

FACTORES DE ESTRUCTURACIÓN DE COMUNIDADES DE AVES ACUÁTICAS DE LOS HUMEDALES DE TIERRAS BAJAS DE VENEZUELA

Luis Gonzalo Morales

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Apartado 47058 Caracas 1041 A, Venezuela.
luis.morales@ciens.ucv.ve

RESUMEN

En diversos estudios de comunidades de aves acuáticas, las diferencias interespecíficas en algunas variables definen gremios de especies *a priori*. Tales variables, intrínsecas o ecológicas, incluyen macrohábitat, profundidad del agua, tipo de presa, conducta alimentaria, tamaño corporal, horario de actividades, hábito migratorio y presencia de vegetación acuática. En los humedales de tierras bajas de Venezuela habitan más de 150 especies de aves acuáticas, y en este trabajo se exploran posibles factores de estructuración de esta comunidad. Un Análisis de Correspondencia Múltiple (ACM) realizado a partir de 144 especies (50 marino costeras, 56 continentales y 38 cosmopolitas), 11 variables y 33 categorías produjo tres combinaciones de categorías que definen tres vías distintas de uso de recursos; estas combinaciones se corresponden a grupos espacialmente separados de especies. Las variables que mejor discriminan grupos de especies fueron: tipo y ubicación de las presas, profundidad del agua, tipo de locomoción del ave y macrohábitat. El macrohábitat marino comprende ambientes litorales y aguas abiertas, y en cada uno habita un grupo ecológicamente y filogenéticamente distinto de especies. Los humedales continentales incluyen una amplia heterogeneidad de ambientes, estrategias ecológicas y grupos filogenéticos asociados. Las especies cosmopolitas se superponen principalmente con las continentales. Las combinaciones de categorías, en conjunto con el tipo de macrohábitat, se pueden interpretar como factores de estructuración de la comunidad. La elevada diversidad de especies de aves de los humedales de Venezuela depende de la variedad y heterogeneidad estructural de los ambientes acuáticos, tanto continentales como marino costeros.

Palabras clave: aves acuáticas, comunidades ecológicas, análisis de correspondencia, humedales, Venezuela.

Structuring factors of waterbird communities of lowland wetlands of Venezuela

Abstract

In several studies of waterbird communities, interspecific differences along some variables define *a priori* species guilds. Such variables, either intrinsic or ecological, include macrohabitat, water depth, prey type, feeding behavior, body size, daily activity, migratory status, and presence of aquatic vegetation. Over 150 waterbird species are found in wetlands from Venezuelan lowlands, and in this paper I explore plausible structuring factors of this community. A Multiple Correspondence Analysis (MCA) with 144 species (50 marine, 56 freshwater, and 38 cosmopolite), 11 variables and 33 categories, rendered three combinations of categories, which define three different ways of resource use; these combinations correspond to three spatially separate groups of species. The variables that best discriminate between species groups were prey type, prey

location, water depth, type of avian locomotion, and macrohabitat. Coastal macrohabitat includes littorals and the open sea, and each one is inhabited by an ecologically and phylogenetically different group of species. Continental wetlands encompass an ample heterogeneity of habitats, ecological strategies and associated phylogenetical groups, and cosmopolite species mostly overlap the freshwater ones. Combinations of categories, along with the macrohabitat type, can be interpreted as structuring factors of the community. The high diversity of waterbirds of Venezuelan wetlands heavily depends upon the variety and structural heterogeneity of natural wetlands, both continental and coastal.

Keywords: Waterbirds, ecological communities, correspondence analysis, wetlands, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Uno de los temas fundamentales del estudio de las comunidades ecológicas ha sido la segregación de especies que comparten el uso de los recursos. La mayoría de los trabajos describen los patrones de separación (Ej.: espacial, temporal, secuencias de tamaño corporal y tamaño de presa) y en menor proporción intentan identificar los mecanismos que generan o explican lo observado. Entre los organismos mejor estudiados en este campo están las aves, en particular a partir de los estudios de MacArthur (1958) sobre la segregación de nichos de aves insectívoras de bosque templado. Cuando se estudian comunidades poco diversas es posible describir el patrón de uso de recursos de cada especie, pero al aumentar la diversidad, la estructura de la comunidad se percibe a escala de grupos de especies como gremios (Root, 1967), “ensambles” o “ensamblajes” (Fauth *y col.*, 1996). Estos grupos son ecológicamente divergentes pero internamente pueden tener distintos grados de homogeneidad taxonómica y ecológica, sobre todo en cuanto al uso del hábitat y los recursos.

En contraste con las aves terrestres, hay relativamente pocos estudios detallados sobre la estructura de las comunidades de aves acuáticas. Algunos estudios indican que el tipo de hábitat, la profundidad del agua, el tamaño corporal, el tipo de presa y la conducta alimentaria son las principales vías de segregación ecológica de las especies carnívoras (Kushlan, 1978; Morales, 1982; Erwin, 1983; Kushlan *y col.*, 1986; Gatto *y col.*, 2008; Kloskowski *y col.*, 2010; Liordos, 2010; Pérez-Crespo *y col.*, 2013; Mahendiran, 2016) y otros autores destacan el papel de factores distintos a las interacciones interespecíficas, como los ciclos de disponibilidad de recursos (McParland y Paszkowski, 2007), la morfometría de los humedales y la intervención humana (Pöysä, 1983; Cintra *y col.*, 2007; González-Gajardo *y col.*, 2009; Tavares *y col.*, 2015).

Los estudios de comunidades muy diversas se han centrado en la identificación de gremios alimentarios de pocas especies. Estos trabajos incluyen grupos de especies taxonómicamente afines o “ensambles” (Fauth *y col.*, 1996), como garzas (Willard, 1977; Morales, 1982; Hom,

1983, Chávez-Ramírez y Slack, 1995; Miranda y Collazo, 1997; Martínez, 2010), ibises (Frederick y Bildstein, 1992), gabanes y garzones (Thomas, 1986) y aves limícolas (Davis y Smith, 2001; Fonseca *y col.*, 2004; Isola *y col.*, 2000; Kober y Bairlein, 2006; Jing *y col.*, 2007; Andrei *y col.*, 2009; Martínez-Curci *y col.*, 2015; Giner y Pérez-Emán, 2015) y Anátidos (Arzel *y col.*, 2006; Colwell y Taft, 2000; Nudds, 1983). Por otra parte, hay relativamente pocos estudios sobre Rallidae (Lopes *y col.*, 2012) y otros grupos de baja abundancia (Anhimidae) o de difícil observación (Rallidae pequeños). Algunos trabajos incluyen gremios taxonómicamente diversos de especies pescadoras, limícolas o ambas (Willard, 1985; Castillo-Guerrero y Carmona, 2001; Gimenes y Anjos, 2011; Aguilera *y col.*, 2016) pero hay pocos estudios de especies herbívoras (excepto Anatidae).

El estudio multivariado de comunidades muy diversas describe las diferencias entre especies o grupos de especies basadas en variables como la morfología, uso de hábitat, conducta alimentaria y la dieta. Entre estos estudios se puede distinguir dos vías básicas de análisis. En la primera (la más frecuente), la comunidad se subdivide en grupos de especies designadas *a priori* con criterios ecológicos o taxonómicos (Colwell y Dodd, 1995, Colwell y Taft, 2000, Cumming *y col.*, 2012), mientras que en el segundo enfoque los grupos de especies se infieren *a posteriori* a partir de correlaciones o asociaciones multivariadas entre las especies de aves y las características de los humedales o los recursos (Pérez-Crespo *y col.*, 2013, Kloskowski *y col.*, 2010, Nudds 1983, Cintra *y col.*, 2007, Russell *y col.*, 2014, McParland y Paszkowski, 2007).

Este trabajo está centrado en las aves acuáticas que habitan en los humedales de tierras bajas de Venezuela (<500 m.s.n.m.). Al respecto, Lentino y Bruni (1994) y Lentino y Esclasans (2005) reportan 16 humedales típicamente continentales, 11 costeros y cinco en la plataforma insular y por otra parte, Vilella y Baldassarre (2010) registraron 120 grandes colonias de anidación de aves zancudas en los Llanos Occidentales, por lo cual es muy posible que el número de humedales de importancia para las aves sea mucho mayor. Según los censos nacionales, en los humedales venezolanos habitan aproximadamente 200 especies de aves acuáticas, incluyendo 52 especies migratorias (Sainz *y col.*, 2015; Remsen *y col.*, 2018; Vereá *y col.*, 2017). Actualmente no se dispone de la información que se requiere para analizar en detalle la ecología de un conjunto de especies tan diverso, pero a partir de lo que se conoce de su historia natural se puede explorar posibles patrones generales de la estructura de la comunidad.

El objetivo general de este estudio fue detectar posibles factores de estructuración de la comunidad de aves acuáticas de los humedales de tierras bajas de Venezuela. Con este fin se realizó un análisis de correspondencias múltiples basado en variables nominales que comprenden atributos intrínsecos de las especies, del uso de hábitat y la

dieta. Los atributos que más contribuyen a la segregación de los grupos de especies se interpretan como factores de estructuración de la comunidad y se infieren *a posteriori* del análisis de datos.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este trabajo se realizó una ordenación de las especies de aves mediante un Análisis de Correspondencia Múltiple (ACM) basado en Greenacre (2007), Le Roux y Rouanet (2010) y Husson *y col.* (2013) usando variables categóricas relativas al ambiente físico, la historia natural de las especies, el uso del hábitat y la dieta.

Ambiente físico. En este estudio se incluyeron las aves que habitan humedales venezolanos ubicados a menos de 500 m.s.n.m. como manglares, lagunas costeras, albuferas, playas marinas, lagos, lagunas, embalses, morichales, esteros y bajios. El concepto de humedal corresponde al del Convenio sobre los Humedales o Convenio Ramsar (www.ramsar.org), el cual comprende a todo cuerpo de agua salada o salobre, natural o manejado, permanente o estacional, así como playas marinas y riberas de ríos y lagos de hasta 6 m de profundidad, excluyendo el mar abierto y la parte profunda (> 6 m) de lagos y ríos.

Especies de aves. El estudio comprende 144 especies de 23 familias de aves con adaptaciones a la vida acuática, tanto residentes como migratorias (Tabla 1). Se usó la clasificación taxonómica del Comité de Clasificación para Sudamérica (SACC) de la American Ornithologists' Union (Remsen *y col.* 2018) y los nombres comunes corresponden a la lista de Vereza *y col.* (2017). Por otra parte, se excluyen: (1) especies pertenecientes a familias de aves acuáticas pero con hábitos mayormente terrestres, como la Garcita Reznera (*Bubulcus ibis*, Ardeidae), la Dara (*Burhinus bistriatus*, Burhinidae) y el Tibi-Tibe (*Bartramia longicauda*, Scolopacidae); (2) especies observadas muy rara vez o cuyos registros en el país no están bien documentados, como la Gallineta Cenicienta (*Fulica americana*, Rallidae), el Playero Lomiescamado (*Calidris bairdii*, Scolopacidae) y la Tiñosa *Anous minutus* (Laridae); (3) especies que pertenecen a grupos típicamente terrestres pero que están asociadas a ambientes acuáticos, como la Chenchena (Opisthocomidae) y varias especies de Falconiformes y Passeriformes. Como caso especial se incluye a los Martines Pescadores porque a diferencia del tercer grupo de especies excluidas, constituyen una unidad taxonómica casi completa de aves estrictamente dependientes de cuerpos de agua (Orden Coraciiformes, familia Alcedinidae), y las especies venezolanas en particular se alimentan casi exclusivamente de peces.

Tabla 1. Número de especies incluidas en el estudio. Las especies de las familias marcadas con asterisco comprenden 72% del total (órdenes y familias según Remsen *y col.* 2018).

Orden	Familia	Número de especies
Podicipediformes	Podicipedidae	2
Suliformes	Phalacrocoracidae	1
	Anhingidae	1
	Fregatidae	1
Pelecaniformes	Pelecanidae	1
	Ardeidae*	20
	Threskiornithidae	8
Ciconiiformes	Ciconiidae	3
Phoenicopteriformes	Phoenicopteridae	1
Anseriformes	Anhimidae	2
	Anatidae*	15
Gruiformes	Aramidae	1
	Rallidae*	19
	Heliornithidae	1
Eurypygiiformes	Eurypygidae	1
	Jacaniidae	1
	Haematopodidae	1
	Charadriidae	9
Charadriiformes	Recurvirostridae	1
	Scolopacidae*	29
	Laridae*	20
	Rynchopidae	1
Coraciiformes	Alcedinidae	6
Total		144

VARIABLES Y CATEGORÍAS DEL ACM. Las variables del ACM comprenden el tipo primario de hábitat, estrategias de detección y captura de presas, tamaño corporal de las aves, hábitos migratorios, algunas características del microhábitat y el horario de actividad diaria. Puesto que en el ACM el aporte de una variable a la inercia total depende del número de categorías que incluya, se fijó un máximo de cuatro categorías por variable. La asignación de las especies a las distintas categorías se hizo usando las guías y manuales de ornitología más ampliamente utilizados en Venezuela y el Neotrópico, en particular French (1980), Blake (1977), Hancock y Elliot (1977), Phelps y de Schauensee (1979), Karalus y Eckert (1981), Hilty (2003), Hayman *y col.* (1986), Hancock *y col.* (1992), Ridgely y Gwynne (1993), Del Hoyo *y col.* (1992; 1996), Hancock y Kushlan (1996) y Restall *y col.* (2006). Adicionalmente se usaron otros trabajos enfocados en la dieta y el uso de hábitat de garzas, gabanos, gallitos y cotúas (Aguilera *y col.*, 1993; Tárano *y col.*, 1995; González, 1997; Strong *y col.*, 1997; Kushlan *y col.*, 1982; Moreno *y col.*, 2004; Petracci *y col.*, 2009). Para completar datos faltantes de algunas especies, se utilizó la información disponible de especies congénéricas o de la misma familia con similar hábitat, tamaño, conducta, locomoción y dieta.

En total se incluyeron 11 variables nominales que comprenden 33 categorías (Tabla 2). Por tanto, el aporte promedio a la inercia de una categoría es de 3,03% ($=1/33$), valor que se usó para evaluar la

importancia relativa de cada categoría en los ejes. Dado que el MCA utiliza distancias Chi cuadrado, cada categoría incluyó como mínimo 5% del número total de especies, que en este estudio equivale a siete (Le Roux y Rouanet, 2010). A continuación se describen las variables y sus categorías.

Tabla 2. Variables y categorías del ACM. Entre paréntesis se indica el nombre o acrónimo de la variable usado en los gráficos y el número de especies en cada categoría (frecuencia).

Variable	Categoría	Frecuencia	Variable	Categoría	Frecuencia
Profundidad del agua (Prof)	Muy somero	40	Tipo de presa (Presa)	Invertebrados	54
	Prof. variable	24		Invert. y plantas	27
	Profundo	38		Peces	40
	Somero	42		Peces e invert.	23
Sombreado (Sombra)	Abierto	84	Peso corporal (Peso)	Grande	28
	Sombreado	18		Mediano	62
	Somb.variable	42		Pequeño	54
Tipo de locomoción (Locom)	Nado	21	Presencia de vegetación (Veget)	Con vegetación	39
	Vadeo	95		Sin vegetación	61
	Vuelo	28		Veget. Variable	44
Tipo de Macrohábitat (Macrohab)	Continental	56	Detección de la presa (Detec)	Táctil	31
	Marino	50		Visual y/o táctil	22
	Ambos	38		Visual	91
Horario de actividad (Hora)	Diurno	115	Migración (Migrat)	Migratorio	52
	Todo horario	29		Residente	92
Ubicación de la presa (Ubic)	Columna de agua	59			
	Externo	30			
	Interfase	55			

Macrohábitat. Tipo de humedal según la influencia marina: (a) humedales marino-costeros (agua salada o salobre), (b) humedales continentales (agua dulce) y (c) ambos.

Sombreado. Tipo de sitio de alimentación en cuanto a cobertura vegetal natural: (a) sitios soleados o abiertos, (b) sitios sombreados y (c) ambos.

Ubicación de las presas. Categorías: (a) columna de agua, (b) interfase entre la columna de agua y el sustrato y (c) microambientes emergentes o externos a la columna de agua (Ej. vegetación emergente; sustrato no inundado).

Profundidad de agua en los sitios de alimentación. Categorías: (a) aguas profundas (>60 cm), (b) aguas someras (10 - 60 cm), (c) aguas muy someras (< 10 cm) y (d) profundidad variable, equivalente a las categorías somera y profunda (≥ 10 cm). La categoría (c) se refiere a terrenos encharcados o áreas con pozos efímeros.

Presencia de vegetación. Categorías: (a) con vegetación, (b) aguas libres o sin vegetación, o bien (c) ambas. La vegetación en los sitios de alimentación puede ser litoral, flotante o emergente.

Tipo de presa. Se refiere a las presas de las aves adultas. Categorías: (a) peces, (b) invertebrados, (c) peces e invertebrados, (d) invertebrados y partes vegetales.

Detección de la presa. Tipos de detección: (a) visual, (b) táctil o (c) ambos.

Tipo de locomoción de la especie de ave. Categorías: (a) acecho o en marcha, (b) nado sobre o bajo la superficie del agua y (c) vuelo.

Hábito migratorio. Las especies se clasificaron como (a) residentes, si se reproducen en Venezuela o (b) especies que tienen tanto poblaciones migratorias como residentes.

Peso corporal. Se usó el peso corporal promedio de adultos de ambos sexos como estimación del tamaño del ave. Los datos provienen de Dunning (2008), Blake (1977), Haverschmidt (1948), de ejemplares capturados y liberados (L.G. Morales, datos no publicados) y de ejemplares de museo. Se generó una distribución normal de valores en escala logarítmica en 13 intervalos de clase (prueba W de Shapiro-Wilk, $p=0,1260$), la cual se segmentó en tres categorías cuyos límites fueron: < 100 g, 100 - 649 g y >649 g, respectivamente. En ese orden, las categorías de tamaño son: (a) pequeño, (b) mediano y (c) grande. Estas categorías se validaron usando datos de peso corporal de varias especies de Ardeidae, Charadriidae, Jacanidae, Ciconiidae, Rallidae, Scolopacidae y Anatidae.

Horario de actividad. Categorías: (a) estrictamente diurno y (b) otro horario (Ej. crepuscular o mixto).

Los cálculos y gráficos del ACM se basaron en la matriz de Burt y se hicieron con la rutina MCA del programa FactoMineR para lenguaje R (Husson *y col.*, 2013). La matriz de Burt es una tabla cruzada simétrica de frecuencias de todas las categorías. De los resultados que pueden derivarse de un ACM, en este estudio se reportan: (a) autovalores y su importancia relativa; (b) valores de discriminación de las variables, (c) gráfico de ordenación de las categorías, y (d) gráficos de ordenación de las especies según las variables con mayor valor de discriminación. En los gráficos de categorías, la cercanía al origen de coordenadas implica una baja contribución a la inercia del modelo y una escasa capacidad para discriminar grupos de especies. Asimismo, la proximidad geométrica entre dos categorías implica que comparten un alto número de especies. En la ordenación de especies el espacio está definido por todas las variables, por lo cual especies geoméricamente próximas forman conjuntos con múltiples afinidades ecológicas, y especies muy distantes entre sí son ecológicamente distintas porque comparten muy pocas categorías.

RESULTADOS

En la Tabla 3 se muestra que los tres primeros ejes resumen 70% de la inercia del modelo, y los mapas de ordenación se elaboraron usando estos ejes. En la Tabla 4 se muestran los valores de η^2 de las variables en los tres primeros ejes. En orden decreciente, los cinco mayores valores promedio corresponden a ubicación y tipo de presa, tipo de locomoción, profundidad del agua y presencia de vegetación. En este mismo orden, esas variables contribuyen a la dispersión de especies o grupos de especies en el espacio multivariado.

Tabla 3. Distribución de la inercia en las dimensiones o ejes principales.

Eje	Autovalor	Inercia explicada (%)	Inercia explicada acumulada (%)
1	0,131	37,65	37,65
2	0,071	20,45	58,10
3	0,043	12,27	70,37
4	0,027	7,84	78,21
5	0,015	4,30	82,51
Ejes 6 a 22	0,061	17,49	100,00
Total inercia	0,348		

Tabla 4. Valores de discriminación (η^2) de las variables del ACM.

Variable*	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Promedio
Ubic	0,6396	0,5382	0,1763	0,4514
Presa	0,7893	0,1781	0,3680	0,4451
Locom	0,6957	0,0243	0,5025	0,4075
Prof	0,6546	0,0217	0,4746	0,3836
Veget	0,4472	0,4591	0,0570	0,3211
Macrohab	0,2536	0,4876	0,0275	0,2562
Detec	0,1785	0,2877	0,2366	0,2343
Sombra	0,2167	0,2696	0,0222	0,1695
Migrat	0,0001	0,4367	0,0174	0,1514
Peso	0,0474	0,0186	0,3646	0,1436
Hora	0,0590	0,2127	0,0266	0,0994

* Descripción de las variables en la Tabla 2

Ordenación de variables y categorías. En la Figura 1 se grafica el valor de discriminación de las variables en los tres primeros ejes principales. Se observa que las variables con mayores valores están asociadas al plano de los ejes 1-2 (ubicación de la presa y presencia de vegetación acuática) y 1-3 (tipo de presa, tipo de locomoción y profundidad del agua). En la Figura 2 se representan las proyecciones de las categorías con contribuciones absolutas mayores que el promedio (3%). En el plano de los dos primeros ejes se observan tres grupos distintos de categorías. En el primer grupo (valores negativos en el eje 1), el uso del macrohábitat marino está asociado con la captura al vuelo de peces en la columna de agua y en sitios

profundos sin vegetación. El segundo grupo de categorías (valores positivos en el plano 1- 2 pero con valores negativos en el eje 3) incluye el horario diurno-nocturno, el hábitat marino, la detección visual o táctil de invertebrados en la interfase sustrato-columna de agua de humedales muy someros y en parte el hábito migratorio. En el tercer grupo (valores positivos en el eje 1, negativos en el eje 2, muy variables en el eje 3), el uso de humedales continentales está asociado a la alimentación en sitios sombreados, con vegetación y externos a la columna de agua, al consumo de invertebrados y plantas, y en menor grado a la condición de residente.

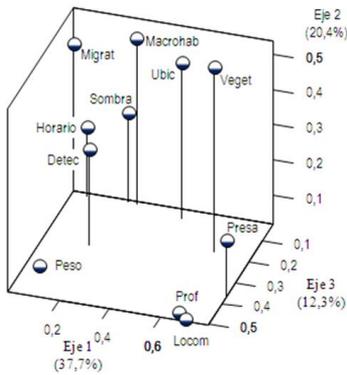


Figura 1. Medidas de discriminación de las variables en los tres primeros ejes principales. En cada eje se indica el respectivo porcentaje de varianza explicada. Los nombres de las variables están en la Tabla 2.

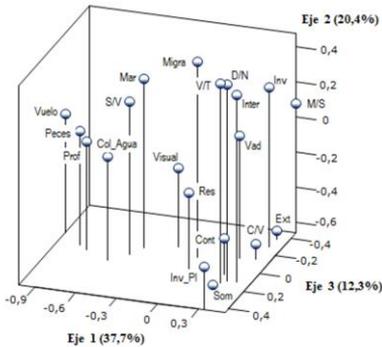


Figura 2. Proyecciones de las categorías con inercias mayores que el promedio en cada eje (3,03%) sobre los tres primeros ejes principales. Prof: Profundo; Col_Agua: Columna de agua; S/V: Sin vegetación; Mar: Humedales marino costeros; Migra: Migratorio; V/T: Estrategia visual o táctil; D/N: Diurno o nocturno (horario mixto de actividad); M/S: Muy Somero; Inv: Invertebrados; Inter: Interfase; Vad: Vadeo; Som: Sombreado; Ext: Externo; C/V: Con vegetación; Cont: Humedales continentales; Inv_Pl: Invertebrados y plantas; Res: Residente.

Las tres combinaciones de categorías descritas arriba definen tres relaciones distintas entre características intrínsecas de las especies, estrategias de uso del hábitat y de explotación de recursos. Puesto que a cada combinación de categorías hay un conjunto de especies asociado, estas combinaciones de atributos representan vías o factores de estructuración de

especies de la comunidad en gremios (Root, 1967) o ensambles (Fauth *y col.*, 1996). Según las respectivas definiciones, los gremios son conjuntos de especies que explotan recursos similares en forma similar y en los ensambles, además de lo anterior las especies son filogenéticamente cercanas.

Ordenación de especies. Las contribuciones individuales de las variables a la dispersión de las especies en el espacio multivariado se representan identificando a cada especie con la categoría de cada variable a la que esté asociada. Como se dijo, la ordenación de especies y variables es simultánea y se puede elaborar un mapa por cada variable, pero acá sólo se grafican las ordenaciones con las variables de mayor valor de discriminación.

En la Figura 3 se muestra la ordenación de las especies de acuerdo al tipo predominante de presa. El modelo discrimina con claridad las 40 especies fundamentalmente pescadoras de las 54 que se alimentan sólo de invertebrados y de las 27 que consumen invertebrados y plantas. Las 23 especies que consumen peces e invertebrados se superponen ampliamente con las de otras categorías y están dispersas en torno al origen de los ejes, por lo cual este tipo de dieta no define un grupo aparte de especies en el espacio multivariado.

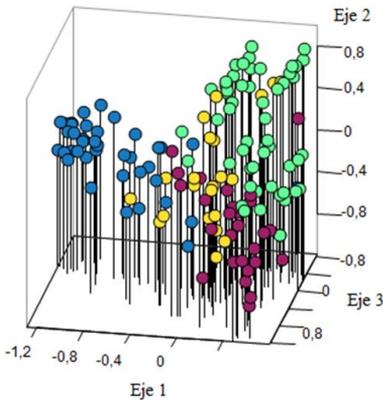


Figura 3. Ordenación de las especies, identificadas mediante el tipo predominante de presa. ● Peces; ● Invertebrados; ● Peces e invertebrados; ● Invertebrados y plantas.

La variable ubicación de las presas presenta los mayores valores de discriminación en los dos primeros ejes principales. En la Figura 4 se observa una separación clara entre tres grupos de especies. El grupo menos numeroso, pero relativamente más compacto, está representado por las 30 especies que capturan sus presas fuera de la columna de agua (categoría externo). Las 59 especies que capturan sus presas en la columna de agua muestran la mayor dispersión pero están claramente separadas del resto. Algo similar ocurre con las 55 especies que capturan sus presas en la interfase.

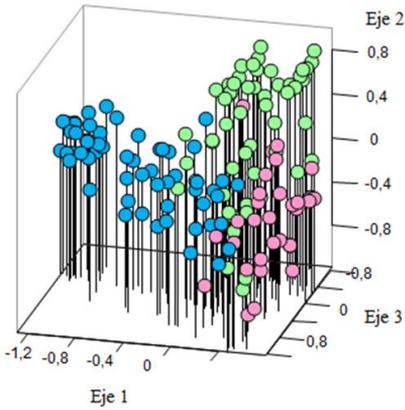


Figura 4. Ordenación de las especies, identificadas mediante la ubicación de la presa. ● Columna de agua; ● Interfase entre el sustrato y la columna de agua; ● Fuera de la columna de agua (Externo).

La Figura 5 muestra la ordenación de las especies según la profundidad del agua en los sitios de alimentación. El grupo menos disperso y por tanto ecológicamente más homogéneo es el de las 38 especies que usan humedales profundos. Este grupo es el que presenta menor superposición con los demás, y en particular está bien separado de las 40 que usan humedales muy someros. Por otra parte se observa una amplia superposición entre las especies que usan aguas someras y de profundidad variable (66 especies entre ambos). Estos dos últimos grupos de especies son los más dispersos en el espacio multivariado. Según estos resultados, la profundidad del agua sólo permite distinguir entre especies de aguas profundas y especies de aguas muy someras.

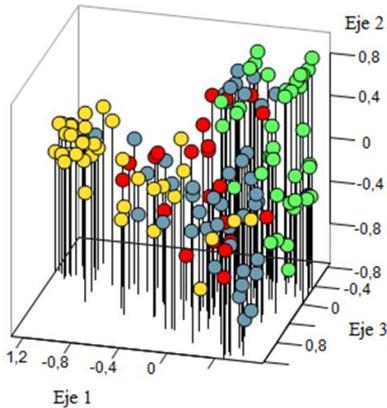


Figura 5. Ordenación de las especies, identificadas según la profundidad de agua. ● Aguas profundas; ● Aguas someras; ● Aguas muy someras; ● Profundidad variable

En la Figura 6 se grafica la ordenación de las especies según el tipo de locomoción. En general, hay tres grupos de especies bien definidos según esta variable. Se observa que las 28 especies que se alimentan al vuelo están separadas del resto y que las 95 especies vadeadoras se superponen muy poco con las 21 que se alimentan mientras nadan.

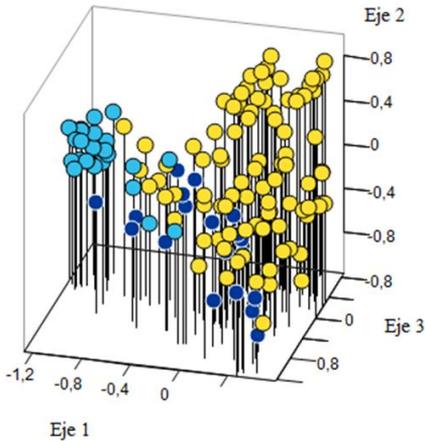


Figura 6. Ordenación de las especies según el tipo de locomoción. ● Vadeo; ● Vuelo; ● Nado

La Figura 7 muestra la ordenación de especies según su macrohábitat. Las 50 especies exclusivamente marinas forman dos grupos distantes en el plano 1-2. La mayoría de las 56 especies que sólo usan humedales continentales forman un grupo disperso pero relativamente bien separado de las marinas. Parte de las 38 especies cosmopolitas se superponen con las especies continentales, excepto un grupo bien definido de 12 especies, muy próximo a uno de los grupos de aves marinas.

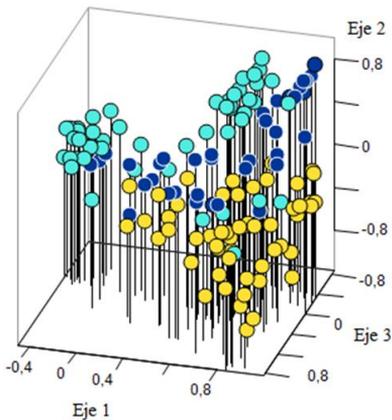


Figura 7. Ordenación de las especies, identificadas según el macrohábitat. ● Humedales continentales; ● Humedales marinos; ● Ambos tipos de humedales.

La relación entre la ordenación de las especies por macrohábitat y la ordenación de las categorías permite apreciar la correspondencia entre los posibles factores de estructuración (grupos de categorías) y la coexistencia de especies. Para ello, las figuras 2 y 7 pueden relacionarse directamente porque tienen el mismo sistema de coordenadas. El primer grupo de especies marinas, con valores negativos en el primer eje, se corresponde con el primer grupo de categorías e incluye gaviotas, tiñosas, pelícanos, bobas, garzas marinas y tijaletas de mar. Las especies marinas del segundo grupo, con valores positivos en el eje 1, y el grupo de 12 especies cosmopolitas mencionado arriba, están asociadas al segundo grupo de categorías y comprende principalmente alcaravanes y aves limícolas marinas migratorias. El grupo de especies de macrohábitat continental y parte de las 38 especies cosmopolitas restantes (valores positivos en el eje 1, muy variables en el resto) se corresponden con el tercer grupo de categorías y forman un grupo ecológicamente muy heterogéneo que incluye patos, pollas de agua, cotaras, ibises, garzas y gallitos. El resultado anterior puede resumirse diciendo que, en términos generales, distintos grupos de categorías (atributos intrínsecos de las especies o bien ecológicos) son compatibles con distintos tipos de hábitat y los grupos de especies asociados también son filogenéticamente distintos (en algunos casos muy distintos).

DISCUSIÓN

En el ACM se incluyeron variables que, según otros estudios, pueden interpretarse como factores que confieren estructura a las comunidades de aves acuáticas. En este sentido, varios autores han definido gremios o ensamblajes *a priori* con base en algunos atributos intrínsecos de las especies o bien variables de tipo ecológico. Los factores más frecuentes en estudios de comunidades con cinco o más especies son: el macrohábitat como el factor más general (Fonseca *y col.*, 2004) y diversas combinaciones de factores individuales como profundidad del agua, tamaño corporal, tipo o tamaño de presa y conducta alimentaria (Willard, 1977; Kushlan, 1978; Morales, 1982; Erwin, 1983; Kushlan *y col.*, 1986; Colwell y Taft, 2000; Cumming *y col.*, 2012); profundidad del agua y conducta alimentaria (Gatto *y col.*, 2008); profundidad de agua y vegetación acuática (Nudds, 1983); tamaño de las presas y vegetación acuática emergente (Kloskowski *y col.*, 2010); vegetación acuática y conducta alimentaria (Lirdos, 2010); tamaño corporal y conducta alimentaria (Willard, 1977); tamaño corporal, vegetación y tipo de presa (Thomas, 1986); profundidad de agua y tipo de presa (Moreno *y col.*, 2004); conducta y microhábitat (Pérez-Crespo *y col.*, 2013); conducta alimentaria y tamaño de presa (Mahendiran, 2016). El papel de los ciclos anuales de inundación está recibiendo creciente atención (Fonseca *y col.*, 2004; Gimenes y Anjos, 2011), así como la migración como respuesta a la estacionalidad (Castillo-Guerrero y Carmona, 2001; Kober y Bairlein, 2006; Jing *y col.*, 2007;

Martínez-Curci *y col.*, 2015). Asimismo, Colwell y Dodd (1995) estudiaron la relación entre riqueza de especies y abundancia de aves y el microhábitat (altura de la vegetación y profundidad de agua) en 20 pastizales inundados.

El objetivo principal de este tipo de trabajos, que ha predominado en la Ecología de aves acuáticas, ha sido describir las diferencias entre especies o entre grupos de especies y algunas variables, todas designadas *a priori*. Los resultados del presente trabajo concuerdan con los de estos estudios en que las seis variables con mayores valores de discriminación (Tabla 4) incluyen a los factores de estructuración citados arriba. Aunque la conducta alimentaria ni el tamaño de presa se incluyeron explícitamente en este trabajo, tres de las variables del ACM son determinantes de la búsqueda y captura de las presas (tipo de detección, tipo de locomoción y ubicación de la presa), y por otra parte, el tipo y el tamaño de presa de las aves carnívoras están muy relacionados entre sí por cuanto las presas más grandes son generalmente peces y las presas pequeñas son principalmente invertebrados. Luego, la conducta alimentaria y el tamaño de presa están indirectamente incluidos en este estudio y en este sentido los resultados obtenidos del mismo también concuerdan con la literatura.

Algunos resultados de este trabajo también son coherentes con estudios multivariados basados en gremios *a priori* basados en dieta, conducta y variables del hábitat, en particular profundidad de agua y vegetación acuática. Colwell y Taft (2000) encontraron que la profundidad de agua influye marcadamente en el número de especies y en la densidad de la mayoría de las especies de aves acuáticas en 25 humedales manejados. Cumming *y col.* (2013) muestran que gremios con distinta dieta y uso del hábitat responden en forma distinta a pulsos de nutrientes en el agua, y Tavares *y col.* (2015) encontraron que en 22 lagunas costeras, la abundancia y composición de distintos gremios depende de la profundidad y salinidad del agua, la forma y tamaño de la laguna, y factores humanos.

Los estudios multivariados y con gremios o grupos funcionales inferidos *a posteriori*, es decir, como producto del análisis de datos, son los de mayor interés para el presente trabajo, pero son los menos frecuentes en la literatura. Algunos estudios han identificado grupos de especies ecológicamente similares a partir de análisis como componentes principales, correspondencia canónica, análisis de agrupamiento (cluster analysis), modelos lineales generalizados, y en menor proporción análisis de varianza múltiple. Por ejemplo, Pöysä (1983) identificó gremios basados en el uso de microhábitat, la morfología externa y la conducta alimentaria en lagunas boreales; Isola *y col.* (2000) muestran grupos definidos por el uso de distintos microhábitats en pastizales inundados; McParland y Paszkowski (2007) encuentran algo similar en 24 lagos pero en relación

con la abundancia de presas y variables químicas del agua; Pérez-Crespo *y col.* (2013) estudiaron la relación entre la conducta, el microhábitat y la morfología y descartan el papel de la competencia interespecífica en gremios generados por análisis de agrupamiento y Russell *y col.* (2014) describen diez gremios en sistemas estuarinos con amplia variabilidad en salinidad, turbidez y densidad de plantas sumergidas. Los resultados de los trabajos mencionados son coherentes con los del presente estudio puesto que en ambos casos, variables como la profundidad del agua, la presencia de vegetación acuática, la conducta alimentaria y la dieta permiten identificar grupos definidos de especies en la comunidad.

Algunas variables del ACM no figuran en otros análisis, como la ubicación de la presa, el tipo de locomoción de las aves y la estrategia de detección de la presa. Estas variables relacionan a la conducta de las aves, su dieta y el microhábitat de alimentación. Los estudios de comunidades poco diversas usualmente no las incluyen pero su significación en el ACM de este estudio muestra su importancia en comunidades mucho más complejas. Por otra parte, en comunidades de pocas especies filogenéticamente afines (Ej. patos o playeros), el tamaño corporal puede ser indicativo del tipo y tamaño de presa y de la profundidad del agua de los sitios de alimentación (Kushlan, 1978, Kushlan *y col.*, 1986). Sin embargo, en comunidades de alta diversidad como la de este estudio, la gran variedad de combinaciones de tamaño corporal con otros atributos anulan posibles patrones morfoecológicos como los citados arriba. Algo similar ocurre con otras variables con menor valor de discriminación como el horario de actividad, el sombreado de los sitios de alimentación y el hábito migratorio (Castillo-Guerrero y Carmona, 2001; Jing *y col.*, 2007; Kober y Bairlein, 2006; Martínez-Curci *y col.*, 2015).

Los resultados obtenidos también incluyen relaciones energéticas bien conocidas. Por ejemplo, la Figura 2 muestra que la estrategia de búsqueda de presa energéticamente más costosa (vuelo) está asociada con la captura de presas calóricamente más densas (peces) en humedales marinos de aguas libres. En contraste, la estrategia menos costosa (vadeo) está asociada al uso de humedales continentales con vegetación, y que albergan presas de valor energético muy variable, como partes vegetales, insectos y peces (Kushlan *y col.*, 1982; Morales, 1982; Frederick y Bildstein, 1992). Asimismo, el hábito migratorio está mayormente asociado al ambiente marino, tanto en humedales profundos como muy someros, lo cual se corresponde con el conocido uso temporal de ambientes estables y muy productivos por parte de las aves que llegan con bajas reservas energéticas (Davis y Smith, 2001; Giner y Pérez-Emán, 2015).

Las diferencias entre grupos de categorías (Figura 2), tipo de macrohábitat (Figura 7) y filogenia de los grupos de especies, de algún modo valida a los dos primeros como factores de estructuración de la comunidad porque la identidad taxonómica de las especies no forma parte

del ACM. Por ejemplo, el hábitat marino comprende dos tipos distintos de ambientes y de estrategias de uso del hábitat y los recursos, y en cada caso predomina un grupo filogenéticamente distinto de especies. En contraste, los humedales continentales, ecológicamente mucho más variados que los marinos costeros, permiten la coexistencia de diversas estrategias y en este macrohábitat encontramos varios grupos de especies de distinta filogenia.

Finalmente, este estudio indica que la alta diversidad de especies acuáticas presente en los humedales de tierras bajas de Venezuela está estrechamente asociada a una alta heterogeneidad de ambientes y recursos. Luego, la diversidad y abundancia de la avifauna acuática presente en Venezuela depende en gran parte de la conservación a largo plazo de la heterogeneidad de los humedales, la permanencia de su productividad y la continuidad de sus regímenes naturales de inundación.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Sandra Giner (IZET, UCV) por su contribución al planteamiento inicial del trabajo, la recopilación de la información básica de las especies y por la revisión de versiones preliminares del manuscrito. Asimismo se agradece las observaciones y críticas de los árbitros y al Consejo de Desarrollo Científico Humanístico de la UCV por los fondos otorgados al Proyecto CDCH-UCV # PI-03-8184-2011/1.

LITERATURA CITADA

- Andrei, A.E., L. M. Smith, D.A. Haukos, J.G. Surlis y W.P. Johnson. 2009. Foraging ecology of migrant shorebirds in saline lakes of the Southern Great Plains. *Waterbirds* 32: 138-148.
- Aguilera, E., C. Ramo y B. Busto. 1993. Food habits of the Scarlet and White Ibis in the Orinoco Plains. *Condor* 95:739-741
- Aguilera, E., G. Marín y J. Muñoz. 2016. Riqueza, abundancia y diversidad de aves acuáticas asociadas al complejo lagunar Chacopata-Bocaripo, estado Sucre, Venezuela. *Revista Venezolana de Ornitología* 6:4-12.
- Arzel, C., J. Elmberg y M. Guillemain. 2006. Ecology of spring-migrating Anatidae: a review. *Journal of Ornithology* 147: 167-184
- Blake, E. 1977. *Manual of Neotropical Birds*. Chicago, University of Chicago Press, 674 pp.
- Castillo-Guerrero, J.A. y R. Carmona. 2001. Distribución de aves acuáticas y rapaces en un embalse dulceacuícola artificial de Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical* 49: 1131-1142.
- Chávez-Ramírez, F. y R.D. Slack. 1995. Differential use of coastal marsh habitats by nonbreeding wading birds. *Colonial Waterbirds* 18: 166-171
- Cintra, R., P. Dos Santos y C.B. Leite. 2007. Composition and structure of the lacustrine bird communities of seasonally flooded wetlands of Western Brazilian Amazonia at high water. *Waterbirds* 30:521-540.

- Colwell, M.A. y S.L. Dodd. 1995. Waterbird communities and habitat relationships in coastal pastures of Northern California. *Conservation Biology* 9: 827-834.
- Colwell, M.A. y O.W. Taft. 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth. *Waterbirds* 23: 45-55.
- Cumming, G.S., M. Ndlovu, G. L. Mutumi y P.A.R. Hockey. 2013. Responses of an African wading bird community to resource pulses are related to foraging guild and food-web position. *Freshwater Biology* 58: 79-87
- Cumming, G.S., M. Paxton, J. King y H. Beuster. 2012. Foraging guild membership explains variation in waterbird responses to the hydrological regime of an arid-region flood-pulse river in Namibia. *Freshwater Biology* 57:1202-1213.
- Davis, C.A. y L.M. Smith. 2001. Foraging strategies and niche dynamics of coexisting shorebirds at stopover sites in the Southern Great Plains. *Auk* 118(2):484-495
- Del Hoyo, J., A. Elliott y J. Sargatal. 1992. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1. *Ostrich to Ducks*. Barcelona, Lynx Edicions, 696 pp.
- Del Hoyo, J., A. Elliott y J. Sargatal. 1996. *Handbook of the birds of the world*. Vol. 3. *Hoatzin to Auks*. Barcelona, Lynx Edicions, 821 pp
- Dunning, J.B., Jr. 2008. *CRC Handbook of Avian Body Masses*. Second Edition. Boca Raton (Florida), CRC Press, 655 pp.
- Erwin, M. 1983. Feeding behavior and ecology of colonial waterbirds: A synthesis and concluding comments. *Colonial Waterbirds* 6: 73-83
- Fauth, J.E., J. Bernardo, M. Camara, W.J. Resetarits, Jr., J. van Buskirk y S.A. McCollum. 1996. Simplifying the ecological jargon of community ecology: A conceptual approach. *American Naturalist* 147: 282-286.
- French, R. 1980. *A Guide to the Birds of Trinidad and Tobago*. Newtown Square Harrowood Books, 470 pp.
- Fonseca, V.G., Grade, N. & Cancela da Fonseca, L. 2004. Patterns of association and habitat use by migrating shorebirds in intertidal mudflats and saltworks on the Tavira Estuary, Ria Formosa, Southern Portugal. *Wader Study Group Bulletin* 105: 50-55.
- Frederick, P.C. y K.L. Bildstein. 1992. Foraging ecology of seven species of Neotropical ibises (Theskiornithidae) during the dry season in the Llanos of Venezuela. *Wilson Bulletin* 104: 1-20.
- Gatto, A., F. Quintana y P. Yorio. 2008. Feeding behavior and habitat use in a waterbird assemblage at a marine wetland in coastal Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 31:463-471.
- Gimenes, M.G. y L. dos Anjos. 2011. Influence of lagoons size and prey availability on the wading birds (Ciconiiformes) in the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 463-473.
- Giner, S.B. y J. Pérez-Emán. 2015. Dinámica temporal de las aves playeras en las albuferas del Refugio de Fauna Silvestre Cuare, estado Falcón, Venezuela. *Revista Venezolana de Ornitología* 5:24-36.
- González, J.A. 1997. Seasonal variation in the foraging ecology of the Wood Stork in the Southern Llanos of Venezuela. *Condor* 99:671-680.
- González-Gajardo, A., P.V. Sepúlveda y R. Schlatter. 2009. Waterbird assemblages and habitat characteristics in wetlands: influence of temporal variability on species-habitat relationships. *Waterbirds* 32: 225-233.
- Greenacre, M. 2007. *Correspondence analysis in practice*. New York, Chapman and Hall/CRC, 280 pp.
- Hancock, J. y H. Elliot. 1978. *The Herons of the World*. New York, Harper & Row, 304 pp.
- Hancock, J., J.A. Kushlan y M.P. Kahl. 1992. *Storks, Ibises and Spoonbills of the World*. London, Academic Press, 385 pp.

- Hancock, J. y J.A. Kushlan. 1996. *The Herons Handbook*. New York, Harper & Row, 288 pp.
- Haverschmidt, Fr. 1948. Bird weights from Surinam. *Wilson Bulletin* 60: 230-239.
- Hayman, J., J. Marchant y T. Prater. 1986. *Shorebirds. An identification Guide to the Waders of the World*. Boston, Houghton Mifflin Company, 412 pp.
- Hilty, S.L. 2003. *Birds of Venezuela. Second Edition*. Princeton, Princeton University Press, 878 pp.
- Hom, C.W. 1983. Foraging ecology of herons in a southern San Francisco Bay salt marsh. *Colonial Waterbirds*, 6: 37-44
- Husson, F., S. Lê y J. Pagès. 2013. *Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R*. Boca Ratón (Florida), CRC Press, 224 pp.
- Isola, C.R., M.A. Colwell, O.W. Taft y R.J. Safran. 2000. Interspecific differences in habitat use of shorebirds and waterfowl foraging in managed wetlands of California's San Joaquin Valley. *Waterbirds* 23: 196-203.
- Jing, K., Z. Ma, B. Li, J. Li y J. Chen. 2007. Foraging strategies involved in habitat use of shorebirds at the intertidal area of Chongming Dongtan, China. *Ecological Research* 22: 559-570
- Karalus, K.E. y A.W. Eckert. 1981. *The Wading Birds of North America*. New York, Double Day & Co. Garden City, 252 pp.
- Kloskowski, J., M. Nieoczym, M. Polak y P. Pitucha. 2010. Habitat selection by breeding waterbirds at ponds with size-structured fish populations. *Naturwissenschaften* 97: 673-682.
- Kober, K. y F. Bairlein. 2006. Shorebirds of the Bragantinian Peninsula II. Diet and foraging strategies of shorebirds at a tropical site in northern Brazil. *Ornitologia Neotropical* 17: 549-562.
- Kushlan, J.A. 1978. Feeding ecology of wading birds. Pp. 249-297 en: A. Sprunt, J.S. Ogden y S. Winckler (eds.): *Wading Birds. National Audubon Society, Research Report #7*.
- Kushlan, J.A., G. Morales y P.C. Frohring. 1986. Foraging niche relations of wading birds in tropical wet savannas. En: *Neotropical Ornithology* (P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely y F.G. Buckley, Eds). *Ornithological Monographs* 36: 663-682. Lawrence (Kansas), American Ornithologists' Union, 1041 pp.
- Kushlan, J.A., J.A. Hancock, J. Pinowski y B. Pinowska. 1982. Behavior of Whistling and Capped Herons in the seasonal savannas of Venezuela and Argentina. *Condor* 84: 255-260.
- Lentino, M. y A.R. Bruni. 1994. *Humedales Costeros de Venezuela: Situación Ambiental*. Caracas, Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela, 188 pp.
- Lentino, M. y D. Esclasans. 2005. Áreas Importantes para la Conservación de las Aves en Venezuela. Pp. 621-730 en: *Áreas importantes para la conservación de las aves en los Andes tropicales: sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. Quito, Birdlife Conservation Series No. 14, 769 pp.
- Le Roux, B. y H. Rouanet. 2010. *Multiple Correspondence Analysis*. Thousand Oaks (California), SAGE Publications, Inc., 115 pp.
- Liordos, V. 2010. Foraging guilds of waterbirds wintering in a Mediterranean coastal wetland. *Zoological Studies* 49: 311-323.
- Lopes, L.E., J. de Pinho, M.G. Gaiotti, M.M. Evangelista and M.F. de Vasconcelos. 2012. Range and natural history of seven poorly-known Neotropical rails. *Waterbirds* 35(3): 470-478
- MacArthur, R.E. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.
- Mahendiran, M. 2016. Coexistence of three sympatric cormorants (*Phalacrocorax* spp.); partitioning of time as an ecological resource. *Royal Society Open Science* 3: 160-175.

- Martínez, C. 2010. Trophic niche breadth and overlap of three egret species in a Neotropical mangrove swamp. *Waterbirds* 33: 285-292.
- Martínez-Curci, N.S., A.B. Azpiroz, J.P. Isacch and R. Elías. 2015. Dietary relationships among Nearctic and Neotropical migratory shorebirds in a key coastal wetland of South America. *Emu* 115: 326-334.
- McParland, C.E. y C.A. Paszkowski. 2007. Waterbird assemblages in the Aspen Parkland of western Canada: the influence of fishes, invertebrates, and the environment on species composition. *Ornithological Science*, 6: 53-65.
- Miranda, L. y J. Collazo. 1997. Food habits of four species of wading birds (Ardeidae) in a tropical mangrove swamp. *Colonial Waterbirds* 20: 413-418
- Morales, L.G. 1982. *Segregación de nichos en una comunidad de garzas (Aves: Ardeidae): un análisis morfoecológico*. Trabajo de ascenso, Universidad Central de Venezuela, 66 p.
- Moreno, A.B., A. R. Lagos y M.A.S. Alves. 2004. Water depth selection during Foraging and efficiency in prey capture by the egrets *Casmerodius albus* and *Egretta thula* (Aves, Ardeidae) in an urban lagoon in Rio de Janeiro State, Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.* 95: 107-109.
- Nudds, T.D. 1983. Niche Dynamics and organization of waterfowl guilds in variable environments. *Ecology* 64: 319-330.
- Pérez-Crespo, M.J., J. Fonseca, R. Pineda-López, E. Palacios y C. Lara. 2013. Foraging guild structure and niche characteristics of waterbirds in an epicontinental lake in Mexico. *Zoological Studies* 52:54-70.
- Petracci, P.F., J. Cereghetti, J. Martín y Y.S. Obed. 2009. Dieta del Biguá (*Phalacrocorax olivaceus*) durante la primavera en el estuario de Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. *Hornero* 24: 73-78.
- Phelps, W.H., Jr. y R.M. de Schauensee, Jr. 1979. *Una Guía de las Aves de Venezuela*. Caracas, Gráficas Armitano, 484 pp.
- Pöysä, H. 1983. Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos* 40: 295-307.
- Remsen, J. V., Jr., J. I. Areta, C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, y K. J. Zimmer. 2018. *A classification of the bird species of South America*. American Ornithologists' Union. Versión 10/03/2018. <http://www.museum.lsu.edu/>.
- Restall, R., C. Rodner y M. Lentino. 2006. *Birds of Northern South America. An Identification Guide. Vol. 1: Species Accounts*. New Haven, Yale Univ. Press, 880 pp.
- Ridgely, R.S. y J.A. Gwynne, Jr. 1993. *Guía de las Aves de Panamá Incluyendo Costa Rica, Nicaragua y Honduras*. Asociación Nacional para la Conservación de la Naturaleza, Cali, Editorial ANCON, pp.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Russell, I.A., R.M. Randall y N. Hanekom. 2014. Spatial and temporal patterns of waterbird assemblages in the Wilderness Lakes Complex, South Africa. *Waterbirds* 38: 1-18
- Sainz-Borgo, C., S. Giner, F. Espinoza, J. C. Fernández-Ordóñez, D. García, E. López, J. Matheus, C. Rengifo, A. Rodríguez-Ferraro, A. Porta, V. Sanz y L. Torres. 2016. Censo neotropical de aves acuáticas en Venezuela 2015. *Revista Venezolana de Ornitología* 6:27-36.
- Strong, A., G.T. Bancroft y S.D. Jewel. 1997. Hydrological constraints on Tricolored Heron and Snowy Egret resource use. *Condor* 99: 894-905.
- Tárano, Z., S. Strahl y J. Ojasti. 1995. Feeding ecology of the Purple Gallinule (*Porphyryla martinica*) in the Central Llanos of Venezuela. *Ecotropicos* 8:53-61.

- Tavares, D.C., D.L. Guadagnin, J.F. de Moura, S. Siciliano y A. Merico. 2015. Environmental and anthropogenic factors structuring waterbird habitats of tropical coastal lagoons: Implications for management. *Biological Conservation* 186: 12-21.
- Thomas, B.T. 1986. Coexistence and behavior differences among the three Western Hemisphere storks. Neotropical Ornithology. *Ornithological Monographs* 36: 921-931. American Ornithologists' Union, Lawrence, Kansas, EEUU.
- Verea, C., G. A. Rodríguez, D. Ascanio, A. Solórzano, C. Sainz-Borgo, D. Alcocer y L. G. González-Bruzual. 2017. *Los Nombres Comunes de las Aves de Venezuela (4ta edición)*. Comité de Nomenclatura Común de las Aves de Venezuela, Unión Venezolana de Ornitólogos (UVO), Caracas, Venezuela.
- Vilella, F.J. y G.A. Baldassarre. 2010. Abundance and distribution of waterbirds in the Llanos of Venezuela. *Wilson Journal of Ornithology* 122: 102-115
- Willard, D.E. 1977. The feeding ecology and behavior of five species of herons in Southeastern New Jersey. *Condor* 79: 462-470.
- Willard, D.E. 1985. Comparative feeding of twenty-two tropical piscivorous. *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36:788-797. American Ornithologists' Union, Lawrence, Kansas, EEUU.