |
| <i>P. occidentalis</i> | 9,10,11,12,13 | <i>C. atratus</i> | 6,7,13,16 |
| <i>P. ajaja</i> | 10,12 | <i>H. palliatus</i> | 7,13 |
| <i>R. americana</i> | 8,9,10,12 | <i>P. dominica</i> | 7,12 |
| <i>R. niger</i> | 9,12 | <i>P. squatarola</i> | 7,12 |
| <i>S. hirundo</i> | 9,10,12 | | |
| <i>S. antillarum</i> | 9,10,12 | | |
| <i>T. elegans</i> | 9,10,12 | | |
| <i>T. maximus</i> | 9,10,12 | | |
| <i>T. sandvicensis</i> | 9,10,12 | | |
| <i>T. flavipes</i> | 9,10,12 | | |
| <i>T. melanoleuca</i> | 9,10,12,13 | | |
| <i>T. semipalmata</i> | 7,8,9,10,12,13 | | |

Apéndice 3. Continúa.

| β1-gremio 3 | Variables | β1-gremio 5 | Variables |
|-----------------------|------------------|--------------------------|--------------------|
| <i>A. discors</i> | 2,9,11,12 | <i>A. phoeniceus</i> | 3,14 |
| <i>A. guarauna</i> | 2,7,14 | <i>A. rutila</i> | 3,4,5,14,15 |
| <i>B. bernicla</i> | 2,11 | <i>B. ibis</i> | 3,15 |
| <i>D. autumnalis</i> | 2,9,12,15 | <i>C. rufinucha</i> | 3,4,14,15 |
| <i>D. bicolor</i> | 2,9,12,14,15 | <i>C. cardinalis</i> | 3,14 |
| <i>F. americana</i> | 2,9,11,14 | <i>C. ustulatus</i> | 3,4,14,15 |
| <i>G. chloropus</i> | 2,9,14 | <i>C. minor</i> | 3,4,15 |
| <i>J. spinosa</i> | 2,7,9,14 | <i>C. inca</i> | 3,6,7,14,15 |
| <i>P. martinica</i> | 2,9,14 | <i>C. talpacoti</i> | 3,6,7,14,16 |
| β1-gremio 4 | Variables | <i>C. sulcirostris</i> | 3,4,14,15 |
| <i>A. anHINGA</i> | 10,15 | <i>D. petechia</i> | 3,4,5,14,15 |
| <i>A. alba</i> | 10,15 | <i>E. difficilis</i> | 3,4,5,14,15 |
| <i>A. herodius</i> | 10,15 | <i>E. traillii</i> | 3,4,5,14,15 |
| <i>B. virescens</i> | 9,10,14,15 | <i>G. trichas</i> | 3,14 |
| <i>Ch. amazona</i> | 10,14,15 | <i>I. gularis</i> | 3,4,5,15 |
| <i>Ch. americana</i> | 10,14,15 | <i>I. pectoralis</i> | 3,4,5,14,15 |
| <i>C. cochlearius</i> | 9,10,15 | <i>I. pustulatus</i> | 3,4,5,14,15 |
| <i>E. caerulea</i> | 10,15 | <i>I. spurius</i> | 3,4,14,15 |
| <i>E. thula</i> | 10,15 | <i>L. verreauxi</i> | 3,7,14,15 |
| <i>E. tricolor</i> | 10,15 | <i>M. varia</i> | 4,15 |
| <i>E. albus</i> | 8,10,15 | <i>M. aeneus</i> | 3,4,14,15 |
| <i>I. exilis</i> | 9,10,14 | <i>M. mexicanus</i> | 3,4,15 |
| <i>M. alcyon</i> | 10,15 | <i>M. erythropygus</i> | 3,14 |
| <i>M. torquata</i> | 10,15 | <i>M. tyrannulus</i> | 3,4,5,14,15 |
| <i>M. americana</i> | 8,15 | <i>P. noveboracensis</i> | 3,7,14 |
| <i>N. violacea</i> | 10,15 | <i>P. leclancherii</i> | 3,14 |
| <i>N. nycticorax</i> | 10,15 | <i>P. sulphuratus</i> | 3,4,5,14,15 |
| <i>P. haliaetus</i> | 9,10,16 | <i>P. albiloris</i> | 3,14 |
| <i>P. brasilianus</i> | 10,12,13,15 | <i>Q. mexicanus</i> | 3,4,5,6,7,14,15,16 |
| <i>P. gigas</i> | 10,11,14 | <i>S. coerulescens</i> | 3,4,14,15 |
| <i>T. dominicus</i> | 10,11,14 | <i>S. minuta</i> | 3,14 |
| <i>T. mexicanum</i> | 10,15 | <i>S. torqueola</i> | 3,14 |
| | | <i>T. felix</i> | 3,4,14 |
| | | <i>T. pleurostictus</i> | 3,4,14,15 |
| | | <i>T. rufopalliatus</i> | 4,14,15 |
| | | <i>V. celata</i> | 3,14 |
| | | <i>V. ruficapilla</i> | 3,15 |
| | | <i>V. belli</i> | 3,4,14,15 |

Apéndice 3. Continúa.

| β1-gremio 6 | Variables | β1-gremio 7 | Variables |
|-------------------------|------------------|-----------------------|------------------|
| <i>A. albifrons</i> | 5,15 | <i>C. niger</i> | 1 |
| <i>A. canicularis</i> | 5,15 | <i>F. peregrinus</i> | 1,16 |
| <i>B. magnirostris</i> | 15,16 | <i>H. rustica</i> | 1 |
| <i>B. anthracinus</i> | 6,15,16 | <i>P. pyrrhonota</i> | 1 |
| <i>C. melanicterus</i> | 5,15 | <i>P. chalybea</i> | 1,16 |
| <i>C. formosa</i> | 4,5,15 | <i>S. serripennis</i> | 1 |
| <i>C. imberbe</i> | 5,15 | <i>S. zonaris</i> | 1 |
| <i>C. acutipennis</i> | 1,15 | <i>T. albilinea</i> | 1,16 |
| <i>C. sordidulus</i> | 1,14,15 | | |
| <i>D. dominica</i> | 4,5,15 | | |
| <i>D. dives</i> | 5,15 | | |
| <i>D. lineatus</i> | 4,5,15 | | |
| <i>E. affinis</i> | 5,15 | | |
| <i>G. brasilianum</i> | 4,5,15 | | |
| <i>M. pitangua</i> | 5,15 | | |
| <i>M. chrysogenys</i> | 4,5,15 | | |
| <i>M. similis</i> | 4,5,15 | | |
| <i>O. poliocephala</i> | 4,5,15 | | |
| <i>P. americana</i> | 5,15 | | |
| <i>P. flavirostris</i> | 5,15 | | |
| <i>P. cayana</i> | 4,5,15 | | |
| <i>S. ruticilla</i> | 4,5,15 | | |
| <i>T. citreolus</i> | 4,5,15 | | |
| <i>T. crassirostris</i> | 1,5,15 | | |
| <i>T. forficatus</i> | 1,14,15 | | |
| <i>T. melancholicus</i> | 1,5,14,15 | | |
| <i>V. hypochryseus</i> | 5,15 | | |
| <i>Z. asiatica</i> | 4,5,15 | | |

Apéndice 4. Valores de entrada a las tablas de contingencia del análisis de correspondencia múltiple. Se presentan las áreas como columnas y los órdenes taxonómicos (A) y β 1-gremios (B) como filas.

A

| Orden | Área A | Área B | Área C | Área D | Área E | Área F |
|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Anseriformes | 0 | 0 | 0 | 1 | 51 | 2 |
| Galliformes | 14 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Podicipediformes | 0 | 0 | 0 | 2 | 9 | 1 |
| Ciconiiformes | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Suliformes | 1 | 10 | 10 | 133 | 30 | 16 |
| Pelecaniformes | 27 | 60 | 41 | 126 | 107 | 79 |
| Accipitriformes | 5 | 1 | 0 | 65 | 0 | 4 |
| Falconiformes | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 |
| Gruiformes | 0 | 4 | 3 | 11 | 23 | 27 |
| Charadriiformes | 0 | 9 | 0 | 1028 | 367 | 317 |
| Columbiformes | 3 | 98 | 20 | 8 | 6 | 8 |
| Psittaciformes | 28 | 29 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Cuculiformes | 1 | 11 | 0 | 0 | 5 | 8 |
| Strigiformes | 5 | 5 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| Caprimulgiformes | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Apodiformes | 16 | 18 | 25 | 4 | 3 | 0 |
| Trogoniformes | 9 | 6 | 5 | 0 | 1 | 0 |
| Coraciiformes | 13 | 33 | 23 | 4 | 16 | 2 |
| Piciformes | 18 | 16 | 16 | 0 | 0 | 0 |
| Passeriformes | 172 | 199 | 161 | 130 | 155 | 204 |

A. 12 órdenes taxonómicos en las áreas A – F: sumas de $n = 36$ muestras.

B.

| β 1-gremio | A | B | C | D | E | F |
|------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| G1 | 0 | 0 | 0 | 768 | 282 | 197 |
| G2 | 0 | 1 | 0 | 337 | 88 | 120 |
| G3 | 0 | 12 | 3 | 48 | 104 | 38 |
| G4 | 41 | 103 | 74 | 218 | 128 | 93 |
| G5 | 133 | 138 | 149 | 110 | 118 | 155 |
| G6 | 138 | 253 | 81 | 1 | 6 | 9 |
| G7 | 0 | 2 | 0 | 34 | 47 | 57 |

B. Siete β 1-gremios en las áreas A – F: sumas de $n = 36$ muestras.

Apéndice 5. Las variables de hábitat utilizadas en las pruebas de autocorrelación y el análisis de BIOENV para el estudio global y para cada parcela. * = Correspondiente al núcleo de cada sitio de conteo (r = 25m) y ponderado con el complemento de la cobertura de espejo de agua. Abreviaciones: TULG = tular y gramíneas.

Estudio global

| Número de variable | Variable |
|--------------------|---------------------|
| 1 | Número de árboles* |
| 2 | Área de agua |
| 3 | Dosel |
| 4 | Subdosel |
| 5 | TULG <1 m |
| 6 | TULG >1 m |
| 7 | Hierbas <1 m |
| 8 | Hierbas >1 m |
| 9 | Vegetación flotante |

P1

| Número de variable | Variable |
|--------------------|--------------------|
| 1 | Número de árboles* |
| 2 | Área de agua |
| 3 | Dosel |
| 4 | Subdosel |
| 5 | Área basal total* |
| 6 | Altura |
| 7 | Primera rama viva |

P2

| Número de variable | Variable |
|--------------------|---------------------|
| 1 | Número de árboles* |
| 2 | Área de agua |
| 3 | Dosel |
| 4 | Subdosel |
| 5 | TULG <1 m |
| 6 | TULG >1 m |
| 7 | Hierbas <1 m |
| 8 | Hierbas >1 m |
| 9 | Vegetación flotante |