

INFLUENCIA DE VARIABLES CLIMÁTICAS Y DISTURBIOS EN LOS PARÁMETROS REPRODUCTIVOS DE *PHOENICOPTERUS RUBER* (CICONIIFORMES: PHOENICOPTERIDAE) EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN, MÉXICO

Eduardo SALAZAR¹, Dennis DENIS²✉ y Xiomara GÁLVEZ-AGUILERA³

1. Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, 29290, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México
2. Dpto. de Biología Animal y Humana, Facultad de Biología, Universidad de La Habana, San Lázaro y L., Municipio Plaza de la Revolución, La Habana, Cuba
3. Caribbean Coast Conservancy, A.C. Calle 5C No. 360, Colonia Pensiones, 97219, Mérida, Yucatán, México

RESUMEN: La anidación del Flamenco del Caribe (*Phoenicopus ruber*) ha sido registrada en nueve sitios de la Reserva de la Biosfera de Ría Lagartos en la Península de Yucatán, México desde 1999 hasta 2016. El presente estudio evalúa la influencia de variables climáticas (precipitación y evaporación) y fuentes de disturbios en la selección del sitio de anidación, tamaño de la colonia y la productividad de la especie durante este periodo. El número de parejas reproductoras y la productividad acumulada fueron correlacionadas con la precipitación y evaporación en tres periodos: invernal, reproductivo y anual. La capacidad predictiva de las variables climáticas para inferir la selección de los sitios de anidación y los parámetros reproductivos de la especie fue evaluada por regresiones uni y multivariadas y a través del entrenamiento de una red neural predictiva de tipo perceptrón multicapa. El análisis de correlación entre los parámetros reproductivos y las variables climáticas fue estadísticamente significativo (Mantel, $p < 0,001$) entre las evaporaciones acumuladas del período anual e invernal y el número de parejas reproductoras. El disturbio fue el principal factor que afectó los parámetros reproductivos y puede estar enmascarando la relación entre la reproducción de la especie y las variables climáticas.

PALABRAS CLAVE: aves coloniales, flamenco, humedales costeros, selección de sitio de anidación

ABSTRACT: INFLUENCE OF CLIMATE AND DISTURBANCE ON THE REPRODUCTIVE PARAMETERS OF *PHOENICOPTERUS RUBER* (CICONIIFORMES: PHOENICOPTERIDAE), IN THE YUCATÁN PENINSULA, MEXICO. The nesting of the Caribbean Flamingo (*Phoenicopus ruber*) has been recorded in nine sites at the Ría Lagartos Biosphere Reserve in the Yucatán Peninsula, Mexico, from 1999 to 2016. This study analyses the influence of climatic variables (precipitation and evaporation) and disturbance, on the selection of the nesting site, colony size, and productivity of the species. Number of reproductive pairs and accumulated productivity were correlated with precipitation and evaporation in three periods: winter, reproductive season, and annually. The predictive capacity of the climatic variables to infer nesting site and population parameters of the species was assessed by univariate and multivariate regressions, and by training a multi-layer perceptron predictive neural network for temporal series. There were not marked differences in the climatic variables of the nesting sites. The correlation between reproductive parameters and climatic variables was statistically significant (Mantel, $p < 0.001$) when considering the numbers of reproductive pairs and the annual and winter accumulated evaporation. We found that disturbance was the main cause that affected the reproductive parameters and may be masking the relationship between the species reproductive parameters and climatic variables.

KEYWORDS: Caribbean flamingo, coastal wetlands, colonial birds, nesting site selection

✉ DENNIS DENIS
dda@fbio.uh.cu



Publicado en línea el 30 de junio de 2020

INTRODUCCIÓN

El período reproductivo representa una de las etapas más importantes en la historia de vida de las especies, porque tiene una influencia directa no solamente en la productividad de los individuos, sino también en la tasa de crecimiento de la población y, en última instancia, en su persistencia (Lack, 1968). En el caso de las aves, la reproducción tiene lugar en la época del año en la que los alimentos son más abundantes (Lack, 1950; Perrins y Birkhead, 1983); de esta manera, una diversidad de factores y procesos tales como la disponibilidad de recursos, las interacciones bióticas, la temperatura, la precipitación, la selección de hábitat, entre otras, pueden influir en el inicio y el desarrollo del evento reproductivo (Immelmann, 1971; Elkins, 1983; Phillips *et al.*, 1985). La selección de hábitat es un proceso ampliamente estudiado en Ornitología e incluye el análisis de complejos patrones de respuesta a variables ambientales a diferentes escalas espaciales y temporales (Hutto, 1985; Block y Brennan, 1993). Al respecto, Fretwell y Lucas (1970) mencionan que la selección del hábitat es un proceso decisivo en el cual se encuentra involucrada la calidad del mismo. La selección del sitio de anidación es un componente de la selección y uso de hábitat (Jones, 2001). La selección del sitio de anidación es un proceso crítico de la reproducción ya que determina el entorno en el cual el nido y los reproductores estarán expuestos durante un largo período de tiempo y es dependiente de la escala espacial (Gloutney y Clark, 1997).

Diversos autores refieren que la escala espacial es un factor determinante que influye en la percepción de las aves con respecto a la calidad, disponibilidad y la selección de los sitios de reproducción (Clark y Shutler, 1999; Jones, 2001; Zhang y Li, 2005). De acuerdo con Svardson (1949) y Hilden (1965) la escala espacial se puede estudiar desde la perspectiva del macro y micro-hábitat. Qingming *et al.* (2014) refieren que la selección del macro-hábitat guarda relación con la estructura del paisaje, mientras que la selección del micro-hábitat es influida por el conjunto de condiciones que incrementan el éxito de eclosión (equivalencia del autor para la productividad), la ausencia de disturbio, la existencia del sustrato adecuado para la anidación y de las condiciones adecuadas para la crianza. La selección del sitio de anidación es de especial relevancia para las aves que anidan en una misma área formando grandes colonias.

Se tiene conocimiento de que la interacción resultante entre las condiciones climáticas, abundancia y disponibilidad de alimento, y la proximidad entre los sitios de alimentación y anidación son los factores que presentan un mayor impacto en los parámetros reproductivos (Samraoui *et al.*, 2006b, Dalley *et al.*, 2009). Por ejemplo, en el caso de la Cigüeña Americana (*Mycteria americana*), estudiada por Ogden (1994) en los Everglades, Florida, se encontró que los cambios locales en el manejo del agua dieron lugar al inicio tardío de su temporada reproductiva. En un estudio llevado a cabo en Alabama, donde se estudió la reproducción de la Garza Ganadera (*Bubulcus ibis*), se identificó que las variaciones climáticas fueron de los principales factores que influyeron en su productividad (Ranglack *et al.*, 1991). Sin embargo, la alta variabilidad de los registros climáticos, así como la necesidad de contar con datos que incluyan largos períodos de tiempo para evaluar la influencia del clima en la dinámica de las poblaciones imponen limitantes para muchos estudios al afectarse el poder estadístico de los análisis (Hafner y Fasola, 1997).

Con respecto a los flamencos (*Phoenicopterus* spp.), especies vadeadoras que se reproducen en grandes colonias, se tiene conocimiento de que la selección de sus sitios de anidación es dependiente de múltiples factores tales como las características del paisaje, la humedad y composición del sustrato; la presencia de depredadores o perturbaciones, y la proximidad a las áreas de alimentación, entre otros (Fasola *et al.*, 2002). En Fuente de Piedra, España, hábitat del Flamenco Común (*P. roseus*), se observó que en aquellos años con altas precipitaciones se saturaba el nivel freático hasta tal punto que, durante el año siguiente, incluso precipitaciones moderadas daban lugar a altos niveles en la columna de agua, siendo este el principal factor que influía en la baja productividad de la colonia (Johnson y Cézilly, 2007) al incrementarse la inundación de los nidos (Cézilly *et al.*, 1995; Baldassarre y Arengo, 2000; Javed y Khan, 2003).

El Flamenco del Caribe (*P. ruber*) presenta una distribución limitada en los humedales costeros de México, Cuba, Las Bahamas, Haití, República Dominicana, las Antillas Menores, Colombia, Venezuela y el norte de Brasil (Gálvez-Aguilera *et al.*, 2016). Se reproduce solamente en seis países: México, Cuba, Las Bahamas, Venezuela, República Dominicana y Bonaire (Balkiz, 2006; Tindle *et al.*, 2014), presentando un patrón de metapoblación regional (Gálvez -Aguilera *et al.*, 2016). La

población residente en las islas Galápagos no migra y se diferencia genéticamente de la población caribeña (Frias-Soler *et al.*, 2014). En México, su distribución incluye los humedales costeros de la Península de Yucatán, desde Los Petenes en Campeche hasta Sian Ka'an en Quintana Roo (Arengo y Baldassarre, 1995). De acuerdo con los registros de anidación de 1999 a 2016, se han identificado nueve sitios de reproducción en la Península de Yucatán, particularmente en la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos (RBRL). Cada uno de estos sitios cuenta con características particulares; sin embargo, no se conoce con certeza cuáles son los determinantes ecológicos que influyen en la selección de los mismos, en el tamaño de las colonias y en su productividad. El presente estudio evalúa la influencia de la precipitación, la evaporación y los disturbios (por presencia humana, depredadores o eventos ambientales extremos) en la selección del sitio de anidación y los parámetros reproductivos del Flamenco del Caribe en la RBRL. Esta información es fundamental en la definición de estrategias para la conservación de la especie a nivel regional.

MATERIALES Y MÉTODOS

La RBRL se ubica en el extremo oriental de la franja costera del estado de Yucatán, México (21° 37' 29.56" - 21° 23' 00.96" N y 88° 14' 33.35" - 87° 30' 50.67" W). La RBRL está constituida por un complejo de ecosistemas terrestres, de agua dulce y marinos en una extensión de 60 347,8 ha con seis zonas núcleo (CONANP, 2007). Se trata de un sistema hidrológico abierto en el cual la ría corresponde a la vía de ingreso de las corrientes marinas que conduce a la laguna costera; la comunicación con el mar es limitada, con una renovación reducida del agua en su interior y con un bajo aporte de agua dulce a partir de afloramientos interiores, escorrentías y precipitación (CONANP, 2007). Este humedal se caracteriza por presentar cambios constantes en el nivel de la columna de agua durante todo el año (Herrera-Silveira, 1994). La ría presenta tres cuencas: Ría Lagartos, Las Coloradas y El Cuyo, ubicándose entre las cuencas dos estrechos naturales: El Puente y Angostura, los cuales son responsables de estabilizar la circulación del agua de mar al disminuir el efecto de las mareas (CONANP, 2007). La temperatura media anual es de 26°C, con una oscilación térmica de 4,2°C; registra una alta evaporación (>1 200 mm año⁻¹) (CNA, 2006; CONANP, 2007), y

la precipitación varía entre 500-1 000 mm presentando un gradiente norte-sur, siendo abril el mes más seco y septiembre el más lluvioso.

COLONIAS DE ANIDACIÓN Y PARÁMETROS REPRODUCTIVOS: Durante 1999-2016 se evaluó la frecuencia de selección de nueve sitios de anidación del Flamenco del Caribe en la RBRL (Fig. 1), el número de parejas reproductoras y su productividad. Además, desde 2009 se registraron las fechas de establecimiento de las colonias.

Con respecto a la cronología reproductiva del Flamenco del Caribe, es similar a la referida para el flamenco común, considerados conoespecíficos por algunos autores (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2010). La cronología reproductiva del flamenco común fue tomada como referencia ante la ausencia de estudios que describan la del Flamenco del Caribe. La cronología reproductiva consta de las siguientes etapas: formación de parejas y cortejo, construcción del nido, puesta de huevos, incubación y cuidado de las crías (Johnson y Cézilly, 2007).

El número de parejas reproductoras de las colonias del Flamenco del Caribe fue estimado de acuerdo al método propuesto por Johnson y Cézilly (2007), el cual consistió en la toma de fotografías aéreas en el momento en el que la colonia presenta el mayor número de reproductores durante la incubación. El número de parejas reproductoras se calculó utilizando una cuadrícula que se superpuso a las fotografías para contar el número de aves por cuadrante. Se definió la productividad como la proporción encontrada entre el número de pollos emplumados (80-90 días de vida) y el número de parejas reproductoras en la colonia. El número de pollos emplumados se estimó mediante el análisis de fotografías aéreas de la guardería al mes de eclosión de las crías. La referencia considerada para definir el momento de establecimiento de la colonia fue la fecha en la cual se observó la puesta del primer huevo.

VARIABLES CLIMÁTICAS: Los valores mensuales de precipitación y evaporación correspondientes al período 1998-2016 fueron recabados a partir de los registros de cinco estaciones meteorológicas de la Comisión Nacional del Agua, las cuales fueron seleccionadas por su cercanía espacial a los sitios de anidación (Fig. 1). Con estos datos se llevó a cabo un análisis de interpolación (ponderación de distancia inversa) en un sistema de información geográfica para generar una superficie regional de precipitación y evaporación. Lo anterior con la finalidad de determinar los valores específicos de las variables para cada sitio

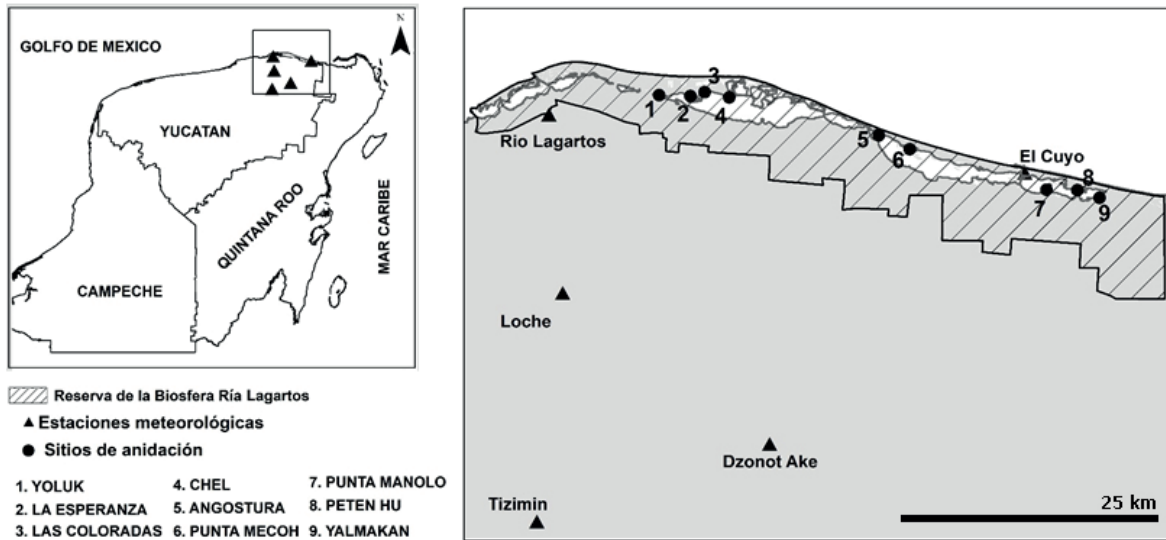


FIGURA 1. Ubicación de los sitios de anidación (puntos negros) del Flamenco del Caribe durante el período 1999-2016 en la Reserva de la Biosfera de Ría Lagartos y distribución de las cinco estaciones meteorológicas (triángulos negros), cuyos datos fueron utilizados en el presente estudio.

FIGURE 1. Location of the nesting sites (black dots) of the Caribbean Flamingo monitored from 1999–2016 at the Ría Lagartos Biosphere Reserve and distribution of the five meteorological stations (black triangles) whose data was used in this study.

de anidación. Posteriormente, para cada año del ciclo 1998-2016 y por cada sitio de anidación, se calculó la precipitación y evaporación acumuladas correspondientes a los siguientes períodos: invernal, reproductivo y anual. Estos períodos fueron definidos con base en la estacionalidad regional y la cronología reproductiva del Flamenco del Caribe. El período invernal (noviembre-febrero) se definió por la presencia de frentes fríos y el inicio de la conducta de cortejo; el período reproductivo (abril-julio) por el establecimiento de la colonia de anidación en la estación seca y el inicio de la estación lluviosa, y finalmente se definió el período anual (junio-marzo) por el lapso que abarca desde el final de la temporada reproductiva previa hasta el inicio de la siguiente temporada reproductiva.

Con base en los datos climáticos y para evaluar las diferencias entre los sitios de anidación, se organizaron los sitios en un espacio bidimensional con un análisis de componentes principales (ACP). Con el objeto de analizar la asociación entre la precipitación y la evaporación con los parámetros reproductivos (número de parejas reproductoras y la productividad), se aplicó el coeficiente de correlación de Pearson, verificando previamente la ausencia de desviaciones de la normalidad con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Para analizar la relación existente entre las variables climáticas y

los parámetros reproductivos, se realizó la prueba de Mantel de la matriz euclidiana de distancias entre sitios (10 000 aleatorizaciones para generar el modelo nulo). El análisis se desarrolló utilizando el complemento PopTool v3.2 para MSEXcel (Hood, 2010). La prueba de Mantel utiliza un enfoque de aleatorización para obtener la distribución de los coeficientes de regresión entre dos matrices de distancia bajo un modelo nulo. Es una prueba poderosa para detectar relaciones, pero no evalúa la contribución de cada variable, por lo que también se realizó un análisis de regresión múltiple con la precipitación y evaporación acumuladas para los tres períodos definidos.

Finalmente, ya que ambos métodos de análisis previos para evaluar las relaciones entre el clima y los parámetros reproductivos de los flamencos no son sensibles a las relaciones no lineales y pueden presentar baja potencia estadística, para evaluar la capacidad predictiva de las variables climáticas en la selección de los sitios de anidación se aplicó un perceptrón multicapa (PMC) (Lek, *et al.*, 1996) para datos seriales temporales. Este es un tipo de red neuronal artificial (RNA) ampliamente utilizado para modelar comportamientos y patrones complejos, que no hace asunciones sobre la naturaleza de los datos y diversos estudios han demostrado que puede brindar mejores resulta-

dos que otros modelos estadísticos (Zhou *et al.*, 1996; Pijanowski *et al.*, 2002; Mas *et al.*, 2004). El modelo PMC está conformado por neuronas (grupo de tres ecuaciones relacionadas: ecuación de entrada, ecuación de activación y ecuación de transmisión) constituidas en tres capas paralelas interconectadas (Fig. 2). La primera capa (entrada), contiene el mismo número de neuronas que las variables de entrada y recibe los valores originales de cada variable; recalcula los valores y los transmite mediante conexiones ponderadas a las celdas de la capa intermedia (ocultas), dentro de las cuales se realiza el mismo proceso y a su vez, se conectan transmitiendo sus resultados cuantitativos a las neuronas de la capa de salida. Este sistema de ecuaciones y las conexiones ponderadas entre las mismas da inicio con valores nulos en todos sus coeficientes que posteriormente se optimizan mediante un proceso heurístico conocido como la formación de la red neuronal. Las ecuaciones en las neuronas, sus coeficientes y los pesos de conexión varían continuamente para minimizar el error de estimación final. Las redes neuronales son potentes y exigentes con respecto a la cantidad de cálculos, pero no dependen de las distribuciones de probabilidad prefijadas o del cálculo de los valores de probabilidad.

Los valores correspondientes a la precipitación y la evaporación fueron utilizados como variables de entrada (capa de entrada) para los períodos estudiados. La capa de salida (variables dependientes) estuvo compuesta por los pronósticos de selección de cada sitio: seleccionado y no seleccionado. Las ecuaciones probadas para las funciones de activación en las neuronas fueron logísticas, de identidad, tangentes, exponenciales y sinusoidales. Se utilizó una disminución de peso entre 0,0001 y 0,001 tanto en la capa oculta como en la de salida. Se empleó el algoritmo de búsqueda heurística automatizado del programa *Statistic v8.0* (Statsoft Inc., 2007) para entrenar 40 redes e identificar y retener solo el PMC más eficiente en términos de un error general bajo (en entrenamiento y validación). De los datos originales, el 20% fue utilizado para la validación de la red y el resto para el entrenamiento. El rendimiento general fue evaluado por el área bajo la curva ROC.

DISTURBIO: La vigilancia y observación de las colonias reproductoras del Flamenco del Caribe en la RBRL forman parte de las acciones llevadas a cabo por el programa integral de conservación del Flamenco del Caribe, siendo uno de sus objetivos el registrar la presencia de factores potenciales de disturbio en cada sitio de anidación (Migoya

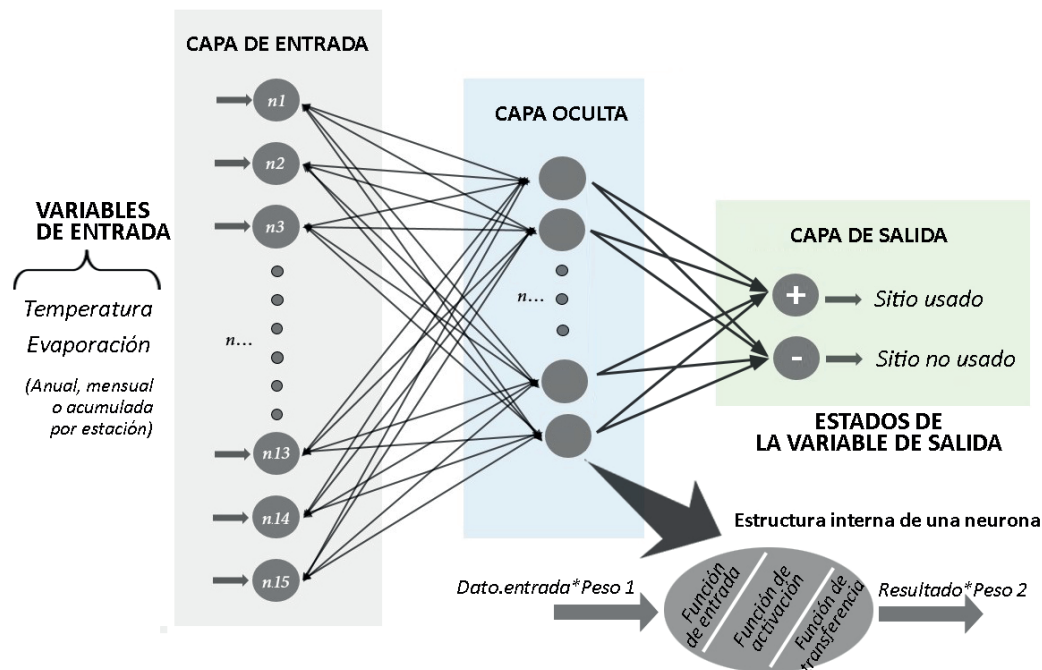


FIGURA 2. Representación del perceptrón multicapa (PMC) utilizado para predecir la selección de los sitios de anidación del Flamenco del Caribe en la Reserva de la Biosfera de Ría Lagartos, a partir de las variables climáticas locales.

FIGURE 2. Representation of the multi-layer perceptron (MLP) trained to predict the use of nesting sites of the Caribbean Flamingo at the Ría Lagartos Biosphere Reserve from local climatic variables.

y Tabasco, 2010). De acuerdo a Pickett y White (1985), se considera factor de disturbio a cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que trastorna la estructura de una población, comunidad o ecosistema y cambia los recursos, la disponibilidad de sustrato o el ambiente físico.

Se caracterizaron las clases de disturbio de acuerdo con el nivel de impacto en la biología de los flamencos anidantes, tomando a la productividad colonial como el parámetro reproductivo a medir. Se registraron los factores causales de disturbio y se definieron los siguientes niveles de disturbio (Tabla 1): (1) sin disturbio aparente, donde la productividad colonial resultante fue $\geq 90\%$ y sin ningún factor de disturbio identificado; (2) disturbio leve, donde la productividad colonial resultante fue $\geq 90\%$ con un factor de disturbio identificado; (3) disturbio moderado,

donde la productividad colonial resultante fue $< 90\%$ y $\geq 50\%$ con un factor de disturbio identificado, y (4) disturbio severo, donde la productividad colonial resultante fue $< 50\%$ con factor de disturbio identificado. También: presencia humana (tránsito de personas o actividad pesquera); inundación y presencia de depredadores tales como mapache (*Procyon lotor*), jaguar (*Panthera onca*) y perro doméstico (*Canis lupus familiaris*).

RESULTADOS

Durante el período 1999-2016, el Flamenco del Caribe anidó en nueve sitios de la RBRL (Tabla 1). El tamaño de las colonias osciló entre 80 y 25 000 parejas reproductoras, ubicándose las más grandes en los sitios de Angostura y Punta Mecoh; siendo estas dos los principales sitios de reproducción en

Tabla 1. Características de los sitios de anidación del Flamenco del Caribe (*Phoenicopterus ruber*) en la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, Yucatán, México.

Table 1. Features of the nesting sites of the Caribbean Flamingo (*Phoenicopterus ruber*) at the Ría Lagartos Biosphere Reserve, Yucatán, Mexico.

Sitio	Año	Número de parejas	Productividad (%)	Disturbios registrados	
				Tipo	Magnitud
Yalmakán	1999	5 200	80,8	Inundación	moderado
	2004	7 823	94,6	Inundación	leve
Angostura	2012	13 500	92		nulo
	2013	20 000	82	Presencia humana	moderado
	2014	25 000	80	Presencia humana	moderado
	2016	15 000	80	Presencia humana	moderado
Punta Mecoh	2001	8 735	2,3	Inundación	severo
	2002	8 500	0	Inundación	severo
	2004	5 642	94,6	Inundación	leve
	2005	10 836	93,8	Inundación	leve
	2006	12 000	0	Inundación	severo
	2007	10 000	1,2	Inundación	severo
	2011	11 000	91		nulo
	2015	16 500	11	Inundación	severo
La Esperanza	2009	7 800	64	Presencia humana	moderado
	2010	3 000	90	Depredación (1)	leve
Petén Hú	2000	5 580	50,8	Depredación (2)	moderado
	2003	4 726	91,2	Inundación	leve
Punta Manolo	2006	1 500	0,1	Inundación	severo
	2007	2 800	0	Inundación	severo
				Depredación (3)	
	2014	3 000	66	Inundación	moderado
Yoluk	2010	2 000	0	Depredación (2)	severo
Las Coloradas	2007	86	93	Presencia humana	leve
Chel	2012	80	75	Presencia humana	moderado

la RBRL. Las inundaciones fueron la principal causa de disturbio severo en los sitios de anidación de la RBRL (87,5 %) y la presencia humana representó la principal causa de disturbio moderado (62,5 %).

Con respecto a los dos principales sitios de reproducción, la productividad de Angostura fue ≥ 80 %, siendo la actividad humana la principal fuente de disturbio, y en Punta Mecoh, la productividad fluctuó entre 0% y 94%, generalmente como consecuencia del disturbio severo resultante de las frecuentes inundaciones. Estos sitios se caracterizan por presentar las siguientes características del macro-hábitat que influyen en su productividad: Angostura no es susceptible a las inundaciones, pero sí es vulnerable a las perturbaciones humanas porque su borde norte se encuentra cercano a un camino de terracería y porque la profundidad del agua es somera. Aunado a lo anterior, el borde sur del islote colinda con un área de pesca con actividad frecuente.

Con respecto a las características físicas del macro-hábitat de los sitios de anidación, se tiene que el islote de Angostura mide aproximadamente 14,3 ha, presentó escasa vegetación de duna costera a nivel de las orillas norte y este, así como un bajo grado de erosión en sus bordes. En contraste, el sitio de Punta Mecoh es un islote de aproximadamente 0,5 ha, con presencia de vegetación característica de duna costera en la mayor parte de la isla y con un elevado proceso de erosión en sus bordes. El islote de Yalmakán mide aproximadamente 1 ha y se caracteriza por presentar vegetación de duna. En Petén Hú, la vegetación predominante es el mangle rojo y su extensión es de 1 ha aproximadamente. Punta Manolo es un islote bajo y angosto con un área $< 0,5$ ha, sujeto a inundaciones fluctuantes de acuerdo a las variaciones diarias de la columna de agua. Yoluk mide aproximadamente 0,5 ha y presenta vegetación de duna. La Esperanza, Las Coloradas y Chel son sitios de anidación artificiales al tratarse de charcas salineras cuya profundidad se encuentra regulada por la actividad humana; en estos sitios las colonias anidantes se limitaron a establecerse en los bordes de las mismas.

Punta Mecoh, en particular, se caracterizó por su alta susceptibilidad a las inundaciones, lo cual ejerce un efecto negativo sobre la productividad. Sin embargo, este fue el islote con mayor frecuencia de ocupación (Tabla 1), lo cual puede estar asociado al alto grado de erosión de sus bordes, un efecto secundario del proceso de formación de los nidos, descrito en la literatura. La depredación na-

tural afectó a las colonias de La Esperanza, Petén Hú, Punta Manolo y Yoluk, con intensidades entre leve y severas, y fueron producidas por individuos de mapaches (*Procyon lotor*), pumas (*Panthera onca*) y perros ferales (*Canis lupus familiaris*).

Con respecto a la fecha promedio de establecimiento de las colonias reproductoras entre 2009 y 2016, se encontró que esta fue el 4 de mayo, con una ventana de llegada que se extendió desde la segunda quincena de abril hasta la primera quincena de mayo (Fig. 3).

El ACP fue capaz de incluir el 77 % de la varianza en los dos primeros componentes (Fig. 4). La ordenación reveló una superposición completa entre los sitios de anidación seleccionados y los no seleccionados, lo cual sugiere una similitud general en sus condiciones climáticas. La precipitación y evaporación de los períodos reproductivos y anuales presentaron los mayores pesos en los primeros dos componentes.

La correlación entre las variables climáticas y los parámetros reproductivos reveló una correlación negativa significativa entre la evaporación del período invernal y anual y el número de parejas reproductoras (Tabla 2). No se encontró una correlación significativa entre el número de parejas reproductoras y su productividad (Mantel, $r = 0,13$, $GL = 24$, $p = 0,55$). El resultado de la prueba de Mantel entre los valores de precipitación y los parámetros reproductivos fue muy débil en ambos casos ($r = 0,09$ y $r = 0,08$).

El análisis de regresión múltiple (Tabla 3) reveló que, en general, las variables climáticas estudiadas pueden explicar hasta el 38 % de la variación

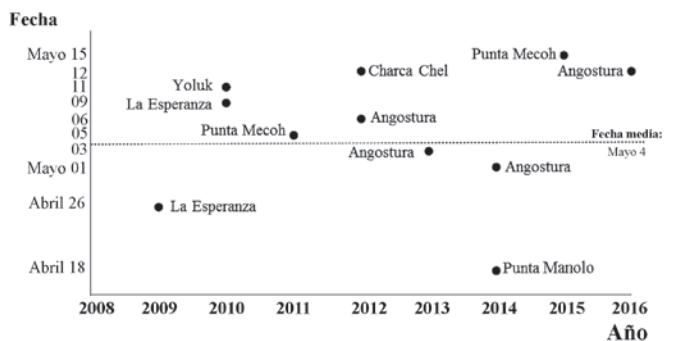


FIGURA 3. Variación en la fecha de establecimiento de las colonias reproductoras del Flamenco del Caribe durante el período 2009-2016 en la Reserva de la Biosfera de Ría Lagartos.

FIGURE 3. Variation in the date of establishment of the Caribbean Flamingo nesting colonies from 2009 to 2016 at the Ría Lagartos Biosphere Reserve.

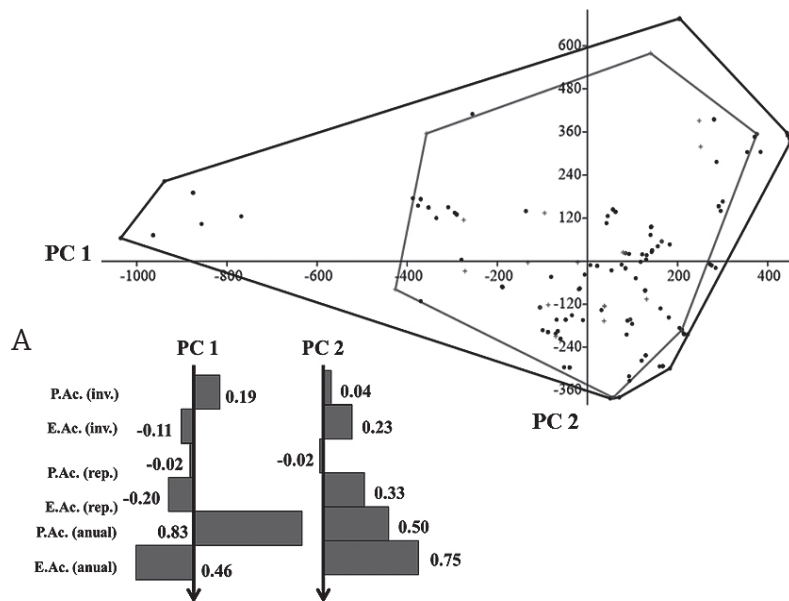


FIGURA 4. Diagrama de ordenación del análisis de componentes principales en el cual se observa la distribución de los sitios de anidación seleccionados (círculos abiertos, línea punteada) y no seleccionados (puntos negros, línea continua) por el Flamenco del Caribe en función de los datos de precipitación y evaporación registrados durante el período 1999-2016. Los dos primeros componentes acumulan el 77% de la varianza. Se muestra el peso de las variables climáticas en los dos primeros componentes (A).

FIGURE 4. Principal component analysis ordination diagram showing the distribution of used (open circles, dotted line) and not used (black points, solid line) nesting sites of the Caribbean Flamingo based on their precipitation and evaporation data in the period 1999-2016. The two first components accounts for 77% of accumulated explained variance. Loadings of climatic variables in the two first components are shown (A).

observada en el número de parejas reproductoras en una colonia de anidación en un año determinado. Los resultados correspondientes a la productividad no presentaron asociación significativa. La evaporación del período anual presentó un mayor poder explicativo, pero la precipitación del período invernal también puede considerarse relevante, incluso sin una significación estadística debido a su mayor coeficiente de correlación parcial.

El PMC predictivo más eficiente consistió de ocho neuronas en la capa oculta, las cuales recibían información de las 31 neuronas de entrada. Esta

red presentó un 87,9 % de clasificación correcta en los sitios de anidación; sin embargo, cuando se confrontaron con los datos de validación, su eficiencia se redujo al 82,7 %. El algoritmo de entrenamiento utilizado por la red fue el BFGS11 y la función de error seleccionada fue la entropía cruzada ya que ésta resultó ser más eficiente. Las funciones de activación de la capa oculta y de salida fueron logísticas y softmax respectivamente. La matriz de confusión arrojó como resultado un 98 % de clasificación correcta, para los sitios de anidación no seleccionados, y un 26 % para los selec-

Tabla 2. Relación entre la precipitación y evaporación y los parámetros reproductivos del Flamenco del Caribe en la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos

Table 2. Relationship between precipitation and evaporation and the reproductive parameters of the Caribbean Flamingo at the Ría Lagartos Biosphere Reserve.

Periodo	Variable	Número de parejas	Productividad
Invernal	Precipitación	-0,18, p= 0,39	0,05, p= 0,79
	Evaporación	-0,52, p= 0,009*	-0,19, p= 0,37
Reproductivo	Precipitación	-0,14, p= 0,49	-0,11, p= 0,59
	Evaporación	-0,16, p= 0,45	-0,03, p= 0,87
Anual	Precipitación	-0,1, p= 0,39	-0,02, p= 0,91
	Evaporación	-0,61, p= 0,013*	0,01, p= 0,95

TABLA 3. Análisis de regresión múltiple del número de parejas reproductoras de flamencos en función de la precipitación y evaporación en colonias de Yucatán, México.
TABLE 3. Multiple regression analysis of the number of flamingoes reproductive pairs as a function of precipitation and evaporation in Yucatan colonies, Mexico.

	Beta	ES	B	ES	t (18)	p
Intercepto			93 646,90	19 081,62	4,90	<0,001
Precipitación del período invernal	-0,29	0,16	-34,05	18,75	-1,81	0,084
Evaporación del período invernal	0,007	0,25	1,30	47,32	0,027	0,97
Precipitación del período reproductivo	0,02	0,18	2,84	23,97	0,11	0,90
Evaporación del período reproductivo	0,07	0,18	6,67	17,36	0,38	0,70
Precipitación del período anual	-0,13	0,16	-7,50	8,69	-0,863	0,39
Evaporación del período anual	-0,71	0,24	-55,35	19,26	-2,874	0,009*
	r^2 múltiple		0,72		F(5,18)= 3,65	
	r^2 múltiple		0,52		p = 0,013*	
	r^2 ajustado		0,37			

cionados (Fig. 5). Al tratarse de un clasificador no lineal de una variable de estado binario (uso - no uso), el rendimiento de la red neuronal medido por el AUC fue del 81,2 % y su umbral fue del 88,4 %.

DISCUSIÓN

Con respecto a los nueve sitios de anidación registrados en la RBRL, se encontró que esta especie es capaz de seleccionar hasta tres sitios en una misma temporada reproductiva; sin embargo, la mayoría son ocupados esporádicamente con excepción de Punta Mecoh y Angostura (Migoya y Tabasco,

2010; Gálvez-Aguilera *et al.*, 2016), los cuales se caracterizan por albergar las colonias reproductoras con mayor número de parejas. La presencia de colonias satélite en una misma temporada reproductiva sugiere la existencia de una estructura metapoblacional a nivel local. Denis (2001) reportó la existencia de una dinámica metapoblacional en los sitios de anidación de garzas en Biramas, Cuba.

Es bien conocido que las aves coloniales presentan preferencia por los sitios de reproducción protegidos del disturbio humano y de los depredadores (Fasola y Alieri 1992; Perennou *et al.*, 1996). Por ello, la intensidad de depredación puede con-

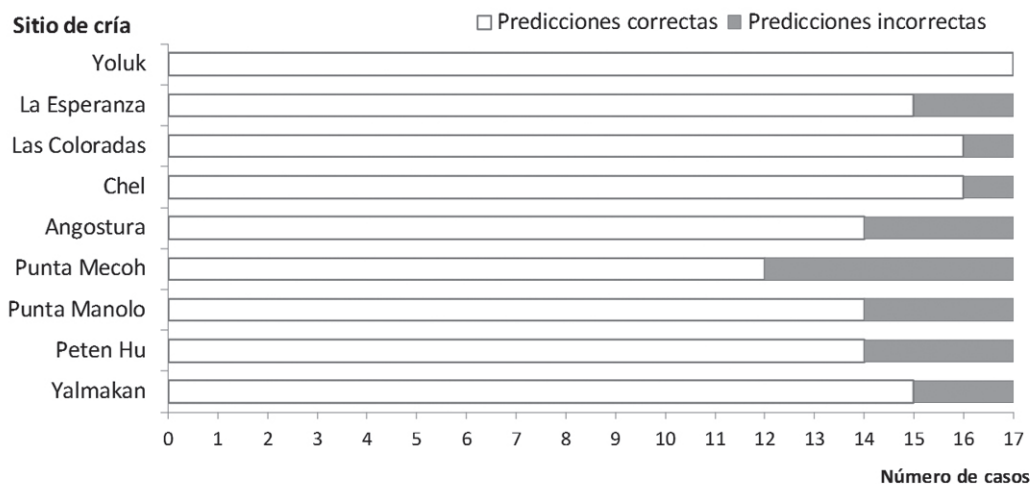


FIGURA 5. Resultados de la red neural de tipo perceptrón multicapa (PMC) que indica la proporción de predicciones correctas (blanco) e incorrectas (gris) de los sitios de anidación seleccionados por el Flamenco del Caribe, con base en las variables climáticas del período 1999-2016 en la Reserva de la Biósfera de Ría Lagartos.

FIGURE 5. Proportion of correct (white) and incorrect (grey) predictions of use of nesting sites by the Caribbean Flamingo through the multi-layer perceptron neural network (MLP) based on their climatic variables from 1999 to 2016 at the Ría Lagartos Biosphere Reserve.

siderarse un indicador de calidad de los hábitats de cría y potencialmente pueden relacionarse a los abandonos o cambios de sitios de anidación. Lo mismo sucede con eventos geofísicos como las inundaciones o la degradación del microhábitat, como sucede con la erosión de los suelos que se apreció en Punta Mecoh. Rendón y Jhonson (1996) hacen referencia a este proceso gradual de erosión e incluso mencionan que este fenómeno se puede observar desde el segundo año de uso de los sitios de anidación de los flamencos, ya que las cavidades formadas por la extracción del sustrato para la construcción de los nidos facilitan el flujo progresivo del agua circundante y el arrastre del sustrato. Otros estudios también han hecho referencia a la destrucción que ejercen otras especies coloniales en sus áreas de anidación, como la Gaviota Argénteo (*Larus argentatus*) (Sobey y Kenworthy, 1979) y las garzas (Dusi y Dusí, 1987). Aunado a lo anterior, el desplazamiento gradual de los sedimentos por el constante flujo de agua (proceso agravado por el impacto de huracanes, los más recientes Isidoro en 2002 y Wilma en 2005) y el incremento del área ocupada por la vegetación de duna han forzado a las colonias de flamencos de esta zona estudiada a establecerse en los bordes bajos de Punta Mecoh, haciéndolas aún más vulnerables a las inundaciones que se presentan al inicio de la temporada de lluvias (Migoya y Tabasco, 2010; Gálvez-Aguilera y Guerrero-González, 2015).

A pesar de ser un sitio con alta frecuencia de inundaciones y disturbios, y con baja productividad histórica, el sitio de Punta Mecoh ha continuado siendo uno de los sitios más seleccionados para anidar. Esto puede considerarse incongruente dado que se conoce en la literatura que las especies de aves coloniales tienden a evitar los sitios con características negativas, pero el hecho de que presente la más alta frecuencia de selección y a la vez cuente con una de las productividades promedio más bajas en la RBRL, puede ser explicado por dos hipótesis. La primera es que al parecer, la selección del sitio de anidación tiene como objetivo principal el ocupar un área cuyas características del macro-hábitat ostenten un mínimo potencial de disturbio para anidar. Al respecto, Johnson (1983) y Cézilly *et al.* (1995) refieren que el disturbio humano es una de las variables limitantes para el establecimiento de las colonias del flamenco común. La segunda explicación sería la existencia de una trampa ecológica. Se presenta una trampa ecológica cuando las señales ambientales

son interpretadas erróneamente y conducen a la selección de hábitats de baja calidad (Donovan y Thompson, 2001; Battin, 2004). En Punta Mecoh, los flamencos podrían estar percibiendo la existencia de un sitio apropiado para anidar (libre de disturbio al establecerse la colonia), pero sujetos a la influencia de factores ambientales adversos posteriores, tales como la alta tasa de inundaciones que provocan disturbios severos y en consecuencia la baja productividad de las colonias.

En este estudio se encontró una asociación negativa entre la evaporación registrada para los períodos invernal y anual y el número de parejas reproductoras. Es relevante destacar que la tasa de evaporación en la RBRL supera la tasa de precipitación y las descargas de agua dulce (Herrera-Silveira, 2006). Al respecto se ha sugerido que la precipitación correspondiente al período invernal, antes del inicio de la temporada reproductiva, es la responsable de proporcionar al sustrato la humedad necesaria para ser moldeado y dar lugar a la construcción de los nidos (Gálvez-Aguilera y Guerrero-González, 2015). Por otra parte, Frederick y Loftus (1993) mencionan que las precipitaciones acumuladas pueden influir en las condiciones del sustrato y la disponibilidad de los sitios de alimentación. De esta manera, un exceso de evaporación influiría en la disminución de la humedad relativa del sustrato, limitando la construcción de los nidos y, en consecuencia, en el número de parejas reproductoras. Sin embargo, este proceso ocurre en una escala temporal menor a la evaluada en el presente estudio (días o semanas) y otras variables, como el tamaño del sitio de anidación, también pueden influir en el número de parejas anidantes.

Las aves acuáticas coloniales hacen seguimiento de la disponibilidad de recursos tróficos; por ejemplo, los asociados a los cambios en los niveles del agua. Se ha sugerido que muchas especies perciben variaciones climáticas que dan lugar al inicio de los eventos reproductivos y que la temporada reproductiva se encuentra sincronizada con el clima, de manera que el período de crecimiento de las crías pueda coincidir con una mayor disponibilidad de alimento (Kushlan *et al.*, 1975; Maddock, 1986b; Kushlan y Hafner, 2000).

La prueba de Mantel mostró relaciones débiles entre las variables climáticas y los parámetros reproductivos. La regresión múltiple corroboró los hallazgos del análisis de correlación con un coeficiente de determinación global del 52 %; siendo estadísticamente significativa la contribución de

la evaporación del período anual sobre el número de parejas reproductoras. El efecto ecológico de la evaporación puede ser indirecto, a través de su relación con la temperatura, pero también podría influir en las variaciones del nivel del agua (Tijerina, 1999). La relación presente entre la tasa de evaporación y la reproducción de los flamencos fue mencionada por Bechet *et al.* (2009), quienes refirieron el abandono de una colonia de anidación del flamenco común en Francia al presentarse altas tasas de evaporación que contribuyeron a la disminución de la columna de agua. Quing-Ming *et al.* (2014) también enfatizaron la influencia de este factor en la incubación exitosa de la grulla blanca (*Grus vipio*). La alta variación entre años y entre los sitios de anidación en el número de parejas reproductoras y la productividad del flamenco común reportado por Jhonson (1983) también sugiere una complejidad para detectar estimadores ecológicos directos para estos parámetros reproductivos.

En el presente estudio no se encontró una relación significativa entre el número de parejas reproductoras y su productividad, a pesar de que esta interacción es relevante al intentar explicarse la evolución de la reproducción en las aves coloniales (Forbes 1989). En estudios llevados a cabo con el flamenco chileno y otras aves, tampoco fue posible determinar una relación significativa entre estas variables (Gwinner, 1996; Johnson y Cézilly, 2007; Bechet y Jhonson, 2008; Bucher y Curto, 2012).

Con respecto a la influencia de las variables ambientales en la selección del sitio de anidación del Flamenco del Caribe, se puede observar que las hipótesis que buscan explicar este proceso en las aves coloniales tienen como supuesto el que éstas son capaces de predecir la calidad de los sitios en cada temporada reproductiva. Sin embargo, los indicadores ambientales de los cuales se hace uso para realizar esta predicción no son del todo claros. Los rasgos característicos de las historias de vida de los flamencos (alta tasa de supervivencia, alta ausencia de fidelidad de las parejas entre períodos reproductivos y alta capacidad de dispersión) podrían haber evolucionado como respuesta a la variabilidad de las condiciones prevalentes en sus hábitats. Diversos autores refieren que los flamencos son capaces de identificar ventajas selectivas en sitios donde las condiciones ambientales no son siempre óptimas (Cézilly *et al.*, 1995; Bal-kiñz, 2006; Béchet, 2009; Harrison *et al.*, 2010).

Los análisis de la relación entre las condiciones ambientales y la frecuencia de uso de los sitios

de anidación, como el desarrollado en el presente estudio, permiten aportar a la explicación de los patrones de selección del sitio de cría. El ACP sugirió la ausencia de diferencias significativas en las condiciones climáticas estudiadas entre los sitios de anidación seleccionados y no seleccionados. Esta similitud en las condiciones climáticas de los sitios sugiere que podría no tratarse de las principales variables utilizadas por la especie en el proceso de selección de los sitios de anidación.

El PMC fue capaz de identificar correctamente la selección o no de los sitios en más del 80% de los casos; lo cual demuestra la relación funcional existente entre las variables climáticas y la selección del sitio. Punta Mecoh fue el sitio con la mayor proporción de errores de clasificación, probablemente a consecuencia del efecto de confusión que generan otras variables que interfieren en la relación clima-selección del sitio de anidación, como las perturbaciones, las cuales fueron más frecuentes en este lugar.

Es relevante recalcar que los humedales son sistemas dinámicos, por lo tanto, en el proceso de selección de los sitios de anidación podría incluir otras fuentes de información (Orians y Wittenberger, 1991). Los miembros de la familia Phoenicopteridae son especies con una conducta reproductiva nómada y oportunista, los cuales aparentemente establecen sus colonias en aquellos lugares que presenten las mejores condiciones de hábitat (McCulloch *et al.*, 2003; Childress *et al.*, 2004; Amat *et al.*, 2005; Johnson y Cézilly, 2007).

También es relevante tomar en consideración que la influencia de las variables ambientales en la selección de los sitios de anidación podría encontrarse distorsionada por el efecto de una filopatría potencial. El uso repetido de los mismos sitios para anidar en etapas consecutivas por el flamenco común da evidencia de este hecho (Jhonson, 1997; Amat *et al.*, 2005; Johnson y Cézilly, 2007). Sin embargo, es necesario comprobar la existencia de este proceso en las colonias de la RBRL. Se tiene conocimiento que otras especies de aves llevan a cabo la selección del sitio de anidación con base en la productividad presentada en temporadas anteriores (Hoover, 2003; Porneluzi, 2003).

La reducción en la columna de agua también ha sido identificada como un factor que condiciona la anidación del flamenco común en España (Rendón y Jhonson, 1996), al influir en la selección irregular de los sitios de anidación en el Mediterráneo (Matthiopoulos *et al.*, 2005; Bechet y

Jhonson, 2008). Sin embargo, la profundidad del agua también es dependiente de otros factores climáticos tales como la radiación solar y la velocidad del viento (Arengo, 1998), siendo capaces de influir en los procesos fisiológicos de las aves. Las altas tasas de evaporación en la RBRL al inicio del período reproductivo del Flamenco del Caribe, ejercen un efecto directo al reducir la altura de la columna de agua e influye de esta manera en la selección de los sitios de anidación (Herrera-Silveira, 2006; CNA, 2006; CONANP, 2007). Además, algunos de estos sitios presentan un manejo antrópico al tratarse de charcas salineras (La Esperanza, Las Coloradas y Chel), ante lo cual el nivel de la columna de agua podría no estar reflejando una relación directa con las variables climáticas.

Es probable que en el presente estudio el período de tiempo analizado no haya sido suficiente, dando como resultado una disminución en el poder de los análisis estadísticos. Al respecto, Hafner y Fasola (1997) refieren la importancia de contar con un mínimo de 25 años de monitoreo para el análisis de las relaciones existentes entre las variables climáticas y los parámetros reproductivos de las garzas, pero datos de secuencias temporales tan largas no son comunes.

De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, se puede inferir que la precipitación y la evaporación no determinan significativamente la selección de los sitios de anidación del Flamenco del Caribe, y solo se encuentran muy débilmente relacionadas con el número de parejas reproductoras y su productividad. La ausencia de una significancia estadística entre la precipitación en diferentes períodos y los parámetros reproductivos del Flamenco del Caribe no es una razón suficiente para desestimar su efecto. Johnson y Cézilly (2007) hacen referencia al hecho de que, a diferencia de los sitios de anidación ubicados en zonas áridas y semiáridas, los flamencos que habitan en ambientes costeros, donde la presencia de agua es constante, tienden a presentar una menor dependencia hacia la precipitación para el establecimiento de colonias, aunque podrían verse afectadas otras variables reproductivas tales como la cronología reproductiva o la productividad final.

Los resultados de este estudio no demuestran la dependencia de la selección del sitio de anidación, el número de parejas reproductoras o su productividad con los patrones de precipitación o evaporación. Estos hallazgos son consistentes con estudios previos, como los de Máñez *et al.* (2009)

realizados con el flamenco común en Guadalquivir, España, y el de Bucher y Curto (2012) llevados a cabo con el flamenco chileno en Mar Chiquita, Argentina. Sin embargo, se enfatiza la importancia de otras variables, tales como el disturbio, como uno de los principales factores que da lugar a la selección de los sitios de anidación. Por otra parte, controlando las causas de disturbio, principalmente por depredadores y la actividad humana, el efecto de los cambios climáticos globales en la reproducción de esta especie podría verse atenuado por su alta adaptabilidad para hacer uso de sitios alternos. Se ha sugerido para otras aves acuáticas que la disponibilidad de presas, la distribución de la población reproductora y la productividad podrían verse afectadas por el gradual incremento en el nivel del mar (Butler y Vennesland, 2000).

La restricción del Flamenco del Caribe a un limitado número de sitios de anidación en la RBRL representa un reto de conservación, ya que la especie es más susceptible a los efectos del disturbio local. Este hecho ha sido señalado como una desventaja en el caso de las aves con anidación colonial (Bancroft *et al.*, 1994). Bucher y Curto (2012) encontraron una relación significativa entre la disponibilidad de sitios de anidación (islotos) rodeados por agua y la productividad de las colonias del flamenco chileno (*P. chilensis*), ya que estas características del macro-hábitat diluyen el efecto del disturbio por parte de los depredadores terrestres.

La incertidumbre que persiste con relación a los determinantes ambientales empleados por el Flamenco del Caribe para seleccionar los sitios de anidación puede ser abordada en estudios futuros incluyendo el análisis de otras variables, tales como la temperatura, la altura de la columna de agua, la salinidad del agua, entre otras, a diferentes escalas espaciales. Sin embargo, es importante señalar que, con el objeto de promover la conservación de la especie en la Península de Yucatán, es relevante llevar a cabo la rehabilitación sistemática de Punta Mecoh en virtud de que continúa siendo el principal sitio de anidación en la RBRL, a pesar de su alto nivel de erosión; así como el control de las fuentes de disturbio, con especial énfasis en la actividad humana (actividades pesqueras y turísticas) en el sitio de Angostura.

AGRADECIMIENTOS. Los autores desean agradecer al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) de México por la beca escolar No. 382708/255061 otorgada al primer autor para

cursar el Doctorado en Ciencia en Ecología y desarrollo sustentable en El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), institución a la cual se agradece su apoyo en infraestructura. A Niños y Crías A.C. por el aporte de los datos referentes a los parámetros reproductivos y a las fuentes de disturbio de las colonias de anidación. A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y a la Dirección de la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos por las facilidades otorgadas para llevar a cabo el trabajo de campo. A la Comisión Nacional del Agua por el aporte de los valores climáticos solicitados. Se agradece además a José Luis Rangel-Salazar y a Miguel Ángel Martínez-Morales por las revisiones y sugerencias aportadas al manuscrito inicial.

REFERENCIAS

- Amat, J. A., M. A. Rendón, M. Rendón-Martos, A. Garrido y J. M. Ramírez. 2005. Ranging behaviour of greater flamingos during the breeding and post-breeding periods: linking connectivity to biological processes. *Biological Conservation* 125: 183–192.
- Arengo, F., y G. Baldassarre. 1995. Resource variability and conservation of american flamingos in coastal wetlands of Yucatán, México. *Journal of Wildlife Management* 63: 201–212.
- Arengo, F., y G. Baldassarre. 1998. Potencial food availability and flamingo use of commercial salt impoundments in the Ría Lagartos biosphere reserve. *Colonial Waterbirds* 1: 211–221.
- Baldassarre, G. A., y F. Arengo. 2000. A review of the ecology and conservation of Caribbean flamingos in Yucatan, Mexico. In *Waterbirds: The International Journal of Waterbirds Biology* 23 (Special Publication 1): 70–79.
- Balkiz, O. 2006. *Dynamique de la metapopulation de flamants roses en Méditerranée: implications pour la conservation*. [Unpublished] Ph. D. dissertation. University Montpellier II Sciences et techniques du Languedoc, France.
- Bancroft, G. T., A. M. Strong, R. J. Sawicki, W. Hoffman, y J. S. Dwell. 1994. Relationship among wading bird foraging patterns, colony locations and hydrology in the everglades. Pp. 615–658. En: *Everglades: the ecosystem and its restoration* (S. Davis y J. Ogden. Eds). St. Lucie Press, Delray Beach, Florida, USA.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18: 1482–1491.
- Bechet, A., y A. R. Johnson. 2008. Anthropogenic and environmental determinants of Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) breeding numbers and productivity in the Camargue (Rhône delta, southern France). *Ibis* 150: 69–79.
- Bechet, A., A. Arnaud, C. Germain, y A. Johnson. 2009. Greater flamingos stop breeding in the Camargue (southern France) in 2007, for the first time in 38 years; the beginning of a new era? In *Flamingo, Bulletin of the IUCN-SSC/Wetlands International, Flamingo Specialist Group* (Childress, B., Arengo, F., y Béchet, A., Editors) 1: 26–29.
- Block, W. M., y L. A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology: theory and applications. *Current Ornithology* 11: 35–91.
- Bucher, E. H., y E. Curto. 2012. Influence of long-term climatic changes on breeding of the Chilean Flamingo in Mar Chiquita, Córdoba, Argentina. *Limnology and aquatic birds* 697: 127–137.
- Butler, R. W., y R. G. Vennesland. 2000. Integrating Climate Change and Predation Risk with Wading Bird Conservation Research in North America. *Waterbirds* 23: 535–540.
- Cézilly, F., V. Boy, R. E. Green, G. J. M. Hirons, y A. R. Johnson. 1995. Interannual variation in Greater Flamingo breeding success in relation to water levels. *Ecology* 76: 20–26.
- Childress, B., D. Harper, W. Van den Bossche, P. Berthold, y U. Querner. 2004. Satellite tracking lesser flamingo movements in the Rift Valley, East Africa: pilot study report. *Ostrich: Journal of African Ornithology* 75: 57–65.
- Clark, R. G., y D. Shutler. 1999. Avian habitat selection: Pattern from process in nest-site use by ducks? *Ecology* 80: 272–287.
- CNA 2006. Jefatura de Proyecto de Aguas Superficiales. Subgerencia regional técnica, Gerencia Regional Península de Yucatán, Comisión Nacional del Agua, México.
- CONANP 2007. Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biósfera Ría Lagartos México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Tlalpan, México D.F.
- Dalley, K. L., P.D. Taylor, y D. Shutler. 2009. Success of migratory songbirds breeding in harvested boreal forests of northwestern Newfoundland. *The Condor* 11: 314–325.
- Denis, D. 2001. Dinámica metapoblacional en las colonias de garzas (Aves: Ardeidae) de la ciénaga de Biramas, Cuba. *Journal of Caribbean Ornithology* 16: 35–44.
- Donovan, T. M., y F. R. Thompson III. 2001. Modeling the ecological trap hypothesis: a habitat and demographic analysis for migrant songbirds. *Ecological Applications* 11: 871–882.
- Dusi, J. L., y R. D. Dusi. 1987. A thirty-four-year summary of the status of heron colony sites in the coastal plain of Alabama, USA. *Colonial Waterbirds* 10: 27–37.
- Elkins, N. 1983. *Weather and Bird Behaviour*. Soho square, London.

- Fasola, M., y R. Alieri. 1992. Conservation of heronry Ardeidae sites in North Italian agricultural landscapes. *Biological Conservation* 62: 219–228.
- Fasola, M., H. Hafner, Y. Kayser, R.E. Bennetts, y F. Cézilly. 2002. Individual dispersal among colonies of little egrets (*Egretta garzetta*). *Ibis* 144: 192–199.
- Forbes, L. S. 1989. Coloniality in Herons: Lack's predation hypothesis reconsidered. *Colonial Waterbirds* 12: 24–29.
- Frederick, P. C., y W. F. Loftus. 1993. Responses of marsh fishes and breeding wading birds to low temperatures: a possible behavioral link between predator and prey. *Estuaries* 16: 216–222.
- Fretwell, S. D., y H. L. Lucas. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distributions of birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16–36.
- Frias-Soler, R., E. Tindle, G. Espinoza Lopez, S. Blomberg, A. Studer-Thiersch, M. Wink, y R. W. Tindle. Genetic and phenotypic evidence supports evolutionary divergence of the American flamingo (*Phoenicopterus ruber*) population in the Galapagos islands. *Waterbirds: the International Journal of Waterbird Biology* 37: 349–468.
- Gálvez-Aguilera, X., y L. Guerrero-González. (Eds.) 2015. En riesgo la reproducción del flamenco en 2015. *Niños and Crías A.C.* [Inédito]. Informe Técnico.
- Gálvez-Aguilera, X., L. Guerrero, y R. Migoya. 2016. Evidencias físicas de la estructura metapoblacional en el Flamenco Caribeño (*Phoenicopterus ruber ruber*) a partir de avistamientos de individuos anillados. *Revista Cubana de Ciencias Biológicas* 4: 93–98.
- Gloutney, M. L., y R. G. Clark. 1997. Nest-site selection by mallards and Blue-winged Teal in relation to microclimate. *Auk* 114: 381–395.
- Gwinner, E. 1996. Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis* 138: 47–63.
- Hafner, H., y M. Fasola. 1997. Long-term monitoring and conservation of herons in France and Italy. *Colonial Waterbirds* 6: 298–305.
- Harrison, J. A., A. J. Williams, y M. MacIver. 2010. Breeding site selection by colonial waterbirds given various combinations of constructed or natural alternatives over a 10-year period. *Ostrich: Journal of African Ornithology* 81: 197–203.
- Herrera-Silveira, J. A. 1994. Spatial and temporal patterns in a tropical coastal lagoon with groundwater discharges. *Journal of Coastal Research* 10: 738–746.
- Herrera-Silveira, J. A. 2006. Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): Investigación, diagnóstico y manejo. *Ecotrópicos* 19: 94–108.
- Hilden, O. 1965. Habitat selection in birds: A review. *Annales Zoologici Fennici* 2 : 53–75.
- Hood, G. M. 2010. *PopTools* 3.2.3. Retrieved from <http://www.poptools.org>
- Hoover, J. P. 2003. Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the Prothonotary Warbler. *Ecology* 84: 416–430.
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Pp. 455–476. In *Habitat Selection in Birds* (M. L. Cody, Ed.). Academic Press, New York.
- Immelmann, K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. Pp. 341–389. In *Avian Biology* (D. S. Farner, and J. R. King, Eds). Academic Press, London.
- Javed, S., y S. Khan. 2003. Monitoring bird populations at Al Wathba Wetland Reserve. *TERC-ERWDA Internal Report*, Abu Dhabi, UAE.
- Johnson, A. R. 1983. Conservation of breeding flamingos in the Camargue (Southern France). *Species* 17: 33–34.
- Johnson, A. 1997. Long-term studies and conservation of Greater Flamingos in the Camargue and Mediterranean. *Colonial Waterbirds* 20: 306–315.
- Johnson, A., y F. Cézilly. 2007. *The Greater Flamingo*. T & A.D. Poyser, London.
- Jones, J. 2001. Habitat Selection Studies in Avian Ecology: A Critical Review. *The Auk* 118: 557–562.
- Kushlan, J. A., J. C. Odgen, y J. L. Tilmant. 1975. Relation of water level and fish availability to Wood Stork reproduction in the Southern Everglades, Florida. U. S. *Geological Survey Open File Report* 75–434.
- Kushlan, J. A., y H. Hafner. 2000. *Heron Conservation*. Academic Press 480.
- Lack, D. 1950. The breeding seasons of European birds. *Ibis* 92: 288–316.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. *Science* 163: 1185–1187.
- Lek, S., M. Delacoste, P. Baran, I. Dimopoulos, J. Lauga, y S. Aulancier. 1996. Application of neural networks to modelling non-linear relationships in ecology. *Ecological Modelling* 90: 39–52.
- Maddock, M. 1986. Seasonal climatic factors and egret breeding success. Pp. 265–271. En: *Proceedings International Symposium on Wetlands* (Gilligan, B., M. Maddock y K. McDonald, Eds.).
- Máñez, M., F. Ibáñez, H. Garrido, L. García, J. L. Arroyo, J. L. del Valle, A. Chico, y R. Rodríguez. 2009. The breeding of Greater Flamingos (*Phoenicopterus roseus*) in the Guadalquivir marshes from 1989 to 2007. In *Flamingo, Bulletin of the IUCN-SSC/Wetlands International, Flamingo Specialist Group* (Chil dress, B., F. Arengo y A. Béchet, Eds.) 1: 44–47.
- Mas, J. F., H. Puig, J. L. Palacio y A. S. López. 2004. Modelling deforestation using GIS and artificial neural networks. *Environmental Modelling and Software* 19: 461–471.
- Matthiopoulos, J., J. Hardwood, y L. Thomas. 2005. Metapopulation consequences of site fidelity for colonially breeding mammals and birds. *Journal of Animal Ecology* 74: 716–727.

- McCulloch, G., A. Aebischer y K. Irvine. 2003. Satellite tracking of flamingos in South Africa: the importance of small wetlands for management and conservation. *Oryx* 37: 480–483.
- Migoya–Von Bertrab, R., y M. Tabasco–Contreras. 2010. *Programa integral de conservación del flamenco*. Pp. 432–434. En: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán* (R. Durán y M. Méndez, Eds.). CICY, PPD– FMAM, CONABIO, SEDUMA.
- Ogden, J. C. 1994. A comparison of wading bird nesting colony dynamics (1931–1946 y 1974– 1989) as an indication of ecosystem conditions in the southern Everglades. Pp. 533–570. En: *Everglades: the ecosystem and its restoration* (S. Davis y J. C. Ogden, Eds.). St. Lucie Press, Del Ray Beach, Florida.
- Orians, G. H., y J. F. Wittenberger. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist* 137: S29–S49.
- Perennou, C., N. Sadoul, O. Pineau, A. Johnson, y H. Hafner. 1996. Management of nest sites for colonial waterbirds. *Conservation of Mediterranean Wetlands* 4: 1–114.
- Perrins, C. M., y T. R. Birkhead. 1983. *Avian Ecology*. Glasgow, Blackie, New York.
- Phillips, J. G., P. J. Butler, y P. J. Sharp. 1985. *Physiological Strategies in Avian Biology* (Tertiary Level Biology). Glasgow, Blackie, New York.
- Pickett, S.T.A., y P.S. White. (Eds.). 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press. U.S.A.
- Pijanowski, B. C., D. G. Brown, B.A. Shellito, y G. A. Manik. 2002. Using neural networks and GIS to forecast land use changes: A Land Transformation Model. *Computers, Environment and Urban Systems* 26: 553–575.
- Porneluzi, P. A. 2003. Prior breeding success affects return rates of territorial male Ovenbirds. *The Condor* 105: 73–79.
- Qing-ming, W., Z. Hong-Fei, y M. Jian-Zhang. 2014. Nest site selection of White-naped Crane (*Grus vipio*) at Zhalong National Nature Reserve, Heilongjiang, China. *Journal of Forestry Research* 25: 947–952.
- Ramos–Ordoñez, M. F., C. Rodríguez–Flores, C. Soberanes–González, y M. C. Arizmendi. 2010. American Flamingo (*Phoenicopterus ruber*). Disponible en http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=91591. Último acceso: 17 de septiembre de 2019
- Ranglack, G. S., R. A. Angus, y K. R. Marion. 1991. Physical and temporal factors influencing breeding success of Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*) in a West Alabama colony. *Colonial Waterbirds* 14: 140–149.
- Rendón–Martos, M., y A.R. Johnson. 1996. Management of nesting sites for Greater Flamingos. *Colonial Waterbirds* 19: 167–183.
- Samraoui, B., A. Ouldjaoui, M. Boulkhssaim, M. Houhamdi, M. Saheb, A. Béchet. 2006. The first recorded reproduction of the Greater Flamingo (*Phoenicopterus roseus*) in Algeria: behavioural and ecological aspects. *Ostrich* 77: 153–159.
- Sobey, D. G., y J. B. Kenworthy. 1979. The relationship between Herring Gulls and the vegetation of their breeding colonies. *Journal of Ecology* 67: 469–496
- StatSoft, Inc. 2007. *STATISTICA* (data analysis software system) 8.0. www.statsoft.com.
- Svardson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1: 157–17.
- Tijerina, L. 1999. Requerimientos hídricos de cultivos bajo sistemas de fertirrigación. *Terra* 17: 237–245.
- Tindle, R.W., A. Tupiza, S. P. Blomberg, y L. E. Tindle. 2014. The biology of an isolated population of the American Flamingo (*Phoenicopterus ruber*) in the Galapagos Islands. *Galapagos Research, Journal of Science and Conservation in the Galapagos Islands* 68: 15–27.
- Zhang M. H., y Y. K. Li. 2005. The temporal and spatial scales in animal habitat selection research. *Acta Theriological Sinica* 25: 395–401.
- Zhou, J., y D. Civco. 1996. Using genetic learning neural networks for spatial decision making in GIS. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 62: 1287– 1295.

Recibido: 6 de mayo de 2020/aceptado: 19 de junio 2020