



El Colegio de la Frontera Sur

**FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ÉXITO DE
ANIDACIÓN DE LA MATRACA YUCATECA
(*Campylorhynchus yucatanicus*: Aves; *Troglodytidae*) EN
LA RESERVA DE LA BIOSFERA RÍA CELESTÚN,
CAMPECHE, MÉXICO**

TESIS

**Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

por

Jesús Vargas Soriano

2008

AGRADECIMIENTOS

A los integrantes de mi comité tutelar: Dra. Griselda Escalona Segura, Dr. Javier Salgado Ortiz, M. en C. Jorge Correa Sandoval, Dr. Manuel Weber Rodríguez y Dra. Ligia Guadalupe Olgún Esparza. Muy especiales gracias al Dr. Javier Salgado Ortiz por sus consejos en mi formación tanto personal como profesional.

Al Colegio de la Frontera Sur Unidad Campeche por las facilidades otorgadas para la realización de los estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de los estudios de maestría.

A la Universidad Autónoma de Campeche, en particular al Mtra. Miriam Sahagún Arcila por el apoyo brindando para la realización de los estudios de maestría.

A mis compañeros de Posgrado: Sergio E. Padilla Paz, David N. Olvera Alarcón, Gustavo E. Mendoza Arroyo, Jorge L. Hernández Rodríguez, Cristina I. Chanatásig Vaca y Bartolo Naal Tamay. Gracias por su amistad y momentos agradables.

A Victor Nah Chín por su valioso apoyo en el trabajo de campo.

Al Biólogo Rodolfo Noriega Trejo, Biólogo Ricardo Góngora Chín y Rodolfo de Jesús Collí Díaz por su apoyo en la identificación de la especie de plantas.

Al personal de El Colegio de la Frontera Sur Unidad Campeche, en particular al Dr. Alejandro Morón y Dr. Manuel Weber Rodríguez.

Al Biólogo David Alonzo Parra director de la Estación de Campo de DUMAC, A.C. en Celestún, Yucatán por las facilidades brindadas para la realización del presente trabajo.

A la Dirección de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún por el permiso correspondiente para llevar a cabo el trabajo de campo en dicha Área Natural Protegida.

A doña Eneida y familia por brindarme su amistad y apoyo incondicional.

A Víctor Canul por su apoyo durante la estancia en la Estación de Campo de DUMAC. A.C.

A todas aquellas personas que de manera desinteresada colaboraron por poder llevar a buen termino el presente trabajo.

DEDICATORIA

A mi hija:

Andrea. La luz que ilumina mi camino

A mi esposa:

Karol. Por su apoyo incondicional

A mi madre:

Matilde Soriano Mendoza

A mi padre:

Héctor Vargas Aguilar

A mis hermanos:

Héctor, Alejandra y Karina

A mi cuñada y cuñados:

Dioni, Luis y Toño

A mis sobrinas y sobrinos:

Olga, Isabel, Sofía, Teto y Emiliano

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
OBJETIVO GENERAL.....	4
OBJETIVOS PARTICULARES.....	4
MÉTODOS.....	4
Área de estudio.....	4
Selección de los sitios de estudio.....	6
Búsqueda de nidos.....	8
Monitoreo de nidos.....	8
Cuidado parental.....	9
Caracterización del hábitat.....	9
Análisis de los datos.....	12
RESULTADOS.....	13
Fenología reproductiva.....	13
Cuidado parental.....	14
Éxito de anidación.....	14
Parasitismo de juveniles.....	14
Caracterización del hábitat.....	15
Tipos de vegetación y especies de árboles.....	15
Densidad del follaje.....	16
Cobertura del dosel y altura del nido.....	16
Orientación de la entrada de los nidos.....	16
DISCUSIÓN.....	17
Fenología reproductiva.....	18
Cuidado parental.....	22
Éxito de anidación y sobrevivencia diaria de los nidos.....	23
Características del hábitat.....	27
Tipos de vegetación y especies de árboles.....	27
Densidad del follaje.....	28
Cobertura del dosel y altura del nido.....	29
Orientación de la entrada de los nidos.....	31
CONCLUSIONES.....	33
LITERATURA CITADA.....	34
ANEXOS.....	41
ARTÍCULO.....	42
Breeding phenology and nesting success of the Yucatan Wren in the Yucatan Peninsula, México.....	42

RESUMEN

En el presente estudio se describió la fenología reproductiva y se estimó el éxito de anidación de la matraca yucateca (*Campylorhynchus yucatanicus*) en la Reserva de la Biosfera Ría Celestún en el estado de Campeche. La búsqueda y monitoreo de nidos y la caracterización del hábitat de anidación se llevó a cabo durante el período reproductivo de mayo a septiembre de 2007. Se encontraron 232 nidos, de los cuales 150 (64.7%) se ubicaron en matorral costero y 82 (35.3%) en manglar. Del total de nidos, 110 (47%) estuvieron activos con huevos o pollos y los 122 restantes (53%) fueron abandonados durante la construcción o destruidos por otros individuos de la misma especie. La causa principal de mortalidad de nidos fue la depredación, siendo el factor de fracaso de 59 (54%) de los 110 nidos activos, tanto en la etapa de huevos como de pollos. La tasa de sobrevivencia diaria de los nidos de acuerdo al estimador de Mayfield fue de 0.98. El éxito de anidación fue de 46% (51 del total de nidos activos), con al menos un pollo saliendo del nido.

El período de incubación duró en promedio 16 ± 1.0 días y el de empollamiento en promedio 16.5 ± 1.9 días. El número promedio de pollos que salieron de nidos con éxito fue de 2.5 ± 1.3 . El cuidado parental fue realizado por ambos padres, no obstante, en dos nidos se observaron tres individuos adultos alimentando a los pollos, por lo que hay evidencias de crianza cooperativa. Once especies de árboles fueron utilizados como sustrato para la construcción de los nidos, siendo *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo) la especie más utilizada. No se encontró asociación entre el éxito de anidación con respecto a la densidad del follaje, la cobertura del dosel y la altura del nido. La orientación de la entrada del nido no tuvo influencia significativa en el éxito de anidación, ya que los nidos exitosos y depredados se orientaron de manera aleatoria. Este estudio representa el primero en presentar información sobre la biología reproductiva de *Campylorhynchus yucatanicus*.

Palabras clave: matraca yucateca, *Campylorhynchus yucatanicus*, biología reproductiva, éxito reproductivo, Reserva de la Biosfera Ría Celestún.

INTRODUCCIÓN

Una proporción significativa del total de la diversidad de los vertebrados del planeta la integran las aves tropicales, sin embargo, la biología reproductiva de muchas especies aún es desconocida o ha sido poco estudiada y como resultado, el entendimiento de las causas y consecuencias de la variación en sus estrategias reproductivas es uno de los mayores retos en los estudios de su historia de vida (Skutch 1949, Martin 1987, 1988, Roff 1992, Martin 1996, 2004).

Dentro de los rasgos de historia de vida, la estimación de la productividad es en general el parámetro demográfico más importante para comprender las fluctuaciones numéricas de una población, tanto a nivel espacial como temporal (Donovan et al. 1995, Thompson 2001, Jehle et al. 2004, Nur et al. 2004, Powell y Knutson 2006). El estudio de la productividad en las aves se basa principalmente en tres variables: 1) éxito reproductivo (número de individuos que sobreviven y llegan a reproducirse en el siguiente ciclo de la especie), 2) éxito de anidación o sobrevivencia del nido (número de individuos de una camada o nidada determinada que sobreviven hasta el final del período reproductivo) y 3) porcentaje de nidos construidos por hembra por año (Ricklefs y Bloom 1977, Anders y Marshall 2005). La evaluación del éxito reproductivo provee información más detallada para examinar la dinámica poblacional; sin embargo, es un parámetro difícil de estudiar directamente debido a la dificultad de seguir a los individuos (principalmente juveniles) durante varios períodos reproductivos subsecuentes. Así, la productividad es un parámetro demográfico difícil de evaluar directamente, debido a las limitantes de determinar el destino final de los individuos tanto a nivel espacial como temporal una vez que se independizan de los padres y se dispersan a nuevas áreas (Ricklefs y Bloom 1977). Como alternativa, se ha sugerido estimar el éxito de anidación (definido como la proporción de nidos en los que por lo menos un polluelo sobrevive hasta el final del período de anidación), como indicador para evaluar la productividad e inferir los cambios poblacionales en comunidades avifaunísticas (Johnson y Shaffer 1990, Knadle et al. 2001, Jehle et al. 2004, Powell y Knutson 2006).

En muchos de los estudios, el interés no sólo radica en determinar el éxito de anidación por si solo, si no en determinar de que manera la calidad del hábitat,

entendida como la variación en la estructura de la vegetación, abundancia de depredadores o parásitos o inclusive las condiciones climáticas afectan al éxito de reproducción (Rodewald y Yahner 2001, Cavitt y Martin 2002, Hazler 2004, Martin et al. 2006), o bien por el interés de comparar por ejemplo la relación fuente-sumidero en el contexto de metapoblaciones (Donovan et al. 1995, Simons et al. 2000, Nur et al. 2004). Esta información es esencial no solo para entender más acerca de la historia de vida, sino también para proponer estrategias en el manejo del hábitat, particularmente de especies amenazadas, en peligro de extinción y/o endémicas (Peterson et al. 1993, Brockhaus y Oetmann 1996, Jehle et al. 2004).

La matraca yucateca (*Campylorhynchus yucatanicus*) es una especie endémica de la Península de Yucatán, cuya distribución se restringe a la línea de costa en la porción noroeste de la Península, en los estados de Campeche y Yucatán (Peterson y Chalif 1989, Howell y Webb 1995). La matraca yucateca habita exclusivamente en el matorral costero, un hábitat con poca extensión y que también es considerado como raro, restringiéndose igualmente a la línea costera antes mencionada (Flores y Espejel 1994). El matorral costero en la actualidad está siendo amenazado principalmente por el desarrollo de infraestructura hotelera y en menor medida por la colecta de leña y la tala (CONANP 2000).

Hasta la realización de este estudio, la información histórica publicada sobre la matraca yucateca se limitaba al trabajo realizado por Zimmerman (1957) en Sisal, Yucatán quien hizo una breve descripción de los nidos, enfocándose a estudiar el comportamiento de esta especie, sin aportar información relacionada con el éxito reproductivo, o sobre otros aspectos de su biología.

Debido a la limitada información biológica de la matraca yucateca, en este estudio, el interés principal fue describir los atributos de historia de vida de la especie (e. g. tamaño de nidada, duración de los periodos de incubación y empollamiento) y estimar el éxito de anidación.

OBJETIVO GENERAL

Describir la fenología reproductiva y el éxito de anidación de la matraca yucateca (*Campylorhynchus yucatanicus*: Aves; Troglodytidae) en la Reserva de la Biosfera Ría Celestún, Campeche, México.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Describir variables reproductivas tales como inicio de la reproducción, tamaño de nidada, duración de los períodos de incubación y empollamiento y cuidado parental.
2. Estimar el éxito de anidación con base al estimador de la tasa de sobrevivencia diaria de nidos de Mayfield.
3. Determinar el éxito de anidación con relación a diferentes variables de la estructura del hábitat.

MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se llevó a cabo en el sur de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún (RBRC), ubicada en la porción noroccidental de la Península de Yucatán, en una franja costera que comprende los límites de los estados de Campeche y Yucatán, entre los paralelos 20° 59' 33.72" de latitud norte y los meridianos 90° 31' 13.15" de longitud oeste (Fig. 1). El rango de altitud varía de los 0 a los 8 m.s.n.m. El clima predominante es tropical subhúmedo con lluvias en verano (AW), y la temperatura media anual es de 26 °C con precipitaciones medias anuales de 760 mm (CONANP 2000).

En la RBRC, la vegetación es compleja ya que incluye una mezcla de especies halófitas, de vegetación subacuática y de selva tropical caducifolia, con la influencia de la flora antillana y de la Península de Florida (Espejel 1984, Flores y Espejel 1994, CONANP 2000). Entre los varios tipos de vegetación, se encuentran:

El matorral costero, el cuál presenta dos fases de desarrollo: la primera se establece frente a la playa y constituye una barrera de arbustos rompevientos, de hojas suculentas y follaje denso, cuyas principales especies son *Suriana maritima* (pats'íl) y *Tournefortia gnaphalodes* (tabaquillo); la otra fase corresponde al interior de la duna, en una zona donde la arena se encuentra más fija y la altura de la vegetación varía entre 3 y 5 m, las especies más comunes en esta zona son *Bravaisia berlanderiana* (julub), *Thevetia gaumeri* (akits), *Coccoloba uvifera* (uva de mar), *Cordia sebestena* (siricote de playa), *Metopium brownei* (chechem), *Sideroxylon americanum* (x-muyché), *Jacquinia aurantiaca* (limoncillo), *Caesalpinia vesicaria* (chintok), *Pithecellobium keyense* (katsin eek'), *Lantana involucrata* (orégano), *Erithalis fruticosa* (ocotillo), *Gossypium hirsutum* (algodoncillo) y *Agave angustifolia* (ch'elem).

El manglar, esta representado por manglar de franja y manglar chaparro; el primero está formado por un estrato arbóreo de 12 a 14 m de altura, compuesto por *Rhizophora mangle* (mangle rojo) en el borde y *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) al interior. Además de estas especies, en los canales de la porción de Campeche se encuentra junto con otras especies como son *Avicennia germinans* (mangle negro), *Batis maritima* (saladillo) y *Sesuvium portulacastrum* (verdolaga de playa); la característica distintiva es la altura, la cual apenas llega a ser de 1.5 a 3 m. Esta comunidad está constituida por las mismas especies de mangle. Sin embargo, aquí se combinan con numerosas especies de zacates (ciperáceas y gramíneas); incluso es posible encontrar algunas especies de epífitas sobre los mangles, como es el caso de algunas orquídeas.

La selva baja inundable está representada principalmente por *Haematoxylum campechianum* (palo de Campeche), *Cameraria latifolia* (sak cheechem), *Metopium brownei* (chechem), *Manilkara zapota* (zapote), *Bursera simaruba* (chakaj), *Byrsonima crassifolia* (nance amarillo), *Bucida buceras* (pukté), *Ceiba aesculifolia* (pochote), *Cochlospermum vitifolium* (chu'um) y *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo).

Pastizal inundable, compuesto principalmente por: *Cladium jamaicense* (zacate cortadera), *Phragmites australis* (cañote), *Scleria bracteata* (zacate navaja), *Cyperus rotundus* (su'uk) e *Hymenocallis littoralis* (lirio de mar).

Petenes, caracterizados por: *Manilkara zapota* (zapote), *Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco), *Ficus tecolutensis* (matapalo), *Tabebuia rosea* (primavera o roble de sabana), *Sabal* sp. (sabal), *Hymenocallis caribaea* (lirio) y *Nymphaea ampla* (flor de agua). La selva baja caducifolia está dominada principalmente por *Bursera simaruba* (chakaj), *Guaiacum sanctum* (guayacán), *Caesalpinia gaumen* (kitinché), *Acacia pennatula* (ch'imay, Flores y Espejel 1994, Durán et al. 2000).

Selección de los sitios de estudio. El trabajo de campo se realizó a partir de enero y hasta septiembre del 2007. De enero a abril se realizaron visitas preliminares para revisar sitios y localizar individuos de la matraca yucateca y determinar el inicio de la reproducción. La selección de los sitios se hizo con base a la información de la distribución y abundancia de *Campylorhynchus yucatanicus* así como por la frecuencia de nidos viejos en el área. Con base a estos criterios y a la accesibilidad del terreno se establecieron tres transectos en franja (Ralph et al. 1996) con una longitud de 3, 5 y 6 km por 150 m de ancho; en los cuales se trabajó de abril a septiembre (Fig. 1).

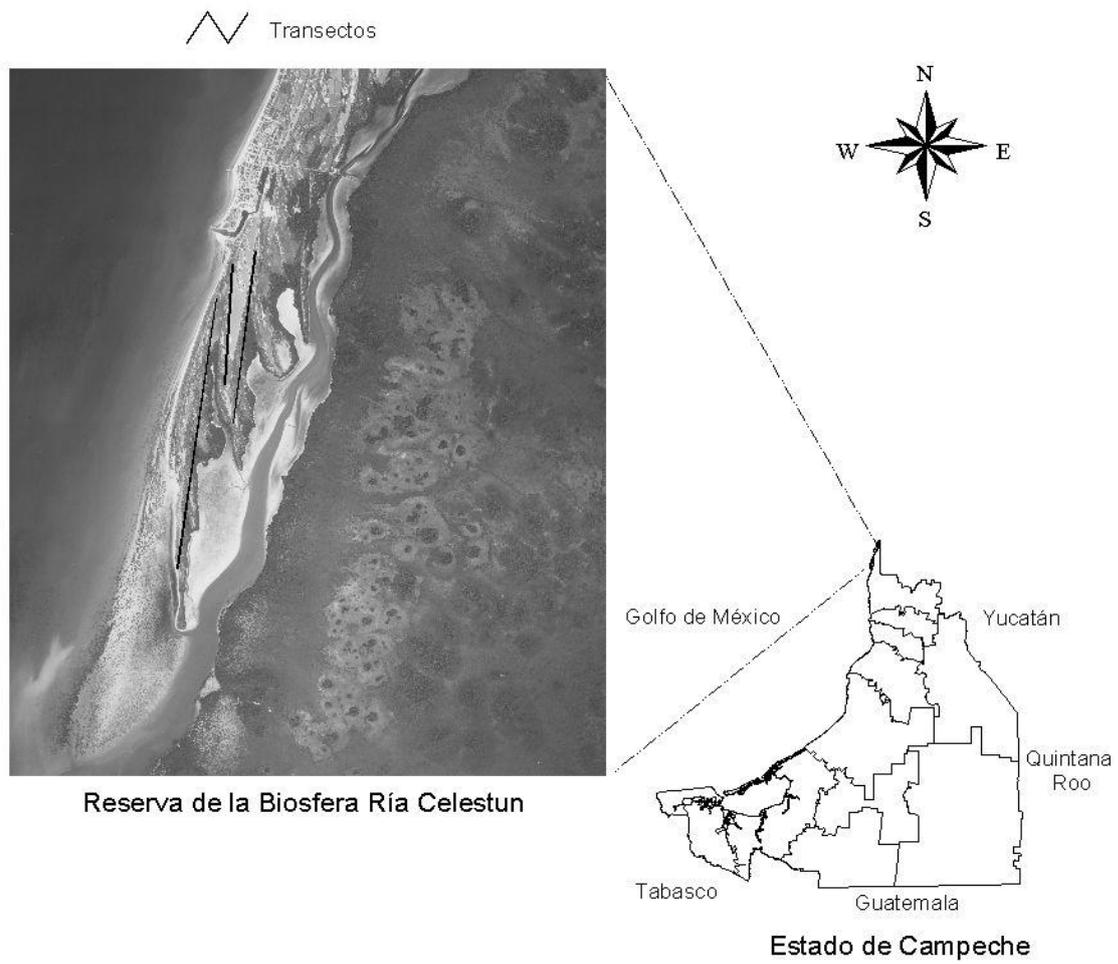


Fig. 1. Área de estudio indicando los transectos establecidos (líneas negras) para la búsqueda y monitoreo de nidos dentro de la porción sur de la Reserva de la Biosfera de Celestún.

Búsqueda de nidos. La búsqueda intensiva de nidos se hizo en cada uno de los transectos mediante la observación conductual de los individuos adultos. Dichas observaciones se basaron en el acarreo de material para nidos, en el cortejo, en los llamados de alarma y en el acarreo de alimento para los pollos (Ralph et al. 1996); en las diferentes etapas de anidación (construcción, puesta de huevos, incubación y empollamiento). A cada uno de los nidos encontrados se les asignó una clave alfanumérica de tres dígitos y fueron geo-referenciados con la ayuda de un GPS marca *GARMIN* modelo *etrex*, utilizando coordenadas UTM. Para facilitar la localización de los nidos en visitas subsecuentes, se colocó una cinta plástica de color en árboles cercanos al nido y se anotaron los siguientes datos: fecha en la que se encontró el nido, número de nido, altura del nido con respecto al suelo, orientación de la entrada del nido con respecto al sustrato (tronco del árbol o arbusto) y especie de planta dónde se localizó al nido. Adicionalmente, se elaboró un mapa del terreno donde se ubicaron los nidos. El registro de los datos del nido y la vegetación circundante se realizó siguiendo el formato sugerido en el protocolo denominado “*Breeding Biology Research & Monitoring Database*” (BBIRD Martin et al. 1997; Anexo 1 y 2).

Monitoreo de nidos. Para determinar el inicio de la reproducción, fecha de puesta de huevos, duración de los periodos de incubación y empollamiento y el destino final de los nidos, estos fueron visitados cada tercer o cuarto día (Martin y Geupel 1993). Debido a que no todos los nidos se encontraron al inicio de la puesta de huevos, las fechas calculadas de inicio para cada una de las etapas (incubación y empollamiento) se hicieron con base en aquellos nidos en los cuales se conoció la fecha exacta del inicio de cada uno de los períodos. A medida que se acercaba el día en el que los polluelos abandonarían el nido, los nidos eran monitoreados cada dos días para determinar la fecha de salida de los pollos y el número de sobrevivientes al final del período de empollamiento. Dado que los nidos de la matraca yucateca tienen una entrada cilíndrica estrecha (Fig. 2), se utilizó un endoscopio marca *ProVision* modelo 960 para inspeccionar el interior de los mismos con el objetivo de evitar el deterioro de la entrada del nido y de reducir la probabilidad de la depredación de los huevos y polluelos durante el monitoreo. Para los nidos ubicados a una altura mayor de 1.5 m, se utilizaron escaleras para facilitar la inspección. Los nidos se clasificaron como: exitoso, si al menos un pollo logró salir

del nido al final del periodo reproductivo (Ricklefs y Bloom 1977, Anders y Marshall 2005); o fracasado, si los huevos o pollos fueron depredados (Martin y Geupel 1993).



Fig. 2. Nido de *Campylorhynchus yucatanicus* donde se muestra la forma cilíndrica de la entrada.

Cuidado parental. Para determinar actividades de cuidado parental, se utilizaron tres cámaras de video marca SONY modelo DCR-HC30/HC40. En total se grabaron 45 nidos de los 110 activos, con un total de 200 horas de grabación. Las actividades registradas fueron el promedio que pasa la hembra incubando los huevos y el promedio de visitas hechas por los padres al nido durante el período de empollamiento.

Caracterización del hábitat. Se describió la vegetación circundante al nido para conocer si la estructura de la vegetación influye en la selección de los sitios y éxito de anidación. La caracterización del hábitat se hizo con base al método de obstrucción visual propuesto por Nudds (1977) y Holway (1991), para medir la

densidad del follaje. El método consiste en contar en una bandera de 3 m de alto por 1 m de ancho, cuadriculada cada 10 cm con colores alternativos (blanco y negro), el número de cuadros ocupados por ramas y hojas. La bandera fue montada sobre un bastidor de madera para que quedara extendida y así contar con mayor facilidad el número de cuadros ocupados por ramas y hojas (Fig. 3 y Fig. 4). La distancia a la cuál se tomaron las lecturas de la obstrucción visual se estandarizó a 5 m del nido. Se contó el número de cuadros ocupados por ramas y hojas en los siguientes rangos de altura: de 0 a 1 m, de 1 a 2 m y de 2 a 3 m de alto; se repitió el mismo procedimiento en los cuatro puntos cardinales. A los nidos que estuvieron a una altura mayor a tres metros no les fue tomada la densidad foliar.

Además se tomaron otras cuatro medidas para cada nido incluyendo: cobertura del dosel, altura del nido en el sustrato, especie de árbol que soporta a los nidos y orientación de la entrada de cada nido. Dichas medidas se han tomado como referencia en otros estudios y han sido importantes para determinar su papel con relación a la depredación y éxito de anidación en la historia natural de las aves. La altura del nido se midió con una cinta métrica de fibra de vidrio de 50 m de largo; cada uno de los nidos se midió tomando como referencia desde la superficie del suelo hasta la mitad de la entrada al nido. La cobertura del dosel se tomó con un densiómetro esférico de 3" x 3" x 1", con burbuja de nivel; la medida fue tomada sobre la entrada del nido. La orientación de los nidos se midió del centro del sustrato al nido con una brújula marca *Silva* modelo *RangerCL*. Para identificar las especies de plantas, se colectaron tres ramas como ejemplares de cada una de las especies utilizadas como sustrato del nido; la técnica de colecta y preparación de los ejemplares botánicos se realizó con base a las técnicas recomendadas por Lot y Chiang (1986). La identificación de las especies, así como sus nombres comunes se hizo con base a los listados florísticos de Martínez (1987), Gutiérrez Báez (2000) y Durán et al. (2000).

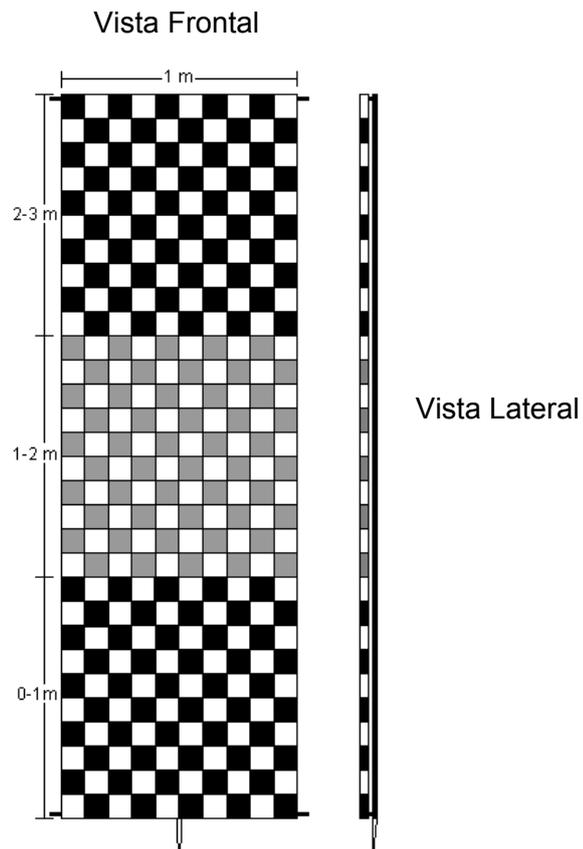


Fig. 3. Bandera utilizada para medir la densidad del follaje

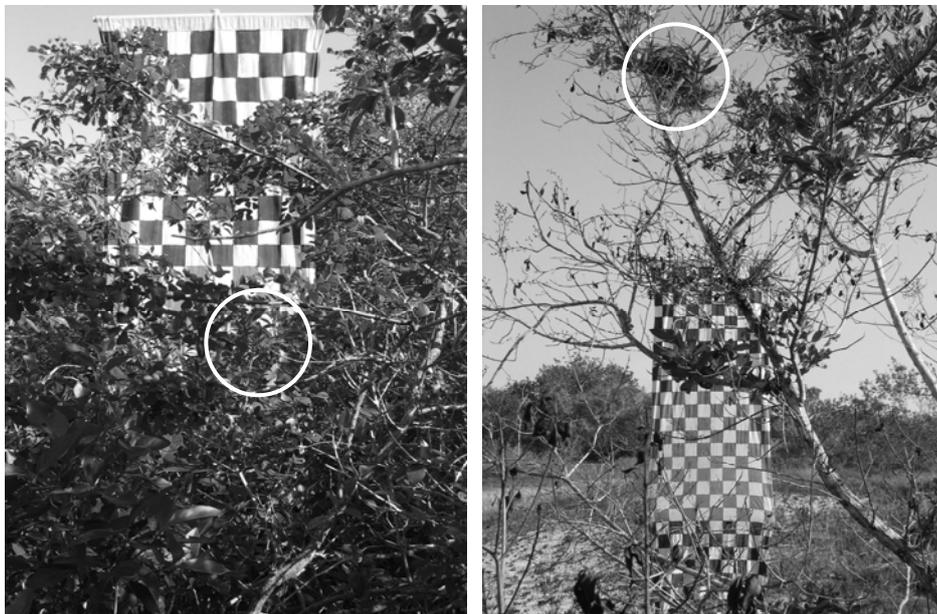


Fig. 4. Medición de la densidad foliar de nidos en condiciones cerradas y abiertas. La fotografía de la izquierda tuvo 80% mientras que la de la derecha tuvo un índice de obstrucción de 45%.

Análisis de Datos. Los datos que se obtuvieron sobre destino final de los nidos (exitoso o fracasado) y de la caracterización de la vegetación (densidad foliar, cobertura del dosel, altura del nido con respecto al suelo y orientación del nido) fueron analizados en el programa estadístico *SigmaStat versión 2.03*; aplicándose estadística descriptiva (media, varianza, error estándar). El nivel de significancia fue de 0.05.

Los datos que se obtuvieron del destino de los nidos respecto a la densidad del follaje de 0 a 3 m presentaron una distribución normal. Para determinar la influencia de la densidad del follaje sobre el éxito de anidación se aplicó un análisis de varianza de una vía (Zar 1999).

Dado que la cobertura del dosel no presentó normalidad, se le aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis de una sola vía (Zar 1999). Posteriormente, las medianas se sometieron a una prueba no paramétrica de Tukey (Zar 1999).

Se realizó un análisis de varianza de una vía para conocer si el éxito de anidación difiere con la altura de la vegetación (Zar 1999).

Para conocer si la orientación de la entrada de los nidos difiere con el éxito de anidación se realizó una prueba estadística circular utilizando la prueba de Uniformidad de Rayleigh "r" (Zar 1999). El valor de r oscila entre 0 y 1, los valores cercanos a 0 indican que los datos están dispersos aleatoriamente y por lo tanto no existe un patrón en la orientación de las entradas al nido. El análisis de los datos se realizó con la ayuda del programa estadístico *Oriana ver. 2.00* para *Windows*.

Para la obtención de tasas de sobrevivencia diaria de nidos se utilizó el método de aproximación de Mayfield, ampliamente usado ya que evita el sesgo positivo inherente al éxito aparente del nido mediante la estimación de tasas de sobrevivencia diaria usando el número de días de exposición, eliminando así la necesidad de monitorear los nidos desde el inicio (Mayfield 1961, Hazler 2004, Nur et al. 2004).

$$S=1-\left[\frac{\text{Número de muertes}}{\sum L(n_{LS}+0.5n_{LF})}\right]$$

Donde:

S= Tasa de sobrevivencia diaria de un nido

L= Longitud del intervalo en días (1, 2, 3,...)

n_{LS} = Número de la longitud del intervalo en el cual no ocurre mortalidad

n_{LF} = Número de la longitud del intervalo en el cual ocurre mortalidad

RESULTADOS

En total se encontraron 232 nidos, de los cuales 110 (47%) estuvieron activos en alguna de las siguientes etapas: 59 nidos en la puesta de huevos (54%); 40 nidos en la incubación (36%) y 11 nidos durante el empollamiento (10%). Los 122 (53%) nidos restantes fueron abandonados o destruidos por otros individuos de la misma especie o por depredadores durante la etapa de construcción.

Fenología reproductiva. - *Campylorhynchus yucatanicus* inició la construcción de los nidos a principio de abril, continuando hasta mediados de septiembre; la construcción del nido varió de 4 a 12 días (promedio= 8 ± 2.7 días). A pesar de la construcción temprana de nidos en abril, el primer huevo se registró hasta el 11 de junio, habiendo un lapso de tiempo de 67 días entre el primer nido construido y la puesta del primer huevo. La última nidada fue registrada el 28 de julio, cubriendo un período de anidación de 48 días desde la primera nidada. No se registraron segundos intentos después del fracaso o éxito de los nidos.

El tamaño promedio de la nidada fue de 3 ± 1.6 huevos (rango= 1-5 huevos); las hembras depositaron un huevo por día e iniciaron la incubación hasta la puesta del último huevo. El período de incubación varió entre 15 y 17 días (promedio= 16 ± 1.0 días). La eclosión de la nidada fue sincrónica ya que durante las observaciones se encontró que la eclosión de los huevos ocurrió el mismo día, aunque la eclosión entre uno y otro huevo fue de aproximadamente 30 min. En total eclosionaron 194 de 389 huevos depositados, resultando en un éxito de eclosión de 49.8% con un promedio de 2.5 ± 1.3 huevos, eclosionando por nido, con un rango de entre uno y

cuatro huevos. La duración promedio del periodo de empollamiento fue de 16.5 ± 1.9 días (rango = 14-19 días). El número promedio de juveniles que salieron del nido después del empollamiento fue de 2.5 ± 1.3 con un rango de uno a cuatro individuos por nido exitoso. Después de salir del nido, los juveniles permanecieron perchados de dos a tres días sobre las ramas de los árboles cercanos al nido mientras los padres los alimentaban.

Cuidado parental. De los 51 nidos observados, en 49 de ellos (96%) el cuidado parental estuvo a cargo de dos individuos adultos, los cuales alimentaron a los pollos alternadamente. En solamente dos nidos (4%) se observaron tres individuos adultos, lo que provee evidencias de crianza cooperativa. El promedio de visitas por hora hechas por los padres para alimentar a los pollos fue de 7 ± 1.6 visitas/hora (rango= 5-9 visitas).

Éxito de anidación. Del total de 232 nidos, solo 110 estuvieron activos con huevos y/o pollos, no obstante solo 51 (46%) de ellos tuvieron éxito, con al menos un pollo saliendo del nido. La tasa de sobrevivencia diaria de nidos según el estimador de Mayfield para el período de incubación fue de 0.968 ± 0.005 y para el período de empollamiento fue 0.975 ± 0.005 , no habiendo diferencias significativas en la sobrevivencia entre ambos períodos ($P=0.87$).

Las causas de mortalidad de nidos fueron la depredación y la muerte por inanición. La depredación representó el fracaso de 57 nidos (52%), mientras que el fracaso por inanición estuvo presente en solo dos nidos (2%).

En ocho de los 51 nidos exitosos se documentó infertilidad de huevos, aunque al menos un huevo eclosionó de los ocho nidos donde se encontraron los huevos infértiles.

Parasitismo de juveniles. 20 juveniles (16.9%) de los 118 que se incorporaron a la población presentaron evidencias de ectoparasitismo, principalmente de colmoyotes (Diptera: Muscidae). Los individuos presentaron entre 6 y 13 parásitos (Fig. 5). Se desconoce si estos parásitos fueron causa de mortalidad en la etapa juvenil.

Caracterización de hábitat

Tipos de vegetación y especies de árboles utilizadas como sustratos de soporte. De los cinco tipos de vegetación que se encuentran en la Reserva de la Biosfera Ría Celestún solo en matorral costero y manglar se encontraron nidos; dentro de estos tipos de vegetación, 11 especies fueron el sustrato más utilizado para la anidación por *Campylorhynchus yucatanicus*. *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo) fue la especie más utilizada con 75 nidos, representando el 32% del total de nidos encontrados, seguida de: *Sideroxylon americanum* (x-muyché) con 59 nidos, *Pithecellobium keyense* (katsin eek') con 43 nidos, y *Sideroxylon celastrina* (ja'puche') con 25 nidos respectivamente (Fig. 6).

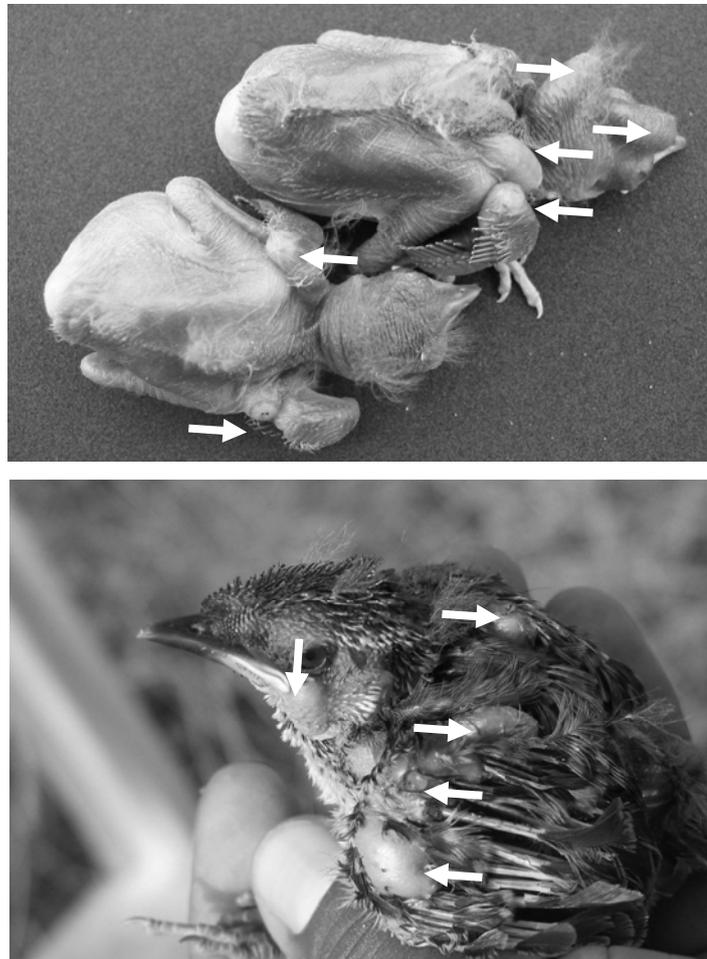


Fig. 5. Pollos de *Campylorhynchus yucatanicus* mostrando la carga de ectoparásitos (larvas de colmoyotes; Diptera: Cuterebridae). En la fotografía de la izquierda se muestra a dos individuos con seis días de nacido; en la fotografía de la derecha a un individuo con 20 días de nacido.

Densidad del follaje. No se encontró asociación entre la densidad del follaje de 1 a 3 m. y los nidos exitosos o fracasados ($F=1.895$, $P=0.173$, $n=73$).

Cobertura del dosel y altura del nido. La cobertura del dosel varió de 0 a 100% con un promedio de 82 ± 26.5 %. No se encontró asociación entre la cobertura del dosel y los nidos exitosos o fracasados ($P=0.951$, $n=110$). La altura de los nidos varió de 1.10 a 4.7 m con un promedio de 2.6 ± 0.7 . No se encontró relación entre los nidos exitosos y fracasados y la altura del nido ($F=0.219$, $P=0.640$, $n=110$).

Orientación de la entrada de los nidos. No se encontró asociación entre la orientación de la entrada de los nidos y el destino de los nidos (exitoso o fracasado). Los nidos exitosos ($\bar{X} = 156.4^\circ$, $r = 0.1$, $P = 0.601$, $n = 51$) y los nidos depredados ($\bar{X} = 69.2^\circ$, $r = 0.146$, $P = 0.286$, $n = 59$; Fig. 7) se orientaron de manera aleatoria durante la etapa de incubación y/o empollamiento.

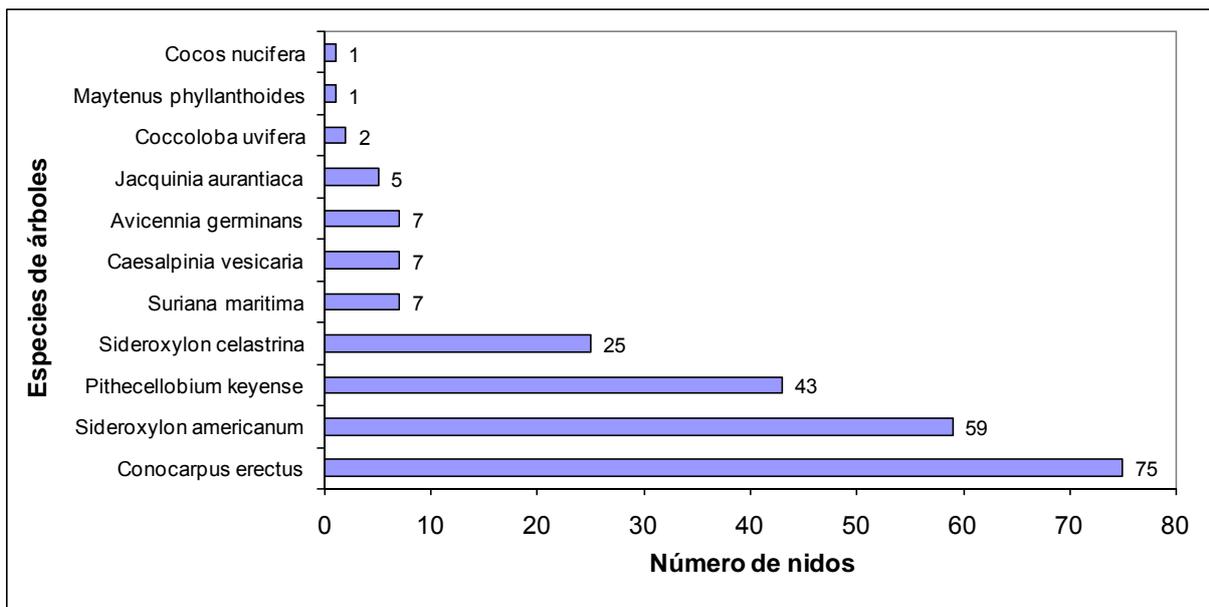


Fig. 6. Especies de árboles utilizadas por *C. yucatanicus* como sustrato para la construcción de sus nidos.

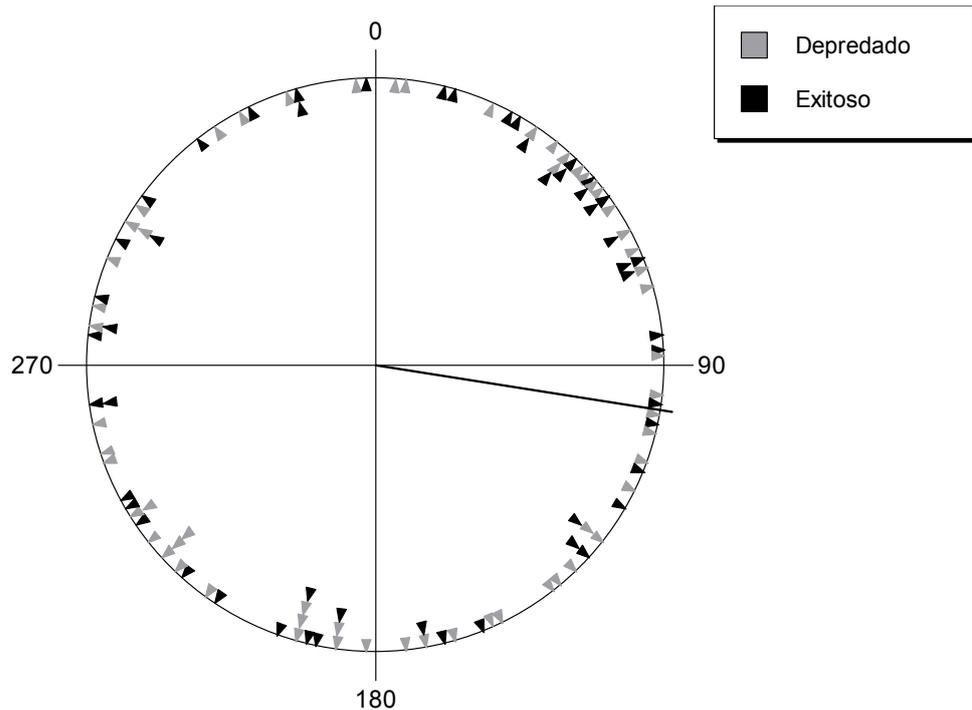


Fig. 7. Relación entre la orientación de la entrada de los nidos de *Campylorhynchus yucatanicus* con su destino final. Los nidos exitosos (en tonos negros) y los nidos depredados (en tonos grises) se orientaron de manera aleatoria. La línea remarcada que parte del centro de la circunferencia indica la orientación promedio.

DISCUSIÓN

Para la mayoría de las aves Neotropicales, datos básicos de su biología reproductiva tales como: inicio y duración del período reproductivo, de incubación y de empollamiento son poco conocidos. Para *Campylorhynchus yucatanicus* en particular, la información histórica publicada estaba limitada a las descripciones hechas por Zimmerman (1957) en Sisal, Yucatán, donde realizó una breve descripción del comportamiento de la especie, sin detallar sobre la fenología reproductiva y el éxito de anidación. Por lo que, el presente estudio es el primero en reportar información detallada de la biología reproductiva para esta especie.

Fenología reproductiva. En este estudio, se encontró que *C. yucatanicus* inició la construcción de nidos a partir de la última semana de abril y hasta finales de julio, resultando en un periodo de actividad reproductiva de tres meses, desde el inicio de la construcción de nidos hasta la puesta de la última nidada. No obstante, aunque la construcción de los nidos empezó en abril, la primera nidada se registró hasta aproximadamente dos meses después de la construcción del primer nido, lo que sugiere que el inicio de la puesta de huevos parece estar sujeta a que las condiciones ambientales sean óptimas para iniciar la reproducción (Perrins 1970). En las zonas tropicales, el inicio de la época reproductiva de las aves se considera que esta estrechamente vinculada a la temporada de lluvias (Snow y Snow 1964, Wunderle 1982, Ahumada 2001). Sin embargo, se ha sugerido también que el inicio de la reproducción está ligado al incremento en la abundancia de alimento, resultante del efecto de las lluvias en la fenología de la vegetación y en la emergencia de insectos (Janzen 1973, Poulin et al. 1992). En la Reserva de la Biosfera de Celestún, *Campylorhynchus yucatanicus* inició la construcción de nidos durante la última porción del período de secas (abril-mayo) pero la puesta de huevos inició hasta mediados de junio, coincidiendo con la llegada del período de lluvias, lo que apoya el argumento de Snow y Snow (1964), quienes mencionan que las lluvias puedan detonar la reproducción en aves tropicales. Sin embargo, el hecho de que *C. yucatanicus* iniciara la puesta mucho después de la construcción de nidos, sugiere que la reproducción está influenciada por interacciones complejas del clima y su efecto sobre el alimento, ya que la primera nidada se registró posterior a la llegada de las primeras lluvias, las cuales iniciaron los primeros días de junio.

Considerando que la primera nidada de *C. yucatanicus* se registró hasta mediados de Junio y la última hasta finales de julio, el período de anidación se

restringió a poco más de mes y medio. La duración del período de reproducción fue similar a lo reportado para *Campylorhynchus brunneicapillus* en Arizona (marzo a mayo, Simons y Martin 1990) y para *Campylorhynchus nuchalis* en Venezuela (marzo a principio de junio, Piper 1994). Al igual que para el *C. yucatanicus*, las otras dos especies habitan en regiones donde los cambios estacionales son drásticos y con un régimen de lluvia particularmente impredecible. En Arizona, Simons y Martin (1990) reportan que el inicio de la reproducción de *C. brunneicapillus* es justo después de la llegada de las lluvias en el otoño-invierno, pero hubo variación entre años, coincidiendo el inicio de las nidadas cuando las lluvias llegaron más temprano y fueron más abundantes. En Celestún, la temporada de lluvias inició en junio, mes en que *C. yucatanicus* presentó el pico de la reproducción con el mayor número de nidadas activas (55% del total de nidos activos), lo que sugiere que las lluvias pueden ser factor crucial para detonar la reproducción en esta especie.

Como hipótesis alternativa al efecto de la lluvia, la abundancia de alimento se considera también como principal factor detonante del inicio de la reproducción en las aves tropicales (Perrins 1970, Skutch 1985, Wikelski et al. 2000). En un estudio sobre la biología reproductiva del chipe manglero (*Dendroica petechia bryanti*) realizado en la misma localidad de este estudio, Salgado-Ortiz et al. (2008), encontraron una variación anual significativa en el inicio de la reproducción de esta especie, proponiendo que los cambios anuales se relacionaron con diferencias en la abundancia de artrópodos, que a su vez coincidieron con diferencias en la cantidad promedio de lluvia anual. En contraste con *C. yucatanicus* que se reprodujo justo después de la llegada de las lluvias, *D. p. bryanti* se reprodujo durante la época de

secas y la abundancia de alimento tuvo su pico también justo antes de la llegada de las lluvias, por lo que los autores concluyen que para esta especie la lluvia no fue un factor ambiental importante para la reproducción. Salgado-Ortiz et al. (2008), sugieren que los individuos de *D. p. bryanti* pueden estar rastreando los cambios en la abundancia de alimento y utilizar esto como señal ambiental para ajustar el tiempo de la reproducción. Puesto que el pico en abundancia de insectos ocurrió antes de la llegada de las lluvias, los autores sugieren que debido a que los manglares mantienen condiciones ambientales menos cambiantes que las que se presentan en el matorral costero donde se reproduce *C. yucatanicus*, otros factores como humedad relativa o temperatura pueden ser más importantes en el manglar en incidir directamente en la abundancia de alimento: así entonces, sugieren que el cambio en la abundancia de los recursos (insectos) y no la lluvia cobra mayor relevancia como indicador ambiental para detonar el inicio de la reproducción en esta especie.

En el matorral costero donde se reproduce el *C. yucatanicus*, las condiciones entre la época de secas y de lluvias son más drásticas que en los manglares y como tal la lluvia sí podría estar jugando un papel más importante en la reproducción. En sitios donde la lluvia es impredecible como el caso de las Islas Galápagos, Boag y Grant (1984), reportaron que los pinzones de Darwin (*Geospiza* sp.) inician la reproducción justo después de la llegada de las lluvias. La misma tendencia fue observada en Arizona por Simons y Martin (1990). Aunque esta tendencia podría ocurrir en Celestún, debido a que el estudio estuvo limitado a solo una temporada reproductiva es difícil inferir el efecto de factores ambientales sobre la reproducción de *C. yucatanicus*; como tal, es importante que en estudios futuros se determine el efecto de la lluvia y las interacciones con el alimento (insectos) para confirmar su importancia en la reproducción de esta especie.

Tamaño de nidada y duración del periodo de incubación y empollamiento. - La nidada de *C. yucatanicus* fue mayor que el promedio reportado para muchas otras especies de aves tropicales (Skutch 1985) donde se reportan nidadas con dos huevos. La nidada más grande en *C. yucatanicus* (5 huevos) puede ser explicada como resultado del tipo de nido en forma de domo. Martin (1988) reportó que la nidada es mayor en aves que anidan en huecos o nidos cerrados que en aquellas que anidan en nidos abiertos en forma de copa y en el suelo. El tamaño de nidada de *C. yucatanicus* es similar a lo reportado para *Campylorhynchus brunneicapillus* (3-5 huevos) en Arizona (Simons y Martin 1990) y para *Campylorhynchus rufinucha* (3-5 huevos) en Costa Rica (Flaspohler y Laska 1994).

La incubación de *C. yucatanicus* inició con la puesta del último huevo, lo que contrasta con lo observado para *C. brunneicapillus*, en la cual se reporta que la incubación se inicia con la puesta del primer huevo (Simons y Simons 1990). Estas diferencias pueden estar ligadas a las condiciones ambientales locales, donde para *C. brunneicapillus* las condiciones desérticas de temperaturas extremas pueden incidir en el comportamiento de los padres y resultar en una forma de protección de los huevos, resultando en la incubación desde la puesta del primero (Simons y Simons 1990). En cambio, las temperaturas en el área de estudio son más estables y posiblemente por ello los huevos de *C. yucatanicus* no requieren mantener el calor desde la primer puesta.

Además de las diferencias en el inicio de la incubación, la duración del período de incubación también difiere entre especies de *Campylorhynchus*. Mientras que en *C. yucatanicus* el período de incubación fue de 16 días en promedio, el de *C. brunneicapillus* es de 18 días (Simons y Simons 1990) y de 21 días para *C. nuchalis*

(Rabenold 1984), por lo que comparativamente, el período de incubación es mas corto en *C. yucatanicus*.

Posterior a la eclosión, el número promedio de pollos registrados para *C. yucatanicus* fue de 2.5 (rango=1-4), siendo éste similar al promedio reportado para *C. nuchalis* en Venezuela (Rabenold 1984), con 2.6 pollos, pero menor al promedio reportado para *C. brunneicapillus* en Arizona (Ricklefs 1968) con tres pollos. Los juveniles de *C. yucatanicus* permanecieron en el nido 16.5 días en promedio, siendo éste período similar al de *C. nuchalis* en Venezuela (Rabenold 1984), donde los pollos permanecen en el nido por espacio de 17 días en promedio, pero difiere al de *C. brunneicapillus* en que se reporta una duración de 21 días en promedio (Simons y Simons 1990).

Cuidado parental. *Campylorhynchus yucatanicus* no presenta dimorfismo sexual (Howell y Webb 1995) lo que representa un problema para reconocer si hembras, machos u otros individuos adultos participan en la alimentación de los polluelos. En este estudio, debido a limitaciones logísticas no fue posible anillar individuos para su identificación individual, no obstante con el apoyo de las videocámaras fue posible detectar que para la mayoría de los nidos el cuidado parental estuvo a cargo y en igual proporción de dos individuos adultos. En otros dos nidos fue posible detectar la participación de al menos un tercer individuo en la alimentación y cuidado de los pollos, lo que confirma la existencia de crianza cooperativa en *C. yucatanicus*. Austad y Rabenold (1986) y Rabenold (1990), mencionaron que la crianza cooperativa se ha documentado en nueve de las trece especies del género *Campylorhynchus*, siendo *C. yucatanicus* una de las especies de las que no se había documentado este tipo de crianza. Arnold y Owens (1998, 1999) mencionaron que son generalmente los descendientes de la pareja

reproductora los que cooperan en la crianza de los pollos. En nuestro estudio, debido a la falta de marcas para la identificación individual y la restricción del estudio a solo una temporada reproductiva, no fue posible confirmar si los ayudantes en los nidos donde se documentó cooperación son descendientes de las nidadas pasadas de la pareja reproductora. De tal forma, es necesario que estudios futuros incluyan la observación focal de nidos con individuos marcados para determinar que tan amplia es esta conducta en *C. yucatanicus*.

Éxito de anidación y sobrevivencia diaria de los nidos. La depredación de nidos es el principal factor que regula el crecimiento poblacional de aves (Ricklefs 1969, Martin 1995, Liebezeit y George 2002, Fountaine y Martin 2006), además suele ser más alta en nidos abiertos que en nidos cerrados ya que los depredadores pueden olfatear o ver con mayor facilidad los huevos y pollos (Collias y Collias 1984, Martin 1995, Auer et al. 2007). Bowman y Harris (1980) y Martin (1993), mencionan que la construcción de nidos de manera agrupada reduce la depredación de huevos y pollos traduciéndose en un mayor éxito reproductivo. Los resultados del presente estudio podrían confirmar esta tendencia. Mientras que la tasa de depredación de nidos de *C. yucatanicus* fue de 52%, la tasa de depredación reportada para el chipe manglero (*Dendroica petechia bryanti*) en la misma localidad varía entre 65-80% (Salgado-Ortiz et al. 2008). Mientras que *D. p. bryanti* construye un solo nido en forma de copa, *C. yucatanicus* construye varios nidos en forma de domo, agrupados en un mismo sitio durante un período reproductivo. Tanto la forma del nido como el agrupamiento de nidos se han reportado como estrategia reproductiva para minimizar la depredación (Bowman y Harris 1980, Martin 1993) y la menor tasa de depredación en *C. yucatanicus* con respecto a la de *D. p. bryanti* apoya esta noción.

La construcción de los nidos suele ser energéticamente costosa por lo que el abandono de los nidos y la construcción de otro debería ser raro (Metz 1991, Stanley 2002). A pesar del costo, el abandono de nidos puede ser común y altamente variable en algunas especies de aves (Westneat 1992, Hansell 2000, Weatherhead y Sommerer 2001). Por ejemplo, Robinson et al. (2000) demostraron que solo la mitad de los nidos encontrados de *Cyphorhinus phaeocephalus* (ave perteneciente a la misma familia de *C. yucatanicus*) fueron utilizados para la reproducción y los demás fueron construidos para confundir a los depredadores para así evitar la depredación de huevos y pollos (Bowman y Harris 1980, Martin 1993). En el presente estudio los nidos abandonados de *C. yucatanicus* luego de su construcción representaron el 53% del total de nidos encontrados. Sin embargo, no se cuenta con evidencias de que la construcción de nidos de manera agrupada funciona como estrategia para evitar altas tasas de depredación en esta especie. Esto solo podría corroborarse con estudios experimentales, manipulando el número de nidos por pareja. Por otra parte, se desconoce la causa del abandono de los nidos, aunque algunos de ellos fueron destruidos posiblemente por depredadores o por individuos de la misma especie antes de finalizar su construcción. En otros estudios realizados con aves pertenecientes a la familia *Troglodytidae*, se ha demostrado que la construcción de más de un nido está relacionado al uso como nidos para la reproducción o como dormitorios, esto último con el objetivo de brindar una mayor calidad de vida a los padres (Márquez-Valdelamar 1998, Robinson et al. 2000, Puga-Vázquez 2008). En el presente trabajo no se realizaron observaciones para obtener evidencias de que los nidos abandonados fueran utilizados como dormitorio, por lo que se necesita realizar un mayor esfuerzo de observación para determinar si los nidos adicionales

construidos en una temporada reproductiva son utilizados como dormitorios, además de determinar su papel como estrategia contra la depredación.

Aparte de la pérdida de nidos por depredación, también se registró mortalidad por inanición, aunque esta fue rara, ocurriendo en solo dos nidos sin conocer las razones de abandono de los pollos. La infertilidad de huevos parece ser un factor más relevante, que junto con la depredación se incorpora como un factor adicional de mortalidad acumulativa en *C. yucatanicus* ya que se documentó evidencia de huevos infértiles (ocho de los 51 nidos exitosos) aunque no se evaluó su impacto en el éxito de anidación.

Además de los factores anteriores, se encontró también una incidencia importante de ectoparasitismo por miasis cutánea (Diptera: Cuterebridae) en 20 individuos juveniles de *C. yucatanicus*, que aunque no se demostró como un factor de mortalidad para este estudio, si se ha reportado como factor importante en otros estudios (Merino y Potti 1995, Rabuffetti y Reboresda 2007), por lo que en estudios posteriores se debería de tomar en cuenta para evaluar su efecto.

Los resultados sugieren que la tasa de sobrevivencia diaria de *C. yucatanicus* durante la etapa de incubación es alta (0.968 ± 0.005) respecto al mismo período en *C. brunneicapillus* (0.952) (Proudfoot et al. 2000) y similar a *C. nuchalis* (0.965, Rabenold 1984). En la etapa de empollamiento, la tasa de sobrevivencia diaria de *C. yucatanicus* fue ligeramente más baja (0.975) que la misma etapa en *C. brunneicapillus* (0.99; Ricklefs 1968) y similar a la de *C. nuchalis* en Venezuela (0.971, Rabenold 1984). Los datos concuerdan en general con la tendencia de menor tasa de sobrevivencia diaria en las aves tropicales con respecto a las de zonas templadas (Martin 1996). Otros autores han encontrado que para *C. rufinucha*

la tasa de sobrevivencia diaria de nidos similar a la de *C. yucatanicus* y *C. brunneicapillus* (Young et al. 1990).

La tasa de sobrevivencia diaria de *C. yucatanicus*, durante el período de incubación fue ligeramente más baja que la del período de empollamiento. Hansell (2000), mencionó que la depredación durante el período de empollamiento es mayor que durante el período de incubación, principalmente por el incremento de actividad en el nido por parte de los padres, ya que alimentan frecuentemente a los pollos o mantienen el nido limpio sacando material fecal de los pollos. Sin embargo, Martin (1996), mencionó que la depredación de nidos durante el período de empollamiento disminuye considerablemente debido a que los padres adoptan estrategias tales como: arribar juntos al nido, maximizar el acarreo de alimento por viaje (presas más grandes), alimentarse lejos del nido, etc. Para *C. yucatanicus* la tendencia fue de menor sobrevivencia durante el período de incubación con respecto a la etapa de empollamiento, pero las diferencias no fueron significativas. Lo anterior podría deberse posiblemente al tipo de nido, a la agrupación de nidos y al cuidado parental en esta especie, comparado con otras con nidos de copa. Sin embargo, para tener una mejor aproximación de las tasas de sobrevivencia diaria de los nidos, es necesario calcularla a través de varios períodos reproductivos durante diferentes etapas reproductoras.

En este trabajo, no se tuvo evidencia de la identidad de los depredadores, ya que el uso de las cámaras estuvo limitado en tiempo y espacio para la determinación del cuidado parental, además, los períodos de filmación estuvieron restringidos a una hora por nido lo que limita las posibilidades de registrar eventos de depredación. En la misma localidad, pero dentro del manglar, Salgado-Ortiz et al. (2008) documentaron a la iguana gris (*Ctenosaura similis*), la boa (*Boa constrictor*), la

urraca verde (*Cyanocorax yncas*), el zanate mexicano (*Quiscalus mexicanus*), otras especies de aves y roedores como depredadores de *D. p. bryanti*, por lo que la posibilidad de que estas especies junto con otras que ocurren en el matorral costero como tlacuaches (*Didelphis marsupialis*), mapaches (*Procyon lotor*), quebrantahuesos (*Caracara cheriway*), otras aves rapaces y roedores del género *Peromyscus*, así como algunas especies de serpientes, pueden ser los depredadores de nidos de *C. yucatanicus*.

Características del hábitat

Tipos de vegetación y especies de árboles utilizadas como sustrato de soporte. La matraca yucateca anidó en la comunidad de manglar y en el matorral costero; en este último tipo de vegetación se encontraron especies de plantas caracterizadas por la presencia de espinas en las hojas y en las ramas (e. g. *Sideroxylon americanum*). En diversos estudios se ha demostrado que la mayoría de las especies de aves que pertenecen a la familia *Troglodytidae* construyen sus nidos en árboles con espinas, en particular árboles del género *Acacia*, esto para una mejor protección de los nidos y así evitar la depredación de huevos y pollos (Young et al. 1990, Márquez-Valdelamar 1998, Skutch 2001). Otras especies de aves pertenecientes al género *Campylorhynchus* construyen sus nidos en cactus de género *Opuntia* (Facemire et al. 1990), también como estrategia de protección de los nidos. En el presente estudio se observó sin embargo, que *Campylorhynchus yucatanicus* construyó la mayor parte de sus nidos en *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo) el cual carece de espinas, utilizando en menor medida árboles con espinas no pertenecientes al género *Acacia*. Es posible que la mayor cantidad de nidos construidos en mangle botoncillo se debió a que es una de las especies de

árboles de mayor abundancia en la zona y tiene además una mayor superficie de soporte para la construcción de nidos; por lo que en estudios posteriores podrían comparar si la densidad arbórea tiene asociación con el éxito de anidación.

Cabe señalar que por lo general en cada uno de los árboles se encontraron más de un nido (nidos viejos y nidos nuevos), lo que refuerza la hipótesis de la importancia de las ramas como estructuras de soporte. En contraste, otras especies como *Cocos nucifera* (palma de coco) y *Maytenus phyllanthoides* (palo blanco) tuvieron solo un nido. Posiblemente porque la primera especie no tiene ramas de soporte para los nidos, además de que son árboles escasos en la región. *M. phyllanthoides* es un árbol con ramas de soporte pero con poca abundancia, tal vez esa fue la razón por lo que la proporción de nidos encontrados con respecto a las otras especies de árboles fue baja. Mención aparte tiene *Pithecellobium keyense* (katsin eek'el), la cual es una especie dominante de la vegetación de dunas costeras (CONANP 2000); en este árbol se encontraron 43 nidos de *C. yucatanicus*, aunque no es un árbol que tiene espinas, la densidad del follaje es la mayor de todas las especies de árboles utilizadas como sustrato para la construcción de los nidos de *C. yucatanicus*.

Densidad del follaje. La estructura de la vegetación es considerada como un factor clave que influye en las tasas de depredación de los nidos de aves (Kelly 1993, Davis 2005). Con base a la estructura de la vegetación se han generado varias hipótesis: una de ellas es la de “ocultamiento del nido”, la cual predice que los riesgos de depredación disminuyen al aumentar la densidad de la vegetación circundante, debido a que reduce la audición, el olfato y la visión de los depredadores potenciales (Collias y Collias 1984, Martin 1993). Los resultados del

presente estudio no presentan evidencias significativas para aceptar esta hipótesis. Aunque que no se demuestran asociación entre la densidad foliar de uno a tres metros y el éxito de anidación, en estudios posteriores se deberían de probar otros métodos para medir la densidad foliar, o la estructura de la vegetación circundante al nido y conocer si realmente estas características influyen en el éxito de anidación de *C. yucatanicus*. En otros estudios no se ha encontrado relación entre la densidad foliar y la depredación de nidos, por ejemplo, Holway (1991) y Filliater et al. (1994), propusieron que una alternativa para evaluar el éxito de anidación fue probar la hipótesis denominada "presa potencial", la cual predice que las aves ubican sus nidos en lugares donde se encuentran más nidos para disminuir la presión individual de los depredadores sobre el nido (Martin 1993). Aunque en el presente estudio no se presentan evidencias, la hipótesis de "presa potencial" es probablemente la estrategia que *C. yucatanicus* utiliza para la selección de los sitios de anidación, debido a que la distribución espacial de los nidos fue agrupada, incluyendo nidos viejos y nidos nuevos.

Cobertura del dosel y altura del nido. La cobertura del dosel proporciona protección a los nidos contra los depredadores y contra condiciones meteorológicas adversas (viento, lluvia, sol, etc.), numerosas técnicas han sido diseñadas para determinar la cobertura del dosel y su relación en el éxito de anidación (Nudds 1977, Liebezeit y George 2002). Muchas veces las características del hábitat son muy complejas y el estudio de la cobertura del dosel se realiza de manera cualitativa (Holway 1991). Se ha demostrado que las aves que construyen sus nidos en forma de copa tienen mayor éxito de anidación cuando tienen mayor cobertura del dosel (Hansell 2000), por el contrario, en las aves que construyen sus nidos en forma de

domo no se ha encontrado asociación entre la cobertura del dosel y el éxito de anidación, independientemente de la altura del nido el sustrato de soporte (Mezquida 2004). En el presente estudio no se encontró asociación entre la cobertura del dosel y el éxito de anidación, lo que concuerdan con los de Tarvin y Garvin (2002) quienes no encontraron asociación entre el éxito de anidación y la cobertura del dosel del azulejo (*Cyanocitta cristata*).

Por otra parte, la altura de los nidos en el sustrato proporciona protección a los nidos contra depredadores, reduciendo así las tasas de depredación (Martin 1987, Heltzel y Earnst 2006). En diversos estudios se ha demostrado que a mayor altura del nido en el árbol menor depredación (Hansell 2000). Sin embargo, otros autores han encontrado que a mayor altura del nido en el árbol la depredación aumenta y quienes causan altas tasas de mortalidad de huevos y pollos son principalmente las aves (Lawton y Lawton 1980, Liebezeit y George 2002). En el presente estudio no se encontró asociación entre el éxito de anidación y la altura del nido en el sustrato, los resultados presentando aquí concuerdan con los de Tarvin y Garvin (2002), quienes no encontraron relación entre nidos exitosos o depredados y la altura del nido en el sustrato en *Cyanocitta cristata* (azulejo). Dado que los árboles que están presentes en el área de estudio alcanzan una altura máxima entre 4 y 5 m., es posible que otros factores son los que influyen en el éxito de anidación de *C. yucatanicus*. Por ejemplo Robinson et al. (2000), encontraron que el éxito de anidación de *Cyphorhinus phaeocephalus* estuvo asociado más a la disponibilidad de alimento que en turno se relaciona a la probabilidad de depredación (Martin 1993), que con las características del hábitat tales como la cobertura del dosel y la altura del nido en el sustrato.

Orientación de la entrada de los nidos. Comparados con los típicos nidos abiertos en forma de taza, los nidos en cavidades o los nidos cerrados con una boca de entrada presentan un ambiente térmico más estable respecto a las condiciones meteorológicas externas. La disposición de los nidos respecto al eje principal de la planta, o en taludes y paredes rocosas con una determinada orientación, define las condiciones térmicas del microambiente alrededor del nido (Ricklefs y Hainsworth 1969, Speiser y Bosakowski 1989). Diversos estudios han demostrado que la orientación de la entrada de los nidos en forma de domo (Hansell 2000) no es azarosa, orientándose hacia los vientos predominantes (Austin 1974, Facemire et al. 1990). Generalmente la explicación a esta conducta es que las aves obtienen beneficios de la orientación, entre estos, una apropiada termorregulación principalmente en ambientes extremos (Ricklefs y Hainsworth 1969, Austin 1974, 76, Inouye et al. 1981, Zwartjes y Nordell 1998). Diversos autores sugieren que probablemente la orientación de la entrada de los nidos en forma de domo influye en éxito reproductivo de las aves (Mezquida 2004). Así, una adecuada orientación se refleja en un mayor éxito reproductivo (Rendell y Robertson 1994). El interés de los biólogos evolutivos en estos patrones de orientación surge porque se presume que la orientación del nido o de su entrada influye en el éxito reproductivo de las aves (Mezquida 2004). A pesar de ello esa influencia ha sido escasamente evaluada (Ricklefs y Hainsworth 1969, Austin 1974, 1976, Vinuela y Sunyer 1992, Yanes et al. 1996). Los resultados en este estudio sugieren que la orientación de la entrada de los nidos de *Campylorhynchus yucatanicus* es azarosa, y concuerdan con Mezquida (2004) quien no encontró un patrón de orientación de la entrada en nidos cerrados de la Familia *Furnariidae* en Argentina. Si embargo, en otros estudios se ha demostrado la relación directa entre la dirección de los vientos dominantes y la

orientación de los nidos, por ejemplo, Austin (1974) y Facemire et al. (1990) encontraron que la mayoría de los nidos de *Campylorhynchus brunneicapillus* se orientaron hacia la dirección de los vientos predominantes para minimizar los efectos de la radiación solar. Por otra parte, los resultados no sustentan la hipótesis de que la orientación de la entrada a los nidos no es azarosa (Hansell 2000), obteniendo beneficios como la termorregulación de los padres y posteriormente de los pollos.

Con este trabajo, se presenta por primera vez información sobre la biología reproductiva del *C. yucatanicus*, sin embargo el estudio se limitó a un solo período reproductivo y como tal quedan aun varios aspectos que merecen estudios más profundos. A pesar de las limitaciones, se pusieron al descubierto aspectos antes no descritos como la crianza cooperativa, el efecto de ectoparásitos, su éxito de anidación asociado con la orientación del nido y tipo de vegetación y su restricción al matorral costero y al manglar. La información aquí presentada representa la base para desarrollar estudios futuros con el *C. yucatanicus* que podrían ayudar a incrementar en gran medida el conocimiento de la evolución de los rasgos de historia de vida de las aves tropicales, entender las interacciones ecológicas de las aves con su medio ambiente, el efecto de factores bióticos y abióticos sobre la reproducción y tomar medidas de conservación ya que las poblaciones de esta especie pueden estar bajo riesgo dada la restricción de esta especie al matorral costero y al manglar y a encontrarse en un área con intereses para el desarrollo de infraestructura hotelera por lo que debe sus poblaciones deben monitorearse.

CONCLUSIONES

- El período reproductivo de *Campylorhynchus yucatanicus* fue estacional (junio-julio) y parece estar estrechamente relacionado al régimen de lluvias de la localidad.
- El tamaño de nidada fue similar al de otras especies del mismo género, pero fue mayor al de otras especies tropicales.
- La tasa de sobrevivencia diaria de nidos durante las etapas de incubación y empollamiento fueron relativamente altas y corresponden a un éxito de anidación relativamente alto (46%) comparado con lo reportado para las aves tropicales como grupo.
- La forma de domo y la agrupación de nidos parecen contribuir a un mayor éxito de anidación.
- El éxito de anidación no estuvo asociado a variables de la vegetación como la densidad del follaje, la cobertura del dosel y la altura del nido en el sustrato, pero si se relaciono a la orientación del nido.
- En la mayoría de los nidos, el cuidado parental durante la etapa de empollamiento estuvo a cargo de dos individuos, pero se obtuvo evidencia en dos nidos de crianza cooperativa con la participación de un tercer individuo.
- Los nidos fueron encontrados exclusivamente en matorral costero y manglar, siendo el mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*) la especie de árbol más utilizada como sustrato para la construcción de los nidos.

LITERATURA CITADA

- Ahumada, J. A. 2001. Comparasion of the reproductive biology of two Neotropical wrens in an unpredictable environment in northeastern Colombia. *Auk* 118:191-210.
- Anders, A. D., y D M. R. Marshall. 2005. Increasing the accuracy of productivity and survival estimates in assessing landbird population status. *Conservation Biology* 19:66–74.
- Arnold, K. E., y I. P. F. Owens. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265:739–745.
- Arnold, K. E., y I. P. F. Owens. 1999. Cooperative breeding in birds: the rol of ecology. *Behavioral Ecology* 10: 465-471.
- Auer, S. K., R. D. Bassar, J. J. Fontaine, y T. E. Martin. 2007. Breeding biology of Passerines in a subtropical montane forest in Northwestern Argentina. *Condor* 109:321-333.
- Austad, S. N., y K. N. Rabenold. 1986. Demography and the evolution of cooperative breeding in the Bicolored Wren, *Campylorhynchus griseus*. *Behaviour* 97: 308-324.
- Austin, G. T. 1974. Nesting success of the cactus wren in relation to nest orientation. *Condor* 76:216-217.
- Austin, G. T. 1976. Behavioral adaptations of the Verdin to the desert. *Auk* 93:245–262.
- Baglione, V., J. M. Marcos, y D. Canestrari. 2002. Cooperatively Breeding Groups of Carrion Crow (*Corvus corone corone*) in Northern Spain. *Auk* 119:790–799.
- Boag, P. R., y P. R. Grant. 1984. Darwin's Finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. *Ecological Monographs* 54:463-489.
- Bowman, G. B., y L. D. Harris. 1980. Effect of spatial heterogeneity on ground-nest predation. *Journal of Wildlife Management* 44:806–813.
- Brockhaus, R. y A., Oetmann. 1996. Aspects of the documentation of in situ conservation measure of genetics resources. *PGR Newsletter* 108:1-16.
- Carey, M. 1990. Effects of brood size and nestling age on parental care by male field sparrows (*Spizella pusilla*) *Auk* 107:580-586.

- Cavitt, J. F., y T. E. Martin. 2002. Effects of forest fragmentation on brood parasitism and nest predation in eastern and western landscapes. *Studies in Avian Biology* 25:73-80.
- Collias, N. E., y E. C. Collias. 1984. Nest building and bird behaviour. Princeton University Press. 336 p.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún. 191 p.
- Davis, S. K. 2005. Nest-site selection patterns and the influence of vegetation on nest survival of mixed-grass prairie passerines. *Condor* 107:605-116.
- Donovan, T. M., F. R. Thompson III, J. Faaborg, y J. R. Probst. 1995. Reproductive success of migratory birds in habitat sources and sinks. *Conservation Biology* 9:1380–1395.
- Durán, R., G. Campos, J. C. Trejo, P. Simá, F. May-Pat y M. Juan-Qui. 2000. Listado Florístico de la Península de Yucatán. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán A. C. 259 p.
- Espejel, I. 1984. La vegetación de las dunas costeras de la península de Yucatán. I. Análisis florístico del estado de Yucatán. *Biótica* 9:183-210.
- Facemire, C. F., M. E. Facemire y M. C. Facemire. 1990. Wind as a factor in the orientation of entrances of cactus wren nests. *Condor* 92:1073-1075.
- Filliater, T. S., R. Breitwisch y P. M. Nealen. 1994. Predation on northern cardinal nests: does choice of nest site matter? *Condor* 96:761–768.
- Flaspohler, D. J., y M. S. Laska. 1994. Nest site selection by birds in Acacia trees in a Costa Rican dry deciduous forest. *Wilson Bulletin* 106:162-165.
- Flores, J. S., y I. Espejel. 1994. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán. 136 p.
- Fontaine, J. J. y T. E. Martin. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9:428-434.
- Gutiérrez Báez, C. 2000. Listado florístico actualizado del estado de Campeche. Centro de Investigaciones Históricas y Sociales, Universidad Autónoma de Campeche. 95 p.
- Hansell, M. 2000. Bird nest and construction behaviour. Cambridge University Press. 280 p.
- Hazler, K. R. 2004. Mayfield logistic regression: a practical approach for analysis of nest survival. *Auk* 121:707-716.

- Heltzer, J. M. y S. L. Earnst. 2006. Factor influencing nest success of songbirds in aspen and willow riparian areas in the great basin. *Condor* 108:842-855.
- Holway, D. A. 1991. Nest-site selection and the importance of nest concealment in the Black-throated Blue Warbler. *Condor* 93:575–581.
- Howell, S. y S. Webb. 1995. *A Field Guide to the Birds of México and Northern Central America*. Oxford University Press. NY. 851 p.
- Inouye, R. S., N. J. Huntly, y D. W. Inouye. 1981. Non-random orientation of Gila Woodpecker nest entrances in Saguaro Cacti. *Condor* 83:88-89.
- Janzen, D. H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of season, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54:687-708.
- Jehle, G., A. A. Yackel Adams, J. A. Savidge, y S. K. Skagen. 2004. Nest survival estimation: a review of alternatives to the Mayfield Estimator. *Condor* 106: 472-484.
- Johnson, D. H., y T. L. Shaffer. 1990. Estimating nest success: when Mayfield wins. *Auk* 107:595–600.
- Kelly, J. P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pinejuniper woodland. *Condor* 95:83–93.
- Knadle, G. E., D. L. Brubaker, y K. S. Brubaker. 2001. Nest success is not an adequate comparative estimate of avian reproduction. *Journal of Field Ornithology* 72:527–536.
- Lawton, M. F., y R. O. Lawton. 1980. Nest-site selection in the Brown Jay. *Auk* 97:631–633.
- Liebezeit, J. R. y T. L. George. 2002. Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the dusky flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104:507–517.
- Lot, A., y F. Chiang. 1986. *Manual de herbario: administración y manejo de colecciones, técnicas de recolecciones y preparación de ejemplares botánicos*. México D. F. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 142 p.
- Márquez-Valdelamar, L. 1998. *Monografías de las especies mexicanas de la familia Troglodytidae (aves)*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. 260 p.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453–487.

- Martin, T. E. 1988. Nest placement: implications for selected life-history traits, with special reference to clutch size. *American Naturalist* 132:900–910.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. *Bioscience* 43:523–532.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecology Monographs* 65:101–127.
- Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27:263–272.
- Martin, T. E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121:289–301.
- Martin, T. E., y G. R. Geupel. 1993. Protocols for nest monitoring plots: locating nests, monitoring success, and measuring vegetation. *Journal of Field Ornithology* 64:507-519.
- Martin, T. E., C. R. Paine, C. J. Conway, W. M. Hochachka, P. Allen, y W. Jenkins. 1997. BBIRD Field Protocol. Montana Cooperative Wildlife Research Unit, University of Montana, Missoula, Montana, USA.
- Martin, T. E., R. D. Bassar, S. K. Bassar, J. J. Fontaine, P. Lloyd, H. A. Mathewson, A. M. Niklison, y A. Chalfoun. 2006. Life history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60:390–398.
- Martínez, M. 1987. Catálogo de Nombres Comunes Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas. Primera reimpression, Fondo de Cultura Económica. 1247 p.
- Mayfield, H. F. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73:255–261.
- Mayfield, H. F. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87:456–466.
- Merino, S., y J. Potti. 1995. Mites and blowfly larvae decrease growth and survival in nestling Pied Flycatchers. *Oikos* 73:95–103.
- Metz, K. J. 1991. The enigma of multiple nest building by male Marsh Wrens. *Auk* 108:170–173
- Mezquida, E. 2004. Patrones de orientación de los nidos de Passeriformes en una zona árida del Centro-Oeste de Argentina. *Ornitología Neotropical* 15:145-153.

- Nur, N., A. L. Holmes, y G. R. Geupel. 2004. Use of survival time analysis to analyze nesting success in birds: an example using loggerhead shrikes. *Condor* 106: 457-471.
- Nudds, T. D. 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* 5:113-117.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1989. *Aves de México, Guía de Campo*. Diana. México D.F. 473 p.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of bird's breeding season. *Ibis* 112:242-255.
- Peterson, A. T., O. A. Flores-Villela, L. S. León-Paniagua, J. E. Llorente-Bousquets, M. A. Luis Martines, A. G. Navarro-Sigüenza, M. G. Torres-Chávez, y I. Vargas-Fernández. 1993. Conservation Priorities in Mexico: moving in the World. *Biodiversity Letters* 1:33-38.
- Piper, W. H. 1994. Courtship, population, nesting behavior, and brood parasitism in the Venezuelan Stripe-Backed Wren. *Condor* 96:654-671.
- Poulin, B., G. Lefebvre, y R. McNeil. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73:2295-2309.
- Powell, L. A., y M. G. Knutson. 2006. A Productivity model for parasitized multibrooded song birds. *Condor* 108:292-300.
- Proudfoot, G. A., D. A. Sherry, y S. Johnson. 2000. Cactus Wren (*Campylorhynchus brunneicapillus*), *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.).
- Puga-Vazquez, I. L. 2008. Relación de la anidación de *Uropsila leucogastra* con factores ambientales en Calakmul, Campeche, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Campeche. 57 p.
- Rabenold, K. N. 1984. Cooperative enhancement of reproductive success in Tropical Wren Societies. *Ecology* 65:871-885.
- Rabenold, K. N. 1990. Helping and communal breeding in birds. *Wilson Bulletin* 102: 563-565.
- Rabuffetti, F. L., y J. C. Reboreda. 2007. Early infestation by bot flies (*Philornis seguí*) decreases chick survival and nesting success in chalk-browed mockingbirds (*Mimus saturninus*). *Auk* 124:898-906.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante, y B. Milá. 1996. *Manual de Métodos de Campo para el Monitoreo de Aves Terrestres*. Gen.

- Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA : Southwest Research Station, Forest Service, U. S. Department of Agriculture. 44p.
- Rendell, W. B. y R. J. Robertson. 1994. Cavity-entrance orientation and nest-site use by secondary hole-nesting birds. *Journal of Field Ornithology* 65:27-35.
- Ricklefs, R. E. 1968. The survival rate of juvenile Cactus Wrens. *Condor* 70:388–389.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1–48.
- Ricklefs, R. E., y F. R. Hainsworth. 1969. Temperature regulation in nestling Cactus Wrens: development of homeothermy. *Condor* 70:121–127.
- Ricklefs, R., y G. Blomm. 1977. Components of avian breeding productivity. *Auk* 94:86–96.
- Robinson, T. R., W. D. Robinson, y E. C. Edwards. 2000. Breeding ecology and nest-site selection of songs wrens in Central Panama. *Auk* 117:345-354.
- Rodewald, A. D., y R. H. Yahner. 2001. Avian nesting success in forested landscapes: influence of landscapes composition, stand, and nest-patch microhabitat, and biotic interactions. *Auk* 118:1018-1028.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Salgado-Ortiz, J., P. P. Marra, T. S. Sillett, y R. J. Robertson. 2008. Breeding ecology of the Mangrove Warbler (*Dendroica petechia bryanti*) and comparative life history of the Yellow Warbler subspecies complex. *Auk* 125:402-410.
- Simons, L., y L. Simons. 1990. Experimental studies of nest-destroying behavior by Cactus Wren. *Condor*, 92: 855-860.
- Simons, L., y T. Martin. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the Cactus Wren. *Ecology* 71: 869-876.
- Simons, T. R., G. L. Farnsworth, y A. Shriner. 2000. Evaluating Great Smoky Mountains National Park as a population source for the Wood Thrush. *Conservation Biology* 14:1133–1144.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430–455.
- Skutch, A. F. 1985. Clutch size, nesting success and predation on nests of neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs* 36: 575-594.

- Skutch, F. 2001. Life history of the riverside wren. *Journal of Field Ornithology* 72:1-11.
- Snow, D. W., y B. K. Snow. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 49:1-39.
- Speiser, R., y T. Bosakowski. 1989. Nest site selection by northern goshawks in northern New Jersey and southeastern New York. *Condor* 89:387-394.
- Stanley, T. R. 2002. How many kilojoules does a Black-billed Magpie nest cost? *Journal of Field Ornithology* 73:292-297.
- Tarvin, K. A., y M. C. Garvin. 2002. Habitat and nesting success of blue jays (*Cyanocitta cristata*): importance of scale. *Auk* 119:971-983.
- Thompson, B. C. 2001. Nest succes is not an adequate comparative estimate of avian reproduction. *Journal of Field Ornithology* 72:527-536.
- Vinuela, J., and C. Sunyer. 1992. Nest orientation and hatching success of Black Kites (*Milvus migrans*) in Spain. *Ibis* 134:340-345.
- Weatherhead, P. J., y S. J. Sommerer. 2001. Breeding synchrony and nest predation in Red-winged Blackbirds. *Ecology* 82:1632-1641.
- Westneat, D. F. 1992. Nesting synchrony by female Red-winged Blackbirds: Effects on predation and breeding success. *Ecology* 73:2284-2294.
- Wikelski, M., M. Hau, y J. C. Wingfield. 2000. Seasonality of reproduction in a Neotropical rain forest bird. *Ecology* 81:2458-2472.
- Wunderle, J. M. Jr. 1982. The timing of the breeding season in the Bananaquit (*Coereba flaveola*) on the island of Grenada. *Biotropica* 14:124-131.
- Yanes, M., J. Herranz, J. Manrique, J. C. del Moral, y F. Suárez. 1996. La orientación de los nidos de passeriformes esteparios. *Acta Vertebrata* 24: 210-217.
- Young, B. E., M. Kaspari, y T. E. Martin. 1990. Species-specific nest selection by birds in ant-acacia trees. *Biotropica* 22:310-315.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, NJ.
- Zimmerman, D. A. 1957. Some remarks on the behavior of the Yucatan Cactus Wren. *Condor* 59: 53-58.
- Zwartjes, P. W., y S. E. Nordell. 1998. Patterns of cavity-entrance orientation by Gilded Flickers (*Colaptes chrysoides*) in cardon cactus. *Auk* 115:119-126.

BREEDING PHENOLOGY AND NESTING SUCCESS OF THE YUCATAN WREN IN
THE YUCATAN PENINSULA, MEXICO

JESUS VARGAS SORIANO^{1,4}, JAVIER SALGADO ORTÍZ², AND GRISELDA
ESCALONA SEGURA³

¹Centro de Estudios de Desarrollo Sustentable y Aprovechamiento de la Vida Silvestre, Universidad Autónoma de Campeche, Agustín Melgar s/n entre Juan de la Barrera y Calle 20. Colonia Buenavista, 24030. San Francisco de Campeche, Campeche, Mexico.

²Laboratorio de Ornitología, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.

³El Colegio de la Frontera Sur Unidad Campeche, Calle 10 No. 264 Colonia Centro, 24000. San Francisco de Campeche, Campeche, Mexico.

⁴Corresponding author: abucefalo@hotmail.com

Page proofs: send page proofs to corresponding author at the above e-mail address

ABSTRACT.—The Yucatan Wren (*Campylorhynchus yucatanicus*) is a highly restricted endemic species that inhabits the coastal scrub located at the northern portion of the Yucatan Peninsula. In this study, we describe for the first time the breeding phenology and nesting success of this endangered species. From April to September 2007 we searched and monitored nests from a population located at Celestún Biosphere Reserve. We found 232 nests of which only 110 (47%) were active at either incubation or nestling stages. Yucatan wrens initiated nest building in late April, but clutch initiation occurred until early June and lasted until the end of July, resulting in a breeding season of two months. Nests were found exclusively in both coastal scrub and the transition between this and mangrove forest. Eleven species of trees were used as nesting substrate, but only three included 75% of all nests found. Clutch size averaged 3 ± 1.5 eggs, with incubation and nestling periods averaging 16 ± 1.0 days, and 16.5 ± 1.9 days respectively. Mayfield estimates of daily survival rate for the incubation and nestling periods were 0.968 ± 0.005 , and 0.975 ± 0.005 respectively; with a nesting success of 46%. The average number of fledglings per successful nest was 2.5 ± 1.3 . Depredation was the main cause on nest mortality accounting for 54% of the active nests. Parental care was provided by both parents, however, participation of a third individual feeding nestlings was recorded in two nests, providing evidence for cooperative breeding.

Campylorhynchus yucatanicus is highly dependant on three species of trees that are present largely in undisturbed coastal scrub, thus, increasing human development on the coastal region of the Yucatan Peninsula represents a serious thread regarding the conservation of this highly habitat restricted species.

Description of life history traits and understanding of the causes and consequences of bird reproductive strategies are topics of great interest among avian ecologists (Skutch 1949, Martin 1987, Roff 1992). Information on life history traits and social systems is however, scarce or lacking for many bird species, especially for those of tropical latitudes (Martin 1996, 2004). In order to understand population dynamics and be able to predict responses of birds to for example habitat alteration, the estimation of productivity is the most important demographic parameter needed to describe the numerical fluctuations of populations in space and time (Donovan et al. 1995, Jehle et al. 2004, Powell and Knutson 2006). Three approaches have suggested to study bird productivity: 1) estimation of reproductive success (based on the number of individuals that survive and reproduce in the following reproductive cycle), 2) percentage of nests constructed by females per year (Ricklefs and Bloom 1977, Anders and Marshall 2005), and 3) nesting success (based on the number of individuals of a brood that survive until the end of the reproductive period as a fledgling). Estimation of reproductive success provides information on population dynamics, and therefore on the probabilities of species extinction or survival. However, both, reproductive success and proportion of nest constructed by females have been proved to be difficult to study due mainly to logistical limitations of following females during one or more reproductive periods, or as a result of not knowing the final destiny of individuals in time and space; particularly once they became independent from their parents, and disperse to new areas (Ricklefs and Bloom 1977). Instead, nests once found are relatively easy to follow and provide solid data on productivity. For this reason, nesting success has been used frequently to evaluate population changes in bird communities (Ricklefs and Bloom 1977,

Johnson and Shaffer 1990, Knadle et al. 2001, Jehle et al. 2004, Anders and Marshall 2005, Powell and Knutson 2006).

By monitoring nests, researchers are capable of determining not just nesting success, but also the factors that influence reproductive success, such as vegetation structure, depredation, nest parasitism, and climatic conditions (Hazler 2004, Martin et al. 2006). This kind of information is essential not only to understand the ecology of species, but important to suggest strategies in habitat conservation and management for particular species such as threatened, endangered and/or endemic species (Peterson et al. 1993, Brockhaus and Oetmann 1996, Jehle et al. 2004).-

In this study we describe for the first time the breeding phenology and nesting success of the Yucatan Wren (*Campylorhynchus yucatanicus*), an endemic and threatened species from the Yucatan Peninsula. The Yucatan Wren is found exclusively on the coastal portion of the Peninsula in the states of Campeche and Yucatan, where inhabits the thin line of coastal scrub (Peterson and Chalif 1989, Flores and Espejel 1994, Howell and Webb 1995). Up to date, information on the biology of the species has been limited mainly to general descriptions of distribution and habitat use as indicated in field guides (Peterson and Chalif 1989, Howell and Webb 1995). Information on breeding biology is largely anecdotic and based on observations made by Zimmerman (1957), who provided a brief description of the nest and behavior of individuals from a population at Sisal, Yucatan. Here we provide for the first time information on breeding seasonality, length of incubation and brooding periods, clutch size, parental care and nesting success. Additionally, we discuss the current and future scenario regarding conservation of the Yucatan Wren.

METHODS

Study Area.— The study was conducted during one breeding season (April to September 2007) at Ría Celestún Biosphere Reserve (RCBR) located in the northwestern portion of the Yucatan Peninsula, Mexico (20° 59' 33.72" N, 90° 31' 13.15" W), between the limits of the states of Campeche and Yucatan. The climate of the area has been described as warm semi-dry with rain occurring mainly during summer. Annual precipitation averages 750mm with a regime resulting in a drastic seasonality, with a dry season occurring from December to May and a wet season occurring from June to November. Mean annual temperature is 26.5°C with May being the warmest month (average 29 °C; CONANP 2000).

Various types of vegetation have been described at RCBR (see CONANP 2000), but coastal scrub, mangrove forest and flooded lowland forest are the most abundant. The coastal scrub shows two phases of development; the first one located just in front of the beach, integrated by clumps of shrubs where the main species are; bay cedar (*Suriana maritima*) and sea rosemary (*Tournefortia gnaphalodes*). The second phase corresponds to scrub located towards the interior of the dune, in a zone where the sand is better fixed and the timber line varies between 3 and 5 m height. The most common species in this zone are white tree (*Bravaisia berlanderiana*), *Thevetia gaumeri*, sea grape (*Coccoloba uvifera*), geiger tree (*Cordia sebestena*), black poison wood (*Metopium brownie*), *Sideroxylon americanum*, *Jacquinia aurantiaca*, *Caesalpinia vesicaria*, blackbead (*Pithecellobium keyense*), wild sage (*Lantana involucrata*), blacktorch (*Erithalis fruticosa*), mexican cotton (*Gossypium hirsutum*) and century plant (*Agave angustifolia*).

Mangrove forest, is abundant along the estuary and its represented by red mangrove (*Rhizophora mangle*), black mangrove (*Avicennia germinans*) and white

mangrove (*Laguncularia racemosa*) with trees ranging from 12 to 14 m height. Other species such as pickleweed (*Batis maritima*), and sea purslane (*Sesuvium portulacastrum*); together with numerous species of grasses (Cyperaceae and Gramineae); are also found along drainage channels forming patches known as logwood patches characterized by short trees ranging from 1,5 to 3 m height.

The flooded lowland forest its merged between the coastal scrub and the mangrove forest and its represented by logwood tree (*Haemataxylum campechianum*), milk tree (*Cameraria latifolia*), black poison wood (*Metopium brownie*), chicozapote (*Manilkara zapota*), gumbo limbo (*Bursera simaruba*), nance (*Byrsonima crassifolia*), black olive tree (*Bucida buceras*), ceiba tree (*Ceiba aesculifolia*), buttercup tree (*Cochlospermum vitifolium*), and button mangrove (*Conocarpus erectus*). Other vegetation types include Petenes, Tropical deciduous forest and Flooded grassland, but these are not common within our study site (Espejel 1984, Flores and Espejel 1994, Duran et al. 2000).

Nest searching and Monitoring.— We established line transects ranging from 4 to 6 km at each one of the three main vegetation types within the study area. Starting in April 2007, we visited each transect to locate wrens and nesting sites based on the presence of old nests. It has been documented that other wren species maintain year-round nests, apparently used as dorms (Robinson et al. 2000, Yáber and Rabenold 2002). Yucatan wrens appear to be no exception, as old nests were found along each transect and this was used as evidence of wren presence and as potential nesting site. We recorded each site within maps to facilitate nest searching in the following months. Each site was checked for nesting activity every third day with observations done throughout the mornings (06:30 to 12:00, Eastern Time) and afternoons (16:00 to 19:30), following the methods described by Martin and Geupel

(1993). We found new nests primarily by scanning trees along transects (Yucatan wrens use grasses for nest building and the yellow material is quite contrasting with the green background of trees used as nesting substrate). Additionally, we used parental behavioral cues; including the observation of birds carrying material for nest building, alarming calls of vigilant birds during both incubation and brooding, and parents delivering food to nestlings (Ralph et al. 1996). A small proportion of nests were found by accidentally flushing adults off the nest while walking. To determine habitat use, we recorded the number of nests found at each vegetation type and the species of trees used as nesting substrate were also identified.

To determine clutch initiation, length of incubation and brooding periods, and final nest fate we checked nests every 2–4 days until failure or success. When a transition was anticipated (hatching or fledging), we monitored nests daily. Yucatan wren nests are dome shape and bulky with a tubular entrance, so to determine nest contents, we used a fiberscope Provision model 960 to avoid damage to both, nests and contents. We considered a nest failed if all eggs or nestlings disappeared from the nest. We considered a successful nest if one or more young leaved the nest.

Statistical Analyses.— Daily nest survival probabilities and nesting success were calculated using the Mayfield method (Mayfield 1961, 1975). We used parametric statistics for variables when data met assumptions, alternatively, when data were not normally distributed or variances were not equal between test groups, we used nonparametric statistics. We report means \pm SD for all variables unless otherwise specified.

RESULTS

Timing of breeding.— We found a total of 232 nests throughout the breeding season. Of these, only 110 (47%) were active on the follow stages: laying (59), incubation (40), and nestling (11 nests). The remaining 122 (53%) nests were abandoned during the building stage. Yucatan Wrens started nest building in early April, but most nests were built in June (50%), and in descendent order: May (35%); July (13.5%); and April (1.3 %). The nests were building for both parents. The average time for nest building was 6 ± 1.5 days (range=4-8; n=149). Despite early nest building, clutch initiation started until June with the earliest clutch recorded on 11 June and the latest on 28 July for a breeding season extending for a period of barely two months (June to July). There was a time lag of 19 ± 8.5 days (range = 5-33; n= 24) between the end of nest building and the laying of first eggs. Old nests within territories were never used for breeding.

Clutch size, length of incubation and nestling periods.— Clutch size averaged 3 ± 1.5 (1-5 eggs; n=99 nests), but the majority of nests (49.5%) had four eggs. The proportion of nests with one egg was (10.1%), with two (18.2%), with three (21.2%) and five (1%). Yucatan wren typically laid one egg per day and females initiated incubation with the laying of the last egg. The incubation period averaged 16 ± 1.0 days (range = 15-17; n= 47). The earliest hatching date was June 28, and the latest August 11. Hatching was synchronous as all eggs within individual broods hatched within 24hrs after hatching of the first egg.

Yucatan Wren nestlings fledged on average 16.5 ± 1.9 days after hatching (range =14-19; n=51). The average number of young fledged per successful nest

was 2.5 ± 1.3 (1–4 young; $n=51$). The earliest date of fledgling was July 14 and the latest on August 23.

Parental care.— Incubation feeding was never observed in Yucatan wrens. At all nests observed ($n=51$) for parental care, both parents fed nestlings. The average number of feeding visits made per hour by both parents combined was 7 ± 1.6 (range 5–9 visits). In two nests, we recorded the presence of a third adult individual feeding the young, confirming the existence of cooperative breeding in this species. After leaving the nest, fledglings remained close to the nesting site for two to three days and both parents continue providing care to fledglings, independently of the number fledged.

Nesting success.— The Mayfield estimate of daily survival for incubation period was 0.968 ± 0.005 , and for nestling period was 0.975 ± 0.005 . Nesting success was 46%. Nest depredation was the only cause responsible of nest failure, accounting for the loss of 54% of all active nests. We found no evidence of brood parasitism by cowbirds on Yucatan wrens. Ectoparasites (Diptera: Muscidae), were observed in 20 juveniles out of seven nests, but no mortality was documented by this cause.

Habitat use and nesting substrate.— Of the 232 nests found, 150 (65%) were located in coastal scrub, while the remaining 82 (35%) were in the flooded lowland forest (between coastal scrub and mangrove forest). Yucatan wrens used 11 species of trees as nesting substrate (Fig. 1), however only three species, button mangrove (*Conocarpus erectus*), *Sideroxylon americanum*, and blackbead (*Pithecellobium keyense*) included 75% of all nests found (Fig. 1).

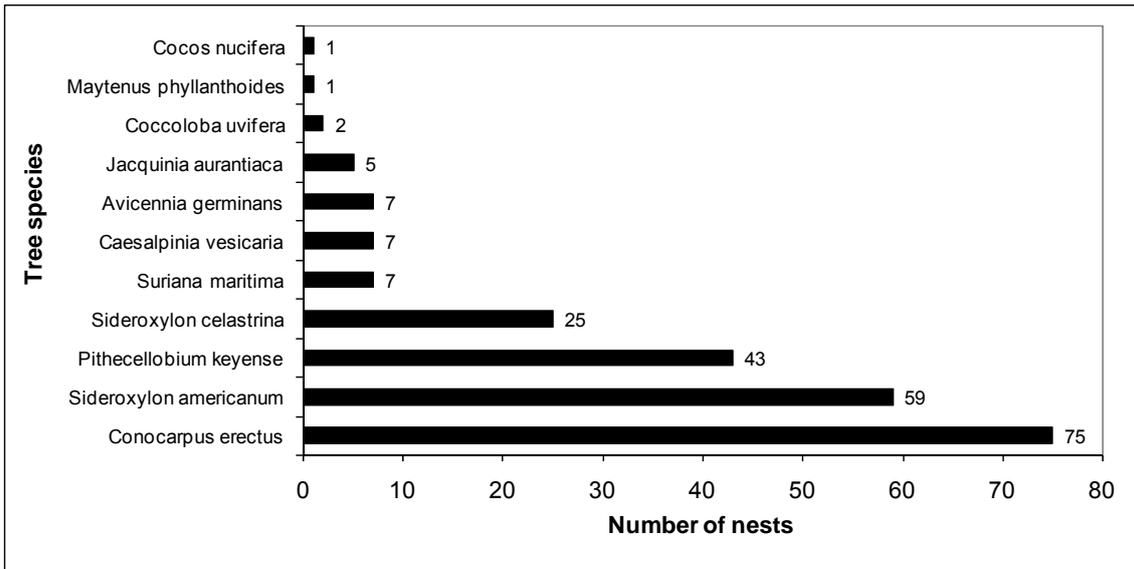


FIG. 1. Tree species used by Yucatan Wrens as nesting substrate at Ria Celestún Biosphere Reserve, Yucatan, Mexico.

DISCUSSION

A general consensus from tropical avian phenology studies is that the onset of breeding of tropical birds is closely dependent on the seasonal distribution of rains (Snow and Snow 1964, Boag and Grant 1984, Bancroft et al. 2000, Ahumada 2001, Tarrow and McNeil 2003). As such, it has been suggested that rainfall may be a primary stimulus for reproductive activity in tropical birds, especially in arid habitats where good environmental conditions are unpredictable (Immelmann 1971, Wunderle 1982, Boag and Grant 1984). Also it has been suggested that, rather than rainfall itself, reproductive activity, is driven indirectly through the effects of rainfall on plant phenology that, in turn, influences food supply (Poulin et al. 1992, Bancroft et al. 2000, Ahumada 2001).

At Celestún, where changes in seasonality are quite contrasting from dry to wet season, we found that Yucatan Wren's breeding season was quite seasonal, occurring over a period of about three months (May-July). Nest building started

during the late portion of the dry season in late April; however, clutch initiation was not recorded until June, suggesting that initiation of breeding is closely related to the seasonal occurrence of rainfall. On the other hand however, we found that there was a time lag response that averaged 20 days from the end of nest building to the laying of the first egg, suggesting that complex factors other than rain are involved on stimulating the timing of breeding of Yucatan wrens. In temperate birds for example, reproduction is initiated at a predictable time of the year, and this regularity in breeding is considered to be controlled by changes in photoperiod (Gwinner 1986, 1996). Although photoperiod can stimulate a certain level of gonadal development, it is also thought that proximate factors such as food are required to bring the gonads to full functional maturity (Gwinner 1986, Hau et al. 2000). As such, in addition to photoperiod, the timing of breeding of temperate zone birds has been also found to coincide with annual peaks in food availability (Lack 1954, Perrins 1970).

At seasonal tropical environments arthropod levels have been demonstrated to be higher during the rainy season (Janzen 1973, Wolda 1982). Such a relationship predicts that birds should breed during the rainy season, when food resources peak in abundance; and this has been the case in environments with similar conditions than those at Celestún (see Poulin et al. 1992). Because of logistical limitations, we were not able to measure seasonal fluctuations of arthropod abundance; nonetheless we strongly suspect that the delay response in egg laying in Yucatan Wrens is the result of waiting until food resources were in optimal levels to support raising offspring. In support of this assumption, Salgado-Ortiz et al. (2008) conducted a study on the breeding ecology of the Mangrove Warbler (*Dendroica petechia bryanti*) in the same locality of our study at Celestún, reporting significant annual variability in the timing of breeding (JSO unpub. data) also found that peaks in arthropod levels

coincided with the time when parents were raising offspring, providing evidence for the role of food in the timing of reproduction on this species. This could also be the case for Yucatan Wrens, but this requires further confirmation.

Clutch initiation in Yucatan Wrens was first recorded in June and lasted until the end of July with no evidence of second nesting attempts after either, failure or success. As such, clutch initiation extended over a period of barely two months, a period similar to that recorded for the Cactus Wren (*Campylorhynchus brunneicapillus*) in Arizona (Simons and Martin 1990), but shorter than that of the Stripe-Backed Wren (*Campylorhynchus nuchalis*) in Venezuela (Piper 1994). The striking differences on the duration of the breeding season between the Yucatan and Striped-Backed Wrens, may be explained by the fact that the flooded savanna where the second species inhabits, remains relatively wet weeks after the arrival of heavy rains, and this presumably results in food being available for a longer period, that in turn ensures the possibility of more nesting attempts after failure or success.

Average clutch size of Yucatan Wrens nests was three eggs, a number that contrast with previous reports that describe a clutch size of two eggs clutch for tropical birds (Skutch 1985). Yucatan Wren's clutch size was similar to that of the Cactus Wren (4 eggs) in Arizona (Simons and Simons 1990), and slightly larger than that of the Rufous Napped Wren in Costa Rica (3 eggs). Larger clutch size of the Yucatan Wren fits the latitudinal trend of larger clutches towards higher latitudes (Martin 1996). On the other hand, it is well known that birds that nest in tree cavities or have dome shaped nests usually have larger clutch size than those species having open cup nests (Martin 1988). Open cup nesters at Celestún such as the Mangrove Warbler, Tropical Mockingbird, Red-winged Blackbird, and White-lored Gnatcatcher have average clutches of three eggs, with two egg clutches being

common in other species such as the Mangrove Vireo and Ruddy-ground and White-winged Doves (Salgado-Ortiz pers. com).

Yucatan Wren's incubation period averaged 16 days, being similar to that of the Cactus Wren, however the start of incubation was different, starting with the laying of the last egg in the Yucatan Wren in contrast to the first egg in Cactus Wrens (Farley and Stuart 1994). It is possible that Yucatan Wren begins the incubation at the end of laying the last egg to synchronize the hatching and makes the post-hatching more efficient. However, this difference could be attributed to the drastic environmental conditions occurring at arid desert habitats (Mezquida 2004). Cactus Wrens start breeding in March (Simmons and Martin 1990) coinciding with the frequent flux of cold fronts from the north, that in turn results in extreme weather conditions, specially drastic changes of temperatures throughout the day. With such extreme changes of temperature, early incubation results as a local adaptation to protect their eggs from drastic weather changes (Hansell 2000).

Parental care was provided by both parents, but thanks to the video cameras, we were able to confirm the existence of cooperative breeding in three nests. Unfortunately due to logistic limitations we were not able to capture and color-band individuals and this limited our ability to determine whether cooperative breeding was present in all the nests. Moreover, Yucatan Wrens do not show sexual dimorphism (Howell and Webb 1995), making it difficult to recognize whether other individuals in addition to parents participated in nestling care. Austad and Rabenold (1986) and Rabenold (1990), mentioned that cooperative breeding has been documented in nine of the thirteen species of the *Campylorhynchus* genus, being the Yucatan Wren one of the species of which this type of breeding had not been documented. Arnold and Owens (1998, 1999) also mentioned that generally the descendants of the

reproductive pair are the ones that cooperate in feeding and protection of chicks. In our study, due to the lack of individual identification, and the restriction of the study to only one breeding season, it was not possible to confirm whether the assistants in the nests were previous nest offsprings. Due to the limited data, it is necessary that future studies include a marked population to determine the amplitude of this conduct on the Yucatan Wren.

Depredation was the main cause of failure of Yucatan Wrens nests. The 54% nest loss appears to be relatively less than the percentage (65-80%) reported for tropical birds as a group (Stutchbury and Morton 2001). It is a well accepted notion that nest depredation is usually higher in open cup nests than in closed nests (Collias and Collias 1984, Martin 1995, Auer et al. 2007). Also, it has been reported that the construction of various nests in clumps reduces the probability of depredation, and thus, reproductive success is greater (Bowman and Harris 1980, Martin 1993). Yucatan Wrens have dome shaped nests and built several nests in the same tree. Although we did not study the effect of clumped nests, this behavior could explain the lower depredation rate in Yucatan Wrens compared to that (67-88%) of the Mangrove Warblers nesting in the same area (Salgado-Ortiz et al. 2008).

Higher nesting success in Yucatan Wrens is also supported by the fact that Mayfield estimate of daily survival rate (0.978) was higher than that reported for the Mangrove Warbler (0.950) in the same area (Salgado-Ortiz et al. 2008), but similar to that reported for Cactus Wrens (0.99; Ricklefs 1968).

The construction of several nests in clumps appears to be a widespread behavior pertaining the Troglodytidae family (Márquez-Valdelamar 1998). The construction of more than one nest its an strategy known as “dummy” nests, intended to reduce depredation and increase the chances of adult survival (Márquez-

Valdelamar 1998, Robinson et al. 2000, Puga-Vazquez 2008). Robinson et al., (2000) demonstrated that only half of the nests constructed by Song Wren (*Cyphorhinus phaeocephalus*) a species within the Troglodytidae family were used for reproduction, while the others were constructed as a way to confuse nest predators. In our study, Yucatan Wrens did not use 53% of the total new nests found over the breeding season. While some nests were destroyed during the building stage by other individuals of the same species or unidentified predators, few others were finished, but remained without being used for reproduction, supporting the “dummy” anti-predator strategy. This is an issue that remains to be confirmed in future studies.

Yucatan Wrens nested exclusively within coastal scrub and the transitional zone between this and mangrove forest. This vegetation zone extends over a distance less than 1km from the beach towards the interior. Within this area, Yucatan Wrens used 11 species of trees as nesting substrate, but only three species accounted for 75% of the total nests found; with buttonwood mangrove (*Conocarpus erectus*) being the single most used tree. This trend indicates that Yucatan Wrens are not just highly habitat restricted, but are also highly specialized in choosing their nesting substrate. Previous studies have shown that other species within the Troglodytidae family construct their nests mainly in trees with thorns, particularly of the genus *Acacia*. It has been hypothesized that the use of this kind of plants as nesting substrate is intended for better protection of the nests against predators (Young et al. 1990, Márquez-Valdelamar 1998, Skutch 2001). The same has been suggested for Cactus Wrens, which uses cactus (*Opuntia sp*) as nesting substrate (Facemire et al. 1990). In contrast, at Celestún, Yucatan Wrens used buttonwood mangrove (*Conocarpus erectus*) and *Pithecellobium keyense* as the main nesting

substrate despite that these two tree species are thorn lacking. Although several thorny species are found in the coastal scrub, we believe that the higher use of buttonwood mangrove as nesting substrate it's a reflect, first of the greater abundance of these species within the preferred nesting habitat and secondly the result of the greater foliage surface as compared to other tree species found in the same area. Support for this idea has been shown in previous studies concluding that nesting success is related to foliage density (Holway 1991, Liebezeit and George 2002).

In this study, we found that Yucatan Wrens are not locally rare, however they are both highly habitat restricted and highly specialized in their nesting substrate. Unfortunately, buttonwood mangrove is a tree species that is highly used as firewood by local people and this is drastically reducing the nesting substrate. Moreover, current human population increase in combination with increasing land development resulting from tourist industry demand in the coastal area is a serious thread that should receive priority attention to plan the future conservation of the Yucatan Wren and its habitat.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Victor Nah Chin for its valuable help in the field; Rodolfo Noriega Trejo, Ricardo E. Góngora Chín, and Rodolfo Collí Díaz, for their valuable help in plant identification. DUMAC, A.C., research field station and authorities form Celestún Biosphere Reserve provided logistic support. The study was supported financially by El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), and the National Council of Science (CONACyT scholarship 225107, and SNI 21467). The study was conducted under the research permit DGVS-SEMARNAT (OFICIO NÚM. SGPA/DGVS/03757/06).

LITERATURE CITED

- Ahumada, J. A. 2001. Comparasion of the reproductive biology of two Neotropical wrens in an unpredictable environment in northeastern Colombia. *Auk* 118:191-210.
- Anders, A. D., and D. M. R. Marshall. 2005. Increasing the accuracy of productivity and survival estimates in assessing landbird population status. *Conservation Biology* 19:66–74.
- Arnold, K. E., and I. P. F. Owens. 1998. Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265:739–745.
- Arnold, K. E., and I. P. F. Owens. 1999. Cooperative breeding in birds: the rol of ecology. *Behavioral Ecology* 10: 465-471.
- Auer, S. K., R. D. Bassar, J. J. Fontaine, and T. E. Martin. 2007. Breeding biology of Passerines in a subtropical montane forest in Northwestern Argentina. *Condor* 109:321-333.
- Austad, S. N., and K. N. Rabenold. 1986. Demography and the evolution of cooperative breeding in the Bicolored Wren, *Campylorhynchus griseus*. *Behaviour* 97: 308-324.
- Bancroft, G. T., R. Bowman, and R. J. Sawicki. 2000. Rainfall, fruiting phenology, and the nesting season of White-crowned Pigeons in the upper Florida Keys. *Auk* 117:416-426.
- Boag, P. R., and P. R. Grant. 1984. Darwin´s Finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos: breeding and feeding ecology in a climatically variable environment. *Ecological Monographs* 54: 463-489.
- Bowman, G. B., y L. D. Harris. 1980. Effect of spatial heterogeneity on ground-nest predation. *Journal of Wildlife Management* 44:806–813.

- Brockhaus, R., and A. Oetmann. 1996. Aspects of the documentation of in situ conservation measure of genetics resources. *PGR Newsletter* 108:1-16.
- Collias, N. E., and E. C. Collias. 1984. *Nest building and bird behavior*. Princeton University Press. 336 p.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún. 191 p.
- Donovan, T. M., F. R. Thompson III, J. Faaborg, and J. R. Probst. 1995. Reproductive success of migratory birds in habitat sources and sinks. *Conservation Biology* 9:1380–1395.
- Durán, R., G. Campos, J. C. Trejo, P. Simá, F. May-Pat, and M. Juan-Qui. 2000. Listado Florístico de la Península de Yucatán. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán A. C. 259 p.
- Espejel, I. 1984. La vegetación de las dunas costeras de la península de Yucatán. I. Análisis florístico del estado de Yucatán. *Biótica* 9:183-210.
- Facemire, C. F., M. E. Facemire, and M. C. Facemire. 1990. Wind as a factor in the orientation of entrances of cactus wren nests. *Condor* 92:1073-1075.
- Farley, G., and J. Stuart. 1994. Atypical nesting sites of the Cactus Wren. *Texas Journal of Science* 46: 193-195.
- Filliater, T. S., R. Breitwisch, and P. M. Nealen. 1994. Predation on northern cardinal nests: does choice of nest site matter? *Condor* 96:761–768.
- Flores, J. S., and I. Espejel. 1994. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán. 136 p.
- Gwinner, E. 1986. Circannual rhythms. Endogenous anual clocks in the organization of seasonal processes. *Zoophysiology Series*, 18. Springer Verlag, New York.

- Gwinner, E. 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration. *Journal of Experimental Biology* 199: 39-48.
- Hansell, M. 2000. Bird nest and construction behaviour. Cambridge University Press. 280 p.
- Hau, M., M. Wikelski, and J. C. Wingfield. 2000. Visual and nutritional food cues fine-tune timing of reproduction in a Neotropical rainforest bird. *Journal of Experimental Zoology* 286:494–504.
- Hazler, K. R. 2004. Mayfield logistic regression: a practical approach for analysis of nest survival. *Auk* 121:707-716.
- Holway, D. A. 1991. Nest-site selection and the importance of nest concealment in the Black-throated Blue Warbler. *Condor* 93:575–581.
- Howell, S., and S. Webb. 1995. A Field Guide to the Birds of México and Northern Central America. Oxford University Press. NY. 851 p.
- Immelmann, K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. Pages 342-391 *in* *Avian Biology, Volume I* (D. S. Farner, and J. R. King, Editors). Academic Press, New York.
- Janzen, D. H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of season, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54:687-708.
- Jehle, G., A. A. Yackel Adams, J. A. Savidge, and S. K. Skagen. 2004. Nest survival estimation: a review of alternatives to the Mayfield Estimator. *Condor* 106: 472-484.
- Johnson, D. H., and T. L. Shaffer. 1990. Estimating nest success: when Mayfield wins. *Auk* 107:595–600.
- Knadle, G. E., D. L. Brubaker, and K. S. Brubaker. 2001. Nest success is not an adequate comparative estimate of avian reproduction. *Journal of Field Ornithology* 72:527–536.

- Lack, D. 1954. The evolution of reproductive rates. Pages 143–156 in *Evolution as a Process* (J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford, Editors). London, United Kingdom.
- Liebezeit, J. R., and T. L. George. 2002. Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the dusky flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104:507–517.
- Márquez-Valdelamar, L. 1998. *Monografías de las especies mexicanas de la familia Troglodytidae (aves)*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. 260 p.
- Martin, T. E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453–487.
- Martin, T. E. 1988. Nest placement: implications for selected life-history traits, with special reference to clutch size. *American Naturalist* 132:900–910.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites: new perspectives on old patterns. *Bioscience* 43:523–532.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecology Monographs* 65:101–127.
- Martin, T. E. 1996. Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *Journal of Avian Biology* 27:263–272.
- Martin, T. E. 2004. Avian life-history evolution has an eminent past: does it have a bright future? *Auk* 121:289–301.
- Martin, T. E., and G. R. Geupel. 1993. Protocols for nest monitoring plots: locating nests, monitoring success, and measuring vegetation. *Journal of Field Ornithology* 64:507–519.

- Martin, T. E., R. D. Bassar, S. K. Bassar, J. J. Fontaine, P. Lloyd, H. A. Mathewson, A. M. Niklison, and A. Chalfoun. 2006. Lifehistory and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60:390–398.
- Mayfield, H. F. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin* 73:255–261.
- Mayfield, H. F. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87:456–466.
- Mezquida, E. T. 2004. Patrones de orientación de los nidos de Passeriformes en una zona árida del Centro-Oeste de Argentina. *Ornitología Neotropical* 15:145-153.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of bird's breeding season. *Ibis* 112:242-255.
- Peterson, R. T., and E. L. Chalif. 1989. *Aves de México, Guía de Campo*. Diana. México D.F. 473 p.
- Peterson, A. T., O. A. Flores-Villela, L. S. León-Paniagua, J. E. Llorente-Bousquets, M. A. Luis Martines, A. G. Navarro-Sigüenza, M. G. Torres-Chávez, and I. Vargas-Fernández. 1993. Conservation Priorities in Mexico: moving in the World. *Biodiversity Letters* 1:33-38.
- Piper, W. H. 1994. Courtship, population, nesting behavior, and brood parasitism in the Venezuelan Stripe-Backed Wren. *Condor* 96:654-671.
- Poulin, B., G. Lefebvre, and R. McNeil. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology* 73:2295-2309.
- Powell, L. A., and M. G. Knutson. 2006. A Productivity model for parasitized multibrooded song birds. *Condor* 108:292-300.
- Puga-Vazquez, I. L. 2008. Relación de la anidación de *Uropsila leucogastra* con factores ambientales en Calakmul, Campeche, México. Tesis de licenciatura,

Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Campeche. 57 p.

- Rabenold, K. N. 1984. Cooperative enhancement of reproductive success in Tropical Wren societies. *Ecology* 65: 871-885.
- Rabenold, K. N. 1990. Helping and communal breeding in birds. *Wilson Bulletin* 102: 563-565.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante, and B. Milá. 1996. *Manual de Métodos de Campo para el Monitoreo de Aves Terrestres*. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA : Southwest Research Station, Forest Service, U. S. Department of Agriculture. 44p.
- Ricklefs, R. E. 1968. The survival rate of juvenile Cactus Wrens. *Condor* 70:388–389.
- Ricklefs, R., and G. Bloom. 1977. Components of avian breeding productivity. *Auk* 94:86–96.
- Robinson, T. R., W. D. Robinson, and E. C. Edwards. 2000. Breeding ecology and nest-site selection of songs wrens in Central Panama. *Auk* 117:345-354.
- Roff, D.A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Salgado-Ortiz, J., P. P. Marra, T. S. Sillett, and R. J. Robertson. 2008. Breeding ecology of the Mangrove Warbler (*Dendroica petechia bryanti*) and comparative life history of the Yellow Warbler subspecies complex. *Auk* 125:402-410.
- Simons, L. S., and L. H. Simons. 1990. Experimental studies of nest-destroying behavior by Cactus Wrens. *Cooper Ornithological Society* 92:855-860.
- Simons, L. S., and T. E. Martin. 1990. Food limitation of avian reproduction: an experiment with the Cactus Wren. *Ecology* 71:869-876.

- Snow, D. W., and B. K. Snow. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land-birds. *Zoologica* 49:1-39.
- Skutch, A. F. 1949. Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430–455.
- Skutch, A. F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithological Monographs* 36:575-594.
- Skutch, F. 2001. Life history of the riverside wren. *Journal of Field Ornithology*. 72:1-11.
- Stutchbury, B. J. M., and E. S. Morton. 2001. Behavioral ecology of Tropical birds. Academic Press. London, United Kingdom.
- Tarraoux, A., and R. McNeil. 2003. Influence of rain on the breeding and molting phenology of birds in a thorn woodland of northeastern Venezuela. *Neotropical Ornithology* 14:371-380.
- Wolda, H. 1982. Seasonality of Homoptera on Barro Colorado Island. Pages 319-330 in *The ecology of a Tropical Forest: seasonal rhythms and long-term changes* (E. G. Leigh, Jr., A. S. Rand, and D. M. Windsor, Editors). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- Wunderle, J. M. Jr. 1982. The timing of the breeding of the breeding season in the Banaquit (*coereba falveola*) on the island of Grenada. *Biotropica* 14:124-131.
- Yáber, M. C., and K. N. Rabenold. 2002. Effects of Sociality on Short-Distance, Female-Biased Dispersal in Tropical Wrens. *Journal of Animal Ecology* 71:1042-1055.
- Young, B. E., M. Kaspari, and T. E. Martin. 1990. Species-specific nest selection by birds in ant-acacia trees. *Biotropica* 22:310-315.

Zimmerman, D. A. 1957. Some remarks on the behavior of the Yucatan Cactus
Wren. Condor 59: 53-58.