

# Asociaciones espaciales y temporales de aves acuáticas durante los ciclos de mareas diurnas, en la laguna costera Barra de Navidad, del Pacífico central mexicano

Spatio-temporal associations of waterbird species during diurnal tidal cycles in Barra de Navidad coastal lagoon of central Mexican Pacific

Salvador Hernández-Vázquez<sup>1</sup>, Gaspar González-Sansón<sup>1</sup>, Consuelo María Aguilar-Betancourt<sup>1,2</sup> y José Alfredo Castillo-Guerrero<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zona Costera, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Gómez Farías No. 82, San Patricio-Melaque, Municipio de Cihuatlán, Jalisco, CP: 48980, México

<sup>2</sup>Canadian Rivers Institute, 100 Tucker Park Rd, E2L 4A6 Saint John, New Brunswick, NB, Canada

\*Autor de correspondencia: s.hernandez@academicos.udg.mx

**Abstract.** Hydrological dynamics driven by tidal cycles in estuaries affect waterbird distributions and the availability of their prey. To evaluate the effect of tides on waterbird abundance, distribution, and activity, monthly censuses were conducted from March 2011 to February 2012 (12 at high tide and 12 at low tide) along a transect parallel to the edge of Barra de Navidad lagoon, which contains substrates that are used by migratory and resident birds as feeding and resting sites. The lagoon perimeter was divided into four zones; A, B, C, and D. In total, 52 species were identified with 7,775 records at high tide and 68 species with 16,469 records at low tide. At high tide, seabirds (14 species, 3,590 records) and waders (15 species, 2,075 records) predominated, whereas shorebirds (23 species, 5,975 records) and waders (17 species, 5,458 records) predominated at low tide. The seasonal abundance patterns indicated increases in winter (January to March) for all bird groups except ducks and related species (Podicipedidae and Rallidae), which showed low abundances year-round. The tidal cycle significantly affected wader and shorebird abundance, with greater abundance observed during low tides. The greatest waterbird abundance occurred in the mudflats, primarily in those located in the southeastern portion of the lagoon (zone C), which were mainly used as feeding areas during low tides. The information generated in this study can be used to inform decision-making in urban and tourism projects planned for the lagoon to ensure adequate substrate availability for this waterbird species

**Key words:** Coastal wetlands, waterbirds, tides, abundance, distribution

**Resumen.** La dinámica hidrológica originada por los ciclos de marea en estuarios causa cambios en la diversidad, distribución y abundancia de las aves y de sus presas. Para evaluar el efecto de las mareas en la abundancia, distribución y actividad en las aves acuáticas se realizaron conteos mensuales a lo largo de un transecto paralelo al margen de la laguna Barra de Navidad, desde marzo 2011 a febrero 2012 (12 en marea alta y 12 en marea baja). El perímetro de la laguna fue dividido en cuatro zonas con la misma longitud; A, B, C y D. Se identificaron 52 especies con 7.775 registros en marea alta y 68 especies con 16.469 registros en marea baja. En marea alta predominaron las aves marinas (14 especies y 3.590 registros) y zancudas (15 especies y 2.075 registros), y en marea baja fueron las aves playeras (23 especies, 5.975 registros) y las aves zancudas (17 especies, 5.458 registros). La abundancia estacional exhibió patrones similares en todos los grupos de aves, con incrementos invernales (enero a marzo), excepto en los patos y especies afines (Podicipedidae y Rallidae). Los planos lodosos, al sureste de la laguna (zona C), concentraron la mayor abundancia de aves y fueron usados como área de alimentación durante la marea baja. La información generada en el presente estudio puede considerarse como una herramienta para la toma de decisiones en cualquier obra urbana o turística que se pretenda realizar en la laguna, de forma que se pueda asegurar la disponibilidad de sustratos para las aves.

**Palabra clave:** Humedal costero, aves, mareas, abundancia, distribución

## INTRODUCCIÓN

Las lagunas costeras son de los ecosistemas más productivos a nivel mundial (Mitsch & Gosselink 2007) y constituyen un hábitat esencial para varias especies de vertebrados. Para las aves, tanto residentes como migratorias, ofrecen áreas para descanso, alimentación y reproducción (Batzer & Shartz 2006). Uno de los factores importantes que determina los patrones de abundancia y distribución

de las aves es la disponibilidad y abundancia del alimento (Butler *et al.* 2001). Sin embargo, el acceso a las áreas de alimentación está restringido, entre otros factores, por la dinámica hidrológica originada por los ciclos de marea, que cubren o dejan expuestas áreas con sustratos blandos y que influyen en el comportamiento de las presas, como peces e invertebrados (Granadeiro *et al.* 2006, Raposa *et al.* 2009, Calle *et al.* 2016).



La selección de los sitios de alimentación varía entre especies, algunas aves se alimentan siguiendo la línea de marea y en lugares aun cubiertos por el agua, mientras que otras lo hacen en lugares que quedan expuestos al bajar la marea (Granadeiro *et al.* 2006). Estas diferencias se relacionan con características morfológicas de las aves, por ejemplo, Ramli & Norazlimi (2016) mencionan que las especies de aves playeras grandes tienen patas largas que les permiten alimentarse durante marea baja y en lugares cubiertos por el agua, mientras que las aves más pequeñas y con patas más cortas, se alimentan solo durante el pico de marea más bajo, en áreas que quedan expuestas al bajar la marea.

En la costa de Jalisco, México, se encuentra la laguna Barra de Navidad, que es considerada el tercer cuerpo de agua litoral más grande del estado (RAMSAR 2008)<sup>1</sup>. Se distingue de otros cuerpos de agua cercanos por su comunicación permanente con el mar y por el desarrollo de infraestructura urbana y turística a sus alrededores, sobre todo en las partes oeste y noroeste (Hernández-Vázquez *et al.* 2012). Históricamente esta laguna ha tenido modificaciones notables por estas actividades, como la pérdida en la cobertura de manglar (39% entre 1985 y 2000), así como cambios en la topografía del margen de la laguna y sobre todo en los patrones hidrodinámicos (Holland *et al.* 2011, González-Vázquez *et al.* 2014).

En el litoral de Jalisco se han realizado varios estudios relacionados con las aves. Sin embargo, en la laguna Barra de Navidad la información es escasa, con algunos estudios enfocados a listados generales y a describir la riqueza y abundancia de aves (Hernández-Vázquez *et al.* 2010, 2012, 2014). Otros han identificado las especies reproductivas en la costa de Jalisco, incluyendo la laguna Barra de Navidad (Hernández-Vázquez *et al.* 2014, Rodríguez-Torrez 2019). Uno de los estudios amplios fue realizado por Hernández-Vázquez *et al.* (2012), estos autores identificaron las especies de aves playeras en la laguna Barra de Navidad y analizaron su distribución espacial y temporal durante tres periodos no reproductivos. Ninguno de los estudios ha evaluado el efecto de las mareas sobre la distribución y abundancia de otros grupos de aves acuáticas (ejemplo: aves marinas, patos y garzas). El objetivo de este estudio fue conocer la riqueza

de especies y evaluar la variación espacial y temporal de las aves durante los ciclos de marea diurnos de la laguna Barra de Navidad, para identificar las áreas de distribución de las aves acuáticas en función de los cambios de marea, lo cual será importante para programas de gestión y conservación de estas aves (Ceballos & Márquez-Valdelamar 2000).

## MATERIALES Y MÉTODOS

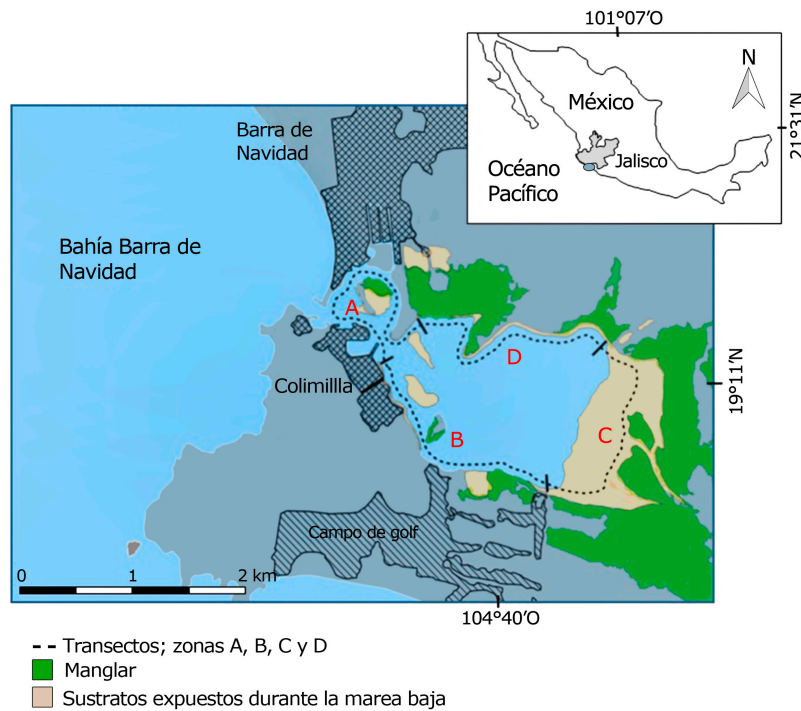
### ÁREA DE ESTUDIO

La laguna Barra de Navidad se localiza en la bahía de Navidad, en la parte sur del estado de Jalisco en el Pacífico central mexicano (19°11'N y 104°39'O) (Fig. 1). Esta laguna costera se encuentra dentro de una Región Marina Prioritaria (RMP-26, Chamela-El Palmito) y en 2008 fue decretada como sitio RAMSAR (número 1817) por la Convención Internacional de Humedales (RAMSAR 2008)<sup>1</sup>.

Su geomorfología es típica de una laguna costera (poca profundidad, eje principal paralelo a la línea de costa y comunicación permanente con el mar) y tiene una superficie de 3,76 km<sup>2</sup> de espejo de agua, con una profundidad máxima de 4 m y se encuentra conectada permanentemente al mar por medio de un canal de 98 m de ancho (González-Sansón *et al.* 2014). Es un sistema lagunar euhalino (salinidad media > 30) (Cabrera-Paez *et al.* 2020), su aporte de agua dulce es mínimo en la época de secas (noviembre-mayo) causando una salinidad equivalente a la del mar. En época de lluvias (junio-octubre) hay aporte de agua dulce por periodos cortos través del arroyo Seco y un canal artificial que la conecta con el río Marabasco. Dentro de la laguna hay dos pequeños islotes (Los Puercos y El Tepelolote) y varios bajos que quedan expuestos solo durante marea baja; tres de ellos son de naturaleza arenosa: La Playa, El Conchero y Colimilla, y uno de naturaleza limosa: La Soledad (Hernández-Vázquez *et al.* 2012).

Esta laguna está rodeada de asentamientos humanos y desarrollos turísticos; al noroeste se encuentra el poblado Barra de Navidad, al oeste el poblado Colimilla y el desarrollo turístico Isla Navidad que cuenta con un campo de golf al margen de la laguna (Hernández-Vázquez *et al.* 2012; Fig. 1).

<sup>1</sup>RAMSAR. 2008. Lista de humedales de importancia internacional, laguna Barra de Navidad. Convención Relativa a los Humedales de Importancia Internacional Especialmente como Hábitat de Aves Acuáticas. Servicio de Información sobre Sitios Ramsar. <<https://rsis.ramsar.org/ris/1817>>



**Figura 1. Laguna Barra de Navidad indicando las cuatro zonas (A, B, C, D) consideradas para el conteo de aves acuáticas / Barra de Navidad lagoon indicating the four areas (A, B, C, D) considered for counting of waterbirds**

## RECOLECTA DE DATOS

Los datos se recolectaron entre marzo de 2011 y febrero de 2012. Se realizaron dos conteos diurnos, uno durante la marea baja y otro en marea alta el mismo día, cada mes. El horario de los conteos fue diferente y dependió de las mareas. Los conteos se realizaron desde una embarcación de 3 m de eslora, un motor fuera de borda de 8 hp y a una velocidad 10 km h<sup>-1</sup>. En ambas mareas, las aves acuáticas se contaron siguiendo la metodología propuesta por Hernández-Vázquez *et al.* (2012), en la cual se sigue un transecto paralelo al margen de la laguna y a una distancia de 50 m de la orilla (distancia en la que no se afectaba la actividad de las aves en la zona intermareal). El transecto fue dividido en cuatro zonas: A, B, C y D. En las zonas A y B hay asentamientos humanos y desarrollos turísticos en sus márgenes, con una alta actividad humana (turismo, pesca y tráfico de embarcaciones pequeñas y veleros). La zona C es la más alejada de las actividades humanas y se encuentra rodeada por manglar. En esta zona se da el aporte de agua dulce por el arroyo Seco y el río Marabasco, lo que origina una alta concentración de sedimento y áreas someras. En la zona D se realiza principalmente pesca artesanal y su margen está cubierto por mangle, lo que limita el área de los sustratos blandos usados por las aves (lodosos y arenosos).

Cada zona tuvo una superficie de 2.600 m de largo y 100 m de ancho (50 m a la derecha y 50 m a la izquierda de la embarcación), cubriendo un área de 26 ha en cada zona, en donde se contaron todas las especies e individuos de aves acuáticas y se registró la actividad realizada (alimentación, descanso, anidación) en cada uno de los sustratos considerados: cuerpo de agua (CA); manglar (MA); planicie arenosa (PA); planicie lodosa (PL) y vegetación (VE, no mangle).

Las especies fueron identificadas con ayuda de binoculares 10x50 y un telescopio 15-60x y con base en las guías de campo de Dunn & Alderfer (2006). El nombre científico y el orden del listado de las especies está acorde al arreglo propuesto por American Ornithological Society, suplemento 62 (Chesser *et al.* 2021). El nivel de marea se obtuvo de las predicciones del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) para la región de Manzanillo, Colima, México (PredMar 2011)<sup>2</sup>.

Las especies de aves acuáticas identificadas, se separaron primeramente en cuatro grupos, considerando sus características morfológicas y afinidad ecológica; aves zancudas (Aramidae, Ciconiidae, Ardeidae y Threskiornithidae: Frederick 2002); aves marinas (Laridae,

<sup>2</sup>PredMar. 2011. Calendario de predicción de mareas, para Manzanillo, Departamento de Oceanografía Física, Colima, México, CICESE.

<<http://predmar.cicese.mx/calendarios>>

Fregatidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Pelecanidae: Schreiber & Burger 2002), aves playeras (Recurvirotridae, Haematopodidae, Charadriidae, Jacanidae, Scolopacidae: Warnock *et al.* 2002), patos y especies acuáticas afines (Anatidae, Podicipedidae, Rallidae: Hernández-Vázquez 2005) y un quinto grupo denominado ‘otros’ donde se incluyeron las aves acuáticas no consideradas en los grupos anteriores pero que en algún momento permanecen en los humedales ya sea para alimentarse, reproducirse o descansar (Anhingidae, Pandionidae, Alcedinidae).

### ANÁLISIS DE DATOS

La abundancia anual acumulada (suma de todos los meses) de cada grupo se comparó entre los dos niveles de marea (alta vs. baja) mediante pruebas U de Mann-Whitney. Considerando los factores marea (ma), mes (me), actividad (ac), sustratos (su) y zona (zo), se ajustaron seis modelos lineales generalizados (Zuur *et al.* 2009) para determinar la combinación de factores que explica mejor la variabilidad observada en el número de individuos registrados por transecto (variable de respuesta) de cada gremio. Para explorar la existencia de sobredispersión en los datos, se calculó la relación entre el logaritmo de la media (M) y el logaritmo de la varianza (V) de los conteos para cada mes y marea. El coeficiente de regresión de la ecuación obtenida ( $\log V = 0,093 + 2,44 * \log (M)$ ,  $R^2 = 0,958$ ,  $P < 0,001$ ) se alejó mucho del valor 1, que es el esperado si la distribución de las aves fuera aleatoria (Poisson). Con base en este resultado, se asumió que la variable de respuesta seguía la distribución binomial negativa. Como función de vínculo se utilizó dicho logaritmo. El componente sistemático de cada modelo se presenta en la Tabla 1.

Para la comparación del ajuste de los modelos, se utilizó el Criterio de Información de Akaike (CIA) y la significancia de las diferencias se determinó según los criterios de Hilbe (Hilbe 2011). En los casos en que las diferencias en los valores de los AICs no fueron significativas, se seleccionó el modelo más sencillo (menos parámetros) siguiendo el criterio de parsimonia (Bolker 2008). Se calculó el valor de pseudo- $R^2$  para cada modelo, como un indicador aproximado de la bondad de ajuste. Los análisis se realizaron mediante el paquete MASS (Venables & Ripley 2002) en ambiente R (R Core Team 2017).

La composición por grupo de las muestras, fue comparada mediante los valores medios de abundancia, calculados según los factores mareas, zonas y estaciones del año. Para este último, se agruparon los datos por trimestres (INV= enero, febrero, marzo; PRI= abril, mayo, junio; VER= julio, agosto, septiembre; OTO= octubre, noviembre, diciembre). Se aplicó el análisis de varianza multidimensional basado en permutaciones con el programa PERMANOVA+ (Anderson *et al.* 2008) utilizando el índice de Bray-Curtis calculado sobre los datos de abundancia media transformados según  $\log (y+1)$ . Para verificar la homogeneidad de las dispersiones de los grupos se utilizó el procedimiento PERMDISP basado en los centroides. El escalamiento multidimensional no métrico (EMDMM) fue empleado para ordenar las muestras, utilizando la misma matriz de similitudes que se usó para PERMANOVA. Para todos los análisis estadísticos se usó un nivel de significación  $\alpha = 0,05$ , y fueron realizados utilizando el programa PRIMER v6 (Clarke & Gorley 2006).

**Tabla 1. Expresiones de los componentes sistemáticos para seis modelos lineales generalizados / Systematic component expressions for six generalized linear models**

Modelos para analizar solo cambios temporales		
Modelo 1	me + ma + me×ma	factor mes y marea, más su interacción
Modelo 2	me + ma	factor mes y marea, sin interacción
Modelos para analizar solo cambios espaciales		
Modelo 3	ac + zo+ sus + ac×zo + ac×sus + sus×zo	factores actividad, zona y sustrato, más sus interacciones de primer grado
Modelo 4	ac + sus + zo + ac×sus + sus×zo	como el modelo 3 sin la interacción actividad x zona
Modelos para considerar conjuntamente cambios espaciales y temporales		
Modelo 5	me + ma + ac + zo + sus + ac×zo + ac×sus + sus×zo	combinando los términos de los modelos 2 y 3
Modelo 6	me + ma + ac + zo + sus + ac×sus + sus×zo	combinando los términos de los modelos 2 y 4

ma: marea, me: mes, ac: actividad, sus: sustrato, zo: zona

## RESULTADOS

### ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE AVES ACUÁTICAS

En los 24 recorridos a la laguna Barra de Navidad (12 en marea alta y 12 en marea baja) se identificaron 73 especies de aves acuáticas (35,6% residentes y 64,4% migratorias) (Apéndice 1). En marea alta hubo 52 especies, de las cuales las aves zancudas y aves marinas tuvieron la mayor riqueza, con 15 y 14 especies, respectivamente. En marea baja hubo 68 especies, predominando las aves playeras con 23 especies (Tabla 2, Apéndice 1).

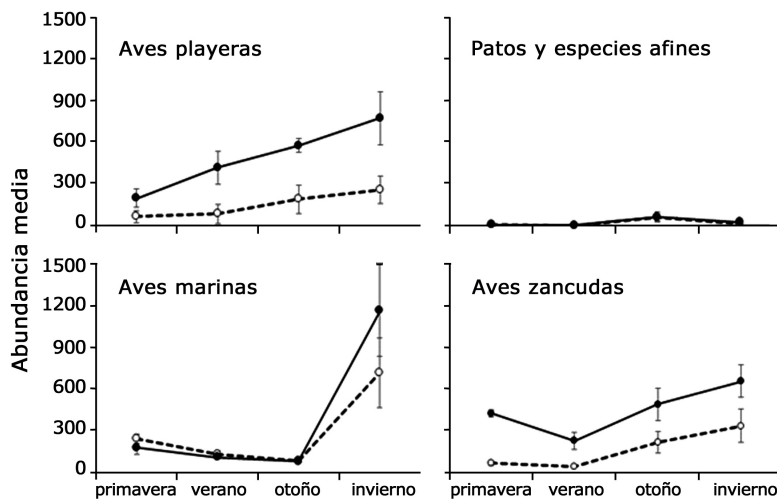
En marea alta hubo un total de 7.775 registros, siendo las aves marinas el grupo más abundante, seguido por las aves zancudas y aves playeras (Tabla 2). De las aves marinas, el 83,4% estuvo representado por solo 5 especies; *Nannopterum brasilianum* (968 registros), *Pelecanus occidentalis* (673), *Larus heermanni* (478), *Rynchops niger* (451) e *Hydroprogne caspia* (416) (Tabla 2, Apéndice 1). En marea baja se obtuvieron 16.469 registros, con una predominancia numérica de las aves playeras y las aves zancudas. En el caso del primer grupo solo tres especies sumaron el 68,1%; *Tringa semipalmata* (1.807 registros), *Limosa fedoa* (1.519 registros), y *Numenius phaeopus* (827 registros). En las aves zancudas, las especies que contribuyeron con el 48,4% de la abundancia de este grupo fueron; *Eudocimus albus* y *Egretta caerulea* (1.605 y 922 registros, respectivamente). Los demás grupos (aves marinas y patos y afines) aportaron en conjunto menos del 22% del total de aves observadas en este periodo de marea (Tabla 2, Apéndice 1).

**Tabla 2. Número de especies y aves acuáticas en los cinco grupos registrados durante los ciclos de marea diurnos en la laguna Barra de Navidad, Jalisco, México / Number of species and waterbirds in the five groups registered during diurnal tide cycles in Barra de Navidad lagoon, Jalisco, Mexico**

	Marea alta				Marea baja			
	Especies		Aves		Especies		Aves	
	Número	%	Número	%	Número	%	Número	%
Aves zancudas	15	28,8	2.075	26,7	17	25,8	5.458	33,1
Patos y especies afines	5	9,6	239	3,1	7	10,6	311	1,9
Aves marinas	14	26,9	3.590	46,2	14	21,2	4.681	28,4
Aves playeras	12	23,1	1.771	22,8	23	34,8	5.975	36,3
Otras aves	6	11,5	100	1,3	5	7,6	44	0,3
Total	52		7.775		66		16.469	

### VARIACIÓN TEMPORAL

Las variaciones en la abundancia media por estación fueron similares en todos los grupos, con un incremento en invierno (enero-marzo), excepto en patos y especies afines. Las variaciones asociadas con el ciclo de las mareas fueron significativas en las aves playeras ( $U=16,4$ ,  $P=0,001$ ) y zancudas ( $U=17$ ,  $P=0,001$ ), que fueron más abundantes durante la marea baja. En los patos y afines, así como en las aves marinas no hubo diferencias entre los dos periodos de mareas ( $U=66,5$ ,  $P=0,77$  y  $U=65$ ,  $P=0,74$ , respectivamente, Fig. 2).



**Figura 2. Valores medios mensuales ( $\pm$  error estándar) del número de aves acuáticas por estación y grupos. Se presentan por separado los valores para marea baja (círculos negros, línea continua) y marea alta (círculos blancos, línea punteada) / Monthly mean values ( $\pm$  standard error) of the number of waterbirds per station for the four dominant groups. The values for low tide (black circles, solid line) and high tide (white circles, dotted line) are presented separately**

Se ajustaron dos modelos lineales generalizados (Modelos 1 y 2, Tabla 3). El modelo 2 (sin interacción) presentó un valor de CIA menor que el modelo 1 para todos los grupos. La diferencia entre ambos valores se consideró significativa en todos los grupos según el criterio de Hilbe: las aves zancudas (18,6), patos y afines (10,4), aves marinas (17,7) y aves playeras (4,6). Con base en este criterio, se seleccionó el modelo 2 como el mejor, aunque ambos modelos presentaron un valor pseudo-R<sup>2</sup> menor que 0,2, lo que sugiere un ajuste pobre en ambos. En todos los casos, los valores muy bajos de  $\theta$  indican que hay una gran sobredispersión de los datos, validando la selección de la binomial negativa como modelo para la variable de respuesta.

### VARIACIONES ESPACIALES

Los patrones de variación espacial entre sustratos y zonas fueron muy similares para los patos y afines, aves zancudas y aves playeras. Estos grupos registraron una abundancia alta de aves alimentándose en el plano lodoso de la zona C ( $\bar{X}$  = 166,7; 24,3 y 157,6 aves, respectivamente), mientras que las zonas B y D tuvieron abundancias moderadas de aves

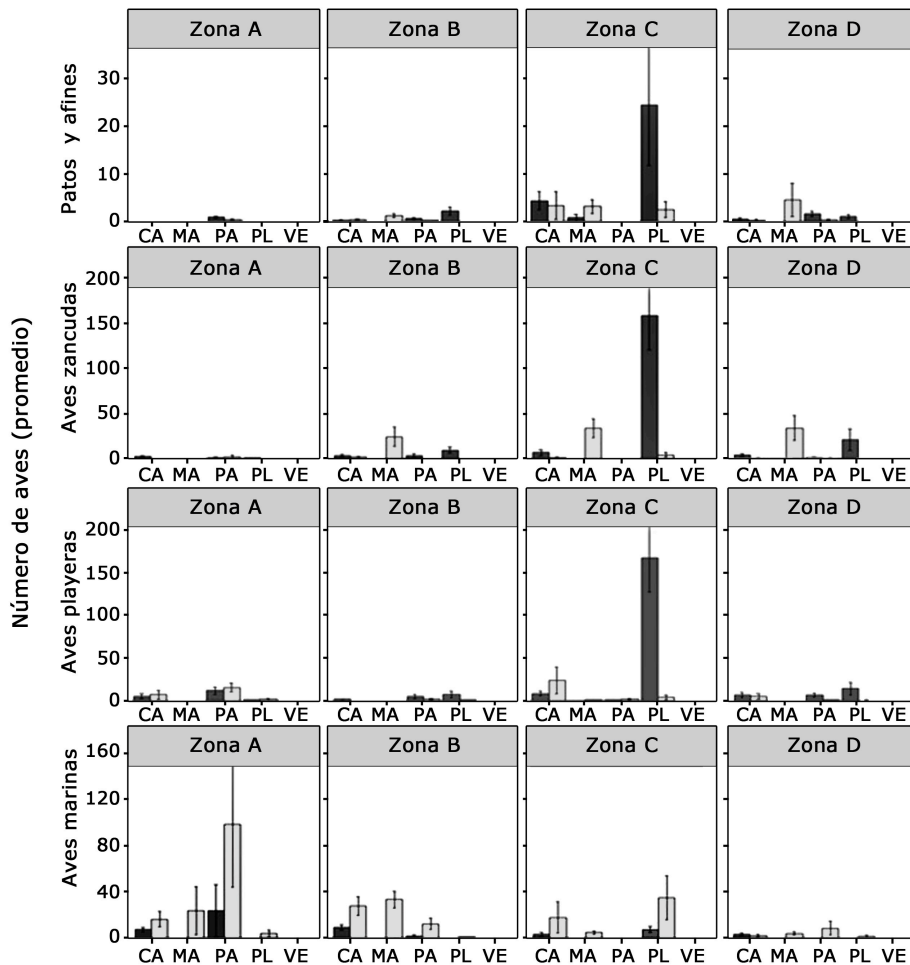
descansando en el manglar, principalmente en aves zancudas (zona B,  $\bar{X}$  = 24,5; zona D,  $\bar{X}$  = 33,8) (Fig. 3). En el resto de los sustratos se registraron abundancias relativamente bajas. La abundancia máxima de aves marinas se observó en el sustrato arenoso de la zona A ( $\bar{X}$  = 28,2), aunque hubo números importantes de aves descansando en otros sustratos de las zonas A, B y C (Fig. 3).

Como resultado de los modelos lineales generalizados se ajustaron dos modelos (modelos 3 y 4; Tabla 3). El modelo 4 tuvo un valor de CIA menor que el modelo 3 en tres grupos. En todos los casos las diferencias en CIAs se consideran significativas según los criterios de Hilbe. Las aves playeras tuvieron un resultado inverso al anterior, y el modelo 3 tuvo un CIA menor que el modelo 4 y la diferencia entre ambos valores (6,6) se consideró significativa porque el número de observaciones fue mucho mayor que 64. Todos los modelos tuvieron valores de pseudo-R<sup>2</sup> relativamente altos (0,513-0,617), lo que sugiere un ajuste aceptable. Los valores muy bajos de  $\theta$  validan que la distribución binomial negativa es el modelo apropiado para la variable de respuesta.

**Tabla 3. Resultados de los modelos lineales generalizados ajustados. En todos los casos la distribución de las variables de respuesta se asume binomial negativa y la función de vínculo es logarítmica. Los modelos se diferencian por la estructura de la parte sistemática / Results of the fitted generalized linear models. In all cases the distribution of the response variables is assumed to be negative binomial and the link function is logarithmic. The models differ by the structure of the systematic part**

	Modelo	GLres	$\theta$	CIA	Pseudo-R <sup>2</sup>
Aves zancudas	1	888	0,0492	2439,4	0,074
	2	899	0,0486	2420,8	0,067
	3	885	0,1415	2110,2	0,617
	4	888	0,1414	2105,6	0,616
	5	873	0,1722	2078,3	0,673
	6	876	0,1738	2069,9	0,675
Patos y especies afines	1	888	0,0420	1251,3	0,194
	2	899	0,0396	1240,9	0,153
	3	885	0,0992	1107,1	0,585
	4	888	0,0988	1101,7	0,584
	5	873	0,1166	1105,9	0,630
	6	876	0,1159	1101,1	0,628
Aves marinas	1	888	0,0662	2878,6	0,118
	2	899	0,0654	2860,9	0,110
	3	885	0,1362	2595,9	0,539
	4	888	0,1361	2591,3	0,538
	5	873	0,1612	2554,4	0,605
	6	876	0,1646	2543,6	0,610
Aves playeras	1	888	0,0442	2153,0	0,150
	2	899	0,0415	2148,6	0,104
	3	874	0,0972	1963,3	0,562
	4	888	0,0862	1969,6	0,513
	5	885	0,0908	1960,1	0,535
	6	876	0,0991	1958,4	0,564

GLres= Grados de libertad residuales;  $\theta$ = parámetro de forma de la binomial negativa; CIA= Criterio de Información de Akaike. Modelos (solo se muestran los términos de la parte sistemática)



**Figura 3.** Valores medios ( $\pm$  error estándar) del número de aves acuáticas por transecto para cada uno de los grupos, clasificados por sustrato, zonas y actividad. Barras claras: descansando; barras oscuras: alimentándose. CA: Cuerpo de agua; MA: Manglar; PA: Planicie arenosa; PL: Planicie lodosa; VE: Vegetación (no mangle) / Mean values ( $\pm$  standard error) of the number of waterbirds per transect for each one of the groups, classified by substratum, zones and activity. Light bars: resting; dark bars: feeding. CA: Water body; MA: Mangrove; PA: Sandy plain; PL: Muddy plain; VE: Vegetation (not mangrove)

#### VARIACIÓN CONJUNTA ESPACIO-TEMPORAL

Se ajustaron dos modelos lineales generalizados (Modelos 5 y 6, Tabla 3). En tres grupos los valores de CIA fueron menores para el modelo 6. Las diferencias entre los CIAs fueron significativas, según los criterios de Hilbe. En el caso de las aves playeras, el modelo 6 presentó también un valor de CIA menor que el 5, pero en este caso la diferencia (1,7) no se puede considerar significativa. No obstante, el modelo 6 fue seleccionado por ser sencillo (siguiendo el criterio de Parsimonia). Comparado con los otros modelos ajustados (1 a 5), el modelo 6 tuvo siempre los mayores valores de pseudo- $R^2$  (0,564-0,675) dentro de cada gremio. Este último modelo tuvo valores estimados de  $\theta$  que oscilaron entre 0,09 (playeras) y 0,1738 (zancudadas) corroborando la fuerte agregación espacial en todos los grupos.

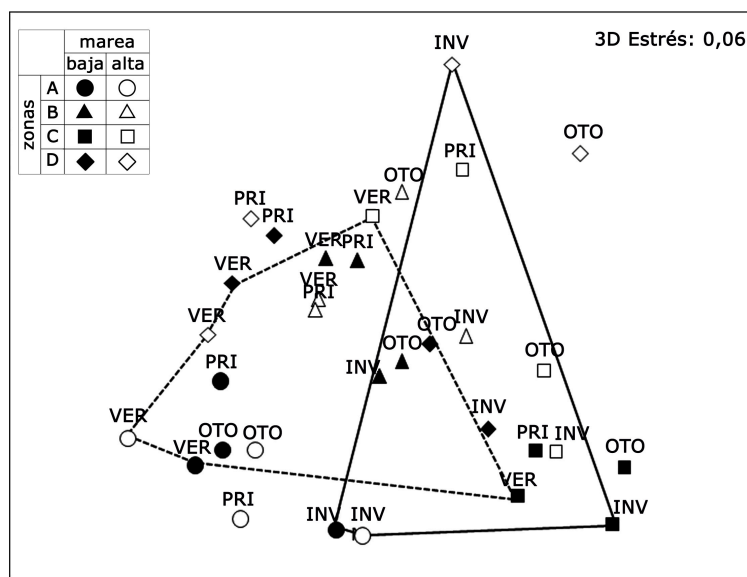
En el análisis con PERMANOVA, las interacciones de primer grado entre los factores no fueron significativas, pero los efectos de cada factor por separado resultaron significativos en todos los casos (Tabla 4). La prueba de comparaciones múltiples por pares permitió comprobar que todas las zonas difieren entre sí. La dispersión de los grupos formados por la combinación de los factores marea y zona no fueron homogéneas ( $F_{7,24} = 4,85, P = 0,015$ ), por lo que se hizo conveniente examinar el diagrama de EMDNM (Fig. 4) para verificar si las diferencias obtenidas en el PERMANOVA se debieron realmente a diferencias en los centroides o simplemente al efecto de la heterogeneidad de las dispersiones.

**Tabla 4. Resultados del análisis de varianza multidimensional basado en permutaciones (PERMANOVA), realizado sobre datos de número medio de aves por transecto, agrupados según la zona (zo), estación del año (es) y marea (ma). Se utilizó el coeficiente de similitud de Bray-Curtis calculado sobre los valores medios transformados según  $\log(x+1)$**  / Results of the multidimensional analysis of variance based on permutations (PERMANOVA), carried out on data on the mean number of birds per transect, grouped according to the zone (zo), the season of the year (es) and the tide (ma). Bray-Curtis coefficient of similarity calculated on the mean values transformed according to  $\log(x+1)$  was used

Fuente	gl	Pseudo-F	P	Perms
Marea (ma)	1	4,41	0,0475	9.967
Zona (zo)	3	22,50	0,0001	9.951
Estación(es)	3	9,53	0,0001	9.940
ma x zo	3	3,07	0,0602	9.943
ma x es	3	0,96	0,5008	9.961
zo x es	9	1,64	0,1291	9.943
Residual	9			
Total	31			

ma: marea, es: estación del año, zo: zona

El análisis de EMDNM en dos dimensiones presentó un valor de estrés igual a 0,18, que se puede considerar alto, por lo que se escogió el ajuste en tres dimensiones, con estrés= 0,06 y se representaron los dos primeros ejes (Fig. 4). Se pudo verificar que los datos se ordenan principalmente por zonas, lo que constituye una fuerte evidencia de que hay una diferencia en los centroides de cada zona. El análisis de la composición porcentual por grupo (Fig. 5) mostró que existe un incremento en el porcentaje de aves zancudas desde la zona A hasta la zona D, mientras que, en el mismo sentido, disminuyó el porcentaje de aves marinas. Las aves playeras registraron porcentajes bajos en las cuatro zonas, aunque su abundancia fue ligeramente mayor durante la marea baja en las zonas C y D, mientras que en la zona A se observó lo contrario. En el caso de las estaciones del año, la diferencia se puede atribuir a una distancia significativa de los centroides de los grupos, pues las dispersiones de los grupos formados por los niveles del factor fueron homogéneas ( $F_{3,28} = 0,26, P = 0,867$ ). Se destaca la diferencia entre los valores de invierno y verano que presentan una superposición baja (Fig. 4). La composición por grupo en estas dos estaciones se diferenció principalmente por una mayor proporción de aves marinas en invierno, en comparación con las aves playeras, mientras que en verano hubo un patrón inverso, una mayor proporción de aves playeras que aves marinas.



**Figura 4. Diagrama de las dos primeras dimensiones del escalamiento multidimensional no métrico en tres dimensiones, realizado sobre datos de número medio de aves por transecto, agrupados según la zona, la estación del año y la marea. Se utiliza el coeficiente de similitud de Bray-Curtis calculado sobre los valores medios transformados según  $\log(x+1)$ . Los polígonos resaltan la dispersión de los valores en verano (línea de puntos) y en invierno (línea continua)** / Diagram of the first two dimensions of the multidimensional non-metric scaling in three dimensions, carried out on data of the average number of birds per transect, grouped according to area, season of the year and tide. Bray-Curtis coefficient of similarity calculated on the transformed mean values according to  $\log(x+1)$  is used. Polygons highlight the dispersion of the values in summer (dotted line) and winter (solid line)



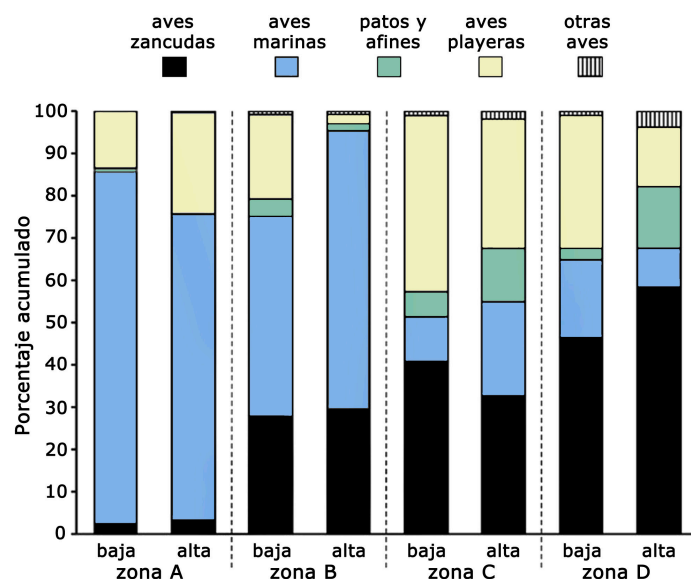


Figura 5. Porcentaje que representa cada grupo del total de aves acuáticas observadas por marea en cada zona / Percentage that represents each group of the total of waterbirds observed for each tide in each zone

## DISCUSIÓN

### ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

Según los registros actuales, la laguna Barra de Navidad (73 especies, este estudio), junto con el estero El Ermitaño (73 especies) y la laguna Agua Dulce (78 especies) (Hernández-Vázquez 2005, Hernández-Vázquez *et al.* 2010) son los humedales del Pacífico central mexicano (Jalisco, Colima y Michoacán) con la mayor riqueza de especies de aves acuáticas. Esta riqueza representa el 56% de las especies acuáticas litorales para Jalisco (129 especies, Hernández-Vázquez *et al.* 2014) y el 29% de las especies de aves acuáticas registradas para México (249 especies, Howell & Webb 1995). El número de especies registradas en la laguna Barra de Navidad es superior al reportado en estudios previos para esta misma laguna (58 especies, Hernández-Vázquez *et al.* 2010).

Se observó un número considerable de especies con alguna categoría de protección por el gobierno mexicano, ya sea como amenazadas (9 especies), sujetas a protección especial (6 especies) o en peligro de extinción (3 especies) (DOF 2019)<sup>3</sup> (Apéndice 1). En el caso de *Egretta rufescens*, *L. heermanni* y *Thalasseus elegans* son consideradas como especies casi amenazadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2020). Este número de especies representó el 24,6% (18) de las aves acuáticas registradas en la laguna Barra de Navidad, dando particular relevancia el sitio.

El número de especies y de individuos fue mayor en marea baja en las aves playeras y garzas y afines. La diferencia más evidente ocurrió en las aves playeras, pues su distribución depende del estado de la marea; por encima de ciertos niveles se cubren los sustratos de alimentación y se altera la disponibilidad de presas, por lo tanto, la actividad realizada entre las mareas altas y bajas suele ser diferente en este grupo (Warnock *et al.* 2002).

### DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL

El mejor modelo para explicar la variación observada en la abundancia de cada uno de los grupos de aves incluye las estaciones del año y las mareas, que tienen un efecto general reflejado en todas las zonas, sustratos y en la actividad que realizan. En este caso, la abundancia fue mayor en invierno y durante la marea baja (excepto en patos y afines). Este patrón estacional es concordante con la temporalidad en los movimientos migratorios de las aves acuáticas de Norteamérica (Myers 1983, Morrison 1984). El área de estudio es parte del corredor migratorio del Pacífico y por ende concuerda con lo reportado en otros humedales del Pacífico central mexicano (Hernández-Vázquez 2005, Mellink & de la Riva 2005, Hernández-Vázquez *et al.* 2010, 2012) y norte del Pacífico mexicano (Palacios *et al.* 1991, Ruiz-Campos *et al.* 2005) que indican que estos humedales son usados por las aves migratorias como sitios de parada para descansar, alimentarse y en otras especies como sitios donde permanecen durante el

<sup>3</sup>DOF. 2019. Nov 14. Modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, publicada el 30 de diciembre de 2010. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Ciudad de México

invierno, premisa que es evidenciada por el alto porcentaje de especies migratorias (64,4%) observadas en la laguna Barra de Navidad, en comparación con las aves residentes.

Las aves playeras fueron uno de los grupos más comunes durante el invierno y en marea baja, en esta estación sus números se incrementaron por la llegada de especies migratorias, como; *T. semipalmata*, *L. fedoa* y *N. phaeopus*. Estas especies también dominaron en estudios previos, en marea baja y en esta misma laguna (Hernández-Vázquez *et al.* 2012). En humedales cercanos, como Agua Dulce y El Ermitaño también hubo un incremento en invierno y en marea baja, sin embargo, las especies dominantes fueron aves playeras de tamaño pequeño, como *Calidris alba* y *C. mauri* (Hernández-Vázquez *et al.* 2005). Estas diferencias en las especies dominantes pueden estar asociadas con las características de los sustratos disponibles para que las aves se alimenten. Es más frecuente observar aves playeras pequeñas (patas y picos pequeños) en playas arenosas o áreas intermareales expuestas (Ramli & Norazlimi 2016), como las que predominan en el estero Agua Dulce-Ermitaño (principalmente en la boca barra), mientras que, en especies de mayor tamaño (patas y picos más grandes) pueden alimentarse en sustratos más lodosos y aun cubiertos por el agua (Ramli & Norazlimi 2016). Los sustratos lodosos son reducidos en el sistema Agua Dulce y Ermitaño, pero están presentes al sureste de Barra de Navidad. Aunque en la laguna Barra de Navidad también hay sustratos arenosos, estos se ubican principalmente en las zonas A y B donde hay más actividad humana. Burger & Gochfeld (1991) observaron que la reducción en la abundancia de algunas aves playeras pequeñas, como *C. alba*, se asociaba a una mayor presencia humana.

Otro grupo representativo fueron las aves marinas, donde predominaron *N. brasilianum* y *P. occidentalis*, especies comunes en otros humedales del Pacífico central mexicano (Mellink & de la Riva 2005, Hernández-Vázquez *et al.* 2010). Las aves marinas mostraron un patrón diferente a los demás grupos, y su abundancia disminuyó gradualmente de la zona A hasta la D. Este decremento estuvo relacionado con la reducción de los sustratos que estas aves usaron para descansar. La mayor abundancia se registró en la zona A y B. En la primera zona usaron el islote Los Puercos, cubierto por mangle y vegetación en su parte norte y noroeste. Estas características propiciaron que más aves marinas se agrupen en esta zona, principalmente para descansar. En la zona B, hay un islote llamado El Tepelolote, el cual se encuentra cubierto de mangle, y a sus alrededores se realizan cultivos de algunos moluscos, y sus estructuras, al igual que el mangle fueron usadas para descansar y pernoctar por este grupo de aves. La mayor abundancia de aves marinas en las zonas A y B, principalmente de fragatas y gaviotas, puede estar relacionado a su con su dieta más omnívora asociada a las actividades antrópicas. Por ejemplo, Cursach & Rau (2008) mencionan

que las perturbaciones humanas reducen la diversidad de las aves acuáticas, pero en aquellas más generalistas y omnívoras el número de aves es mayor.

De forma general, pocos individuos del grupo de aves marinas fueron registrados alimentándose. Algunos autores como Schreiber & Burger (2002) observaron que las aves marinas más costeras, como las registradas en el presente trabajo, obtienen su alimento en ambiente marino cercano en la costa y usan los humedales principalmente para descansar o pernoctar. Esto puede explicar el bajo número de aves que se alimentan en la laguna. Por otro lado, algunas especies presentaron plumaje reproductivo (*Leucophaeus atricilla* y *P. occidentalis*) o comportamiento de cortejo (*L. heermanni*, *H. caspia*, *Thalasseus maximus* y *R. niger*), pero en ninguna de ellas se encontró evidencia de anidación en la laguna.

Las aves zancudas usaron en mayor cantidad la zona C para alimentarse, principalmente en los sustratos lodosos expuestos en marea baja. El nivel bajo del agua y la vegetación densa que rodea esta zona favorecen la accesibilidad a presas y por ende la presencia de un mayor número de aves (Lantz *et al.* 2010). Al igual que en otros humedales, cuando la marea sube, las aves se desplazan a los manglares de las zonas C y D para descansar y en algunos casos para alimentarse en lugares someros (Alvarado-Ramos & Hernández-Vázquez 2004). El incremento en la abundancia observado en invierno y primavera coincide con la temporada reproductiva y es coherente con lo reportado por Hernández-Vázquez *et al.* (2010). Estos autores registraron un aumento de aves zancudas de enero a abril, la mayoría de las cuales presentaron comportamientos de cortejo y reproducción. Aunque no fue objeto de este estudio, durante el conteo de aves se pudo evidenciar la anidación de *Ardea alba*, *Nyctanassa violacea*, *Butorides virescens*, *Egretta thula*, *E. caerulea*, *E. tricolor* y *Cochlearius cochlearius*.

Los patos y especies afines fue un grupo poco representado en la laguna Barra de Navidad, en ambas mareas. Es probable que esto se atribuya a la característica euhalina de la laguna, con poco aporte de agua dulce (solo en temporada de lluvias) (Cabrera-Paez *et al.* 2020), y la considerable actividad antrópica en el espejo de agua (pesca, turismo, tráfico de embarcaciones). Por ejemplo, Ysebaert *et al.* (2000) mencionan que los sitios preferidos por este grupo de aves son aguas someras con salinidades bajas y donde el aporte de agua dulce es mayor. La abundancia de este grupo fue en general baja, con un ligero incremento en otoño por la presencia de un mayor número de *Dendrocygna autumnalis*. Un patrón similar ha sido reportado previamente en otros humedales de la región, cuando después de la temporada reproductiva (otoño-invierno) de esta especie, un número mayor de aves se concentra en los humedales para alimentarse, descansar y pernoctar (Hernández-Vázquez & Mellink 2001, Hernández-Vázquez 2005).

En todos los grupos de aves el uso del área internareal es dinámico, es decir, que el uso cambia constantemente en respuesta en las variaciones en el nivel del agua (Calle *et al.* 2016). En consecuencia, los individuos se desplazan a lugares de descanso en marea alta y se alimentan en áreas someras durante la marea baja (Ramli & Norazlimi 2016), como fue constatado en el presente estudio, principalmente en aves playeras y zancudas.

Las características del sustrato, expuesto en marea baja, afectan en la disponibilidad y abundancia de las presas de las aves. Por ejemplo, Cabrera-Paez *et al.* (2018, 2020) encontraron que en la laguna Barra de Navidad los juveniles de peces se concentran en lugares someros y con sustratos lodoso. De igual forma Van Colen *et al.* (2014) han evidenciado una alta dependencia de los invertebrados bentónicos al sustrato lodoso y a los nutrientes de origen orgánico. Lo anterior explica la alta abundancia de aves en la zona C. El sedimento lodoso depositado por las descargas de agua por el arroyo Seco y río Marabasco fueron sitios usados por un mayor número de aves para alimentarse. En la literatura se menciona que estos ambientes concentran una importante proporción de la abundancia de aves acuáticas debido a que el sustrato lodoso proporciona hábitat para una gran variedad de invertebrados, como poliquetos, moluscos, crustáceos y peces que forman parte importante en la dieta de las aves (Skagen & Oman 1996, Butler *et al.* 2001). Asimismo, la densidad y disponibilidad de los invertebrados y peces es mayor en marea baja, lo que influye en la distribución y abundancia de las aves zancudas (Raposa *et al.* 2009, Calle *et al.* 2016) y aves playeras (Warnock *et al.* 2002).

Con base en los resultados se evidencia que la laguna Barra de Navidad es el hábitat para un número relativamente alto de especies de aves acuáticas, en comparación con otros humedales de mayor tamaño del Pacífico central mexicano (*e.g.*, Laguna de Cuyutlán, 7.200 ha, 57 especies: Mellink & de la Riva 2005), es un sitio de alta riqueza a una escala local. Todos los grupos de aves, principalmente aves playeras, marinas y zancudas, exhibieron abundancias estacionales similares, registrando un claro incremento en su abundancia durante el invierno. Algunos de estos grupos, como aves playeras y zancudas tuvieron una relación significativa con el ciclo de mareas, siendo mayor en marea baja, principalmente en los planos lodosos de la zona C en donde el alimento fue más abundante y accesible durante esta condición de marea. A una escala local los grupos de aves acuáticas de la laguna Barra de Navidad respondieron de forma diferente a las variaciones en las mareas, lo que influye en la distribución espacial y temporal, reflejando su capacidad para explotar los recursos disponibles durante tiempos limitados. Finalmente, el presente estudio ha sido la primera investigación que incluyó a todas las especies de aves acuáticas y ha evaluado cómo influyen las mareas de la laguna Barra de Navidad en su distribución y abundancia.

## AGRADECIMIENTOS

Al Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zona Costera-CUCosta Sur, Universidad de Guadalajara por el apoyo logístico. El apoyo financiero para el trabajo de campo fue proporcionado por el Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología (COECYTJAL) y la Universidad de Guadalajara. Finalmente, agradecemos a tres revisores anónimos por sus sugerencias y comentarios que mejoraron sustancialmente este manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- Alvarado-Ramos LF & S Hernández-Vázquez. 2004.** Distribución estacional y uso de hábitat de Ciconiiformes en la reserva Playón de Mismaloya, Jalisco, México. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas* 38: 1-19.
- Chesser RT, SM Billerman, KJ Burns, C Cicero, JL Dunn, BE Hernández-Baños, AW Kratter, IJ Lovette, NAM Mason, PC Rasmussen, JV Remsen Jr, DF Stotz & K Winker. 2021.** Checklist of North and Middle American Birds, American Ornithological Society, Washington DC. <<http://checklist.aou.org/taxa>>
- Anderson MJ, RN Gorley & KR Clarke. 2008.** PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods, 214 pp. PRIMER-E, Plymouth.
- Batzer DP & RR Shartz. 2006.** Ecology of freshwater and estuarine wetlands, 568 pp. University of California Press, Oakland.
- Bolker BM. 2008.** Ecological models and data in R, 408 pp. Princeton University Press, Princeton.
- Burger J & M Gochfeld. 1991.** Human activity influence and diurnal and nocturnal foraging of sanderlings (*Calidris alba*). *The Condor* 93: 259-265.
- Butler RW, NC Davidson & RIG Morrison. 2001.** Global-scale shorebird distribution in relation to productivity of near-shore ocean waters. *Colonial Waterbirds* 24(2): 224-232. <<https://doi.org/10.2307/1522034>>
- Cabrera-Paez Y, CM Aguilar-Betancourt, G González-Sansón, RF Negrete & M Gray. 2018.** Sediment granulometry and salinity drive spatial and seasonal variability of an estuarine demersal fish assemblage dominated by juvenile fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 212: 241-252. <<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.07.019>>
- Cabrera-Paez Y, CM Aguilar-Betancourt & G González-Sansón. 2020.** Influencia del sustrato en la composición de la ictiofauna en zonas someras de la laguna costera Barra de Navidad, México. *Revista de Biología Tropical* 68(4): 1322-1336. <<http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68i4.42139>>
- Calle L, DE Gawlik, Z Xie, I Green, B Lapointe & A Stronge. 2016.** Effects of tidal periodicities and diurnal foraging constraints on the density of foraging wading birds. *The Auk* 133(3): 378-396. <<https://doi.org/10.1642/AUK-15-234.1>>
- Ceballos G & L Márquez-Valdelamar. 2000.** Las aves de México en peligro de extinción, 430 pp. CONABIO/UNAM/Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México.
- Clarke KR & RN Gorley. 2006.** PRIMER v6: User manual/Tutorial, 190 pp. PRIMER-E, Plymouth.

- Cursach JA & J Rau. 2008.** Influencia de las perturbaciones humanas sobre la diversidad del ensamble de aves costeras en el Seno de Reloncaví, sur de Chile. *Boletín Chileno de Ornitología* 14(2): 92-97.
- Dunn J & JK Alderfer. 2006.** Field guide to the birds of North America, 502 pp. National Geographic Society, Washington D.C.
- Frederick PC. 2002.** Wading birds in the marine environment. In: Schreiber EA & J Burger (eds). *Biology of marine birds*, pp. 618-655. CRC Press, Boca Raton.
- González-Sansón G, C Aguilar-Betancourt, D Kosonoy-Aceves, G Lucano-Ramírez, S Ruiz-Ramírez, JR Flores-Ortega, A Hinojosa-Larios & F Silva-Bátiz. 2014.** Composición por especies y tallas de los peces en la laguna Barra de Navidad, Pacífico central mexicano. *Revista de Biología Tropical* 61(1): 129-144
- González-Vázquez JA, R Silva, E Mendoza & MA Delgadillo-Calzadilla. 2014.** Towards coastal management of a degraded system: Barra de Navidad, Jalisco, Mexico. In: Silva R & A Strusińska-Correia (eds). *Coastal erosion and management along developing coasts: selected cases*. *Journal of Coastal Research* 71(10071): 107-113.
- Granadeiro JP, MP Dias, RC Martins & JM Palmeirim. 2006.** Variation in numbers and behaviour of waders during the tidal cycle: implications for the use of estuarine sediment flats. *Acta Oecologica* 29(3): 293-300.
- Hernández-Vázquez S. 2005.** Aves acuáticas de la laguna de agua dulce y estero El Ermitaño, Jalisco, México. *Revista de Biología Tropical* 53(3-4): 229-238.
- Hernández-Vázquez S & E Mellink. 2001.** Coastal waterbirds of El Chorro and Majahuas, México, during the non-breeding season, 1995-1996. *Revista de Biología Tropical* 49(1): 357-365.
- Hernández-Vázquez S, R Rodríguez-Estrella, JH Vega-Rivera, F Hernández-Vázquez, JA Rojo-Vázquez & VH Galván-Piña. 2010.** Estructura, dinámica y reproducción de las asociaciones de aves acuáticas de la costa de Jalisco, México. En: Godínez-Domínguez E, C Franco-Gordo, J Rojo-Vázquez, F Silva-Bátiz & G González-Sansón (eds). *Ecosistemas marinos de la costa Sur de Jalisco y Colima, México*, pp. 11-27. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Hernández-Vázquez S, S Serrano, XA Hernández & MI Robles. 2012.** Variación temporal y espacial de aves playeras en la laguna Barra de Navidad, en tres temporadas reproductivas. *Revista de Biología Tropical* 60(3): 1317-1326.
- Hernández-Vázquez S, JM Bojórquez-Castro, DA González-Zamora, F Hernández-Vázquez, JA Rojo-Vázquez & VH Galván-Piña. 2014.** Ecología de aves acuáticas. En: Cifuentes-Lemus JL & FG Cupul-Magaña (eds). *Temas sobre investigaciones costeras*. México, pp. 214-244. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Hilbe JM. 2011.** *Negative binomial regression*, 541 pp. University Press, Cambridge.
- Holland TL, J Mariscal-Romero, R Davidson-Arnott & J Cardille. 2011.** Landscape changes in a coastal system undergoing tourism development: implications for Barra de Navidad Lagoon, Jalisco, Mexico. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México* 74: 7-18.
- Howell SNG & S Webb. 1995.** *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*, 851 pp. Oxford University Press, New York.
- IUCN. 2020.** The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-1. International Union for Conservation of Nature. <<https://www.iucnredlist.org>>
- Lantz SM, DE Gawlik & MI Cook. 2010.** The effects of water depth and submerged aquatic vegetation on the selection of foraging habitat and foraging success of wading birds. *Condor* 112: 460-469.
- Mellink E & G de la Riva. 2005.** Non-breeding waterbirds at Laguna de Cuytlán and its associated wetlands, Colima, Mexico. *Journal of Field Ornithology* 76(2): 158-167.
- Mitsch WJ & JG Gosselink. 2007.** *Wetlands*, 582 pp. John Wiley & Son, Hoboken.
- Morrison RIG. 1984.** Migration systems of some New World shorebirds. In: Burger J & BL Olla (eds). *Shorebirds: migration and foraging behavior*, pp. 125-202. Plenum Press, New York.
- Myers JP. 1983.** Conservation of migrating shorebirds: staging areas, geographic bottlenecks, and regional movements. *American Birds* 37(1): 23-25.
- Palacios E, A Escofet & D Loya-Salinas. 1991.** The Estero de Punta Banda, BC, México, as a link in the "Pacific Highway": Abundance of shorebirds. *Ciencias Marinas* 17(3): 109-131.
- Ramli R & NA Norazlimi. 2016.** Effects of tidal states and time of day on the abundance and behavior of shorebirds utilizing tropical intertidal environment. *The Journal of Animal and Plant Sciences* 26(4): 1164-1171.
- Raposa KB, RA McKinney & A Beaudette. 2009.** Effects of tide stage on the use of salt marshes by wading birds in Rhode Island. *Northeastern Naturalist* 16(2): 209-224. <<https://doi.org/10.1656/045.016.0204>>
- R Core Team. 2017.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <<https://www.R-project.org/>>
- Rodríguez-Torrez MD. 2019.** Caracterización y distribución espacial de los nidos de aves acuáticas reproductoras en la costa de Jalisco, México. Tesis Profesional, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Autlán de Navarro, 45 pp.
- Ruiz-Campos G, E Palacios, JA Castillo-Guerrero, S González-Guzmán & E Batche-González. 2005.** Spatial and temporal composition of the avifauna from small coastal wetlands and adjacent habitats in northwestern Baja California, Mexico. *Ciencias Marinas* 31(3): 553-576.
- Schreiber EA & J Burger. 2002.** Seabirds in the marine environment. In: Schreiber EA & J Burger (eds). *Biology of marine birds*, pp. 1-16. CRC Press, Boca Raton.
- Skagen SK & HD Oman. 1996.** Dietary flexibility of shorebirds in the western hemisphere. *Canadian Field Naturalist* 110(3): 419-444.
- Van Colen C, D Verbelen, K Devos, L Agten, J Van Tomme, M Vincx & S Degraer. 2014.** Sediment-benthos relationships as a tool to assist in conservation practices in a coastal lagoon subjected to sediment change. *Biodiversity and Conservation* 23(4): 877-889.
- Venables WN & BD Ripley. 2002.** *Statistics and computing. Modern applied statistics with S*, 481 pp. Springer-Verlag, New York.

Warnock N, C Elphick & MA Rubega. 2002. Shorebirds in the marine environment. In: Schreiber EA & J Burger (eds). Biology of marine birds, pp. 581-615. CRC Press, Boca Raton.

Ysebaert T, PL Meininger, P Meire, K Devos, CM Berrevoets, RCW Strucker & E Kuijken. 2000. Waterbirds communities along the estuarine salinity gradient of the Schelde estuary, NW-Europe. Biodiversity and Conservation 9: 1275-1296.

Zuur AF, EN Ieno, NJ Walker, A Saveliev & G Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R, 563 pp. Springer Science and Business Media, New York.

Recibido el 11 de noviembre 2021

Aceptado el 2 de junio 2022

## MATERIAL SUPLEMENTARIO

**Apéndice 1. Aves acuáticas registradas en marea alta y marea baja en la laguna Barra de Navidad, Jalisco, México, durante un ciclo anual (marzo 2011-febrero 2012). Se presenta su estatus migratorio basado en Howell & Webb (1995) / Waterbirds recorded at high tide and low tide in Barra de Navidad lagoon, Jalisco, Mexico, during an annual cycle (March 2011-February 2012). Their migration status is presented based on Howell & Webb (1995)**

Especies aves acuáticas	Estatus	DOF 2019	IUCN	Abundancia		Especies aves acuáticas	Estatus	DOF 2019	IUCN	Abundancia	
				Marea alta	Marea baja					Marea alta	Marea baja
Aves zancudas						Aves marinas					
Familia: Ardeidae						Familia: Laridae					
<i>Ixobrychus exilis</i>	RR	Pr	LC	1	0	<i>Leucophaeus atricilla</i>	VI		LC	157	338
<i>Ardea alba</i>	RR		LC	256	531	<i>Leucophaeus pipixcan</i>	MT		LC	0	3
<i>Ardea herodias</i>	VI		LC	83	198	<i>Larus californicus</i>	VI		LC	0	8
<i>Egretta caerulea</i>	RR		LC	394	1041	<i>Larus heermanni</i>	RR	Pr	NT	487	271
<i>Egretta rufescens</i>	VI	P	NT	0	3	<i>Sterna forsteri</i>	VI		LC	1	6
<i>Egretta thula</i>	RR		LC	60	827	<i>Sterna hirundo</i>	VNR		LC	12	5
<i>Egretta tricolor</i>	RR		LC	60	380	<i>Hydroprogne caspia</i>	VI		LC	416	398
<i>Butorides virescens</i>	RR		LC	45	82	<i>Chlidonias niger</i>	VI		LC	15	0
<i>Bubulcus ibis</i>	RR		LC	564	296	<i>Thalasseus elegans</i>	VI	Pr	NT	2	0
<i>Nyctanassa violacea</i>	RR		LC	441	389	<i>Thalasseus maximus</i>	VI		LC	168	829
<i>Nycticorax nycticorax</i>	RR		LC	21	1	<i>Rynchops niger</i>	VNR		LC	451	602
<i>Cochlearius cochlearius</i>	RR		LC	34	4	Familia: Recurvirostridae					
Familia: Threskiornithidae						<i>Himantopus mexicanus</i>	RR		LC	99	210
<i>Eudocimus albus</i>	RR		LC	90	1.605	<i>Recurvirostra americana</i>	VI		LC	49	190
<i>Plegadis chibi</i>	VI		LC	6	2	Familia: Haematopodidae					
<i>Platalea ajaja</i>	VI		LC	9	89	<i>Haematopus palliatus</i>	RR	P	LC	7	18
Familia: Ciconiidae						Familia: Charadriidae					
<i>Mycteria americana</i>	VI	Pr	LC	11	6	<i>Pluvialis squatarola</i>	VI		LC	33	304
Familia: Aramidae						<i>Charadrius nivosus</i>	VI	A	LC	0	50
<i>Aramus guarana</i>	RR	A	LC	0	2	<i>Charadrius semipalmatus</i>	VI		LC	0	138
Familia: Rallidae						<i>Charadrius wilsonia</i>	VI	A	LC	0	30
<i>Rallus limicola</i>		A	LC	0	2	Familia: Scolopacidae					
Patos y especies afines						<i>Numenius americanus</i>	VI		LC	43	284
Familia: Anatidae						<i>Numenius phaeopus</i>	VI		LC	234	740
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	RR		LC	91	110	<i>Limosa fedoa</i>	VI	A	LC	491	1.519
<i>Spatula discors</i>	VI		LC	0	2	<i>Arenaria interpres</i>	VI		LC	0	13
<i>Spatula cyanoptera</i>	VI		LC	0	5	<i>Calidris alba</i>	VI		LC	72	206
<i>Spatula clypeata</i>	VI		LC	103	157	<i>Calidris canutus roselaari</i>	VI	P	LC	0	3
<i>Mareca americana</i>	VI		LC	30	0	<i>Calidris himantopus</i>	VI		LC	0	32
<i>Anas diazi</i>	VI	A	LC	0	4	<i>Calidris mauri</i>	VI	A	LC	0	53
<i>Nomonyx dominicus</i>	RR	A	LC	0	12	<i>Calidris minutilla</i>	VI		LC	0	66
<i>Oxyura jamaicensis</i>	VI		LC	0	21	<i>Actitis macularius</i>	VI		LC	192	108
Familia: Podicipedidae						<i>Tringa flavipes</i>	VI		LC	41	115
<i>Tachybaptus dominicus</i>	RR	Pr	LC	1	0	<i>Tringa melanoleuca</i>	VI		LC	78	78
Familia: Rallidae						<i>Tringa semipalmata</i>	VI		LC	432	1.807
<i>Fulica americana</i>	VI		LC	14	0	<i>Phalaropus tricolor</i>	VI		LC	0	10

RR= residente reproductivo, VI= visitante de invierno, VNR= visitante no reproductivo, MT= migratorio transitorio  
Su estatus en la Norma Oficial Mexicana 059 (DOF 2019): A= amenazada, Pr= protección especial, P= peligro de extinción  
Su clasificación en la IUCN: LC= preocupación menor, NT= casi amenazadas