



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Influencia de la variabilidad ambiental natural y antrópica sobre las aves acuáticas en humedales del Río Paraná Inferior

Quiroga, Virginia Mariela

Doctor en Ciencias Naturales

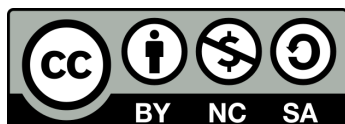
Dirección: Ronchi Virgolini, Ana Laura

Co-dirección: Segura, Luciano Noel

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2018

Acceso en:

<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20180418001575>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



TESIS DOCTORAL

INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL
NATURAL Y ANTRÓPICA SOBRE LAS AVES
ACUÁTICAS EN HUMEDALES DEL RÍO PARANÁ
INFERIOR

Lic. Virginia Mariela Quiroga

Directores: Dra. Ana Laura Ronchi Virgolini
Dr. Luciano Noel Segura

2018

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores que me acompañaron y guiaron para llevar a cabo este trabajo de investigación, sin ellos no hubiera sido posible: Ana Laura Ronchi Virgolini, Martjan Lammertink y Luciano Segura. Lau, gracias por ayudarme incansablemente durante todo este tiempo, por ser mi guía a cada instante, por enseñarme desde mi comienzo en la Facultad a apreciar las aves; por estar predispuesta ante cualquier duda que tuve, sea la hora que sea y por alentarme en los momentos difíciles. Martjan gracias por guiarme en este trabajo de investigación, por tus sabios aportes hacia la ciencia y por acompañarme siempre que pude en lo que yo necesitaba. Luciano gracias por tu sabiduría, por tus incasables sugerencias que siempre fueron de gran ayuda y gracias por estar siempre dispuesto a responder cualquier duda. Nuevamente, muchas gracias a los tres, son excelentes personas y gracias por estar a mi lado en esta gran tarea.

Agradezco a Rodrigo Lorenzón por sus valiosas sugerencias y aportes a lo largo de este trabajo. Por su persistencia ante mis dudas en estadística, por sus sabias opiniones a la hora de debatir diferentes procesos aplicados en este trabajo.

A todos los que me acompañaron al campo! Matias Bitz, Ivan Reisenauer, Mariano Marsico, Virginia Piani, Marcia Gallo, Valentin Zulpo, Carlos Bustamante y Pamela Pairo. Gracias por la buena onda, por la predisposición, por ayudarme siempre que pudieron, por aguantarse frío, calor y mosquitos. Fueron los que se bancaron mojarse, llenarse de barro, los viajes de camioneta, las madrugadas que tanto costaban y ustedes siempre le pusieron el pecho. Les agradezco enormemente haber estado acompañada por ustedes en esta aventura. Hicieron los viajes más llevaderos y las horas más divertidas.

Agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y al Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP) por haberme dado la posibilidad de realizar mi carrera de Doctorado mediante una beca doctoral. Agradezco al personal del Centro, tanto administrativo como técnicos e ingenieros por estar siempre ante cualquier duda que me surgía.

A la Delegación Regional Diamante de la Administración de Parques Nacionales por permitirme trabajar en el Parque Nacional Pre-Delta. Especialmente a los Guardaparques por estar siempre a disposición para acompañarme al campo.

Agradezco a Polo Reinoso, a su mujer Silvia y a su familia por recibirme en su casa. Particularmente a Polo, por acompañarme en las salidas al campo, por llevarme a los lugares maravillosos en donde hice mis conteos de aves, por enseñarme la vida en la isla y por tratarme como si fuera parte de su familia. Infinitamente agradecida por su predisposición ante mis llamados para ir a la isla.

A Luis, de Las Cuevas y a Don Sosa, que también formaron parte de mis salidas al campo en lancha llevándome a los sitios de muestreo y haciéndome conocer los secretos del cauce del río. Gracias por sus sabias recomendaciones

A Raúl D'Angelo por llevarme a los lugares de muestreo y por sabios aportes y por cuidar la integridad del becario.

A mis compañeros de trabajo que siempre le pusieron buena onda a todo, las charlas de pasillo, los chistes..... Agradezco que estemos siempre ayudándonos y tratando de aportar en conjunto lo que alguno necesite. Agradezco su solidaridad y su paciencia para aguantar mis días malos.

A mis amigas Eve y Ari que siempre me dieron aliento, me escucharon y me acompañaron en esta etapa de mi vida, las adoro y aunque cada una tenga trabajos distintos, rubros opuestos y horarios cambiados, nos complementamos y hacemos que cada vez que nos juntamos valga la pena. Gracias!!!

Agradezco infinitamente a cada uno de los integrantes de mi familia por confiar en mí, por preocuparse, por estar pendientes, por cuidarme en todo momento y hasta en la distancia. Gracias a todos por ser tan unidos y crear una fortaleza familiar en donde nos sentimos seguros y contenidos, nosotros, los que estamos afuera, estudiando o trabajando lejos del círculo familiar.

Gracias especialmente a mi Mamá y a mi Papá por estar de acuerdo en mi decisión de irme a estudiar lejos de casa y por dejarme volar. Por apoyarme en todo momento, por darme todo el amor del mundo, por confiar en mí, por enseñarme a perseverar y a esforzarme para dar lo mejor posible de mí en todo momento. Gracias por enseñarme valores tanto en lo material como en lo sentimental, por mostrarme que con responsabilidad y constancia se pueden lograr grandes cosas. Gracias por dejarme seguir mis sueños, seguir creciendo y lograr mis metas. Gracias infinitamente a los dos.

A mi familia

CONTENIDO

RESUMEN	8
ABSTRACT	11
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	14
1. INTRODUCCIÓN	15
2. OBJETIVO GENERAL	19
2.1. Objetivos específicos	19
3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	20
CAPÍTULO II. MATERIALES Y MÉTODOS	21
1. ÁREA DE ESTUDIO	22
1.1. Características del ambiente	23
1.2. Características de las áreas de muestreo	26
Área Protegida	26
Área Intermedia	28
Área No-Protegida	29
1.3. Caracterización de los sitios de muestreo	31
1.4. Dinámica hidrológica durante el periodo de estudio	32
2. DISEÑO Y MÉTODO DE MUESTREO DE AVES	35
CAPÍTULO III. ANÁLISIS COMPARATIVO DE LOS ENSAMBLES DE AVES ACUÁTICAS ENTRE HUMEDALES FLUVIALES PRTEGIDOS Y NO-PROTEGIDOS	40
1. INTRODUCCIÓN	41
2. MATERIALES Y MÉTODOS	43
2.1. Diseño y método de muestreo	43
2.2. Análisis de datos	43
2.2.1. Estatus de residencia	43
2.2.2. Clasificación de las especies según la presión cinegética	44
2.2.3. Composición de los gremios tróficos	44
2.2.4. Comparación espacial entre las tres áreas de los ensambles	45
2.2.5. Comparación espacio-temporal de los ensambles	47
3. RESULTADOS	49
3.1. Resultados generales	49
3.2. Variación espacial entre las tres áreas	57

3.2.1. Variación espacial de la estructura de los ensambles	57
3.2.2. Variación espacial de la composición específica de los ensambles	62
3.2.3. Variación espacial de la composición de los gremios entre las tres áreas	65
3.3. Variación espacio-temporal de los ensambles de aves	65
3.3.1. Variación espacio-temporal de la estructura de los ensambles de aves	65
3.3.2. Variación espacio-temporal de los gremios tróficos	70
4. DISCUSIÓN	75
4.1. Contextualización regional de la diversidad de aves acuáticas	75
4.2. Estructura y composición trófica de los ensambles de aves acuáticas	76
4.3. Variación de los ensambles de aves entre las Áreas Protegidas y No-Protegidas	76
4.4. Variación espacio-temporal de los ensambles de aves	79
4.5. Variación espacio-temporal de la estructura de los gremios entre las tres áreas	80
CAPÍTULO IV. VARIACIÓN DE LOS ENSAMBLES DE AVES ACUÁTICAS EN FUNCIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES NATURALES Y ANTRÓPICAS	82
1. INTRODUCCIÓN	83
1.1. Factores naturales	83
1.2. Factores antrópicos	84
1.3. Influencia conjunta de factores naturales y antrópicos	86
2. MATERIALES Y MÉTODOS	88
2.1. Diseño y método de muestreo	88
2.2. Análisis de datos	88
2.2.1. Comparación de las unidades ambientales entre las tres áreas	88
2.2.2. Variación de la estructura de los ensambles en función de las variables ambientales	88
2.2.3. Variación de las categorías de uso cinegético en función de las áreas y de las variables ambientales	89
3. RESULTADOS	89
3.1. Variación de las unidades ambientales entre las áreas	89
3.2. Influencia de las variables ambientales sobre la estructura de los ensambles	90
3.3. Variación de las categorías de uso cinegético en función de las áreas y de las variables ambientales	94

4. DISCUSIÓN	98
4.1. Variación de las unidades ambientales entre las áreas	98
4.2. Influencia de las variables ambientales sobre la estructura de los ensambles	99
4.3. Variación de las categorías de uso cinegético en función de las áreas y de las variables ambientales	101
4.4. Consideraciones generales	102
CAPÍTULO V. CONCLUSIÓN GENERAL	104
BIBLIOGRAFÍA	110
APÉNDICE I	128
APÉNDICE II	133

INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL NATURAL Y ANTRÓPICA SOBRE LAS AVES ACUÁTICAS EN HUMEDALES DEL RÍO PARANÁ INFERIOR

RESUMEN

Los humedales se hallan entre los ecosistemas más productivos y de mayor importancia ecológica del planeta ya que proporcionan hábitats para el mantenimiento de la biodiversidad y además ofrecen una gran variedad de bienes y servicios para el hombre. Por este motivo gran parte de los humedales ha sufrido y sufre, a nivel mundial, importantes procesos de lotación intensiva. Debido a esto, estudiar como influye la perturbación antrópica sobre la biota, representa un punto de partida para evaluar la importancia de los ambientes naturales. Cabe destacar que las áreas protegidas, representan sitios control de importancia central para comprender como las diferentes prácticas antropogénicas pueden afectar a la biodiversidad. Particularmente, el grupo de las aves, está expuesto a las intervenciones antrópicas debido a que son utilizadas para la actividad cinegética y también generan respuesta ante diferentes perturbaciones tanto naturales como las inducidas por otras actividades humanas. Hasta el momento, el interés por los sistemas fluviales en los estudios ornitológicos se ha visto reflejado principalmente, en cómo las aves responden a las características ambientales de estos sistemas y, en menor medida, a cómo se ven afectadas por factores antrópicos. No obstante, aún no se ha abordado la influencia conjunta de variables naturales y antrópicas, lo que puede ser particularmente importante en estos sistemas fluviales. Por lo tanto, estudiar si existen diferencias de los ensambles de aves acuáticas entre las áreas protegidas y no protegidas tanto en términos de estructura y composición de especies como a nivel de gremios tróficos, puede ser determinante para establecer cuáles variables dentro del sistema fluvial son las que pueden afectar a las aves acuáticas y por tanto deben ser especialmente tenidas en cuenta a la hora de determinar y evaluar el impacto de las actividades antrópicas así como para establecer cuál es el papel de las áreas protegidas y cómo éste puede ser mejorado (e.g., incrementando la superficie). De esta manera, considerar la influencia de las distintas variables de manera conjuntamente es un punto de partida importante para conocer como las diferentes especies de aves responden según sus características ecológicas y así poder incorporar medidas de manejo y conservación de los humedales del río Parana Inferior. Para esto se ubicaron 11 sitios de muestreo en cada área (Área Protegida, Área No-Protegida y Área Intermedia). Todos los ambientes muestreados

presentaron una fisonomía predominantemente herbácea y arbustiva con presencia de cuerpos de agua con vegetación acuática, arraigada y flotante, asociada a los mismos. Cada sitio fue muestreado dos veces por estación durante tres años consecutivos (2014-2016), en cada punto de conteo se utilizó con un radio fijo de 200 metros y 10 minutos de duración. Las especies registradas fueron clasificadas en gremios tróficos, según la forma de obtención del alimento, la dieta y según el grado de presión cinegética. La composición y estructura del paisaje fue cuantificada en cada punto de conteo estimando visualmente la superficie de cuatro unidades de vegetación y ambiente (UVAs): agua libre, pajonal/pastizal, estrato arbustivo y estrato arbóreo. Además, paracada muestreo, se obtuvo el nivel hidrométrico del río Paraná. La influencia de estas variables sobre la estructura de los ensambles fue considerada mediante la implementación de modelos lineales generalizados mixtos. Durante los conteos se registraron 59 especies. En el Área Protegida se registraron 6670 individuos correspondientes a 48 especies, en el Área Intermedia fueron registrados 7399 individuos correspondientes a 55 especies y en el Área No-Protegida se registraron 9977 individuos pertenecientes a 52 especies. Las especies fueron clasificadas en ocho gremios tróficos: Carnívoros-Caminadores, Carnívoros-nadadores y Carnívoros de Percha, Carnívoros de Vuelo, Herbívoros-caminadores, Herbívoros-nadadores, Insectívoro-herbívoros caminadores e Insectívoros, e Insectívoros-caminadores. De las 59 especies registradas, un total de 18 especies fueron incluidas en categorías que implican algún grado de presión cinegética. La riqueza, abundancia, diversidad y equidad por punto fueron mayores en el Área No-Protegida en relación con el Área Protegida y el Área Intermedia, mientras que no se encontraron diferencias de estas variables entre el Área Protegida y el Área Intermedia. En general, el Área Protegida presentó una composición de especies que se diferenció de las áreas no protegidas. El análisis de especies indicadoras mostró que *Himantopus melanurus* y *Tringa flavipes* estuvieron mejor representadas en las áreas Intermedia y No-Protegida, mientras que *Cairina moschata* lo estuvo en el Área Protegida y *Chroicocephalus maculipennis*, *Rollandia rolland* y *Dendrocygna autumnalis* lo estuvieron en el Área No-Protegida. La variación interanual de la riqueza y la abundancia difirió entre las tres áreas. En cuanto a los gremios tróficos, los cambios de la abundancia entre años fueron diferentes entre las tres áreas para Carnívoros caminadores, Carnívoros nadadores, Herbívoros nadadores e Insectívoros-herbívoros caminadores mientras que los cambios de la abundancia entre estaciones fueron diferentes entre las áreas para

Carnívoros caminadores, Carnívoros de percha, e Insectívoros herbívoros caminadores. Con respecto a las UVAs, se encontró variación significativa entre las tres áreas, registrándose que las superficies de vegetación acuática y cobertura arbórea fueron mayores en el Área Protegida. En cuanto a la riqueza por punto se incrementó con la superficie de agua libre y con el número de unidades de vegetación y ambiente (UVAS) mientras que decreció con el nivel hidrométrico. Una vez tenida en cuenta estas variables ambientales, la riqueza presentó diferencias entre las áreas, con mayores valores en el Área No-Protegida. En cuanto a la abundancia total por punto se incrementó con las variables agua libre y número de unidades de vegetación y ambiente (UVAS). La variación de la abundancia entre las áreas se relacionó con el nivel hidrométrico en el caso de las aves con presión cinegética baja y con presión cinegética media. En términos generales, los resultados mostraron que las aves acuáticas responden de diferentes maneras a las variaciones ambientales de los humedales de acuerdo con el atributo considerado (e.g. ensambles, gremios, especies) y que las actividades antrópicas pueden generar cambios sobre estas características ambientales afectando los ensambles. Si bien los ensambles estudiados tuvieron mayor riqueza y diversidad en las Áreas No-Protegidas, los resultados mostraron que ciertas especies especialmente sensibles pueden hacer uso preferencialmente del Área Protegida ya que, debido a la dinámica temporal de estos ambientes y la alta capacidad de movilidad de las aves, las mismas pueden hacer un uso regional de las Áreas Protegidas y No-Protegidas, por lo que las diferentes áreas pueden representar hábitats alternativos y/o complementarios para éstas especies en un determinado momento de su ciclo de vida. De esta manera, es importante considerar estos resultados para poder definir formas de manejo adecuado para este tipo de humedales fluviales, teniendo en cuenta la importancia de los Parques Nacionales para la conservación de las aves acuáticas, pero incluyendo también, como parte de las estrategias de manejo, a las áreas no-protegidas. No obstante, estos resultados también ponen de manifiesto que el hábitat representado por las áreas protegidas, pese a presentar características ambientales exclusivas y ensambles de aves acuáticas que incluyen especies con problemas de conservación, presenta actualmente una superficie muy reducida en la extensión regional del sistema fluvial.

INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL NATURAL AND ANTHROPIC VARIABILITY ON AQUATIC BIRDS IN WETLANDS OF THE LOWER PARANÁ RIVER ABSTRACT

Wetlands are among the most productive and ecologically important ecosystems on the planet because they provide critical habitat for the maintenance of biodiversity and offer a wide variety of goods and services for humankind. For this reason, large proportions of wetlands has suffered and suffer important processes of transformation and intensive exploitation. Because of this, the study of how the anthropogenic disturbance influences the biota, represents a starting point to evaluate the importance of natural ecosystems. It should be noted that protected areas, represent control sites to understand how different anthropogenic practices can affect biodiversity. Particularly, birds are exposed to anthropogenic interventions due to they are used for hunting activity. Until this moment, the interests in river systems in ornithological has been mainly reflected on how birds respond to environmental characteristics of this systems and, to a lesser extent, on how they are affected by anthropogenic factors. However, the joint influence of the natural and anthropogenic variables has not been addressed previously, which can be particularly important in these river systems. In this thesis, assemblages of aquatic birds are compared in three different areas, located on the Lowe Paraná River (a Protected Area and 2 surrounding areas subjected to anthropogenic interventions) in order to evaluate how environmental VARIABILITY is related to factors such as hydrosedimentologic pulse, environmental heterogeneity, temporal variability and anthropic activities over assemblages of aquatic birds in wetlands. For this reason, 11 sampling sites were located in each area (Protected Area, Unprotected area and Intermediate Area). All sampled environments presented a predominantly herbaceous and shrubby appearance with presence of water bodies with different rooted and floating aquatic plants associated to them. Each site was sampled twice per season for three consecutive years (2014-2016), using point counts with 200 m radius and 10 min duration. Recorded species were classified into trophic guilds, depending on the form of obtaining food, diet and according to the degree of hunting pressure. The composition of the landscape was quantified at each count point estimating visually the surface of each of 4 units of vegetation and environment (UVAs): free water, grasslands, shrub and arboreal layer. Furthermore, for each sample, the level of the Paraná River in the port of Diamante was obtained. The

influence of these variables on the assemblages' structures was considered using generalized linear mixed models. During counts, 24,046 individuals corresponding to 59 species were recorded. In the Protected Area, 6,670 individuals corresponding to 48 species were recorded, in the Intermediate Area 7,399 individuals of 55 species were recorded and 9,977 individuals belonging to 52 species were recorded in the Unprotected Area. The recorded species were classified into 8 trophic guilds: Carnivore-walkers, Carnivore-swimmers and Perching Carnivores, Aerial Carnivores, Herbivore-walkers, Herbivore-swimmers, Insectivore-herbivore walkers and Insectivores, and Insectivore-walkers. Of the 59 recorded species, a total of 18 species were included in categories with some degree of hunting pressure. Species richness, abundance, diversity and equity by point were higher in the Unprotected Area in relation to the Protected Area and the Intermediate Area, while there were no differences of these variables between the Protected Area and the Intermediate Area. In general, the Protected Area presented a composition of species that differed from that of the Intermediate and Unprotected areas, while these last 2 were not clearly differentiated. Indicator species analysis showed that *H. melanurus* and *T. flavipes* were better represented in the Intermediate and Unprotected areas while *C. moschata* was an indicator for the Protected area and *C. maculipennis*, *R. rolland* and *D. autumnalis* were indicators for the Unprotected area. The inter-annual variation of species richness and abundance did differ between the 3 areas. With regard to trophic guilds, changes in abundance among years were different among the three areas: Carnivore-walkers, Carnivore-swimmers, Herbivore-swimmers and Insectivore-herbivore-walkers while changes in abundance between seasons were different between areas for Carnivore-walkers, Perching Carnivores, and Herbivore-Insectivore-walkers. In the subject of UVAs, a significant variation between the 3 areas was found, recording that free water surface and shrub layer were larger in sites of the Unprotected and Intermediate areas. However, the surface of aquatic vegetation and arboreal strata were larger in the Protected Area. The species richness of aquatic birds by point increased with free water surface and with the number of vegetation and environment units while it decreased with the river level. Taking into account these environmental variables, species richness still presented differences between areas, with higher values in the Unprotected Area compared to the Intermediate and Protected areas. Total abundance by point increased with the free water and the number of vegetation and environment units, while it decreased with the shrub layer and river

level. The variation of abundance between areas also related with the river level in the case of birds without and medium hunting pressure. In general terms, the results allowed to answer some questions related to the joint influence of natural and anthropic factors about the assemblages of aquatic birds, although, also exemplifies the complexity implicated on the influence of anthropic activities in the context of the high spatial and temporal dynamic of the wetlands of the Paraná River. The results showed how assemblages of birds, as well as environmental variables, are constantly changing in this type of environment. This high observed variability did not allow obtaining a general conclusion for the whole study period about the differences between Protected and Unprotected areas; instead they reveal the need for making this comparison at different times and under different environmental conditions, mainly related to the high variability in river levels. However, these results also show that the habitat represented by protected areas, despite presenting exclusive environmental characteristics and assemblages of aquatic birds that include species with conservation problems, currently has a very small area in the regional extension of the fluvial system.

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

1. INTRODUCCIÓN

La influencia de las actividades antrópicas sobre los ecosistemas naturales y su biodiversidad tiene actualmente una importancia central a escala global frente a la alarmante tasa de modificación de los ambientes naturales por el hombre (Pabón-Zamola *et al.* 2008, Gardner *et al.* 2015, Sica *et al.* 2016). Aunque varios estudios han evaluado los efectos que los diferentes tipos de intervenciones antrópicas pueden tener sobre la biodiversidad (e.g. Vitousek *et al.* 1997, Sala *et al.* 2009, Van Asselen *et al.* 2013, Aukema *et al.* 2017), este tipo de información sigue siendo escasa y más aún en la región Neotropical, donde el desarrollo de este tipo de estudios es aún incipiente (Fahrig 2003, Betts *et al.* 2007, Tavares *et al.* 2015). En general, el conjunto de estudios que han abordado el efecto de actividades antrópicas tales como la urbanización y el avance de las fronteras agropecuarias ha documentado influencias negativas de estas actividades sobre diferentes taxones y aspectos de la biodiversidad (Pabón-Zamola *et al.* 2008, Dudley 2008).

Los humedales no están exentos de las diferentes consecuencias que la intervención antrópica puede tener sobre los ecosistemas naturales (Croonquist & Brooks 1991). Los humedales fluviales contenidos en las planicies de inundación están entre los ecosistemas más amenazados del planeta debido a que la mayoría han sido inundados por represas o bien son desconectados del río por diques u otras estructuras (Tockner *et al.* 2010). De este modo, el conocimiento de los humedales contenidos en planicies de inundación, junto con su biodiversidad asociada y el efecto que tienen sobre los mismos las actividades antrópicas, tiene actualmente una importancia global.

Los humedales se hallan entre los ecosistemas más productivos y de mayor importancia ecológica del planeta (Paillisson *et al.* 2002, Benzaquén *et al.* 2013) debido a que ofrecen una gran variedad de bienes y servicios y proporcionan hábitat crítico para el mantenimiento de la biodiversidad a diferentes escalas (Zedler 2003, Mitsch & Gossilink 2007). En ellos, gran parte de su superficie está temporaria o permanentemente anegada, lo que determina que posean una elevada productividad y que desempeñen un importante papel funcional en numerosos fenómenos y procesos naturales (Mengui 2000, IUCN 2017). La biota que albergan es particularmente rica y abundante, y muchas de las especies y recursos de estos ambientes constituyen recursos esenciales para el hombre. Por este motivo gran parte de los humedales ha sufrido y sufre, a nivel mundial, importantes procesos de transformación y explotación

intensiva (Findlay & Houlihan 1997, Dudgeon *et al.* 2006, Gardner *et al.* 2015, Sica *et al.* 2016, Aukema *et al.* 2017). La necesidad de conservación de estos ambientes como reservas biogenéticas ha sido estudiada y reconocida, siendo actualmente motivo de importantes programas de conservación a escala continental (Page *et al.* 1999, Blanco *et al.* 2002, Di Giacomo 2005, Kandus *et al.* 2010, Sica 2016).

Las aves, particularmente, están entre los grupos de animales más conspicuos, abundantes y diversos de los ambientes acuáticos (Weller 2003, Aber *et al.* 2012). Las aves acuáticas constituyen uno de los componentes más carismáticos de la fauna que habita los humedales. No obstante, y con una flexibilidad mayor que la de los peces, las aves pueden hacer uso de estos ambientes durante sólo parte del año y para cubrir una determinada etapa de su ciclo anual, como ser la reproducción o la muda del plumaje (Blanco *et al.* 2002). Las especies acuáticas se destacan entre los diferentes grupos de especies que utilizan este tipo de ambientes, presentando adaptaciones morfológicas, fisiológicas y/o de comportamiento para el uso de los mismos (Weller 2003, van der Valk 2006, Aber *et al.* 2012). La diversidad de formas de usos de hábitat y de espectros tróficos permite la coexistencia de un alto número de especies de aves acuáticas, incluso a escala local, dentro de un mismo humedal (Krapu & Reinecke 1992, Weller 2003). Asimismo, la elevada productividad de los humedales permite el mantenimiento de poblaciones con un alto número de individuos, lo que se destaca particularmente en las aves acuáticas con comportamientos gregarios tales como patos, cuervillos y garzas, entre otros (Blanco *et al.* 2002).

La dinámica espacio-temporal de las aves acuáticas en los humedales es particularmente compleja puesto que se trata de un grupo con gran capacidad de movilidad y dispersión especialmente adaptado a las fluctuaciones ambientales de estos ambientes. Los humedales, y especialmente los humedales fluviales ubicados en planicies de inundación, son ambientes de elevada heterogeneidad tanto en escalas espaciales (puesto que mantienen un elevado espectro de hábitats y microhábitats incluso en extensiones reducidas; Miller *et al.* 2004, Lorenzón *et al.* 2016a, Tavares *et al.* 2015) como en escalas temporales (puesto que las características ambientales tales como la disposición de los hábitats y microhábitats varían incluso en cortos períodos de tiempo debido a las fluctuaciones hidrológicas; Beltzer & Neiff 1992, Giraudo 1992, Knuston & Klaas 1997, Keddy 2000, Navedo *et al.* 2012). Las aves, a partir de su elevada capacidad de movilidad y dispersión, se encuentran especialmente

adaptadas a utilizar estos ambientes altamente dinámicos y como resultado, son uno de los grupos más abundantes y diversos en éstos ecosistemas.

El uso de los humedales por parte del hombre representa otra serie de factores, además de aquellos relacionados con la dinámica natural de estos ambientes, al que las aves necesitan adaptarse para habitarlos. La comprensión de estas adaptaciones y respuestas de la biota frente la intervención antrópica tiene, en la actualidad, una importancia global frente a la alarmante tasa de modificación de los ambientes naturales, de la que los humedales no están exentos (Croonquist & Brooks 1991, Dudgeon *et al.* 2006, Gardner *et al.* 2015, Rannestad *et al.* 2015, Tavaréz *et al.* 2015, Jia *et al.* 2018). Debido principalmente a su elevada productividad, los humedales son altamente utilizados por el hombre que aprovecha sus recursos para actividades tales como la agricultura, ganadería, cacería y pesquerías (Álvarez *et al.* 2009, Ma *et al.*, 2012). Dudgeon *et al.* (2006) estimaron que el 54% de las poblaciones de vertebrados que dependen de los humedales, y principalmente las aves acuáticas, presentan tasas de disminución en sus tendencias poblacionales debido a la conversión o degradación de los humedales. En este contexto, el estudio de las respuestas de las aves acuáticas frente los factores naturales y antrópicos de los humedales tiene actualmente una importancia central.

El Delta del Río Paraná es uno de los humedales más importantes de América del Sur debido a su amplia extensión y ubicación como desembocadura de gran parte de los ríos de la cuenca del Plata. Para destacar su importancia, ha sido declarado como un humedal de importancia internacional por la convención Ramsar (Quintana *et al.* 1992). No obstante, este delta ha sido modificado y continúa mostrando actualmente un alto grado de intervención antrópica (Baigún *et al.* 2008, Sica *et al.* 2016). Al igual que muchos otros humedales fluviales, los humedales del Delta del Río Paraná presentan impactos antrópicos relacionados con el pastoreo del ganado, el cual implica cambios en la estructura, densidad y composición de su vegetación (Floyd *et al.* 2003, McIntyre *et al.* 2003). Otro factor antrópico, no menos importante, es la presión de la actividad cinegética (Bo *et al.* 2002, López-Lanús *et al.* 2008) que puede implicar una declinación poblacional de muchas especies de aves acuáticas (Blanco *et al.* 2002, Coconier 2005, López-Lanús & Blanco 2005, Arroyo *et al.* 2013), que resultan en una degradación de los sistemas fluviales (e.g. Kauffman & Krueger 1984, Schulz & Leininger 1990, Jansen & Robertson 2001).

Aún cuando existe buena cantidad de estudios sobre cómo diversas acciones antrópicas afectan a las comunidades de aves, sobre todo en Norteamérica, los estudios en Latinoamérica, y más aún en Argentina, son escasos (e.g., Marone 1990, Isacch & Martínez 2001, Isacch *et al.* 2003, Tavares *et al.* 2013, 2015, Sica 2016). Pese a la importancia de estos humedales fluviales para el mantenimiento de las poblaciones de aves acuáticas (Antas 1994, Giraudo 2008), recién en los últimos años se han iniciado líneas de investigación sobre la planicie de inundación del río Paraná, con el objetivo de identificar y comparar la importancia relativa de los factores del sistema que influyen la variación espacio-temporal de las aves. Estos estudios han abordado algunos factores del sistema fluvial que influyen la diversidad, abundancia, composición específica y trófica de los ensambles en relación con las unidades ambientales de la planicie de inundación (Ronchi-Virgolini *et al.* 2010, 2011), el gradiente latitudinal del sistema fluvial (Berduc *et al.* 2015, Lorenzón *et al.* 2016a) y los patrones de distribución en relación con las variaciones ambientales (Stefano *et al.* 2012, Ronchi-Virgolini *et al.* 2013, Lorenzón *et al.* 2016b). En cuanto a la influencia de factores antrópicos, se han evaluado las variaciones de los ensambles de aves entre bosques ribereños habitados y no-habitados por el hombre (Rossetti & Giraudo 2003) y las variaciones relacionadas con diferentes usos del suelo (Magnano 2011, Sica *et al.* 2016). No obstante, todavía son necesarios estudios más profundos sobre la influencia del hábitat y de las modificaciones antrópicas sobre los ensambles de aves acuáticas. Por ejemplo, aún no existe información suficiente para establecer cómo las actividades antrópicas afectan la dinámica espacio-temporal de las aves acuáticas, ya sea de manera directa, mediante actividades tales como la actividad cinegética, cómo indirecta, mediante los cambios sobre el hábitat generados por actividades tales como el pastoreo o la urbanización. Estos aspectos pueden ser abordados mediante el establecimiento de los patrones espacio-temporales de los ensambles de aves acuáticas en áreas de humedales con diferentes grados de manejo tales como las áreas protegidas y no protegidas. Asimismo, estos aspectos son cruciales para determinar y demostrar la importancia de los humedales protegidos como herramientas clave para conservar la biodiversidad, partiendo de la base de que tales áreas protegidas, como los Parques Nacionales, son sitios de resguardo que pueden actuar como hábitat para especies sensibles a las actividades antrópicas y/o como zonas buffer o de amortiguamiento frente a la influencia de factores naturales o antrópicos que afectan directa o indirectamente la fauna constituyendo elementos de conservación clave en el contexto

de la dinámica ambiental de estos ambientes. La investigación de estos aspectos tiene actualmente una importancia central debido a la elevada presión antrópica sobre estos ecosistemas. Por lo tanto, estudiar si existen diferencias de los ensambles de aves acuáticas entre las áreas protegidas y no protegidas tanto en términos de estructura y composición de especies como a nivel de gremios tróficos, puede ser determinante para establecer cuáles variables dentro del sistema fluvial son las que pueden afectar a las aves acuáticas y por tanto deben ser especialmente tenidas en cuenta a la hora de determinar y evaluar el impacto de las actividades antrópicas así como para establecer cuál es el papel de las áreas protegidas y cómo éste puede ser mejorado (e.g., incrementando la superficie). De esta manera, considerar la influencia de las variables ambientales naturales (variación hidrológica y heterogeneidad ambiental) y antrópicas (áreas con y sin presencia de actividad ganadera y cinegética) conjuntamente, es un punto de partida importante para conocer como las diferentes especies de aves responden según sus características ecológicas y así poder incorporar medidas de manejo y conservación de los humedales del río Paraná Inferior.

2. OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la influencia de la variabilidad ambiental relacionada con factores naturales, antrópicos y su interrelación sobre los ensambles de aves acuáticas en humedales fluviales de la planicie de inundación del Paraná Inferior.

2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar la variación espacio-temporal de ensambles de aves acuáticas entre humedales fluviales del Paraná Inferior con diferente grado de manejo.
- Evaluar las variaciones de la estructura y composición de los ensambles de aves acuáticas en humedales fluviales del Paraná Inferior en relación con los factores naturales (variación hidrológica y heterogeneidad ambiental) y antrópicos (áreas protegidas y no-protegidas) del sistema fluvial.

3. HIPÓTESIS

Hipótesis 1:

La protección de los humedales fluviales contra las actividades antrópicas tales como la ganadería y la actividad cinegética permite el establecimiento de una mayor riqueza y diversidad de aves acuáticas dentro de estos humedales. **Predicción:** la riqueza y diversidad de aves acuáticas será mayor dentro del Área Protegida en relación al Área No-Protegida.

Hipótesis 2:

El incremento del nivel hidrométrico genera una reducción de la riqueza de especies de los ensambles de aves acuáticas relacionada con sus efectos sobre la heterogeneidad del paisaje. **Predicción:** la riqueza de especies de aves acuáticas se reduce con el incremento del nivel hidrométrico.

Hipótesis 3:

Las aves responden a la protección de los humedales de acuerdo con el grado de presión cinegética al que se encuentran expuestas, así, las especies mayormente afectadas, utilizan principalmente los humedales fluviales protegidos. **Predicción I:** las especies con mayor presión cinegética presentan mayor abundancia en los humedales fluviales protegidos. **Predicción II:** los grupos de especies con mayor presión cinegética presentan mayores diferencias entre humedales fluviales protegidos y no-protegidos que aquellos grupos con menor presión cinegética.

CAPÍTULO II: ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

1. ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo fue llevado a cabo en humedales fluviales de la planicie de inundación del río Paraná Inferior, en la región de Pre-Delta, específicamente desde el Parque Nacional Pre-Delta (32°03'S 60°38'O), cercano a la ciudad de Diamante (Entre Ríos), hasta la localidad de Las Cuevas (32°19'S 60°20'O) perteneciente al departamento Diamante, ubicándose a 32 kilómetros al sur de esta ciudad (Fig. 2.1).

De acuerdo con la subdivisión de la región del Delta del río Paraná realizada por Malvárez (1999), el área de estudio, ubicada sobre el río Paraná Inferior está incluida en la unidad de paisaje “Bosques, praderas y lagunas de llanura de meandros”. Desde el punto de vista biogeográfico, es una región donde confluyen diversas corrientes florísticas, con el ingreso de especies pertenecientes principalmente a la Provincia Paranaense (Dominio Amazónico) y a las Provincias Chaqueña y del Espinal (Dominio Chaqueño; Cabrera 1994, Brown & Pacheco 2006, Arana *et al.* 2017). El río Paraná participa de esta confluencia actuando como un corredor biológico de gran extensión latitudinal, permitiendo así la penetración de elementos subtropicales en una zona templada (Cabrera 1994, Malvárez 1999). En cuanto a la fauna, Ringuelet (1961) considera al Delta dentro del Distrito Mesopotámico, perteneciente al Dominio Subtropical (Sub región Guayano-Brasilera) con una menor influencia del Distrito Pampásico. En lo que refiere a las aves en particular, según Nores (1987), el área estaría caracterizada por la superposición de tres zonas ornitogeográficas: el Distrito de las Selvas (Provincia Paranaense) y las Provincias Mesopotámica y Pampeana.

El paisaje regional es el resultado del accionar de diversos procesos fluviales que le confieren una gran diversidad ambiental (Aceñolaza *et al.* 2004, 2005). Las características climáticas del área la ubican dentro de un clima templado/cálido húmedo. Las temperaturas medias anuales se encuentran en el orden de los 19°C. El régimen pluviométrico anual es de 900 mm, con precipitaciones que se registran principalmente en el período octubre-abril. El patrón hidrológico se corresponde con un régimen pulsátil anual de inundación. La época de estiaje (bajante) se produce en agosto-septiembre, mientras que el período de creciente suele darse a fines del verano y principio de otoño (Rojas & Saluso 1987, Alonso 2008). Cuando el área de estudio es afectada por el régimen de inundación (e.g. “El Niño”), queda prácticamente todo cubierto por agua durante el periodo que dura dicho fenómeno. En esta región, el fenómeno de “El Niño” se expresa a través de inundaciones de gran envergadura, no

sólo por el volumen de agua involucrado, sino también por el tiempo que la misma permanece anegando la superficie. Cabe destacar que el pico de creciente que es desencadenado por las lluvias en la alta cuenca del Paraguay-Paraná se desplaza por el río Paraná provocando numerosos desbordes a lo largo de su valle de inundación y, al llegar a la ciudad de Diamante, se derrama por toda la superficie del Delta. La altura del agua en la región llega entonces a ascender 3 o 4 metros por encima del nivel medio y permanece durante meses dependiendo del lugar (e.g. inundación de 1982) aunque varía de acuerdo a la intensidad del fenómeno (Kandus *et al.* 2006, Mirande *et al.* 2009).

Así, la morfología del área es el resultado del accionar de una compleja dinámica hidrológica, en la que intervienen diversos procesos fluviales, constructivos y destructivos; que confieren al área una alta variedad de ambientes (Aceñolaza *et al.* 2004, 2005, Alonso 2008).

1.1. CARACTERÍSTICAS DEL AMBIENTE

La zona de estudio está totalmente delimitada por cursos de agua y angostos bosques riparios y corresponde al sector del río Paraná inferior, el cual contiene un conjunto de islas que forman una red de canales que comienza a la altura de la ciudad de Diamante y se extiende hasta la confluencia del Paraná con el Uruguay, en la provincia de Buenos Aires (Aceñolaza *et al.* 2004, Mirande *et al.* 2009). Específicamente este trabajo fue desarrollado en la unidad ambiental de bañados y lagunas de dicha planicie de inundación (Aceñolaza *et al.* 2004, 2005). Estos ambientes presentan una fisonomía predominantemente herbácea y arbustiva con presencia permanente o periódica de agua. El estrato herbáceo está formado por canutillares de *Panicum elephantipes* y *Paspalum repens*, cataizales de *Polygonum* spp., saetales de *Sagittaria montevidensis*, huajozales de *Thalia geniculata*, juncuales de *Schoenoplectus californicus* y totorales de *Typha latifolia*. En los bordes de lagunas, donde pierden importancia relativa las coberturas de *Polygonum* spp. y *Panicum* spp., aparecen otras comunidades herbáceas tales como *Ludwigia peploides*, *Enhydra anagallis*, *Panicum rivulare*, *Mikania periplocifolia*, *Aeschynomene* spp., *Echinodorus longiscapus* y *Oplismenopsis najada*. En los cuerpos de agua se encuentran una serie de comunidades flotantes, integradas por *Selaginella* spp., *Azolla* sp., *Eichhornia* spp., *Pistia stratiotes* y *Salvinia* spp. Leñosas como *Solanum glaucophyllum*, *Sesbania*

virgata e *Hibiscus cisplatensis*, asociadas a ambientes inundables, forman el estrato arbustivo.

Los ambientes de la planicie de inundación, incluida la unidad ambiental de bañados y lagunas en las que se ubicaron los sitios de muestreo, son el resultado de la influencia conjunta de factores naturales, principalmente relacionados con la geomorfología y la conectividad con el pulso hidrológico (Neiff 1999, Neiff *et al.* 2008), y de los factores antrópicos, con la actividad ganadera siendo una de los agentes modeladores del paisaje más importantes en el sistema fluvial (Clary & Kiney 2002, Kandus *et al.* 2006, Gantes *et al.* 2014, Quintana *et al.* 2014, Sica 2016).

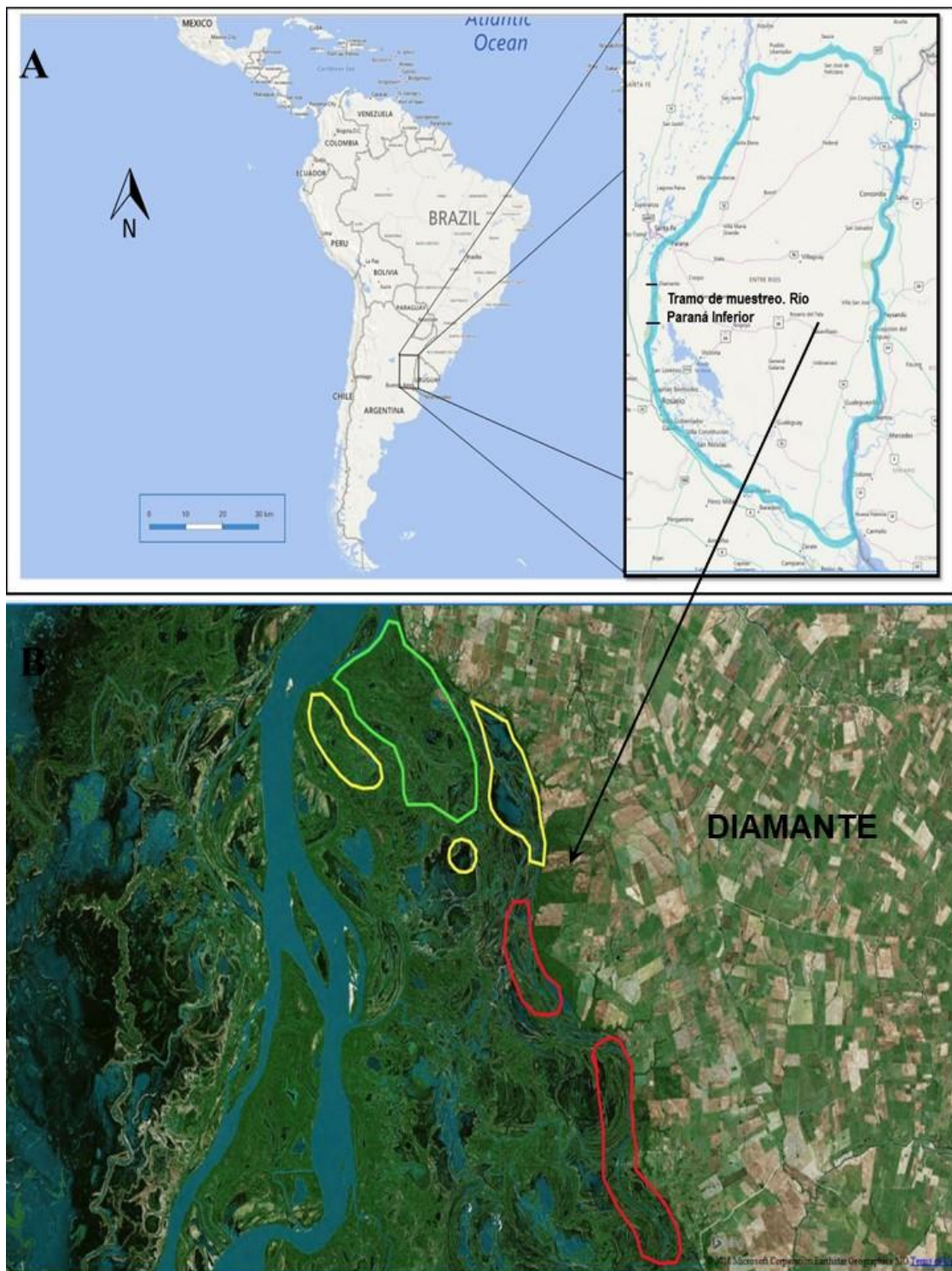


Figura 2.1. (A): Ubicación del tramo de muestro (Google Maps) correspondiente a humedales del río Paraná Inferior en la localidad de Diamante (Entre Ríos), Argentina. (B): Área de estudio (Bing Maps) sobre el río Paraná Inferior ($32^{\circ}03'S$ $60^{\circ}38'O$), línea verde: Área Protegida, líneas amarillas: Área Intermedia y líneas rojas: Área No-Protegida.

1.2. CARACTERÍSTICAS DE LAS ÁREAS DE MUESTREO

Los sitios de muestreo fueron seleccionados teniendo en cuenta las características de los ambientes acuáticos tales como el ancho del humedal y la accesibilidad. En total, fueron seleccionados 33 sitios de muestreo en tres ambientes distintos, de lagunas y bañados de la planicie de inundación con diferente grado de protección. De los cuales: 1) 11 sitios dentro del Parque Nacional Pre-Delta (de aquí en adelante Área Protegida), 2) 11 sitios en las inmediaciones del Parque Nacional Pre-Delta (PNPD), ubicados sobre la periferia del PNPD y con orientación hacia el sur de éste (de aquí en adelante Área Intermedia) y 3) 11 sitios en ambientes acuáticos alejados de Parque Nacional (de aquí en adelante Área No-Protegida, Fig. 2.1).

- *PARQUE NACIONAL PRE DELTA - ÁREA PROTEGIDA (32°03'S 60°38'O)*

El mismo está protegido activamente por Parques Nacionales (APN) desde el año 1992, habiendo sido retirado el ganado vacuno a partir de esa fecha. Actualmente, además de los herbívoros naturales (carpinchos, nutrias, entre otros) que habitan el área, existe un pequeño grupo de caballos que son utilizados por los guardaparques para realizar monitoreos periódicos del Área Protegida. El Ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*) es uno de los herbívoros nativos mas grandes que habitó el sistema, pero con muy pocos registros en el área en la actualidad probablemente debido a la presión de caza.

Este Parque Nacional representa una importante zona de humedales del Delta el cual está delimitado por arroyos. El sector noroeste está definido por el riacho Vapor Viejo, que es un desvío del río Paraná en forma de hoz, cuyo extremo vuelve a unirse al curso principal. El arroyo La Azotea actúa en parte como límite noreste y, fuera del parque, une sus aguas al arroyo del Barro. El riacho Las Mangas, de cauce más o menos sinuoso, divide al parque en dos mitades y corre en sentido noroeste-sudeste al igual que los restantes cursos de agua del Área Protegida.

Los humedales y bañados elegidos para establecer los puntos de muestreo se caracterizaron por mantener un estrato herbáceo de gran altura durante las distintas estaciones del año (Fig. 2.2), cercanos a los 95-80 cm en primavera-verano, y 60-45 cm en otoño-invierno, con escasa presencia de suelo desnudo. Esta zona del Parque Nacional Pre-Delta (lagunas y bañados) posee una importante cantidad de vegetación acuática durante todo el año, la cual suele disminuir durante el invierno y también durante la época de creciente normal pero no llega a desaparecer por completo, por lo

que constantemente se visualiza todo tipo de vegetación, flotante (e.g. *Salvineaceae*), arraigada (e.g. *Nymphaeaceae*), emergentes (e.g. *Onagraceae*), palustre (e.g. *Alismataceae*) y arbustiva (e.g. *Asteraceae*) y arbórea en menor cantidad (e.g. *Salicaceae*; Fig. 2.3).



Figura 2.2. Laguna perteneciente al Área Protegida (Parque Nacional Pre-Delta, 32° 07' 30,90'' S; 60° 37' 42,03'' W) cubierta casi en su totalidad por plantas acuáticas emergentes (*Pontederia cordata* y *Panicum elephantipes*).



Figura 2.3. Bañado del Parque Nacional Pre-Delta (Área Protegida, 32° 07' 53,11'' S; 60° 40' 00,29'' W) con muy pocos espacios de agua libre y con vegetación flotante en su totalidad (mayormente se distingue *Azolla caroliniana*, planta acuática flotante libre).

- *ÁREA INTERMEDIA* (32°09'S 60°39'O)

Es un Área No-Protegida pero aledaña al Parque Nacional, presenta poca perturbación antrópica (escasa presencia de ganado y algunos pocos puestos de acampe y pesca).

Estos humedales se caracterizan por la presencia de puestos con cría de animales que son utilizados como medio de subsistencia, por lo cual, aunque existe carga ganadera, la misma no es abundante. También hay presencia de chanchos salvajes o de uso particular (Fig. 2.4), los cuales generan una perturbación directa sobre el estrato herbáceo y arbustivo debido a que son animales dañinos con respecto a la vegetación (Fig. 2.5). El estrato herbáceo y arbustivo es un tanto más bajo que en el Área Protegida por el tipo de actividad antrópica (60-55 cm en primavera-verano, y 45-40 cm en otoño-invierno).



Figura 2.4. Área Intermedia aledaña al PNPD (30°11'S 60°34'O), cercana a uno de los puntos de muestreo. La cría de animales para la posterior venta de su carne es habitual pero la capacidad de carga no es a gran escala, esta actividad se caracteriza como medio de subsistencia para las personas que habitan los bordes de la costa y utilizan las facilidades que le otorga este ambiente como complemento para el engorde de animales.

- *ÁREA NO-PROTEGIDA* (32°17'S 60°31'O)

El área elegida para representar sitios no-protegidos presenta una elevada carga ganadera puesto que el ambiente es adecuado para la cría de ganado vacuno sin inclusión de alimentos balanceados adicionales, siendo así una actividad con menos costos para el productor. Por otro lado, la cacería principalmente de carpinchos (*Hydrochoerus hydrochaeris*) y aves acuáticas también resulta de alto impacto en esta región, generando tanto mortalidad y perturbación en la fauna como así también un alto grado de contaminación ya que las postas de plomo son muy comunes en los suelos de los humedales (Fig 2.6). Además, están presentes otros tipos de perturbaciones antrópicas tales como la pesca y la presencia humana constante. Estos

ambientes elegidos como no-protegidos se caracterizan por tener una cobertura de estrato herbáceo y arbustivo mucho más baja que las mencionadas en las 2 primeras áreas, alturas no mayores a 50-45 cm en periodo estival y 35-30 en periodo invernal, dominados por especies de gramíneas principalmente, con escasa presencia de arbustos y enredaderas. A diferencia de los humedales del Área Protegida, los bañados cuentan con mayor porcentaje de agua clara, se pueden observar durante periodos largos (sobre todo durante periodos de inundación prolongados) donde las lagunas permanecen con escasa y casi nula vegetación acuática tanto flotante como sumergida (Fig. 2.7).



Figura 2.5. Laguna perteneciente al Área Intermedia (30°11'S 60°34' O) de este estudio en donde se puede distinguir espacios de agua libre, con presencia de plantas acuáticas (Pontederiaceae) y predominio de varilla (*Solanum glaucopyllum*). Ave: espátula rosada (*Platalea ajaja*).



Figura 2.6. Munición encontrada en el borde de uno de los puntos de muestreo perteneciente al Área No-Protegida. La cacería es una actividad frecuente utilizada tanto como medio de subsistencia, así como también de diversión o destreza en la zona de Islas del Delta (32°18' S 60°31'O).

1.3. CARACTERIZACIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO

La descripción *in situ* del área de estudio fue realizada estimando visualmente la proporción de cinco unidades ambientales determinadas previamente dentro de un radio de 200 metros alrededor de cada punto de conteo. Se utilizó un criterio primariamente fisonómico para clasificar estos parches ambientales mediante tipos de cobertura de vegetación u otros tipos de cobertura de suelo cuando la vegetación estuvo ausente. Algunas de las categorías fisonómicas presentaron también diferencias en la composición florística (e.g., los pajonales están compuestos principalmente de *Panicum prionitis*).

Siguiendo a Lorenzón (2014), las categorías de las unidades ambientales estuvieron basadas en las unidades de vegetación y ambiente (UVAs) definidas en trabajos previos realizados en el área y ambiente de estudio (e.g., Beltzer 1981). De este modo, las categorías ambientales utilizadas para la descripción del paisaje fueron: 1) agua libre, caracterizada por la presencia de cuerpos de agua o porciones de estos sin cobertura de vegetación flotante y/o arraigada; 2) vegetación acuática, caracterizada por la presencia de plantas flotantes libres o arraigadas tales como *Eichhornia spp.*, *Pistia stratiotes*, *Salvinia spp.*, *Azolla sp.*, *Ludwigia peploides*, *Nymphoides indica*, *Panicum elephantipes* que cubren los cuerpos de agua; 3) pajonal/pastizal, caracterizada principalmente por la presencia de matas de *Panicum prionitis*; 4) arbustal, caracterizada por la presencia de arbustos tales como *Sesbania virgata* y *Solanum glaucophyllum*; y 5) cobertura arbórea, caracterizada por la presencia de árboles aislados o en grupos dentro de los ambientes acuáticos tales como *Acacia caven*, *Sapium haematospermum*, *Salix humboldtiana* y *Albizia inundata*. La proporción relativa de cada una de estas unidades ambientales fue estimada visualmente en porcentajes en cada uno de los puntos de conteo (Fig. 2.8).

1.4. DINÁMICA HIDROLÓGICA DURANTE EL PERÍODO DE ESTUDIO

Durante el período de estudio (desde abril del 2014 hasta marzo 2017) ocurrieron dos picos de creciente que superaron la altura de la mayoría de los ambientes acuáticos donde se realizaron los muestreos (Fig. 2.9). En primer lugar, durante los meses de julio y agosto del año 2014 hubo una breve inundación durante la cual los sitios de conteo estuvieron parcialmente anegados durante 30 días aproximadamente, durante este pulso los humedales no mostraron modificaciones mayores debido a que el pulso no duro mucho tiempo y tampoco tuvo una altura pronunciada. En segundo lugar, desde el mes de diciembre de 2015 hasta el mes de julio de 2016 ocurrió una inundación extraordinaria, que alcanzó a superar el nivel de todos los sitios donde se realizaron los muestreos, los que permanecieron anegados desde mediados de diciembre de 2015 hasta mayo de 2016, a excepción de algunos puntos del PNPD, los cuales estuvieron anegados durante períodos más cortos (30 – 45 días). En esta última inundación los sitios que se vieron mayormente modificados fueron los que pertenecían al Área Intermedia y al Área No-Protegida, en estos sitios el anegamiento permaneció más de 45 días (Fig. 2.10 y 2.11).

Cabe destacar que, en el período de muestreo, las características climáticas del área (temperatura y lluvia), permanecieron dentro de los límites esperados para la región (Tabla 2.1).



Figura 2.7. Área No-Protegida (32°17'S 60°31'O), bañado con presencia de pastoreo y poca vegetación acuática. Presencia de varilla (*Solanum glaucopyllum*), alto porcentaje de suelo desnudo, agua libre y algunos ejemplares de *Pistia stratiotes*. Aves: *Jacana jacana* y *Phimosus infuscatus*.

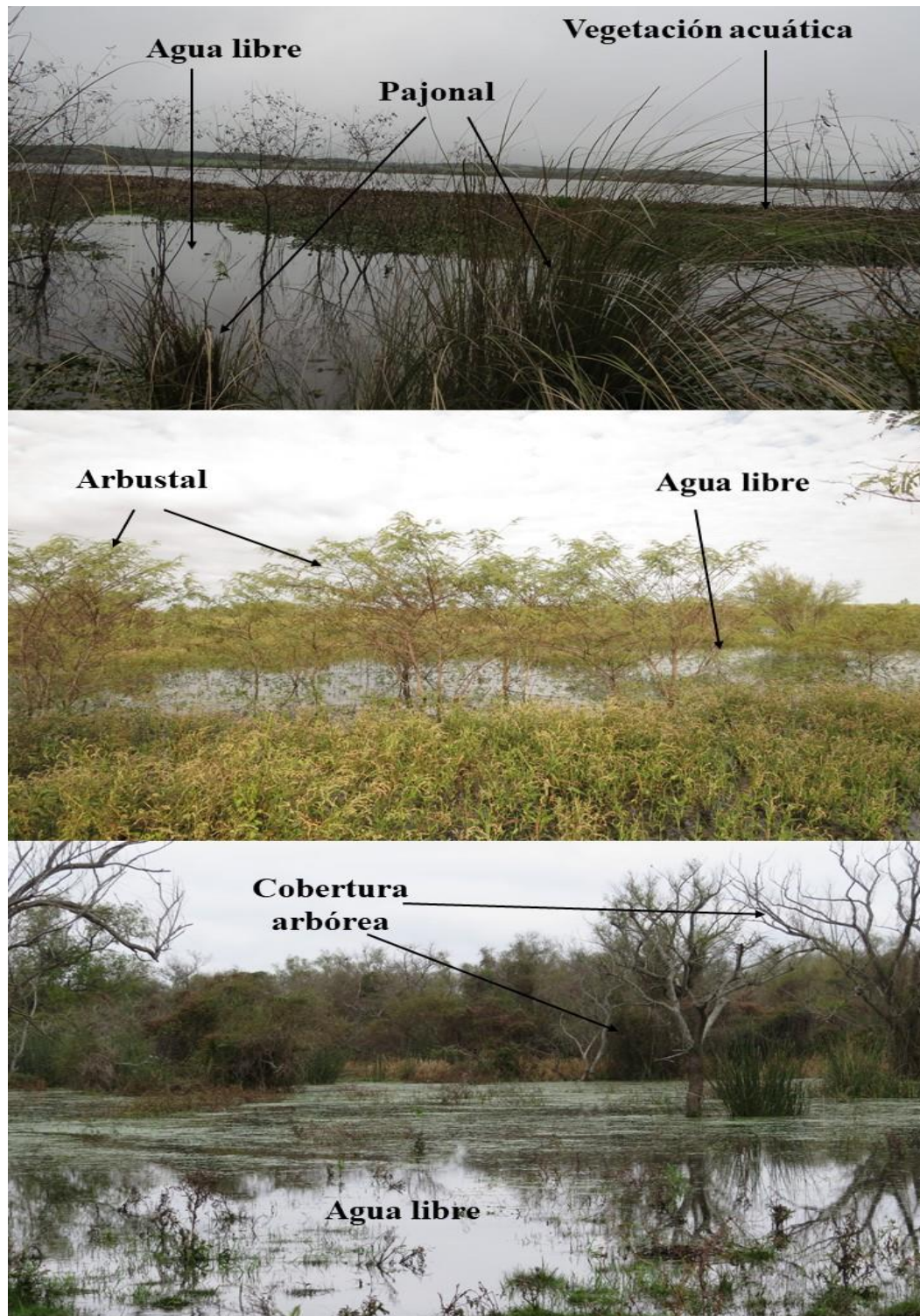


Figura 2.8. Fotografías de los ambientes en donde se realizaron los muestreos de aves. Se encuentran caracterizadas las diferentes unidades ambientales que componen los sitios de muestreo. Estas unidades ambientales (UVAS) estuvieron presentes en las tres áreas de muestreo (Agua libre, Vegetación acuática, Pajonal; Cobertura arbórea, Arbustal).

2. DISEÑO Y MÉTODO DE MUESTREO DE AVES

El muestreo de las aves se llevó a cabo en tres sectores del río Paraná: un Área Protegida, un Área No-protegida y un Área Intermedia entre las dos primeras. En cada una de estas áreas, se ubicaron 11 sitios con el fin de establecer puntos de conteo en ellos. Los mismos, estuvieron separados al menos por 500 metros, para garantizar la independencia de los datos y representar diferentes fisonomías del ambiente (Reynolds *et al.* 1980, Ralph *et al.* 1996). El conteo fue realizado mediante la técnica de puntos de conteo (Ralph *et al.* 1996, Huff *et al.* 2000, Sutherland *et al.* 2004). Cada punto de conteo fue muestreado dos veces por cada estación del año, con intervalos de 45 días (33 puntos, 2 veces por estación del año, durante tres años) y la caracterización ambiental fue mostrada una vez por cada estación del año. Todas las aves vistas y oídas dentro de un radio fijo de 200 metros fueron registradas durante períodos de 10 minutos en cada punto (Ralph *et al.* 1996, Ordano 1999). El orden en que se muestrearon los puntos fue rotado para reducir los efectos asociados con la actividad de las aves y la hora del día (Verner & Milne 1989). En todos los casos, los conteos empezaron al amanecer y continuaron hasta cuatro horas después, siendo este un período de gran estabilidad en términos de detección de aves (Robbins 1981, Ralph *et al.* 1996, Ordano 1999, Huff *et al.* 2000). Las probabilidades de detectar las especies mediante el tipo de muestreo utilizado pueden variar en función del momento del día, el observador y/o el hábitat.

Las observaciones fueron realizadas siempre por el mismo observador bajo condiciones climáticas favorables para la observación de este grupo, excluyendo días de lluvia y/o vientos superiores a 15 km/h. Todas las aves que estaban en un punto de conteo y abandonaron dicho sitio durante el traslado del observador al centro del punto fueron incluidas en los registros (Sutherland *et al.* 2004).

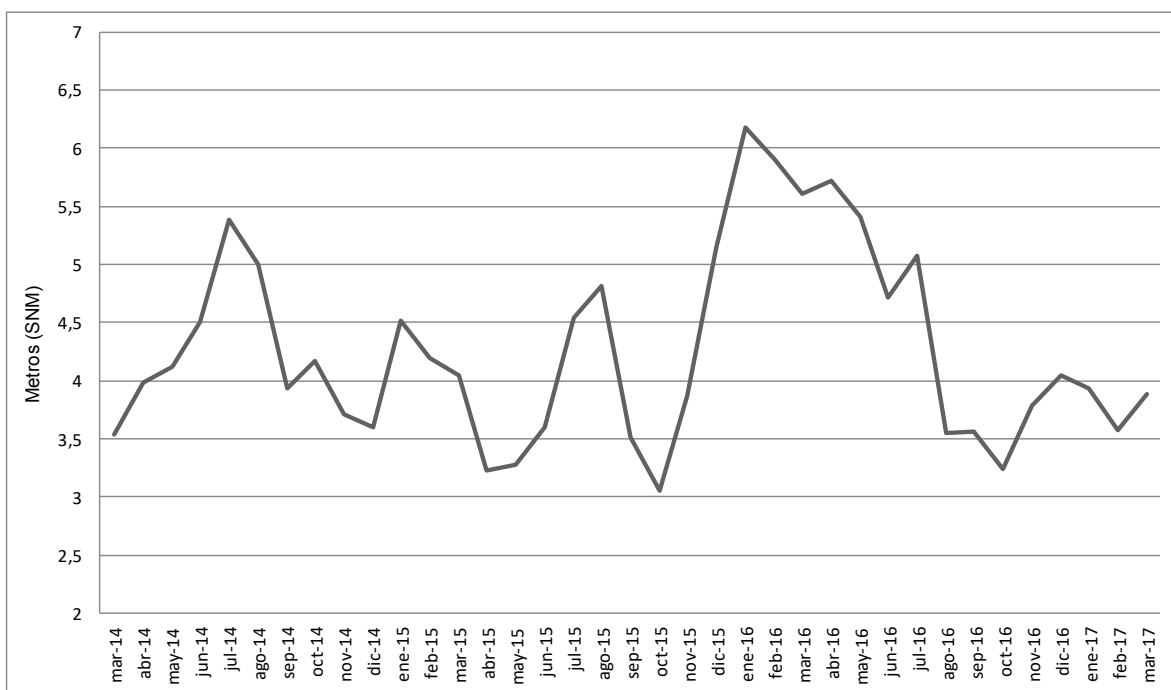


Figura 2.9. Promedios mensuales de la altura del río Paraná Inferior a la altura del puerto Diamante. Datos obtenidos de la página Web de la Prefectura Naval Argentina; <http://www.prefecturanaval.gov.ar/alturas/index.php>.

Tabla 2.1. Datos de temperaturas (C°) y precipitaciones (mm) medias mensuales para el sitio de estudio durante los meses que se llevó a cabo la toma de datos. Los datos resaltados en negrita pertenecen al periodo de muestreo que comprende 3 años desde abril de 2014 (comienzos del otoño) y marzo de 2017 (finales del verano). Los datos de temperaturas y precipitaciones fueron registrados por una estación automática marca DAVIS modelo VANTAGE PRO 2.

	2014		2015		2016		2017	
	Temp	Prec	Temp	Prec	Temp	Prec	Temp	Prec
	(C°)	(mm)	(C°)	(mm)	(C°)	(mm)	(C°)	(mm)
Enero	26.5	27.8	25	174.6	25.9	26.8	24,41	0
Febrero	23.7	99.6	24.8	93.2	24.6	339	29.6	0
Marzo	20.3	126.6	22.9	83.2	19.8	95.8	22.2	312
Abril	18.7	142	22.1	37.4	18.1	242.2	18.2	50.4
Mayo	16	30.4	17.7	67.2	12.7	14.6	15.9	0.2
Junio	13	10.4	15.1	36.6	9.6	32.4	14	0
Julio	13.4	56	13.6	24.8	10.6	33.8	14.4	0
Agosto	15.9	0	15.9	117.2	13.4	2.6	0	0
Septiembre	18	0	16.2	18.8	14.2	22.6	0	0
Octubre	21.5	60.2	17.9	139.8	17.5	136.1	0	0
Noviembre	22	99.2	21.5	106.2	20.2	122.6	0	0
Diciembre	23.7	126.8	24.8	225.4	24.2	140.4	0	0

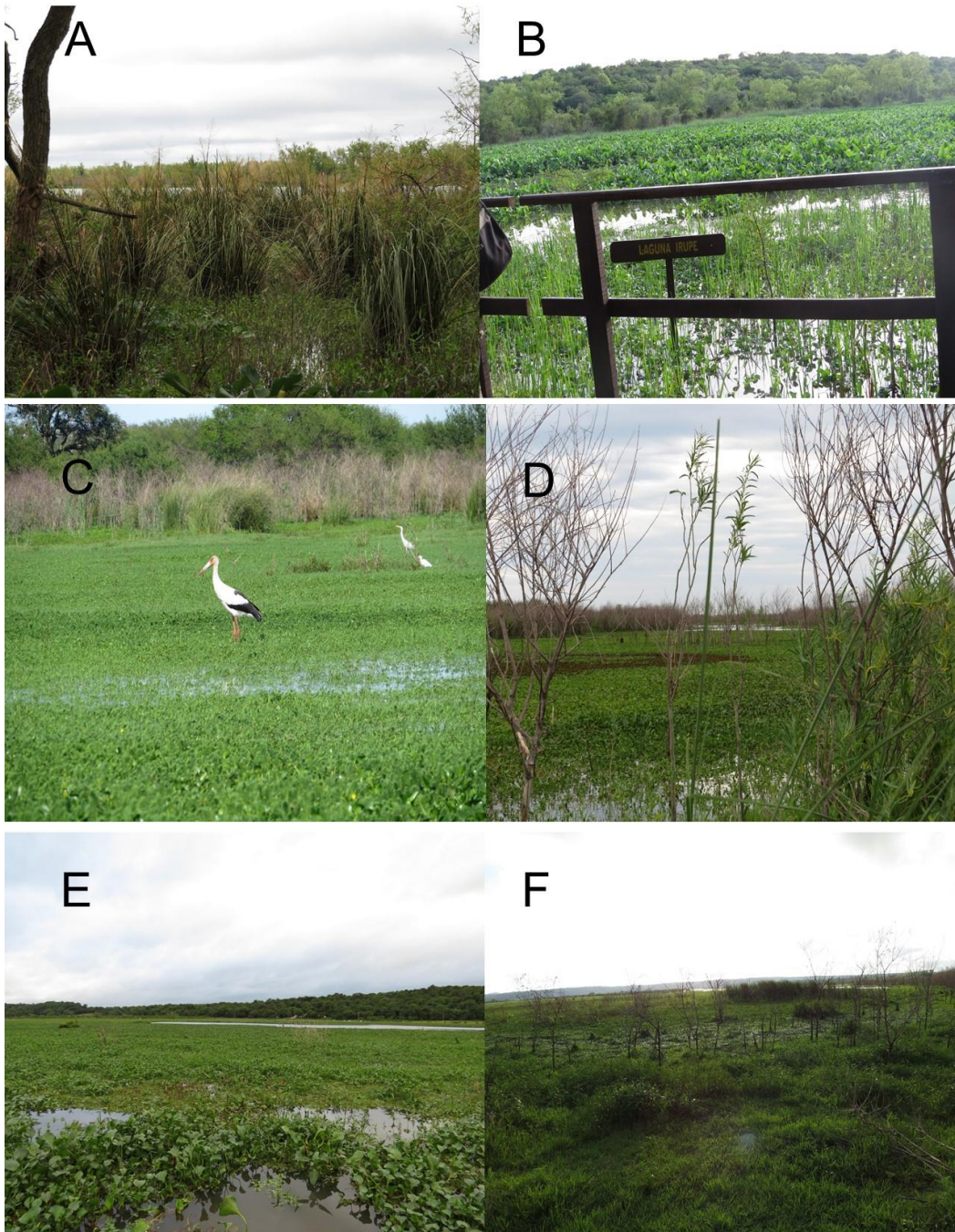


Figura 2.10. A y B Área Protegida. C y D Área Intermedia. E y F Área No-Protegida. Periodo de comienzo de inundación extrema. Promedio altura de río de 5,40 metros. (finales del año 2015 y comienzos del 2016).

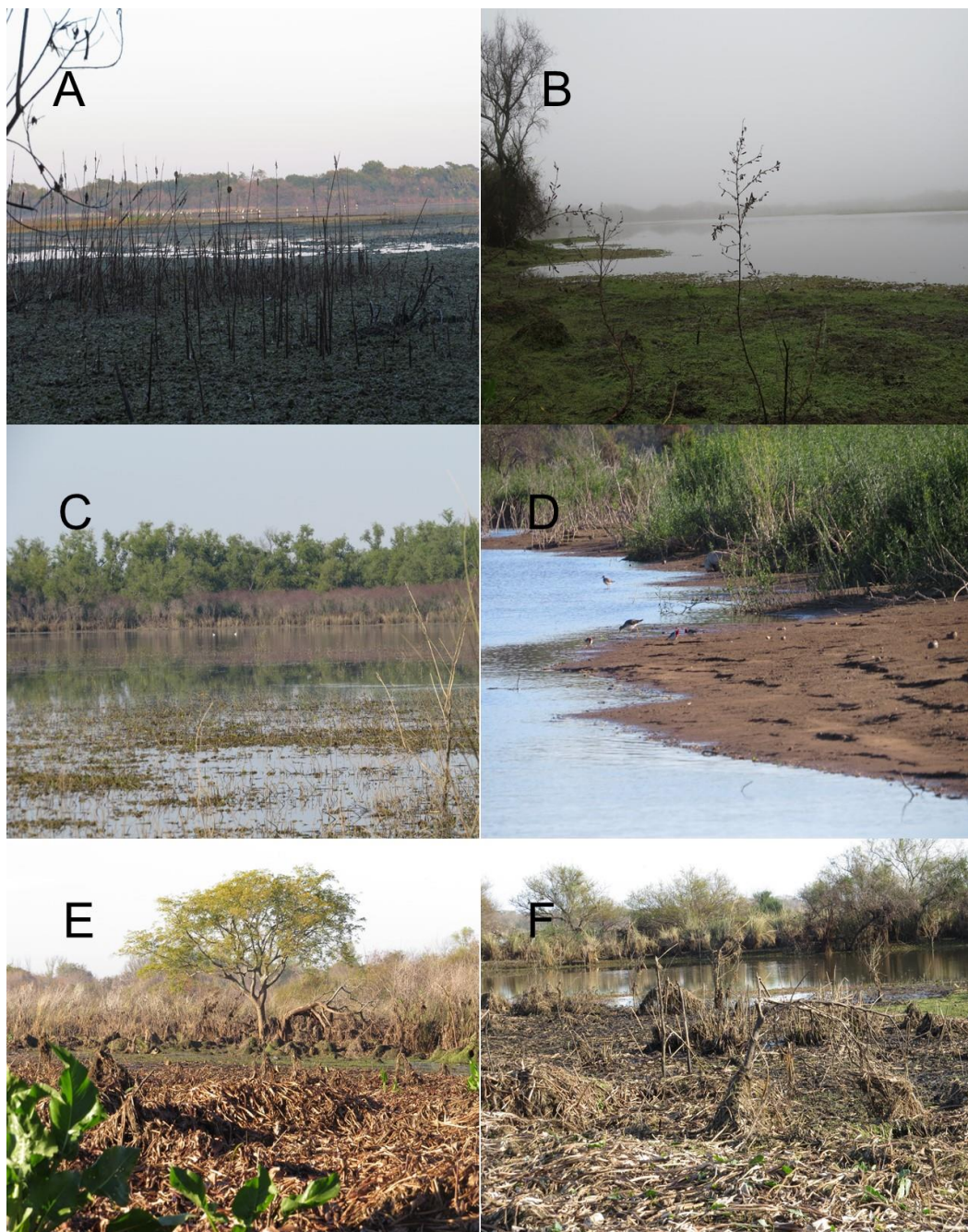


Figura 2.11. A y B Área Protegida. C y D Área Intermedia. E y F Área No-Protegida. Periodo del deceso de la inundación extrema (mes de agosto y principios de septiembre del año 2016). Promedio altura de río de 5,10 metros.

**CAPÍTULO III: ANÁLISIS COMPARATIVO
DE LOS ENSAMBLES DE AVES ACUÁTICAS
ENTRE HUMEDALES FLUVIALES
PROTEGIDOS Y NO PROTEGIDOS**

1. INTRODUCCIÓN

La documentación de los patrones espaciales en función del grado de perturbación antrópica de los ecosistemas naturales representa un punto de partida para evaluar el efecto que tales perturbaciones tienen sobre la biodiversidad (Rosseti & Giraudo 2003, Aukema *et al.* 2017). Bajo este enfoque, las áreas protegidas, en las que la intervención antrópica es reducida al mínimo en relación con las áreas adyacentes, representan sitios control de importancia central para comprender cómo las diferentes prácticas antrópicas pueden afectar a la biodiversidad (Pabón-Zamora *et al.* 2008, Rannestad *et al.* 2015, Aukema *et al.* 2017). Asimismo, esta comparación entre áreas protegidas y no-protegidas brinda información de base para evaluar la importancia de la estrategia de protección estricta de los ecosistemas para la conservación de la biodiversidad.

Las áreas protegidas están ampliamente reconocidas como la piedra angular de la conservación de la biodiversidad. Particularmente, cuando dichas áreas involucran especies raras, en peligro de extinción o endémicas, o hábitats con poca representación. La conservación de estas áreas implica respetar los procesos ecológicos, evitando que las actividades humanas los impidan o modifiquen, ya que se parte de la premisa de que varios ecosistemas o especies no sobrevivirían en las condiciones actuales sin protección estricta. De hecho, desde el punto de vista ecológico, los ecosistemas se encuentran libres de cambios, ya que muestran un comportamiento más o menos regular de perturbación-regeneración, generalmente, por efecto de causas periódicas o recurrentes (pulsos de incendios, inundaciones, sequías, eventos geológicos, etc.; Pabón-Zamora *et al.* 2008).

La influencia de las perturbaciones antrópicas sobre la biota requiere una evaluación de las respuestas en los diferentes niveles de organización (e.g., especies, poblaciones, comunidades). Un tipo particular de perturbación puede ser considerado perjudicial en términos de la conservación de la biodiversidad si éste reduce la diversidad de los ensambles y/o la presencia o abundancia de ciertas especies particulares. A nivel especie-específico, las respuestas suelen depender del uso de hábitat de las especies (Blanco 1999). Así, por ejemplo, los requerimientos de hábitat relacionados con las características de los estratos herbáceos y arbustivos de los humedales pueden determinar la influencia de las intervenciones antrópicas como la ganadería, que modifican estos hábitats (Colwell & Dodd 1995). En este contexto, el

uso de gremios tróficos para dilucidar la forma en que dichas perturbaciones afectan la biota es una práctica común entre los estudios ecológicos (Milesi *et al.* 2002, Farías *et al.* 2007, Tavares *et al.* 2015).

El enfoque gremial propone agrupaciones supraespecíficas en función de la similitud en el uso de los recursos de las especies (Root 1967). Este enfoque ha sido muy utilizado en estudios ornitológicos (Croonquist & Brooks 1991, Milesi *et al.* 2002, Farías *et al.* 2007, Ronchi-Virgolini 2011, Lorenzón 2014), como una alternativa a los enfoques especie-específicos. Originalmente, el término “gremio” describe a un grupo de especies que utiliza un mismo recurso de manera similar, independientemente de las relaciones taxonómicas (Root 1967, Jaksic 1981). En el marco de la ecología aplicada (i.e., gremios de manejo; Verner 1984, Milesi *et al.* 2002, Farías *et al.* 2007), el enfoque se ha utilizado partiendo de la idea de que, si un gremio trófico depende de un recurso en particular y de las variaciones que el mismo sufre de manera natural o antrópica, puede resultar afectado en alguna de sus propiedades (e.g. abundancia o riqueza), por lo que puede tomarse como un buen indicador del efecto de tal disturbio (Farías *et al.* 2007, Tavares *et al.* 2015).

Para explicar la variación de los ensambles entre áreas Protegidas y No-Protegidas debe considerarse la heterogeneidad temporal, entendiéndose a ésta como la variación cualitativa de los elementos físicos y bióticos en función del tiempo (De Angelo 2003). Puesto que las condiciones ambientales conjuntamente con los requerimientos de hábitat de las especies pueden variar temporalmente (Hutto 1985, Marone *et al.* 1997) es esperable que las comparaciones de los ensambles entre áreas con diferente grado de influencia antrópica varíen a lo largo del tiempo, no permitiendo obtener una conclusión general sobre las características de la comparación. Esto es particularmente cierto en el caso de los humedales fluviales, donde a la estacionalidad climática se suma la variación hidrológica generando cambios temporales en las condiciones ambientales. Asimismo, en el caso de las aves acuáticas, los movimientos regionales en respuesta a la variación ambiental (Antas 1994, Richmond *et al.* 2012) y los cambios en los requerimientos de hábitat de las especies entre estaciones reproductivas y no reproductivas pueden generar diferentes patrones entre áreas Protegidas y No-Protegidas en diferentes momentos del año. De este modo, la consideración conjunta de las escalas espacial y temporal brinda un enfoque más integral para comprender las diferencias entre áreas Protegidas y No-

Protegidas en ambientes con alta variabilidad como los humedales fluviales del río Paraná.

El Parque Nacional Pre- Delta representa una de las pocas áreas con protección activa en la planicie de inundación del río Paraná. A lo largo de su extensión incluye una gran superficie de ambientes acuáticos que son utilizados por diferentes especies de aves que están sujetas a la dinámica del pulso hidrosedimentológico junto con actividades antrópicas tales como la actividad ganadera y la cinegética. En la actualidad, no existen trabajos específicos y sistemáticos que evalúen si existen variaciones de la estructura (i.e., abundancia, riqueza, diversidad) y composición de aves acuáticas entre humedales protegidos y no-protegidos a lo largo de la extensión de la planicie de inundación del Paraná Inferior. En este capítulo se describen y comparan los ensambles de aves acuáticas entre humedales ubicados dentro y fuera del Parque Nacional Pre Delta, y en una zona intermedia a estas dos áreas, con la finalidad de evaluar si existen variaciones espacio-temporales a nivel de ensambles, gremios tróficos y composición de especies, y para poner a prueba la idea de que la riqueza y diversidad de aves acuáticas será mayor dentro del Área Protegida debido al grado de protección de los humedales fluviales.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Diseño y método de muestreo

(ver Capítulo II)

2.2. Análisis de datos

2.2.1. Estatus de residencia

Para la clasificación sistemática de las especies se siguió a Remsen *et al.* (2017). Para la determinación del estatus de residencia de las especies se siguió a Fandiño & Giraudo (2010), utilizando las siguientes categorías: 1) residentes, correspondiente a aquellas especies que permanecen en el área todo el año; 2) migrantes neárticas, correspondiente a aquellas especies que nidifican en el neártico y luego migran al sur, estando presentes en Argentina en primavera y verano; 3) migrantes australes del norte, correspondiente a aquellas especies que nidifican en Argentina en primavera y verano y luego migran hacia el norte; 4) visitantes invernales, correspondiente a aquellas especies presentes solo en el período otoño-

invierno; y 5) ocasionales, especies que se detectan esporádicamente, pueden ser aves de paso o que utilizan algún hábitat del Parque de manera circunstancial.

2.2.2. Clasificación de las especies según la presión cinegética

El grado de presión cinegética fue determinado cualitativamente en base a bibliografía, siguiendo particularmente el trabajo de Bó *et al.* (2002), aunque con algunas modificaciones realizadas en base a encuestas (n=19) a pobladores relacionados con el área de muestreo. Si bien las entrevistas siguieron un diseño tipo, se trató de llegar a las personas mediante una charla que no indujo las respuestas y que no resultó incómoda para el entrevistado. Previo a esto se le informó a cada entrevistado el motivo de la entrevista y se utilizó un lenguaje corriente y de baja complejidad (exceptuando a guardaparques) con la finalidad de obtener información adicional sobre el grado de presión cinegética de las aves de la región.

De acuerdo a lo antes mencionado, las especies fueron clasificadas en cuatro categorías de presión cinegética: presión alta (Pa), presión media (Pm), presión baja (Pb), sin presión (NP). Presión alta incluyó las aves con un uso intenso de caza (a su vez esto implica la reducción de la población de especies que pueden tener algún grado de disminución a nivel regional); Presión media incluyó aves con uso medianamente intenso o menos atractivo para la caza deportiva; Presión baja incluyó aves con uso mayormente de subsistencia y también son de uso ocasional; Sin presión incluyó aves que no se encontrarían afectadas por el uso cinegético (Apendice II).

2.2.3. Composición de los gremios tróficos

Para determinar la composición de los gremios, las especies fueron clasificadas según la forma de obtención del alimento y la dieta de acuerdo con bibliografía de las especies para el área (Beltzer & Neiff 1992, Beltzer *et al.* 2003-04, Beltzer 2003, Cardozo *et al.* 2008, Ronchi-Virgolini *et al.* 2008, 2010). Para la clasificación según la forma de obtención de alimento, se definieron 4 categorías: 1) Nadador: especies que detectan y obtienen su alimento nadando y/o buceando; 2) Caminador: especies que detectan y obtienen su alimento caminando en las playas o aguas de poca profundidad; 3) Volador: especies que detectan su alimento desde el aire (en vuelo) y 4) De percha: especies que detectan y obtienen su alimento desde perchas. Para la clasificación en función de la dieta, se definieron 3 categorías: 1) herbívoros, para las especies que se alimentan predominantemente de material vegetal; 2) carnívoros, para las especies que

se alimentan predominantemente de vertebrados y 3) insectívoros, para las especies que se alimentan predominante de insectos, pero también de otros pequeños invertebrados. Cada una de las especies fue asignada a una o más de estas categorías de obtención del alimento y dieta. En base a la combinación de estas categorías, las especies fueron clasificadas en ocho gremios tróficos (Apéndice I).

2.2.4. Comparación espacial entre las tres áreas de los ensambles

Para comparar el número total de especies entre las tres áreas se calcularon los intervalos de confianza del 95% de este parámetro en base al cálculo de las curvas de acumulación de especies esperadas mediante cálculo analítico (Colwell *et al.* 2004), implementado mediante el programa EstimateS versión 8.2.0 (Colwell 2006). La no superposición de los intervalos de confianza indica diferencias estadísticamente significativas. Este análisis asume que la riqueza de especies proveniente de un conjunto de muestras es medida con error, lo que permite derivar un estimador de la varianza y de los intervalos de confianza (Colwell *et al.* 2004). Para evaluar las diferencias de la riqueza entre áreas teniendo en cuenta el esfuerzo de muestreo y el número de individuos, se graficaron las curvas de rarefacción basada en muestras y basada en individuos. Mientras que la rarefacción basada en muestras compara la densidad de especies (i.e., número de especies por muestra), la curva de rarefacción basada en individuos compara la riqueza de especies en función del número de individuos, permitiendo controlar por diferencias de abundancia en las comparaciones del número de especies (Gotelli & Colwell 2001).

La comparación de la estructura de los ensambles por sitio entre las tres áreas se basó en el cálculo de la riqueza de especies, índice de diversidad de Shannon y equidad de Pielou, a nivel de especies, y abundancia total (Tabla 3.1). El índice de diversidad de Shannon refleja la heterogeneidad de una comunidad sobre la base de dos factores: el número de especies presentes y su abundancia relativa (Magurran 1988), mientras que el índice de equidad de Pielou, mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada (Moreno 2001).

Para la comparación espacial entre las tres áreas, cada una las variables fueron promediadas entre las 24 repeticiones por punto de conteo, totalizando 33 muestras (11 muestras por área) que fueron comparadas entre las tres áreas. La comparación de estas variables fue realizada mediante la implementación de modelos lineales (LM) considerando el área como variable explicativa categórica. El ajuste de los modelos

lineales (normalidad, heterocedasticidad) fue evaluado mediante gráficos de los residuos (gráfico cuantil-cuantil, residuos en función de valores ajustados y de la variable explicativa). Para evaluar la influencia de valores atípicos en los análisis estadísticos se utilizó la distancia de Cook, la cual mide el grado en que cada observación individual influye los parámetros estadísticos de los modelos de regresión. Para evaluar la presencia de autocorrelación en los modelos se graficaron correlogramas con intervalos de confianza de 95% contruidos mediante el método de re-muestreo bootstrap en base a los residuos utilizando el paquete *nfc* (Bjornstad 2016) en R (R Core Team 2017). La prueba de Tukey (HSD) fue utilizada para realizar comparaciones entre cada par de áreas en el caso de encontrar diferencias significativas entre éstas. Esta prueba compara todos los pares de medias por grupo de manera pareada controlando la tasa de error de tipo I (Quinn & Keough 2002). Estos análisis fueron implementados en el programa R (R Core Team 2017) utilizando el paquete *multcomp* (Hothorn *et al.* 2008) para aplicar la prueba de Tukey. Adicionalmente, se graficaron las curvas de rango-abundancia para comparar las distribuciones de abundancia relativa de los ensambles entre las tres áreas (Feinsinger 2003, Magurran 2004).

Para comparar estadísticamente la composición de especies entre las tres áreas se implementó un análisis multivariado de la varianza basados en permutaciones (PERMANOVA). Este análisis es utilizado para realizar una partición de las matrices de distancia (i.e., índices de disimilitud entre todos los pares de puntos de conteo) entre fuentes de variación y ajustar modelos lineales cuya significancia estadística es evaluada mediante permutaciones (999 en este estudio, Oksanen 2011). La comparación de la diversidad beta, utilizada para cuantificar la variación de la composición de los ensambles entre sitios, entre las tres áreas fue realizada mediante la prueba de homogeneidad de dispersiones multivariadas (Anderson *et al.* 2006), calculando la diversidad beta *dentro* de cada área (i.e., entre las 11 muestras) y comparando este valor *entre* las áreas a través de permutaciones (999 en este estudio) de los residuos mínimos cuadrados. Para este análisis se utilizó el índice de disimilitud de Sørensen (Tabla 3.2), el cual mide la variación en la composición entre comunidades (Koleff *et al.* 2003). Este análisis fue implementado mediante el paquete *Vegan* (Oksanen 2011) en el programa estadístico R (R Core Team 2017).

Para representar gráficamente las similitudes y diferencias en la composición de especies entre las tres áreas se utilizó un escalamiento multidimensional no-métrico

(NMDS), implementado mediante el paquete *Vegan* (Oksanen 2011) en el programa informático R (R Core Team 2017). Para realizar este análisis se utilizaron iteraciones con arranques aleatorios hasta que la mejor solución para el ordenamiento (i.e., el menor estrés) se repitió en dos corridas. Para evaluar el ajuste del NMS se calculó la correlación lineal entre las disimilitudes originales, obtenidas mediante el índice de Bray-Curtis, y las distancias entre las muestras en el ordenamiento (Tabla 3.2), parámetro que representa un coeficiente de bondad de ajuste para el análisis (Oksanen 2011).

El análisis de especies indicadoras (ISA; Dufrêne & Legendre 1997), implementado mediante el paquete *indicspecies* (De Cáceres & Legendre 2009) en el programa estadístico R (R Core Team 2017), fue utilizado para determinar cuáles especies estuvieron mejor representadas en cada una de las localidades. Este análisis se basa en el grado de asociación de una especie con un grupo de sitios (e.g., puntos de conteo agrupados dentro de localidades en este estudio). Este grado de asociación es estimado mediante el cálculo de un parámetro que combina las abundancias relativas y las frecuencias de las especies en cada grupo de sitios. La significancia estadística de este parámetro es evaluada mediante un test de permutaciones (999 en este estudio) que determina si éste es mayor de lo que podría esperarse por azar (De Cáceres & Legendre 2009).

2.2.5. Comparación espacio-temporal de los ensambles

Para evaluar la variación espacio-temporal de la estructura de los ensambles y la abundancia por gremio se implementaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). La riqueza de especies, la abundancia total y la abundancia por gremio fueron incluidas como variables respuesta en los diferentes modelos. Como variables explicativas se incluyeron el área (variable categórica con tres niveles: Área Protegida, Intermedia y No-Protegida) y la estación (variable categórica con dos niveles: otoño-invierno y primavera-verano), considerando la interacción entre estos factores para evaluar los cambios espacio-temporales. Los puntos de conteo fueron incluidos como factor aleatorio para tener en cuenta la presencia de medidas repetidas en el análisis.

Tabla 3.1. Índices de diversidad y equitatividad utilizados para caracterizar la estructura de los ensambles. Las fórmulas de los índices de diversidad son expresadas en términos del número efectivo de especies (*sensu* Jost 2006).

Índice	Formula	Propiedades
Riqueza de especies (S)	$S = \sum_{i=1}^s p_i$ donde p_i es la proporción de la abundancia de la especie i en el ensamble.	Completamente insensible a las diferencias en la abundancia relativa de las especies.
Índice de diversidad de Shannon-Weaver (H')	$H' = \text{Exp} \left(- \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \right)$ donde s es el número de especies y p_i es la proporción de la abundancia de la especie i en el ensamble.	Pondera las especies por su proporción sin dar mayor peso a las especies más raras y/o dominantes (Jost 2006, Tóthmérész 1995, Maurer & McGill 2011)
Equidad de Pielou	$J' = \frac{H'}{\text{Log}_2 S}$ donde H' = índice de Shannon-Wiener $\text{Log}_2 S$ = es la diversidad máxima (H'_{max}) que se obtendría si la distribución de las abundancias de las especies en la comunidad fuesen perfectamente equitativas.	Este índice mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada (Magurran 1988).

Tabla 3.2. Índice de disimilitud utilizado para calcular la diversidad Beta de cada área de estudio.

Índice	Formula	Propiedades
Índice de disimilitud Sørensen	$\frac{e + f}{2d + e + f}$ siendo "d" el número de especies compartidas entre los ensambles, y "e" y "f" el número de especies que sólo ocurren en cada uno de los ensambles a comparar	Variación de la composición entre dos ensambles (i.e., diversidad beta en sentido amplio). Varía entre 0 (ensambles iguales) y 1 (ensambles completamente diferentes).

3. RESULTADOS

3.1. Resultados generales

A partir de las 792 muestras obtenidas (i.e., 24 visitas repetidas en 33 puntos de conteo), se registró una abundancia total de 24046 individuos, correspondiente a 59 especies (15 familias y 9 órdenes) de aves acuáticas dentro de los humedales del Paraná Inferior (Apéndice I). Respecto a los patrones de residencia, 50 de las especies registradas (85%), son especies que residen todo el año en el área de estudio, 2 (3%) son migrantes neárticas, 2 (3%) migrantes australes, 1 (2%) visitante invernal y 4 (7%) especies ocasionales (Fig. 3.1, Apéndice I).

La mayor cantidad de individuos registrados en este estudio, con más de 1000 ejemplares, correspondieron a las especies *Jacana jacana* (n= 5747 individuos), *Plegadis chihi* (n= 2281 individuos) y *Aramus guarauna* (n= 2085 individuos), que representaron en conjunto un 42% del total de individuos registrados. En contraste, solo se observó un ejemplar de *Anhinga anhinga* y dos individuos de *Fulica rufifrons* (Fig. 3.2). Las familias mejor representadas fueron Anatidae, Ardeidae y Rallidae (12, 9 y 9 especies respectivamente; Apéndice I).

La mayor cantidad de individuos registrados en este estudio, se observó durante la estación invernal en el segundo año de muestreo (2172 individuos) en el Área No-Protegida. En cuanto a la riqueza, el mayor valor fue registrado también en el Área No-Protegida, en el periodo estival del segundo año (39 especies).

En el Área Protegida se registraron 3739 individuos durante el periodo invernal, observándose la mayor cantidad en el tercer año (1703 individuos), mientras que durante el periodo estival se observaron 2934 individuos registrándose los valores máximos durante el tercer año (1306 individuos). En cuanto a la riqueza el mayor valor fue observado en el periodo invernal en el tercer año y durante el periodo estival en el segundo año (36 especies). En el Área Intermedia fueron observados 3697 individuos durante el periodo invernal, observándose la mayor cantidad durante el segundo año (1791 individuos), mientras que durante el periodo estival se observaron 3720 individuos registrándose el valor máximo en el segundo año de estudio (1608 individuos). En cuanto a la riqueza el mayor valor fue observado en el periodo invernal en el tercer año y durante el periodo estival en el segundo y tercer año (38 y 36 especies). En el Área No-Protegida fueron observados 4989 individuos durante el periodo invernal, con el mayor valor en el segundo año (2172 individuos), mientras que durante el periodo estival se observaron 4988 individuos registrándose la mayor

cantidad de individuos en el mismo año que en el periodo invernal (2162 individuos respectivamente). En cuanto a la riqueza el mayor valor se observó en el segundo año de muestreo (39 especies) respectivamente (Fig. 3.3a y b).

De las 59 especies registradas, un total de 18 especies (30%) fueron incluidas en categorías que implican algún grado de presión cinegética. Las especies consideradas como de baja presión cinegética fueron *Aramides ypecaha*, *Chauna torquata*, *Ciconia maguari*, *Mycteria americana*, *Platalea ajaja*, *Podiceps major*, las de presión cinegética media fueron *Amazonetta brasiliensis*, *Anas flavirostris*, *Anas versicolor*, *Callonetta leucophrys*, *Cygnus melanocoryphus*, *Nomonyx dominicus* y las de presión cinegética alta fueron *Cairina moschata*, *Coscoroba coscoroba*, *Dendrocygna autumnalis*, *Dendrocygna bicolor*, *Dendrocygna viduata* y *Netta peposaca*.



Figura 3.1. Especies migrantes. A: *Podiceps major* (Macá grande), B: *Butorides striatus* (Garcita azulada), C: *Tringa flavipes* (Pitotoy chico), D: *Tringa solitaria* (Pitotoy solitario)

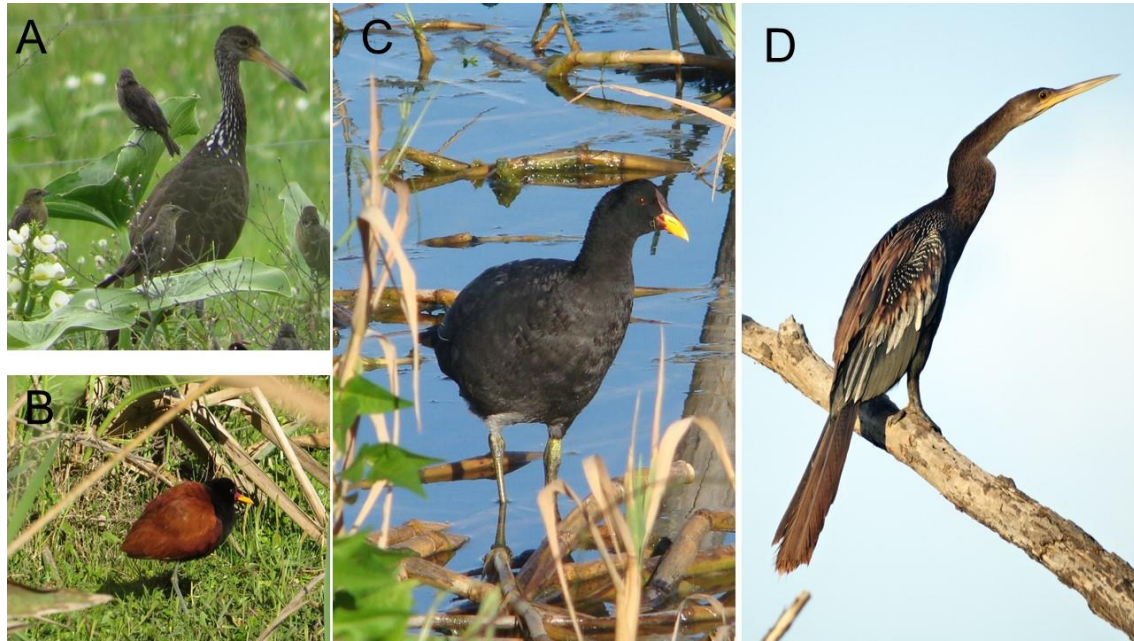


Figura 3.2. A y B representan a las especies de mayor abundancia (A: *Aramus guarauna* y B: *Jacana jacana*), mientras C y D representan a las especies de menor abundancia (C: *Fulica rufifrons* y D: *Anhinga anhinga*). [Rodrigo Lorenzón: foto C, D]

Las especies fueron clasificadas en ocho gremios tróficos: Carnívoros-caminadores (11 especies), Carnívoros-nadadores (4 especies), Carnívoros de Percha (4 especies), Carnívoros de Vuelo (7 especies), Herbívoros-caminadores (5 especies), Herbívoros-nadadores (17 especies), Insectívoro-herbívoros caminadores (2 especies) e Insectívoros-caminadores (7 especies) (Fig. 3.4). Los gremios con mayor abundancia registrada fueron Insectívoros-herbívoros caminadores (5876 individuos), representando principalmente por *Jacana jacana*, Insectívoros-caminadores (5079 individuos), representado principalmente por *Plegadis chihi*, *Vanellus chilensis* y *Phimosus infuscatus* y Carnívoros-caminadores (4914 individuos), representado principalmente por *Aramus guarauna*. Los gremios de menor abundancia fueron Carnívoros de Percha (187 individuos), que incluyó a *Buteogallus urubitinga*, que solo se observaron 4 individuos e *Ixobrychus involucris*, que se registraron solo 5 individuos (Fig 3.5; Apéndice I).

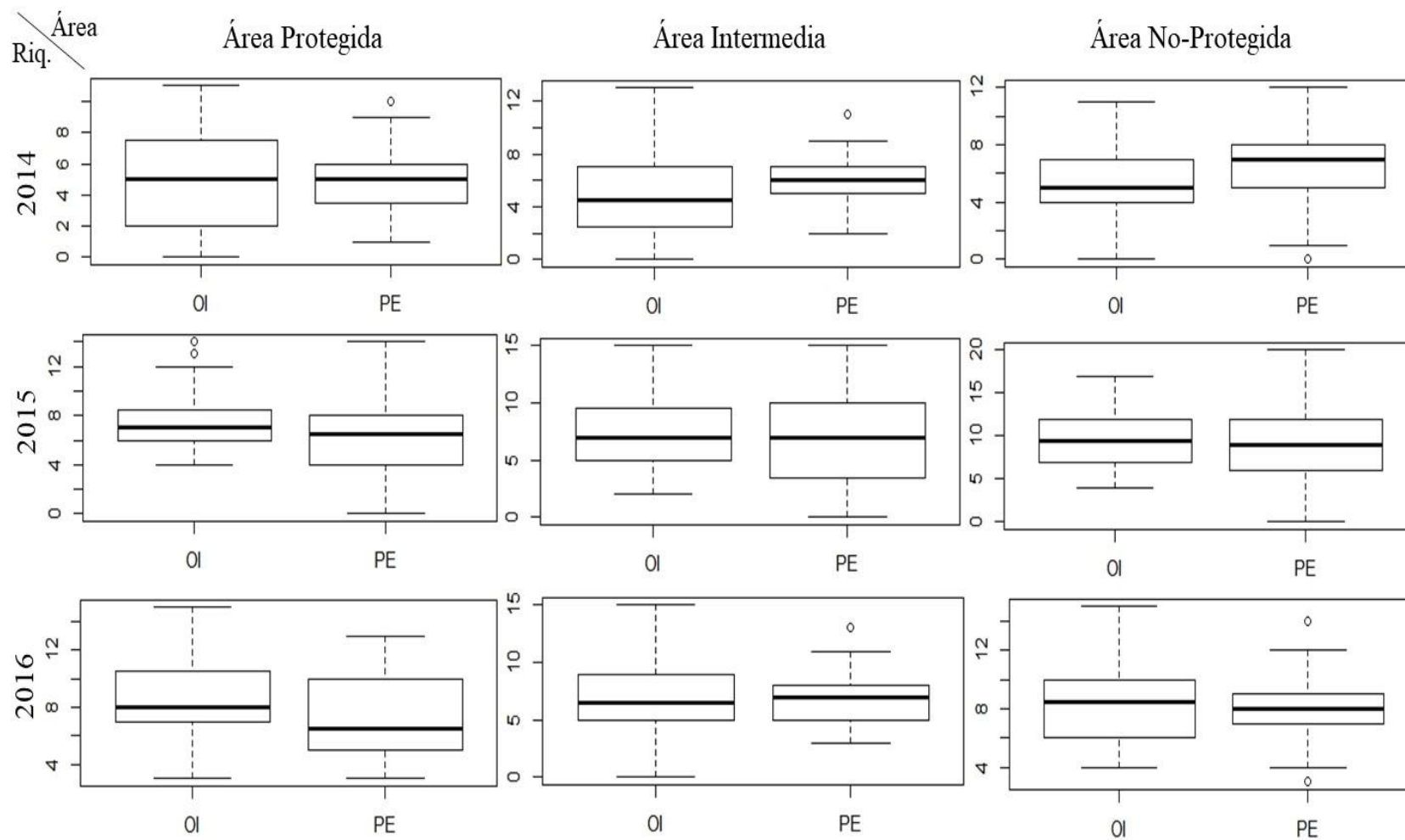


Fig. 3.3a. Riqueza (Riq) total de los ensambles de aves acuáticas durante el periodo otoño-invernal y primavero-estival y para cada uno de los tres años de muestreo en las áreas Protegidas, Intermedia y No-Protegida.

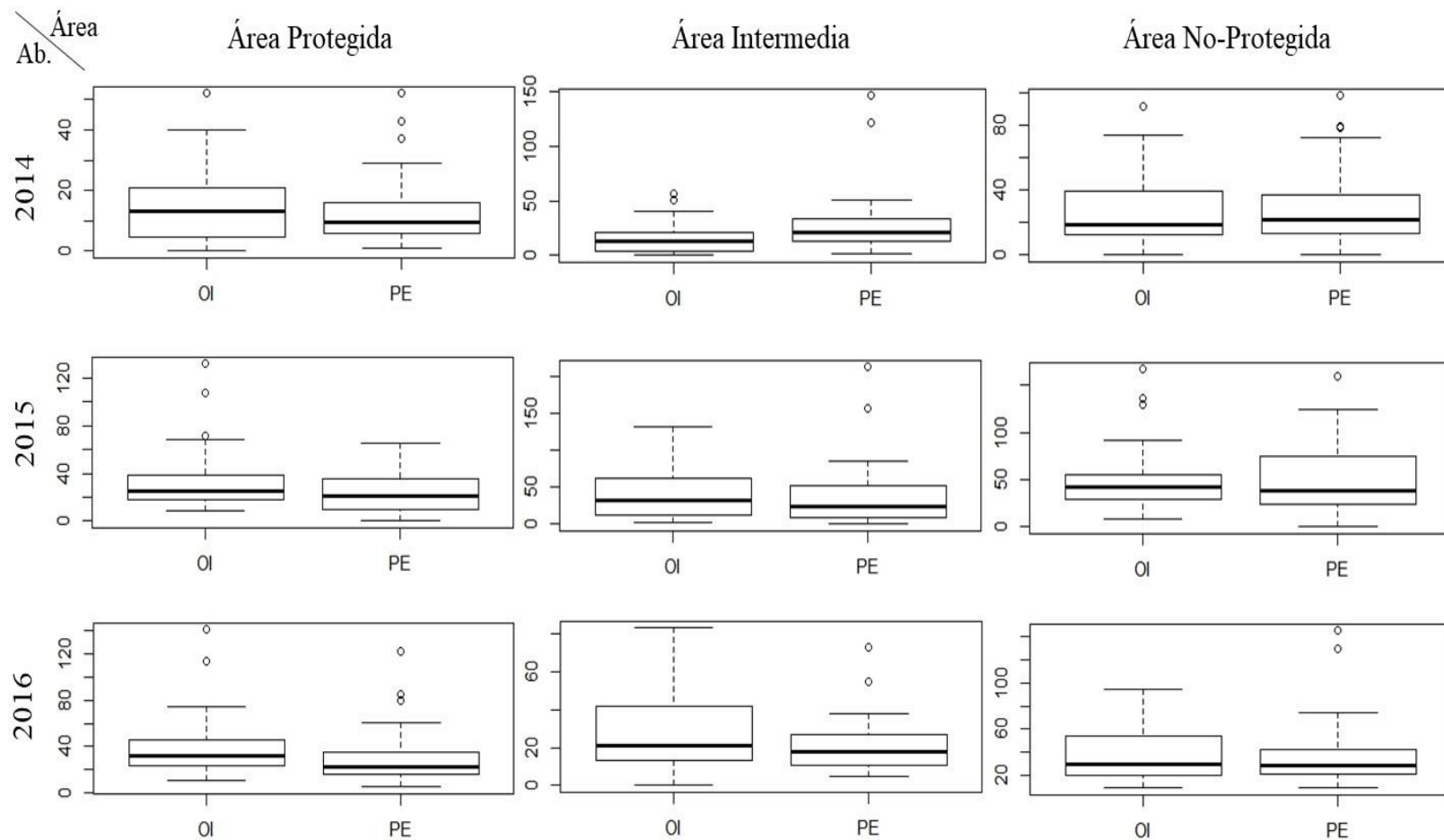


Figura 3.3b. Abundancia total (Ab) de los ensambles de aves acuáticas durante el periodo otoño-invernal y primavero-estival y para cada uno de los tres años de muestreo en las áreas Protegidas, Intermedia y No-Protegida.

En el Área Protegida se registraron 6670 individuos correspondientes a 48 especies y 15 familias. Del número total de especies registradas, 42 (87%) son especies residentes y cuatro son especies migrantes, siendo dos especies migrantes neárticas-australes, una migrante neártica y una visitante invernal. Además, dos especies fueron consideradas ocasionales (Apéndice I). En cuanto a las familias, las mejores representadas fueron Anatidae con 9 especies (*Amazonetta brasiliensis*, *Netta peposaca*, *Dendrocygna viduata*, *D.bicolor*, *Anas versicolor*, *Cairina moschata*, *Nomonix dominicus*, *Callonetta leucophrys*, *Anas flavirostris*), Ardeidae con 8 especies (*Ardea cocoi*, *Syrigma sibilatrix*, *Ardea alba*, *Egretta thula*, *Ixobrychus involucris*, *Nycticorax nycticorax*, *Tigrisoma lineatum*, *Butorides striatus*) y Rallidae con 8 especies (*Pardirallus maculatus*, *Porphyrio martinicus*, *Fulica leucoptera*, *Gallinula melanops*, *Pardirallus sanguinolentus*, *Laterallus melanophaius*, *Aramides ypecaha*, *Gallinula chloropus*). Finalmente, la familia Anhingidae (*Anhinga anhinga*), sólo fue registrada dentro del Área Protegida.

En el Área Intermedia, en la zona aledaña al Área Protegida, fueron registrados 7399 individuos, 55 especies y 14 familias. Del número total de especies observadas, 46 especies (78%) son especies residentes y cuatro migrantes, siendo dos migrantes neárticas, dos migrantes australes y una visitante invernal. Cuatro especies fueron consideradas ocasionales (Apéndice I). Para el Área Intermedia las familias mejores representadas fueron Anatidae con 11 especies (*Amazonetta brasiliensis*, *Netta peposaca*, *Dendrocygna viduata*, *D.bicolor*, *Anas versicolor*, *Cairina moschata*, *Nomonix dominicus*, *Callonetta leucophrys*, *Anas flavirostris*, *Cygnus melanocoryphus*), Ardeidae con 10 especies (*Ardea cocoi*, *Syrigma sibilatrix*, *Ardea alba*, *Egretta thula*, *Ixobrychus involucris*, *Bulbucus ibis*, *Nycticorax nycticorax*, *Tigrisoma lineatum*, *Butorides striatus*) y Rallidae con 8 especies respectivamente (*Pardirallus maculatus*, *Porphyrio martinicus*, *Fulica leucoptera*, *Gallinula melanops*, *Pardirallus sanguinolentus*, *Laterallus melanophaius*, *Aramides ypecaha*, *Gallinula Chloropus*).

En el Área No-Protegida, se registraron 9977 individuos, 52 especies y 14 familias. Del número total de especies observadas, 45 especies (87%) fueron especies residentes y cuatro fueron migrantes, siendo dos migrantes neárticas, una migrante austral y una visitante invernal. Tres especies fueron consideradas ocasionales y cuatro especies (*Rynchops niger*, *Fulica leucoptera*, *Fulica rufifrons* y *Dendrocygna autumnalis*) fueron registradas únicamente en esta área (Apéndice I). En cuanto a las

familias registradas y mencionadas anteriormente, las mejores representadas fueron Anatidae con 9 especies (*Amazonetta brasiliensis*, *Netta peposaca*, *Dendrocygna viduata*, *D. bicolor*, *Anas versicolor*, *Callonetta leucophrys*, *Anas flavirostris*, *Coscoroba coscoroba*, *D. autumnalis*), Ardeidae con 8 especies (*Ardea cocoi*, *Syrigma sibilatrix*, *Ardea alba*, *Egretta thula*, *Bulbucus ibis*, *Nycticorax nycticorax*, *Tigrisoma lineatum*, *Butorides striatus*) y Ralidae con 8 especies (*Pardirallus maculatus*, *Fulica rufifrons*, *Fulica leucoptera*, *Gallinula melanops*, *Pardirallus sanguinolentus*, *Laterallus melanophaius*, *Aramides ypecaha*, *Gallinula chloropus*).



Figura 3.4. Especies según su gremio trófico. A: *Aramides ypecaha* (Ipacaá) Carnívoro caminador, B: *Anas versicolor* (Pato capuchino) Herbívoro nadador, C: *Charadrius collaris* (Chorlito de collar) Insectívoro caminador, D: *Phalacrocorax brasilianus* (Biguá) Carnívoro nadador, E: *Phaetusa simplex* (Atí) Carnívoro volador, F: *Buteo magnirostris* (Taguató común) Carnívoro de percha, G: *Porphirio martinica*

(Pollona azul) Herbívoro caminador, H: *Gallinago gallinago* (Becasina común)
Insectivo herbívoro caminador. [Martjan Lammertink: foto C, D, E]

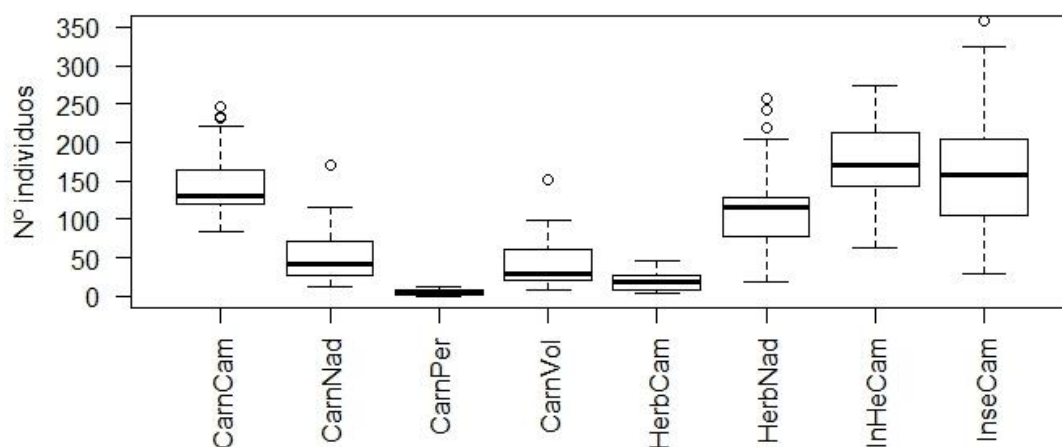


Figura 3.5. Abundancia relativa de los diferentes Gremios Tróficos analizados durante el período de estudio. Ref.: CarnCam (Carnívoro caminador), CarnNad (Carnívoro nadador), CarnPer (Carnívoro de Percha), CarnVol (Carnívoro volador), HerbCam (Herbívoros caminadores), HerbNad (Herbívoros nadadores), InHeCam (Insectívoros herbívoros caminadores), InseCam (Insectívoro caminador).

3.2. Variación espacial entre las tres áreas

3.2.1. Variación espacial de la estructura de los ensambles

El número total de especies registradas en base a las 24 visitas a cada uno de los 11 puntos de conteo no difirió entre las tres áreas (Fig. 3.6). La curva de rarefacción basada en muestras mostró que el número de especies se aproximó a una asíntota en las tres áreas (Fig. 3.7a) indicando que el esfuerzo de muestreo fue suficiente en cada una de éstas. La comparación de las tres áreas en base a las curvas de rarefacción mostró que, para diferente número de muestras y de individuos registrados, la riqueza de especies no difirió entre las tres áreas (Fig. 3.7b).

Las curvas de rango-abundancia por área fueron muy similares, con *J. jacana* como especie dominante en las tres áreas, representando respectivamente el 27, 24 y 21% de la abundancia total en el Área Protegida, Intermedia y No-Protegida, y con una alta proporción de especies con baja abundancia relativa (Fig. 3.8).

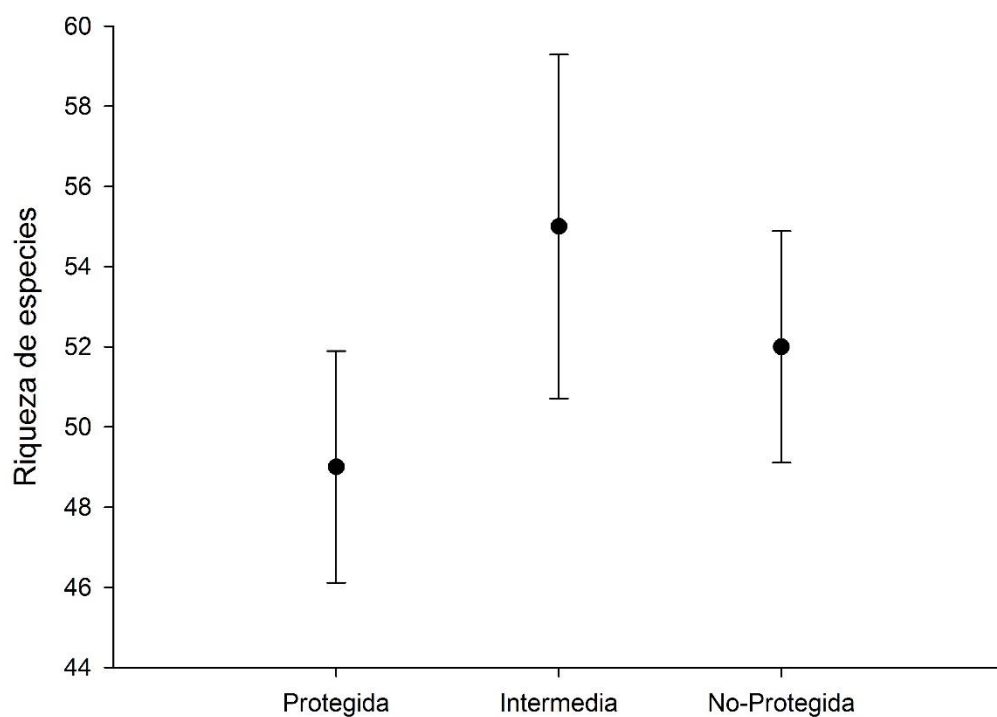


Figura 3.6. Riqueza de especies de aves registrada $\pm$ intervalos de confianza del 95% en función de cada una de las áreas ubicadas sobre el río Paraná Inferior.

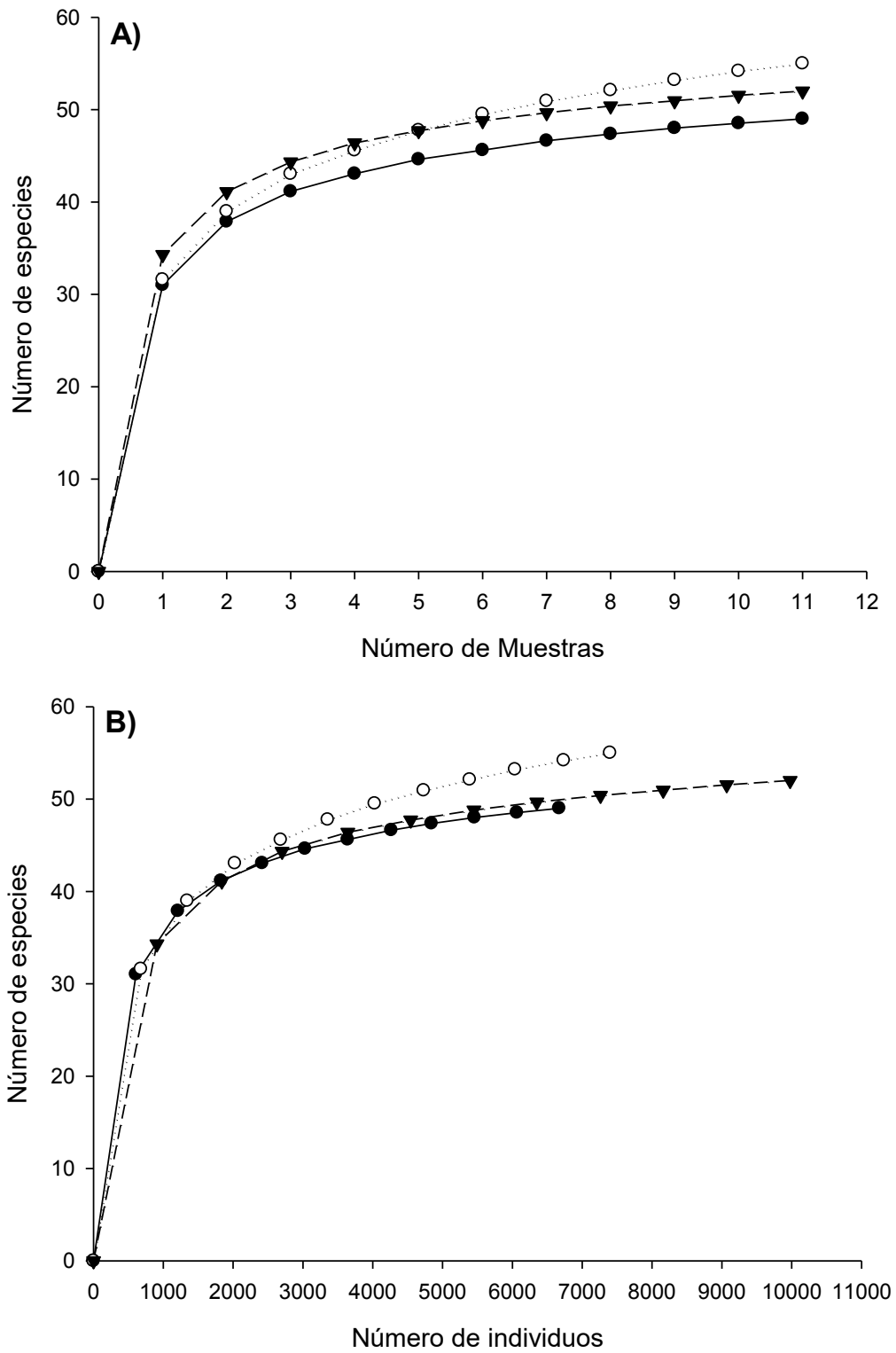


Figura 3.7. Curva de rarefacción basada en muestras (A) y en individuos (B) basadas en los puntos de conteo muestreados en el Área Protegida (círculos negros), Área Intermedia (círculos vacíos) y Área No-Protegida (triángulos).

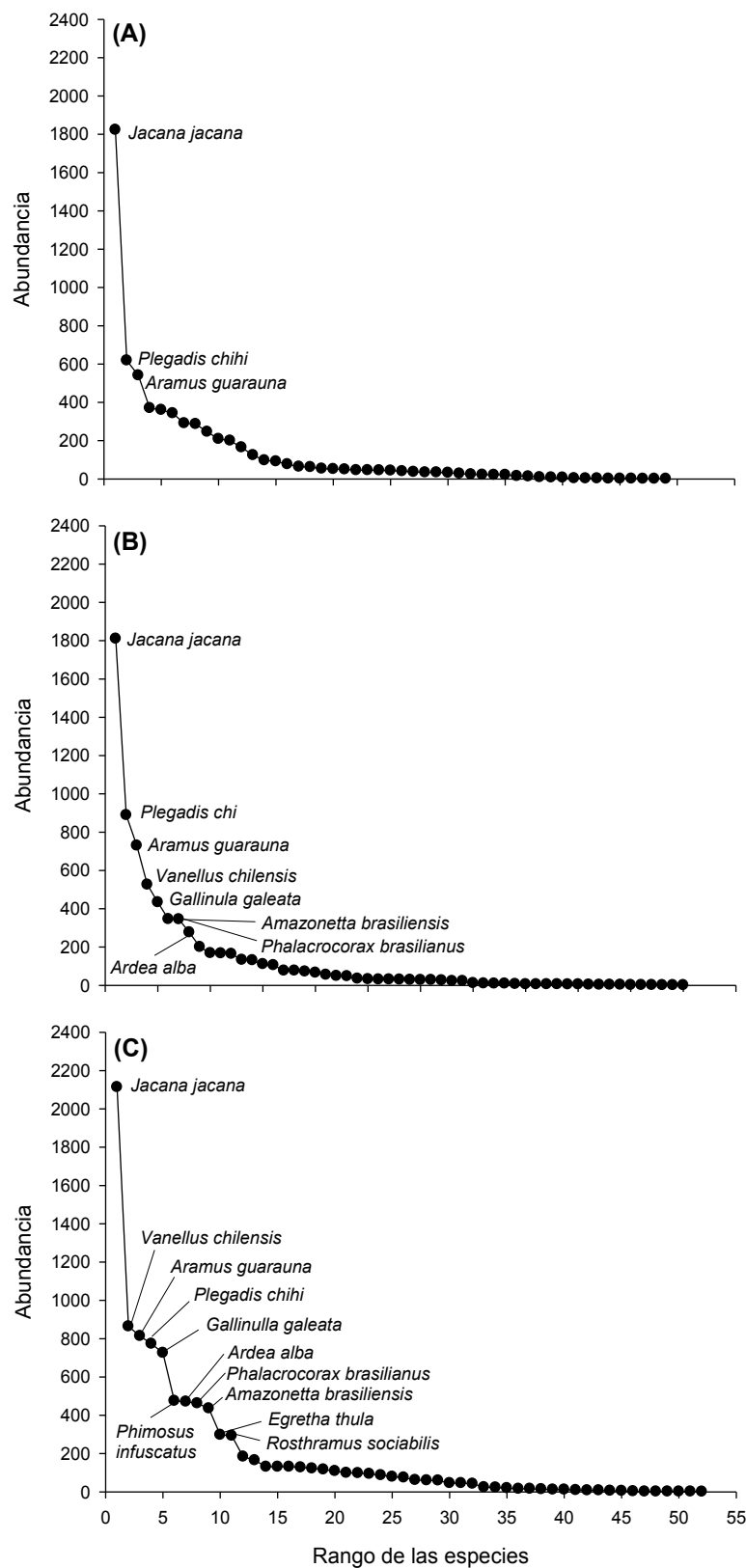


Figura 3.8. Curvas de rango-abundancia de los ensambles de aves para el Área Protegida (A), el Área Intermedia (B) y el Área No-Protegida (C). Se indican las especies con mayor abundancia relativa en cada una de las tres áreas.

La riqueza por punto difirió entre las tres áreas (LM: $F_{2, 30}:8,43$; $P= 0,001$), debido a que el Área No-Protegida presentó un mayor número de especies que el Área Protegida (Tukey: $P= 0,004$) y que el Área Intermedia (Tukey: $P= 0,002$); la riqueza por punto, en cambio, no difirió entre las Áreas Protegida e Intermedia (Tukey: $P= 0,979$). La abundancia total por punto difirió entre las tres áreas (LM: $F_{2, 30}:7,35$; $P= 0,002$), debido a que el Área No-Protegida presentó un mayor número de individuos que el Área Protegida (Tukey: $P= 0,002$) y que el Área Intermedia (Tukey: $P= 0,020$); mientras que no se encontraron diferencias entre el Área Protegida e Intermedia (Tukey: $P= 0,70$). La diversidad por punto difirió entre las tres áreas (LM: $F_{2, 30}:10,29$; $P< 0,001$), debido a que el Área No-Protegida presentó una mayor diversidad de especies que el Área Protegida (Tukey: $P= 0,001$) y que el Área Intermedia (Tukey: $P= 0,001$); mientras que la diversidad de especies no difirió entre el Área Protegida e Intermedia (Tukey: $P= 0,90$). La equidad difirió entre las tres áreas (LM: $F_{2, 30}:4,043$; $P= 0,028$) debido a que el Área No-Protegida presentó una mayor equidad que el Área Intermedia (Tukey: $P= 0,026$), mientras que los demás pares de áreas no difirieron significativamente (Tukey: $P> 0,05$ en los dos casos; Fig. 3.9).

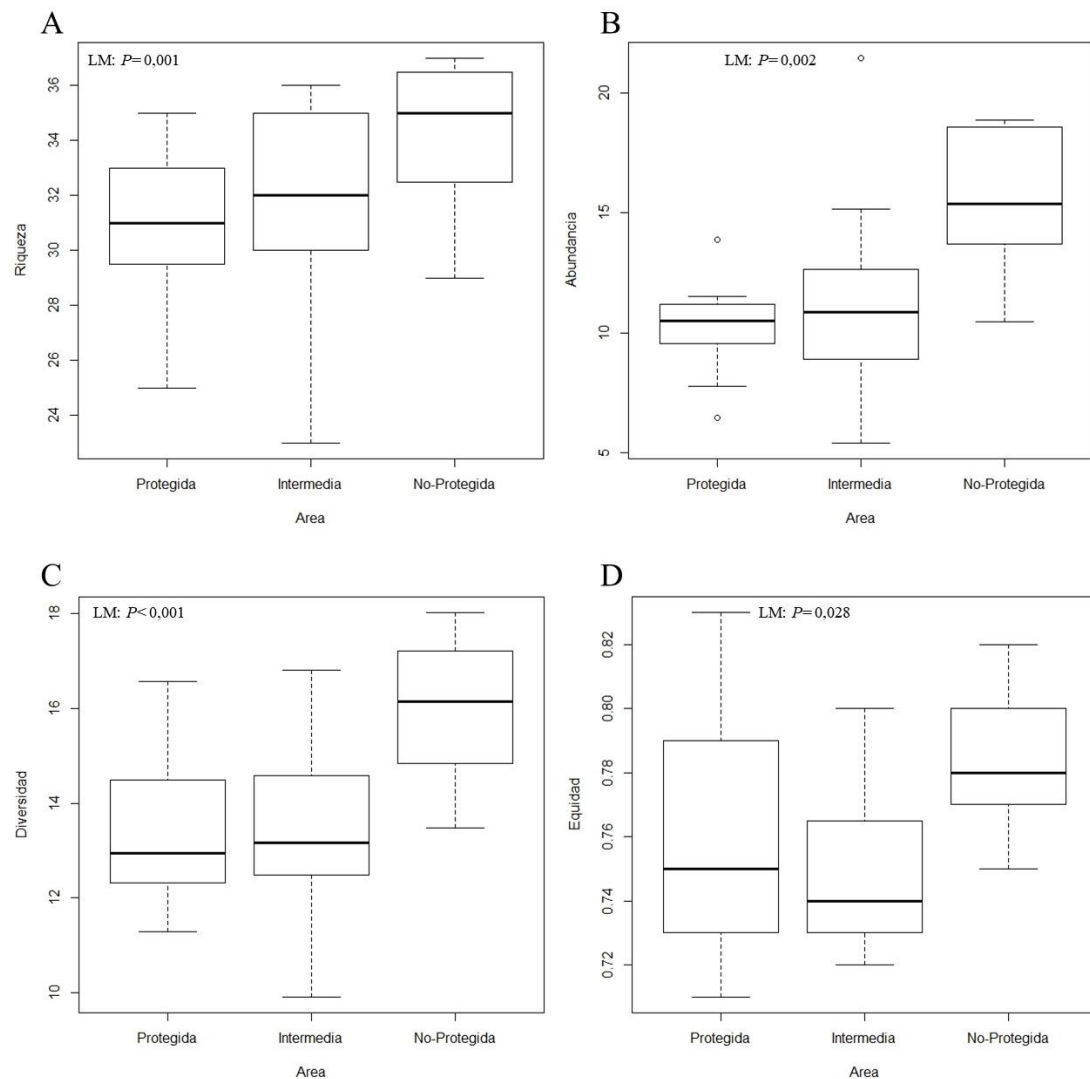


Figura 3.9. Variación de la riqueza (A), abundancia (B), diversidad (C) y equidad (D) por punto entre las Áreas Intermedia, No-Protegida y Protegida.

3.2.2. Variación espacial de la composición específica de los ensambles

La composición de especies difirió entre las tres áreas (PERMANOVA: $R^2=0,15$; $P=0,002$). De acuerdo con esto, el NMDS mostró una separación parcial de la composición de los ensambles entre las áreas a lo largo de tres dimensiones (Fig. 3.10). En general, los sitios ubicados dentro del Área Protegida presentaron una composición de especies que se diferenció de la de las Áreas Intermedia y No-Protegida mientras que estas dos últimas áreas no se diferenciaron claramente (i.e., los sitios ubicados en Área Protegida se separaron, mientras que los del Área Intermedia y

No-Protegida mostraron un grado de superposición más alto en el NMDS, Fig. 3.10). La separación del Área Protegida de las otras dos áreas se reflejó a lo largo de la primera dimensión del NMDS, y estuvo relacionada con las especies *Anhinga anhinga*, *Cairina moschata*, *Ixobrychus involucris*, *Theristicus caerulescens* y *Tigrisoma lineatum* que sólo fueron registradas o estuvieron mejor representadas en esta área. El Área Intermedia y No-Protegida, en cambio, no mostraron diferencias tan marcadas en el NMDS, aunque la dimensión 3 mostró una separación parcial entre los sitios ubicados en estas dos áreas. La diversidad beta, en cambio, no presentó diferencias entre las tres áreas (BETADISPERS: $P= 0.48$) indicando que ninguna de estas áreas presentó una mayor y/o menor variabilidad en la composición de los ensambles entre sitios.

El análisis de especies indicadoras, excluyendo las especies exclusivas, mostró que *Himantopus melanurus* y *Tringa flavipes* estuvieron mejor representadas en las Áreas Intermedia y No-Protegida, *Cairina moschata* lo estuvo en el Área Protegida y *Chroicocephalus maculipennis*, *Rollandia rolland* y *Dendrocygna autumnalis* lo estuvieron en el Área No-Protegida (ISA: $P < 0,05$ en todos los casos) (Fig. 3.11).

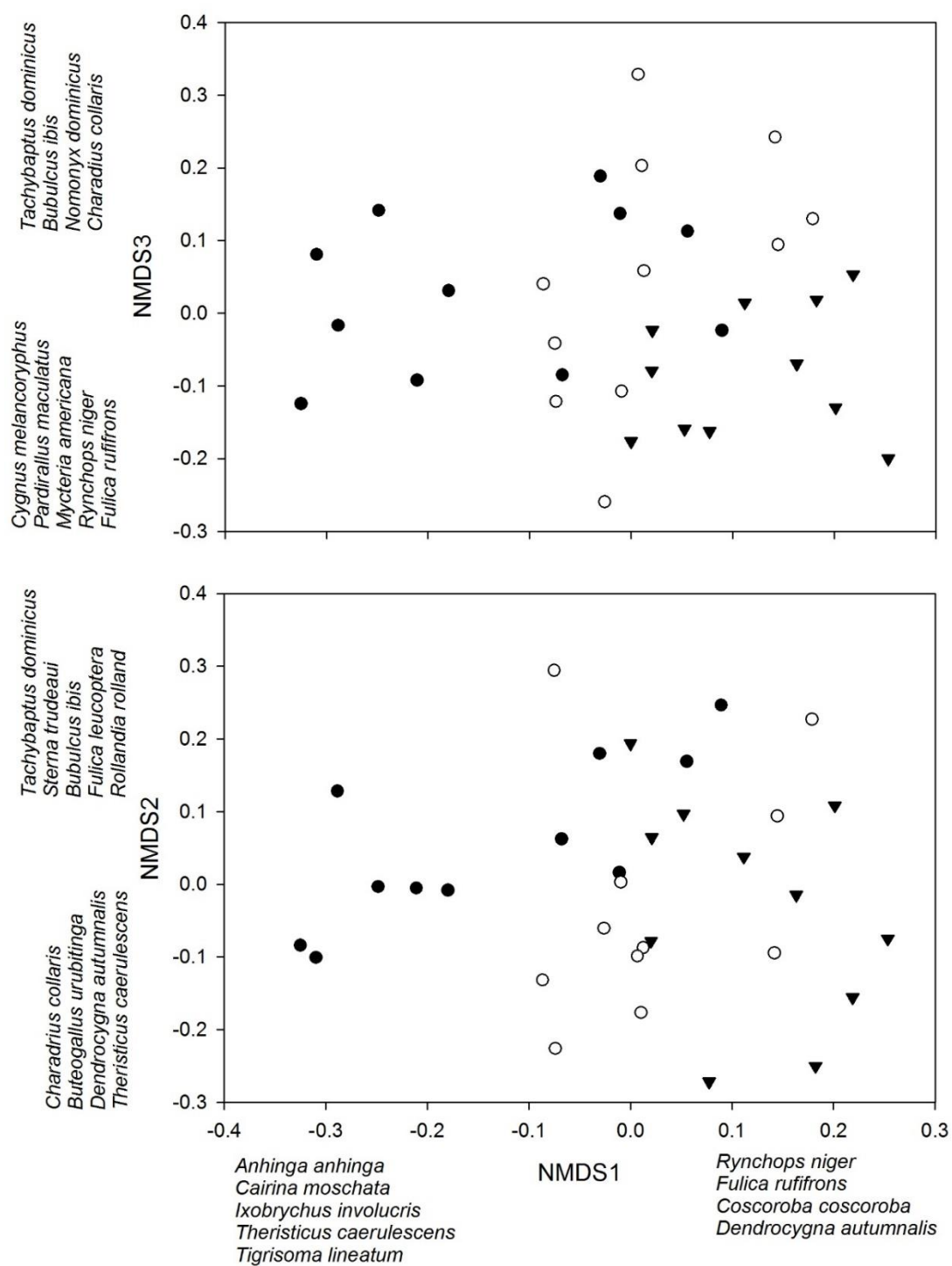


Figura 3.10. Análisis de ordenamiento multidimensional no-métrico (NMS) de los 33 puntos de conteo durante tres años (2014-2016), en base al índice de disimilitud de Bray-Curtis. Área Protegida (círculos negros), Área No-Protegida (triángulos negros), Área Intermedia (círculos vacíos).



Figura 3.11. Especies indicadoras. A: *Cairina moschata* (AP), B: *Chroicocephalus maculipennis* (ANP), C: *Himantopus melanurus* (AI-ANP), D: *Dendrocygna autumnalis* (ANP).

3.2.3. Variación espacial de la composición de los gremios entre las tres áreas

La composición de los gremios tróficos difirió entre las tres áreas (PERMANOVA: $F= 4,1$; $R^2= 0,22$; $P= 0,002$). El NMDS mostró estas diferencias entre áreas principalmente a lo largo de la segunda dimensión, puesto que los sitios del Área No-Protegida y del Área Protegida se separaron ubicándose en la parte superior e inferior, respectivamente, del gráfico (Fig. 3.12). Esta separación se debió a una mayor abundancia del gremio Carnívoros-voladores en los sitios del Área No-Protegida y a una mayor abundancia del gremio Herbívoros-caminadores en el Área Protegida.

3.3. Variación espacio-temporal de los ensambles de aves

3.3.1. Variación espacio-temporal de la estructura de los ensambles de aves

La variación interanual de la riqueza y la abundancia difirió entre las tres áreas (i.e. la interacción entre los factores área y año fue significativa, $P < 0,001$ en los dos casos). Esta interacción se debió a diferentes patrones espacio-temporales de la riqueza y la abundancia entre las tres áreas: - en el Área Protegida la riqueza y la abundancia

se incrementaron del segundo al tercer año (Tukey: $P < 0,001$ en los dos casos), - en el Área Intermedia la riqueza no varió entre segundo y el tercer año (Tukey: $P = 0,877$) y la abundancia, opuestamente al Área Protegida, se redujo del segundo al tercer año (Tukey: $P < 0,001$ en los dos casos) y - en el Área No-Protegida la riqueza fue menor en el tercer año en relación con el segundo (Tukey: $P = 0,013$) mientras que la abundancia también fue menor en el tercer año con respecto al segundo (Tukey: $P < 0,001$ en los dos casos; Fig. 3.13).

La variación estacional de la riqueza y la abundancia difirió entre las tres áreas (i.e. la interacción entre los factores área y estación fue significativa, $P = 0,01$ y $P < 0,001$ en los modelos de riqueza y abundancia, respectivamente). La riqueza y la abundancia fueron menores en el período primavera-estival en el Área Protegida ($P = 0,001$ y $P < 0,001$ en los modelos de riqueza y abundancia, respectivamente) mientras que en el Área Intermedia y el Área No-Protegida no presentaron diferencias entre las estaciones ($P > 0,1$; Fig. 3.14).

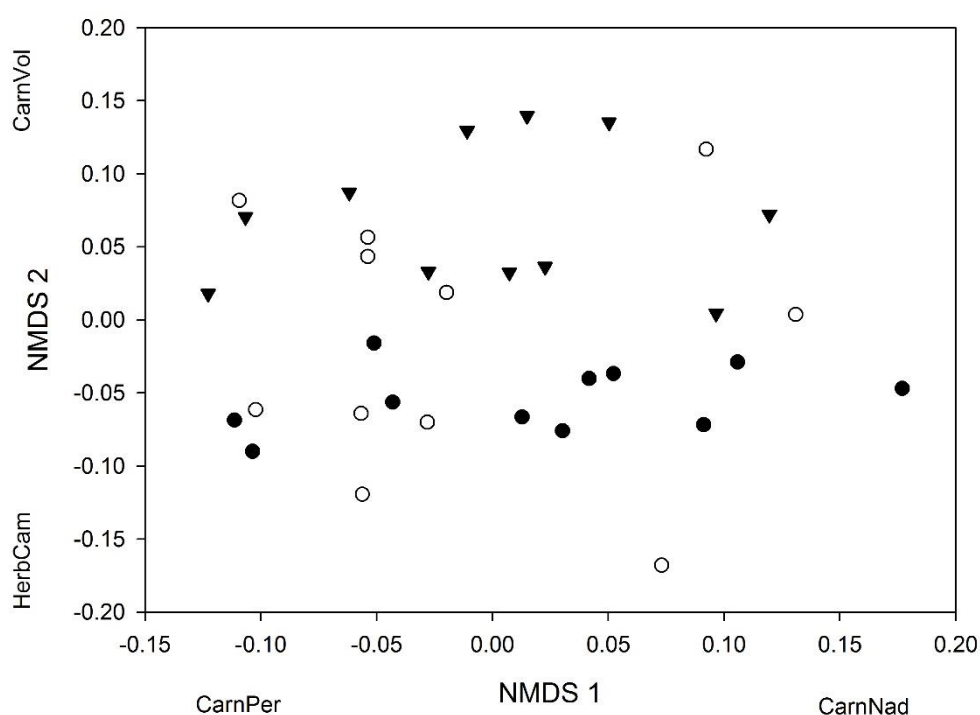


Figura 3.12. Análisis de Ordenamiento (NMS), basado en el número de detecciones por gremio trófico. AP (círculos negros), ANP (triángulos negros), AI (círculos vacíos).

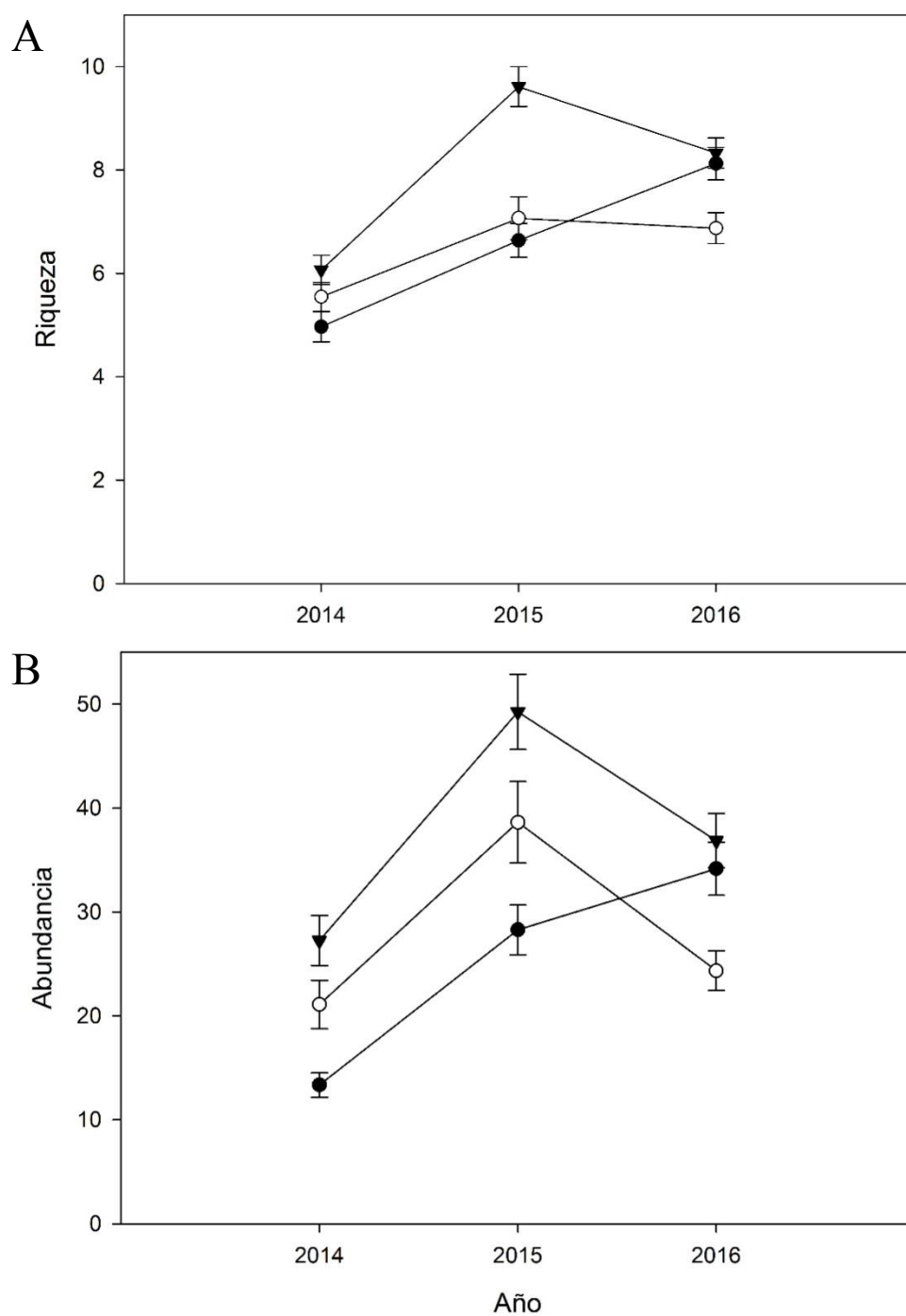


Figura 3.13. Variación interanual de la riqueza de especies (A) y abundancia total (B) en el Área Protegida (círculos negros), Área Intermedia (círculos blancos) y Área No-Protegida (triángulos negros).

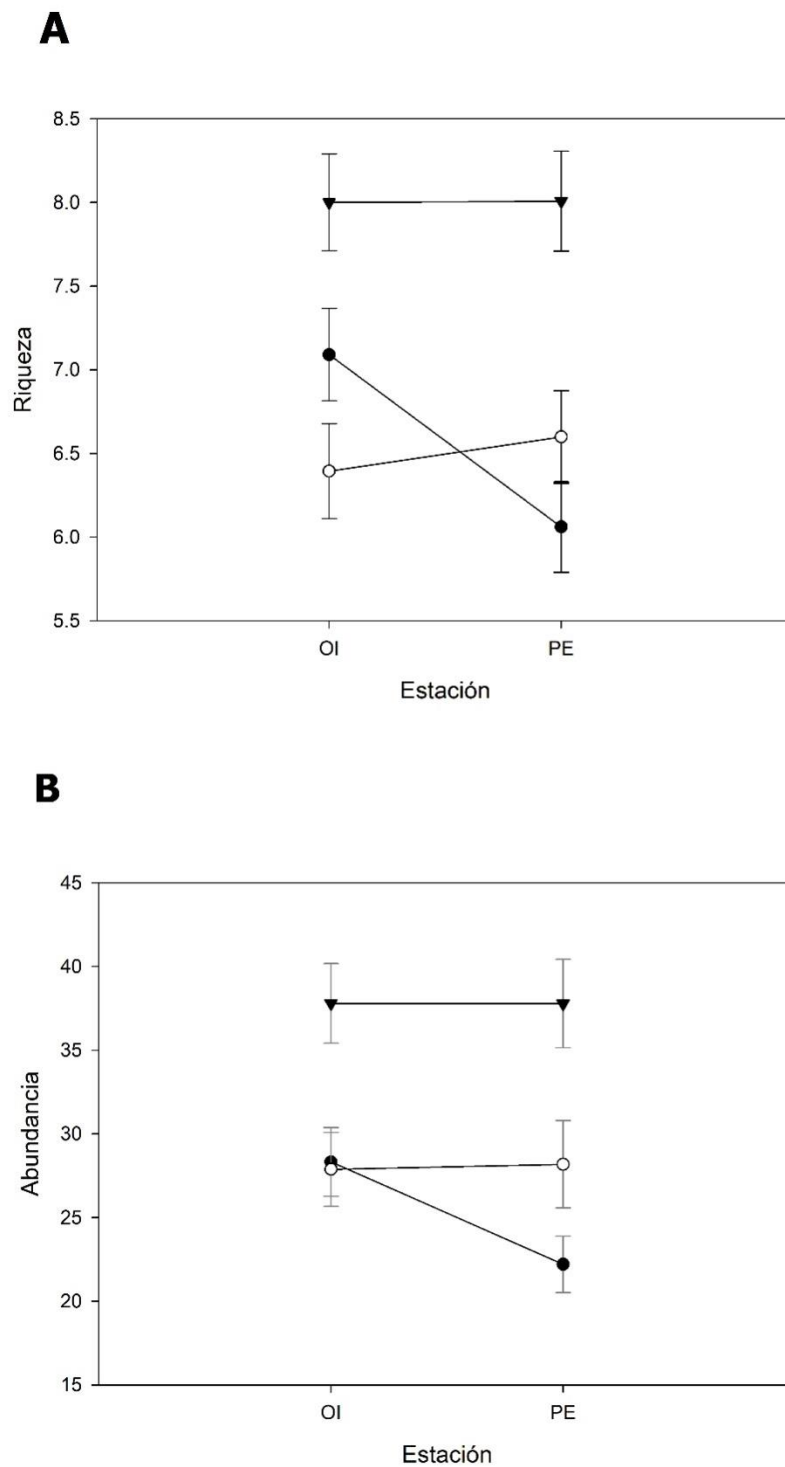


Figura 3.14. Media $\pm$ ES de la riqueza (A) y abundancia (B) entre los períodos otoño-invernal (OI) y primavera-estival (PE) para el Área Protegida (círculos negros), Área Intermedia (círculos blancos) y Área No-Protegida (triángulos negros).

3.3.2. Variación espacio-temporal de los gremios tróficos

Con respecto a los gremios tróficos, los Insectívoros herbívoros caminadores y los Insectívoros caminadores (2907 y 2516 individuos respectivamente) mostraron las mayores abundancias en el periodo invernal durante los tres años mientras que los Carnívoros de percha arrojaron la menor abundancia en dicho período (29 individuos). Durante el periodo estival, de igual manera que en el periodo invernal los Insectívoros herbívoros caminadores fueron los más abundantes seguidos por Carnívoros caminadores (3069 y 2882 individuos) mientras que el gremio con menos registros coincidió con el del periodo invernal (158 individuos).

En el Área Protegida, durante el primer año de conteo, los Insectívoros herbívoros caminadores (182 individuos) arrojaron la mayor abundancia para el periodo invernal en cambio los Insectívoros caminadores (173 individuos) presentaron los valores más altos en la época estival. Durante el segundo año de muestreo los gremios más abundantes fueron Herbívoro nadador en el periodo invernal e Insectívoro herbívoro caminador en el periodo estival (371 y 319 individuos respectivamente) y en el tercer año de muestro se observaron los Carnívoros caminadores (398 individuos) con valores más altos en el periodo invernal e Insectívoros herbívoros caminadores (437 individuos) en el periodo estival.

En el Área Intermedia durante el primer año, el gremio más abundante en ambos periodos fue Insectívoros herbívoros caminadores (229 individuos invierno y 349 individuos en verano), mientras que en el segundo año el gremio de mayor abundancia en la época invernal fue herbívoros nadadores (485 individuos) y en la época estival lo fueron los Insectívoros caminadores (459 individuos). En el tercer año, los gremios mejor representados coincidieron con los que se observaron en el Área Protegida.

En el Área No-Protegida durante el primer año de conteo, al igual que en el Área Protegida los Insectívoros herbívoros caminadores (327 individuos) arrojaron la mayor abundancia para el periodo invernal y durante la época estival los Insectívoros caminadores (347 individuos) presentaron los valores más altos, mientras que en el segundo año de muestreo los gremios más abundantes fueron Herbívoro nadador en el periodo invernal e Insectívoro herbívoro caminador en el periodo estival (371 y 319 individuos respectivamente). Durante el tercer año de muestro se observó al igual que en AP y AI el gremio Carnívoros caminadores (312 individuos) con mayor abundancia en el periodo invernal mientras que los Insectívoros caminadores (477 individuos) estuvieron mejor representados en el periodo estival. (Apéndice II)

Los cambios de la abundancia entre años fueron diferentes entre las tres áreas para cuatro gremios: Carnívoro caminador, Carnívoro nadador, Herbívoro nadador e Insectívoro-herbívoro caminador (i.e., la interacción entre las variables área y año fue significativa; $P < 0,001$ en todos los casos). En el Área Protegida el gremio carnívoro caminador presentó abundancias diferentes en cada uno de los tres años (Tukey: $P < 0,001$ en las tres comparaciones pareadas), mostrando un incremento desde el primer al tercer año, mientras que en las áreas Intermedia y No-Protegida únicamente presentó una menor abundancia en el primer año (Tukey: $P < 0,001$ en todos los casos; el segundo y el tercer año no difirieron entre sí, Tukey: $P > 0,05$ en los dos casos). El gremio Carnívoro nadador presentó una menor abundancia en el primer año con respecto a los demás tanto en el Área Protegida (Tukey: $P < 0,001$ en todos los casos) como en el Área Intermedia (Tukey: $P < 0,05$ en todos los casos), mientras que en el Área No-Protegida no se encontraron diferencias entre ninguno de los años (Tukey: $P > 0,100$ en todos los casos). Los gremios Herbívoro nadador e Insectívoro-herbívoro caminador presentaron patrones muy similares de variación interanual entre áreas: -en las áreas Protegida e Intermedia tuvieron una menor abundancia en el primer año (Tukey: $P < 0,001$ en todos los casos), no mostrando diferencias entre el segundo y tercer año (Tukey: $P > 0,100$), en el Área Protegida el primero y el tercer año no presentaron diferencias (Tukey: $P > 0,100$ en los dos gremios) variando la abundancia entre el primer y el segundo año así como entre el segundo y el tercero (Tukey, $P > 0,100$ en todos los casos). Los gremios restantes no presentaron una variación interanual diferente entre las tres áreas (i.e. la interacción entre las variables área y año no fue significativa; $P > 0,05$ en todos los casos). Fig. 3.15.

Los cambios de la abundancia entre estaciones fueron diferentes entre las áreas para tres gremios: Carnívoro caminador, Carnívoro de percha, e Insectívoro herbívoro caminador (i.e., la interacción entre las variables área y estación fue significativa; $P < 0,05$ en todos los casos). La abundancia del gremio Carnívoro caminador fue mayor en el periodo primavera-estival en las Áreas Intermedia y No-Protegida (GLMM: $P < 0.001$ en ambos casos) pero no varió estacionalmente en el Área Protegida ($P=0,90$). La abundancia del gremio Carnívoro de percha fue mayor en el período primavera-estival en las tres áreas (GLMM: $P < 0,001$ en los tres casos), aunque en el Área Protegida la diferencia entre estaciones fue de menor magnitud (Fig. 3.16). Finalmente, la abundancia del gremio Insectívoro-herbívoro caminador fue mayor en el periodo otoño-

invernal en el Área Protegida (GLMM: $P < 0,001$), fue mayor en el período primavero-estival en el Área Intermedia (GLMM: $P = 0,029$), mientras que no varió estacionalmente en el Área No-Protegida (GLMM: $P = 0,530$). El resto de los gremios no presentaron cambios estacionales diferentes entre las tres áreas (i.e., la interacción entre los factores área y estación no fue significativa; $P > 0,1$ en todos los casos).

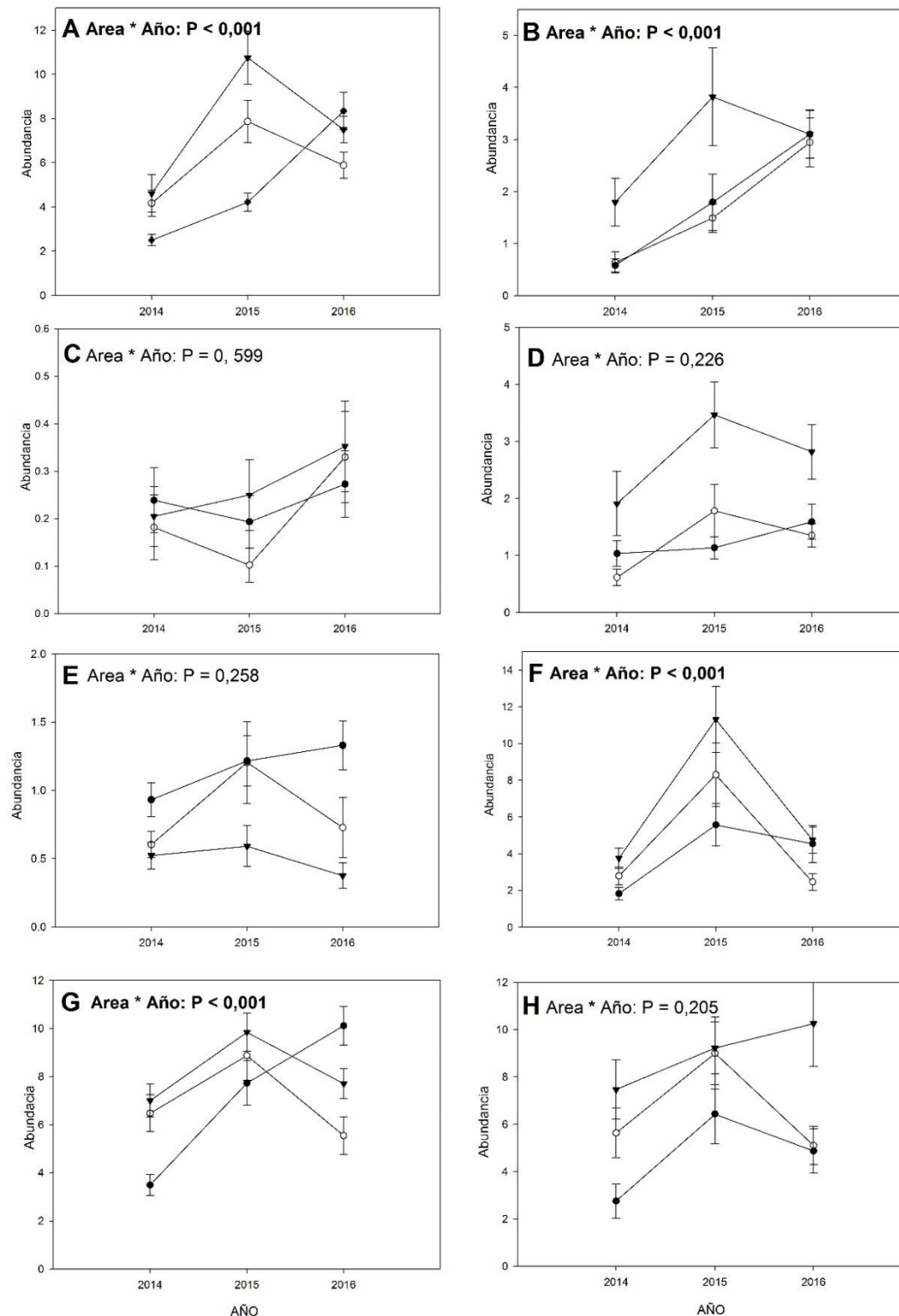


Figura 3.15. Variación de la abundancia de los gremios tróficos por año. Área Protegida (círculos negros), Área Intermedia (círculos blancos) y Área No-Protegida (triángulos negros). A: Carnívoro caminador, B: Carnívoro nadador, C: Carnívoro de Percha, D: Carnívoro volador, E: Herbívoro caminador, F: Herbívoro nadador, G: Insectívoro-herbívoro caminador y H: Insectívoro caminador. Los estadísticos

resultados en “negrita” indican una interacción significativa entre las variables área y año.

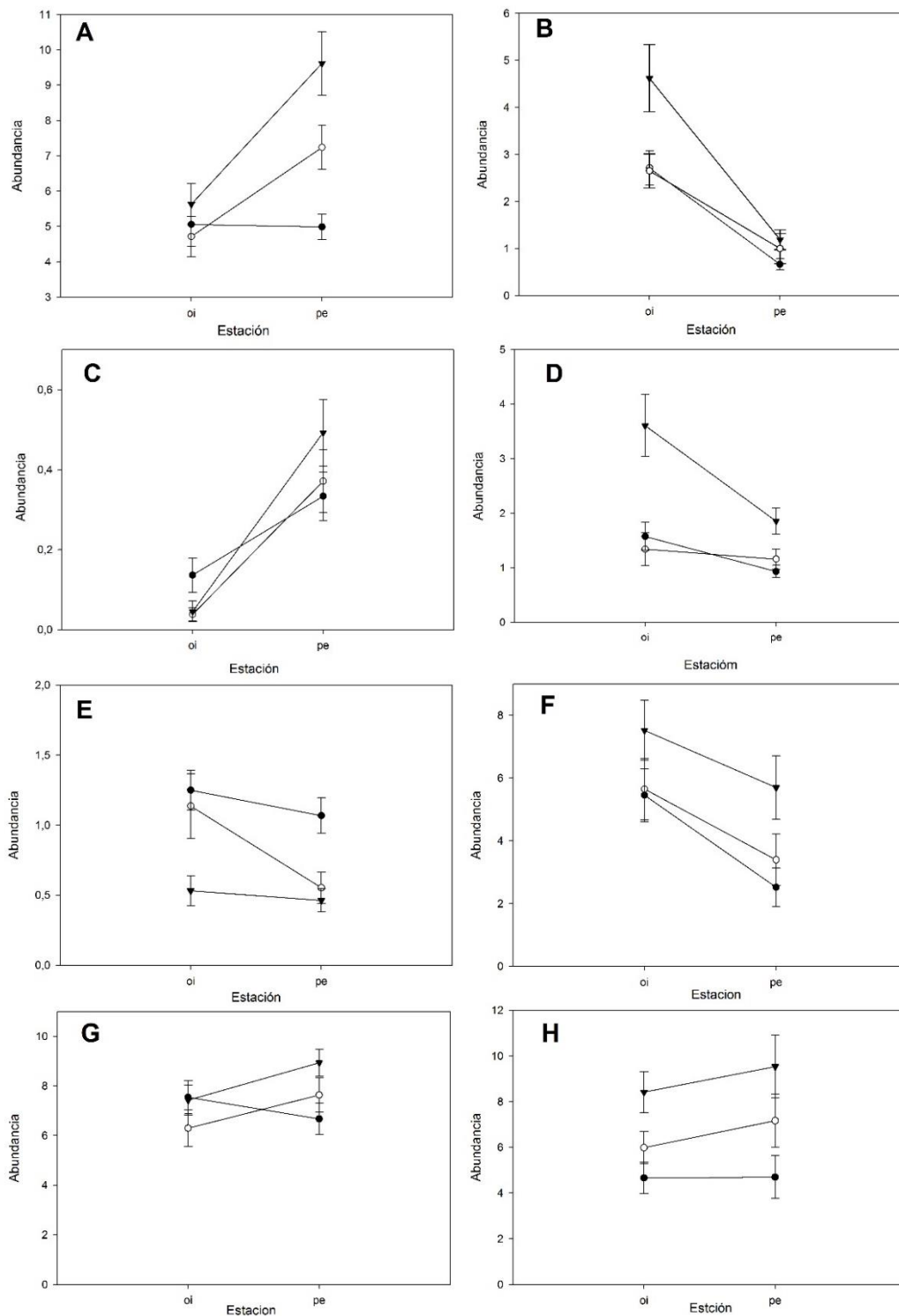


Figura 3.16. Variación entre los períodos otoño-invernal (OI) y primavera-estival (PE) de la abundancia por gremios. Área Protegida (círculos negros), Área Intermedia (círculos blancos) y Área No-Protegida (triángulos negros). A: Carnívoro caminador, B: Carnívoro nadador, C: Carnívoro de percha, D: Carnívoro volador, E: Herbívoro

caminador, F: Herbívoro nadador, G: Insectívoro-herbívoro caminador y H: Insectívoro caminador.

4. DISCUSIÓN

4.1. Contextualización regional de la diversidad de aves acuáticas

Regionalmente, los sitios de muestreo estuvieron ubicados en la subregión superior, sólo una de las tres subregiones del Delta del Paraná (Malvárez 1999, Malvárez & Bó 2004). Pese a esto, el número de especies acuáticas registradas fue alto, con las 59 especies de aves acuáticas registradas representando el 72% de las especies de aves acuáticas asociadas a humedales registradas para la provincia de Entre Ríos (De la Peña 2006), el 77 % de las especies de aves acuáticas registradas en la región del Delta del río Paraná por Bó *et al.* (2002), y el 74 % de las especies de aves acuáticas registradas para el PN Pre-Delta (Alonso 2008, Alonso & Ronchi-Virgolini 2008). Estos porcentajes muestran que la mayor parte de las especies de aves acuáticas del Delta y de Entre Ríos fueron registradas en el estudio, lo que destaca el valor del mismo para la comprensión de las variables naturales y antrópicas que afectan las poblaciones de estas especies. La mayoría de estas especies desarrollan sus ciclos anuales en el área de influencia del río Paraná, en los humedales fluviales asociados al mismo y en otros humedales de la región, puesto que solamente cinco (8%) de las especies registradas presentan movimientos migratorios de media o larga distancia, con hábitats en otras regiones durante alguna parte de sus ciclos (Alonso 2008, Alonso & Ronchi-Virgolini 2008). El porcentaje de especies que no fue registrado se relacionó con el hecho de que se trata de especies raras u ocasionales y/o de hábitos muy ocultos que dificultan su detección en el campo (e.g., *Botaurus pinnatus*, *Egretta caerulea*, *Sarkidiornis melanotos*, *Coturnicops notatus*).

El estudio incluyó una alta proporción (58%) del número de especies de aves acuáticas que sufren algún grado de presión cinegética en el Delta del Paraná (Bo *et al.* 2002), aún sin tener en cuenta algunas especies que fueron incluidas en categorías de uso cinegético por éstos autores, pero no en este estudio. Estas especies tienen una importancia particular en los ensambles puesto que sus poblaciones podrían ser influenciadas en algún grado por el uso cinegético. Su inclusión en los muestreos a lo largo de tres años brinda la posibilidad de evaluar los requerimientos de hábitat de estas especies y, por tanto, las variables que pueden influenciar sus tendencias poblacionales (ver Capítulo IV). Adicionalmente, entre estas especies estuvo incluida *C. moschata*,

especie que sufre un alto grado de presión cinegética y que además presenta problemas de conservación a nivel nacional siendo incluida en la categoría “Amenazadas” (López-Lanús *et al.* 2008).

El número total de especies registradas en las áreas Protegidas, Intermedia y No-Protegida representó el 60 %, 69 % y 65 %, respectivamente, del total de especies de aves acuáticas registradas para el PN-Pre-Delta (Alonso 2008, Alonso & Ronchi-Virgolini 2008). En conjunto, el número de especies registradas en las áreas Intermedias y No-Protegidas representó el 73 % del total de aves acuáticas registradas en el PN Pre-Delta (Alonso 2008, Alonso & Ronchi-Virgolini 2008), reflejando el valor que estas áreas no protegidas representan para la conservación del grupo.

4.2. Estructura y composición trófica de los ensambles de aves acuáticas

Los ocho gremios tróficos de aves acuáticas registrados reflejaron la elevada oferta de microhábitats y recursos alimenticios de la planicie de inundación, involucrando una gran variedad de dietas y de formas de obtenerlas en el espacio al igual que lo observado por otros autores en estos ambientes (Ronchi-Virgolini *et al.* 2008, Fahrig *et al.* 2011, Tavares *et al.* 2015). La elevada abundancia del gremio Insectívoro-herbívoros caminadores reflejó principalmente la alta abundancia de la especie *J. jacana* junto con la elevada disponibilidad de vegetación flotante, hábitat al que se encuentra asociada esta especie. De igual modo, los gremios Insectívoros-caminadores y Carnívoros-caminadores presentaron una alta abundancia en el ensamble de aves acuáticas reflejando la elevada disponibilidad de artrópodos y vertebrados, principalmente peces, que estas especies obtienen caminando en playas y áreas poco profundas alrededor de los cuerpos de agua de la planicie de inundación. Las especies nadadoras fueron también relativamente abundantes, aunque en menor medida que aquellas que obtienen su alimento caminando.

4.3. Variación de los ensambles de aves entre las áreas Protegidas y No-Protegidas

Tanto considerando la riqueza total de especies registradas en cada una de las tres áreas como la riqueza de especies a escala de sitio entre las tres áreas, los resultados mostraron que la riqueza no fue mayor en el Área Protegida. Mientras que la riqueza total de especies no difirió entre las tres áreas, la estructura de los ensambles a escala de sitio fue diferente entre las tres áreas debido a una mayor riqueza, diversidad y abundancia en el Área No-Protegida. De este modo, en contraposición a lo esperado, el

bajo grado de perturbación de los humedales no se relacionó con una mayor riqueza y diversidad dentro del Área Protegida, sino que, por el contrario, a escala de sitio se encontró un patrón inverso con mayor diversidad y abundancia de aves acuáticas en el Área No-Protegida. Otros autores, han encontrado resultados similares en la medida en que han encontrado humedales de alto valor para la conservación de aves pese a las perturbaciones antrópicas (Rannestad *et al.* 2015). Estos resultados sugieren que, en el caso del grupo de aves bajo estudio en este ambiente en particular, no existiría un efecto negativo de las actividades antrópicas que pueda reducir la riqueza y diversidad de aves en los humedales fluviales del sistema fluvial del río Paraná, y que incluso ciertas características resultantes de las perturbaciones antrópicas podrían incrementar la diversidad de los ensambles. Sin embargo, más allá de las diferencias de riqueza y diversidad a nivel de ensambles, ciertas especies de aves acuáticas, incluidas algunas con problemas de conservación, sólo fueron registradas o fueron más abundantes en el Área Protegida, indicando que a nivel específico el Área Protegida brinda un área importante para la conservación de algunas especies de aves. Estos resultados contrastan con uno de los criterios comúnmente indicados para la selección de áreas de conservación, esto es, la presencia de una alta riqueza y diversidad de organismos (Myers *et al.* 2000, Arzamendia & Giraudo 2004, Ramírez-Albores 2006). No obstante, este tipo de resultados no es nada infrecuente en la literatura, puesto que, en coincidencia con los resultados encontrados, existen numerosos estudios que han mostrado que las actividades antrópicas pueden incrementar la diversidad de aves en determinados ambientes (Coppedge *et al.* 2008, Powell 2008, Isacch & Cardoni 2011, Rannestad *et al.* 2015). En el caso de las aves acuáticas, Colwell & Dodd (1995) encontraron que éstas son favorecidas por la ganadería en humedales costeros. Rossetti & Giraudo (2003), similarmente, no encontraron diferencias claras en las aves al comparar bosques fluviales habitados y no-habitados por el hombre, por lo que tampoco detectaron un efecto negativo de la presencia antrópica. Más allá de estos aspectos, es importante también mencionar que este estudio incluyó sólo las aves acuáticas, por lo que los resultados encontrados brindan información de base para pautas de conservación de este grupo en particular (e.g., consideración de áreas no-protegidas en planes de conservación), no teniendo implicancias en la selección de áreas protegidas donde un criterio más integral, considerando muchos otros aspectos, es necesario.

En cuanto a los factores que puedan dar cuenta de la ausencia de diferencia de la riqueza total de especies registradas entre las tres áreas, pueden incluirse la alta

capacidad de movilidad de las aves acuáticas, (Lemoine *et al.* 2007) que les permite enfrentar los cambios en el paisaje. Al tratarse de un grupo de alta capacidad de movilidad, puede existir un movimiento frecuente entre Áreas Protegidas y No-Protegidas en función de la oferta de recursos. Estos movimientos pueden reducir la variabilidad de los ensambles (diversidad beta) entre las áreas puesto que la dispersión actúa como una fuerza que tiende a reducir la heterogeneidad espacial en la composición de las comunidades (Nekola & White 1999). Asimismo, este aspecto destaca la importancia de considerar las variaciones en otras escalas espaciales, teniendo en cuenta que a escala de sitio se detectó una mayor riqueza y diversidad en las áreas no protegidas.

En lo que respecta a la abundancia, los resultados indicaron que la abundancia fue mayor en el Área No-Protegida mientras que en el Área Intermedia y Área Protegida las abundancias promedio difirieron levemente. Rossetti & Giraudo (2003) llegaron a resultados similares con respecto a la abundancia promedio en su estudio comparando áreas habitadas y no habitadas puesto que documentaron que esta variable fue más alta en bosques habitados. Este patrón puede indicar una mayor oferta de recursos en los humedales no-protegidos teniendo en cuenta que otros estudios han encontrado también mayor abundancia de aves acuáticas en áreas antropizadas lo han atribuido a la oferta de recursos relacionada (Marateo *et al.* 2013, Tavares *et al.* 2013, 2015). No obstante, esto puede estar relacionado con unas pocas especies dominantes que determinan el patrón a nivel del ensamble general (i.e., las diferencias de abundancia se deben a que sólo ciertas especies y no todas tienen mayor abundancia en el Área No-Protegida generando el mismo patrón a nivel del ensamble general), teniendo en cuenta que las curvas de rango-abundancia mostraron que los ensambles están compuestos por unas pocas especies abundantes y una alta proporción de especies raras con baja abundancia relativa.

Si bien el grado de protección de los humedales no se reflejó en la estructura de los ensambles de acuerdo con la idea de un efecto negativo de las perturbaciones antrópicas sobre la riqueza y diversidad, sí se encontró una diferenciación de la composición entre el Área Protegida y las No-Protegidas relacionada con la presencia de un set de especies que sólo estuvieron presentes o fueron más abundantes en el Área Protegida. Es importante no sólo analizar los cambios en la riqueza y diversidad de los ensambles, sino también los cambios en su composición, y la respuesta de cada especie, particularmente aquellas consideradas con importancia para la conservación ya sea por

encontrarse amenazadas o por ser clave en el funcionamiento de los ecosistemas (Rusch *et al.* 2005). En este sentido, los resultados apoyan la idea que establece que las áreas protegidas, si bien no necesariamente deben presentar mayor diversidad de organismos, pueden cumplir su función al servir de refugio para especies particularmente sensibles a las perturbaciones antrópicas. Esto es particularmente importante si se considera que la única especie registrada que presenta problemas de conservación a nivel nacional, *Cairina moschata*, fue mayormente detectada en el interior del Área Protegida.

Por otra parte, los resultados concuerdan con lo encontrado en otros trabajos en los que se ha documentado que el mantenimiento de un mosaico de hábitats con diferentes regímenes de perturbaciones tales como el pastoreo por ganado puede incrementar la diversidad de aves total de un área determinada debido a un efecto positivo sobre la heterogeneidad ambiental y, por tanto, sobre el recambio de especies entre sitios (Colwell & Dodd 1995, Isacch & Cardoni 2011, Rannestad *et al.* 2015, Tavares *et al.* 2015). La variación general de la composición de los ensambles mostró que las principales diferencias se dan entre sitios protegidos y no-protegidos, considerando en este último caso las áreas Intermedia y No-Protegida de manera conjunta. Esto indica que la presencia de áreas protegidas puede incrementar la diversidad regional en la medida en que mantiene ensambles diferentes a los de las áreas no protegidas. Asimismo, esta importancia de las áreas protegidas podría ser aún mayor si se considera que éstas pueden actuar como áreas fuente en el sentido de que muchas especies pueden encontrar ambientes mas adecuados para reproducirse con mayor éxito.

4.4. Variación espacio-temporal de los ensambles

La ubicación cercana dentro del mismo paisaje de las tres áreas sugiere que las variaciones temporales de la estructura de los ensambles deberían ser similares entre estas. Esto es debido a que las principales características ambientales que pueden influenciar los cambios temporales en los ensambles de aves, como la estacionalidad climática (e.g., Isacch *et al.* 2003, Codesido & Bilenca 2004, Becerra Serial & Grigera 2007) y el pulso hidrológico (e.g., Beltzer & Neiff 1992, Giraudo 1992, Knuston & Klaas 1997, Bó & Malvárez 1999, Beja *et al.* 2010, Lorenzón *et al.* 2017) actúan en el mismo momento debido a la cercanía de las tres áreas. Por el contrario, las diferencias ambientales que puede involucrar las diferentes estrategias de manejo entre las áreas protegidas y no protegidas pueden implicar procesos de selección de hábitat de las especies, en función de la alta capacidad de movilidad, resultando en variaciones

temporales de las diferencias entre áreas. No obstante, procesos aleatorios relacionados con la instauración del hábitat pueden implicar también variaciones temporales de la diferenciación entre áreas no relacionados con procesos de selección de hábitat (Wiens 1989).

En este contexto, los resultados mostraron que la diferenciación de la estructura de los ensambles entre áreas varía tanto interanualmente como entre estaciones. Así, no hay un patrón general que diferencie la estructura de los ensambles entre las áreas, sino que este depende tanto del año como de las estaciones de muestreo.

4.5. Variación espacio-temporal de la estructura de los gremios entre las tres áreas

Los resultados mostraron una diferenciación de la composición gremial entre los sitios del Área Protegida y No-Protegida, mientras que el Área Intermedia no presentó diferencias claras con ninguna de las dos áreas. Esta diferenciación se relacionó con una mayor abundancia del gremio Carnívoros-voladores en el Área No-Protegida y del gremio Herbívoros-caminadores en el Área Protegida. La mayor abundancia de estos gremios sugiere que estos obtienen una mayor oferta de recursos en sendas áreas relacionada positiva (i.e. mayor abundancia en el área no-protegida) o negativamente (i.e. mayor abundancia en el área protegida) con el grado de uso antrópico de los ambientes. Por ejemplo, los Carnívoros-voladores pueden verse beneficiados por la presencia de escasa cobertura arbustivo-herbácea en los sitios no-protegidos. Estos sitios suelen ser más abiertos debido al intenso uso de suelo por la actividad ganadera, presencia de pobladores y uso recreativo. Esto podría explicar que los ambientes de baja vegetación y con parches de aguas más abiertos que los de las áreas protegidas pueden beneficiar a este gremio aportándoles una mayor accesibilidad a las presas en estos ambientes. Por otro lado, varios estudios previos también han documentado una alta abundancia de aves acuáticas, principalmente carnívoras, asociadas a áreas antropizadas y cercanas a asentamientos humanos como resultado de la alta abundancia de recursos proveniente de los desechos orgánicos (Marateo *et al.* 2013, Tavares *et al.* 2013, 2015). En este sentido, los humedales ubicados en áreas no protegidas y por tanto con presencia de pobladores y con uso recreativo pueden aportar una alta abundancia de recursos a estos gremios tróficos dando cuenta de su alta abundancia. El gremio Herbívoro caminador, por el contrario, incluyó especies de rálidos que requieren una cobertura herbáceo-arbustiva densa puesto que se trata de aves que se mantienen ocultas en la vegetación (Tavares *et al.* 2015). Richmond *et al.* (2012) documentó patrones muy

similares puesto que encontró un efecto negativo, mediado por la reducción de la cobertura vegetal, del pastoreo del ganado sobre la ocurrencia de una especie de rávido en humedales de Estados Unidos. De este modo, el estrato herbáceo alto y los claros de agua saturados de vegetación en el Área Protegida pueden proveer el hábitat adecuado para este gremio, no estando presente en el área No-Protegida posiblemente como una consecuencia del pastoreo por el ganado.

Los resultados también mostraron que algunos gremios presentaron patrones de variación diferentes entre áreas en función del año y de las estaciones. Esto acuerda con la idea de que estos grupos de especies pueden optar por diferentes áreas en función de las diferentes estaciones o condiciones hidrológicas de la planicie de inundación, así como en función de las diferencias de requerimientos de hábitat a lo largo del ciclo anual (Hutto 1985, Marone *et al.* 1997).

En términos generales, los resultados del capítulo mostraron que hay diferencias de los ensambles de aves acuáticas entre las áreas protegidas y no protegidas tanto en términos de estructura y composición de especies como a nivel de gremios tróficos. Aunque estas diferencias no implicaron mayores valores de diversidad dentro del Área Protegida, si se relacionaron con la presencia de especies de valor especial (e.g., con problemas de conservación o con presión cinegética alta) dentro de esta área. Por otra parte, las diferencias entre áreas no fueron constantes, sino que dependieron del año y de las estaciones, lo que confirma que los factores que determinan la dinámica ambiental a escala temporal, como el nivel hidrológico, deben ser tenidos en cuenta al comparar los ensambles de aves acuáticas entre las áreas.

CAPÍTULO IV: VARIACIÓN DE LOS ENSAMBLES DE AVES ACUÁTICAS EN FUNCIÓN DE VARIABLES AMBIENTALES NATURALES Y ANTRÓPICAS

1. INTRODUCCIÓN

La elevada complejidad ambiental de los sistemas fluviales, con regímenes hidrológicos que modifican continuamente la disponibilidad de hábitat para la fauna y generan una alta diversidad de hábitats, ha atraído el interés de los ecólogos sobre estos ecosistemas en las últimas décadas (Robinson *et al.* 2002, Chatellenaz 2005, Iriondo *et al.* 2007, Jing *et al.* 2007, Okes *et al.* 2008, Ronchi-Virgolini *et al.* 2010, Sica 2016). Este interés está relacionado con las características particulares de los sistemas fluviales que los diferencian de otros ambientes. En este sentido, actualmente se considera que los sistemas fluviales son sitios ideales para el estudio de los procesos que crean y mantienen la heterogeneidad ambiental y para cuantificar los efectos de esta variable sobre el funcionamiento de los ecosistemas y la biodiversidad del ambiente (Tockner *et al.* 2010).

En los estudios ornitológicos, el interés por los sistemas fluviales en los últimos años se ha visto reflejado en estudios que han evaluado cómo las aves responden a las características ambientales de estos sistemas (Beltzer & Neiff 1992, Giraudo 1992, Knuston & Klaas 1997, Keddy 2000, Miller *et al.* 2004, Ronchi-Virgolini *et al.* 2010, Lorenzón *et al.* 2016a,b). Hasta el momento, los estudios se han centrado en la influencia de factores naturales, tales como las variaciones hidrológicas y la heterogeneidad ambiental (e.g. Beltzer & Neiff 1992, Colwell & Taft 2000, Giraudo 1992, Miller *et al.* 2004, Ronchi-Virgolini *et al.* 2008, 2010, 2013, Lorenzón *et al.* 2016a,b) y, en menor medida, en la influencia de factores antrópicos (e. g., Croonquist & Brooks 1991, Baigún *et al.* 2008, Álvarez *et al.* 2009, Tavares *et al.* 2015, Rannestad *et al.* 2015, Sica *et al.* 2016). Pese a esto, los estudios que han abordado de manera conjunta la influencia de factores naturales y antrópicos sobre las aves acuáticas en el río Paraná Inferior son inexistentes, quizás debido a que estos aspectos implican una mayor dificultad de abordaje debido a la elevada complejidad de dichos ambientes con numerosas variables ambientales actuando conjuntamente sobre los ensambles.

1.1. Factores naturales

Entre los factores propios de los sistemas fluviales que pueden influenciar los ensambles de aves acuáticas, las fluctuaciones hidrológicas y la heterogeneidad ambiental, ocupan un lugar central (Junk *et al.* 1989, Keddy 2000). En estos sistemas, el régimen hidrológico es el factor clave que impulsa el funcionamiento del ambiente y los patrones de diversidad (Thomaz *et al.* 2007). El pulso de inundación homogeneiza los

hábitats acuáticos durante los episodios de inundación y mantiene una estructura de hábitat diversa y dinámica a lo largo del tiempo con diferentes tipos de hábitats acuáticos, entre lénticos y lóticos permanentes (Junk *et al.* 1989). Las inundaciones pueden cambiar directamente la oferta de alimentos, o cambiar indirectamente el hábitat a través del cambio de la vegetación (Keddy 2000). Además de sus efectos directos sobre el paisaje, por ejemplo, anegando unidades ambientales que son requeridas por las aves acuáticas, el pulso hidrosedimentológico crea y mantiene la heterogeneidad ambiental del paisaje fluvial (Neiff 1990, Bucher *et al.* 1993, Ronchi-Virgolini 2011, Rannestad *et al.* 2015, Tavares *et al.* 2015). De este modo, el pulso es el responsable en gran parte de la variación espacio-temporal de las aves (e.g. Beltzer & Neiff 1992, Giraudo 1992, Knuston & Klaas 1997, Beja *et al.* 2010).

El nivel de heterogeneidad ambiental puede entenderse como el grado de variación de los elementos constituyentes de los patrones de paisajes típicos (i.e., de sus características fisonómicas, estructurales, su tamaño, cantidad y su disposición espacial relativa) tanto en el espacio (e.g., diversidad de hábitat en diferentes estadios de sucesión) como en el tiempo (e.g., relación áreas inundadas/emergentes en planicies de inundación). Todos estos aspectos determinan en conjunto la oferta o grado de aptitud del hábitat para las especies de fauna silvestre, condicionando su riqueza, abundancia y su permanencia en el área (Bó & Malvárez 1999, Robinson *et al.* 2002).

Estudiando las aves, se ha encontrado evidencia de una relación positiva entre la heterogeneidad ambiental de los humedales fluviales y la riqueza y diversidad de especies. Si bien esta relación ha sido atribuida al hecho de que una mayor cantidad de hábitats permiten la coexistencia de un mayor número de especies, algunos estudios han mostrado también indicios de que ciertas especies pueden requerir sitios ambientalmente heterogéneos, utilizando diferentes ambientes para cubrir diferentes requerimientos de hábitat e incrementando la riqueza de los ensambles de aves en estos sitios (oferta de recursos, accesibilidad a los recursos, reposo, protección ante predadores, reproducción; Cody 1985, Lévêque *et al.* 2005, Ronchi-Virgolini 2011, Tavares *et al.* 2015, Lorenzón *et al.* 2016b).

1.2. Factores antrópicos

A los factores propios de la dinámica natural de los sistemas fluviales debe añadirse la influencia de factores antrópicos cuya importancia tiene en la actualidad un interés global frente a la alarmante tasa de modificación antrópica sobre los ambientes

naturales, de la que los humedales no están exentos (Croonquist & Brooks 1991). Las diferentes actividades humanas modifican y/o modelan los paisajes, por ende, pueden alterar su estructura y función, e influir sobre las especies que lo habitan (Bürgi & Turner 2002, Tschardtke *et al.* 2012, Rannestad *et al.* 2015, Tavares *et al.* 2015).

En el contexto de los humedales de la planicie de inundación del río Paraná, el pastoreo del ganado (Sica *et al.* 2016) representa uno de los factores antrópicos más importantes en términos de sus efectos potenciales sobre las aves debido a los cambios en el paisaje y en la vegetación que puede generar. Los impactos relacionados con el pastoreo del ganado incluyen alteraciones del suelo, hidrología y salinidad (Williams *et al.* 1997) y cambios en la estructura, densidad y composición de la vegetación (Fensham & Skull 1999, Floyd *et al.* 2003, McIntyre *et al.* 2003) que resultan en una degradación de los sistemas fluviales (e.g. Kauffman & Krueger 1984, Schulz & Leininger 1990, Jansen & Robertson 2001).

La presencia de ganado puede alterar la estructura y composición de la vegetación de los humedales fluviales (Clary & Kiney 2002, Magnano *et al.* 2013, Gantes *et al.* 2014, Tavares *et al.* 2015), y, por ende, generar efectos indirectos sobre los ensambles de aves acuáticas. Entre las características ambientales que pueden influenciar los ensambles de aves, estudios previos en el sistema fluvial del río Paraná han mostrado que las unidades de vegetación y ambiente, definidas principalmente en términos de fisonomía vegetal, tienen una influencia marcada sobre los ensambles de aves (Lorenzón *et al.* 2016a, b). De este modo, evaluar cómo estas unidades de vegetación y ambiente varían entre las áreas Protegidas y No-Protegidas, en ambientes con alta intensidad de pastoreo, pueden aportar información sobre cómo las aves son afectadas por la actividad ganadera.

Algunos estudios han mostrado que las aves son afectadas negativamente por el pastoreo en humedales fluviales (Taylor 1986, Woinarski & Ash 2002) principalmente debido a la remoción de la biomasa y cambios en la estructura de la vegetación que disminuyen la calidad del hábitat para estas especies (Taylor 1986, Popotnik & Giuliano 2000, Woinarski & Ash 2002, Reeves & Champion 2004). Así, por ejemplo, estudios previos han mostrado que el pastoreo puede reducir la cobertura de vegetación acuática, lo que afecta directamente a las aves ya que les destruye el hábitat para su alimentación y/o reproducción (Davies *et al.* 2010, Richmond *et al.* 2012, Tavares *et al.* 2013, Gantes *et al.* 2014, Rannestad *et al.* 2015) y por tanto afectar la presencia de especies asociadas

a esta unidad ambiental. Asimismo, la reducción de la cobertura vegetal en los cuerpos de agua puede implicar incrementos de la superficie de agua libre, unidad ambiental al que una proporción importante de las especies de aves acuáticas se encuentran asociadas (Beltzer & Neiff 1992, Lorenzón *et al.* 2017). Con respecto a la heterogeneidad ambiental, si bien existen estudios previos que han evaluado como el pastoreo puede afectarla mayormente en pastizales (Van Wieren 1995, Verdú *et al.* 2000, Marty 2005, Pykälä 2005), estos estudios no pueden ser extrapolados a ambientes fluviales en los que existe una gran heterogeneidad ambiental natural relacionada con la geomorfología y el régimen hidrológico (Bonetto 1986, Neiff 1999).

La actividad cinegética relacionada con las aves acuáticas se realiza como medio de subsistencia de los pobladores locales, como deporte, o incluso como una importante actividad empresarial socioeconómica. El uso de estos recursos naturales representa en muchos casos una importante fuente de ingresos familiares o bien como fuente alternativa de proteínas (Quintana & Bó 2010). Varios estudios indican que esta actividad tendría una influencia notoria en la declinación poblacional de muchas especies de aves acuáticas (Blanco *et al.* 2002, Coconier 2005, López Lanús & Blanco 2005, Arroyo *et al.* 2013). Esta influencia, probablemente, tiene relación con el grado de presión cinegética de cada una de las especies puesto que si bien algunas son muy perseguidas (e.g., anátidos) otras son más bien de uso secundario u ocasional. Un aspecto importante para el manejo de estas especies es la identificación de las variables ambientales a las que se encuentran relacionadas. Si bien existen estudios que han evaluado el grado de uso de las diferentes especies (e.g., Bó *et al.* 2002), aún es muy poco lo que se sabe sobre las variables que afectan a estos diferentes grupos de especies pese a la importancia de este aspecto en el manejo y conservación de las aves con valor cinegético.

1.3. Influencia conjunta de factores naturales y antrópicos

La dinámica espacio-temporal de las aves acuáticas en los humedales fluviales se ve afectada continuamente tanto por factores naturales (Beltzer & Neiff 1992, Giraudo 1992, Knuston & Klaas 1997, Keddy 2000, Miller *et al.* 2004, Lorenzón *et al.* 2016a), como antrópicos (Croonquist & Brooks 1991, Dudgeon *et al.* 2006, Álvarez *et al.* 2009). Muy pocos estudios han evaluado la influencia conjunta de factores naturales y antrópicos sobre los ensambles de aves de sistemas fluviales (Rannestad *et al.* 2015,

Tavarez *et al.* 2015, Sica 2016). La consideración conjunta de estos factores es particularmente importante en sistemas tan complejos como las planicies de inundación, en las que los factores naturales pueden tener una importancia preponderante en la medida en que existe una elevada heterogeneidad ambiental que puede oscurecer la influencia de los factores antrópicos.

La influencia de las actividades antrópicas, por otro lado, puede variar en función de la dinámica ambiental de los humedales fluviales. Así, por ejemplo, las diferencias de los ensambles entre áreas Protegidas y No-Protegidas puede depender del estado hidrológico en que se encuentra el sistema río-planicie de inundación. En este contexto, es necesario establecer comparaciones de ensambles de aves entre áreas conservadas vs no conservadas bajo diferentes escenarios hidrológicos.

En el río Paraná Inferior, si bien existen trabajos que han evaluado la composición de los ensambles de aves en función de la variabilidad ambiental (Aceñolaza *et al.* 2004, Ronchi-Virgolini *et al.* 2010, 2013), no existen trabajos sistemáticos que evalúen la influencia relativa de factores naturales y antrópicos sobre los ensambles de aves acuáticas. En este contexto, en este capítulo se analiza la influencia de factores naturales (variación hidrológica y heterogeneidad ambiental) y antrópicos (áreas protegidas y no-protegidas) del sistema fluvial a lo largo de tres años de estudio, con el fin de evaluar cuáles son las principales variables ambientales que dan cuenta de la variación de los ensambles de aves acuáticas y si estas variables contribuyen en la explicación de las diferencias encontradas en el capítulo III entre las áreas Protegidas y No-Protegidas. Mediante este capítulo se ponen a prueba las hipótesis que postulan que: 1-la ausencia de pastoreo de ganado producto de las medidas de conservación del Área Protegida, permiten un mayor desarrollo de la vegetación acuática de los humedales fluviales afectando positivamente las aves asociadas a esta unidad ambiental; 2- el incremento del nivel hidrométrico genera una reducción de la riqueza de especies de los ensambles de aves acuáticas relacionada con sus efectos sobre la heterogeneidad del paisaje y 3- las especies responden a la protección de los humedales de acuerdo con el grado de presión cinegética al que se encuentran expuestas, así, las especies mayormente afectadas, utilizan principalmente los humedales fluviales protegidos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Diseño y método de muestreo

(Ver Capítulo II)

2.2. Análisis de datos

2.2.1. Comparación de las unidades ambientales entre las tres áreas

El número y la superficie relativa de cada unidad de vegetación y ambiente (UVA) fueron comparados entre las tres áreas utilizando modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) para evaluar si la composición y estructura del paisaje difirió entre las áreas Protegidas, Intermedia y No-Protegida.

2.2.2. Variación de la estructura de los ensambles en función de las variables ambientales

Para evaluar el efecto de la composición y estructura del paisaje sobre la estructura de los ensambles (riqueza y abundancia total) por punto se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs). Los puntos fueron incluidos como un factor aleatorio para tener en cuenta la presencia de medidas repetidas. Entre las variables explicativas se incluyeron el número de unidades de vegetación y ambiente (UVAs), la superficie relativa de cada una de las UVAs (i.e., superficie relativa de agua libre, pajonal/pastizal, estrato arbustivo y estrato arbóreo por punto) y el nivel hidrométrico obtenido por la Prefectura Naval Argentina en el Puerto de la ciudad de Diamante. La superficie de vegetación acuática no fue incluida en el análisis debido a que se correlacionó con la variable agua libre (índice de correlación Pearson = -0,88; $P < 0,001$). Las tres áreas (Protegida, Intermedia y No-Protegida) fueron incluidas como un variable categórica para evaluar si éstas permanecieron mostrando un efecto significativo aun teniendo en cuenta las diferencias en las variables ambientales. Como covariables se incluyeron la latitud y la longitud de cada punto de conteo para tener en cuenta la estructura espacial de los datos. La significancia estadística de los factores individuales fue evaluada comparando el modelo en el que el cada factor fue excluido con el modelo global (i.e. modelo que incluye todas las variables) mediante la prueba de razón de verosimilitud (Zuur *et al.* 2009).

Adicionalmente, se utilizó un análisis de partición de la variabilidad (Borcard *et al.* 1992), implementado mediante el paquete *vegan* en R (R Core Team 2017). Mediante este análisis se evaluó la contribución individual y conjunta de tres sets de

variables: áreas, UVAs y estructura espacio-temporal, sobre la variabilidad de la riqueza y la abundancia. La estructura espacial de estas variables fue evaluada mediante el análisis de coordenadas principales de matrices de proximidad (PCNM, Borcard & Legendre 2002, Borcard *et al.* 2004, Dray *et al.* 2006) mientras que la estructura temporal de los datos fue considerada mediante la inclusión de las fechas de muestreo en el análisis. El análisis de partición de variabilidad se basa en el cálculo del R^2 ajustado para controlar por el número de variables incluidas en cada set de predictores (Peres-Neto *et al.* 2006) y utilizando el análisis de redundancia (RDA).

2.2.3. Variación de las categorías de uso cinegético en función de las áreas y de las variables ambientales

En primer término, se evaluó si el nivel hidrométrico afectó las variaciones de abundancia entre áreas de cada una de las categorías de uso cinegético. Para esto, se implementaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) utilizando la abundancia de cada una de las categorías de uso cinegético como variable respuesta y las variables área (variable categórica con tres niveles) y nivel hidrométrico (altura del río para cada fecha de muestreo), incluyendo su interacción, como variables explicativas. En segundo término, se incluyeron las unidades de vegetación y ambiente en los modelos para evaluar cuáles fueron importantes para dar cuenta de los cambios de abundancia de cada uno de las categorías de uso cinegético.

3. RESULTADOS

3.1. Variación de las unidades ambientales entre las áreas

La superficie de agua libre, vegetación acuática, arbustal y arbórea variaron entre las tres áreas (GLMM: $P < 0,05$ en todos los casos), mientras que no se encontró variación en el número de unidades de vegetación y ambiente y el pastizal/pajonal (GLMM: $P > 0,05$ en los dos casos). La superficie de agua libre fue mayor en los sitios del Área No-Protegida e Intermedia con respecto al Área Protegida (Tukey: $P = 0,006$ y $0,043$; respectivamente) mientras que la misma no varió entre los sitios del Área Protegida e Intermedia ($P = 0,768$). La superficie de vegetación acuática presentó un patrón opuesto debido a que la superficie de esta UVA fue mayor en el Área Protegida con respecto al Área No-Protegida (Tukey: $P < 0,001$) y al Área Intermedia (Tukey: $P < 0,026$), mientras que no hubo diferencias entre el Área No-Protegida e Intermedia ($P >$

0,565). En cuanto al estrato arbustivo, el mismo presentó una mayor superficie en los sitios del Área No-Protegida e Intermedia con respecto al Área Protegida (Tukey: $P < 0,01$ en los dos casos) mientras que el mismo no varió entre los sitios del Área Protegida e Intermedia ($P = 0,969$). La superficie de la cobertura arbórea fue mayor en el Área Protegida con respecto al Área No-Protegida (Tukey: $P < 0,001$) y el Área Intermedia (Tukey: $P < 0,001$), mientras que no hubo diferencias entre el Área No-Protegida e Intermedia ($P < 0,961$).

3.2. Influencia de las variables ambientales naturales y antrópicas sobre la estructura de los ensambles

La riqueza de especies por punto se incrementó con las variables superficie de agua libre y número de unidades de vegetación y ambiente mientras que decreció con la variable nivel hidrométrico (Fig. 4.1 y 4.2). Una vez tenida en cuentas estas variables ambientales, la riqueza presentó igualmente diferencias entre las áreas, con mayores valores en el Área No-Protegida con respecto al Área Intermedia (Tukey: $P = 0,005$) y el Área Protegida (Tukey: $P = 0,002$), y sin diferencias entre el Área Protegida e Intermedia (Tukey: $P = 0,746$). La abundancia total por punto, al igual que la riqueza, se incrementó con las variables agua libre y número de unidades de vegetación y ambiente, mientras que decreció con las variables estrato arbustivo y nivel hidrométrico (Fig. 4.3 y 4.4, Tabla 4.1). Una vez tenida en cuentas estas variables ambientales, la abundancia presentó igualmente diferencias entre las áreas, con mayores valores en el Área No-Protegida con respecto al Área Intermedia (Tukey: $P = 0,001$) y el Área Protegida (Tukey: $P < 0,001$), y sin diferencias entre el Área Protegida e Intermedia (Tukey: $P = 0,567$). El análisis de partición de la variabilidad mostró que las unidades de vegetación y ambiente dieron cuenta de entre un 17% y 12% de la variabilidad en la riqueza y la abundancia, respectivamente (Fig. 4.5). La fracción de esta variabilidad que se relacionó con variaciones de las UVAs entre áreas fue de 2% y 1% para la riqueza y la abundancia, respectivamente.

Tabla 4.1. Variación de la riqueza y de la abundancia de aves en función de las áreas y de las variables ambientales evaluada mediante la implementación de modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs). Se muestran los coeficientes beta ($\beta \pm ES$) y los valores P para cada una de las variables consideradas. Los coeficientes de los niveles “Intermedia” y “No-Protegida” de la variable categórica “Área” se calcularon en relación con el Área Protegida como nivel de referencia.

Variable	Riqueza		Abundancia	
	$\beta \pm ES$	P	$\beta \pm ES$	P
Área		0,005		0,001
Intermedia	0,05 $\pm$ 0,07		0,13 $\pm$ 0,13	
No-Protegida	0,36 $\pm$ 0,11		0,71 $\pm$ 0,18	
Agua libre	0,16 $\pm$ 0,03	< 0,001	0,15 $\pm$ 0,06	0,018
Estrato arbustivo	-0,04 $\pm$ 0,02	0,119	-0,12 $\pm$ 0,04	0,013
Estrato arbóreo	0,04 $\pm$ 0,02	0,133	0,03 $\pm$ 0,06	0,583
Pajonal/pastizal	-0,04 $\pm$ 0,02	0,098	-0,09 $\pm$ 0,05	0,072
Nº UVAs	0,16 $\pm$ 0,02	< 0,001	0,25 $\pm$ 0,05	< 0,001
Nivel hidrométrico	-0,14 $\pm$ 0,02	< 0,001	-0,21 $\pm$ 0,04	< 0,001
<i>Variables controladas</i>				
Latitud	-0,03 $\pm$ 0,03	0,276	-0,06 $\pm$ 0,05	0,205
Longitud	-0,10 $\pm$ 0,04	0,036	-0,19 $\pm$ 0,08	0,021
<i>Significancia global</i>	< 0,001		< 0,001	

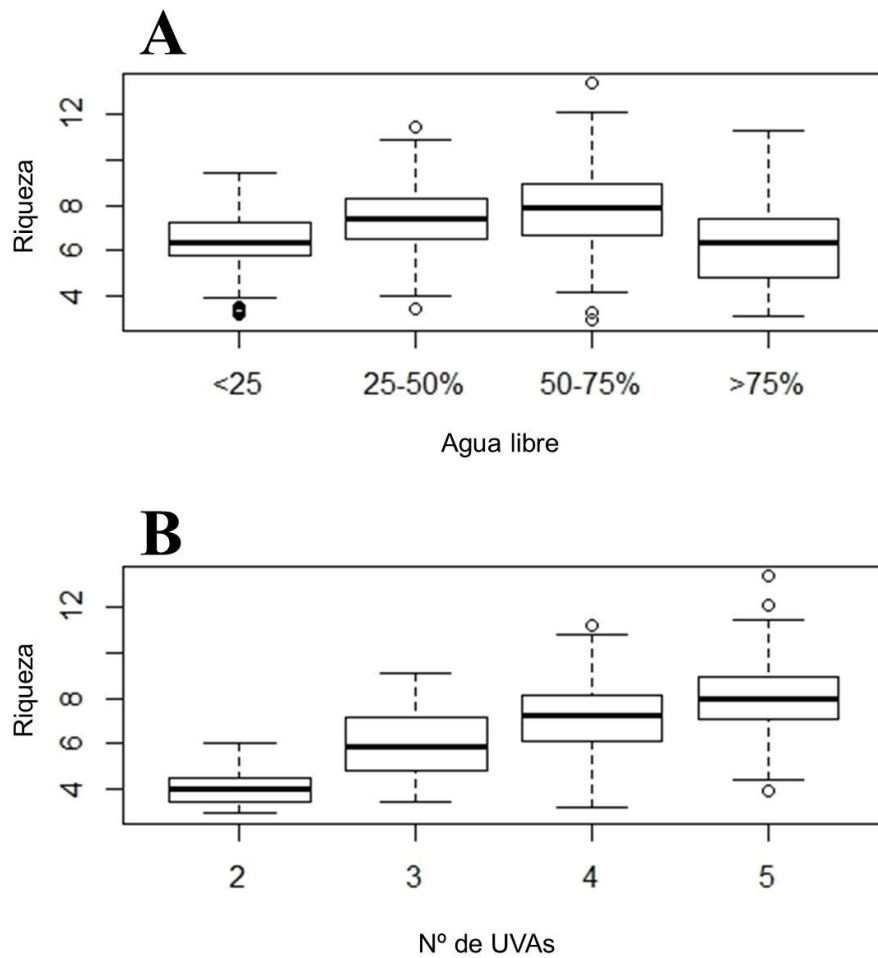


Figura 4.1. A: Riqueza de aves en función de la proporción de Agua libre y B: número de unidades de vegetación y ambiente (UVAs).

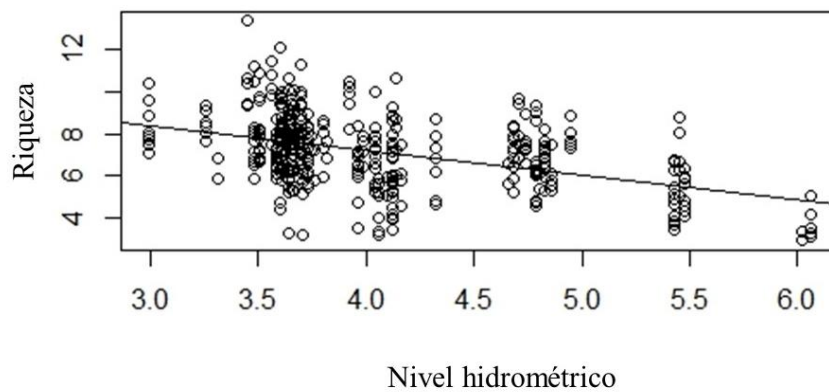


Figura 4.2. Riqueza de aves en función de la variable ambiental Nivel Hidrométrico obtenida en el Puerto Diamante durante el periodo de estudio.

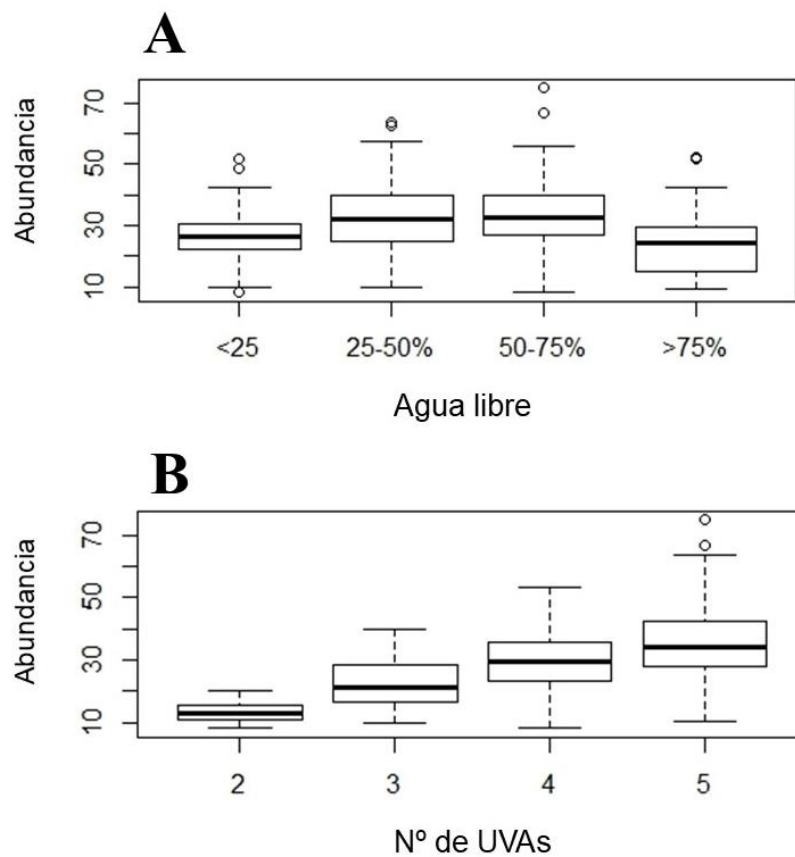


Figura 4.3. A: Abundancia de aves en función de la proporción de Agua libre y B: número de unidades de vegetación y ambiente (UVAs).

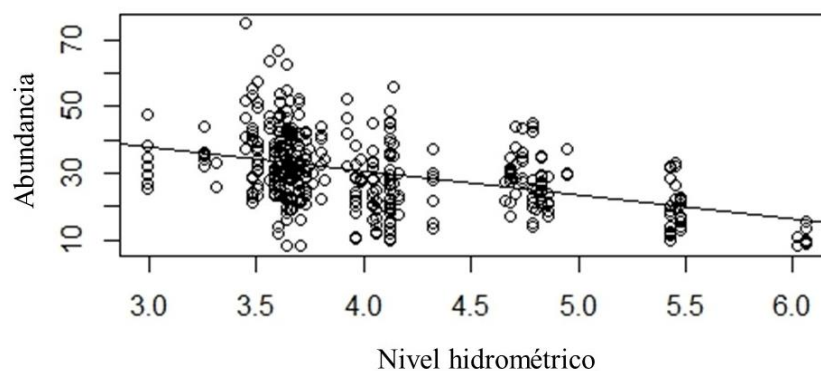
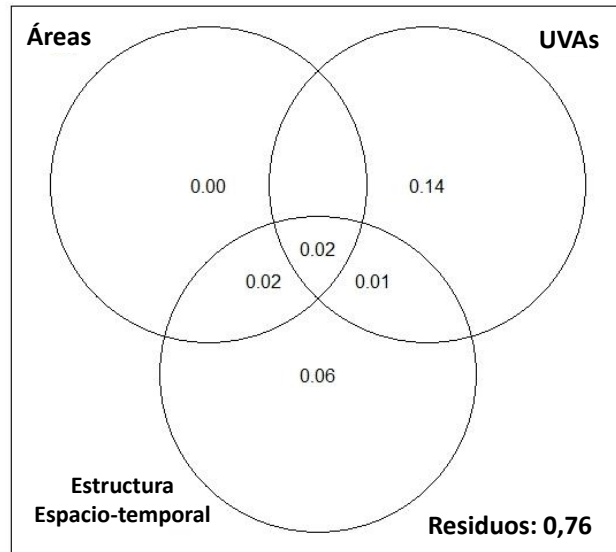


Figura 4.4. Abundancia de aves en función de la variable ambiental Nivel Hidrométrico obtenida en el Puerto Diamante durante el periodo de estudio.

a)



b)

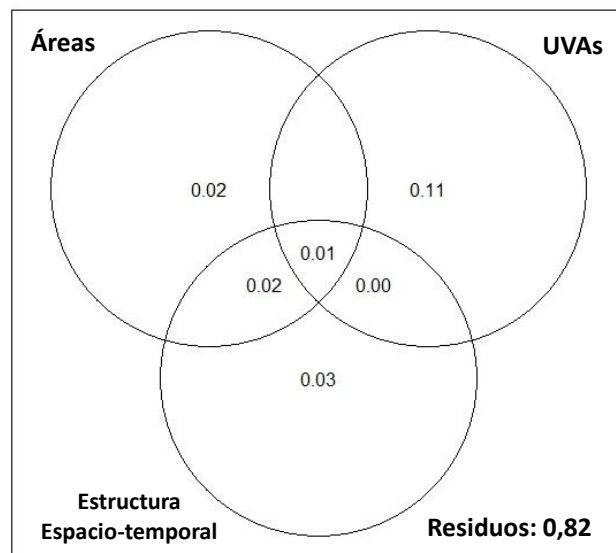


Figura 4.5. Análisis de partición de la variabilidad de la riqueza (a) y la abundancia (b) de aves en función de las áreas (Protegida, Intermedia y No-Protegida), de las unidades de vegetación y ambiente (UVAs) y de la estructura espacial (PCNM) y temporal (fecha de muestreos) de los datos.

3.3. Variación de las categorías de uso cinegético en función de las áreas y de las variables ambientales naturales

La variación de la abundancia entre las áreas dependió del nivel hidrométrico en el caso de las aves sin presión cinegética y con presión cinegética media ($P=0,01$ y $P=0,031$). En cambio, la variación de la abundancia entre las áreas de las aves con presión cinegética alta y baja no dependió del nivel hidrométrico ($P>0,05$ en ambos casos).

La abundancia de las aves sin presión cinegética varió negativamente en función del nivel hidrométrico sólo en el Área Intermedia ($\beta = -0,33$ y $P < 0,001$). Al separar los datos entre fases hidrológicas bajas (i.e., niveles hidrométricos menores a 4m) y altas (i.e., niveles hidrométricos mayores a 4,5m), se encontraron diferencias de la abundancia entre áreas durante fases hidrológicas bajas (GLMM: $P < 0,001$) relacionadas con una mayor abundancia en el Área No-Protegida con respecto a las áreas Intermedia (Tukey: $P = 0,036$) y Protegida (Tukey: $P < 0,001$) y con una mayor abundancia en el Área Intermedia con respecto al Área Protegida (Tukey: $P = 0,028$). Durante fases hidrológicas altas, hubo diferencias entre áreas (GLMM: $P = 0,008$) relacionadas con una mayor abundancia en el Área Protegida respecto del Área Intermedia (Tukey: $P = 0,021$) y con una mayor abundancia en el Área No-Protegida con respecto al Área Intermedia (Tukey: $P = 0,007$).

La abundancia de las aves con presión cinegética media varió negativamente en función del nivel hidrométrico en el Área Intermedia y en el Área No-Protegida ($\beta = -0,55$, $P < 0,005$; $\beta = -0,28$, $P = 0,038$) mientras que en el Área Protegida no hubo una relación significativa ($P = 0,229$). Al separar los datos entre fases hidrológicas bajas (i.e., niveles hidrométricos menores a 4m) y altas (i.e., niveles hidrométricos mayores a 4,5m), no se encontró diferencia de la abundancia entre las tres áreas durante fases hidrológicas bajas (GLMM: $P = 0,401$), mientras que durante fases hidrológicas altas sí hubo diferencias entre las tres áreas (GLMM: $P < 0,005$) relacionadas con una mayor abundancia en el Área Protegida respecto del Área Intermedia (Tukey: $P = 0,012$).

Finalmente, teniendo en cuenta que el nivel hidrométrico no influyó la variación entre áreas de la abundancia de las aves con presión cinegética alta y baja, se realizó una comparación general sin tener en cuenta las fases hidrológicas en la que no se encontraron diferencias entre las tres áreas para estos dos grupos (GLMM: $P > 0,05$ en los dos casos).

Al considerar la influencia de las variables ambientales naturales (nivel hidrométrico y unidades ambientales) sobre los cuatro grupos de aves con diferente presión cinegética, se encontró que la abundancia de las aves con presión cinegética alta fue influenciada únicamente por una de las variables consideradas, la superficie de agua libre, con respecto a la cual mostraron una relación positiva (Tabla 4.2). La abundancia de aves con presión cinegética media fue influenciada positivamente por la superficie de agua libre y el número de UVAs. La abundancia de aves con presión cinegética baja fue influenciada positivamente por el número de unidades de vegetación y ambiente. La

abundancia de aves sin presión cinegética fue influenciada positivamente por el agua libre y el número de UVAs y negativamente por la superficie del estrato arbustivo y del pajonal pastizal. De los dos grupos que no mostraron una interacción significativa entre las variables área y nivel hidrométrico, únicamente el grupo de aves con presión cinegética baja permaneció mostrando diferencias significativas entre áreas luego de considerar las variables ambientales (Fig. 4.6; Tabla 4.2).



Figura 4.6. Fotografía de aves que representan un tipo de uso cinegético. A: *Dendrocygna autumnalis* (Sirirí pampa), presión alta. B: *Amazonetta brasiliensis* (Pato cutirí), presión media. C: *Chauna torquata* (Chajá), presión baja. D: *Tigrisoma lineatum* (Hocó colorado), sin presión.

Tabla 4.2. Variación de la abundancia de los grupos de especies con presión cinegética alta, media, baja y sin presión en función de las áreas y de las variables ambientales evaluada mediante la implementación de modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs). Se muestran los coeficientes beta ($\beta \pm ES$) y los valores P para cada una de las variables consideradas. Los coeficientes de área no son mostrados en aquellos casos en que la interacción entre las variables área y nivel hidrométrico fue significativa (ver resultados).

Variable	Presión alta		Presión media		Presión baja		Sin Presión	
	B	P	B	P	B	P	B	P
<i>Área</i>								
Intermedia	-1,41 $\pm$ 0,81	0,158			-0,17 $\pm$ 0,18	0,019		
No-Protegida	1,01 $\pm$ 1,07				0,49 $\pm$ 0,25			
Agua libre	0,95 $\pm$ 0,42	0,032	0,34 $\pm$ 0,15	0,028	0,13 $\pm$ 0,10	0,188	0,13 $\pm$ 0,06	< 0,001
Estrato arbustivo	-0,02 $\pm$ 0,23	0,913	0,00 $\pm$ 0,10	0,977	-0,01 $\pm$ 0,07	0,832	-0,18 $\pm$ 0,05	<0,001
Estrato arbóreo	0,57 $\pm$ 0,37	0,124	0,23 $\pm$ 0,14	0,107	-0,18 $\pm$ 0,09	0,058	0,05 $\pm$ 0,06	0,378
Pajonal/pastizal	0,35 $\pm$ 0,28	0,204	0,08 $\pm$ 0,13	0,527	-0,01 $\pm$ 0,08	0,863	-0,10 $\pm$ 0,05	0,034
Nº UVAs	0,22 $\pm$ 0,32	0,485	0,01 $\pm$ 0,12	0,001	0,33 $\pm$ 0,08	< 0,001	0,25 $\pm$ 0,05	< 0,001
Nivel hidrométrico	-1,12 $\pm$ 0,43	0,166	0,00 $\pm$ 0,21	0,031	0,02 $\pm$ 0,11	0,710	-0,07 $\pm$ 0,07	0,001
<i>Variables controladas</i>								
Latitud	-0,20 $\pm$ 0,28	0,482	-0,28 $\pm$ 0,11	0,012	-0,01 $\pm$ 0,06	0,777	-0,04 $\pm$ 0,04	0,337
Longitud	-0,33 $\pm$ 0,44	0,449	-0,11 $\pm$ 0,16	0,508	-0,30 $\pm$ 0,10	0,005	-0,20 $\pm$ 0,07	0,036
<i>Significancia global</i>	<0,001		<0,001		<0,001		<0,001	

4. DICUSIÓN

4.1. Variación de las unidades ambientales entre las áreas

Los resultados mostraron que los sitios presentan diferencias en las unidades de vegetación ambiente con mayores coberturas de vegetación acuática y estrato arbóreo en el Área Protegida y mayor cobertura de agua libre y estrato arbustivo en el Área No-Protegida. Si bien no puede establecerse en qué proporción estas diferencias responden a la ausencia de pastoreo, es esperable que exista una relación teniendo en cuenta el impacto de esta actividad sobre la cobertura vegetal de los humedales (Kauffman & Krueger 1984, Popotnik & Giuliano 2000, Jansen & Robertson 2005, Tavares *et al.* 2015) demostrada también en algunos estudios realizados en el río Paraná (e.g., Magnano 2011, Magnano *et al.* 2013, Sica *et al.* 2016). Por ejemplo, la mayor cobertura arbustiva en el Área No-Protegida fue debida principalmente a la mayor superficie cubierta por la Varilla (*Solanum glaucophyllum*), una especie considerada tóxica, y por tanto no-palatable, para el ganado (Gimeno 2002). Así, el ganado puede tener una influencia sobre la cobertura vegetal en la medida en que permite un mayor desarrollo de las especies no-palatables (Cingolani *et al.* 2013).

El mayor porcentaje de vegetación acuática en el Área Protegida acuerda con lo esperado a partir del efecto negativo que el pastoreo puede generar sobre esta cobertura. A este porcentaje mayor de vegetación acuática en el Área Protegida se le suma la reducción de los herbívoros nativos como la nutria y el carpincho por la presión de caza que existe históricamente en la región. En este sentido, varios estudios han encontrado una reducción de la cobertura de vegetación acuática en respuesta al pastoreo por ganadería en diferentes tipos de humedales (e.g., Clary & Kinney 2002, Jansen & Robertson 2005, Richmond *et al.* 2012, Gantes *et al.* 2014, Jansen & Robertson 2005, Tavares *et al.* 2015, Rannestad *et al.* 2015, Sica 2016). Asimismo, esta reducción en la cobertura de vegetación acuática probablemente explica el mayor porcentaje de agua libre en los sitios no-protegidos, teniendo en cuenta que estas unidades ambientales presentaron una correlación negativa.

En términos generales, la proporción de cobertura arbórea en los humedales de la planicie de inundación del río Paraná está determinada por las características geomorfológicas y su influencia sobre los pulsos de inundación, estando estos ubicados en las porciones más altas de la planicie (Marchetti & Aceñolaza 2011). De acuerdo con esto, la mayor proporción de cobertura arbórea en los sitios protegidos podría relacionarse a diferencias geomorfológicas entre las áreas. No obstante, no es posible

descartar la influencia de la actividad ganadera en la medida en que esta puede afectar las características del suelo y de la tasa de renovales (Gantes *et al.* 2014), diferenciando a lo largo del tiempo la cobertura arbórea entre áreas con y sin actividad ganadera.

Los resultados mostraron que si bien la composición de las unidades de vegetación y ambiente (UVAs) difirió entre las áreas protegidas y no-protegidas, no se observaron diferencias en la heterogeneidad ambiental entre estas áreas. Así, los resultados sugieren que las actividades antrópicas no afectaron la heterogeneidad ambiental de los humedales fluviales en la escala considerada.

4.2. Influencia de las variables ambientales sobre la estructura de los ensambles

Tanto la riqueza de especies como la abundancia total de aves acuáticas se incrementaron en función de la superficie de agua libre y del número de unidades ambientales (UVAs) presentes en los sitios. Esto se relacionó con el hecho de que una gran proporción de las especies de aves acuáticas, si bien requieren de otras unidades ambientales, se encuentran asociadas a la proporción de agua libre en los humedales. Lorenzón *et al.* (2017), por ejemplo, estudiando un set de 12 especies de aves acuáticas del sistema fluvial del Paraná, encontraron que la mayoría de ellas (nueve especies), se encontraban asociadas a la unidad ambiental de agua libre. De este modo, la mayor superficie de agua libre en los sitios no-protegidos contribuyó en la explicación de la mayor riqueza y abundancia de aves acuáticas encontrada en esta área.

Acordando con la relación positiva ampliamente documentada entre la heterogeneidad ambiental y la riqueza o diversidad de especies (Rosenzweig 1995), en este trabajo la riqueza de especies se incrementó en función del número de unidades de vegetación y ambiente (UVAs) presentes en los sitios. La ausencia de diferencias en el número de unidades de vegetación y ambiente entre las Áreas Protegidas y No-Protegidas representa un resultado destacable en la medida en que esta variable se asocia positivamente con la riqueza de especies de aves en el sistema fluvial del río Paraná (Lorenzón *et al.* 2016b), tal como fue encontrado en este trabajo. En general, ambientes expuestos a intensidades elevadas de pastoreo, como ocurrió con el área No-Protegida en este trabajo, presentan una reducción de la heterogeneidad espacial (Fuhlendorf & Engle 2001). En contraste, los resultados de este trabajo mostraron que si bien la composición de las unidades de vegetación y ambiente difirió entre los sitios protegidos y no-protegidos, no ocurrió lo mismo con la heterogeneidad ambiental puesto que no se encontraron diferencias entre las tres áreas. Gran parte de los estudios

que han evaluado la influencia de la ganadería sobre la fauna se han centrado en el efecto que ésta actividad tiene sobre la heterogeneidad ambiental. Estos estudios han mostrado que la ganadería puede tanto incrementar como reducir la heterogeneidad ambiental y, por tanto, afectar de manera positiva o negativa, respectivamente, la riqueza de aves (Fuhlendorf & Engle 2001, Laiolo *et al.* 2004, Martin & Possingham 2005, García *et al.* 2008, Rannestad *et al.* 2015, Tavares *et al.* 2015, Jia *et al.* 2018). En este estudio, los resultados mostraron que si bien la riqueza de especies difiere entre áreas Protegidas y No-Protegidas, sin y con presencia de pastoreo, respectivamente, estas diferencias no podrían ser explicadas por diferencias de heterogeneidad ambiental, al menos en la escala en que esta última variable fue descripta (i.e., número de unidades de vegetación y ambiente).

La reducción de la riqueza y abundancia de aves acuáticas en función del incremento del nivel hidrométrico acordó con lo esperado a partir del efecto negativo sobre la oferta de hábitats y microhábitats que tiene el anegamiento de las unidades ambientales (Beltzer & Neiff 1992, Knuston & Klaas 1997, Keddy 2000). En este sentido, las aves, de acuerdo con sus características morfológicas pueden utilizar o no las unidades de vegetación y ambiente en función del grado de anegamiento. En el caso de las aves caminadoras, este uso está limitado principalmente por el largo de las patas mientras que las aves nadadoras también se ven limitadas debido a que además de la superficie de agua libre también requieren sitios de descanso no-anegados (Beltzer & Neiff 1992, del Hoyo *et al.* 1992, Lantz *et al.* 2011, Rannestad *et al.* 2015, Tavares *et al.* 2015, Almeida *et al.* 2016, Lorenzón *et al.* 2016b). En este contexto, el uso y permanencia de las aves acuáticas en la planicie de inundación se encuentra más limitado cuanto mayor es el nivel hidrométrico durante las fases de inundación.

Luego de incluir las unidades de vegetación y ambiente (UVAs), la riqueza y abundancia de los ensambles permanecieron mostrando diferencias entre las áreas Protegida, Intermedia y No-Protegida, con mayores valores en el Área No-Protegida. Esto indica que si bien las unidades de vegetación y ambiente dieron cuenta de la mayor parte de la variación de la riqueza y abundancia de los ensambles, lo cual se reflejó en el análisis de partición de la variabilidad, podrían existir variables adicionales no incluidas en este estudio que serían las que arrojaron las diferencias entre las áreas Protegidas y No-Protegidas. Entre estas variables podrían mencionarse diferencias en la heterogeneidad ambiental en escalas diferentes para el resguardo y o reproducción de las especies (Gundersen *et al.* 2001, Kristan W. B. III 2003, Forman & Brain 2004,

Lanz *et al.* 2010, Tavares & Siciliano 2014, Tavares *et al.* 2015) o diferencias en la abundancia de alimento, teniendo en cuenta que existen estudios que han mostrado variaciones de algunos recursos tróficos para las aves acuáticas (e.g., Noy-Meir 1988, Cagnolo *et al.* 2002, Pía *et al.* 2003, Boschi & Baur 2007).

4.3. Variación de las categorías de uso cinegético en función de las áreas y de las variables ambientales

Los grupos de especies incluidos en las categorías de presión cinegética alta y media fueron influenciados positivamente por la superficie de agua libre de los humedales fluviales. Esto reflejó principalmente la presencia de especies de anátidos en estas categorías, especies que se asocian a superficies de agua libre de los humedales en función de su forma de obtener el alimento. Estos resultados destacan aspectos interesantes en el paisaje de humedales con áreas Protegidas y No-Protegidas, teniendo en cuenta que la superficie de agua libre fue mayor en los sitios no-protegidos. Como se mencionó anteriormente, la proporción de agua libre vs vegetación flotante en los humedales fluviales puede estar determinada por una combinación de factores naturales y antrópicos como el pastoreo por la actividad ganadera (Clary & Kiney 2002, Neiff *et al.* 2008, Gantes *et al.* 2014, Sica 2016). La influencia del pastoreo por la ganadería sugiere que esta actividad podría tener efectos positivos sobre estos grupos de especies con alta presión cinegética. Más allá de la causa, los resultados muestran que el mayor porcentaje de agua libre se encuentra en humedales fuera del Área Protegida y que esta unidad ambiental sería de importancia clave debido a su uso como hábitat para especies de aves acuáticas con alta presión cinegética. Pese a esta mayor oferta de hábitat en el Área No-Protegida, las especies con alta presión cinegética no fueron más abundantes en esta Área, sugiriendo que estas especies son afectadas negativamente por la actividad cinegética que impide que utilicen áreas que presentarían características ambientales adecuadas. De acuerdo con esta idea, y a diferencia de las categorías con algún grado de presión cinegética, el grupo de especies con presión cinegética baja presentó una mayor abundancia en el Área No-Protegida, principalmente durante fases hidrológicas bajas. Estos resultados sugieren aspectos claves en el marco de perspectivas de manejo, puesto que indican que las diferentes actividades antrópicas (e.g., pastoreo, presión cinegética) pueden tener efectos diferentes, incluso opuestos, sobre las aves con presión cinegética.

En el caso de las especies con presión cinegética media y sin presión cinegética, las diferencias entre áreas no fueron generales puesto que dependieron de las variaciones hidrológicas. Esta variación de las diferencias entre áreas respecto de las condiciones hidrológicas de la planicie de inundación refleja la dinámica de las aves en función del nivel hidrológico del río. Asimismo, esta dinámica entre áreas, junto con las diferencias de hábitat entre áreas Protegidas y No-Protegidas, sugieren que, a escala del sistema fluvial, las áreas Protegidas y No-Protegidas brindan hábitats alternativos y/o complementarios para las aves acuáticas.

Tanto las especies con presión cinegética media como baja fueron influenciadas positivamente por el número de unidades de vegetación y ambiente. Esta relación de las especies individuales con la heterogeneidad ambiental ha sido relacionada con el hecho de que las aves acuáticas requieren la presencia de más de un hábitat dentro de los sitios para alternar entre actividades tales como alimentación, reposo o reproducción (Blake & Karr 1984, Lorenzón *et al.* 2016b). En cuanto a las especies sin presión cinegética, éstas estuvieron relacionadas con un mayor número de variables ambientales quizás en relación con la inclusión de especies con un espectro más amplio de requerimientos de hábitat.

4.4. Consideraciones generales

La consideración de las variables ambientales propias de la planicie de inundación en la región del Parque Nacional Pre-Delta, región que incluye humedales fluviales protegidos y no protegidos, mostraron la interacción entre las variables naturales (variación hidrológica y heterogeneidad ambiental) y antrópicas (áreas con y sin presencia de actividad ganadera y cinegética) del sistema fluvial, y cómo esta interacción puede afectar a las aves acuáticas. En este sentido, los resultados mostraron que las unidades de vegetación y ambiente (UVAs) difieren entre las áreas protegidas y no-protegidas lo que podría estar relacionado con el efecto de las actividades antrópicas, principalmente del pastoreo, sobre los humedales. Así, teniendo en cuenta que las aves acuáticas son influenciadas por estas unidades ambientales (Beltzer & Neiff 1992, Ronchi-Virgolini *et al.* 2008, Lorenzón *et al.* 2016a, b), esto sugiere un mecanismo mediante el cual las actividades antrópicas pueden afectar a las aves acuáticas mediante las modificaciones en el hábitat. Estas modificaciones del hábitat se expresaron en diferencias en la composición de las UVAs (i.e., cuáles UVAs y con cuánta superficie), y no en la estructura (i.e., cuántas UVAs), entre las áreas Protegidas y No-Protegidas.

La evaluación de las variables ambientales que afectaron los grupos de especies clasificados en función de la presión cinegética mostraron que las diferencias en el uso de hábitat de estas especies no están relacionadas únicamente con el grado de presión cinegética, sino que también se relacionan con las características de las unidades de vegetación y ambiente, por lo que las diferentes perturbaciones antrópicas (modificaciones en el hábitat por el pastoreo vs actividad cinegética) podrían tener efectos diferentes, incluso contrapuestos, sobre estos grupos de especies. Así, por ejemplo, las modificaciones del hábitat por el pastoreo en áreas No-Protegidas puede favorecer a ciertas especies de aves acuáticas que requieren humedales con agua libre y baja cobertura de vegetación flotante, como fue encontrado en esta tesis en el caso de las aves con presión cinegética alta, grupo constituido principalmente por anátidos, mientras que, opuestamente, la presión cinegética puede limitar el uso de estos hábitats no-protegidos por parte de estas especies.

CAPÍTULO V: CONCLUSIÓN GENERAL

A lo largo de este trabajo se ha estudiado la dinámica de los ensambles de aves acuáticas y sus respuestas a diferentes variables tanto a escala espacial como temporal durante un periodo de tres años en humedales con diferente grado de perturbación y/o protección. Estos humedales conforman la zona de islas del Delta del río Paraná Inferior y son ambientes fácilmente anegables y con una elevada heterogeneidad ambiental debido a los pulsos de inundación, lo que conlleva a que el ambiente se encuentre en constante cambio, tanto horizontal como verticalmente.

Los resultados no acordaron con la primera hipótesis planteada, puesto que la riqueza y diversidad de especies, o no presentaron diferencias (riqueza total por área) o fueron mayores en el Área No-Protegida (riqueza y diversidad por sitio). Esta hipótesis surge de la idea de que las condiciones ambientales de los humedales protegidos pueden servir como hábitat tanto para especies sensibles a perturbaciones antrópicas como para aquellas especies que no son afectadas por éstas, incrementando así la riqueza y diversidad en relación con áreas sujetas a disturbios antrópicos en las que solo se encuentran presentes las especies que no son mayormente afectadas por las perturbaciones. En este contexto, el Área Protegida representaría un ambiente óptimo y con mayor disponibilidad de hábitat para el conjunto de especies del sistema fluvial, mientras que los ensambles de las áreas no protegidas estarían compuestos por un subconjunto anidado de especies tolerantes a las perturbaciones antrópicas. Contrariamente a esta idea, los resultados mostraron que, para el caso de las aves acuáticas, las áreas protegidas y no protegidas brindan hábitats diferentes y que por tanto, sostienen diferentes ensambles de aves acuáticas en términos de composición de especies y estructura. Así, la diversidad de aves acuáticas a escala del paisaje de humedales es, en parte, mantenida por la diversidad beta conducida por diferencias de hábitat entre áreas protegidas y no-protegidas. Estos resultados ponen de manifiesto la necesidad de incrementar la superficie de áreas protegidas en la planicie de inundación, en la medida en que puede considerarse como un hábitat diferente poco representado en la extensión del sistema fluvial. Este aspecto es reforzado aún más por el hecho de que, aunque los ensambles de las áreas perturbadas presentaron un mayor número de especies, no incluyeron especies particularmente sensibles, escasas y/o de importancia para la conservación tales como *Anhinga anhinga*, *Cairina moschata*, *Ixobrychus involucris*, *Theristicus caerulescens* y *Tigrisoma lineatum* que sólo fueron registradas o estuvieron mejor representadas en el Área Protegida. En este contexto, los resultados de

esta tesis permiten indicar que el hábitat adecuado para los ensambles de aves acuáticas que incluyen especies sensibles y con problemas de conservación están poco representados en la extensión de los humedales fluviales puesto que están limitados a las áreas protegidas.

Entre las especies con problemas de conservación detectadas solamente en el área protegida se destaca principalmente *Cairina moschata* puesto que se trata de una especie que se encuentra en disminución acercándose a los umbrales de vulnerabilidad. Durante este estudio se observó una fuerte presión cinegética sobre esta especie por parte de los pobladores tanto residentes, de la zona de islas, como visitantes turísticos. Cabe destacar que esta especie fue registrada dentro de las áreas Protegida e Intermedia y que sólo se pudo observar la presencia de distintas hembras con pichones o juveniles dentro del Parque Nacional Pre-Delta. Esto conlleva a hipotetizar que el Área Protegida actúa como una zona de resguardo para la nidificación y/o cría de sus pichones, destacando la importancia de la presencia de áreas protegidas para especies vulnerables. Bajo este criterio, trabajos a futuro podrían implicar un seguimiento poblacional por especie en las diferentes áreas en donde se preste atención al comportamiento de reproducción de cada una de las especies, haciendo énfasis en especies con determinada presión de caza o en estado de disminución a nivel regional. Asimismo, estos estudios pueden servir de base para establecer el valor de las áreas protegidas como áreas fuente para especies de aves acuáticas con problemas de conservación que obtienen mayor éxito reproductivo en los hábitats incluidos dentro de las áreas protegidas.

Los resultados sugirieron que una porción importante de la influencia del pastoreo sobre las aves acuáticas podría ser mediada por las modificaciones que esta actividad antrópica genera sobre las unidades ambientales de la planicie de inundación. La riqueza y la abundancia de aves estuvieron relacionadas con la heterogeneidad propia de los humedales fluviales ya que se observó que las mismas se incrementaron con el número de unidades ambientales. No obstante, el número de unidades ambientales no varió entre las áreas Protegidas y No-Protegidas indicando que las actividades antrópicas no estarían afectando esta variable, al menos en la escala de medición utilizada. De modo diferente, se encontró una relación positiva de la riqueza y la abundancia con la superficie de agua libre de los humedales, unidad ambiental que fue mayor en los Humedales No-Protegidos y que podría ser favorecida por el pastoreo. No obstante, pese a que la superficie de agua libre contribuyó a dar cuenta de la mayor riqueza y abundancia de aves acuáticas en el Área No-Protegida, no explicó

completamente este patrón puesto que las diferencias permanecieron luego de incluir esta variable en el análisis. Así, estos resultados sugieren que otras variables deberían ser consideradas para explicar la mayor abundancia y riqueza de especies que presentó el Área No-Protegida.

La comparación de los gremios entre las áreas sugirió ciertos mecanismos relacionados con las modificaciones que sufre el hábitat frente a las perturbaciones antrópicas que pueden dar cuenta de las respuestas de las aves acuáticas. La comparación de las unidades ambientales y de los ensambles de aves acuáticas entre el Área Protegida y el Área No-Protegida sugirió un mecanismo mediante el cual las diferencias en cuanto a la intensidad de pastoreo sobre los humedales fluviales pueden influenciar sobre la vegetación de dichos ambientes y, por lo tanto, sobre los gremios de aves asociados a esta unidad ambiental. Los resultados mostraron una reducción de la vegetación acuática en los humedales fluviales No-Protegidos lo cual afectó negativamente a las aves asociadas directamente a esta unidad de vegetación y ambiente (UVA). Opuestamente a lo registrado en los sitios No-Protegidos, en el Parque Nacional Pre-Delta se registró una mayor cobertura de vegetación acuática y, de acuerdo con esto, las especies pertenecientes al gremio de aves asociadas a vegetación acuática (e.g. *Amazonetta brasiliensis*, *Dendrocygna viduata*, *Gallinula chloropus*) presentaron mayor abundancia, lo que estaría indicando la importancia de la diversidad de la vegetación y su microfauna asociada. Además, la mayor abundancia del gremio Carnívoro-volador en el Área No-Protegida sugirió que la actividad antrópica genera un ambiente más óptimo para este gremio, lo que puede estar relacionado con la mayor visibilidad con la que cuentan las aves debido a la reducción de la cobertura vegetal en estos humedales. Esto haría más fácil la búsqueda de alimento para este gremio que está compuesto por especies que detectan a sus presas desde el aire, y a una alta oferta de recursos resultante del uso antrópico, tal como ha sido documentado en otros trabajos. Opuestamente, el gremio Herbívoro- caminador presentó una mayor abundancia en el Área Protegida, sugiriendo en este caso que el Parque Nacional Pre-Delta podría ofrecer mejor calidad de hábitat para este gremio lo que estaría relacionado con el buen estado de conservación de la vegetación herbácea y palustre que no es reducida por la actividad ganadera.

De acuerdo con lo esperado, la variación de los ensambles de aves entre las Áreas Protegidas y No-Protegidas varió en función de los cambios ambientales resultantes de las fluctuaciones hidrológicas. Durante la época de creciente del río, los

resultados mostraron que la riqueza y abundancia de aves acuáticas disminuyó y que esto podría estar relacionado con los cambios que genera el nivel hidrométrico sobre las diferentes unidades de vegetación y ambiente (UVAs) y sobre la heterogeneidad del paisaje. Esta reducción de la riqueza de especies concuerda con lo planteado en la Hipótesis 2, la cual predice un efecto negativo del incremento del nivel hidrométrico sobre la oferta de hábitat debido al anegamiento de las unidades ambientales y, por ende, una reducción de la riqueza y abundancia de aves acuáticas en función del incremento del nivel hidrométrico. A partir de los resultados encontrados, es posible establecer la hipótesis de que el Área Protegida es importante para las aves acuáticas durante los periodos de crecientes. Este área presentó una mayor abundancia de aves acuáticas durante el tiempo que duró la creciente, lo que puede contribuir a establecer la importancia del Área Protegida para la conservación de las aves acuáticas del área. En este sentido, el Área Protegida podría adquirir un papel de buffer ante este fenómeno que haría posible el establecimiento de muchas especies de aves durante estos periodos. De esta manera, esta característica también resalta la necesidad de ampliar la superficie del área protegida debido al papel de refugio para las aves que estas áreas aportan durante periodos de crecientes, siendo por tanto áreas clave para la supervivencia de las aves acuáticas.

Lo resultados no acordaron con la Hipótesis 3 a partir de la cual se predijo que el grado de presión cinegética que sufren las especies puede dar cuenta de los patrones de las mismas al comparar las Áreas Protegidas y No-Protegidas. De acuerdo con esto, es esperable que los grupos de especies con mayor presión cinegética presenten mayores diferencias entre humedales fluviales protegidos y no-protegidos que aquellos grupos con menor presión cinegética. En contra de esta idea, los resultados indicaron que incluso los patrones de los grupos de presión cinegética alta son resultado, en gran parte, de las características del hábitat de los humedales fluviales representadas por las unidades de vegetación y ambiente (UVAs) en este estudio. Los grupos de especies incluidos en las categorías de presión cinegética alta y media fueron influenciadas positivamente por la superficie de agua libre en los humedales fluviales, lo que sugiere que la influencia del pastoreo podría tener efectos positivos sobre estos grupos de especies con alta presión cinegética. No obstante, pese a que la superficie de agua libre fue mayor en los humedales no-protegidos, estos grupos no fueron más abundantes en dichos humedales expuestos a actividad cinegética. De este modo, estos patrones sugieren que las actividades antrópicas de pastoreo y actividad cinegética pueden tener

efectos diferentes, y hasta incluso contrapuestos, sobre las aves acuáticas. La variación de los patrones de abundancia entre Áreas Protegidas y No-Protegidas de los diferentes grupos de aves cinegéticas en función de la variación hidrológica sugiere que, en muchos casos, las aves podrían tener una dinámica temporal relacionada con las variaciones ambientales entre las áreas moviéndose entre ambos ambientes (Protegidos y No- Protegidos) de acuerdo con las diferentes condiciones hidrológicas del río.

En conjunto, los resultados mostraron que las aves acuáticas responden de diferentes maneras a las variaciones ambientales de los humedales fluviales del río Paraná Inferior de acuerdo con el atributo considerado (e.g. ensambles, gremios, especies individuales) y que las actividades antrópicas pueden generar cambios sobre estas características ambientales afectando dichos ensambles. Si bien los ensambles de aves acuáticas fueron de mayor riqueza y diversidad en las Áreas No-Protegidas, los resultados mostraron que ciertas especies especialmente sensibles pueden hacer uso preferencialmente del Área Protegida y que, ante la alta dinámica temporal de los ambientes fluviales, la elevada capacidad de movilidad que tienen estas aves acuáticas puede permitirles hacer un uso regional de las Áreas Protegidas y No-Protegidas, por lo que las diferentes áreas pueden representar hábitats alternativos y/o complementarios para las aves acuáticas en un determinado momento de su ciclo de vida.

Resulta de gran importancia considerar los resultados generados en el presente trabajo para poder definir formas de manejo adecuado de este tipo de humedales fluviales, teniendo en cuenta la importancia de los Parques Nacionales para la conservación de las aves acuáticas, pero incluyendo también, como parte de las estrategias de manejo, a las Áreas No-Protegidas. En este sentido, los resultados de esta tesis mostraron que la presencia de áreas protegidas y no-protegidas en el paisaje puede incrementar la diversidad de aves total del área debido a un efecto positivo sobre el recambio de especies. No obstante, estos resultados también ponen de manifiesto que el hábitat representado por las áreas protegidas, pese a presentar características ambientales exclusivas y ensambles de aves acuáticas que incluyen especies con problemas de conservación, presenta actualmente una superficie muy reducida en la extensión regional del sistema fluvial.

BIBLIOGRAFÍA

- Aber, J. S., F. Pavri & W. S. Aber. 2012. Wetland environments: a global perspective. Primera edición. Blackwell Publishing Ltd., Chichester, United Kingdom.
- Aceñolaza, P. G., H. E. Povedano, A. S. Manzano, J. D. Muñoz, J. I. Areta & A. L. Ronchi-Virgolini. 2004. Biodiversidad del Parque Nacional Pre- Delta. Pp. 169 –184 en: F. G. Aceñolaza (ed.). Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. Instituto Superior de Correlación Geológica. Tucumán, Argentina.
- Aceñolaza, P. G., W. F. Sione, F. Kalesnik & M. S. Serafin. 2005. Determinación de unidades homogéneas de vegetación en el Parque Nacional Pre-Delta (Argentina). Pp. 81–90 en: F. G. Aceñolaza (ed.). Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II. Instituto Superior de Correlación Geológica. Tucumán, Argentina.
- Aires, Argentina.
- Almeida, B. A., M. R. Gimenes & L. Anjos. 2016. Wading bird functional diversity in a floodplain: Influence of habitat type and hydrological cycle. *Austral Ecology* 42: 84 – 93.
- Alonso, J. M. & A. L. Ronchi-Virgolini. 2008. Aves del Parque Nacional Pre- Delta, Entre Ríos, Argentina. *Cotinga* 29: 126 – 134.
- Alonso, J. M. 2008. Inventario de las aves del Parque Nacional Pre-Delta. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina.
- Álvarez, R., S. Leavy & M. Marino. 2009. Zonas Agroeconómicas Homogéneas Buenos Aires Norte. Estudios socioeconómicos de la sustentabilidad de los sistemas de producción y recursos naturales. Estación Experimental Agropecuaria INTA General Villegas y Estación Experimental Agropecuaria INTA Pergamino. INTA Buenos Aires, Argentina.
- Anderson, M. J., K. E. Ellingsen & B. H. McArdle. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9: 683 – 693.
- Antas, P. T. Z. 1994. Migration and other movements among the lower Paraná River valley wetlands, Argentina, and the south Brazil/Pantanal wetlands. *Bird Conservation International* 4: 181 – 190.

- Arana, M. D., G. A. Martínez, A. J. Oggero, E. S. Natale & J. J. Morrone. 2017. Map and shapefile of the biogeographic provinces of Argentina. *Zootaxa* 4341: 420 – 422.
- Arroyo, B., M. Delibes-Mateos, J. Caro, A. Estrada, F. Mougeot, S. Díaz-Fernández, F. Casas & J. Viñuela. 2013. Efecto de la gestión para las especies de caza menor sobre la fauna no cinegética. *Ecosistemas* 22: 27 – 32.
- Arzamendia, V. & A. R. Giraudo. 2004. Usando patrones de diversidad para la evolución y diseño de áreas protegidas: las serpientes de la provincia de Santa Fe (Argentina) como ejemplo. *Revista Chilena Historia Natural* 77: 335 – 348.
- Aukema, J. E., N. G. Pricope, G. J. Husak & D. Lopez-Carr. 2017. Biodiversity areas under threat: overlap of climate change and population pressures on the World's biodiversity priorities. *PLoS ONE* 12(1): e0170615.
- Baigún, C. R., P. G. Minotti, P. Kandus, R. Quintana, R. Vicari, A. Puig, N. O. Oldani & J. M. Nestler. 2008. Resource use in the Parana River Delta (Argentina): moving away from an ecohydrological approach? *Ecohydrology and Hydrobiology* 8: 245 – 262.
- Becerra Serial, R. M. & D. Grigera. 2007. Dinámica estacional del ensamble de aves de un bosque norpatagónico de lenga (*Nothofagus pumilio*) y su relación con la disponibilidad de sustratos de alimentación. *Hornero* 20: 131 – 139.
- Beja, P., C. D. Santos, J. Santana, M. J. Pereira, J. Tiago Marques, H. L. Queiroz & J.M. Palmeirim. 2010. Seasonal patterns of spatial variation in understory bird assemblages across a mosaic of flooded and unflooded Amazonian Forests. *Biodiversity Conservation*. 19: 129 – 152.
- Beltzer, A. H. & J. J. Neiff. 1992. Distribución de las aves en el valle del río Paraná. Relación con el régimen pulsátil y la vegetación. *Ambiente Subtropical* 2: 77– 102.
- Beltzer, A. H. 1981. Nota sobre fidelidad y participación trófica de *Egretta alba egretta* (Gmelin, 1789) y *Egretta thula thula* (Molina, 1782) en ambientes del río Paraná medio (Ciconiformes: Ardeidae). *Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 12: 136 – 139.
- Beltzer, A. H. 2003. Aspectos tróficos de la comunidad de aves de los Esteros del Iberá. Pp. 257 – 272 en: Alvarez, B. B. (ed.) *Fauna del Iberá*. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes.

- Beltzer, A. H., M. A. Quiroga & A. L. Bortoluzzi. 2003-2004. Variación estacional de la comunidad de aves en un ambiente lentico del valle de inundación del río Paraná. *Natura Neotropicalis* 34 y 35: 33 – 37.
- Benzaquén, L., D. E. Blanco, R. F. Bó, P. Kandus, G. F. Lingua, P. Minotti & R. Quintana. 2013. Inventario de los humedales de la Argentina. *Sistemas de paisajes de humedales del corredor fluvial Paraná-Paraguay*. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Buenos Aires, Argentina, p. 376.
- Berduc, A., R. E. Lorenzón & A. H. Beltzer. 2015. Patrones de diversidad de aves a lo largo de un gradiente latitudinal de bosques ribereños del río Paraná medio, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 419 – 430.
- Betts, M. G., G. J. Forbes & A. W. Diamond. 2007. Threshold in songbird occurrence in relation to landscape structure. *Conservation Biology* 21: 1046 – 1058.
- Bjornstad, O. N. 2016. nfc: Spatial nonparametric covariance functions. R package version 1: 1 – 7.
- Blake, J. G. & J. R. Karr. 1984. Species composition of bird communities and the conservation benefit of large versus small forests. *Biological Conservation* 30: 173–187.
- Blanco, D. E. 1999. Los humedales como hábitat de aves acuáticas. Pp. 219 – 218 en: Malvárez, A. I. (ed.) *Tópicos sobre humedales Subtropicales y templados de Sudamérica*. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la Unesco para América Latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay.
- Blanco, D. E., J. Beltrán & V. de la Balze. 2002. Primer taller sobre la caza de aves acuáticas. *Hacia una estrategia para el uso sustentable de los recursos de los humedales*. La Plata. Buenos Aires. Argentina.
- Bó, R. F & A. I. Malvárez. 1999. Las inundaciones y la biodiversidad en humedales. Un análisis del efecto de eventos extremos sobre la fauna silvestre. Pp. 147 – 168 en: *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica* (Ed.: Malvárez, A. I.). Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe, ORCYT, Montevideo, Uruguay.
- Bó, R. F., R. D. Quintana & A. I. Malvárez. 2002. El uso de las aves acuáticas en la región del Delta del Río Paraná. Pp. 93 – 106 en: Blanco, D. E., Beltran J. y V. de la Balze. (eds.). *Primer taller sobre la caza de aves acuáticas. Hacia una*

- estrategia para el uso sustentable de los recursos de los humedales, Wetlands Internacional. Buenos Aires, Argentina.
- Bonetto, A. A. 1986. The Paraná River system. En: The ecology of River Systems (Eds.: Davis, B.R. y Walker, K. F.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Borcard, D. & P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153: 51–68.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73: 1045 – 1055.
- Borcard, D., P. Legendre, P. Avois-Jacquet & H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826–1832.
- Boschi, C. & B. Baur. 2007. The effect of horse, cattle and sheep grazing on the diversity and abundance of land snails in nutrient-poor calcareous grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 120: 243 – 249.
- Brown, A. D. & S. Pacheco. 2006. Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina. Pp. 28–31 en: Brown, A., U. Martinez Ortiz, M. Acerbi and J. Corcuera (eds.). *Situación Ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Bucher, E. H., A. Bonetto, T. P. Boyle, P. Canevari, G. Castro, P. Huznar & T. Stone. 1993. Hidrovía. Examen inicial ambiental de la vía fluvial Paraguay-Paraná. Humedales para las Américas, Buenos Aires, Argentina.
- Bürgi, M. & M. G. Turner. 2002. Factors and processes shaping land cover and land cover changes along the Wisconsin River. *Ecosystems* 5: 184 – 201.
- Cabrera, A. L. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1 – 85 en: Kugler, W. F. (ed.). *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería*, 1. Tomo 2. Segunda edición. ACME. Buenos Aires, Argentina.
- Cagnolo, L., S. I. Molina & G. R. Valladares. 2002. Diversity and guild structure of insect assemblages under grazing and exclusion regimes in a montane grassland from Central Argentina. *Biodiversity Conservation* 11: 407 – 420.
- Cardozo, G., A. H. Beltzer & P. Collins. 2008. Variación primavera-verano de la diversidad y abundancia de la comunidad de aves en la Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria U.N.L. “El Pozo”. *INSUGEO, Miscelánea* 17: 367 – 386.

- Chatellenaz, M. L. 2005. Aves del Valle del Río Paraná en la Provincia del Chaco, Argentina: Riqueza, Historia Natural y Conservación. En: Temas de Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II (Ed.: Aceñolaza, F. G.). INSUGEO, Miscelánea 14. Tucumán. Argentina, p. 527 – 550.
- Cingolani, A. M., G Posse & M. B. Collantes. 2005. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal Applied Ecology* 42: 50 – 59.
- Cingolani, A. M., I. Noy-Meir, D. D. Renison & M. Cabido. 2013. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de labiodiversidad y de los suelos? *Ecología Austral* 18: 253 – 271.
- Clary, W. P. & J. W. Kinney. 2002. Streambank and vegetation response to simulated cattle grazing. *Wetlands*, 22: 139 – 148.
- Coconier, E. G. 2005. Reporte final, aves acuáticas en la Argentina. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Codesido, M. & D. Bilenca. 2004. Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco argentino. *Biotrópica* 36: 544 – 554.
- Cody, M. L. 1985. Habitat selection in grassland and open-country birds. Capítulo 6. Pp. 191 – 226 en: Cody, ML (ed.). *Habitat selection in birds*. Academic press, New York, Estados Unidos.
- Colwell, M. A. & O. W. Taft. 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying ater depth. *Waterbirds* 23: 45 – 55.
- Colwell, M. A. & S. L. Dodd. 1995. Waterbird communities and habitat relationships in coastal pastures of Northern California. *Conservation Biology* 9: 827 – 834.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9.1.0. [Http://purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates).
- Colwell, R. K., C. X. Mao & J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence – based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717 – 2727.
- Coppedge, B. R., S. D. Fuhlendorf, W. C. Harrell & D. M. Engle. 2008. Avian community response to vegetation and structural features in grasslands managed with fire and grazing. *Biological Conservation* 141: 1196 – 1203.
- Croonquist, M. J. & R. P. Brooks. 1991. Use of avian and mammalian guilds as indicator of comulative impacts in riparian wetlands areas. *Environmental Management* 15: 701 – 714.

- Davies, K. F., B. A. Melbourne, C. D. James & R. B. Cunningham. 2010. Using traits of species to understand responses to land use change: birds and livestock grazing in the Australian Arid zone. *Biological Conservation* 143: 78 – 85.
- De Ángel, C. D. 2003. Variación temporal de la actividad relativa de un ensamble de anuros. Tesis de grado, Universidad Nacional de Río Cuarto, Córdoba, Argentina.
- De Cáceres, M. & P. Legendre. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90: 3566 – 3574.
- De la Peña, M.R. 2006. Nueva lista y distribución de las aves de Santa Fe y Entre Ríos. LOLA, Buenos Aires, Argentina.
- Del Hoyo, J., A. Elliott & J. Sargatal. (eds) 1992. Handbook of the birds of the world. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Lynx Edicions, Barcelona.
- Di Giacomo, A. S. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Díaz, S., S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, D. G. Milchunas, C. Skarpe, G. Rusch, M. Sternberg, I. Noy-Meir, J. Landsberg, W. Zhang, H. Clark & B. D. Campbell. 2007. Plant traits responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 13:313 – 341.
- Dray, S., P. Legendre & P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 96: 483 – 493.
- Dudgeon, D., H. Arthington, M. O. Gessner, Z. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A. H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny & C. A. Sullivan. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163 – 182.
- Dudley, N. 2008. Directrices para la aplicación de las categorías de gestión de áreas protegidas. UICN, Gland, Suiza.
- Dufrêne, M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345 – 366.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487 – 515.
- Fandiño, B. & A. R. Giraudo. 2010. Revisión del inventario de aves de la provincia de Santa Fe, Argentina. *FABICIB* 14: 116 – 137.

- Farías, A. A., L. Marone & F. M. Jaksic. 2007. Gremios. Capítulo 10. Pp. 336 en: *Ecología de Comunidades*, 2ª edición. (Eds.: Jaksic, F.M. y Marone, L.). Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.
- Feinsinger, P. 2003. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Ed. FAN, Santa Cruz de la Sierra.
- Fensham, R. J. & S. D. Skull. 1999. Before cattle: a comparative floristic study of eucalyptus savanna grazed by macropods and cattle in north Queensland, Australia. *Biotropica* 31: 37 – 47.
- Findlay, C. S. & J. Houlihan. 1997. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology* 11: 1000 – 1009.
- Floyd, M. L., T. L. Fleischner, D. Hanna & P. Whitefield. 2003. Effects of historic livestock grazing on vegetation at Chaco Culture National Historic Park, New Mexico. *Conservation Biology* 17: 1703 – 1711.
- Fuhlendorf, S. D. & D. M. Engle. 2001. Restoring heterogeneity on rangelands: ecosystem management based on evolutionary grazing patterns. *Bio Science* 51: 625 – 632.
- Gantes, P., L. Falco & A. Sánchez Caro. 2014. Efecto del ganado sobre la estructura de la vegetación en las riberas de un arroyo pampeano. *Biología Acuática* 30: 123 – 131.
- García, C., D. Renison, A. M. Cingolani & E. Fernández-Juricic. 2008. Avifaunal changes as a consequence of large scale livestock exclusion in the mountains of Central Argentina. *Journal Applied Ecology* 45: 351 – 360.
- Gardner, R. C., S. Barchiesi, C. Beltrame, C. M. Finlayson, T. Galewski, I. Harrison, M. Paganini, C. Perennou, D. E. Pritchard, A. Rosenqvist & M. Walpole. 2015. State of the World's wetlands and their services to people: A compilation of recent analyses. Gland, Suiza.
- Gimeno, E. J. 2002. Enteque seco o calcinosis enzoótica en rumiantes. Sitio Argentino de Producción Animal. Argentina.
- Giraud, A. R. 1992. Avifauna de un ambiente lenticó del valle aluvial del Paraná Medio y consideraciones sobre la influencia del ciclo hidrológico en la variación estacional de sus poblaciones. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

- Giraudó, A. R. 2008. Sitio Ramsar Jaaukanigás. Biodiversidad, aspectos socioculturales y conservación (Río Paraná, Santa Fe, Argentina). Climax N° 14, Asociación de Ciencias Naturales, Santa Fe, Argentina.
- Gotelli, N. J. & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4: 379 – 391.
- Gundersen, G., E. Johannesen, H. P. Andreassen & R. A. Ims. 2001. Source-sink dynamics: how sinks affect demography of sources. *Ecology Letters*, 4: 14 – 21.
- Hothorn, T., F. Bretz & P. Westfall. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50: 346 – 363.
[Http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html](http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html)
- Huff, M. H., K. A. Bettinger, H. L. Ferguson, M. J. Brown & B. Altman. 2000. A habitat-based point-count protocol for terrestrial birds, emphasizing Washington and Oregon. General Technical report PNW- GTR – 501. Forest Service, U.S. Dept. of Agriculture, Pacific Northwest Research Station, Pórtland. Oregon, Estados Unidos.
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Pp. 455 – 476 en: *Habitat selection in birds*. (M. L. Cody, editor). Academic Press, San Diego, Estados Unidos.
- Iriondo, M. H., J. C. Paggi & M. J. Parma. 2007. The Middle Paraná River. *Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Isacch, J. P. & D. Cardoni. 2010. Different grazing strategies are necessary to conserve endangered grassland birds in short and tall salty grasslands of the flooding Pampas. *Condor* 113: 724 – 734.
- Isacch, J. P. & M. M. Martínez. 2001. Estacionalidad y relaciones con la estructura del hábitat de la comunidad de aves de pastizales de paja colorada (*Paspalum quadrifarium*) manejados con fuego en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 12: 345 – 354.
- Isacch, J. P., M. S. Bo, N. O. Macira, M. R. Demaría & S. Peluc. 2003. Composition and seasonal changes of the bird community in the west pampa grasslands of Argentina. *Journal of Field Ornithology* 74: 59 – 65.
- IUCN 2017. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017 – 1. <<http://www.iucnredlist.org>>. Downloaded on 12 May 2017.

- Jackis, C. F. M. 1981. Abuse and misuse of the term “guild” in ecological studies. *Oikos* 37: 397 – 400.
- Jansen, A. & A. I. Robertson. 2001. Riparian bird communities in relation to land management practices in floodplain woodlands of southeastern Australia. *Biological Conservation* 100: 173–185.
- Jia, Q., X. Wang, Y. Zhang, L. Cao & A. D. Fox. 2018. Drivers of waterbird communities and their declines on Yangtze River floodplain lakes. *Biological Conservation* 218: 240 – 246.
- Jing, K., Z. Ma, B. Li, J. Li & J. Chen. 2007. Foraging strategies involved in habitat use of shorebirds at the intertidal area of Chongming Dongtan, China. *Ecological Research* 22: 559 – 570.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363 – 375.
- Junk, W. J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 110 – 127.
- Kandus, P., R. D. Quintana & R. F. Bó. 2006. Patrones de paisaje y biodiversidad delbajo delta del río Paraná. Mapa de Ambientes. Primera Edición. Grupo de Investigaciones en Ecología de Humedales (GIEH), FCEyN, UBA, Buenos Aires, Argentina.
- Kauffman, J. B. & W. C. Krueger. 1984. Livestock impacts on riparian ecosystems and streamside management implications: a review. *Journal of Range Management* 37: 430 – 437.
- Keddy, P. A. 2000. *Wetland ecology. Principles and conservation*. Cambridge: Cambridge University Press, Estados Unidos.
- Knuston, M. G. & E. E. Klaas. 1997. Declines in abundance and species richness of birds following a major flood on the upper Mississippi River. *The Auk* 114: 367 – 380.
- Koleff, J., K. J. Gaston & J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367 – 382.
- Krapu, G. L. & K. J. Reinecke. 1992. Foraging ecology and nutrition. En: *Ecology and management of breeding waterfowl* (Eds.: Batt, B. D. J.; Afton, A. D.; Anderson, M. G.; Ankney, C. D.; Johnson, D. H.; Kadlec, J. A. y Krapu, G. L.). University of Minnesota Press, Minneapolis, Estados Unidos.

- Kristan, W. B. III. 2003. The role of habitat selection behavior in population dynamics: source–sink systems and ecological traps. – *Oikos* 103: 457 – 468.
- Laiolo, P., F. Dondero, E. Ciliento & A. Rolando. 2004. Consequences of pastoral abandonment for the structure and diversity of the alpine avifauna. *Journal Applied Ecology* 41: 294 – 304.
- Lemoine, N, H. C. Schaefer & K. Bohning-Gaese. 2007. Species richness of migratory birds is influenced by global climate change. *Glob Ecol Biogeogr* 16: 55 – 64. doi: 10.1111/j.1466-822x.2006.00252.x
- Lévêque, C., E. V. Balian & K. Martens. 2005. An assessment of animal species diversity in continental waters. *Hydrobiologia* 542: 39 – 67.
- López-Lanús, B & D. E. Blanco. 2005. El censo neotropical de aves acuáticas. Una herramienta para la conservación: Wetlands International. Buenos Aires, Argentina.
- López-Lanús, B., P. Grilli, E. Coconier, A. Di Giacomo & R. Banchs. 2008. Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación. Informe de Aves Argentinas y Secretaria de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires, Argentina.
- Lorenzón, R. E. 2014. Respuestas biológicas de ensambles de aves no-paseriformes a la variación espacio-temporal de ambientes acuáticos a escalas local y regional en la planicie de inundación del Paraná Medio. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina.
- Lorenzón, R. E., A. H. Beltzer, P. F. Olguin & A. L. Ronchi-Virgolini. 2016a. Habitat heterogeneity drives bird species richness, nestedness and habitat selection by individual species in fluvial wetlands of the Paraná River, Argentina. *Austral Ecology* 41: 829 – 841.
- Lorenzón, R., A. Beltzer, P. Peltzer, A. Ronchi-Virgolini, M. Tittarelli & P. Olguin. 2016b. Local conditions vs regional context: variation in composition of bird communities along the Middle Paraná River, an extensive river-floodplain system of South America. *Community Ecology* 17: 40 – 47.
- Lorenzón, R., A. Beltzer, P. Peltzer, P. F. Olguin, E. J. León, L. Sovrano & A. Ronchi-Virgolini. 2017. Habitat-mediated influence of water-level fluctuations on waterbird occurrence in floodplain wetlands of the Parana River, Argentina. *River Research and Applications* 33: 1494 – 1505.

- Ma, Z., Y. Cai, B. Li & J. Chen. 2010. Managing wetland habitats for waterbirds: an international perspective. *Wetlands* 30: 15 – 27.
- Magnano, A. L. 2011. Patrón espacial y temporal de la comunidad de aves en diferentes usos de la tierra del Bajo Delta del Río Paraná. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Magnano, A. L., R. Vicari, E. Astrada & R. D. Quintana. 2013. Ganadería en humedales: Respuestas de la vegetación a la exclusión del pastoreo en tres tipos de ambientes en un paisaje del Delta del Paraná. *Asociación Argentina de Ecología de Paisajes* 5: 137 – 148.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London, Reino Unido.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Malvárez, A. I. & R. F. Bó. 2004. Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales de Argentina. Ana Inés Malvárez Editora, Buenos Aires, Argentina.
- Malvárez, A. I. 1999. El Delta del Río Paraná como mosaico de humedales. Pp. 35 – 53 en: Malvárez, A. I. (ed.) *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe (ORCYT), Montevideo, Uruguay.
- Marchetti, Z. Y. & P. G. Aceñolaza. 2011. Vegetation communities and their relationship with the pulse regime on islands of the Middle Paraná River, Argentina. *Iheringia* 66: 209 – 226.
- Marone, L. 1990. Modifications of local and regional bird diversity after a fire in the Monte desert, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 187 – 195.
- Marone, L., J. Lopez De Casenave & V. R. Cueto. 1997. Patterns of habitat selection by wintering and breeding granivorous birds in the central Monte desert, Argentina. *Revista chilena de historia natural* 70: 73 – 81.
- Martin, R. G. & H. P. Possingham. 2005. Predicting the impact of livestock grazing on birds using foraging height data. *Journal Applied Ecology* 42: 400 – 408.
- Marty, J. T. 2005. Effects of cattle grazing on diversity in ephemeral wetlands. *Conservation Biology* 19: 1626 – 1632.
- Maurer, B. A. & B. J. McGill. 2011. Measurement of species diversity. Pp 55 – 65 en: *Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment*. (Eds.: Magurran, A. E. & B.J. McGill). Oxford University Press, New York, Estados Unidos.

- McIntyre, S., K. M. Heard & T. G. Martin. 2003. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands—does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology* 40: 445 – 457.
- Mengui, M. 2000. Reserva Natural de Fauna Laguna La Felipa (Ucacha, Córdoba). Un encuentro con el paisaje autóctono, sus ecosistemas y comunidades vegetales. Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto, Argentina.
- Milesi, F. A., L. Marone, J. Lopez de Casenave, V. R. Cueto & E. T. Mezquida. 2002. Gremios de manejo como indicadores de las condiciones del ambiente: un estudio de caso con aves y perturbaciones del hábitat en el Monte central, Argentina. *Ecología Austral* 12: 149 – 161.
- Miller, J. R., M. D. Dixon & M. G. Turner. 2004. Response of avian communities in large-river floodplains to environmental variation at multiple scales. *Ecological Applications* 14: 1394 – 1410.
- Mirande, V., G. A. Barreto, S. E. Halebian & B. C. Tracanna. 2009. Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta (Entre Ríos, Argentina) II. Estudio cuantitativo del fitoplancton. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 44: 11 – 23.
- Mitsch, W. J. & J. G. Grosselink. 2007. *Wetlands*. John Wiley & Sons. New Jersey, Estados Unidos.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Manuales y Tesis SEA. Sociedad Entomológica Aragonesa Ed. Madrid, España 80.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853 – 858.
- Navedo, J. G., L. Sauma-Castillho & G. Fernández. 2012. Foraging activity and capture rate of large Nearctic shorebirds wintering at a tropical coastal lagoon. *Waterbirds* 35: 301 – 311.
- Neiff, J. J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15: 424 – 441.
- Neiff, J. J. 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. Pp. 97 – 145 en: *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos* (Eds.: Malvarez, A. I. & Kandus, P.). ORCYT-MAB (UNESCO), Buenos Aires, Argentina.
- Neiff, J. J., S. L. Casco & A. Poi de Neiff. 2008. Response of *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) to water level fluctuations in two lakes with different connectivity in the Paraná River floodplain. *Revista Biología Tropical* 56: 613 – 623.

- Nekola, J. C. & P. S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867 – 878.
- Nores, M. 1987. Zonas ornitogeográficas de Argentina. Pp. 295–303 en: Narosky, T. & D. Yzurieta. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Asociación Ornitológica del Plata & Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina.
- Noy-Meir, I. 1988. Dominant grasses replaced by ruderal forbs in a vole year in undergrazed mediterranean grasslands in Israel. *Journal Biogeography* 15: 579 – 587.
- Okes, N. C., P. A. R. Hockey & G. S. Cumming. 2008. Habitat use and life history as predictors of bird responses to hábitat change. *Conservation Biology* 22: 151 – 162.
- Oksanen, J. 2011. Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial. [Http://cran.r-project.org](http://cran.r-project.org).
- Ordano, M. 1999. Aves de Bosques de Sauce del Río Paraná Medio (Argentina): Evaluación de la Técnica de conteos de Puntos. Tesis de postgrado en Ecología. Universidad Autónoma de Entre Ríos. Argentina.
- Pabon-Zamora, L., J. Bezaury, F. Leon, L. Gill, S. Stolton, A. Groves, S. Mitchell & N. Dudley. 2008. Valorando la naturaleza: beneficios de las áreas protegidas. Serie Guía Rápida, editor, J. Ervin. Arlington, VA: The Nature Conservancy 34 pp.
- Page, G. W., L. E. Stenzel & J. E. Kjelson. 1999. Overview of shorebird abundance and distribution in wetlands of Pacific coast of the contiguous United States. *Condor* 101: 461 – 471.
- Paillisson, J. M., S. Reeber & L. Marion. 2002. Bird assemblages as bio-indicators of water regime management and hunting disturbance in natural wet grasslands. *Biological Conservation* 106: 115 – 127.
- Peres-Neto, P. R., P. Legendre, S. Dray & D. Borcard. 2006. Variation of species data matrices estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614 – 2625.
- Pía, M. V., M. S. López & A. J. Novaro. 2003. Effects of livestock on the feeding ecology of endemic culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus smithersi*) in central Argentina. *Revista chilena de historia natural* 76: 313 – 321.
- Popotnik, G. J. & W.M. Giuliano. 2000. Response of birds to grazing of riparian zones. *Journal of Wildlife Management* 64: 976 – 982.

- Powell, A. F. 2008. Responses of breeding birds in tallgrass prairie to fire and cattle grazing. *Journal of Field Ornithology* 79: 41 – 52.
- Pykälä, J. 2005. Plant species responses to cattle grazing in mesic semi-natural grassland. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 108: 109 – 117.
- Quinn, G. & M. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Reino Unido.
- Quintana, R. D., R. F. Bó, J. Merler, P. Minotti & A. I. Malvárez. 1992. Situación y uso de la fauna silvestre en la región del Bajo Delta del Río Paraná, Argentina. *Iheringia* 73: 13 – 33.
- Quintana, R. M. & R. Bó. 2010. Caracterización general de la región del Delta del Paraná. En: Blanco, D. E. y F. M. Méndez (eds.). *Endicamientos y terraplenes en el Delta del Paraná. Situación, efectos ambientales y marco jurídico* 1a ed. - Buenos Aires: Fundación para la Conservación y el Uso Sustentable de los Humedales.
- Quintana, R., R. Bó, E. Astrada & C. Reeves. 2014. Lineamientos para una ganadería ambientalmente sustentable en el Delta del Paraná. Fundación Humedales / Wetlands International LAC, Buenos Aires, Argentina.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ralph, C., G. Geupel, P. Pyle, T. Martin, D. De Sante & B. Mila. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical report, PSW-GTR 159, Pacific Southwest Research Station, US, Forest Services. Department of Agriculture, Estados Unidos.
- Ramírez-Albores, J. E. 2006. Variación en la composición de comunidades de aves en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. *Biota Neotropica* 6: 1 – 19.
- Rannestad, O. T., D. Tsegaye, P. K. T. Munishi & S. R. Moe. 2015. Bird Abundance, Diversity and Habitat Preferences in the Riparian Zone of a Disturbed Wetland Ecosystem – the Kilombero Valley, Tanzania. *Wetlands* 35: 521 – 532.
- Reeves, P. N. & P. D. Champion. 2004. Effects of livestock grazing on wetlands: literature review. NIWA. Environment Waikato Technical Report, 26 pp.
- Remsen, J. V. Jr., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, D. F. Stotz & K. J. Zimmer. Versión [2017]. A

- classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union, Estados Unidos.
- Reynolds, R. T., J. M. Scott & R. A. Nussbaum. 1980. A variable circular plot - method for estimating birds numbers. *Condor* 82: 309 – 313.
- Ringuelet, R. A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22: 151 – 170.
- Robbins, C. S. 1981. Effect of time of day on bird activity. *Studies in Avian Biology* 6: 275 – 286.
- Robinson, C. T., K. Tockner & J. V. Ward. 2002. The fauna of dynamic riverine landscapes. *Freshwater Biology* 47: 661 – 677.
- Rojas, A. & J. H. Saluso. 1987. Informe climático de la Provincia de Entre Ríos. Publicación Técnica 14. Entre Ríos: INTA EEA, Paraná, Argentina.
- Ronchi-Virgolini, A. L. 2011. Composición y distribución de los ensambles de aves de la planicie de inundación del Paraná Inferior (Entre Ríos, Argentina). Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Ronchi-Virgolini, A. L., A. H. Beltzer & A. Manzano. 2008. Bird communities in wetlands along the Lower Paraná River, Entre Ríos, Argentina. *Avian Biology Research* 1: 153 – 163.
- Ronchi-Virgolini, A. L., J. G. Blake, R. E. Lorenzón & A. H. Beltzer. 2011. Bird assemblages in two types of forests in the floodplain of the Lower Paraná River (Argentina). *Ornitología Neotropical* 22: 387 – 404.
- Ronchi-Virgolini, A. L., R. E. Lorenzón, A. Beltzer & J. Alonso. 2010. Ensamblajes de aves del Parque Nacional Pre-Delta (Entre Ríos, Argentina): análisis de la importancia ornitológica de distintas unidades ambientales. *Hornero* 25: 27 – 40.
- Ronchi-Virgolini, A. L., R. E. Lorenzón, J. G. Blake & A. H. Beltzer. 2013. Temporal variation of bird assemblages in a wetland: influence of spatial heterogeneity. *Avian Biology Research* 6: 1 – 9.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317 – 350.
- Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Rossetti, M. A. & A. Giraudo. 2003. Comunidad de aves de bosques fluviales habitados y no habitados por el hombre en el río Paraná Medio, Argentina. *Hornero* 18: 89 – 96.

- Rotenberry, J. T. & J. A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228 – 1250.
- Rusch, V., M. Sarasola & T. Schlichter. 2005. Indicadores de biodiversidad en bosques de *Nothofagus*. *Idia* XII, 8: 8 – 14.
- Sala, O. E., F. Stuart Chapin III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leeman, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker & D. H. Wall. 2009. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287: 1770 – 1774.
- Schulz, T. T. & W. C. Leininger. 1990. Differences in riparian vegetation structure between grazed areas and exclosures. *Journal Range Manage* 43: 295 – 299.
- Sica, Y. V. 2016. Cambios en el uso del suelo y sus efectos a diferentes escalas espaciales y temporales sobre la diversidad de aves en el Bajo Delta del río Paraná. Tesis doctoral. Biblioteca digital FCEN, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Sica, Y. V., R. D. Quintana, V. C. Radeloff & G. I. Gavier-Pizarro. 2016. Wetland loss due to land use change in the Lower Paraná River Delta, Argentina. *Science Total Environment* 568: 967 – 978.
- Stefano, K., J. A. Merler, A. L. Magnano, A. S. Nanni, P. Kandus & R. D. Quintana. 2012. Relación entre la heterogeneidad ambiental y el patrón de distribución y la riqueza de aves en dos unidades de paisajes del delta del Paraná, Argentina. *Ornitología Neotropical* 23: 169 – 184.
- Sutherland, W. J., I. Newton & R. E. Green. 2004. *Bird Ecology and Conservation: a Handbook of Techniques*. Oxford: Oxford University Press, Estados Unidos.
- Tavares, D. C. & S. Siciliano. 2013. Notes on records of *Ciconia maguari* (Gmelin, 1789) (Aves, Ciconiidae) on northern Rio de Janeiro State, Southeast Brazil. *Pan-Am. J. Aquat. Sci.* 8, 352 – 357.
- Tavares, D. C., Guadagnin, D. L., de Moura, J. F., Siciliano, S. & Merico, A. 2015. Environmental and anthropogenic factors structuring waterbird habitats of tropical coastal lagoons: Implications for management. *Biological Conservation* 186: 12 – 21.
- Taylor, D.M. 1986. Effects of cattle grazing riparian habitat. *Journal of Range Management* 39: 254 – 258.

- Thomaz, S. M., L. M. Bini & R. L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1 – 13.
- Tockner, K., M. Pusch, D. Borchardt & M. S. Lorang. 2010. Multiple stressors in coupled river–floodplain ecosystems. *Freshwater Biology* 55(1): 131 – 151.
- Tóthmérész, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal Vegetation Science* 6: 283 – 290.
- Tscharntke, T., J. M. Tylianakis, T. A. Rand, R. K. Didham, L. Fahrig, P. Batáry, J. Bengtsson, Y. Clough, T. O. Crist, C. F. Dormann, R. M. Ewers, J. Fründ, R. D. Holt, A. Holzschuh, A. M. Klein, D. Kleijn, C. Kremen, D. A. Landis, W. Laurance, D. Lindenmayer, C. Scherber, N. Sodhi, I. Steffan-Dewenter, C. Thies, W. H. van der Putten & C. Westphal. 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87: 661 – 685.
- Van Asselen, S., P. H. Verburg, J. E. Vermaat & J. H. Janse. 2013. Drivers of wetland conversion: A global meta-analysis. *PLoS One* 8: 1 – 13.
- Van der Valk, A. G. 2006. *The biology of freshwater wetlands*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- Van Wieren, S. E. 1995. The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe Authors. *Biological Journal of the Linnean Society* 56: 11 – 23.
- Verdú, J. R., M. B. Crespo & E. Galante. 2000. Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing on biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 9: 1707 – 1721.
- Verner, J. & K. A. Milne. 1989. Coping with sources of variability when monitoring population trends. *Annales Zoologic Fennici* 26: 191 – 199.
- Verner, J. 1984. The guild concept applied to management of bird populations. *Environmental Management* 8: 1 – 14.
- Vitousek, P. M., P. R. Ehrlich, A. H. Ehrlich & P. A. Matson. 1997. Human appropriation of the products of photosynthesis. *Bioscience* 36: 368 – 373.
- Weller, M. W. 2003. *Wetland birds. Habitat resources and Conservation Implications*. Cambridge University Press, New York, Estados Unidos.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities. Volume 2. Processes and variations*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

- Williams, J., E. N. Bui, E. A. Gardner, M. Littleboy & M. E. Probert. 1997. Tree clearing and dryland salinity hazard in the Upper Burdekin Catchment of North Queensland. *Australian Journal of Soil Research* 35: 785 – 801.
- Woinarski, J. C. Z. & A. J. Ash. 2002. Responses of vertebrates to pastoralism, military land use and landscape position in an Australian tropical savanna. *Austral Ecology* 27: 311 – 323.
- Zedler, J. B. 2003. Wetlands at your service: reducing impacts of agriculture at the watershed scale. *Frontiers in the Ecology and the Environment* 2: 65 – 72.
- Zuur, A. F., E. N. Leno, N. Walker, A. A. Saveliev & G. M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York, Estados Unidos.

APÉNDICE I: Abundancia por especies registradas en las diferentes áreas (Protegida, Intermedia y No-Protegida), durante el período de estudio. **Estatus de Residencia:** residente (R), visitante invernal (Vi), migrador neártico (MN), migrador austral del norte (MAN). **Hábitat:** especie estrictamente asociada a los ambientes acuático (Ac), especie que no se encuentra estrictamente asociada a los ambientes acuáticos (NoAc). **Presión Cinegética:** presión alta (Pa), presión media (Pm), presión baja (Pb), sin presión (NP). **Áreas:** AP, Área Protegida; AI, Área Intermedia; ANP, Área No-Protegida. P: presente.

Orden	Familia	Nombre Vulgar	Especies	Estatus de Residencia	Hábitat	Presión Cinegética	AP	AI	ANP	Abundancia AP	Abundancia AI	Abundancia ANP
Podicipediformes	Podicipedidae	Macá grande	<i>Podiceps major</i>	Vi	Ac	Pb	P	P	P	77	66	128
Podicipediformes	Podicipedidae	Macá pico grueso	<i>Podilymbus podiceps</i>	R	Ac	NP	P	P	P	28	31	79
Podicipediformes	Podicipedidae	Macá común	<i>Rollandia rolland</i>	R	Ac	NP	P	P	P	7	3	98
Suliformes	Anhingidae	Aninga	<i>Anhinga anhinga</i>	R	Ac	NP	P	-	-	1	-	-
Suliformes	Phalacrocoracidae	Biguá	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	R	Ac	NP	P	P	P	370	346	462
Pelecaniformes	Ardeidae	Garza mora	<i>Ardea cocoi</i>	R	Ac	NP	P	P	P	92	133	122
Pelecaniformes	Ardeidae	Hocó colorado	<i>Tigrisoma lineatum</i>	R	Ac	NP	P	P	P	44	9	5
Pelecaniformes	Ardeidae	Mirasol común	<i>Ixobrychus involucris</i>	MAN	Ac	NP	P	P	-	3	2	-
Pelecaniformes	Ardeidae	Garza blanca	<i>Ardea alba</i>	R	Ac	NP	P	P	P	291	277	471

Pelecaniformes	Ardeidae	Garcita blanca	<i>Egretta thula</i>	R	Ac	NP	P	P	P	24	111	298
Pelecaniformes	Ardeidae	Garcita bueyera	<i>Bubulcus ibis</i>	O	NoAc	NP	-	P	P	-	9	-
Pelecaniformes	Ardeidae	Chiflón	<i>Syrigma sibilatrix</i>	R	Ac	NP	P	P	P	37	31	16
Pelecaniformes	Ardeidae	Garcita azulada	<i>Butorides striatus</i>	MAN	Ac	NP	P	P	P	46	48	60
Pelecaniformes	Ardeidae	Garza bruja	<i>Nycticorax nycticorax</i>	R	Ac	NP	P	P	P	32	26	14
Pelecaniformes	Threskiornithidae	Cuervillo cara pelada	<i>Phimosus infuscatus</i>	R	Ac	NP	P	P	P	209	131	477
Pelecaniformes	Threskiornithidae	Cuervillo de cañada	<i>Plegadis chihi</i>	R	Ac	NP	P	P	P	619	889	773
Pelecaniformes	Threskiornithidae	Bandurria mora	<i>Harpiprion caerulescens</i>	O	Ac	NP	P	P	-	2	1	-
Pelecaniformes	Threskiornithidae	Espátula rosada	<i>Platalea ajaja</i>	O	Ac	Pb	P	P	P	22	28	42
Ciconiiformes	Ciconiidae	Tuyuyú	<i>Mycteria americana</i>	O	Ac	Pb	-	P	P	-	6	1
Ciconiiformes	Ciconiidae	Cigüeña	<i>Ciconia maguari</i>	R	Ac	Pb	P	P	P	64	77	87
Anseriformes	Anhimidae	Chajá	<i>Chauna torquata</i>	R	Ac	Pb	P	P	P	246	200	109
Anseriformes	Anatidae	Pato real o criollo	<i>Cairina moschata</i>	R	Ac	Pa	P	P	-	40	6	-

Anseriformes	Anatidae	Sirirí colorado	<i>Dendrocygna bicolor</i>	R	Ac	Pa	P	P	P	15	5	46
Anseriformes	Anatidae	Sirirí vientre negro	<i>Dendrocygna autumnalis</i>	R	Ac	Pa	-	-	P	-	-	12
Anseriformes	Anatidae	Sirirí pampa	<i>Dendrocygna viduata</i>	R	Ac	Pa	P	P	P	124	164	117
Anseriformes	Anatidae	Coscoroba	<i>Coscoroba coscoroba</i>	R	Ac	Pa	-	P	P	-	10	23
Anseriformes	Anatidae	Cisne cuello negro	<i>Cygnus melanocoryphus</i>	R	Ac	Pm	-	P	-	-	6	-
Anseriformes	Anatidae	Pato barcino	<i>Anas flavirostris</i>	R	Ac	Pm	P	P	P	34	77	94
Anseriformes	Anatidae	Pato cutirí	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	R	Ac	Pm	P	P	P	343	345	436
Anseriformes	Anatidae	Pato capuchino	<i>Anas versicolor</i>	R	Ac	Pm	P	P	P	46	30	131
Anseriformes	Anatidae	Pato de collar	<i>Callonetta leucophrys</i>	R	Ac	Pm	P	P	P	8	32	24
Anseriformes	Anatidae	Pato picazo	<i>Netta peposaca</i>	R	Ac	Pa	P	P	P	52	72	99
Anseriformes	Anatidae	Pato fierro	<i>Nomonyx dominicus</i>	R	Ac	Pm	P	P	-	97	6	-
Accipitriformes	Accipitridae	Taguató	<i>Rupornismagnum</i>	R	NoAc	NP	P	P	P	13	3	8
Accipitriformes	Accipitridae	Águila negra	<i>Buteogallus urubitinga</i>	R	NoAc	NP	-	P	P	-	1	3

Accipitriformes	Accipitridae	Caracolero	<i>Rostrhamus sociabilis</i>	R	Ac	NP	P	P	P	165	167	293
Gruiformes	Ralidae	Ipacaá	<i>Aramides ypecaha</i>	R	Ac	Pb	P	P	P	200	168	184
Gruiformes	Ralidae	Gallineta	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	R	Ac	NP	P	P	P	21	7	8
Gruiformes	Ralidae	Gallineta overa	<i>Pardirallus maculatus</i>	R	Ac	NP	P	P	P	2	2	2
Gruiformes	Ralidae	Burrito común	<i>Laterallus melanophaius</i>	R	Ac	NP	P	P	P	34	12	12
Gruiformes	Ralidae	Pollona pintada	<i>Gallinula melanops</i>	R	Ac	NP	P	P	P	4	4	16
Gruiformes	Ralidae	Pollona negra	<i>Gallinula chloropus</i>	R	Ac	NP	P	P	P	287	434	726
Gruiformes	Ralidae	Gallareta chica	<i>Fulica leucoptera</i>	R	Ac	NP	P	P	P	1	3	19
Gruiformes	Ralidae	Gallareta escudete rojo	<i>Fulica rufifrons</i>	R	Ac	NP	-	-	P	-	-	2
Gruiformes	Ralidae	Pollona azul	<i>Porphyrio martinica</i>	R	Ac	NP	P	P		3	2	-
Gruiformes	Aramidae	Carau	<i>Aramus guarauna</i>	R	Ac	NP	P	P	P	541	730	814
Charadriiformes	Jacanidae	Jacana	<i>Jacana jacana</i>	R	Ac	NP	P	P	P	1823	1810	2114
Charadriiformes	Recurvirostridae	Tero real	<i>Himantopus melanurus</i>	R	Ac	NP	P	P	P	21	105	131

Charadriiformes	Charadriidae	Tero	<i>Vanellus chilensis</i>	R	NoAc	NP	P	P	P	361	526	864
Charadriiformes	Charadriidae	Chorlito de collar	<i>Charadrius collaris</i>	R	Ac	NP	-	P	P	-	5	2
Charadriiformes	Charadriidae	Pitotoy chico	<i>Tringa flavipes</i>	MN	Ac	NP	-	P	P	-	28	75
Charadriiformes	Charadriidae	Pitotoy solitario	<i>Tringa solitaria</i>	MN	Ac	NP	P	P	P	1	23	6
Charadriiformes	Charadriidae	Becacina	<i>Gallinago gallinago</i>	R	Ac	NP	P	P	P	54	29	46
Charadriiformes	Laridae	Gaviota capucho café	<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	R	Ac	NP	P	P	P	9	23	131
Charadriiformes	Laridae	Gaviota capucho gris	<i>Chroicocephalus cirrocephalus</i>	R	Ac	NP	P	P	P	50	55	165
Charadriiformes	Laridae	Gaviotín lagunero	<i>Sterna trudeaui</i>	R	Ac	NP	-	P	P	-	1	2
Charadriiformes	Laridae	Atí	<i>Phaetusa simplex</i>	R	Ac	NP	P	P	P	62	49	62
Charadriiformes	Laridae	Gaviotín chico común	<i>Sterna superciliaris</i>	R	Ac	NP	P	P	P	45	35	59
Charadriiformes	Laridae	Rallador	<i>Rynchops niger</i>	R	Ac	NP	-	-	P	-	-	9

APÉNDICE II: Forma de obtención del alimento, gremio trófico, abundancia total, presencia estacional (Otoño- Invernal / Primavera- Estival) y abundancia por estación de cada una de las especies de aves acuáticas registradas durante el estudio sobre el río Paraná Inferior.

Gremios tróficos: Insectívoro-caminador (InsCa), Carnívoro-caminador (CarCa), Carnívoro-volador (CarVol), Carnívoro-nadador (CarNa), Herbívoro-caminador (HerCa), Herbívoro-nadador (HerNa), Insectívoro-herbívoro-caminador (InHeCa), Carnívoro de percha (CarPe). **Gremio s/ Obtención:** Cam: especies que detectan y obtienen su alimento caminando, Nad: especies que detectan y obtienen su alimento nadando y/o buceando, Vuel: especies que detectan su alimento en el aire, Percha: especies que detectan su alimento desde una percha y luego proceden por él. **Presencia estacional:** período otoño-invernal (OI) y período primavera-estival (PE).

Orden	Familia	Nombre Vulgar	Especies	Gremio s/ Obtención	Gremio trófico	Abundancias por Gremio	Presencia estacional	Abundancia Otoño invernal	Abundancia Primavera estival
Podicipediformes	Podicipedidae	Macá grande	<i>Podiceps major</i>	Nad	CarNa	271	OI-PE	219	52
Podicipediformes	Podicipedidae	Macá pico grueso	<i>Podilymbus podiceps</i>	Nad	CarNa	138	OI-PE	104	34
Podicipediformes	Podicipedidae	Macá común	<i>Rollandia rolland</i>	Nad	CarNa	108	OI-PE	107	1
Suliformes	Anhingidae	Aninga	<i>Anhinga anhinga</i>	Nad	HebNa	1	PE	-	1
Suliformes	Phalacrocoracidae	Biguá	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Nad	CarNa	1178	OI-PE	888	290
Pelecaniformes	Ardeidae	Garza mora	<i>Ardea cocoi</i>	Cam	CarCa	347	OI-PE	172	175
Pelecaniformes	Ardeidae	Hocó colorado	<i>Tigrisoma lineatum</i>	Cam	CarCa	58	OI-PE	22	36

Pelecaniformes	Ardeidae	Mirasol común	<i>Ixobrychus involucris</i>	Cam	CarPe	5	OI-PE	4	1
Pelecaniformes	Ardeidae	Garza blanca	<i>Ardea alba</i>	Cam	CarCa	1039	OI-PE	451	588
Pelecaniformes	Ardeidae	Garcita blanca	<i>Egretta thula</i>	Cam	CarCa	433	OI-PE	34	399
Pelecaniformes	Ardeidae	Garcita bueyera	<i>Bubulcus ibis</i>	Cam	CarCa	9	PE	-	9
Pelecaniformes	Ardeidae	Chiflón	<i>Syrigma sibilatrix</i>	Cam	CarCa	84	OI-PE	59	25
Pelecaniformes	Ardeidae	Garcita azulada	<i>Butorides striatus</i>	Cam	CarPe	154	OI-PE	6	148
Pelecaniformes	Ardeidae	Garza bruja	<i>Nycticorax nycticorax</i>	Cam	CarCa	72	OI-PE	8	64
Pelecaniformes	Threskiornithidae	Cuervillo cara pelada	<i>Phimosus infuscatus</i>	Cam	InsCa	817	OI-PE	240	575
Pelecaniformes	Threskiornithidae	Cuervillo de cañada	<i>Plegadis chihi</i>	Cam	InsCa	2281	OI-PE	1011	1270
Pelecaniformes	Threskiornithidae	Bandurria mora	<i>Harpiprion caerulescens</i>	Cam	InsCa	3	PE	-	5
Pelecaniformes	Threskiornithidae	Espátula rosada	<i>Platalea ajaja</i>	Cam	InsCa	92	OI-PE	17	75
Ciconiiformes	Ciconiidae	Tuyuyú	<i>Mycteria americana</i>	Cam	CarCa	7	PE	-	7
Ciconiiformes	Ciconiidae	Cigüeña	<i>Ciconia maguari</i>	Cam	CarCa	228	OI-PE	78	150

Anseriformes	Anhimidae	Chajá	<i>Chauna torquata</i>	Cam	HerCa	555	OI-PE	327	228
Anseriformes	Anatidae	Pato real	<i>Cairina moschata</i>	Nad	HerNa	46	OI-PE	34	12
Anseriformes	Anatidae	Sirirí colorado	<i>Dendrocygna bicolor</i>	Nad	HerNa	66	OI	1	65
Anseriformes	Anatidae	Sirirí vientre negro	<i>Dendrocygna autumnalis</i>	Nad	HerNa	12	PE	-	12
Anseriformes	Anatidae	Sirirí pampa	<i>Dendrocygna viduata</i>	Nad	HerNa	405	OI	136	269
Anseriformes	Anatidae	Coscoroba	<i>Coscoroba coscoroba</i>	Nad	HerNa	33	OI-PE	12	21
Anseriformes	Anatidae	Cisne cuello negro	<i>Cygnus melanocoryphus</i>	Nad	HerNa	6	PE	-	6
Anseriformes	Anatidae	Pato barcino	<i>Anas flavirostris</i>	Nad	HebNa	205	OI-PE	170	35
Anseriformes	Anatidae	Pato cutirí	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	Nad	HebNa	1124	OI-PE	606	518
Anseriformes	Anatidae	Pato capuchino	<i>Anas versicolor</i>	Nad	HebNa	207	OI-PE	164	43
Anseriformes	Anatidae	Pato de collar	<i>Callonetta leucophrys</i>	Nad	HerNa	64	OI-PE	45	19
Anseriformes	Anatidae	Pato picazo	<i>Netta peposaca</i>	Nad	HerNa	223	OI-PE	111	112
Anseriformes	Anatidae	Pato fierro	<i>Nomonyx dominicus</i>	Nad	HerNa	103	OI-PE	95	8

Accipitriformes	Accipitridae	Taguató	<i>Rupornis magnirostris</i>	Percha	CarPe	24	OI-PE	15	9
Accipitriformes	Accipitridae	Águila negra	<i>Buteogallus urubitinga</i>	Percha	CarPe	4	OI	4	0
Accipitriformes	Accipitridae	Caracolero	<i>Rostrhamus sociabilis</i>	Percha	CarVol	625	OI-PE	305	320
Gruiformes	Ralidae	Ipacaá	<i>Aramides ypecaha</i>	Cam	CarCa	552	OI-PE	274	278
Gruiformes	Ralidae	Gallineta	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	Cam	HerCa	36	OI-PE	15	21
Gruiformes	Ralidae	Gallineta overa	<i>Pardirallus maculatus</i>	Cam	HerCa	6	OI-PE	2	4
Gruiformes	Ralidae	Burrito común	<i>Laterallus melanophaius</i>	Cam	HerCa	58	OI-PE	41	17
Gruiformes	Ralidae	Pollona pintada	<i>Gallinula melanops</i>	Nad	HerNa	24	OI-PE	20	4
Gruiformes	Ralidae	Pollona negra	<i>Gallinula chloropus</i>	Nad	HerNa	1447	OI-PE	1045	402
Gruiformes	Ralidae	Gallareta chica	<i>Fulica leucoptera</i>	Cam	HerNa	23	OI	20	3
Gruiformes	Ralidae	Gallareta escudete rojo	<i>Fulica rufifrons</i>	Nad	HerNa	2	PE	-	2
Gruiformes	Ralidae	Pollona azul	<i>Porphyrio martinica</i>	Cam	HerCa	5	PE	-	5
Gruiformes	Aramidae	Carau	<i>Aramus guarauna</i>	Cam	CarCa	2085	OI-PE	934	1151

Charadriiformes	Jacanidae	Jacana	<i>Jacana jacana</i>	Cam	InHeCam	5747	OI-PE	2729	3018
Charadriiformes	Recurvirostridae	Tero real	<i>Himantopus melanurus</i>	Cam	InsCa	257	OI-PE	144	113
Charadriiformes	Charadriidae	Tero	<i>Vanellus chilensis</i>	Cam	InsCa	1751	OI-PE	1038	713
Charadriiformes	Charadriidae	Chorlito de collar	<i>Charadrius collaris</i>	Cam	InsCa	7	PE	-	7
Charadriiformes	Charadriidae	Pitotoy chico	<i>Tringa flavipes</i>	Cam	InsCa	103	OI-PE	39	64
Charadriiformes	Charadriidae	Pitotoy solitario	<i>Tringa solitaria</i>	Cam	InsCa	30	OI-PE	27	3
Charadriiformes	Charadriidae	Becacina	<i>Gallinago gallinago</i>	Cam	InHeCam	129	OI-PE	78	51
Charadriiformes	Laridae	Gaviota capucho café	<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	vuel	CarVol	163	OI	163	-
Charadriiformes	Laridae	Gaviota capucho gris	<i>Chroicocephalus cirrocephalus</i>	vuel	CarVol	270	OI-PE	225	45
Charadriiformes	Laridae	Gaviotín lagunero	<i>Sterna trudeaui</i>	vuel	CarVol	3	OI-PE	2	1
Charadriiformes	Laridae	Atí	<i>Phaetusa simplex</i>	vuel	CarVol	173	OI-PE	91	82
Charadriiformes	Laridae	Gaviotín chico común	<i>Sterna superciliaris</i>	vuel	CarVol	139	OI-PE	71	68
Charadriiformes	Laridae	Rallador	<i>Rynchops niger</i>	vuel	CarVol	9	OI-PE	4	5

