

## RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS EN GARZAS DE LOS GÉNEROS *Ardea* Y *Egretta* PRESENTES EN HUMEDALES COSTEROS DE VENEZUELA

Luis Gonzalo Morales

Laboratorio de Biología y Conservación de Aves, Centro MBUCV. Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas 1041 A, Venezuela. luis.morales@ciens.ucv.ve

### RESUMEN

El objetivo principal de este trabajo fue explorar posibles relaciones entre la segregación ecológica y las diferencias en tamaño corporal, conducta alimentaria y forma externa en las siete especies de garzas de los géneros *Ardea* y *Egretta* presentes en las costas de Venezuela. El estudio incluye cuatro partes: (a) se resume la información disponible sobre dieta, conducta alimentaria, segregación ecológica y uso de hábitat en Venezuela; (b) se asigna cada especie a una de dos posibles estrategias: tamaño grande y conducta estática o bien menor tamaño y conducta activa; (c) se describe el tamaño corporal de cada especie y el patrón morfológico de ambas estrategias en respectivos espacios multivariados y (d) se explora la relación entre segregación ecológica, estrategia alimentaria y forma externa. Las tres especies estáticas (género *Ardea*) tienen dedos marcadamente más largos, mientras que las cuatro activas (género *Egretta*) difieren de las estáticas en medidas relativas del pico y las patas. Las variables que discriminan entre especies difieren entre estrategias. No se encontró un cambio gradual de la forma externa en relación con el tamaño corporal ni tampoco formas externas características de cada estrategia. Las especies activas tienen baja variabilidad en tamaño corporal y alta variabilidad en morfología, mientras que en las estáticas se observa lo contrario. La filogenia disponible de Ardeidae no permite explicar estos resultados. Bajo la premisa de que la variabilidad en tamaño, conducta y forma externa integran una misma respuesta adaptativa, los patrones encontrados se discuten con argumentos de tipo biomecánico, energético y conductual.

**Palabras clave:** aves, Ardeidae, comunidades, ecomorfología, Venezuela

### Ecomorphological relationships in herons of the genera *Ardea* and *Egretta* from Venezuelan coastal wetlands

#### Abstract

The main objective of this paper was to explore possible relationships between ecological segregation and the differences in body size, feeding behavior, and body shape in the seven heron species of genera *Ardea* and *Egretta* inhabiting the Venezuelan coastline. The study includes four steps: (a) the available information on feeding behavior, ecological segregation, and habitat use in Venezuela was summarized; (b) each species was assigned to one ecological strategy: big body size and "sit-and-wait" (SW) foraging behavior, or small size and active behavior; (c) the body size of all species and the morphological pattern of both strategies were described within two multivariate spaces, respectively; (d) the relationships between ecological segregation, strategy, and body shape were explored. The three SW species (genus *Ardea*) show notably longer toes, while the four active species (genus *Egretta*) differ from the former in relative bill and hind limb measurements. Variables that discriminate within species differ between strategies. Body shape does not change gradually with body size, and no characteristic

body shape for each strategy was found either. Active species showed a low variability in body size and a high variability in body shape, while SW species showed the opposite. Available phylogeny of Ardeidae does not help to explain these results. Under the premise that the variability in body size, behavior, and body shape are parts of a single adaptive response, these findings are discussed in terms of biomechanics, energetics, and behavior.

**Keywords:** Birds, Ardeidae, communities, ecomorphology, Venezuela

## INTRODUCCIÓN

La ecomorfología estudia la función de estructuras morfológicas en un contexto ecológico y evolutivo (Betz, 2006), entendiéndose como “función” el papel biológico de las estructuras morfológicas en el medio natural. Un enfoque ecomorfológico tradicional ha sido el establecimiento del valor adaptativo de estructuras complejas en especies individuales y el análisis comparativo interespecífico de los resultados. Otra vertiente, propuesta desde el lado netamente ecológico, trabaja con hipótesis basadas en relaciones estadísticas entre medidas externas simples o sintéticas y su posible papel en la explotación de nichos y en la estructura de las comunidades (Bock, 1994). En relación con la Morfología y la Ecología, los estudios ecomorfológicos son mucho más recientes y sus principales líneas de investigación (resumidas por Bock, 1994) aún no han logrado una estandarización metodológica (Betz, 2006).

En el contexto de Ecología de comunidades, los estudios ecomorfológicos en aves se basan (parcialmente) en suponer que los caracteres que se miden y el espacio morfológico que definen reflejan fielmente las relaciones ecológicas entre las especies con respecto al alimento, conducta alimentaria y uso del hábitat. En este enfoque está implícito que determinadas condiciones ecológicas conducen (vía procesos adaptativos) a morfologías similares (Winkler y Preleuthner, 1999). Desde su formulación inicial, los estudios de ecomorfología en aves han establecido distintas relaciones entre la forma externa y diversos aspectos generales de su ecología, principalmente la dieta y el uso del hábitat (Karr y James, 1975; Ricklefs y Cox, 1977; Leisler y Winkler, 1985). Más recientemente, Zeffer *y col.* (2003) establecieron una estrecha relación funcional (biomecánica) entre la morfología de las patas, el tipo de locomoción y el uso de hábitat en 323 especies de 74 familias de aves. Varios estudios con Passeriformes han establecido relaciones estadísticas significativas entre conjuntos de medidas externas (absolutas o relativas) y variables de nicho o relaciones ecológicas interespecíficas (Ricklefs y Cox, 1977; Leisler y Thaler, 1982; Carrascal *y col.*, 1990; Carrascal *y col.*, 1994; Diaz, 1994; Dehling *y col.*, 2016). Una variante metodológica de este enfoque ha sido el uso de análisis multivariados para generar variables sintéticas morfológicas y ecológicas a diversas escalas geográficas (Miles y Ricklefs, 1984; Leisler y Winkler, 1985; Miles *y col.*, 1987; Block *y col.*, 1991; Ricklefs, 2012; Quiroga *y col.*, 2018). En otros trabajos se ha relacionado variaciones en medidas externas con distancias de dispersión posnatal (Milá *y col.*, 2008), tipo de dieta y uso de

hábitat en especies migratorias (Greenberg, 1981; Leisler *y col.*, 1989) y también variaciones intraespecíficas en forma externa entre poblaciones migratorias y sedentarias (Andrade, 2013). En contraposición, Mills y Rising (2007) muestran que en especies del género *Dendroica* (Passeriformes: Parulidae), las medidas osteológicas pueden no reflejar las diferencias interespecíficas en selección de macrohábitat.

El concepto de “forma” que se adopta en este estudio es afín a la escuela de Gould-Mosimann, según la cual, la forma se refiere principalmente a las proporciones o cocientes que se obtienen al dividir las medidas externas lineales entre una variable que representa el tamaño corporal (Mosimann, 1970; Klingenberg, 2016). Ahora bien, el uso de cocientes en morfología comparada y en ecomorfología ha sido controversial. La escuela Huxley-Jolicoeur es contraria a la separación de forma y tamaño mediante cocientes u otro tipo de correcciones alométricas y utiliza diversos métodos multivariados propios de la morfometría geométrica (ver revisiones recientes en Klingenberg, 2016; López-Rojas, 2017). Sin embargo, hay una amplia gama de estudios morfométricos que usan cocientes para controlar efectos alométricos. Como ejemplos de estudios en Passeriformes están los trabajos de Mosimann y James (1979) en Icteridae; Leisler & Winkler (1985) y Leisler *y col.* (1989) en Sylviidae y Milá *y col.* (2008) en Parulidae. Los trabajos de Greenberg (1981) y Carrascal *y col.* (1990) incluyen varias familias de Passeriformes. En Falconiformes está el estudio de Gamauf *y col.* (1998) y en aves acuáticas, el uso de cocientes incluye los trabajos de Barbosa y Moreno (1999) en Charadriiformes; Sausner *y col.* (2016) en Hydrobatidae; Harell (2016) en el género *Phalacrocorax* y Van Oort *y col.* (2018) en Sulidae. En los trabajos mencionados, la variable que representa el tamaño corporal y se usa como denominador de los cocientes es la raíz cúbica del peso corporal, la media geométrica de todas las medidas tomadas o bien la longitud del ala, como en este estudio. Además de los estudios en aves, el trabajo de Jungers *y col.* (1995) sobre antropología física de primates y humanos es ampliamente conocido y utilizó como denominador la media geométrica de varias medidas craneanas.

En general, hay relativamente pocos estudios ecomorfológicos con aves no Passeriformes. Gamauf *y col.* (1998) estudiaron las restricciones morfológicas de la conducta de búsqueda de alimento y uso de hábitat en Falconiformes y Eitnear y McGehee (2017) analizaron la relación entre la anatomía mandibular y las interacciones tróficas en zamuros (Cathartidae). En aves acuáticas también se ha estudiado la morfología de las alas, el pico y las patas (Hertel y Ballance, 1999; Sausner *y col.*, 2016 y Van Oordt *y col.*, 2018), así como aspectos morfológicos específicos de algunos grupos como la morfología funcional de varias especies de Charadriiformes (Barbosa y Moreno, 1999), la densidad lamelar del pico en patos filtradores (Guillemain *y col.*, 2002) y la morfología de las patas en cotúas (*Phalacrocorax*) (Harrell, 2016).

Por la facilidad de observación directa e identificación en campo, las grandes aves zancudas pueden ser idóneas para diversos estudios ecológicos y entre ellas, las garzas (Pelecaniformes: Ardeidae) son muy comunes y ecológicamente bien conocidas. En Venezuela habitan 22 especies de garzas distribuidas en 14 géneros que utilizan una amplia variedad de cuerpos de agua. En los humedales de tierras bajas de Venezuela (<500 m s.n.m.), incluyendo el litoral marino, habitan tres especies de *Ardea* y cuatro de *Egretta*, siendo seis de ellas exclusivas del continente americano y una de distribución mundial. Dependiendo de la delimitación taxonómica que se use, podría decirse que las siete especies forman un gremio (Root, 1967) o un “ensamble” local (Fauth *y col.*, 1996). Según Root (1967), un gremio es un grupo de especies que explota recursos similares de modo también similar sin tomar en cuenta su posición taxonómica, mientras que Fauth *y col.* (1996) definen un “ensamble” como gremio local taxonómicamente delimitado. En este sentido, las siete especies de este estudio son depredadoras visuales y diurnas, comparten diversos recursos (por ejemplo, presas, sitios de descanso y colonias de anidación) y pertenecen a la misma familia taxonómica. Sin embargo, las especies de *Ardea* localizan a sus presas mediante el acecho o desplazándose muy lentamente, mientras que las de *Egretta* son de menor tamaño y de conducta mucho más activa y variada (ver descripción detallada de conducta en Ardeidae en Hancock y Kushlan, 1984). Estas diferencias ecológicas, bien documentadas en la literatura, indican que cada género puede representar una estrategia distinta, siendo factible esperar que ambos géneros también difieran en forma externa. Aunque hay estudios recientes sobre alometría y desarrollo posnatal en algunas especies de garzas (Denis, 2011; 2017), no hay estudios ecomorfológicos propiamente dichos sobre Ardeidae.

Este estudio es esencialmente exploratorio y hace énfasis en la forma general del cuerpo, no en la anatomía o morfología funcional. En un estudio sobre la evolución del vuelo de las aves, Gatesy y Dial (1996) definieron “módulos locomotores” como subregiones anatómicas de los sistemas óseo y muscular que funcionan en forma integrada durante la locomoción. El desarrollo predominante de uno u otro módulo locomotor está estrechamente relacionado con todos los aspectos de la Biología de las especies, incluyendo aspectos de su Ecología, como el medio físico (acuático o terrestre), el tipo de hábitat y la dieta. En este estudio se hace énfasis en las alas y las patas, que según Gatesy y Dial (1996) constituyen el módulo locomotor principal de las garzas, cigüeñas, grullas y playeros.

Las siete especies de este estudio son la Garza Pechiblanca (*Egretta tricolor*), la Garcita Azul (*E. caerulea*), la Garza Rojiza (*E. rufescens*), la Chusmita (*Egretta thula*), la Garza Blanca Real (*Ardea alba*), la Garza Morena (*A. cocoi*) y el Garzón Cenizo (*A. herodias*), que en adelante se abrevian como ETR, EC, ER, ETH, AA, AC y AH, respectivamente. En

este estudio se usan los nombres científicos de la lista del Comité Sudamericano de Clasificación (SACC, Remsen *y col.*, 2018) y los nombres comunes propuestos por Veree *y col.* (2017).

En Venezuela, ETH, EC, AA y AC coexisten durante todo el año en diversos tipos de humedales, mientras que ETR y ER son típicamente marinas y migratorias de Norteamérica. AH también es migratoria pero hay registros de anidación de esta especie en el Archipiélago Los Roques, en la costa del estado Sucre y en la Isla de Margarita (imágenes inéditas de L. Calcaño, G. Marín y L.G. González). Los estudios disponibles sobre AH, ETR y ER provienen principalmente de Norteamérica pero frecuentemente incluyen a ETH, EC o bien AA (Willard, 1977; Kushlan, 1978; Hom, 1983; Rodgers, 1983; Chávez-Ramírez y Slack, 1995; Strong *y col.*, 1997), mientras que los estudios hechos en México, Centroamérica y Sudamérica se han centrado en AC, AA, ETH y EC (Morales, 1982; Willard, 1986; Miranda y Collazo, 1997; Castillo-Guerrero y Carmona, 2001; Moreno *y col.*, 2004; Martínez, 2010; Gimenes y dos Anjos, 2011). Adicionalmente, algunos trabajos específicos aportan información detallada sobre especies menos conocidas como ER (Holderby *y col.*, 2014) y AC (Borrero y Cruz-Millán, 1982), pero hay muy pocos estudios comparativos de aves zancudas entre Norteamérica y el Neotrópico (Kushlan *y col.*, 1986).

El objetivo principal de este trabajo es establecer posibles relaciones entre la segregación ecológica y las diferencias en tamaño corporal, conducta alimentaria y forma externa en *Ardea* y *Egretta* presentes en Venezuela. A este fin, se abordan los siguientes puntos específicos: (1) segregación ecológica y abundancia relativa (en humedales de Venezuela); (2) diferencias interespecíficas en tamaño corporal y clasificación de las especies según su forma externa; (3) descripción del patrón de distribución de las especies en el espacio morfológico y (4) relaciones entre tamaño corporal, forma externa y atributos ecológicos. Para realizar este estudio, la información sobre conducta y segregación ecológica se extrajo de la literatura y lo relativo a tamaño corporal y forma externa está basado en mediciones de ejemplares de museo.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

**Abundancia relativa y segregación ecológica de las especies.** La información sobre uso de hábitat, dieta y conducta alimentaria se obtuvo principalmente de estudios de dos o más especies en simpatria. Los datos sobre distribución geográfica, subespecies, historia natural y algunos datos de peso corporal provienen de Blake (1977), Hancock y Elliot (1978), Karalus *y col.* (1981), Hancock y Kushlan (1984), Del Hoyo *y col.* (1992) y Kushlan y Hancock (2005), así como de las guías de aves de Phelps y de Schauensee (1979), French (1980), Ridgely y Gwynne (1993), Hilty (2003) y Restall *y col.* (2006). La clasificación de las especies como “activas” o

“estáticas” se basa en la detallada descripción de la conducta alimentaria de Ardeidae de Hancock y Kushlan (1984) y Kushlan y Hancock (2005). Datos adicionales sobre peso corporal se tomaron de Haverschmidt (1948), Dunning (2008) y de ejemplares colectados en los Llanos de Apure y Guárico (L.G. Morales, datos no publicados).

Para indagar sobre la separación espacial de las especies en los distintos tipos de humedales se utilizaron datos inéditos del Censo Nacional de Aves Acuáticas (CNAA) del período 2006-2014 y se tomó en cuenta los valores de abundancia de algunas especies observadas en Los Llanos por Vilella y Baldassarre (2010). Los datos del CNAA corresponden a 18 censos nacionales que abarcaron  $\approx 140$  sitios (21 humedales de agua dulce, 61 de agua salada y 58 de agua salobre), realizados en febrero y julio, de 2006 a 2014, con  $\approx 24.500$  garzas identificadas. Valores muy bajos en varias combinaciones de especie y tipo de humedal no permiten analizar frecuencias absolutas (por ejemplo, mediante pruebas  $\chi^2$ ). Para indagar sobre la abundancia relativa de cada especie en los distintos tipos de humedales se calculó el número promedio de aves por tipo de humedal y al dividirlos entre el mínimo se obtuvieron valores relativos (por especie) con respecto al tipo de humedal menos utilizado. Estos cocientes se usaron como indicadores de abundancia o frecuencia relativa de cada especie en los tres tipos de humedales.

**Material de museo.** Se midieron los individuos adultos en las mayores colecciones ornitológicas de Venezuela y en tres museos de Estados Unidos de América. Los ejemplares provienen de Venezuela, Colombia, Brasil, las Guayanas, las Antillas y Centroamérica y pertenecen a las subespecies presentes en Venezuela: *Ardea alba egretta*, *A. h. herodias*, *Egretta t. thula*, *E. t. tricolor* y *E. r. rufescens*. No hay subespecies descritas de AC ni de EC, por lo cual se incluyeron ejemplares colectados en Perú y también se incluyen algunos ejemplares preadultos de EC y ER con medidas muy similares a los promedios de los adultos en tarso-metatarso, culmen y longitud del ala (prueba t-student,  $\alpha=0,10$ ). Se estimó que el uso de material de museo proveniente de varios países no influye en las distribuciones de las medidas por la gran capacidad de dispersión de todas las especies (de hecho, tres especies son migratorias) y por la ausencia de información sobre poblaciones locales con medidas distintas a los promedios por especie o subespecie.

**Medidas externas y tamaño corporal.** En pieles de estudio se pueden tomar relativamente pocas medidas óseas, pero al combinar el material de varios museos los tamaños muestrales pueden ser estadísticamente aceptables (en este estudio  $N \geq 30$  por especie). En contraste, el uso de esqueletos permitiría todas las opciones de medición, pero la escasez de material de algunas especies fue una limitación insalvable y se prefirió el uso de pieles de estudio. Se tomaron nueve medidas rectilíneas directas en 253 ejemplares de museo (Tabla 1). Otras medidas posibles, como las

uñas o las plumas de las alas o de la cola se descartaron por el efecto del desgaste (uñas) o del desgaste y la muda (plumas). El arco del ala se midió con una regla graduada en 0,5 mm y las demás con un calibrador electrónico de 0,01 mm de apreciación. Las medidas de ala, dedos y tarso se tomaron preferiblemente sobre el lado derecho de cada ejemplar. Todas las medidas originales incluyen al menos tres cifras significativas y se comprobó que son reproducibles dentro de un intervalo de  $\pm 0,5$  mm. El tamaño de las aves se caracterizó mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) extraído de la matriz de correlación de las medidas externas y en lo sucesivo, CP1 se refiere al primer componente principal. La medida ALA se excluyó del ACP de modo que al calcular las correlaciones entre las variables de forma (que incluyen ALA como denominador) y el CP1, la medida ALA no figure como variable dependiente e independiente a la vez (ver la siguiente sección). Los componentes del ACP se extrajeron de la matriz de correlación entre las medidas originales usando la rutina FactoMineR para lenguaje R (Husson *y col.*, 2011) y se usó el CP1 como indicador del tamaño general del ave. Para comparar los valores promedio por especie en el CP1 se hizo un análisis de varianza de una vía (ANOVA) previa evaluación de normalidad de las distribuciones (prueba de Shapiro-Wilk,  $\alpha=0,05$ ), la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene,  $\alpha=0,05$  y luego se hicieron pruebas *a posteriori* de Games-Howell para muestras desiguales a un nivel crítico  $\alpha=0,01$ . El uso del ANOVA con los puntajes de los componentes principales se justifica porque cada componente es una combinación lineal independiente de las medidas externas estandarizadas.

**Tabla 1.** Descripción de las medidas tomadas en los ejemplares de museo (\*).

| Medida | Descripción  |
|--------|--|
| ALA    | Longitud de la cuerda del arco que describe la cara ventral del ala sobre el cuerpo del ave (postura natural), medida desde la base del carpometacarpo hasta el extremo distal de la rémige primaria más prominente. |
| CLM    | Culmen expuesto. Distancia entre la punta del pico y el límite del plumaje de la frente.   |
| TMT    | Longitud del tarsometatarso. Distancia entre la articulación con el tibiotarso y la articulación de la tróclea con las falanges basales.   |
| RCT    | Rictus. Distancia (en línea recta) entre los extremos de la comisura   |
| FLG    | Longitud de la Falange I (basal) del tercer dígito.  |
| ALB    | Altura o profundidad del pico al inicio del plumaje de la frente   |
| ANB    | Ancho del pico al inicio del plumaje de la frente  |
| ALM    | Altura o profundidad del pico a 1/2 del culmen   |
| ANM    | Ancho del pico a 1/2 del culmen  |

(\*) ALA, CLM, FLG y TMT se midieron de acuerdo con Proctor y Lynch (1993)

Para comparar la variabilidad de tamaño corporal entre las estrategias se usó el CP1 y se aplicó la prueba de Brown-Forsythe, agrupando las especies de cada género por separado. Este análisis consiste en un ANOVA de las diferencias absolutas entre las puntuaciones de los ejemplares en CP1 y la mediana de cada género y se usa como sustituto de la prueba de Levene para comparar distribuciones no normales o con tamaños muestrales distintos. Se utilizó la prueba de Brown-Forsythe porque las distribuciones de CP1 por estrategia provienen de la agrupación de varias distribuciones (independientes) por especie y no cumplen los requisitos de normalidad de la prueba de Levene. El análisis se hizo con el programa JMP 7.0.1, versión 2007, de SAS Institute.

**Análisis discriminante de las medidas relativas.** Para comparar la forma externa entre las especies se utilizaron inicialmente ocho medidas relativas de tamaño corporal, específicamente los cocientes ajustados de CLM/ALA, TMT/ALA, etc. La medida ALA se usó como denominador porque es la mayor de todas y tiene el menor error relativo de medición. Adicionalmente, es razonable suponer que esta medida sea directamente proporcional al tamaño general del ave adulta. Para reducir las correlaciones entre los cocientes y entre los cocientes y el denominador ALA, se usó la transformación de Albrecht *y col.* (1993) que convierte la relación alométrica  $Y = a + bX$  en el modelo lineal simple  $Y = bX$ , usando el cociente  $(Y - a)/X$ . En esas relaciones,  $X = ALA$ ,  $Y = CLM$ ,  $TMT$ , etc. y  $a$  y  $b$  son específicos de cada medida y se calculan según la especie. El ajuste permite independizar a los cocientes del denominador común (ALA) y del tamaño corporal, expresado como CP1. En lo sucesivo, los cocientes se designan de acuerdo al numerador. Por ejemplo, luego de calcular los parámetros de la regresión  $CLM = a_i + b_i ALA$ , con los datos de la especie  $i$ , el cociente ajustado de esa especie es  $clm = (CLM - a_i)/ALA$ .

Con los cocientes ajustados como variables de forma independientes, se hizo un análisis discriminante múltiple lineal (ADM) con fines descriptivos (no predictivos) para establecer cuáles variables están más fuertemente asociadas con las funciones discriminantes FD1, FD2, etc. En el ADM descriptivo no es indispensable cumplir con la multinormalidad de la distribución de datos y homogeneidad de matrices varianza-covarianza (ver una demostración reciente en Quintero-Torres *y col.*, 2017). De los ocho posibles cocientes sobre ALA, en el ADM se incluyeron *a priori* los relativos a la longitud del tarso-metatarso (*tmt*), longitud de la falange del dígito III (*flg*) y el culmen (*clm*) por ser las medidas longitudinales disponibles. Además de estos cocientes se incluyeron otros, correspondientes a medidas de ancho y alto del pico (cinco cocientes posibles) bajo los siguientes criterios: (1) para simplificar el modelo, se incluyó una sola medida del ancho relativo y otra de la altura relativa; (2) para minimizar la colinealidad, se incluyeron cocientes con bajos coeficientes de determinación relativos al denominador (ALA) y a los cocientes incluidos *a priori*; (3) se estableció que el máximo valor del factor

de inflación de varianza (FIV) de cada variable con respecto a las demás sea 10 y que los coeficientes de determinación ( $R^2$ ) entre las variables del modelo sean menores que 70% (Tabachnick y Fidell, 2013). De las combinaciones de variables que cumplieron con esos criterios se escogió la que produjo la mejor clasificación de especies por validación cruzada. En este análisis se usó un valor de 1/7 como probabilidad *a priori* de clasificación para todas las especies y la estabilidad de las funciones discriminantes se examinó usando validación cruzada (“uno afuera” o “Jackknife”).

En muchos estudios basados en el uso del ADM, la evaluación de la importancia relativa de las variables en cada eje se ha hecho a partir de la matriz de estructura (formada por las correlaciones entre las variables y las funciones discriminantes). Esta opción es la más conocida y ha sido apoyada por autores como Huberty (1984), Huberty y Olejnik (2006), Hair y col. (2010) y Tabachnick y Fidell (2013). Sin embargo, Rencher (1992, 2002) demostró que las correlaciones de la matriz de estructura son coeficientes ordinarios de Pearson y no permiten interpretar la relación multivariada entre las variables y los ejes. En este estudio se prefirió el uso de estos coeficientes por su interpretación más directa y por las objeciones de Rencher (2002) al uso de la matriz de estructura.

Puesto que el ajuste de los cocientes (variables de forma externa) minimiza su correlación con las variables relativas al tamaño (CP1 y ALA), para evaluar la relación entre forma externa y tamaño corporal se analizó en forma cualitativa la relación gráfica entre el CP1 y las funciones discriminantes FD1 y FD2. El ADM, las pruebas de multicolinealidad y los valores F de entrada se calcularon con el programa SPSS 22.

Con base en los resultados del ADM se examinó la relación entre semejanza en forma externa y segregación ecológica, en tamaño y conducta. La segregación ecológica se estableció usando la información bibliográfica, las diferencias en tamaño corresponden al ANOVA de CP1 y la semejanza en forma externa se evaluó usando el porcentaje de clasificaciones erróneas (confusión) del ADM entre especies. A mayor confusión, mayor similitud interespecífica en forma externa. Por ejemplo, si hay N(A) y N(B) ejemplares de las especies A y B, respectivamente, tenemos:

$$\% \text{ confusión} = \frac{(\text{Errores } AxB + \text{Errores } BxA)}{N(A) + N(B)} \times 100$$

Se comparó la variabilidad en forma externa entre estrategias usando las varianzas de las respectivas puntuaciones en cada FD (prueba de Brown-Forsythe). Una mayor varianza en una determinada FD indica una mayor variabilidad en forma externa en esa dimensión. Puesto que la correlación entre las distintas FD es nula, se tomó la suma de las varianzas en las tres primeras FD como un índice de la variabilidad total por estrategia.

## RESULTADOS

**Abundancia relativa y segregación ecológica de las especies.** En la Tabla 2 se muestra el número promedio de aves por especie según la salinidad del humedal (1.260 humedales, ≈23.400 garzas identificadas). Tomando en cuenta todos los sitios censados, se observa que AA es la especie más común, seguida de ETH y AC, mientras que AH y ER son las menos frecuentes. AA, AC y EC son principalmente especies de agua dulce; AH, ETR y ER son de ambientes con influencia marina y ETH es igualmente frecuente en los tres tipos de humedales.

**Tabla 2.** Índices relativos de abundancia de cada especie por tipo de humedal (columnas) y número promedio de aves por sitio (última fila) según los Censos Nacionales de Aves Acuáticas en el lapso 2006-2014.

|                   | <i>Ardea herodias</i> | <i>Ardea cocoi</i> | <i>Ardea alba</i> | <i>Egretta rufescens</i> | <i>Egretta tricolor</i> | <i>Egretta caerulea</i> | <i>Egretta thula</i> |
|-------------------|-----------------------|--------------------|-------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|----------------------|
| Agua dulce        | 1                     | 29,65              | 2,54              | 1                        | 1                       | 6,27                    | 1,18                 |
| Agua salobre      | 31,68                 | 1                  | 1                 | 13,17                    | 16,34                   | 1                       | 1,38                 |
| Agua salada       | 2,04                  | 3,11               | 1,24              | 4,47                     | 19,36                   | 1                       | 1                    |
| Promedio general* | 2,2                   | 11,8               | 26,9              | 1,7                      | 5,0                     | 4,8                     | 13,7                 |

(\*) Número promedio de aves por especie en todos los humedales (N=1260)

|                         |                      |                         |                         |                          |                   |                    |                       |
|-------------------------|----------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|
| Macrohábitat            | Variable             | Cont.                   | Marino                  | Marino                   | Variable          | Cont.              | Marino                |
| Profundidad del humedal | Somero               | Somero                  | Variable                | Somero                   | Variable          | Profundo           | Profundo              |
| Presencia de vegetación | Sin veg.             | Variable                | Sin veg.                | Sin veg.                 | Variable          | Variable           | Sin veg.              |
| Búsqueda de presas      | Muy activa           | Activa                  | Muy activa              | Muy activa               | Estática          | Estática           | Estática              |
| Presas más frecuentes   | Peces pequeños       | Mixtas                  | Peces pequeños          | Peces pequeños           | Mixtas            | Peces grandes      | Peces grandes         |
| Permanencia             | Resid.               | Resid.                  | Migrat.                 | Migrat.                  | Resid.            | Resid.             | Migrat.               |
| Peso corporal (g)       | 365 – 375            | 370 – 400               | 380 – 420               | 614 – 850                | 900 – 1360        | 1900 – 1980        | 2200 – 2500           |
| Abundancia relativa     | 8                    | 3                       | 3                       | 1                        | 16                | 7                  | 1                     |
| Especie                 | <i>Egretta thula</i> | <i>Egretta caerulea</i> | <i>Egretta tricolor</i> | <i>Egretta rufescens</i> | <i>Ardea alba</i> | <i>Ardea cocoi</i> | <i>Ardea herodias</i> |

**Figura 1.** Atributos ecológicos de las especies (ver referencias en el texto). La profundidad del agua y la presencia de vegetación se refieren a los sitios de alimentación. La dieta mixta incluye principalmente peces, anfibios, camarones e insectos. Cont.: humedales continentales; veg.: vegetación; Resid.: Residente; Migrat.: Migratorio. Abundancia relativa: cociente redondeado entre el valor mínimo de la Tabla 2 (*E. rufescens* en agua dulce) de las abundancias promedio por sitio.

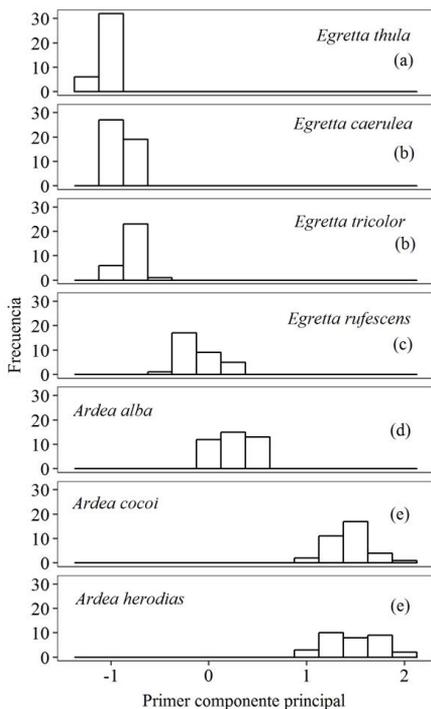
En la Figura 1 se resume las principales vías de segregación ecológica, incluyendo los resultados de la Tabla 2. Por su mayor tamaño, las *Ardea* pueden usar humedales más profundos y consumir presas de mayor tamaño que las *Egretta*. Entre las últimas, EC y ETH se superponen parcialmente en casi todos los atributos ecológicos y están separadas de ER y ETR por ser éstas migratorias y de ambientes marinos (EC es muy dulceacuícola). Entre las *Ardea*, AC y AH son muy semejantes pero AH es marina y migratoria y ambas difieren de AA principalmente en la dieta. Las interacciones ecológicas de AH, ETR y ER entre sí y con las demás especies están por una parte restringidas en el tiempo por su carácter migratorio, pero también están limitadas por la baja abundancia relativa de las tres especies, en particular AH y ER (Tabla 2). En términos generales, se observa que las cuatro especies de *Egretta* presentan mayor variabilidad ecológica que las tres *Ardea* porque utilizan una mayor diversidad de microambientes y tipos de presa.

**Medidas externas y diferencias interespecíficas en tamaño corporal.** En la Tabla 3 se resumen las medidas usadas para generar las variables del ACP. Estas medidas están muy correlacionadas entre sí y todos los coeficientes de Pearson fueron altamente significativos ( $p < 0,001$ ). De los ocho componentes principales extraídos en el ACP, el primero (CP1) resumió 92,3% de la inercia y los ocho restantes  $\leq 3\%$  cada uno. Los elementos de los autovectores fueron muy similares ( $0,9224 < R < 0,9865$ ;  $p < 0,001$ ), lo cual indica que todas las medidas tienen casi la misma influencia en el CP1. Sobre esta base, la puntuación de cada individuo en el CP1 se tomó como un indicador de su tamaño corporal. En la Figura 2 se muestra la distribución de frecuencias de los valores de las especies en el CP1. El ANOVA realizado con esos valores fue altamente significativo (7 especies, 253 ejemplares,  $F=1335$ ;  $p < 0,0001$ ) y se encontraron diferencias significativas ( $p < 0,01$ ) entre 19 de los 21 pares posibles de especies excepto entre AH y AC ( $p=0,854$ ) y entre EC y ETR ( $p=0,143$ ) (prueba *a posteriori* de Games-Howell). Luego, en orden creciente, la secuencia de tamaños es:  $ETH < EC \approx ETR < ER < AA < AC \approx AH$ . Esta secuencia corresponde relativamente bien al orden de los pesos corporales resumidos en la Figura 1, excepto AC - AH (tamaño similar, pesos distintos) y ETH - EC (distinto tamaño, pesos similares). Al comparar las varianzas del CP1 se encontró que las tres *Ardea*, a pesar de tener un menor tamaño muestral, en conjunto tienen una mayor variabilidad en tamaño corporal que las cuatro *Egretta*. Las varianzas fueron 0,399 (*Ardea*,  $N=107$ ) y 0,135 (*Egretta*,  $N=147$ ), las distancias absolutas a la mediana fueron 0,539 y 0,259 respectivamente y el ANOVA de la prueba de Brown-Forsythe produjo un cociente  $F=40,25$  (g.l.:1, 251;  $p < 0,001$ ).

**Tabla 3.** Medidas externas utilizadas en el análisis de componentes principales (ACP) y en el análisis discriminante múltiple (ADM)\*

| <b>Especie</b>              |          | <b>ALA<br/>(cm)</b> | <b>CLM<br/>(cm)</b> | <b>TMT<br/>(cm)</b> | <b>FLG<br/>(mm)</b> | <b>ANB<br/>(mm)</b> | <b>ALM<br/>(mm)</b> |
|-----------------------------|----------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| <i>E. thula</i><br>N=38     | Promedio | 23,48               | 7,81                | 8,60                | 21,54               | 15,48               | 8,48                |
|                             | DE       | 0,99                | 0,41                | 0,56                | 1,21                | 1,29                | 0,43                |
| <i>E. caerulea</i><br>N=46  | Promedio | 25,69               | 7,57                | 9,38                | 23,23               | 15,37               | 9,89                |
|                             | DE       | 0,95                | 0,35                | 0,47                | 1,52                | 1,62                | 0,46                |
| <i>E. tricolor</i><br>N=30  | Promedio | 24,03               | 9,58                | 9,34                | 23,77               | 14,78               | 8,95                |
|                             | DE       | 0,87                | 0,41                | 0,58                | 1,25                | 1,45                | 0,36                |
| <i>E. rufescens</i><br>N=32 | Promedio | 32,80               | 9,79                | 14,01               | 26,30               | 18,39               | 12,17               |
|                             | DE       | 1,79                | 0,55                | 0,98                | 1,69                | 2,27                | 0,80                |
| <i>A. alba</i><br>N=40      | Promedio | 36,63               | 11,03               | 15,02               | 37,69               | 18,79               | 14,48               |
|                             | DE       | 1,88                | 0,62                | 0,79                | 2,06                | 1,59                | 0,89                |
| <i>A. cocoi</i><br>N=35     | Promedio | 43,52               | 13,82               | 17,87               | 41,73               | 25,28               | 20,93               |
|                             | DE       | 1,24                | 0,93                | 0,89                | 2,28                | 2,03                | 1,56                |
| <i>A. herodias</i><br>N=32  | Promedio | 45,59               | 14,44               | 17,28               | 38,00               | 26,53               | 21,37               |
|                             | DE       | 1,97                | 1,04                | 1,26                | 2,45                | 3,17                | 1,80                |

(\*) En el ADM se utilizaron como variables independientes los cocientes ajustados de CLM, TMT, etc. sobre ALA (ver el texto). Medidas externas según la Tabla 1. DE: Desviación estándar.



**Figura 2.** Distribuciones de valores de CP1 (calculado excluyendo ALA) por especie. Una misma letra indica igualdad de promedios (prueba *a posteriori* de Games-Howell,  $\alpha=0,01$ ).

**Clasificación de las especies según su forma externa.** Según los criterios expuestos en la metodología, en el ADM se incluyeron los cocientes sobre ALA de CLM, TMT, FLG, ALB y ANM que en adelante se designarán como las variables de forma *clm*, *tmt*, *flg*, *alb* y *anm*, respectivamente. Los cocientes *alm*, *anb* y *rcf* no se incluyeron por su alta correlación con *clm*, *tmt*, ALA o con CP1. En la Tabla 4 se muestra que los Factores de Inflación de Varianza (FIV) resultantes de las 5 regresiones múltiples (en total 20 coeficientes  $\beta$  de regresión) son mucho menores que el valor crítico de FIV=10 recomendado por Dawideit y col. (2009) y Tabachnick y Fidell (2013). Estos resultados muestran que para los fines del estudio, la colinealidad entre las variables es baja y no tiene efectos determinantes sobre el ADM.

**Tabla 4.** Factores de inflación de varianza (FIV) de las variables del análisis discriminante múltiple.

| Variable   | FIV mínimo |       | FIV máximo |       |
|------------|------------|-------|------------|-------|
| <i>clm</i> | <i>anb</i> | 1,101 | <i>alm</i> | 1,191 |
| <i>tmt</i> | <i>anb</i> | 1,122 | <i>clm</i> | 1,252 |
| <i>alm</i> | <i>tmt</i> | 1,078 | <i>clm</i> | 1,163 |
| <i>anb</i> | <i>flg</i> | 1,119 | <i>alm</i> | 1,337 |
| <i>flg</i> | <i>anb</i> | 1,084 | <i>alm</i> | 1,364 |

En la Tabla 5 se muestra que el primer autovalor del ADM representa 47% de la varianza total y los tres primeros ejes acumulan  $\approx 97\%$  con altas correlaciones canónicas ( $R \geq 0,80$ ), lo cual permite interpretar los resultados del ADM con esos tres ejes. Todos los cocientes usados en el análisis exceden el valor F parcial mínimo de salida de  $F=2,71$  (mínimo en *anb*:  $F=8,771$ ) y en orden decreciente de  $\Lambda$  de Wilks, la importancia global de las variables del ADM para la discriminación de las especies fue: *clm*>*flg*>*tmt*>*alm*>*anb*.

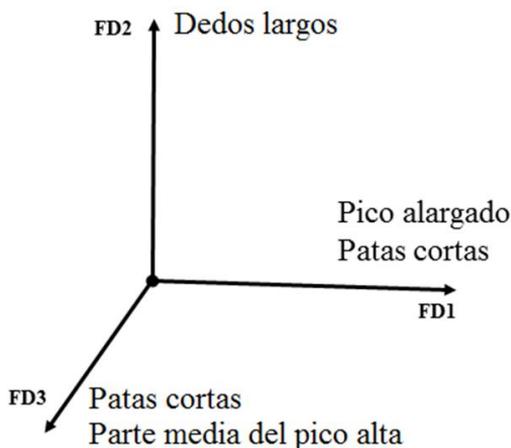
**Tabla 5.** Autovalores del análisis discriminante múltiple (ADM).

| Función | Autovalor | Porcentaje varianza | Porcentaje acumulado | Correlación canónica |
|---------|-----------|---------------------|----------------------|----------------------|
| FD1     | 4,94      | 46,94               | 46,94                | 0,912                |
| FD2     | 2,94      | 27,90               | 74,84                | 0,864                |
| FD3     | 2,29      | 21,79               | 96,63                | 0,834                |
| FD4     | 0,29      | 2,75                | 99,38                | 0,474                |
| FD5     | 0,07      | 0,62                | 100                  | 0,248                |

En la Tabla 6 se muestran los coeficientes de las funciones discriminantes estandarizadas. Por tratarse de un ADM descriptivo, se tomaron en cuenta sólo los coeficientes con mayor valor absoluto. Se observa que FD1 está principalmente asociada con *clm* en forma directa y con *tmt* en forma inversa, FD2 está fuertemente asociada en forma directa con *flg* y FD3 con *alm* (relación directa) y *tmt* (relación inversa). Según lo anterior, en la Figura 3 valores crecientes en FD1 indican picos proporcionalmente más largos, patas más cortas y viceversa; valores altos de FD2 están asociados a dedos alargados y valores altos en FD3 a picos altos en su parte media y patas cortas.

**Tabla 6.** Coeficientes de las funciones discriminantes estandarizadas.

|            | Función discriminante |        |        |        |        |
|------------|-----------------------|--------|--------|--------|--------|
|            | FD1                   | FD2    | FD3    | FD4    | FD5    |
| <i>clm</i> | 1,042                 | -0,325 | -0,343 | -0,168 | -0,046 |
| <i>tmt</i> | -0,549                | -0,064 | -0,738 | 0,636  | -0,009 |
| <i>alm</i> | -0,128                | -0,098 | 0,659  | 0,722  | -0,420 |
| <i>anb</i> | 0,093                 | -0,211 | 0,330  | 0,277  | 0,882  |
| <i>flg</i> | 0,250                 | 1,011  | 0,170  | 0,037  | 0,151  |



**Figura 3.** Relación de las medidas externas relativas con los tres primeros ejes discriminantes según la magnitud y signo de los coeficientes de la Tabla 7. Ver detalles en el texto

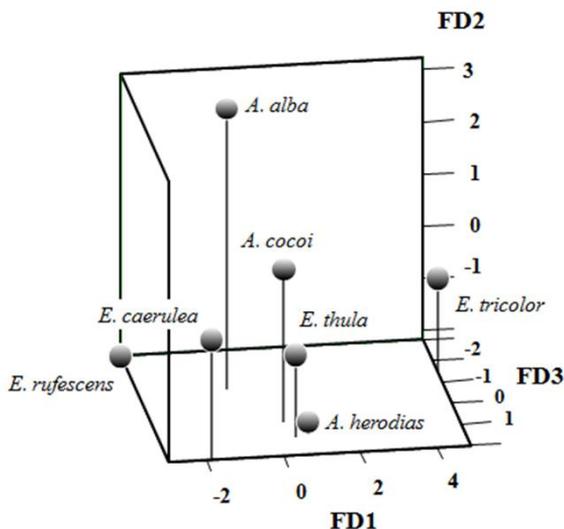
La Tabla 7 muestra el éxito de las FD al clasificar las especies. La clasificación simple y la validación cruzada tuvieron un acierto de 79 y 76% respectivamente, luego la clasificación inicial fue estable ante el remuestreo de la técnica Jackknife. Entre las *Egretta* hubo 95,2% de acierto (7 errores en 146 individuos), en las *Ardea* 97,2% y entre géneros 79,4%. Este último valor (casi 20% de confusión entre géneros) indica que la diferencia en tamaño entre ambos géneros no influyó en el éxito de clasificación del ADM. Por el contrario, 52 de los 62 errores de clasificación ocurrieron entre especies de distinto género y 41 de ellos se deben a la confusión de ETH con AC y AH. Entre ETH y AC hubo 27,4% de confusión y 30% entre ETH y AH. Estos valores indican que ETH es similar en forma externa a AC y AH a pesar de que ETH es de tamaño mucho menor.

**Tabla 7.** Éxito de las funciones discriminantes en la clasificación de las especies.

| Especie (N)              | Clasificación inicial (% éxito) | Validación cruzada (% éxito) | Número de errores en la validación cruzada |
|--------------------------|---------------------------------|------------------------------|--|
| <i>E. thula</i> (38)     | 39,5                            | 31,6                         | <i>E. caerulea</i> 4                       |
|                          |                                 |                              | <i>A. cocoi</i> 10                         |
|                          |                                 |                              | <i>A. herodias</i> 12                      |
| <i>E. caerulea</i> (46)  | 87,0                            | 84,8                         | <i>E. thula</i> 3                          |
|                          |                                 |                              | <i>A. cocoi</i> 3                          |
|                          |                                 |                              | <i>A. herodias</i> 1                       |
| <i>E. tricolor</i> (30)  | 100                             | 100                          | 0  |
| <i>E. rufescens</i> (32) | 100                             | 100                          | 0  |
| <i>A. alba</i> (40)      | 97,5                            | 97,5                         | <i>A. cocoi</i> 1                          |
| <i>A. cocoi</i> (35)     | 62,9                            | 51,4                         | <i>E. thula</i> 10                         |
|                          |                                 |                              | <i>E. caerulea</i> 5                       |
|                          |                                 |                              | <i>A. alba</i> 2                           |
| <i>A. herodias</i> (32)  | 75                              | 65,6                         | <i>E. thula</i> 9                          |
|                          |                                 |                              | <i>E. rufescens</i> 2                      |
| <b>Éxito general:</b>    | <b>78,8</b>                     | <b>75,5</b>                  | <b>62</b>                                  |

**Distribución de las especies en el espacio morfológico.** En la Figura 4 se grafican las proyecciones de los centroides de las especies en el espacio definido por los tres primeros ejes y en las Tablas 8a y 8b se observa que las variables del ADM y las funciones FD1 a FD3 son altamente independientes tanto del denominador común ALA como del tamaño corporal (CP1) porque los coeficientes de determinación fueron todos menores que 1%. Así, la Figura 4 representa un espacio esencialmente morfológico y muestra que los centroides están dispersos sin configurar un patrón o tendencia definida según la estrategia. Los dos géneros no forman grupos compactos de especies ni se observa una variación morfológica monótona entre ellos (por ejemplo, una tendencia lineal con respecto a una o más FD). Los centroides de las *Egretta*

presentan máxima dispersión en el plano FD1-FD3 y menor distanciamiento en FD2, mientras que las *Ardea* están muy cercanas entre sí en FD1 pero muestran mayor dispersión en el plano FD2-FD3. La alta variabilidad en FD2 obedece a que el centroide de AA alcanza el máximo de todas las especies en ese eje. En concordancia con la elevada confusión entre ETH, AC y AH, el centroide de ETH está ubicado entre los otros dos. Asimismo, los centroides de las especies con muy poca o ninguna confusión entre sí (AA, ETR y ER, Tabla 7) ocupan posiciones muy distantes.



**Figura 4.** Proyecciones de los centroides de las especies en el espacio definido por las tres primeras funciones discriminantes.

**Tabla 8a.** Coeficientes porcentuales de determinación entre las variables del ADM, el primer componente principal (CP1\*) y la medida ALA.

|     | clm  | tmt  | alm  | anb  | flg  |
|-----|------|------|------|------|------|
| ALA | 0,53 | 0,78 | 0,97 | 0,63 | 0,04 |
| CP1 | 0,34 | 1,14 | 0,13 | 0,02 | 0,31 |

**Tabla 8b.** Coeficientes porcentuales de determinación entre las funciones discriminantes, el primer componente principal (CP1\*) y la medida ALA.

|     | FD1  | FD2  | FD3  |
|-----|------|------|------|
| ALA | 0,86 | 0,34 | 0,76 |
| CP1 | 0,08 | 0,06 | 0,35 |

\* ACP realizado excluyendo la medida ALA

De acuerdo con la relación entre los ejes discriminantes y las variables de forma (Tabla 6, Figura 3), la Figura 4 indica que las *Egretta* se diferencian entre sí principalmente en la longitud de las patas, el culmen y la altura del pico en su parte media y en menor grado en la longitud de los dedos. Las *Ardea* difieren mayormente en la longitud de los dedos y en menor grado en la longitud de las patas y la altura del pico en su parte media.

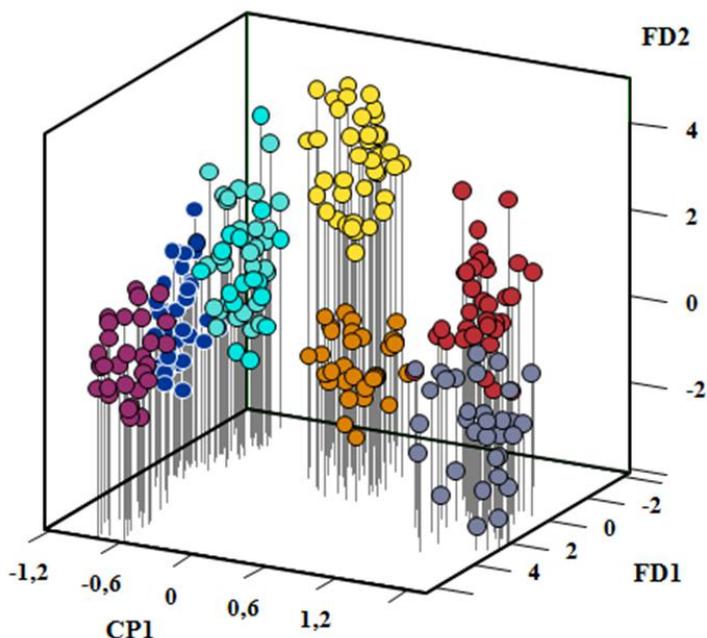
En la Tabla 9 se observa que las varianzas de las *Egretta* en FD1 y FD3 son significativamente mayores que las de las *Ardea* y que estas últimas presentan mayor varianza en FD2. En la misma tabla, al sumar las respectivas varianzas en las tres FD la variabilidad total de las *Egretta* ( $S^2=14,8$ ) es claramente mayor que la de las *Ardea* ( $S^2=8,9$ ).

**Tabla 9.** Comparación de varianzas de forma externa (FD) entre los tipos de estrategia (prueba de Brown-Forsythe).

| Variable | Estrategia | Varianza $S^2$ | Promedio de Dist. Abs. Med. | Cociente F* | Significación |
|----------|------------|----------------|-----------------------------|-------------|---------------|
| FD1      | Activa     | 8,825          | 2,392                       | 48,220      | p*0,001       |
|          | Estática   | 1,678          | 1,036                       |             |               |
| FD2      | Activa     | 1,713          | 1,059                       | 53,083      | p*0,001       |
|          | Estática   | 5,413          | 1,975                       |             |               |
| FD3      | Activa     | 4,265          | 1,770                       | 27,424      | p*0,001       |
|          | Estática   | 1,806          | 1,110                       |             |               |

\* Cociente de varianzas del ANOVA realizado con las distancias absolutas a la mediana. Número de casos: Activas=146, Estáticas=107. G.L.: 1, 251. Los numeradores de cada cociente se muestran en cursivas. FD: Puntuaciones en las funciones discriminantes.

**Relaciones entre tamaño corporal, forma externa y atributos ecológicos.** La Figura 5 muestra la relación entre el CP1 y las funciones discriminantes FD1 y FD2, que explican  $\approx 75\%$  de la inercia total. En general, no se observa ninguna relación monótona entre el CP1 y las funciones FD1 o FD2 y en la Figura 4 se observa que a lo largo de FD3 las especies tampoco están ordenadas por tamaño. Estos resultados muestran que a medida que aumenta el tamaño corporal no hay un cambio gradual en la forma externa, o bien que la forma externa no es predecible a partir del tamaño corporal. En la secuencia EC, ETH, ETR (no es un orden de tamaño) las especies tienen picos proporcionalmente más largos y patas más cortas a la vez que EC tiene los dedos un poco más largos que ETH y ETR. Entre estas tres especies, EC y ETR coinciden en tamaño (ver Figura 2) pero ETR tiene el pico más largo y las patas más cortas que EC. De las dos especies de tamaño intermedio, AA (más grande, Figura 2) tiene el pico más largo, las patas más cortas y los dedos marcadamente más largos que ER. Por último, AH (más grande) tiene dedos claramente más largos que AC y, en menor grado, el pico más largo y las patas más cortas.



**Figura 5.** Relación entre las puntuaciones de las especies en el primer componente principal (CPI) y las puntuaciones en las dos primeras funciones discriminantes (FD1 y FD2) del ADM. ● *Egretta tricolor*; ● *Egretta thula*; ● *Egretta caerulea*; ● *Egretta rufescens*; ● *Ardea herodias*; ● *Ardea cocoi*; ● *Ardea alba*.

En general, no se observa una morfología particular que se pueda asociar a las *Egretta* o las *Ardea* y de hecho hay mucha similitud entre ETH, AC y AH. En las *Egretta* se combina una menor variabilidad en tamaño y una mayor diversidad de formas externas, lo cual concurre con una mayor segregación ecológica interespecífica, es decir, el uso de una mayor variedad de ambientes y recursos. En contraste, las *Ardea* son más similares en forma externa, entre ellas hay mayores diferencias en tamaño corporal y utilizan una menor variedad de ambientes y recursos.

Cuatro casos en particular permiten examinar en detalle las relaciones entre tamaño corporal, forma externa y atributos ecológicos. En primer lugar, EC y ETR coinciden en tamaño y utilizan microambientes semejantes de alimentación, pero difieren en forma externa, conducta, en macrohábitat y además, ETR es migratoria. Segundo, AC y AH coinciden en tamaño y en casi todas las variables ecológicas, pero difieren en forma externa y macrohábitat. Tercero, ER y ETR son marinas, migratorias, muy activas y tienen requerimientos

ecológicos muy semejantes, pero difieren notablemente en tamaño y forma externa. Cuarto, en el caso de especies muy semejantes en forma externa, concretamente ETH y AC (27,4% de confusión) y ETH y AH (30%) (Tabla 7), ETH utiliza los mismos macrohábitats que AC y AH, pero difiere marcadamente de las otras especies en tamaño, conducta y atributos ecológicos y además coexiste con AH sólo durante el invierno boreal. En resumen, los cuatro casos muestran que especies de tamaño y conducta similares están ecológicamente separadas, mientras que especies con forma externa similar difieren en tamaño, conducta, uso del hábitat y dieta. El caso de ETH, AC y AH muestra que en especies similares en forma externa, un aumento en tamaño corporal está asociado a un cambio en la conducta alimentaria.

Además de ETH, AC y AH, es pertinente examinar en detalle dos casos con menor similitud en forma externa (<10% de confusión). En ETH-EC (8,3%), ambas especies son residentes y usan macrohábitats semejantes pero difieren en tamaño, en conducta alimentaria y ecológicamente sólo coinciden en el uso de aguas someras. A su vez, AA y AC (4%) también son residentes y coinciden en los mismos ambientes, pero difieren por completo en tamaño corporal y ecológicamente sólo coinciden en el uso de humedales con vegetación. En estos dos casos se observa que entre especies de la misma estrategia, que comparten macrohábitats y que tienen una similitud menor en forma externa, hay igualmente segregación ecológica. Los otros 16 pares de especies difieren claramente en forma externa (<1% de confusión), en tamaño corporal y difieren simultáneamente en varios atributos ecológicos.

## DISCUSIÓN

La información disponible sobre tamaño corporal y conducta alimentaria permitió definir con claridad dos estrategias ecológicas con base en la relación tamaño-conducta. Estas estrategias describen el patrón general de las especies en sus hábitats naturales, pero en determinadas circunstancias (por ejemplo, alta concentración temporal de presas), puede haber una apreciable superposición ecológica entre especies de *Ardea* y *Egretta* y las diferencias entre las estrategias no son evidentes (Rodgers, 1983; Willard 1986; Gawlik, 2002).

Las medidas que se pueden obtener en pieles de estudio de aves son heterogéneas y anatómicamente inconexas, dificultan o impiden el uso de la metodología de la morfometría geométrica y pueden limitar las opciones de análisis de datos. En estos casos es frecuente el uso de cocientes, una de las bases del enfoque de Gould-Mosimann sobre alometría y morfología. Diversos trabajos empíricos utilizan los cocientes (ver sección de métodos), incluyendo algunos sobre alometría en garzas (Denis, 2011; 2017) e incluso algunos críticos de este enfoque justifican su utilización si no hay

efectos ontogenéticos y si hay baja correlación entre las variables de forma y el CP1 (Lleonart *y col.*, 2000). Este estudio cumple con esos criterios porque: (1) sólo incluye individuos adultos o del tamaño de los adultos y (2) los coeficientes  $R^2$  entre los cocientes, así como entre los cocientes, las FD y el CP1 y el denominador ALA son muy bajos. Así, el patrón de segregación morfológica observado es altamente independiente del tamaño corporal (CP1).

La importancia de las variables en el ADM decrece en el orden *clm>flg>tmt>alm>anb*. Dado que la importancia relativa de *flg* se debe a los altos valores de AA en la FD2, *tmt* y las tres variables de forma del pico permiten discriminar al resto de las especies y de hecho, en *flg* no hay grandes diferencias entre las *Egretta*, AC y AH. Esta elevada separación entre AA y las otras *Ardea* podría atribuirse (al menos en parte) a que esta especie difiere de las demás en distribución e historia evolutiva. Al respecto, el único estudio osteológico detallado sobre Ardeidae (Payne y Risley, 1976) no reporta medidas externas y tampoco hay una filogenia de Ardeidae aceptada por todos. Payne y Risley (*op. cit.*) y McCracken y Sheldon (1998) la ubican en distintas posiciones dentro del género *Ardea*, y recientemente Huangh *y col.* (2016) la incluyen en el género *Casmerodius*, hoy en desuso.

Con respecto a la segregación morfológica dentro de cada género, se encontró que los ejes y variables que discriminan a las *Egretta* entre sí difieren de los que separan a las *Ardea*. Esta diferenciación morfológica concuerda con los estudios filogenéticos disponibles de Ardeidae (citados arriba), según los cuales ambos géneros han seguido distintas vías de especiación (cada autor propone una vía). Desafortunadamente, estos trabajos no ayudan a explicar dos resultados de este estudio: la mayor dispersión morfológica de las *Egretta* con respecto a *Ardea* y la alta variabilidad en tamaño corporal en *Ardea* respecto a *Egretta*. Estos resultados se discuten a continuación con argumentos ecológicos y evolutivos.

La mayor variabilidad en tamaño corporal en *Ardea* puede deberse a que AC y AH son las garzas de mayor talla en sus respectivos macrohábitats y dentro de cada especie puede haber individuos “extremos” de gran tamaño. Sin embargo, en el caso de AH este resultado también puede deberse a posibles diferencias entre los individuos migratorios y los de la población residente en Venezuela (L.G. Morales, datos no publicados), lo cual aumentaría la varianza de la muestra. Puesto que todo el material de AH que se midió está etiquetado como *A. h. herodias*, es posible que exista algún tipo de variación geográfica de tamaño entre los individuos migratorios y los residentes en Venezuela. Esta interrogante podrá resolverse con el estudio de ejemplares provenientes de toda el área de distribución de la especie.

La menor variabilidad en tamaño de las especies de *Egretta* puede deberse a que la estrategia activa no sería viable en aves de tamaño extremo. Primero, las aves muy grandes (por ejemplo, del tamaño de una *Ardea*) tendrían restricciones biomecánicas para ejecutar varias maniobras típicas de *Egretta* (persecuciones, saltos y aleteos, según Kushlan, 1976), las cuales tendrían alto costo energético, sólo serían factibles en humedales libres de vegetación (y otros obstáculos) y harían al ave muy fácilmente detectable por las presas. Segundo, las aves muy pequeñas estarían restringidas a aguas muy someras y con muy poca o ninguna vegetación, donde además competirían con otras especies de aves acuáticas, como por ejemplo Charadriiformes y otras Ardeidae estáticas de distintos tamaños. Según datos de Kushlan y Hancock (2005) el peso corporal de las garzas activas (*Syrigma*, *Pilherodius* y 11 especies de *Egretta*) varía entre 250 y 600 g, mientras que todas las garzas pequeñas (por ejemplo, <200 g) son estáticas.

Una posible explicación a la mayor segregación morfológica en *Egretta* se basa en suponer que existe una asociación entre variabilidad ecológica, tipo de conducta y variabilidad morfológica. Básicamente, en especies de tamaño y requerimientos ecológicos similares, su segregación en dieta y uso de hábitat estaría asociada a una diferenciación en conducta y también en forma externa. Con respecto a este estudio, la Figura 1 muestra que las *Ardea* son ecológicamente más similares entre sí que las *Egretta* y tienen pautas de conducta casi idénticas (Kushlan, 1976; 1978; Hancock y Kushlan, 1984), mientras que se observa una menor diversificación morfológica (Figura 4). En contraste, el uso de una mayor variedad de ambientes, tipos y tamaños de presa y tipos de conducta en las *Egretta* (Figura 1) se presenta en conjunto con la mayor variabilidad morfológica (Figura 4). Resumiendo, los resultados de este estudio indican que la diversificación morfológica se presenta conjuntamente con la segregación ecológica y conductual, y podría considerarse que todas ellas forman parte de una misma respuesta adaptativa.

Cabe mencionar que en los humedales costeros, el ensamble estudiado forma parte de un conjunto mayor de especies que incluye garzas de otros géneros (*Nycticorax*, *Nyctanassa* y *Butorides*), otras aves vadeadoras como *Mycteria americana* y *Platalea ajaja*, así como gaviotas (Laridae y Sternidae), cotúas (*Phalacrocorax* y *Anhinga*), Tijeretas de Mar (*Fregata magnificens*) y martines pescadores (Alcedinidae). Posiblemente las especies de *Ardea* y *Egretta* interactúan más con otras aves pescadoras diurnas de estrategia visual y de alta abundancia y en menor grado con especies nocturnas, táctiles o poco abundantes.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las siguientes instituciones por la atención prestada y el acceso a las pieles de estudio: Colección Ornitológica Phelps (COP, Caracas), Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS, Caracas), Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago), American Museum of Natural History (AMNH, New York) y National Museum of Natural History (NMNH, Washington, D.C.). Especialmente, agradezco la hospitalidad y apoyo de M. Lentino y M. Martínez (COP); C. Lasso y M. Salcedo (MHNLS); J. Bates, D. Willard y J. Tello (FMNH); P. Sweet y G. Rosen (AMNH) y P. Angle y C. Angle (NMNH). H. Rojas, C. Tineo y Y. Bandes fueron de gran ayuda en la medición de los ejemplares y el registro de datos en Caracas. Igualmente, agradezco el financiamiento recibido del Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la UCV durante el trabajo en los museos norteamericanos, así como el apoyo financiero del FMNH (Science Visiting Scholarship) y del AMNH (Collection Study Grant). También agradezco a los árbitros de la revista por sus comentarios y sugerencias al manuscrito original.

## LITERATURA CITADA

- Albrecht, G.H., B.R. Gelwin y S.E. Hartman. 1993. Ratios as a size adjustment in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology* 91: 441-468.
- Andrade, P.A. 2013. Ecomorphology of sedentary and migratory Blackcap *Sylvia atricapilla* populations in Portuguese continental and island habitats. Tesis Doctoral. Faculdade de Ciências, Universidade do Porto, Portugal.
- Barbosa, A. y E. Moreno. 1999. Hindlimb morphology and locomotor performance in waders: an evolutionary approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 67:313-330.
- Betz, O. 2006. Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie* 15: 409-416.
- BirdLife International. 2016. *Egretta rufescens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22696916A93592693. Consulta: 29/09/2018.
- Blake, E. 1977. *Manual of neotropical birds*. Chicago, University of Chicago Press, 674 p.
- Block, W.M., L.A. Brennan y R.J. Gutiérrez. 1991. Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in northern California, USA. *Oecologia* 87: 449-458.
- Bock, W.J. 1994. Concepts and methods in Ecomorphology. *Journal of Bioscience* 19:403-413.
- Borrero, J.I. y C.A. Cruz-Millán. 1982. Notas sobre la historia de la Garza Morena *Ardea cocoi* en Colombia. *Acta Biologica Colombiana* 1: 51-75.
- Carrascal, L.M., E. Moreno y J.M. Tellería. 1990. Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Holarctic Ecology*, 13: 105-111.
- Carrascal, L.M., E. Moreno y A. Valido. 1994. Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit (*Parus caeruleus*) - a test of convergence and ecomorphological hypotheses. *Evolutionary Ecology* 8: 25-35.

- 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.
- Dehling, D.M., P. Jordano, H.M. Schaefer, K. Böhning-Gaese y M. Schleuning. 2016. Morphology predicts species' functional roles and their degree of specialization in plant-frugivore interactions. *Proceedings of the Royal Society of Biology* 283: 20152444. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2444>
- 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 p.
- Denis, D. 2011. Patrones de crecimiento postnatal en ocho especies de garzas (Ciconiiformes: Ardeidae). *Revista de Biología Tropical* 59: 771-787.
- Denis, D. 2017. Variaciones alométricas durante el crecimiento en siete especies de garzas (Aves: Ardeidae). *Revista de Biología Tropical* 65: 1347-1357.
- Diaz, M. 1994. Variability in seed size selection by granivorous passerines: effects of bird size, bird size variability, and ecological plasticity. *Oecologia* 99:1-6.
- Dunning, J.B., Jr. 2008. *CRC Handbook of avian body masses. Second edition*. Boca Raton (Florida), CRC Press, 655 p.
- Eitnear, J.C. y S.M. McGehee. 2017. Lesser Yellow-headed Vulture mandibular ecomorphology and feeding interactions at an established feeding site in Belize. *Texas Journal of Science* 69: 39-48
- 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. Second edition*. Newtown Square Harrowood Books, 470 p.
- Gamauf, A., M. Preleuthner y H. Winkler. 1998. Philippine birds of prey: interrelations among habitat, morphology, and behavior. *Auk* 115: 713-72.
- Gatesy, F.M. y K.P. Dial. 1996. Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution* 50: 331-340.
- Gawlik, D.E. 2002. The effects of prey availability on the numerical response of wading birds. *Ecological Monographs* 72: 329-346.
- Gimenes, M.G. y L. dos Anjos. 2011. Influence of lagoon 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.
- Greenberg, R. 1981. Dissimilar bill shapes in new world tropical versus temperate forest foliage-gleaning birds. *Oecologia (Berl.)* 49: 143-147.
- Guillemain, M., H. Fritz, N. Guillon y G. Simon. 2002. Ecomorphology and coexistence in dabbling ducks: the role of lamellar density and body length in winter. *Oikos* 98: 547-551.
- Hair, J.F., W.C. Black, B.J. Babin y R.E. Anderson. 2010. *Multivariate data analysis. Seventh edition*. Pearson Prentice Hall, 761 p.
- Hancock, J. y H. Elliot. 1978. *The Herons of the World*. New York, Harper & Row, 304 p.
- Hancock, J. y J.A. Kushlan. 1984. *The Herons Handbook*. New York, Harper & Row, 288 p.
- Harell, A. 2016. Comparative ecomorphology of cormorants (Phalacrocoracidae). *Waterbirds* 39: 136-145
- Haverschmidt, Fr. 1948. Bird weights from Surinam. *Wilson Bulletin* 60: 230-239.
- Hertel, F. y L.T. Ballance. 1999. Wing ecomorphology of seabirds from Johnston Atoll. *Condor* 101: 549-556.
- Hilty, S.L. 2003. *Birds of Venezuela. Second Edition*. Princeton, Princeton

- University Press, 878 p.
- Holderby, Z., A. Hill, E. Palacios, M.C. Green, E. Amador y C. de Dios. 2014. Comparisons of Reddish Egret (*Egretta rufescens*) diet during the breeding season across its geographic range. *Waterbirds* 37: 136-143.
- Hom, C.W. 1983. Foraging ecology of herons in a southern San Francisco Bay salt marsh. *Colonial Waterbirds* 6: 37-44
- Huangh, Z.H., M.F. Li y J.W. Qin. 2016. DNA barcoding and phylogenetic relationships of Ardeidae (Aves: Ciconiiformes). *Genetics and molecular research* 15 (3): gmr.15038270. DOI <http://dx.doi.org/>.
- Huberty, C. J. 1984. Issues in the use and interpretation of discriminant analysis. *Psychological Bulletin* 95: 156-171.
- Huberty, C. J. y S. Olejnik. 2006. *Applied MANOVA and discriminant analysis. Second edition*. Hoboken (New Jersey), Wiley International, 488 p.
- Husson, F., S. Lê y J. Pagès. 2011. *Exploratory multivariate analysis by example using R*. CRC Press, Boca Ratón (Florida), 228 p.
- Jungers, W.L., A.B. Falsetti y C.E. Wall. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in Morphometrics. *Yearbook of Physical Anthropology* 38:137-161.
- Karalus, K.E. y A.W. Eckert. 1981. *The Wading Birds of North America*. New York, Double Day & Co., Garden City, 252 p.
- Karr, J.R. y F.C. James. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. Pág. 258-291 en: M.L. Cody y J.M. Diamond (eds.): *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, Massachussets.
- Klingenberg, C.P. 2016. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development, Genes, and Evolution* 226:113-137.
- Kushlan, J.A. 1976. Feeding behavior of North American herons. *Auk* 93: 86-94.
- Kushlan, J.A. 1978. Feeding ecology of wading birds. Pág. 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: P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely y F.G. Buckley (Eds): *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36: 663-682. Lawrence (Kansas), American Ornithologists' Union.
- Kushlan, J. A. & J.A. Hancock. 2005. *Hérons*. Oxford University Press, Oxford, 456 p.
- Leisler, B. y B. Thaler. 1982. Differences in morphology and foraging behaviour in the Goldcrest *Regulus regulus* and Firecrest *Regulus ignicapillus*. *Annales Zoologici Fennici* 19: 277-284
- Leisler, B. y H. Winkler 1985. Ecomorphology. *Current Ornithology* 2: 155-186
- Leisler, B., H.W. Ley y H. Winkler. 1989. Habitat, behaviour and morphology of Acrocephalus warblers: an integrated analysis. *Ornis Scandinavica* 20: 181-186.
- Leonart, J., J. Salat y G.J. Torres. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of theoretical Biology* 205: 85-93.
- López-Rojas, H. 2017. Morfometría geométrica: to warp or not to warp. *Acta Biol. Venez.* 37:141-148.
- Martinez, C. 2010. Trophic niche breadth and overlap of three egret species in a neotropical mangrove swamp. *Waterbirds* 33: 285-292
- McCracken, K. G. y F. H. Sheldon. 1998. Molecular and osteological heron phylogenies: sources of incongruence. *Auk* 115:127-141.
- Milá, B., R.K. Wayne y T.B. Smith. 2008. Ecomorphology of migratory and sedentary populations of the Yellow-rumped Warbler (*Dendroica coronata*). *Condor* 110: 335-344.

- Miles, D.B. y R. Ricklefs 1984. The correlation between Ecology and Morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65: 1629-1640
- Miles, D.B., R. Ricklefs y J. Travis. 1987. Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. *American Naturalist* 129: 347-364.
- Mills, A.M. y J.D. Rising 2007. Limitations of ecomorphological analysis in explaining macrohabitat segregation in a songbird guild. *Ecoscience* 14: 155-164.
- 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, Série Zoologia*. 95: 107-109.
- Mosimann, J.E. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association*. 65: 930-945.
- Mosimann, J.E. y F.C. James. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida Red-Winged Blackbirds. *Evolution* 33: 444-459.
- Payne, R.B. y C.J. Risley. 1976. Systematics and evolutionary relationships among the herons (Ardeidae). *Miscellaneous publications* Nr. 150. Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor.
- Phelps, W.H., Jr. y R.M. de Schauensee, Jr. 1979. *Una Guía de las Aves de Venezuela*. Caracas, Gráficas Armitano, 484 p.
- Proctor, N.S. y P.L. Lynch. 1998. *Manual of Ornithology: Avian Structure and Function*. Yale University Press, New Haven, EEUU, 352 p.
- Quintero-Torres, E., B. López-Sánchez y C. Méndez. 2017. Desempeño de catorce algoritmos discriminantes: un caso de estudio con datos morfométricos multivariados. *Acta Biol. Venez.* 37: 171-186.
- Quiroga, V., R.E. Lorenzón, G. Maglier y A.L. Ronchi-Virgolini. 2018. Relationship between morphology and trophic ecology in an assemblage of passerine birds in riparian forests of the Paraná River (Argentina). *Avian Biology Research* 11: 44-53.
- Remsen, J.V., Jr., 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. 2016. *A Classification of the Bird Species of South America*. American Ornithologists' Union. Consulta 09/02/2017 en: <http://www.museum.lsu.edu/>.
- Rencher, A.C. 1992. Interpretation of canonical discriminant functions, canonical variates, and principal components. *American Statistician*, 46: 217-225.
- Rencher, A.C. 2002. *Methods of multivariate analysis. Second edition*. Wiley Interscience, New York, 708 p.
- Restall, R., C. Rodner y M. Lentino. 2006. *Birds of Northern South America. An identification guide. Volume 1: Species Accounts*. New Haven, Yale University Press, 880 p.
- Ricklefs, R. 2012. Species richness and morphological diversity of passerine birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 14482-14487.
- Ricklefs, R. y G.W. Cox. 1977. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St. Kitts, British West Indies. *Oikos* 29: 60-66.
- 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, 614 p.

- Rodgers, J.A., Jr. 1983. Foraging behavior of seven species of herons in Tampa Bay, Florida. *Colonial Waterbirds* 6: 11-23.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Sausner, J., J.C. Torres-Mura, J. Robertson y F. Hertel. 2016. Ecomorphological differences in foraging and pattering behavior among storm-petrels in the eastern Pacific Ocean. *Auk* 133: 397-414.
- Strong, A., G.T. Bancroft y S.D. Jewel. 1997. Hydrological constraints on Tricolored Heron and Snowy Egret resource use. *Condor* 99: 894-905.
- Tabachnick, B.G. y L.S. Fidell. 2013. *Using multivariate statistics. Sixth edition.* Pearson, Boston, 983 p.
- Van Oordt, F.J.C. Torres-Mura y F. Hertel. 2018. Ecomorphology and foraging behaviour of Pacific boobies. *Ibis* 160: 313-326.
- 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. 1986. Comparative feeding of twenty-two tropical piscivorous. *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36:788-797. American Ornithologists' Union, Lawrence, Kansas, EEUU.
- Winkler, H. y M. Preleuthner. 1999. The ecomorphology of neotropical frugivores. *Acta Ornithologica* 34:141-147.
- Zeffer, A., L.C. Johansson y Å. Marmebro. 2003. Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (Aves). *Biological Journal of the Linnean Society*, 79: 461-484.