

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL
Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en Ciencias Biológicas

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

Tesista: Lic. Rodrigo E. Lorenzón

Director: Dr. Adolfo H. Beltzer

Co-director: Dra. Paola M. Peltzer

Lugar de realización: Laboratorio de Ornitología - Instituto Nacional de Limnología

2014

AGRADECIMIENTOS

- A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas y a la Universidad Nacional del Litoral por brindar el marco académico para llevar adelante mi formación de posgrado.
- Al Instituto Nacional de Limnología (INALI) por permitirme llevar adelante este proyecto doctoral en el marco de la institución.
- Al Dr. Adolfo Beltzer por haber aceptado dirigirme, por abrirme las puertas del laboratorio de Ornitología del INALI y por estar siempre e incondicionalmente presente a lo largo de todo el proceso de formación doctoral.
- A la Dra. Paola Peltzer por haber aceptado co-dirigirme, por su gran predisposición, por exigir, por marcar los tiempos necesarios, por sus oportunas sugerencias y por todo el apoyo brindado a lo largo del doctorado.
- A mis compañeros de laboratorio por el apoyo, por la discusión de ideas, por la buena energía y por alegrar cada jornada de trabajo.
- Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por las becas otorgadas.
- A la Dr. Ana Laura Ronchi-Virgolini por incluirme y permitirme el ingreso a la investigación sobre la ecología de aves del Paraná, por estar siempre presente, y por sus aportes de ideas y críticas durante la investigación doctoral.
- Al Dr. Martín A. Quiroga por incluirme inicialmente en el grupo de ornitología del Inali, por su gran predisposición y por sus aportes de ideas y lecturas.
- Al Dr. Pablo Collins por brindarme su conocimiento de terreno para llevar adelante el trabajo de campo en el Paraná Medio.
- A Aldo Paira por brindarme su tiempo y conocimientos sobre los aspectos geomorfológicos del río Paraná.
- A Ariel Stessens, Alfonso Vázquez, Rogelio Schultz, Omar Bejarano, Carlitos Bejarano y Rubén Cattaneo por permitir el traslado en lancha durante los muestreos y por compartir sus valiosos conocimientos del río Paraná.
- A Leonardo Scarpa, Javier Castañeda, Cristian Walker y Juan Bullo por compartir y hacer posibles y mas gratas algunas de las campañas a lo largo del Paraná.
- A Carolina Antoniazzi por su apoyo en la logística de las campañas, por el debate de ideas, por sus lecturas, por su apoyo y aliento constantes y por su inmensa paciencia a lo largo de todo el proceso doctoral.
- A mis padres y hermanos por estar siempre e incondicionalmente.

- Al Dr. Luis Marone, Dr. Joaquín Navarro y Dr. Diego Montalti por la revisión del manuscrito, por sus críticas constructivas y por su gran contribución a la mejora de esta tesis y a mi formación doctoral.

ÍNDICE

Índice de Figuras.....	4
Índice de Tablas.....	9
Abreviaturas y símbolos.....	12
Resumen.....	13
Abstract.....	15
1. INTRODUCCIÓN.....	17
1.1. Sistemas río-planicie de inundación: biodiversidad y ecología.....	17
1.1.1. <i>Sistemas río-planicie de inundación como humedales fluviales.....</i>	17
1.1.2. <i>Sistemas río-planicie de inundación: ecosistemas modelo para estudios ecológicos.....</i>	18
1.1.3. <i>Sistemas río-planicie de inundación como corredores ribereños multidimensionales.....</i>	18
1.2. Especies, gremios y ensambles de aves en paisajes ribereños: patrones y procesos.....	23
1.2.1. <i>Patrones espaciales.....</i>	25
1.2.2. <i>Patrones temporales.....</i>	30
1.3. Ecología de aves a lo largo del corredor fluvial del río Paraná Medio: patrones y procesos.....	32
1.3.1. <i>Patrones espaciales.....</i>	33
1.3.2. <i>Patrones temporales.....</i>	35
1.3.3. <i>Antecedentes.....</i>	35
1.4. Objetivos.....	37
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	41
2.1. Área de estudio.....	41
2.2. Diseño y método de muestreo.....	44
2.2.1. <i>Técnica de muestreo.....</i>	44
2.2.2. <i>Localización de los sitios de muestreo.....</i>	45
2.2.3. <i>Ambientes de muestreo.....</i>	46
2.3. Descripción del paisaje.....	47
2.3.1. <i>Descripción in situ.....</i>	47
2.3.2. <i>Descripción remota.....</i>	50
2.4. Descripción del pulso hidrológico.....	52
2.5. Análisis de datos.....	53
2.5.1. <i>Análisis de los ensambles de aves.....</i>	53
2.5.2. <i>Análisis de las variables ambientales.....</i>	60
2.5.3. <i>Análisis de la relación entre los ensambles de aves y las variables ambientales.....</i>	61

3. RESULTADOS.....	67
3.1. Resultados generales.....	67
3.2. Patrones espacio-temporales de la estructura y composición de los ensambles.....	69
3.2.1. <i>Localidad A.....</i>	69
3.2.2. <i>Localidad B.....</i>	70
3.2.3. <i>Localidad C.....</i>	71
3.2.4. <i>Localidad D.....</i>	73
3.2.5. <i>Variación espacial de la composición y estructura entre localidades.....</i>	74
3.2.6. <i>Variación temporal de la composición y estructura entre localidades.....</i>	91
3.3. Factores explicativos de la variación espacio-temporal de los ensambles de aves.....	101
3.3.1. <i>Caracterización del gradiente climático.....</i>	101
3.3.2. <i>Caracterización del régimen hidrológico.....</i>	102
3.3.3. <i>Caracterización de la composición y estructura del paisaje.....</i>	104
3.3.4. <i>Relación entre el régimen hidrológico y la composición del paisaje.....</i>	111
3.4. Relación entre los ensambles de aves y la variabilidad ambiental del sistema	113
3.4.1. <i>Influencia del gradiente climático.....</i>	113
3.4.2. <i>Influencia del nivel hidrométrico.....</i>	114
3.4.3. <i>Influencia de la estructura y composición del paisaje descrita in situ.....</i>	119
3.4.4. <i>Modelos explicativos de la variación espacio-temporal de los ensambles a escala del sistema fluvial y de las localidades individuales.....</i>	123
3.4.5. <i>Modelo explicativo de la variación espacio-temporal de la composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial.....</i>	128
3.4.6. <i>Asociaciones especie-específicas con la variación espacio-temporal del sistema fluvial.....</i>	129
3.4.7. <i>Análisis multi-escala de los efectos de la composición del paisaje descrito de manera remota.....</i>	131
4. DISCUSIÓN.....	132
4.1. Resumen general de los resultados.....	132
4.2. Contextualización regional de la diversidad de aves registrada.....	133
4.3. Consideraciones sobre el esfuerzo de muestreo.....	133
4.4. Variación espacial de la estructura y composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial.....	134
4.4.1. <i>Variación de la estructura de los ensambles a lo largo del sistema fluvial....</i>	134
4.4.2. <i>Variación de la composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial.</i>	140
4.4.3. <i>Influencia de la composición del paisaje sobre la estructura y composición de los ensambles.....</i>	142
4.4.4. <i>Análisis multi-escala de los efectos de la composición del paisaje.....</i>	145
4.5. Variación temporal de la estructura y composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial.....	146
4.6. Variación espacio-temporal de la estructura y composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial.....	152
4.7. Respuestas especie- específicas a la variación espacio-temporal del sistema	

fluvial.....	153
4.8. Interpretación de los resultados en el marco de la relación aves-cambios ambientales-actividades antrópicas.....	155
5. CONCLUSIONES.....	159
6. BIBLIOGRAFÍA.....	162
7. APÉNDICE.....	188

ÍNDICE DE FIGURAS**Introducción**

Figura 1. Ubicación del tramo medio del río Paraná en la Cuenca del Plata y Sudamérica..... 33

Materiales y métodos

Figura 2. Temperatura media mensual (líneas) y precipitaciones acumuladas por mes (barras) promediadas para el período 2000-2013 en dos localidades ubicadas en diferentes latitudes a lo largo del río Paraná Medio, Argentina. Datos climáticos obtenidos por el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)..... 43

Figura 3. Ubicación de las cuatro localidades de muestreo (A: Villa Ocampo, B: Alejandra, C: Helvecia y D: Diamante) y de los 15 puntos de conteo en cada una a lo largo del tramo medio del río Paraná. Se muestran además las ecorregiones circundantes (*sensu* Olson y col., 2001) con las que limita este tramo a lo largo de su recorrido..... 45

Figura 4. Fotografías de los ambientes en los que se realizaron los muestreos de aves en las que se observan las diferentes unidades ambientales que componen los sitios de muestreo..... 49

Figura 5. Ejemplo de la descripción de la composición del paisaje en cinco extensiones diferentes en base a la imagen satelital previamente clasificada. Cada color indica una cobertura de suelo diferente..... 52

Resultados

Figura 6. Algunas especies de migrantes neárticas registradas a lo largo del sistemaluvial del Paraná Medio: (A) *Tringa flavipes*, (B) *Tringa solitaria*, (C) *Calidris melanotos*, (D) *Calidris fuscicollis*, (E) *Limosa haemastica* y (F) *Pluvialis dominica*..... 67

Figura 7. Número observado y estimado de especies en función del número acumulado de muestras (15 puntos de conteo) y submuestras (16 repeticiones temporales de los muestreos en cada punto). El número de especies para cada número acumulado de muestras corresponde al valor medio entre 100 corridas aleatorias..... 68

Figura 8. Especies de aves con la mayor cantidad de individuos registrados a lo largo del río Paraná Medio: (A) *Jacana jacana*, (B) *Plegadis chihi*, (C) *Vanellus chilensis*, (D) *Amazonetta brasiliensis* y (E) *Phalacrocorax brasilianus*..... 69

Figura 9. Número observado y estimado de especies en función del número acumulado de muestras (15 puntos de conteo) y submuestras (16 repeticiones temporales de los muestreos en cada punto) en la localidad A. Los valores para cada número acumulado de muestras corresponden al valor medio entre 100 corridas aleatorias..... 70

Figura 10. Número observado y estimado de especies en función del número acumulado de muestras (15 puntos de conteo) y submuestras (16 repeticiones temporales de los muestreos en cada punto) en la localidad B. Los valores para cada número acumulado de muestras corresponden al valor medio entre 100 corridas aleatorias..... 71

Figura 11. Número observado y estimado de especies en función del número acumulado de muestras (15 puntos de conteo) y submuestras (16 repeticiones temporales de los muestreos en cada punto) en la localidad C. Los valores para cada número acumulado de muestras

corresponden al valor medio entre 100 corridas aleatorias.....	72
Figura 12. Número observado y estimado de especies en función del número acumulado de muestras (15 puntos de conteo) y submuestras (16 repeticiones temporales de los muestreos en cada punto) en la localidad D. Los valores para cada número acumulado de muestras corresponden al valor medio entre 100 corridas aleatorias.....	73
Figura 13. Curvas de rarefacción basada en muestras (A) y en individuos (B), número de especies observadas (barras negras) y estimadas mediante rarefacción (barras grises, C) y número total de especies observado \pm intervalos de confianza del 95 % (D) para cada una de las localidades.....	75
Figura 14. Abundancia total (A), índice de diversidad de Shannon (B), índice de diversidad de Simpson (C) e índice de equitatividad (D) para cada una de las localidades estudiadas. Los índices de diversidad y equitatividad fueron calculados en función de los datos combinados entre todos los muestreos por localidad.....	77
Figura 15. Curvas de rango-abundancia de los ensambles de aves para cada una de las localidades estudiadas. Se indican las especies con mayor abundancia relativa en cada una de las cuatro localidades.....	78
Figura 16. Valores medios \pm EE entre los 16 muestreos de la riqueza de especies (A), la riqueza obtenida mediante rarefacción (B), el número de individuos (C), la diversidad de Shannon (D), la diversidad de Simpson (E) y la equitatividad de Buzas y Gibson (F) calculados a escala de localidad (i.e., 15 puntos combinados) en función de las cuatro localidades ubicadas a lo largo del sistema del río Paraná Medio.....	80
Figura 17. Análisis de agrupamiento en base a los índices de similitud de Bray-Curtis (A), Sorensen (B) y Simpson (C) de la composición de los ensambles de aves entre las cuatro localidades ubicadas a lo largo del río Paraná Medio.....	81
Figura 18. Valores por muestra (combinación de las 16 repeticiones temporales de los muestreos en cada punto de conteo) del número de especies (A), del número de especies calculadas para la muestra mínima de 65 individuos mediante rarefacción (B), de la abundancia (C), de los índices de diversidad Shannon (D) y Simpson (E) y del índice de equitatividad de Buzas y Gibson para cada uno de las localidades estudiadas.....	84
Figura 19. Análisis de ordenamiento multidimensional no-métrico (NMS) de la abundancia relativa de las especies en 60 puntos de conteo, cada uno muestreado durante 16 visitas a lo largo de dos años (2011-2012), en base al índice de disimilitud de Bray-Curtis. Símbolos: círculos negros= localidad A, triángulos negros: localidad B, círculos vacíos: localidad C y triángulos vacíos: localidad D.....	85
Figura 20. Variación de la diversidad beta (i.e., distancias de las muestras a los centroides medida mediante el índice de Bray-Curtis) entre localidades.....	86
Figura 21. Análisis de ordenamiento multidimensional no-métrico (NMS) de la presencia-ausencia de las especies en 60 puntos de conteo, cada uno muestreado durante 16 visitas a lo largo de dos años (2011-2012), en base a diferentes índices de disimilitud (Simpson e índice de disimilitud debida al anidamiento). Símbolos: círculos negros= localidad A, triángulos negros: localidad B, círculos vacíos: localidad C y triángulos vacíos: localidad D.....	87
Figura 22. Especies registradas solamente en las localidades A y B, porción del sistema	

- fluvial en la que converge la ecorregión del Chaco Húmedo. (A) *Buteogallus urubitinga*, (B) *Columbina talpacoti*, (C) *Crotophaga ani* y (D) *Coragyps atratus*..... 88
- Figura 23. Variación de los valores medios \pm EE por punto de la riqueza de especies (A), el número de individuos (B), los índices de diversidad de Shannon (C) y Simpson (D) y la equitatividad de Buzas y Gibson (E) en función de los ocho muestreos a lo largo del primer (2011, símbolos negros y líneas continuas) y el segundo (2012, símbolos grises y líneas discontinuas) año de estudio. Los valores corresponden a medias \pm error estándar entre las cuatro localidades estudiadas..... 94
- Figura 24. Variación de los valores medios \pm EE por punto de la riqueza de especies en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) en función de los ocho muestreos a lo largo del primer (2011, símbolos negros y líneas continuas) y el segundo (2012, símbolos grises y líneas discontinuas) año de estudio..... 95
- Figura 25. Variación de los valores medios \pm EE por punto del número de individuos en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) en función de los ocho muestreos a lo largo del primer (2011, símbolos negros y líneas continuas) y el segundo (2012, símbolos grises y líneas discontinuas) año de estudio..... 96
- Figura 26. Variación de los valores medios \pm EE por punto del índice de diversidad de Shannon en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) en función de los ocho muestreos a lo largo del primer (2011, símbolos negros y líneas continuas) y el segundo (2012, símbolos grises y líneas discontinuas) año de estudio..... 97
- Figura 27. Variación de los valores medios \pm EE por punto del índice de diversidad de Simpson en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) en función de los ocho muestreos a lo largo del primer (2011, símbolos negros y líneas continuas) y el segundo (2012, símbolos grises y líneas discontinuas) año de estudio..... 98
- Figura 28. Variación de los valores medios \pm EE por punto del índice de equitatividad en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) en función de los ocho muestreos a lo largo del primer (2011, símbolos negros y líneas continuas) y el segundo (2012, símbolos grises y líneas discontinuas) año de estudio..... 99
- Figura 29. Cambios a escala de puntos de conteo de la riqueza de especies (A), el número de individuos (B), los índices de diversidad de Shannon (C) y Simpson (D) y de la Equitatividad de Buzas y Gibson (E) entre los dos años muestreo para cada una de las cuatro localidades estudiadas. Los valores corresponden a medias \pm EE entre los ocho muestreos por año y por localidad..... 100
- Figura 30. Variación de la temperatura ambiental media \pm EE por punto de conteo entre las cuatro localidades (A) y entre las cuatro estaciones climáticas del año (B). La temperatura ambiental fue registrada en cada punto de conteo mediante un termómetro digital..... 101
- Figura 31. Media \pm EE por punto del coeficiente de variación de la temperatura entre los 16 muestreos en función de cada localidad..... 102
- Figura 32. Nivel hidrométrico (metros) en cada uno de los 16 muestreos (círculos negros) realizados en las cuatro localidades (A, B, C y D) a lo largo del río Paraná Medio durante dos años (2011-2013). Se muestra además la media \pm EE y el rango de los niveles hidrométricos correspondientes a los 16 muestreos..... 103

Figura 33. Número medio \pm EE de pulsos de inundación por punto en función de las cuatro localidades ubicadas a lo largo del sistema fluvial del río Paraná Medio. El número de pulsos de inundación corresponde a la serie hídrica 2000-2013.....	104
Figura 34. Número medio de unidades de vegetación y ambiente por punto en cada una de las cuatro localidades.....	105
Figura 35. Análisis de ordenamiento multidimensional no-métrico (NMS, distancia de Bray-Curtis) de la superficie relativa de cada UVA en los 60 puntos de conteo (la superficie de cada UVA fue promediada entre los 16 muestreos para cada punto). Símbolos: círculos negros= localidad A, triángulos negros: localidad B, círculos vacíos: localidad C y triángulos vacíos: localidad D.....	106
Figura 36. Superficie relativa media por punto de las unidades de vegetación ambiente en cada una de las cuatro localidades.....	107
Figura 37. Proporción de superficie media entre sitios de las diferentes coberturas de suelo en cada una de las extensiones de paisaje estudiadas.....	108
Figura 38. Análisis de ordenamiento multidimensional no-métrico (NMS, distancia de Bray-Curtis) en base a la composición del paisaje descrita mediante análisis digital de imágenes satelitales en radios de 200 (A), 400 (B), 600 (C), 800 (D) y 1000 (E) metros alrededor de cada punto de conteo. Símbolos: círculos negros= localidad A, triángulos negros: localidad B, círculos vacíos: localidad C y triángulos vacíos: localidad D.....	109
Figura 39. Superficie relativa media entre puntos de conteo de las unidades ambientales descritas mediante análisis digital de imágenes satelitales en radios de 200 (A), 400 (B), 600 (C), 800 (D) y 1000 (E) metros en cada una de las cuatro localidades.....	110
Figura 40. Reducción de la proporción relativa de pastizal degradado en función del incremento de la cobertura de agua libre durante fases de niveles hidrométricos más altos en tres sitios (A, B y C) de la planicie de inundación del río Paraná Medio.....	111
Figura 41. Reducción de la proporción relativa de playas en función del incremento de la cobertura de agua libre durante fases de niveles hidrométricos más altos en tres sitios (A, B y C) de la planicie de inundación del río Paraná Medio.....	112
Figura 42. Número de individuos (i.e., combinación de las 16 repeticiones temporales por punto) en función de la temperatura media por punto (i.e., media entre las 16 repeticiones temporales por punto).....	113
Figura 43. Media \pm EE del número de especies por punto en cada uno de los ocho muestreos por año en función del nivel hidrométrico del río en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) ubicadas a lo largo del tramo medio del río Paraná.....	116
Figura 44. Media \pm EE del índice de diversidad de Shannon por punto en cada uno de los ocho muestreos por año en función del nivel hidrométrico del río en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) ubicadas a lo largo del tramo medio del río Paraná.....	117
Figura 45. Media \pm EE del índice de diversidad de Simpson por punto en cada uno de los ocho muestreos por año en función del nivel hidrométrico del río en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) ubicadas a lo largo del tramo medio del río Paraná.....	118
Figura 46. Diagrama de dispersión (A) y valores medios \pm EE (B) del número de especies	

por punto en función del número de unidades de vegetación y ambiente, y diagramas de caja de la riqueza de especies en función de la presencia-ausencia de cobertura arbórea (C) y de playas (D) por punto de conteo..... 120

Figura 47. Diagrama del análisis de correspondencia canónica parcial de la composición de especies (datos agrupados entre los 16 muestreos) en función de las unidades de vegetación y ambiente (UVAs, datos promediados entre los 16 muestreos) descritas *in situ*. La estructura espacial de los ensambles de aves fue controlada mediante la inclusión de una tercera matriz asignando cada una de las cuatro localidades a las muestras. Las abreviaciones corresponden a las primeras dos letras del género y del epíteto específico de cada especie. Las especies fuera del cuadro corresponden a especies ubicadas de manera aproximada excluidas del escalamiento de los ejes para mejorar la visualización del gráfico..... 122

Figura 48 Valores medios \pm EE por punto de conteo de la riqueza de especies (A), la abundancia (B), el índice de diversidad de Shannon (C) y el índice de diversidad de Simpson (E) en función de las localidades ubicadas a lo largo del sistema fluvial del río Paraná Medio..... 125

Figura 49. Valores medios \pm EE de los residuos de la riqueza de especies (A), la abundancia (B), el índice de diversidad de Shannon (C) y el índice de diversidad de Simpson (E) en función de las localidades ubicadas a lo largo del sistema fluvial del río Paraná Medio. Los residuos corresponden a los modelos explicativos (ver tabla) aunque excluyendo el efecto del pool regional de especies..... 125

Figura 50. Porcentaje explicativo (i.e., R^2_{adj}) de las variables ambientales, espaciales y temporales sobre la composición de los ensambles de aves a escala de puntos de conteo. No se muestran los porcentajes explicativos iguales a cero..... 128

Figura 51. Coeficientes de correlación parcial de Mantel entre la composición de los ensambles de aves descritos mediante abundancias relativas (A) y presencia-ausencias (B) en puntos de conteo con radios de 200 m y la composición del paisaje descrita en diferentes radios centrados en cada punto. Círculos negros indican asociaciones significativas ($P < 0,05$). 131

ÍNDICE DE TABLAS***Materiales y métodos***

Tabla 1. Correspondencias entre las unidades de vegetación y ambiente (UVAs) descritas <i>in situ</i> y las unidades de paisaje descritas de manera remota.....	51
Tabla 2. 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 (<i>sensu</i> Jost, 2006).....	56
Tabla 3. Índices de disimilitud utilizados para cuantificar diferentes aspectos de la diversidad beta de los ensambles de aves.....	58

Resultados

Tabla 4. Parámetros que caracterizan la estructura de los ensambles de aves no-paseriformes a escala de localidad (i.e., 15 puntos de conteo combinados) en humedales fluviales de cuatro localidades ubicadas a lo largo del río Paraná Medio.....	74
Tabla 5. Comparaciones mediante la técnica de remuestreo Bootstrap de la abundancia total, la diversidad (índices de Shannon y de Simpson) y la equitatividad de Buzas y Gibson entre cada par de localidades.....	77
Tabla 6. Número de especies compartidas y no-compartidas entre las localidades estudiadas..	81
Tabla 7. Variación de los índices que describen la estructura de los ensambles en función de las localidades. Se presentan las medias \pm error estándar (Media \pm ES) en función de los valores observados por localidad así como los resultados de los análisis estadísticos (LM y GLM). Finalmente, se muestran los resultados del post-test de Tukey en el caso de las variables que mostraron diferencias significativas.....	83
Tabla 8. Órdenes, familias y especies registradas en sólo una de las localidades (Loc) junto con el número de submuestras (N= 240= 15 puntos x 16 muestreos) y de sitios (i.e., 15 puntos de conteo por localidad) en el que estos taxones ocurrieron. Se muestra el número de especies registradas de cada orden y familia entre paréntesis.....	89
Tabla 9. Órdenes, familias y especies registradas solamente en las localidades rodeadas por la ecorregión del Chaco Húmedo (Ch) y del Espinal (Esp) junto con el número de muestras (N= 480= 30 puntos x 16 muestreos) y de sitios (i.e., 30 puntos de conteo: 2 localidades rodeadas por cada ecorregión) en el que estos taxones ocurren. Se muestra el número de especies registradas de cada orden y familia entre paréntesis.....	90
Tabla 10. Especies seleccionadas como indicadoras de cada una de las localidades y de las localidades rodeadas por una misma ecorregión de tierras altas (A + B= Chaco húmedo, C + D= Espinal). Se muestra la proporción de registros que ocurren en la/s localidad/es de la que la especie es indicadora (A; si A es igual a 1, la especie sólo ocurre en esa/s localidad/es) y la proporción de puntos de conteo de esa/s localidad/es que incluyen la especie (B).....	91
Tabla 11. Comparación estadística a escala de puntos de conteo (i.e., medias \pm EE de los valores por punto) de la riqueza, abundancia, índices de diversidad de Shannon, Simpson y equitatividad de Buzas y Gibson entre los ocho muestreos realizados en cada año (Muestreo), entre los dos años muestreados (2011-12, Año) y entre las cuatro localidades	

incluidas como covariables (Loc). Se muestran los valores del estadístico (X^2), grados de libertad (G.L.) y valor de probabilidad (P) resultante de modelos lineales generalizados (riqueza y abundancia) y generales (índices de Shannon, Simpson y Equitatividad) mixtos (se incluyó el punto de conteo como un factor aleatorio). Las variables separadas por “:” indican los valores correspondientes a las interacciones entre factores. Los valores resaltados en negrita indican variaciones significativas..... 93

Tabla 12. Análisis parcial de Mantel entre la composición de aves (matriz de incidencias y abundancias) descrita en radios de 100 metros y la composición del paisaje descrita *in situ* en radios de 200 metros alrededor de cada punto de conteo. El análisis es repetido para cada estación, a partir del promedio entre dos muestreos, durante dos años. Adicionalmente, el análisis fue realizado mediante las matrices de composición de aves y del paisaje promediadas entre los 16 muestreos realizados a lo largo de dos años..... 121

Tabla 13. Análisis de correspondencia canónica parcial de la composición de especies (datos agrupados entre los 16 muestreos) en función de las unidades de vegetación y ambiente (UVAs, datos promediados entre los 16 muestreos) descritas *in situ*. La estructura espacial de los ensambles de aves fue controlada mediante la inclusión de una tercera matriz asignando cada una de las cuatro localidades a las muestras..... 122

Tabla 14. Modelos de regresión múltiple para explicar los cambios espacio-temporales a escala de puntos de conteo de cada una de las variables que caracterizan los atributos biológicos de los ensambles a lo largo del sistema fluvial. Para cada variable seleccionada en el modelo final se informan los coeficientes estimados estandarizados para permitir la comparación de los tamaños de efectos entre variables. Para el modelo global (i.e., modelo con todas las variables) se informan el estadístico, el valor de significancia P y el coeficiente de terminación. Las variables presentan guiones “-” cuando no fueron seleccionadas en el modelo y espacios vacíos cuando no fueron consideradas en los modelos globales. Los asteriscos “*” indican efectos marginalmente significativos (i.e., $0,05 < P < 0,1$)..... 124

Tabla 15. Modelos explicativos de los cambios espacio-temporales de la riqueza de especies, la abundancia y los índices de diversidad de Shannon y Simpson en cada una de las localidades (A, B, C y D) ubicadas a lo largo del sistema del Paraná Medio. Para cada variable seleccionada en el modelo final se informan los coeficientes estimados estandarizados. En el caso de las variables cualitativa “Año”, el parámetro informado corresponde al valor relativo del segundo año de muestreo con respecto al primero. Los asteriscos (*) indican valores P marginalmente significativos ($0,05 < P < 0,1$). Todos los modelos globales fueron significativos con valores $P < 0,001$; para cada uno se muestra el coeficiente de determinación (R^2) excluyendo el efecto del factor “año” y del factor aleatorio “punto”. La covariable abundancia sólo fue incluida para controlar su efecto en la variación de la riqueza de especies. Las variables presentan guiones “-” cuando no fueron seleccionadas en el modelo y espacios vacíos cuando no fueron consideradas en los modelos globales..... 127

Tabla 16. Análisis de redundancia parcial de cada uno de los componentes del análisis de partición de la varianza para los ensambles de aves a escala de puntos de conteo. Los símbolos de los componentes corresponden a la figura 33..... 128

Tabla 17. Significancia de las variables explicativas de los cambios de la composición de los ensambles a escala de puntos de conteo obtenidas mediante análisis de redundancia..... 128

- Tabla 18. Relación entre la presencia-ausencia de las especies y las variables ambientales analizadas mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) utilizando una distribución de probabilidad binomial. Los signos “+” y “-” indican si la relación es positiva o negativa, respectivamente. Se muestran valores de probabilidad significativos (i.e., $< 0,05$) y marginalmente significativos (i.e., $0,05 < P < 0,1$). La unidad ambiental “arbustal” fue excluida de la tabla porque no resultó significativa en ningún caso. La estructura espacial fue tomada en cuenta en los modelos mediante la inclusión del factor “Localidad”..... 130
- Tabla 19. Coeficiente de correlación parcial de Mantel (r) entre los ensambles de aves, descritos mediante abundancias relativas y presencias-ausencias, y la composición del paisaje descrita mediante el análisis de imágenes satelitales en diferentes extensiones espaciales alrededor de cada punto de conteo..... 131

Abreviaturas y Símbolos

μm – micrómetro

CV – coeficiente de variación

EE – error estándar

F – estadístico de Fisher

G.L. – grados de libertad

GLM – modelo lineal generalizado

GLMM – modelo lineal generalizado mixto

Ha - hectáreas

km – kilómetros

LM – modelo lineal general

LMM – modelo lineal general mixto

m – metros

mm – milímetros

NMS – análisis multidimensional no-métrico

$^{\circ}\text{C}$ – grados Celsius

PERMANOVA: análisis multivariado de la varianza basado en permutaciones

R^2 = coeficiente de determinación

R^2_{adj} = coeficiente de determinación ajustado

UVA = unidad de vegetación y ambiente

VIF = factor de inflación de la varianza

X^2 – estadístico Chi-cuadrado

Resumen. Las planicies de inundación son ecosistemas particularmente complejos debido a que poseen una gran variabilidad ambiental tanto a escala espacial como temporal determinada en primer término por el régimen de variación hidrológica de los ríos a los que se encuentran asociadas. Espacialmente, las planicies de inundación se presentan como un paisaje en mosaicos con una gran variabilidad geomorfológica relacionada con distintas coberturas de suelo, especialmente de vegetación. Estas características del paisaje no son estables en el tiempo debido a la elevada tasa de cambio de sus componentes relacionada con el régimen hidrosedimentológico del río. El río Paraná Medio presenta una extensa planicie de inundación que se desarrolla en dirección norte-sur siguiendo un gradiente latitudinal y climático. En este estudio se evaluaron las respuestas de las aves no-paseriformes a la variación latitudinal de este corredor fluvial (i.e., cambios regionales) así como a la variación de la composición del paisaje y a los cambios hidrológicos del río. Para esto se realizaron muestreos en humedales de la planicie de inundación del río Paraná Medio seleccionando 60 puntos de conteo. Estos puntos fueron ubicados en cuatro localidades (15 puntos en cada una) distribuidas a lo largo de este corredor fluvial de modo de obtener una representación de los cambios locales de los ensambles (i.e., cambios espacio-temporales dentro de cada localidad) así como de los cambios latitudinales (i.e., cambios entre localidades). Adicionalmente, los muestreos fueron repetidos 16 veces cada 45 días y durante dos años (2011-2013) de modo de cuantificar los cambios temporales de los ensambles. La composición del paisaje, definida como la proporción de diferentes unidades de vegetación y ambiente (UVAs) fue descripta a campo, dentro del radio de observación de los puntos de conteo, y a través de imágenes satelitales, considerando diferentes extensiones alrededor de cada punto de conteo. Para evaluar si los ensambles variaron temporalmente de la misma manera a lo largo de todo el corredor fluvial, se analizó si los cambios temporales de los mismos fueron diferentes entre localidades. La composición y estructura de los ensambles variaron a lo largo del corredor fluvial aunque no presentaron un patrón latitudinal. El incremento del grano de la escala mediante la combinación de los 15 puntos de conteo por localidad sugirió que aunque los ensambles locales no muestran un gradiente latitudinal, esto podría ocurrir con la riqueza regional de especies a lo largo del sistema, tal como ha sido informado en un estudio previo. Los resultados indicaron que la riqueza y composición de los ensambles locales a lo largo del río Paraná Medio serían el resultado de la influencia conjunta del pool regional de especies y de las condiciones ambientales locales representadas principalmente por la heterogeneidad y composición de las unidades ambientales. Las ecorregiones circundantes al corredor fluvial no resultaron predictores significativos de la variación de la composición dentro del corredor fluvial. Esto se relacionó con las grandes diferencias que se encontraron entre las localidades ubicadas en la porción del sistema fluvial en la que converge la ecorregión del Espinal. La estructura y composición de los ensambles varió en función de la heterogeneidad ambiental de la planicie de inundación indicando que ésta representa un factor fundamental para el mantenimiento de la biodiversidad de los sistemas fluviales. Los ensambles presentaron una mayor diversidad en aquellos sitios con mayor cantidad de unidades ambientales. El análisis especie-específico mostró que esto podría relacionarse a que diferentes especies se asocian con diferentes unidades ambientales y a que existen especies asociadas a sitios ambientalmente más heterogéneos. La proporción de las diferentes unidades de vegetación y ambiente (UVAs) dentro del radio de conteo explicó una proporción significativa de la variación de la composición de los ensambles. Al considerar la composición del paisaje descripta de manera remota mediante imágenes satelitales se encontró igualmente que la composición del paisaje en extensiones locales sería

importante para dar cuenta de los cambios en la abundancia relativa de las especies que conforman los ensambles. No obstante, en este caso la presencia-ausencia de las especies se presentó mayormente asociada a la composición del paisaje en extensiones más amplias que las correspondientes a los sitios de muestreo (al menos 50,3 ha.). A escala temporal, la riqueza, abundancia y diversidad de los ensambles decreció del primer al segundo año en las cuatro localidades sugiriendo que los cambios interanuales pueden estar relacionados con factores regionales. Los patrones de variación temporal intra-anual de la estructura de los ensambles, por el contrario, difirieron entre las localidades, lo que sugirió que estos cambios se deben a las características locales del ambiente y/o a la influencia de procesos estocásticos. Además, los cambios intra-anales por localidad difirieron entre los dos años, indicando que los ensambles no muestran una estacionalidad intra-anual definida. Por el contrario, los patrones temporales a escala regional de la riqueza, abundancia y diversidad, considerando los valores medios entre los 60 puntos de conteo, fueron muy similares entre los dos años considerados, sugiriendo que sería posible identificar patrones de variación intra-anual definidos si se considera al sistema fluvial en conjunto. La riqueza y diversidad de los ensambles se redujo con el incremento del nivel hidrométrico, por lo que esta variable explicó parte de los cambios temporales de los ensambles. El análisis del efecto del nivel hidrométrico sobre el paisaje sugirió que esta relación negativa puede estar relacionada con el anegamiento de ciertas unidades ambientales que, no obstante, no implican una reducción significativa de la heterogeneidad espacial. Las playas, por ejemplo, se relacionaron positivamente con la riqueza y diversidad de los ensambles y presentaron una probabilidad de ocurrencia menor durante niveles hidrométricos relativamente altos debido a que serían cubiertas por el agua. Puesto que el estudio incluyó solamente un período hidrológico ordinario del río, estos resultados indicaron que cambios de baja magnitud en el régimen hidrológico pueden generar importantes cambios en la diversidad de aves del sistema fluvial. No obstante, los resultados sugirieron también que los cambios temporales de los ensambles en sitios en los que las inundaciones son menos frecuentes pueden ser conducidos en primer término por variaciones climáticas como la temperatura. Los resultados mostraron un ajuste especie-específico de las aves con la heterogeneidad espacio-temporal de la planicie de inundación. Las variaciones del nivel hidrométrico y de la proporción relativa de las UVAs determinarían respuestas cuyas características dependen de los requerimientos de hábitat de las especies. No obstante, sólo algunas de las especies que obtienen su alimento nadando y caminando tendrían mayores y menores frecuencias de ocurrencia, respectivamente, frente al incremento del nivel hidrométrico del río. De este modo, el uso de hábitat de las especies en base al que han sido definidos los gremios de aves en la planicie de inundación representa información a partir de la cual podría determinarse parcialmente como éstas responden a los cambios naturales y antropogénicos del sistema fluvial.

Abstract. Floodplains systems are particularly complex ecosystems since they have a high environmental variability at both spatial and temporal scales conducted primarily by the hydrological regime of rivers to which they are associated. Floodplains are comprised of a landscape with a geomorphological variability associated with different land covers. These landscape features are not stable over time due to the high rate of change of its components related to the hydrosedimentological regime of the river. The Middle Paraná River forms a river corridor with an extensive floodplain that is located along a latitudinal and climatic gradient. In this system, we studied the variation of non-passerine birds along the latitudinal extension of this riparian corridor (i.e., regional changes) as well as the influence of landscape composition and hydrological changes. Bird surveys were conducted in 60 point counts located in wetlands along the floodplain of the Middle Paraná River. These point counts were positioned in four localities (15 points each one) distributed along this riparian corridor in order to assess the local (i.e., within each locality) and the regional (i.e., among localities) changes of the bird assemblages. Surveys were repeated 16 times every 45 days for two years (2011-2013) in order to achieve a quantification of the assemblages' temporal changes. We described the landscape composition through field observation within the radius of each point count, and through satellite imagery considering different extensions around each point count. We tested if temporal changes were different among the four localities to assess whether bird assemblages showed the same temporal patterns along the riparian corridor. Hypothesis that river hydrology is the main factor to explain temporal patterns of bird assemblages within floodplain ecosystems was tested. Composition and structure of bird assemblages varied along the riparian corridor but we did not find a latitudinal pattern. Increase grain scale by combining the 15 point counts per locality suggested that while local assemblages do not show a latitudinal gradient, this could occur with regional richness as has been reported in a previous study. Results indicated that the richness and composition of local bird assemblages along the Middle Paraná River are the result of the joint influence of regional species pool and local environmental conditions. Uplands ecoregions were not a significant predictor of changes in bird composition within the riparian corridor. It was related to the large differences between the two localities surrounded by Espinal upland ecoregion. Structure and composition of bird assemblages varied as a function of environmental heterogeneity indicating that it is a fundamental factor for the maintenance of biodiversity in riparian systems. Assemblages showed a higher species number in those sites with higher spatial heterogeneity. Species-specific analysis showed that it was because different species are associated with different land covers and because there were species associated with more environmentally heterogeneous sites. The proportion of different land covers within the radius of the point counts explained a significant proportion of the variation in assemblage composition. When we considered landscape composition described remotely through satellite imagery we also found that the composition of the landscape in local extensions is important to explain the relative abundances of species that make up bird assemblages. However, presence-absence of species was more associated with landscape composition into larger extensions than sampling sites (at least 50,3 ha.). Richness, abundance and diversity decreased from the first (2011) to the second (2012) year in the four localities indicating that interannual changes may be related to regional factors. By contrast, temporal patterns of intra-annual variations in assemblage structure differed among localities suggesting that these changes reflect local conditions of the environment and/or the influence of stochastic processes. In addition, intra-annual changes per locality differed between the two years indicating that the assemblages do not show a defined seasonality. By contrast, patterns of regional

variation in species richness, abundance and diversity, considering the average values among the 60 point counts, were similar between the two years suggesting that it would be possible to identify defined patterns of intra-annual variation at regional scale. Hydrometric level explained a portion of temporal changes since richness and diversity of assemblages decreased with the increase of this variable. The analysis of the hydrologic effects on landscape structure showed that this negative relationship may be related to the flooding of some environmental units. However, this did not imply a reduction of environmental heterogeneity during higher hydrometric levels. Beaches, for example, was positively related to the richness and diversity of assemblages and occurred less frequent in sites during higher hydrometric levels because these remained flooded. Since the study involved only an ordinary river hydroperiod, these results indicated that low-magnitude changes in the hydrological regime of the river can generate significant changes in bird diversity of the riparian system. However, the results also suggested that temporal changes in bird assemblages in sites where flooding is less frequent may be driven primarily by climatic variations such as temperature. Results showed a species-specific adjustment of birds with the spatio-temporal heterogeneity of the floodplain. Variations of the hydrometric level and relative proportion of land covers would conduct responses whose characteristics depend on the hábitat requeriments of the species. However, only some of the species that get their food swimming and walking showed higher and lower frequencies of occurrence, respectively, during periods of higher hydrometric levels. Thus, the use of information on trophic habitat requeriments by the different species through guilds has been defined in the floodplain of Paraná River represent information from which bird responses to natural and antropogenic changes can be partially determined.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Sistemas río-planicie de inundación: biodiversidad y ecología

1.1.1. Sistemas río-planicie de inundación como humedales fluviales

Los corredores fluviales, incluidas sus zonas ribereñas, se encuentran entre los ecosistemas más diversos, dinámicos y complejos (Naiman y col., 1993). Los corredores fluviales son reconocidos como paisajes lineales en los cuales el flujo hidrológico cumple un papel clave al conectar varios parches del paisaje (Junk y col., 1989; Malanson, 1993; Ward, 1998). Dentro de estos paisajes, las planicies de inundación representan las zonas de interfase entre los ambientes acuáticos y terrestres (Naiman y col., 1993). De este modo, las planicies de inundación representan un tipo particular de humedales en los cuales la dinámica hidrológica es controlada en primer término por el río al cual se encuentran asociadas.

Las planicies de inundación son áreas ubicadas linealmente en las márgenes de los ríos cuyo suelo es formado por los sedimentos aluviales depositados durante las inundaciones esporádicas o estacionales provenientes del desborde lateral del río (McClain, 2008). Aunque la relación es estrecha, las planicies de inundación poseen condiciones eco-hidrológicas diferentes de aquellas que presenta el río (McClain, 2008). De acuerdo con ésto, existen estudios que las han abordado de manera exclusiva, de acuerdo con sus características únicas, incluyéndolas bajo el término de “zona o paisaje ribereño” (Malanson, 1993; Naiman y col., 2005).

Muchos de los ríos más grandes del mundo se extienden tierra adentro junto con sus planicies de inundación, conformando ambientes acuáticos de origen fluvial que cubren grandes superficies (Dugan, 1990). Hoy en día, no obstante, las planicies de inundación están entre los ecosistemas más amenazados debido a que la mayoría han sido inundadas y fragmentadas por represas, o bien son desconectadas del río por diques o por la construcción de estructuras destinadas a estabilizar las orillas del cauce. De acuerdo con ésto, las planicies de inundación remanentes en el mundo requieren mayor atención por su elevada biodiversidad, y por los diversos bienes y servicios que proveen a las sociedades humanas, tales como la purificación y almacenamiento de agua, rejuvenecimiento de suelos productivos, mantenimiento de pesquerías, y por su valor escénico y cultural (Tockner y col., 2010).

El área más grande ocupada por humedales en Sudamérica se encuentra en las cuencas de los grandes ríos (Canevari, 1998; Neiff, 2001). En Sudamérica, los ambientes acuáticos fluviales han sido menos modificados si se los compara con muchos sistemas similares del hemisferio norte (Dynesius y Nilsson, 1994; Müller, 1995; Nilsson y Berggren 2000; Baigún y col., 2005; Tockner y col., 2009). En estos sistemas sujetos a modificaciones antropogénicas se han invertido una gran

cantidad de recursos para mantener su funcionamiento y evitar o reducir grandes pérdidas de biodiversidad (e.g., Stanford y col., 1996; Schiemer y col., 1999), lo que resalta el valor del conocimiento de los sistemas fluviales que aún mantienen gran parte de su complejidad y funcionamiento natural, como ocurre en Sudamérica.

1.1.2. Sistemas río-planicie de inundación: ecosistemas modelo para estudios ecológicos

Los sistemas río-planicie de inundación poseen un conjunto de características que los hacen especialmente adecuados para estudios destinados a mejorar el conocimiento sobre la biodiversidad y los procesos ecológicos que la sostienen. Una gran cantidad de estudios han demostrado la gran concentración de biodiversidad que sostienen tanto de flora (Nilsson 1986, 1992, Nilsson y col., 1989; Kaliola y Puhakka, 1988; Salo y col., 1986; Kalliola y col., 1992; Tabacchi y col., 1990, Gregory y col., 1991) como de fauna (Stauffer y Best 1980; Knopf, 1985; Gates y Giffen 1991; LaRue y col., 1995; Lock y Naiman 1998; Skagen y col. 1998; Woinarski y col., 2000; Catterall y col., 2001), así como la gran cantidad de especies que aportan a la diversidad regional (Remsen y Parker III, 1983; Woinarski y col., 2000; Adis y Junk, 2002; Naiman y col., 2005; Sabo y col., 2005). Esta elevada biodiversidad es el resultado de factores y procesos que no son ajenos a los ecosistemas de tierras altas o a los acuáticos (e.g., disturbios), sino que son del dominio general de los sistemas ecológicos. No obstante, en muchos casos estos factores y procesos son mucho más notables (e.g., heterogeneidad espacial, sucesión ecológica) en los ecosistemas fluviales. De acuerdo con esto, los sistemas río-planicie de inundación han atraído la atención de los ecólogos en los últimos años, y se ha indicado que este tipo de ecosistemas son 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 (Tockner y col., 2010).

1.1.3. Sistemas río-planicie de inundación como corredores ribereños multidimensionales

Las planicies de inundación de los ríos, desde una perspectiva a escala de paisaje relacionada con su forma lineal diferenciada de los ambientes adyacentes, han sido incluidas dentro del concepto de corredor ribereño. Este término engloba a todos aquellos ambientes ubicados de manera adyacente a los ríos, junto a los que conforman los corredores fluviales, y que son por tanto influenciados por éstos, principalmente en lo que refiere a la morfogénesis del paisaje (Forman y Gordon, 1986; Malanson, 1993; Naiman y Décamps, 1997; Gregory y Rapicetta, 2005). De acuerdo con la elevada complejidad de los corredores ribereños, con factores actuando en múltiples escalas y dimensiones, se han propuesto algunas clasificaciones para el abordaje de estudios sobre su composición y funcionamiento.

En principio, el conjunto de factores que controlan la composición y el funcionamiento de los ecosistemas fluviales puede ser agrupada en dos categorías: a) factores internos o endógenos al sistema fluvial y b) factores externos o exógenos que involucran los sistemas adyacentes al corredor fluvial (Tabacchi y col., 1998). Por otra parte, Ward (1989) propuso cuatro dimensiones para el abordaje de los sistemas lóticos de acuerdo con su forma lineal, aunque ésto se ha extendido para los corredores ribereños en general (e.g., Renöfält y col., 2005): a) dimensión longitudinal, que se corresponde con los factores y procesos que actúan a lo largo del eje fluvial, b) dimensión lateral, que se corresponde con la influencia de elementos ubicados de manera perpendicular al eje fluvial, c) dimensión vertical, que incorpora la interacción del corredor fluvial con las cuencas hiporreicas o subterráneas, y d) dimensión temporal, para el abordaje de los cambios a lo largo del tiempo.

Los patrones espaciales de biodiversidad en corredores ribereños están estructurados a lo largo de las dimensiones longitudinal, lateral y vertical (Naiman y col., 2005). La forma lineal de los corredores ribereños es una de las características más importante de estos sistemas puesto que define su valor como corredores biológicos (i.e., dimensión longitudinal). Además, la forma lineal determina sus propiedades como ambientes de transición debido a la elevada proporción de borde en relación con su superficie, siendo influenciados por el río al cual se encuentran ligados (i.e., influencia lateral) y por las tierras altas adyacentes (i.e., influencia lateral y externa). Las dimensiones longitudinal y lateral se corresponden también con influencias regionales (e.g., las diferentes ecorregiones de tierras altas que atraviesa un sistema fluvial determinan una influencia lateral a escala regional, Renöfält y col., 2005), que junto con factores locales (e.g., heterogeneidad espacial) pueden conducir los patrones de los diferentes atributos de las comunidades que habitan el corredor fluvial.

Una gran cantidad de los estudios realizados en corredores fluviales han abordado la dimensión longitudinal puesto que describen los cambios físicos y biológicos que ocurren a lo largo del eje primario del sistema fluvial (Vannote y col., 1980; Naiman y col., 1987; Nilsson y col., 1989; Tabacchi y col., 1990; Angermeier y Winston, 1998; Demars y Harper, 2005). Como corredores, los sistemas ribereños poseen una gran conectividad longitudinal, la que puede ser definida como la facilidad con la que los organismos, la materia o la energía se desplazan a lo largo del sistema (Ward y col., 1999). Puesto que esta conectividad reduce la variabilidad en los distintos aspectos del sistema, puede esperarse como resultado que los corredores ribereños tengan una gran similitud a lo largo de su extensión. Ésto es claro en el caso de los patrones de la biota, puesto que la conectividad biológica entre diferentes áreas generada por los corredores ribereños puede considerarse una fuerza que tiende a homogeneizar las comunidades, reduciendo el componente beta de la diversidad (Ward y col., 1999).

En general, los estudios sobre patrones espaciales de la biota en sistemas fluviales han hecho énfasis sobre la conectividad hidrológica (Ward, 1989; Andersson y col., 2000a, b; Amoros y Bornette, 2002; Pringle, 2003). Este tipo de conectividad enfatiza sobre los organismos acuáticos o de dispersión acuática como las plantas, teniendo en cuenta que si dos cuerpos de agua están hidrológicamente conectados también lo estarán las comunidades de organismos acuáticos que sustentan.

La conectividad generada mediante movimientos de la biota (dispersión aérea o terrestre), y no a través de la conectividad hidrológica, ha adquirido especial relevancia en estudios que han abordado el papel de los corredores ribereños como corredores biológicos (Brinson y col., 1981, Gallé y col., 1995; da Silva y col., 1996; Woinarski y col., 2000; Giraudo y Arzamendia, 2004; Nores y col., 2005; Arzamendia y Giraudo, 2009). En estos trabajos se ha demostrado que diferentes especies de plantas y animales tienen áreas de distribución cuya forma y superficie está influenciada por la presencia de corredores fluviales a través de los cuales las especies pueden expandir sus distribuciones.

La elevada proporción de perímetro en relación con la superficie de los corredores ribereños determina que sean sistemas altamente influenciados por el canal del río, las tierras altas que se ubican lateralmente y/o por las variaciones regionales que atraviesan (e.g., variaciones climáticas) en el caso de los corredores fluviales de gran extensión (Malanson, 1993).

La influencia lateral del canal del río determina las propiedades más importantes de las áreas ribereñas, especialmente en el caso de las planicies de inundación (Malanson, 1993). La inundación proveniente del desborde superficial de agua del río es considerado el factor más importante en la organización y regulación de las planicies de inundación, incluyendo la importancia de estos sistemas en el paisaje (Malanson, 1993). Las variaciones recurrentes del nivel hidrológico dentro del cauce del río (Tockner y col., 2000) y las inundaciones de las áreas ribereñas adyacentes debido al desborde del cauce han sido descritas y estudiadas bajo el concepto de pulsos de inundación (Junk y col., 1989) o pulsos hidrosedimentológicos (Neiff, 1999).

La acción fluvial a través del régimen de inundaciones (i.e., régimen pulsátil) afecta los procesos sucesionales (Ward y col., 1999) determinando en gran parte que las planicies de inundación sean espacialmente heterogéneas (Salo y col., 1986; Amoros y col., 1987; Terborgh y Petren, 1991; Ward y Stanford, 1995; Décamps, 1996). Diferentes puntos de la planicie de inundación tienen diferentes alturas topográficas, lo que implica diferentes grados de conectividad hidrológica con el canal del río a través de las inundaciones (Naiman y col., 1993). Puesto que las inundaciones representan disturbios, la variación de la conectividad hidrológica determina diferentes regímenes de disturbios, y por tanto, diferentes estadios sucesionales a lo largo de la extensión de la

planicie de inundación. Por lo tanto, la elevada biodiversidad de los sistemas ribereños es creada y mantenida en realidad por una diversidad de regímenes de disturbios, las inundaciones, que crean un mosaico de parches de vegetación que representan una gran diversidad de hábitats para la fauna (Junk y Piedade, 1997; Pollock y col., 1998; Ward y col., 1999; Naiman y col., 2005).

Las propiedades de un corredor ribereño, por otra parte, pueden cambiar continuamente a lo largo de su extensión reflejando las condiciones regionales que atraviesa, como las características climáticas, así como la geomorfología o la vegetación de las tierras altas adyacentes (Gregory y Ashkenas, 1990). Los ecosistemas ribereños difieren de los de tierras altas en términos de tipos de comunidades de plantas, características hidrológicas, tipo de suelo y topografía (Brinson y col., 1981). La magnitud de estas diferencias depende de las características de las tierras altas adyacentes, y cuanto mayor sea el contraste, más importantes serán los paisajes ribereños puesto que proveerán recursos que de otra manera no estarían disponibles (Malanson, 1993). Este contraste suele estar determinado por el clima en el que está ubicado el corredor ribereño. En muchos casos, los corredores ribereños atraviesan gradientes climáticos, pasando de climas húmedos a climas más áridos, o bien de climas cálidos a climas fríos, lo que produce cambios en el corredor ribereño así como en las tierras altas adyacentes (Malanson, 1993).

Los gradientes climáticos pueden generar cambios importantes en la composición y funcionamiento de los sistemas ribereños. De hecho, la temperatura junto con la dinámica fluvial son considerados los factores físicos más importantes en sistemas río-planicie de inundación puesto que proveen las condiciones ecológicas necesarias para asegurar una alta biodiversidad y bio-producción (Tockner y col., 2000). En principio, las características climáticas determinan el pool regional de especies que pueden habitar localmente los corredores ribereños debido a su influencia sobre las áreas de distribución (Guisan y Thuiller, 2005). En este sentido, existen trabajos que han demostrado que la riqueza regional de especies de los sistemas fluviales muestra el gradiente latitudinal tan extendido en sistemas de tierras altas (i.e., la riqueza regional de especies es mayor en latitudes menores; Boyero, 2002; Buckton y Ormerod, 2002; Boulton y col., 2008). Para explicar este gradiente latitudinal varias de las hipótesis existentes proponen mecanismos relacionados con los cambios latitudinales de las características climáticas (Willig y col., 2003; Currie y col., 2004).

Los corredores ribereños que atraviesan gradientes climáticos suelen fluir a través de más de una ecorregión de tierras altas (Malanson, 1993). Puesto que las diferentes ecorregiones de tierras altas que atraviesa un corredor ribereño presentan diferentes comunidades y especies, es esperable, de acuerdo con la idea de control lateral, que la biota del corredor ribereño también varíe en concordancia con estos cambios. De este modo, las propiedades biológicas de los ecosistemas acuáticos o semi-acuáticos pueden ser inferidas del conocimiento de la región en la cual estos

ecosistemas están insertos (Omernik y Griffith, 1991; Gerritsen y Barbour, 2000; Hawkins y col., 2000).

Los cambios hidrológicos del río imponen además una gran variabilidad temporal a los sistemas ribereños (Naiman y col., 1993), determinando en gran medida la composición de hábitats de la planicie de inundación en un momento dado (Power y col., 1988; Resh y col. 1988; Stanford y col. 1996, 2005) así como los cambios del paisaje en escalas temporales más amplias. El grado en el cual el río está hidrológicamente conectado con la planicie de inundación es un fenómeno tiempo-dependiente debido a que los ríos son hidrológicamente dinámicos (Tockner y col., 1999). Si un determinado punto de la planicie de inundación está o no conectado en un momento dado depende de las condiciones hidrológicas que presenta el río y la correspondiente elevación de la superficie (Ickes y col., 2005). Así, las planicies de inundación constituyen hábitats que oscilan entre fases terrestres y acuáticas (Schnack, 2006). De este modo, de acuerdo con los requerimientos de hábitat de las especies, el régimen hidrológico es responsable de la mayor o menor oferta de hábitats de acuerdo al nivel de agua que existe en un momento dado (Beltzer y Quiroga, 2007), sumando a la diversidad espacial de ambientes una marcada dinámica temporal incluso en escalas cortas (i.e., meses, años).

La elevada variabilidad ambiental de los sistemas ribereños, por otra parte, ha sido propuesta como un factor que puede limitar la diversidad local de los ensambles de organismos, tornándola independiente del pool regional de especies y geográficamente menos variable. Ésto surge debido a que varios estudios han informado que la diversidad local en ambientes ribereños no muestra ningún patrón latitudinal claro en estos sistemas, incluyendo taxones tales como macroinvertebrados acuáticos, anfibios, plantas acuáticas y árboles (Crow, 1993; Lake y col., 1994; Rejmankova y col., 1995; Keogh y col., 1999; Vinson y Hawkins 2003, Boulton y col., 2008). En este sentido, se ha postulado que la elevada variabilidad del hábitat fluvial impondría un límite superior a la diversidad local, homogeneizándola alrededor del mundo (Boulton y col. 2008). Disturbios frecuentes y/o intensos, los cuales son una característica que prevalece en este tipo de hábitats (Flecker y Feifarek, 1994; Dodds, 2002) pueden limitar el número de especies que coexisten localmente y tornar este número independiente del pool de especies regional (Boulton y col., 2008). Así, mientras el pool de especies regional de los ambientes ribereños puede mostrar patrones espaciales (e.g., un gradiente latitudinal), la diversidad a escala local podría permanecer esencialmente constante.

La conformación lineal de los corredores fluviales los torna especialmente sensibles a cambios que afectan la región en la que están insertos, por lo que la dinámica temporal dentro del corredor fluvial puede responder en realidad a la influencia de factores externos. Los corredores ribereños, por ejemplo, pueden actuar como refugios para los organismos frente a sequías regionales puesto que su importancia en el paisaje puede tornarse crucial debido a la oferta hídrica que proveen

(Naiman y col., 2005). En este marco, la influencia de factores externos, como las condiciones de las tierras altas adyacentes, puede tornarse más importante para explicar la dinámica del sistema con respecto a factores intrínsecos al corredor fluvial como el régimen de inundaciones (Cumming y col., 2012). Pese a esta importancia, existe un limitado número de estudios que han abordado cuáles factores son más importantes para explicar la dinámica temporal de la biota dentro de los sistemas fluviales. En el caso de los sistemas ribereños de áreas templadas, aún no está establecida la importancia relativa de factores extrínsecos al corredor fluvial como la estacionalidad climática, la cual ha sido corrientemente utilizada para explicar la dinámica temporal de la biota en sistemas de tierra firme (Boggs y Murphy, 1997; Aguado-Santacruz y García-Moya, 1998; Ernest y col., 2000; Schwinning y Sala, 2004), frente a factores intrínsecos, como el régimen pulsátil del río, en cuanto a su efecto sobre los cambios temporales de la biota de los sistemas fluviales.

1.2. Especies, gremios y ensambles de aves en paisajes fluviales: patrones y procesos

Las aves están entre los grupos de fauna más conspicuos, abundantes y diversos de los ambientes acuáticos (Owen y Black, 1990; Weller, 2003), incluidos los sistemas fluviales. La abundancia y diversidad de especies de aves demuestra la riqueza biológica y la productividad de este tipo de ambientes (Aber y col., 2012). Casi todas las especies pueden visitar estos ambientes ocasionalmente para tomar ventaja del alimento, protección de predadores o nidificación. Otras especies, denominadas en conjunto como aves acuáticas, se han adaptado especialmente a estos ambientes mediante su morfología, fisiología y/o comportamiento (Weller, 2003; van der Valk, 2006; Aber y col., 2012).

Las aves presentan una gran diversidad morfológica, funcional y etológica como resultado de sus diferentes historias de vida (Blake y Karr, 1984). La amplia variedad de dietas y estrategias para alimentarse de las aves resulta en una partición efectiva de los recursos disponibles, lo que facilita la coexistencia de las especies (Weller, 2003; van der Valk, 2006). Así, diferentes especies utilizan el espectro de hábitats que caracteriza los sistemas fluviales (Krapu y Reinecke, 1992; Weller, 2003). Como resultado de ésto, las aves están entre los grupos mejor adaptados para explotar los recursos que proveen los humedales, existiendo una amplia variación en los requerimientos de hábitat entre las especies (Weller, 2003).

La movilidad de las aves es la clave para la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos y las poblaciones en ambientes tan dinámicos como los humedales. Comparadas con otros vertebrados, la mayoría de las aves no están restringidas a un humedal para cumplimentar los requerimientos alimenticios u otros aspectos del ciclo de vida, sino que pueden utilizar varios humedales adyacentes en una escala de paisaje (Weller, 2003). Ésto ha sido especialmente

documentado en varios estudios sobre aves acuáticas, en los que se ha informado el carácter nómada de las especies, así como su uso de complejos de humedales dispersos en el paisaje (Antas, 1994; Roshier y col., 2001, 2002).

La gran movilidad de las especies les permite una gran flexibilidad en cuanto a la selección de hábitat. Se ha sugerido que las aves siguen una jerarquía de selección lógica de hábitats desde una escala espacial grande a una escala espacial más pequeña (Weller, 2003). En primer lugar, en grandes escalas espaciales, las aves residen en grandes regiones geográficas con regímenes climáticos y paisajes o características de la vegetación atractivas para ellas. En segundo lugar, las aves pueden seleccionar entre varios paisajes alternativos dentro de estas regiones geográficas, tales como áreas que presentan ciertos tipos, relaciones espaciales o tamaños de humedales. En tercer lugar, las aves seleccionan un solo humedal o complejo de humedales dentro de tales paisajes, los cuales proveen un hábitat adecuado para cubrir las necesidades de una determinada estación o requerimiento ecológico (e.g., reproducción, áreas post-reproducción, alimentación, reposo). Finalmente, dentro de los humedales las aves seleccionan entre diversos microhábitats, de modo de localizar los sitios adecuados de forrajeo o nidificación donde obtendrán los recursos necesarios para llevar adelante sus ciclos de vida. Así, este enfoque jerárquico de selección de hábitat pone de manifiesto que la selección de hábitat por las diferentes especies de aves, así como los patrones espacio-temporales de los ensambles, pueden estar relacionados con factores y procesos en diferentes escalas, incluso en superficies muy amplias. Comprender estos procesos requiere el conocimiento de la escala en la que los organismos interactúan con el paisaje así como de la estructura y dinámica del hábitat en esa escala (Roshier y col., 2001).

La gran variabilidad en las historias de vida entre las especies de aves que utilizan los ambientes acuáticos genera diferencias especie-específicas en las respuestas a la variación ambiental y/o al efecto de los disturbios (Weller, 2003; Okes y col., 2008). La idea de que las respuestas de las especies a los disturbios depende de su historia natural está ampliamente extendida en ecología (Okes y col., 2008; Bejarano y col., 2012). Si las respuestas de los organismos a diferentes factores de interés puede ser predicha desde lo que es conocido sobre su biología básica, en teoría es posible derivar mecanismos que permitan predecir los efectos de alteraciones particulares del hábitat sobre la biodiversidad (Okes y col., 2008). No obstante, el gran número de especies de aves a lo largo de los sistemas ribereños del mundo dificulta abordar los efectos de los impactos sobre todas las especies, así como extrapolar los resultados entre diferentes regiones geográficas (Bejarano, 2012). En este contexto, el enfoque gremial que propone agrupaciones supraespecíficas ha sido profusamente aplicado en estudios ornitológicos (Croonquist y Brooks, 1991; Milesi y col., 2002; Farías y col., 2007), como una alternativa a los enfoques especie-específicos.

Originalmente, el término “gremio” describe a un grupo de especies que utiliza los mismos recursos de manera similar, independientemente de las relaciones taxonómicas (Root, 1967). No obstante, la aproximación gremial ha sido utilizada en diversos contextos a través de diferentes criterios de agrupación y con distintas finalidades. Entre estas finalidades, el concepto de gremio ha sido propuesto como una herramienta de manejo en ecología aplicada (i.e., gremios de manejo; Verner, 1984; Milesi y col., 2002; Farías y col., 2007). Este enfoque se basa en la idea de que si un gremio depende de cierto recurso que puede verse afectado por la actividad humana, alguna propiedad del gremio, como su abundancia, puede tomarse como un buen indicador del efecto de tal disturbio (Farías y col., 2007). Por lo tanto, este enfoque se basa en la idea de que las especies que hacen un uso similar de los recursos tienen respuestas también similares a los cambios ambientales y/o a los disturbios. Esta aproximación ha sido especialmente discutida puesto que otros procesos, como la competencia entre especies con nichos similares, pueden impedir respuestas ecológicas similares a cambios en el hábitat (Milesi y col., 2002; Farías y col., 2007). Alternativamente, como una solución a estas dificultades, se ha propuesto la agrupación de las especies de acuerdo a respuestas comunes al efecto de algún factor ambiental de interés (Verner, 1984; Wilson, 1999; Milesi y col., 2002), dejando de lado la inferencia de las respuestas a partir de las características ecológicas de las especies. En este caso, por tanto, es necesario realizar previamente estudios sobre las respuestas específicas de las especies a los cambios ambientales generados por los factores de interés, y sobre los cuales se quiere determinar su efecto (Wilson, 1999; Milesi y col., 2002).

1.2.1. Patrones espaciales

La importancia y efecto de la diversidad de hábitats, resultante de la influencia lateral del río, ha sido el foco de una fracción importante de los estudios ornitológicos realizados en sistemas ribereños (e.g., Remsen y Parker, 1983; Rosenberg, 1990; Douglas y col., 1992; Ronchi y col., 2010). A escala local, la heterogeneidad ambiental de los ambientes ribereños genera un mosaico de diferentes tipos de parches de hábitat que resulta en una gran variación de la composición de especies entre sitios dentro de la región (Ward y col., 2002; Raulings y col., 2010). Muchos estudios han documentado como esta heterogeneidad espacial a escala local genera diferencias en la estructura y composición de ensambles de aves en paisajes ribereños (Fleishman y col., 2003; Mason y col., 2006; Cianfrani y col., 2012; Pearse y col., 2012; Henden y col., 2013). Estos patrones son corrientemente atribuidos a procesos comunitarios basados en las diferencias de las especies para desempeñarse bajo diferentes condiciones ambientales de acuerdo con el concepto de nicho ecológico (Tuomisto y col., 2003; Gilbert y Lechowicz, 2004; Soininen y col., 2007).

La heterogeneidad ambiental a escala espacial de las planicies de inundación, por otra parte, es frecuentemente invocada para explicar el alto número de especies presentes en este tipo de sistemas (Gregory y col., 1991; Naiman y col., 1993; Ward y col., 1999). No obstante, aunque es ampliamente aceptado que los ambientes espacialmente heterogéneos sostienen más especies que aquellos más homogéneos, la evidencia empírica de este patrón es sorprendentemente escasa (Tamme y col., 2010). En los paisajes ribereños en particular, el grado de variación de la riqueza de especies entre sitios con diferentes niveles de heterogeneidad espacial ha sido poco estudiado, pese al reconocimiento de estos sistemas como ambientes de elevada diversidad ambiental.

La idea de una relación positiva entre la riqueza de especies y la heterogeneidad ambiental a escala espacial está basada en la teoría clásica de nicho ecológico. Es ampliamente aceptado que ambientes heterogéneos proveen más nichos que ambientes homogéneos y, por lo tanto, pueden albergar comunidades más diversas (Rosenzweig, 1995). Si diferentes especies tienen hábitats que se corresponden con diferentes ambientes, los sitios que contengan más parches de ambientes diferentes contendrán más especies. Frente a este patrón puede sugerirse, sin embargo, que las especies individuales no responden a la heterogeneidad ambiental *per se*, sino más bien a la presencia de parches ambientales específicos (Rice y col., 1984).

Alternativamente, la relación positiva entre la riqueza de especies y la heterogeneidad ambiental a escala espacial puede ser debida a la mayor probabilidad de los ambientes más heterogéneos de contener un tipo de ambiente clave (Heikkinen y col., 2004). Ciertos parches ambientales pueden ser, por ejemplo, excepcionalmente productivos, atrayendo un gran número de especies. En este caso, la naturaleza de los parches individuales, incluidas su superficie y forma, pueden ser más importantes que la heterogeneidad ambiental para explicar el número de especies presentes en un paisaje.

Una tercera hipótesis puede ser derivada de la importancia de la heterogeneidad ambiental *per se* para las especies individuales. En este caso, varias unidades de hábitat representadas por diferentes ambientes pueden ser necesarias para que las especies completen sus ciclos anuales, aún en especies no-migratorias, y todas estas unidades de hábitat pueden contribuir al éxito reproductivo y al mantenimiento de las poblaciones (Dunning y col., 1992; Weller, 2003). De este modo, un paisaje más heterogéneo con diferentes ambientes que ofrecen diferentes recursos puede ser preferido por ciertas especies, generando una mayor riqueza de aves en paisajes más heterogéneos.

La importancia de la estructura y complejidad del hábitat para la ecología de las aves fue propuesta a mediados del siglo pasado (MacArthur y MacArthur, 1961). Muchos estudios subsecuentes han demostrado la correlación positiva entre la riqueza de especies de aves y el tipo, área y diversidad de hábitats (e.g., Davidar y col., 2001; Codesido y col., 2013; Tews y col., 2004 y

referencias allí citadas). En paisajes ribereños, diferentes especies se asocian con diferentes parches ambientales (Weller, 2003; Ronchi-Virgolini y col., 2008). Dada su gran capacidad de movilidad y área de acción, sin embargo, especies individuales pueden utilizar varios ambientes dentro de los sistemas fluviales (Weller, 2003; Sullivan y col., 2007). Por lo tanto, las especies individuales pueden responder a la heterogeneidad del paisaje *per se*, y no a la presencia-ausencia de ciertos parches individuales. En ese caso, la hipótesis que plantea que más especies requieren un hábitat ambientalmente más diverso (i.e., hipótesis de nicho individual) podría ser una mejor explicación para la existencia de una relación positiva entre la riqueza de especies y la heterogeneidad ambiental a escala espacial (i.e., mejor que la hipótesis que plantea una segregación de las especies entre parches individuales de hábitat).

Focalizando solamente sobre características y procesos locales del hábitat, muchos estudios ecológicos han subestimado la contribución de procesos que actúan en escalas superiores, de paisaje o regional, al intentar explicar las variaciones de las especies y ensambles de organismos (Ricklefs, 1987; Vaughn y Taylor, 2000; Hillebrand y Blenckner, 2002). Ésto es especialmente importante cuando se abordan estudios al nivel de ensambles porque la variación de la estructura y composición de éstos depende también de procesos a escala de paisaje, como la composición y estructura de parches de hábitat, de procesos regionales, como la dispersión de individuos entre parches locales, y de procesos continentales, como los patrones de distribución de las especies (Bárcena y col., 2004). En corredores ribereños, la influencia regional puede corresponder a efectos longitudinales, como la dispersión de organismos a lo largo del corredor ribereño, así como a efectos laterales, como los gradientes climáticos que atraviesa el eje fluvial y su efecto sobre las áreas de distribución de las especies, o la dispersión de organismos desde las tierras altas adyacentes (Ward y Stanford, 1989; Renofält y col., 2005).

Existen varios estudios que han documentado como las aves pueden dispersarse longitudinalmente a lo largo de los corredores fluviales de acuerdo con su gran movilidad y gran capacidad de dispersión (Knopf y Samson, 1994; da Silva, 1996; Machtans y col., 1996; Woinarski y col., 2000; Giraudo y Arzamendia, 2004; Nores y col., 2005; Gillies y St. Clair, 2008; Sekercioglu, 2009). Estos movimientos pueden reducir la diversidad beta a lo largo de los sistemas fluviales puesto que la dispersión actúa como una fuerza que tiende a reducir la heterogeneidad espacial en la composición de las comunidades (Nekola y White, 1999).

La influencia lateral a través de desplazamientos entre las tierras altas adyacentes y los corredores ribereños puede ser especialmente acentuada en las aves, de acuerdo con su gran capacidad de movilidad y uso de hábitats en escalas amplias. De hecho, las aves representan el grupo de organismos con mayor movimiento entre las tierras altas circundantes y los humedales (Neiff,

2001). Muchas especies de tierras altas pueden explotar estacional u ocasionalmente los humedales fluviales para aprovechar los recursos disponibles en estos sistemas (Knopf y Sampson, 1994; Murkin y Caldwell, 2000; Sullivan y col., 2007). Del mismo modo, las especies de los corredores fluviales pueden aprovechar los recursos de las tierras altas adyacentes (Carothers y col., 1974; Whitmore, 1975; Szaro y Jakle, 1985). De este modo, distintos aspectos de la de las tierras altas adyacentes pueden influenciar las especies y ensambles de aves que habitan los corredores fluviales.

En el caso de sistemas fluviales extensos, los cambios regionales en las características climáticas pueden generar cambios en los ensambles de aves que estos albergan. Una gran cantidad de estudios han demostrado una relación espacial entre diferentes variables climáticas y las áreas de distribución (e.g., Böhning-Gaese y Lemoine, 2004; Pigot y col., 2010), la riqueza, abundancia y composición (Ravinovich y Rapoport, 1975; Cueto y López de Casenave, 1999; Davies y col., 2007), incluidas las aves acuáticas y/o los ensambles de aves de humedales (Wright, 1983; Olivero y col., 1998; Bárcena y col., 2004). Algunos de estos estudios han estado abocados a explicar el gradiente latitudinal negativo en la riqueza regional de aves (Bárcena y col., 2004). En el caso de los corredores fluviales, algunos estudios también han demostrado que la riqueza regional de aves se reduce con el incremento de la latitud en estos sistemas (Buckton y Ormerod, 2002; Di Giacomo y Contreras, 2002; Bárcena y col., 2004).

Para explicar la relación entre las variables climáticas y la variación espacial de los atributos de los ensambles se han propuesto varias hipótesis diferentes. En el caso de la influencia climática en el gradiente latitudinal de diversidad, una gran atención ha sido puesta en los efectos de la energía ambiental disponible (Gaston, 2000). Esta variable, medida a través de la temperatura, evapotranspiración u otros índices de productividad muestra una relación positiva con la riqueza de especies (Wright, 1983; Turner y col., 1988; Currie, 1991; Blackburn y Gaston, 1996; Lennon y col., 2000), incluidas las aves en humedales (Wright, 1983; Bárcena y col., 2004). Esta hipótesis puede explicar la variación del número de especies en sistemas fluviales que atraviesan gradientes climáticos teniendo en cuenta que en general existe una relación positiva entre la temperatura y la productividad de los humedales (Brinson y col., 1981; Bardecki, 1991).

La estacionalidad o inestabilidad del clima, medida a través del grado de variabilidad de las variables climáticas, ha sido el foco de otra de las hipótesis propuestas para explicar los gradientes de diversidad espacial. Esta hipótesis postula que ambientes con climas más estables permiten la existencia de una mayor cantidad de nichos con recursos predecibles sobre los cuales las especies pueden especializarse y favorecer así un incremento de la riqueza de especies (Brown y Lomolino, 1998). Puesto que esta hipótesis predice un mayor número de especies en ambientes climáticamente

más estables (Jaksic y Marone, 2007), las variables utilizadas para establecer las correlaciones son aquellas que describen la variación climática a lo largo del año, como la amplitud térmica.

La mayor parte de los estudios que utilizan variables climáticas para explicar la variación espacial de la riqueza y composición de especies de aves han sido realizados en niveles de resolución amplios, mediante la contabilización del número de especies registradas dentro de grillas geográficas de varios kilómetros de extensión (e.g., Rabinovich y Rapoport, 1975; Buckton y Omerod, 2002; Di Giacomo y Contreras, 2002 para aves dentro de sistemas fluviales). Este tipo de aproximación, basada en el recuento de especies dentro de grillas geográficas a partir de la compilación de registros georreferenciados no permite obtener datos sobre la abundancia de las especies y ensambles. Más allá de la importancia intrínseca de la documentación de los patrones de abundancia, esta información es importante en la medida en que existen teorías, como la “hipótesis de muestreo aleatorio” y la “hipótesis de más individuos” que sostienen que la riqueza de especies es una consecuencia, a través de una relación positiva, del número de individuos de una comunidad (Buckley y Jetz, 2010). Estas teorías han sido propuestas para explicar la relación positiva entre la riqueza de especies y la energía a lo largo de gradientes de productividad como los latitudinales (Currie y Fritz, 1991; Currie y col., 2004; Evans y col., 2005).

La importancia de las variables climáticas para explicar los patrones espaciales de los atributos de ensambles locales aún no ha sido suficientemente documentada (Stevens y Willig, 2002). La mayor parte de los estudios que han abordado esta influencia se han basado en patrones de diversidad regional (e.g., compilación de registros georreferenciados dentro de grillas geográficas) debido a las dificultades logísticas de realizar muestreos *in situ* de ensambles locales a lo largo de gradientes climáticos por la gran extensión que éstos implican (Stevens y Willig, 2002). Documentar la influencia de las variables climáticas sobre ensambles locales es necesaria puesto que, en esta escala de estudio, otros factores como la heterogeneidad ambiental o la competencia pueden ser más importantes, oscureciendo los efectos de variables regionales como las climáticas (Huston, 1999) y tornando diferentes los patrones detectados en niveles de resolución local y regional.

La relación de los patrones espaciales de diversidad y abundancia entre niveles de resolución local y regional ha adquirido especial interés en los sistemas fluviales. A partir de la documentación de excepciones al patrón latitudinal negativo de la riqueza de especies en estudios de macroinvertebrados acuáticos (Lake y col., 1994; Vinson y Hawkins, 2003), plantas acuáticas (Crow, 1993; Rejmankova y col., 1995; Jacobsen y Terneus, 2001) y árboles (Keogh y col., 1999) realizados en escalas de resolución local, algunos autores han propuesto que ésta podría ser una propiedad de los sistemas fluviales, a partir de los filtros ambientales que éstos presentan (Boulton y col., 2008). Los filtros ambientales en los sistemas fluviales están dados en primer lugar por el régimen

hidrológico, él que determina la naturaleza altamente variable e impredecible de los hábitats fluviales. Estos filtros impondrían un límite superior a la diversidad local, homogeneizándola alrededor del mundo y tornándola independiente del pool regional de especies (Boulton y col., 2008). Así por ejemplo, aunque en niveles de resolución regional la diversidad muestre un gradiente latitudinal, puede que ésto no ocurra al considerar los patrones de diversidad en niveles de resolución local.

1.2.2. Patrones Temporales

La variación temporal de los ensambles de aves en sistemas ribereños es especialmente compleja si se la compara con los sistemas terrestres. Ésto es particularmente cierto en sistemas fluviales ubicados en latitudes subtropicales o templadas donde teóricamente la estacionalidad climática se suma a la variación hidrológica en cuanto a sus efectos sobre los cambios temporales del ambiente. Pese a esta complejidad, los estudios existentes han documentado el efecto de la estacionalidad climática (Blendinger y Álvarez, 2002; Romano y col. 2005; Ronchi-Virgolini y col. 2013) o la variación hidrológica (e.g., Beltzer y Neiff, 1992; Knutson y Klaas, 1997; Bó y Malvárez, 1999; Beja y col., 2010) sobre las aves de humedales, pero aún no es clara la importancia relativa de estos factores. De este modo, la idea de que el régimen hidrológico es el principal factor de cambio en sistemas ribereños aún no puede ser confirmada en la medida en que no se evalúe la importancia relativa de los factores hidrológicos y climáticos.

El efecto de la estacionalidad climática sobre los ensambles de aves ha sido documentado en una gran cantidad de estudios (e.g., Marone 1992; Cueto y López de Casenave 2000; Isacch y col., 2003; Codesido y Bilenca, 2004; Becerra Serial y Grigera, 2007; Ippi y col. 2009). La idea detrás de estos estudios se basa en los cambios ambientales que pueden experimentar las áreas expuestas a estacionalidad climática. Las fluctuaciones climáticas pueden afectar tanto la estructura del hábitat como la disponibilidad de los recursos, lo que puede generar respuestas por parte de las aves (Wiens 1989a).

Del mismo modo, los cambios interanuales de los ensambles de aves suelen estar relacionados con variaciones climáticas (e.g., sequías regionales; Marone 1992, Blake y col. 1994; Romano y col. 2005). Las variaciones climáticas interanuales pueden ser particularmente importantes en sistemas fluviales, de acuerdo con la influencia lateral desde las tierras altas adyacentes. El uso de los ambientes ribereños y de sus recursos por las aves de tierras altas puede ser especialmente alto durante períodos de sequías regionales, de acuerdo con la gran oferta hídrica de los humedales. De acuerdo con esta idea, la variación temporal de los ensambles y las especies

dentro del corredor puede ser explicada por factores externos al sistema fluvial, oscureciendo la importancia de factores internos como el régimen pulsátil del río (Cumming y col., 2012).

El régimen hidrológico, con períodos alternantes de inundación y sequía, es considerado el factor más importante en la estructuración de las comunidades y en el funcionamiento de los sistemas río-planicie de inundación (Junk y col. 1989; Neiff 1990; Kingsford y col., 2004). Las aves no podrían ser tan abundantes en los humedales sin los recursos resultantes de la alta productividad de estos ecosistemas. No obstante, los humedales son altamente variables en productividad debido a las fluctuaciones hidrológicas, por lo que un humedal individual probablemente no tiene un grado de atracción constante a lo largo del tiempo dentro de un año o entre años (Weller, 2003). Tal variabilidad en los recursos induce movilidad en las aves, las que siguen la disponibilidad de recursos en el paisaje (Weller, 2003). Los cambios hidrológicos del río conducen cambios en los ambientes disponibles para alimentación, reproducción y refugio (Knutson y Klaas 1997; Bó y Malvárez, 1999; Desgranges y col. 2006; Beja y col., 2010; Cumming y col. 2012). Al variar el nivel de agua, varía la temperatura del agua, la tasa de descomposición de la vegetación, la distribución y abundancia de alimentos tales como semillas, follaje, invertebrados y vertebrados acuáticos (Weller, 2003). Así, independientemente de la temperatura ambiental, probablemente una baja proporción de aves de humedales reside a lo largo de todo un año dentro de áreas de acción reducidas con respecto a aves de sistemas terrestres debido a que los cambios estacionales en los humedales son muy marcados.

Debido a la variación hidrológica de los humedales, las estrategias de forrajeo que son exitosas en un momento dado cambian, y algunos grupos de aves serán favorecidos sobre otros (Krapu y Reinecke, 1992). Por lo tanto, el ensamble de aves encontrado en un humedal cambia estacional e interanualmente (Murkin y Caldwell, 2000). En este contexto, se ha propuesto una influencia diferencial sobre las especies de aves acuáticas, de acuerdo con la forma en la que obtienen el alimento (Beltzer y Neiff, 1992). Así, aquellas aves que obtienen su alimento caminando serían beneficiadas (i.e., serían más abundantes) por fases de aguas intermedias o bajas, mientras que las aves nadadoras sería beneficiados por fases de aguas altas. Esta idea se centra principalmente en las limitaciones a la accesibilidad de las especies a los recursos, más que en variaciones de la abundancia de éstos (Beltzer y Neiff, 1992).

La variación hidrológica, por otra parte, es responsable de la mayor o menor oferta de ambientes de acuerdo al nivel de agua que existe en un momento dado, sumando a la diversidad de ambientes, una marcada dinámica temporal. Durante períodos de aguas altas, en los que la planicie de inundación es cubierta por el agua, la diversidad biótica del sistema puede reducirse como resultado de la disminución de la heterogeneidad espacial y simplificación del hábitat. Mientras que

en periodos de aguas bajas los diferentes parches de hábitat están disponibles para la fauna, éstos dejan de estarlo una vez que son cubiertos por la inundación, tornándose temporalmente inaccesibles para muchas especies. De este modo, el nivel de agua en un momento dado puede determinar la mayor o menor oferta de hábitat y así, la presencia de un mayor o menor número de especies (Beltzer & Quiroga 2007). De acuerdo con este efecto negativo sobre la heterogeneidad ambiental, niveles hidrológicos altos tornarían temporalmente inaccesibles muchos hábitats por lo que implicarían una reducción del número de especies de aves presentes en un momento dado (Beltzer & Neiff 1992, Nilsson y Dynesius, 1994, Reitan y Sandvick, 1996).

1.3. Ecología de aves a lo largo del corredor fluvial del río Paraná Medio: patrones y procesos.

El río Paraná Medio representa un extenso corredor fluvial de Sudamérica que sigue una dirección norte-sur predominante a lo largo de 600 km de extensión (Iriondo y col., 2007, Fig. 1). Este sistema incluye una planicie de inundación ampliamente desarrollada, y de acuerdo con sus características ecológicas exclusivas, ha sido incluido por diferentes autores en ecorregiones que diferencian a este tipo de sistemas de cualquier otro en el que no exista una influencia directa del régimen pulsátil del río Paraná (Burkart y col., 1999; Olson y col., 2001). El tramo medio del río Paraná forma parte de la Cuenca del Plata, un extenso sistema fluvial que incluye varios ríos que desembocan en el río de la Plata, cuya importancia biogeográfica ha sido destacada en varios estudios (Bonetto y Drago, 1968; Giraudo y Arzamendia, 2004; Menalled y Adámoli, 2005; Nores y col., 2005; Arzamendia y Giraudo, 2009; Fig. 1). Aunque el corredor del río Paraná Medio presenta las características típicas de los sistemas fluviales, varios aspectos del sistema son únicos, como su ubicación continental.

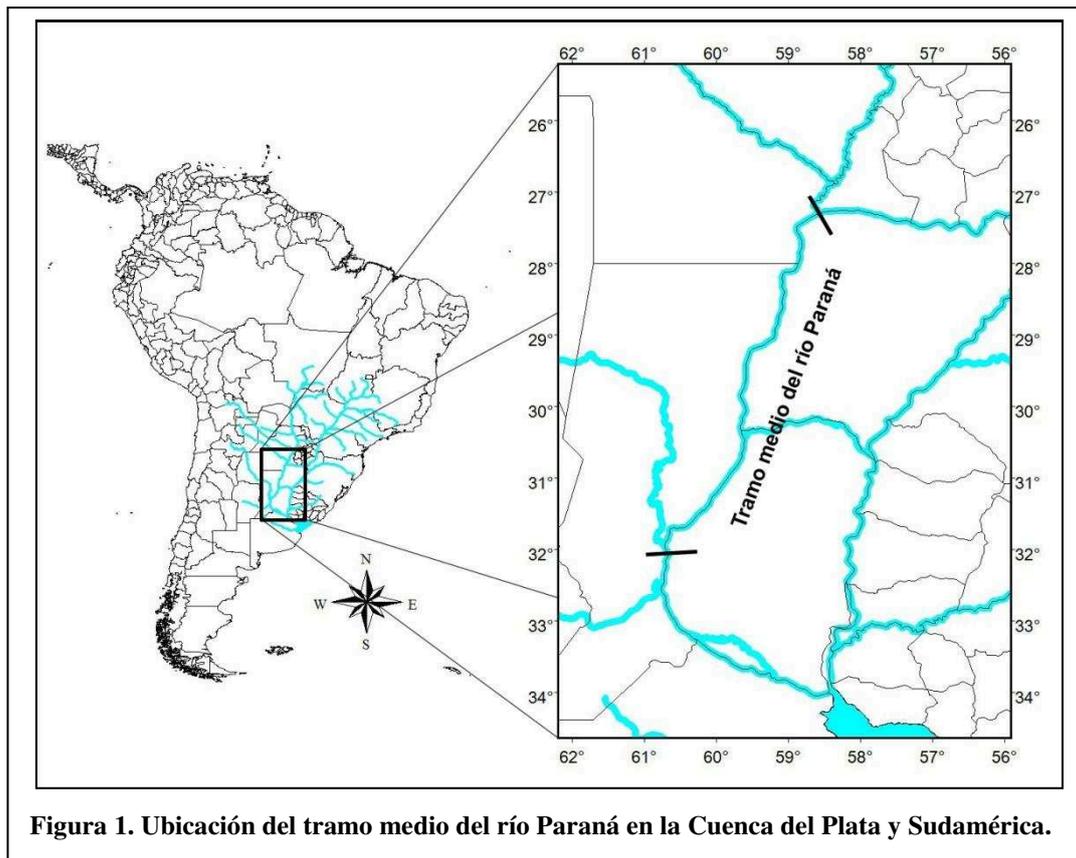


Figura 1. Ubicación del tramo medio del río Paraná en la Cuenca del Plata y Sudamérica.

1.3.1. *Patrones espaciales*

Para el estudio de los factores y procesos que explican los patrones espaciales de los diferentes atributos que caracterizan los ensambles de aves, así como la abundancia y frecuencia de las especies individuales, es útil considerar qué factores propician heterogeneidad y cuáles homogeneidad a lo largo del sistema fluvial del río Paraná Medio. Este marco teórico permite predecir, en términos generales, los patrones resultantes de la influencia predominante de factores biológicos y/o ambientales, locales y/o regionales (laterales o longitudinales), de acuerdo a hipótesis diferentes, aunque no mutuamente excluyentes.

En principio, una de las propiedades más interesantes del corredor ribereño del río Paraná Medio es su orientación regional. El río Paraná Medio discurre predominantemente en sentido nortesur a lo largo de 600 km, atravesando un gradiente latitudinal y climático tendiente a la disminución de la temperatura y de las precipitaciones a medida que aumenta la latitud (Bucher y col., 1993; Iriondo y col., 2007). Desde una perspectiva ecológica, este tramo del río atraviesa dos ecorregiones de tierras altas, Chaco húmedo y Espinal (Burkart y col., 1999; Olson y col., 2001). Estas diferencias debidas a cambios ambientales en la dimensión lateral del corredor fluvial sugieren que el río Paraná Medio no es homogéneo en cuanto a su biodiversidad (i.e., la diversidad de aves es primariamente controlada debido a la influencia lateral del sistema fluvial).

Más allá de estos cambios ambientales en la dimensión lateral, el río Paraná permanece con una estructura y composición única, representando un sistema lineal claramente diferenciado del paisaje que atraviesa. Ésto es resultado de la influencia fluvial y de la conectividad longitudinal de este tipo de sistemas. En principio, el régimen pulsátil es el factor que define la identidad de este sistema, determinando sus propiedades ecológicas internas (Neiff, 1990). Puesto que el régimen pulsátil actúa a lo largo de todo el sistema, puede predecirse que aunque la composición y diversidad de aves a lo largo del sistema varía, ésta no muestra ninguna tendencia regional.

La ausencia de una estructura espacial en la composición de aves a lo largo de la extensión del sistema (e.g., gradiente latitudinal) podría ocurrir si los patrones fuesen controlados por las condiciones ambientales locales. Como es típico de los paisajes ribereños, la planicie de inundación del río Paraná Medio presenta una gran variabilidad ambiental a escala local determinada en gran parte por cambios en la vegetación (Casco y col., 2005a; Marchetti y Aceñolaza, 2011, 2012). Esta heterogeneidad ambiental crea un mosaico de diferentes parches de hábitat que resulta en una alta variación local en la composición de especies dentro de la región (e.g., Chatellenaz, 2005; Iriondo y col., 2007; Ronchi y col., 2010). De acuerdo con ésto, los cambios en los atributos de los ensambles de aves pueden estar relacionados principalmente con las condiciones ambientales locales y no con la ubicación geográfica. Así, la diversidad beta entre diferentes sitios a lo largo del sistema fluvial puede ser conducida por las condiciones ambientales locales (e.g., proporción de agua libre, de vegetación herbácea), siendo la disimilitud entre los ensambles menor entre sitios con condiciones ambientales similares independientemente de la localización geográfica.

Los patrones de mayor similitud de los ensambles de acuerdo a la mayor similitud de las condiciones ambientales pueden ser atribuidos a procesos comunitarios basados en el concepto de nicho ecológico. De acuerdo con ésto, las especies difieren en su habilidad para ocupar diferentes condiciones ambientales (Nekola y White, 1999; Gilbert y Lechowicz, 2004). Por lo tanto, los ambientes similares en distintos sitios del sistema fluvial serán ocupados por un ensamble de especies también similar. Por otra parte, las características ambientales también pueden generar un patrón de cambio latitudinal de la composición de aves si presentan una estructura espacial. Si la similitud ambiental decrece con el incremento de la distancia espacial, los ensambles ubicados de manera más cercana (e.g., dentro de una misma localidad) podrían ser más similares.

Por otra parte, de acuerdo con su ubicación regional, el sistema del río Paraná medio junto a los demás ríos de la cuenca del Plata actúan como corredores biológicos a través del que la biota puede dispersarse (Giraud y Arzamendia, 2004; Nores y col., 2005; Arzamendia y Giraud, 2009), lo que puede reducir la variación de la biodiversidad a lo largo del sistema. En el caso de las aves, esta reducción de la variación espacial de la diversidad puede ser relativamente alta de acuerdo con

la elevada capacidad de dispersión que presenta la clase. De acuerdo con esto, varios estudios han informado que la biota del sistema fluvial del río Paraná, incluidas las aves, presenta una relación muy marcada con aquella de áreas de climas tropicales y subtropicales (Menalled y Adámoli, 1995; Giraudo y Arzamendia, 2004; Arzamendia y Giraudo, 2009). En conjunto, estas características pueden generar homogeneidad en las características ambientales y en los patrones espaciales de la biodiversidad dentro del sistema fluvial del río Paraná.

La dispersión de las especies, por otra parte, puede generar una estructura espacial en los ensambles de aves en el caso de que ésta no sea uniforme a lo largo del sistema fluvial. En principio, de acuerdo con la teoría neutral de la biodiversidad (Hubbell, 2001), la similitud de los ensambles puede decrecer con el incremento de la distancia espacial aún si el ambiente es completamente homogéneo debido a que los organismos tienen una capacidad de dispersión limitada (Soininen y col., 2007).

1.3.2. Patrones temporales

A escala temporal, el sistema fluvial del río Paraná Medio posee características ideales para comprender la dinámica de la biota en sistemas ribereños. Por su ubicación, el sistema fluvial del río Paraná Medio está sujeto a una elevada estacionalidad climática de temperatura y precipitaciones (Giraudo y col. 2007). No obstante, este tramo recibe contribuciones hídricas de baja incidencia a lo largo de su trayectoria puesto que el nivel hidrométrico está controlado por las lluvias que ocurren en las partes altas de la cuenca del Plata de la que forma parte (Antas, 1994; Giacosa y col., 2000). Por lo tanto, no existe una sincronía entre las condiciones climáticas locales (e.g., precipitaciones) y las variaciones hidrológicas del río. Ésto hace al sistema un caso ideal para explorar la importancia relativa de los cambios anuales y estacionales, relacionados mayormente con el clima, y la variación hidrológica del río con respecto a su influencia sobre los cambios temporales de los ensambles de aves.

1.3.3. Antecedentes

Los patrones espacio-temporales de las aves del corredor fluvial del río Paraná han sido documentados en varios estudios pioneros para el área y para este tipo de sistemas. En general, estos estudios se han centrado en establecer la lista de especies de ciertas áreas (Pautasso, 2002; Babarskas y col., 2003; Alonso y Ronchi-Virgolini, 2008), de determinar el uso de hábitat y los aspectos tróficos de las especies (e.g., Beltzer, 1983; Beltzer y col., 2005; Beltzer y col., 2010; Bagnarol y col., 2010; Ducommun y col., 2010; Olguin y col., 2012), la estructura trófica de los ensambles, incluida la agregación de las especies en gremios (Beltzer y col., 2003-04; Cardozo y col., 2008;

Ronchi-Virgolini y col., 2010), así como los patrones espaciales (Rossetti y Giraudo, 2003; Chatellenaz, 2005; Ronchi y col., 2010, 2011) y temporales (Beltzer, 1989; Beltzer y Neiff, 1992, Beltzer y col., 2003-04; Bosisio y Beltzer, 2003-04; Ronchi-Virgolini y col., 2013) a nivel de ensambles locales. Otros estudios han abordado la dispersión de diferentes especies a lo largo de los corredores fluviales de la Cuenca del Plata (Giraudo y Arzamendia, 2004; Nores y col., 2005), así como los patrones de diversidad a lo largo de todo el sistema fluvial utilizando compilaciones de registros dentro de grillas geográficas trazadas sobre mapas (Rabinovich y Rapoport, 1978; Di Giacomo y Contreras, 2002).

Los estudios sobre uso de hábitat de las diferentes especies de aves en el sistema fluvial del río Paraná son aún muy limitados, más aún si se los compara con la gran cantidad de información disponible en el hemisferio norte (e.g., Batt y col., 1992; Weller, 2003). La mayor parte de los estudios han brindado información sobre los aspectos tróficos (e.g., Beltzer, 1983; Beltzer y col., 2005; Beltzer y col., 2010; Bagnarol y col., 2010; Duccomun y col., 2010; Olguin y col., 2012) de aves relacionadas con los ambientes ribereños. No obstante, aspectos como la relación de las especies con la heterogeneidad ambiental del paisaje fluvial son aún muy limitados o inexistentes. Por ejemplo, hasta el momento en ningún caso se ha evaluado la influencia de la composición del paisaje sobre la frecuencia o abundancia de las especies, así como sobre los atributos biológicos de los ensambles

Algunos aportes recientes han documentado la importancia de la heterogeneidad ambiental a escala espacial para los ensambles de aves (Chatellenaz, 2005; Ronchi y col., 2010, 2011). Estos estudios han abordado la importancia de diferentes unidades ambientales como hábitat para diferentes ensambles de aves, y la importancia de esto en la generación de ensambles más diversos a escala del sistema ribereño. Del mismo modo, algunos estudios han descripto los cambios temporales de los ensambles de aves de la planicie de inundación del río Paraná (Beltzer, 1989; Beltzer y Neiff, 1992; Beltzer y col., 2003-04; Bosisio y Beltzer, 2003-04; Ronchi-Virgolini y col., 2013).

En conjunto, los estudios que han abordado la variación espacio-temporal de aves a nivel de ensambles locales dentro del río Paraná Medio han sido realizados en extensiones locales, considerando sólo ciertas localidades individuales dentro del sistema (Chatellenaz, 2005; Ronchi y col., 2010, 2011). Aunque existen estudios que han abordado los cambios regionales a lo largo de toda la extensión del sistema, éstos no han considerado ensambles locales puesto que han sido realizados en base a la compilación de registros dentro de grillas geográficas sobre mapas (Rabinovich y Rapoport, 1975; Di Giacomo y Contreras, 2002). De este modo, aún no existen aportes que hayan abordado la variación de los ensambles locales a largo de toda o gran parte de la extensión del río Paraná Medio, considerando conjuntamente patrones de riqueza y de variables

relacionadas con la abundancia (e.g., diversidad, equitatividad). La escasa documentación de este tipo de patrones se debe mayormente a que los estudios realizados a nivel de ensambles, incluyendo grandes extensiones espaciales y gradientes climáticos, implican grandes dificultades logísticas y prácticas (Stevens y Willig, 2002).

De acuerdo con las aproximaciones más corrientes utilizadas en ecología de comunidades, basadas en estudios mayormente locales, las variaciones de los ensambles de aves dentro del sistema del río Paraná Medio han sido explicadas mediante factores ambientales también locales, como la presencia de diferentes unidades ambientales (Chatellenaz, 2005; Ronchi y col., 2010, 2011, 2013). Al considerar estos mismos estudios en extensiones más amplias, como la del sistema fluvial en conjunto, es necesario incluir además variables regionales como los cambios latitudinales y las diferencias climáticas relacionadas. En este sentido, los ensambles presentes en una determinada localidad pueden ser visualizados como el resultado de la influencia de factores ecológicos locales (e.g., heterogeneidad ambiental), mientras que factores históricos y regionales (e.g., influencia longitudinal o lateral a través de cambios climáticos y ecorregionales en los sistemas fluviales) son responsables del pool regional de especies desde el cual el ensamble local es derivado (Ricklefs, 1987; Wiens y Donoghue, 2004).

1.4. Objetivos

Objetivo General

Conocer las respuestas biológicas de las aves a las variaciones en el clima y/o alteraciones del régimen hidrológico y usos de la tierra a partir de la identificación de los factores y procesos subyacentes a los patrones de cambios espacio-temporales de los ensambles a distintas escalas (extensiones local y regional) en la planicie de inundación del río Paraná Medio.

Objetivos Específicos

1. Estudio a escala local:

- 1.1. Determinar cuali- y cuantitativamente la estructura y composición de ensambles de aves no-paseriformes en ambientes acuáticos a lo largo del tramo medio del río Paraná.
- 1.2. Determinar cuali- y cuantitativamente las variaciones temporales en la estructura y composición de los ensambles de aves a lo largo del tramo medio del río Paraná.
- 1.3. Determinar los factores ambientales que dan cuenta de la variación espacio-temporal de los atributos de los ensambles en extensiones locales.

2. Estudio a escala regional:

- 2.1. Comparar espacio-temporalmente los ensambles de aves ubicados a lo largo de la planicie de inundación del tramo medio del río Paraná.
- 2.2. Determinar los factores ambientales que dan cuenta de la variación espacio-temporal de los atributos de los ensambles a lo largo de la extensión regional del río Paraná Medio.
3. **En el marco de la relación aves - cambios ambientales - actividades antrópicas:**
 - 3.1. Proponer agrupaciones supraespecíficas en base al tipo de asociación de las especies con el ambiente y a sus respuestas a los factores condicionantes de los ensambles.

Conforme a los objetivos mencionados se plantean las siguientes hipótesis

1. Relacionadas con la variación de los ensambles en extensiones locales:

- **Hipótesis 1.1:** La frecuencia de ocurrencia y/o abundancia de las aves acuáticas que obtienen su alimento nadando en la planicie de inundación es mayor cuanto mayor es el nivel hidrométrico del río.

Predicción 1.1.1: las especies de aves acuáticas que obtienen su alimento nadando se relacionan positivamente con el incremento del nivel hidrométrico y de la superficie de agua libre.
- **Hipótesis 1.2:** La frecuencia de ocurrencia y/o abundancia de las aves acuáticas que obtienen su alimento caminando en la planicie de inundación es menor cuanto mayor es el nivel hidrométrico del río.

Predicción 1.2.1: las especies de aves acuáticas que obtienen su alimento caminando se relacionan negativamente con el incremento del nivel hidrométrico.
- **Hipótesis 1.3:** Diferentes especies se encuentran asociadas con diferentes unidades ambientales por lo que un número más alto de éstas puede coexistir localmente cuanto mayor es el número de unidades ambientales.

Predicción 1.3.1: cuanto mayor sea el número de unidades ambientales en cada uno de los sitios de muestreo, más elevados serán los valores de riqueza de aves.

Predicción 1.3.2: la probabilidad de ocurrencia de determinadas especies es mayor cuando están presentes ciertas unidades ambientales.
- **Hipótesis 1.4:** Existen especies cuya dimensión espacial del nicho ecológico incluye paisajes ambientalmente heterogéneos.

Predicción 1.4.1: existirán especies cuya frecuencia se correlacionará positivamente con el número de unidades ambientales presentes en un sitio.

- **Hipótesis 1.5:** la composición de los ensambles varía en función de la composición local del paisaje.

Predicción 1.5.1: aquellos ambientes acuáticos más disímiles en sus características ambientales serán también más disímiles en cuanto a la composición de los ensambles, independientemente de la posición geográfica.

- **Hipótesis 1.6:** La estructura y composición de los ensambles de aves no dependen en forma exclusiva de la composición local del ambiente, sino que existe un efecto relacionado con el contexto del área y de su ubicación en el paisaje.

Predicción 1.6.1: la composición de los ensambles estará relacionada con la composición del paisaje en extensiones mayores a aquellas comprendidas por los conteos de aves.

- **Hipótesis 1.7:** En sistemas fluviales ubicados en latitudes templadas, tanto el pulso de inundación como la estacionalidad climática son factores condicionantes de la variación en la estructura y composición de los ensambles de aves acuáticas y terrestres asociados a las planicies de inundación de los ríos.

Predicción 1.7.1: la variación a lo largo de los muestreos sucesivos de la estructura y composición de los ensambles de aves se correlacionarán con los niveles del río.

Predicción 1.7.2: la variación a lo largo de los muestreos sucesivos de la riqueza, abundancia y composición de los ensambles de aves se relacionarán con las variaciones de la temperatura a lo largo del año.

- **Hipótesis 1.8.** Niveles hidrométricos que inundan la planicie de inundación reducen temporalmente la heterogeneidad ambiental y por tanto la disponibilidad de nichos y la riqueza de aves.

Predicción 1.8.1: niveles hidrométricos relativamente elevados se asociarán con valores relativamente bajos de diversidad de aves no-paseriformes.

Predicción 1.8.2: niveles hidrométricos relativamente elevados se asociarán con valores relativamente bajos de número de UVAs.

2. **Relacionados con la variación de los ensambles a lo largo de la extensión regional del sistema:**

- **Hipótesis 2.1:** La biota del tramo medio del río Paraná varía en función del gradiente climático que atraviesa este sistema fluvial.

Predicción 2.1.1: existirá un decrecimiento de la diversidad y la abundancia de los ensambles de aves con el incremento de la latitud.

- **Hipótesis 2.2:** Las características ambientales y biológicas del sistema fluvial del río Paraná Medio varían en función de las diferentes ecorregiones de tierras altas que atraviesa este tramo del río.

Predicción 2.2.1: la composición de los ensambles de aves del río Paraná Medio variarán en función de las ecorregiones de tierras altas que atraviesa este sistema fluvial (i.e., control lateral de la composición de aves en función de las ecorregiones Chaco Húmedo y Espinal circundantes).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

El área de estudio abarcó el tramo medio del río Paraná (Fig. 1), un extenso sistema río-planicie de inundación que transcurre a lo largo de 600 km en dirección norte-sur (Iriondo y col. 2007; Benzaquén, 2013). Este corredor fluvial se inicia en la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay (27° 17'S – 58° 38'O) y se extiende hasta el comienzo del Delta del río Paraná (32° 04'S - 60° 38'O; Giraudo y Arzamendia, 2004). El río Paraná forma parte de la Cuenca del Plata, la segunda cuenca más importante de Sudamérica y uno de los diez sistemas fluviales más importantes del mundo, abarcando una superficie de 3.100.000 km² (Bonetto, 1986; Paoli y col., 2000; Marcheti y Aceñolaza, 2012). En contraste a las otras cuencas más importantes de Sudamérica, la del río Amazonas y el río Orinoco, los principales ríos de la Cuenca del Plata, como el río Paraná y el río Uruguay, fluyen en sentido norte-sur desde latitudes tropicales hasta latitudes subtropicales-templadas (37° S), desembocando en el río de la Plata (Menalled y Adámoli, 1995; Giraudo y Arzamendia, 2004; Arzamendia y Giraudo, 2009).

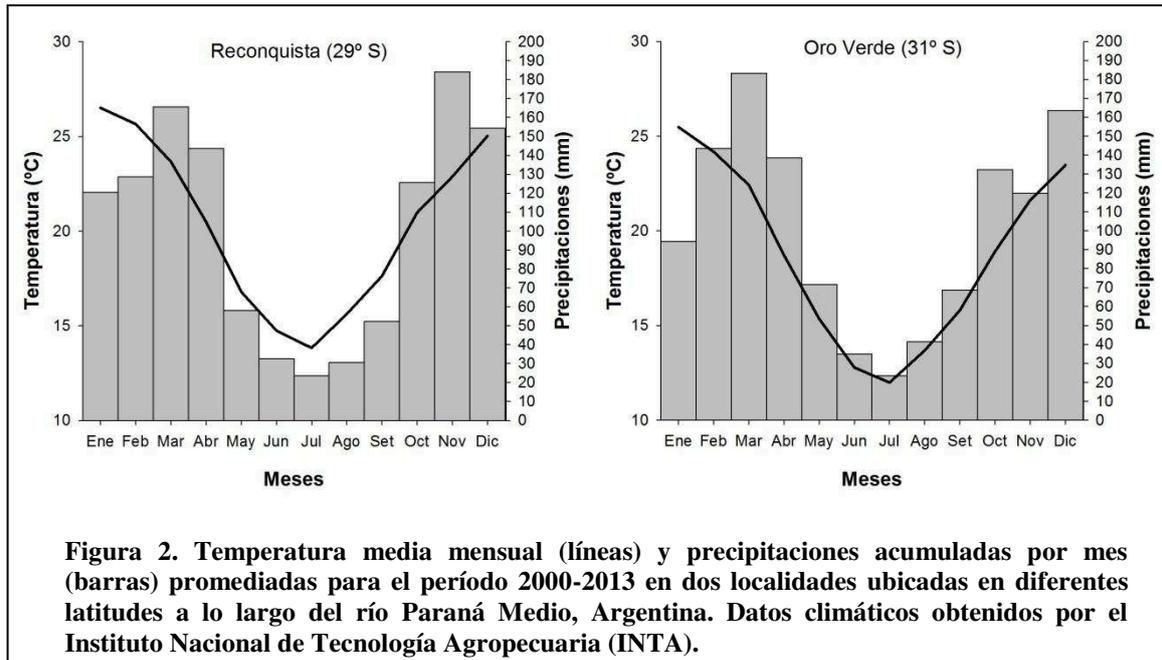
El régimen hidrológico del río Paraná Medio, si bien está alterado por el conjunto de represas construidas en la alta cuenca, presenta igualmente un complejo patrón de crecidas estacionales (Paoli y Cacik, 2000). Mediante el análisis de series históricas es posible encontrar un pico principal de crecida en la primavera tardía y en el verano (meses de febrero y marzo), en respuesta al régimen de precipitaciones que ocurre en el Alto río Paraná, y un pico secundario en el otoño debido a la influencia del río Paraguay y ocasionales crecidas provenientes del río Iguazú (Baigún y col., 2005). Los caudales más bajos suelen darse entre los meses de agosto y setiembre (Giacosa y col., 2000). Aún así, el régimen hidrológico del río Paraná Medio es poco predecible, con baja recurrencia de pulsos y magnitud muy variable de limno- y potamofases (Neiff, 1990). Las lluvias que se producen en las cuencas de aporte del Alto río Paraná, río Iguazú y río Paraguay son las causantes directas de las crecidas en el tramo medio del río Paraná, mientras que los aportes dentro de la extensión de este tramo presentan una baja incidencia. Los bajos aportes dentro de la extensión de este tramo se deben fundamentalmente al régimen de precipitaciones y al aporte de los afluentes que éste recibe. Estos últimos son en su mayor proporción sistemas lóticos típicamente de llanura con gran capacidad de almacenamiento superficial y baja escorrentía. De este modo, el régimen hidrológico del río Paraná Medio está determinado principalmente por los aportes provenientes aguas arriba ya que en todo el tramo los afluentes laterales incrementan sólo un 5% el caudal total (Giacosa y col., 2000).

El río Paraná Medio desarrolla una amplia planicie de inundación que oscila entre 13 y 21 km de ancho (Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Baigún y col., 2005). La planicie de inundación es un

ecosistema muy complejo conformado por dos grupos principales de unidades geomorfológicas, una de estas conectada directamente al canal principal y la otra formada o influenciada por los tributarios (Iriondo, 2007). La planicie de inundación está compuesta de cauces secundarios e islas que se desplazan dependiendo del balance erosión-deposición de sedimentos que genera el río (Baigún y col., 2005). Las islas presentan un gradiente topográfico que va desde los sectores topográficamente más elevados, los que están presentes principalmente en los márgenes y están dominados por bosques, a las áreas más bajas presentes en el interior, las cuales son dominadas por plantas herbáceas y arbustivas, y en la que están presentes cuerpos de agua lénticos con vegetación palustre y flotante (Tur y Orellana, 1970; Manzy y Fritschy, 1978; Sabattini y Lallana, 2007; Marcheti y Aceñolaza, 2012). Los cuerpos de agua, tanto lóticos como lénticos, conforman un mosaico heterogéneo de diferentes superficies y formas de acuerdo a la dinámica variable de los procesos fluviales y a la evolución a corto y largo plazo de las diferentes porciones de la planicie de inundación (Paira y Drago, 2007). Los cursos secundarios tienen profundidades que van desde sectores playos hasta pozones profundos de 5 a 15 m (Marchese y col., 2002) mientras que las lagunas del interior de las islas, por otra parte, presentan profundidades que no exceden los 5 metros (Baigún y col., 2005).

El clima del tramo medio del río Paraná varía latitudinalmente siendo subtropical-húmedo en la parte norte, con temperaturas y precipitaciones anuales medias de 21°C y 1100 mm (Cáceres, 1980); y templado-húmedo en la parte sur (Iriondo y Paira, 2007), con temperaturas y precipitaciones anuales medias de 19°C y 900 mm, respectivamente (Rojas y Saluso, 1987).

El clima presenta una marcada estacionalidad intra-anual, con periodos primavero-estivales más cálidos y con mayor cantidad de precipitaciones, mientras que la menor cantidad de precipitaciones ocurren durante los meses invernales (Fig. 2). Del mismo modo, existen variaciones climáticas inter- y pluri-anales relacionadas con procesos regionales (e.g., ENSO, Boulanger y col. 2005, Iriondo y Paira, 2007). No obstante, el inmenso volumen de agua que fluye en dirección norte-sur a lo largo del Paraná y otros ríos de la Cuenca del Plata transporta una cantidad significativa de calor desde los trópicos a la región templada, generando efectos climáticos locales tales como una alta humedad ambiental y una mitigación de las fluctuaciones diarias y estacionales extremas de la temperatura (Menalled y Adámoli, 1995; Iriondo y col, 2007).



De acuerdo con diferentes autores, el tramo medio del río Paraná es incluido en la ecorregión Delta e islas del Paraná (Burkart y col., 1999; Bó, 2006), o bien en la ecorregión Sabanas inundables del río Paraná (Olson y col., 2001). Desde una perspectiva fitogeográfica, el tramo medio del río Paraná es incluido en la Provincia Fitogeográfica Paranaense (Cabrera, 1994) debido a la influencia de la selva misionera o paranaense. Además, la biota del tramo medio del río Paraná recibe influencias de la selva amazónica y del Pantanal (principalmente en el norte) y de otros tipos de vegetación con las que limita en su recorrido (Giraud y Arzamendia, 2004; Giraud, 2008). A lo largo de su trayectoria, el río Paraná Medio limita principalmente con dos ecorregiones: el Chaco Húmedo y el Espinal, las que difieren en clima, suelos, flora y fisonomía de la vegetación (Burkart y col. 1999; Olson y col., 2001). La ecorregión del Chaco Húmedo es dominada por bosques xerófitos semi-decíduos, palmares, sabanas y estepas halófitas (Cabrera, 1994). La Ecorregión del Espinal es dominada por bosques xerófitos similares a los del Chaco Húmedo aunque de menor altura y sin especies arbóreas del género *Schinopsis*. El Espinal es un área transicional entre las ecorregiones Chaqueña y Pampeana en la que los pastizales comienzan a reemplazar a los bosques. Tanto el Chaco Húmedo como el Espinal han sido modificados extensivamente por la agricultura y el uso ganadero.

2.2. Diseño y método de muestreo

2.2.1. Técnica de muestreo

Los muestreos de aves fueron realizados mediante la técnica de puntos de conteo (Ralph y col., 1996; Ordano, 1999; Huff y col., 2000, Sutherland y col., 2004). Esta técnica fue seleccionada en función del tipo de ambiente estudiado y de los objetivos del estudio. El uso de puntos de conteo permitió incluir sitios de muestreo en paisajes separados espacialmente en lugar de utilizar un mayor esfuerzo de muestreo en cada sitio (e.g., conteos de mayor duración a través de transectas).

Los puntos de conteo fueron muestreados 16 veces durante dos años (2011-13, dos muestreos por estación separados por 45 días, cuatro estaciones por año). Durante los conteos se registraron todas las aves no-paseriformes oídas y vistas, utilizando binoculares 8-16 X 40, que realizaron algún tipo de uso de hábitat dentro de un radio de 200 metros y durante 10 minutos (Hamel y col., 1996; Ralph y col. 1996; Dettmers y col., 1999; Drapeau y col., 1999; Ordano, 1999). Todas las aves que abandonaron el área dentro del radio de conteo durante el traslado del observador al centro del punto fueron incluidas en los registros (Sutherland y col., 2004). Adicionalmente en cada punto de conteo se registró la hora de llegada y la temperatura ambiental mediante un termómetro digital.

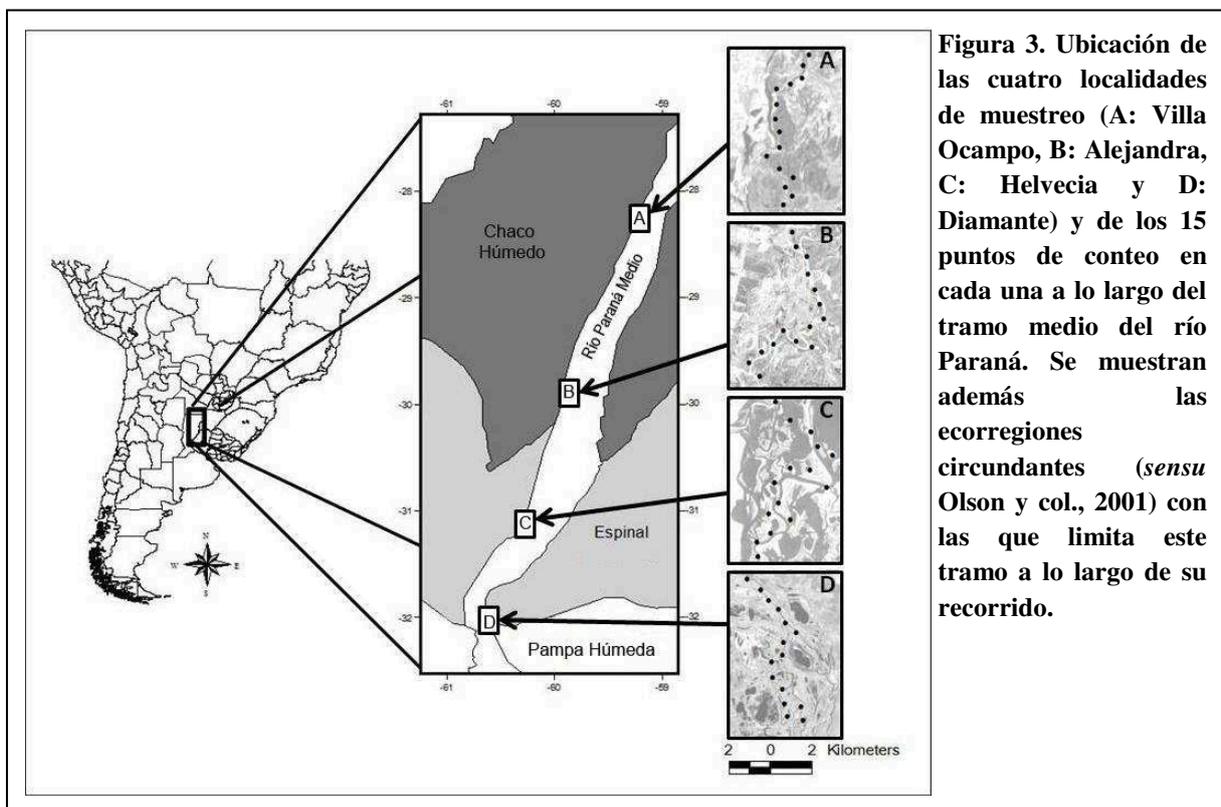
Las probabilidades de detectar las especies mediante el tipo de muestreo utilizado pueden variar en función del momento del día, el observador y/o el hábitat. En todos los casos, los conteos empezaron al amanecer y continuaron hasta cuatro horas después, siendo éste un período de gran estabilidad en términos de detección de aves (Robbins, 1981; Ralph y col., 1996; Ordano, 1999; Huff y col., 2000). Aún así, el orden de recorrida de los puntos dentro de cada localidad (norte-sur *versus* sur-norte) se alternó entre muestreos para reducir el sesgo proporcionado por la actividad de las aves y hora del día (Verner y Milne, 1989). Los muestreos fueron realizados siempre por el mismo observador bajo condiciones climáticas favorables para la observación de este grupo, excluyendo días de lluvia y/o viento.

Las diferencias en la detectabilidad pueden afectar las comparaciones entre especies (e.g., las diferencias en la abundancia relativa pueden ser debidas en realidad a diferencias de detectabilidad entre especies con mayor o menor frecuencia de vocalizaciones) y entre tratamientos (e.g., variaciones en la abundancia de los ensambles entre sitios con mayor y menor cobertura arbustiva puesto que ésta afecta la visibilidad; Wintle y col., 2004). En este estudio se utilizó un radio relativamente amplio debido a que los muestreos fueron realizados en ambientes abiertos con buena visibilidad, y estuvieron focalizados en aves no-paseriformes, las que son mayormente de gran tamaño y por tanto, detectables en distancias amplias. Además, la repetición temporal de los muestreos (16 visitas por punto en este estudio) incrementó la probabilidad de detectar las especies presentes en un punto dado (MacKenzie y col., 2002; Gu y Swihart, 2004). La distancia de cada

detección, no obstante, fue registrada mediante el uso de un distanciómetro, lo que permitió considerar radios de menor distancia (e.g., 100 m) para reducir al mínimo las diferencias de detectabilidad en algunos análisis. De este modo, se utilizaron datos basados en radios de 100 m en aquellos análisis que involucraron comparaciones entre puntos de conteo individuales (e.g., efecto de la composición del paisaje) y entre especies (e.g., análisis especie-específicas).

2.2.2. Localización de los sitios de muestreo

Para la realización de los muestreos se seleccionaron cuatro sectores (A, B, C y D) separados por al menos 125 km correspondientes a cuatro localidades de referencia (Villa Ocampo, Alejandra, Helvecia y Diamante, respectivamente) distribuidas de manera relativamente equidistante y abarcativa a lo largo de la extensión del río Paraná Medio (Fig. 3). La elección de estas localidades de muestreo permitió representar latitudinalmente el gradiente climático del tramo medio del río Paraná como así también sectores en los que convergen diferentes ecorregiones de tierras altas: dos sectores en la porción del tramo que converge con la ecorregión del Chaco Húmedo y dos sectores en la porción que converge con la ecorregión del Espinal (Fig. 3). Los sectores de muestreo fueron ubicados en la porción distal, con respecto al cauce principal del río, de la planicie de inundación del río Paraná Medio. Los sectores representaron así el paisaje típico de la planicie de inundación compuesto de cauces secundarios e islas estacionalmente inundables.



Dentro de cada sector se ubicaron 15 puntos de conteo a lo largo de cursos de agua secundarios de la planicie de inundación para asegurar la accesibilidad bajo diferentes condiciones hidrológicas del río. Los cursos de agua navegables seleccionados presentaron una orientación norte-sur predominante en todos los casos, y representaron la parte distal, con respecto al cauce principal del río, de la planicie de inundación. La localización del primer punto de muestreo en cada localidad fue determinada por la disponibilidad de zonas en las que fuera posible ingresar los botes al agua desde tierra, y en las que existieran vías navegables que hiciesen posible el ingreso hasta los cursos de agua seleccionados, puesto que para las recorridas de muestreo se utilizaron botes a motor. Una vez alcanzada la isla en la que se ubicaron los puntos de conteo el observador descendió y se aproximó caminando hasta éste. No obstante, en periodos de aguas altas se requirió en algunos casos ingresar hasta el punto mismo en embarcación, lo cual se realizó a baja velocidad y a remo, y los conteos fueron realizados desde el bote.

Para la distribución de los puntos de conteo en cada localidad se utilizó el método de muestreo regular, procurando mantener distancias uniformes entre los puntos de conteo (Gregory y col., 2004). Para reducir costos operacionales, el primer punto de conteo de cada localidad fue ubicado arbitraria y aproximadamente en la misma latitud de las zonas en las que el bote pudo ser descendido en el agua. Los puntos restantes fueron luego ubicados cada 800 metros (esta distancia incluye los radios de conteo, por lo que la separación real entre puntos fue de al menos 400 metros) a uno de los lados del curso de agua, predominantemente en dirección norte-sur. Esta distancia supera la separación mínima recomendada para los muestreos de aves mediante puntos de conteo (Reynolds y col., 1980; Blondel y col., 1981; Ralph y col., 1996; Sieving, 2000) y permitió el análisis de la influencia de la configuración del paisaje. En algunos casos, no obstante, no existieron áreas accesibles para establecer los puntos de conteo (e.g., donde las orillas del curso de agua estaban cubiertas con bosques ribereños muy densos o donde la extensión de los ambientes era insuficiente). En esos casos se incrementó la distancia entre puntos hasta localizar áreas accesibles y/o adecuadas.

2.2.3. *Ambientes de muestreo*

Los puntos fueron ubicados en las porciones más bajas de las islas, en las que están presentes ambientes acuáticos conformados por la presencia de lagunas con vegetación flotante y arraigada, y por herbazales y arbustales adyacentes. Estos ambientes están dominados por plantas herbáceas y arbustivas que pueden tolerar los suelos con exceso hídrico debido a la presencia permanente (cuerpos de agua) o periódica (áreas intermedias) de agua, de acuerdo a la altura topográfica de la planicie y a la influencia del pulso hidrológico (Sabattini y Lallana, 2007). Los cuerpos de agua y sus bordes están dominados por plantas herbáceas (e.g., *Panicum elephantipes*, *Sagittaria montevidensis*)

y arbustos (e.g., *Solanum glaucophyllum*, *Sesbania virgata*). Varias especies de plantas flotantes (e.g., *Eichhornia* spp., *Pistia stratiotes* y *Salvinia* spp.) están presentes sobre los cuerpos de agua. Las áreas intermedias están dominadas por *Panicum prionitis*. Existen además individuos aislados de especies arbóreas tales como *Acacia caven*, *Sapium haemospermum* y *Albizia inundata*. Para muestrear específicamente sobre este tipo de ambientes los puntos fueron ubicados en sitios donde la extensión abarcada por el radio de conteo incluya sólo este tipo de ambientes, excluyendo áreas de extensión reducida por la presencia de bosques o sistemas lóticos.

2.3. Descripción del paisaje

Para el abordaje de los efectos de la heterogeneidad ambiental sobre los ensambles y especies de aves se realizó una descripción de la composición del paisaje para evaluar la influencia de los cambios relativos en las proporciones de los diferentes tipos de parches en el paisaje (Dunning y col., 1992).

Para la descripción de la composición del paisaje se utilizaron dos métodos: 1) descripción *in situ*, durante los muestreos de aves; 2) descripción remota, mediante análisis de imágenes satelitales.

2.3.1. Descripción *in situ*

La descripción *in situ* del paisaje fue realizada estimando visualmente la proporción de ocho unidades ambientales determinadas previamente dentro de un radio de 200 metros alrededor de cada punto de conteo. Las variaciones de altura topográficas dentro de las planicies de inundación producen diferentes patrones de conectividad con la dinámica hídrica, resultando en un mosaico diverso de parches ambientales con fisonomías diferentes aún en extensiones reducidas (e.g., dentro del radio de los puntos de conteo; Ward y col., 2002). De acuerdo con ésto, 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*). Por lo tanto, no se diferenció entre influencias fisonómicas y florísticas sobre los ensambles de aves, sino que se informan efectos generales de la heterogeneidad ambiental.

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 *in situ* del paisaje fueron: 1) agua libre, caracterizada por la presencia de cuerpos de agua o porciones de éstos 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) herbazal palustre, caracterizada por la presencia de hierbas palustres tales como *Juncus* sp., *Poligonum* spp., *Enydra anagallis*, *Ludwigia* spp., *Pontederia cordata*, *Cyperus* spp. y *Sagittaria montevidensis* que se encuentran en los márgenes de los cuerpos de agua; 4) pajonal, caracterizada por la presencia de matas de *Panicum prionitis*; 5) arbustal, caracterizada por la presencia de arbustos tales como *Sesbania virgata* y *Solanum glaucophyllum*; 6) playa, conformadas por suelo desnudo barroso o arenoso a orillas de los cuerpos de agua; 7) pastizal degradado, caracterizada por zonas de hierbas de muy baja altura por el pastoreo continuo del ganado; y 8) 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*. Cada uno de los puntos de conteo contuvo unas pocas o varias de estas unidades ambientales, de acuerdo con la elevada heterogeneidad ambiental de los humedales de la planicie de inundación (Fig. 4).

La proporción relativa de cada una de estas unidades ambientales fue estimada visualmente luego de finalizado el muestreo de aves en cada punto, utilizando algunos minutos adicionales. Se utilizó un distanciómetro para mejorar la precisión de estas estimaciones, calculando los límites incluidos dentro del radio de los puntos de conteo de manera más precisa. Se utilizó solamente una estimación de la proporción relativa de cada unidad de vegetación y ambiente puesto que se consideró que este nivel de precisión es suficiente para los objetivos por el cual los datos fueron recolectados (i.e., es poco probable que variaciones reducidas del tamaño de los parches de UVAs se asocien con cambios importantes en la presencia y abundancia de las aves). Además, este tipo de estimación de la superficie de UVAs resultó relativamente rápido y adecuado en términos de logística de muestreo.

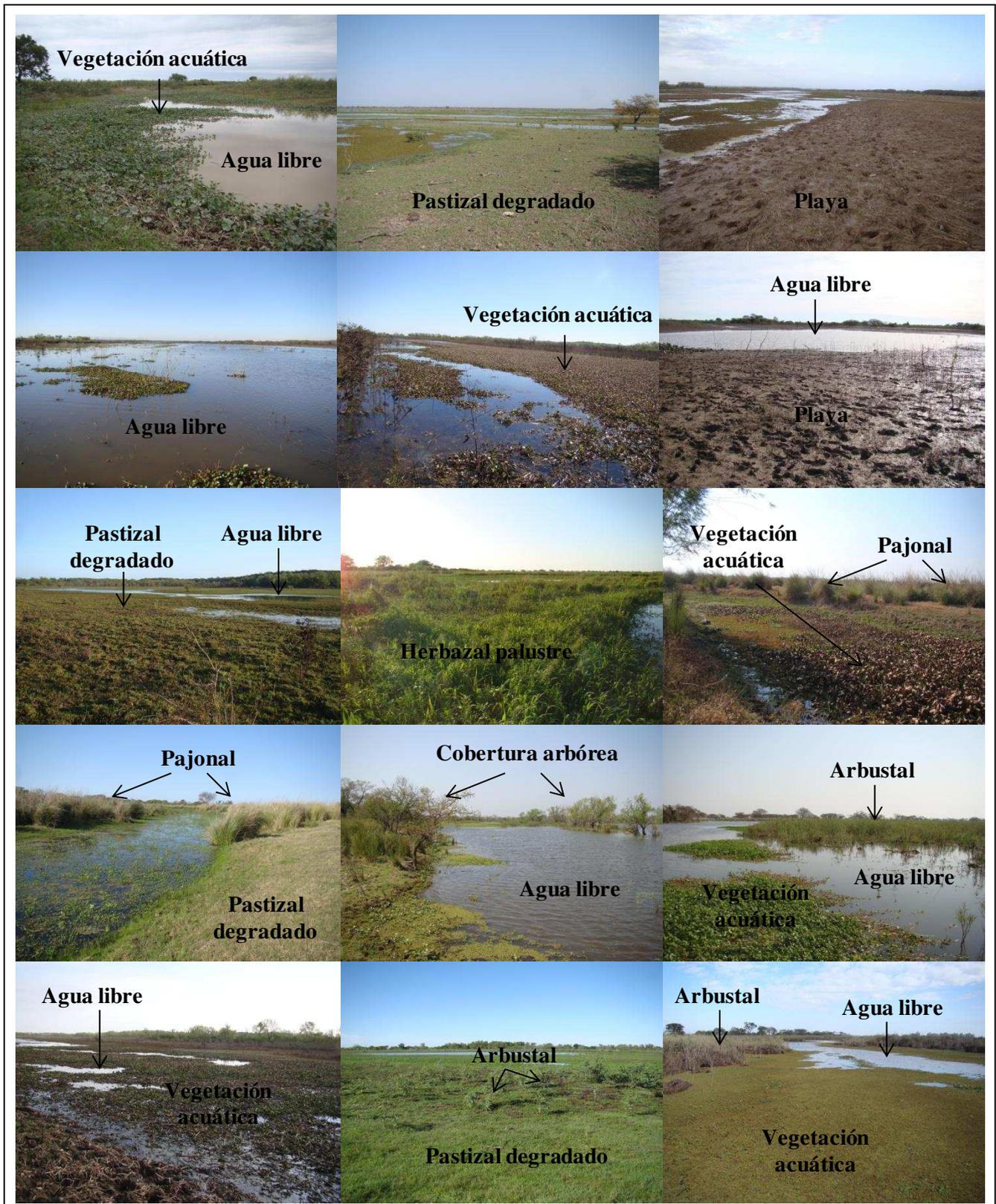


Figura 4. Fotografías de los ambientes en los que se realizaron los muestreos de aves en las que se observan las diferentes unidades ambientales que componen los sitios de muestreo.

2.3.2. Descripción remota

La descripción remota del paisaje fue abordada mediante la construcción de un sistema de información geográfico (SIG). De las imágenes disponibles, se optó por utilizar aquellas provenientes del satélite ResourceSat-1 (LissIII), las que poseen una resolución espacial relativamente alta, de 23,5 m, y una resolución espectral de cuatro bandas correspondientes a las porciones verde (0,52-0,59 μm), roja (0,62-0,68 μm), infrarrojo cercano (0,77-0,86 μm) e infrarrojo medio (1,55-1,70 μm) del espectro electromagnético. Esta resolución espectral incluye las bandas corrientemente utilizadas para la clasificación de las imágenes satelitales de acuerdo a unidades ambientales definidas principalmente por diferencias en las características de la vegetación (Adam y col., 2010).

Se seleccionaron cuatro imágenes satelitales capturadas el mismo día por el satélite (21 de enero de 2013) para describir la composición del paisaje en cada una de las cuatro localidades. Estas imágenes se correspondieron en todos los casos con niveles hidrométricos de valores intermedios (el nivel hidrométrico del río Paraná fue de 3,4 m; 3,6 m; 3,5 m y 3,3 m en los puertos de Bella Vista, Esquina, Hernandarias y Diamante, respectivamente). De este modo, la descripción del paisaje fue realizada en un período intermedio de niveles hidrométricos, excluyendo las fases de aguas bajas y de aguas altas.

En primer término, se realizó un recorte sobre las imágenes satelitales mediante el programa informático Suri Pluma v1.1, de modo de acotar su superficie al área de estudio en cada una de las cuatro localidades. En segundo término, se realizó una corrección geométrica de las imágenes. Para ésto, se utilizó una imagen Landsat 7 (ETM+) ya georeferenciada, obtenida del sitio de internet del Servicio Geológico de los Estados Unidos (USGS). A partir de esta, utilizándola como referencia para la ubicación de puntos de control, fueron georeferenciadas las demás imágenes satelitales, utilizando el programa ArcView Gis 3.2.

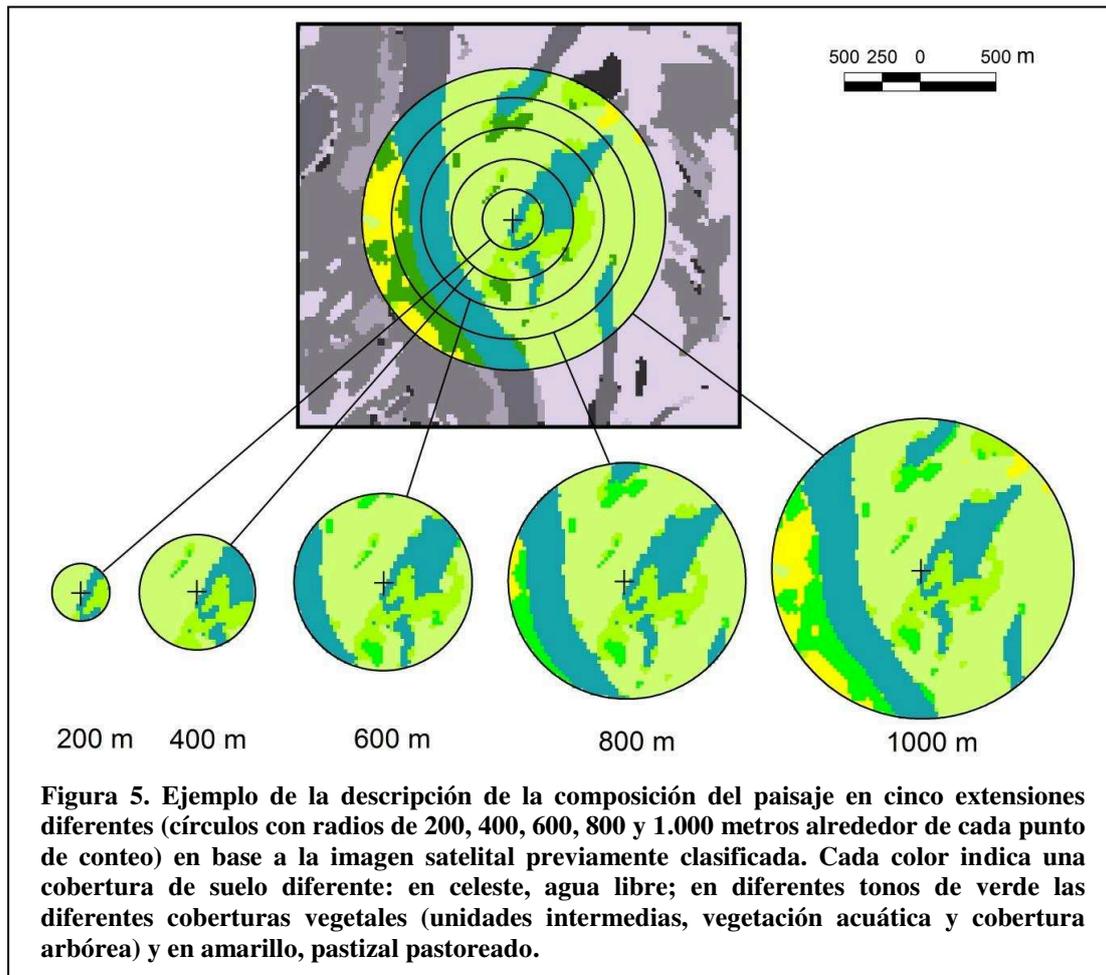
En tercer término se realizó una clasificación de las imágenes satelitales para diferenciar las diferentes unidades ambientales que componen el paisaje (Tabla 1). Para ésto se siguieron los procedimientos de clasificación supervisada en el programa informático LEOWorks 3.0, estableciendo manualmente la identificación de los diferentes parches ambientales de acuerdo a las características de reflectancia, forma y tamaño. Para mejorar la fotointerpretación de las imágenes, se aplicaron diferentes combinaciones de las bandas espectrales y técnicas digitales de realce hasta lograr un nivel de definición que permitió distinguir la composición del paisaje (Lillesand y Kiefer, 2000). La clasificación supervisada supone un conocimiento previo del territorio, de la cantidad, calidad y distribución espacial de las categorías ambientales presentes, lo que permite seleccionar las muestras que representan tales categorías (Chuvieco, 1993). Por lo tanto, para la clasificación de las

imágenes satelitales se utilizó información obtenida *in situ*, incluyendo unidades ambientales reconocidas y georreferenciadas en el campo. Puesto que la identificación de los parches ambientales en humedales es especialmente compleja (Adam y col., 2010) y que el uso de sensores ópticos de resolución espacial media, como el del satélite ResourceSat-1, sólo permite identificar los rasgos estructurales dominantes del paisaje, como grupos fisonómicos dominantes (Salvia y col., 2007), se utilizaron categorías ambientales amplias, separando principalmente grandes unidades de vegetación. Estas unidades estuvieron basadas en los estudios previos de Aceñolaza y col. (2005) y Marchetti y Aceñolaza (2005) en la planicie de inundación del río Paraná y fueron: Bosques; Agua libre; Vegetación acuática, Unidades intermedias, Pastizal degradado y Banco de arena. Estas categorías se correspondieron aproximadamente con las categorías definidas en la clasificación *in situ*, con excepción de las categorías vegetación y acuática y unidades intermedias, las que incluyeron más de una UVA (Tabla 1). Todas las clasificaciones fueron realizadas utilizando el criterio de máxima verosimilitud con un valor umbral del 5%.

Tabla 1. Correspondencias entre las unidades de vegetación y ambiente (UVAs) descritas *in situ* y las unidades de paisaje descritas de manera remota.

Categorías <i>In situ</i>	Categorías remotas
Agua libre	Agua libre
Vegetación acuática	
Herbazal palustre	Vegetación acuática
Pajonal	
Arbustal	Unidades intermedias
Playa	Banco de arena
Pastizal degradado	Pastizal degradado
Cobertura arbórea	Cobertura arbórea

Una vez obtenidas las imágenes clasificadas, se calculó la superficie de cada una de las unidades ambientales dentro de radios de 200, 400, 600, 800 y 1.000 m alrededor de cada uno de los puntos de conteo (Fig. 5). Este cálculo fue realizado mediante el programa informático Arc Map 9.3 directamente sobre las imágenes raster, sumando las superficies de cada uno de los pixeles clasificados dentro de una misma unidad ambiental, de modo de determinar la superficie total de estas dentro de cada uno de los radios considerados.



2.4. Descripción del pulso hidrológico

Las alturas hidrométricas diarias del río Paraná para el área de estudio fueron obtenidas en base a los registros de cuatro puertos cercanos a cada una de las localidades de muestreo: Puerto Bella Vista, correspondiente a la localidad de Villa Ocampo (i.e., localidad A), Puerto Esquina, correspondiente a la localidad de Alejandra (i.e., localidad B), Puerto Hernandarias, correspondiente a la localidad de Helvecia (i.e., localidad C) y Puerto Diamante, correspondiente a la localidad de Diamante (i.e., localidad D). Esta información fue brindada por el Centro de Informaciones Meteorológicas “Lic. Enrique Rodríguez” de la Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas (UNL).

Se realizó una estimación de las cotas de inundación (i.e., nivel hidrométrico del río registrado en el puerto local en el que un determinado punto de la planicie de inundación se inunda) de cada uno de los puntos de conteo. Para realizar estos cálculos se estimó la altura topográfica en metros sobre el nivel del mar de cada punto de conteo mediante las alturas topográficas que brinda el programa Google Earth. Puesto que estas medidas son estimaciones en función de sistemas teóricos de referencia, se utilizó un modelo de regresión para corregirlas. Para estimar los parámetros de este modelo se realizó una regresión utilizando las alturas brindadas por Google Earth como variable

predictora de la altura topográfica de 60 puntos para los que se disponía de medidas obtenidas *in situ* extraídas de cartas geográficas del Instituto Geográfico Nacional de la República de Argentina. En función de este análisis de regresión, que presentó un coeficiente de determinación de 0,92, se calcularon los parámetros del modelo (i.e., intercepta y pendiente) para realizar las correcciones de las alturas topográficas brindadas por Google Earth. Para obtener las cotas de inundación, las alturas topográficas de cada punto de conteo fueron sustraídas al nivel hidrométrico correspondiente a los cero metros sobre el nivel del mar de cada uno de los cuatro puertos. Para poner a prueba su precisión, se identificó las fechas en que los puntos deberían estar teóricamente inundados, de acuerdo con el modelo, y se lo constató con lo observado en campo para estas fechas durante los muestreos.

Las cotas de inundación fueron utilizadas para calcular el número de pulsos de inundación por punto (i.e., número de veces en que un determinado punto es inundado por el río durante un período de tiempo dado; Neiff, 1999) y compararlo entre localidades. Para ésto, se utilizaron las series hidrológicas del río Paraná desde el año 2000 al año 2013 de cada uno de los puertos. El número pulsos de inundación por punto a lo largo de la serie hidrológica fue calculado mediante el programa PULSO (Neiff y Poi de Neiff, 2001; Casco y col., 2005b).

2.5. Análisis de datos

2.5.1. Análisis de los ensambles de aves

La taxonomía de las especies siguió la clasificación adoptada por la Unión de Ornitólogos Americanos (Remsen y col., 2014). Para la determinación del estatus de residencia de las especies se siguió a Fandiño y 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 pasando el período otoño-invernal fuera del país.

Las especies fueron clasificadas de acuerdo al grado de dependencia con los humedales (Apéndice I). Para ésto, se consideraron las categorías de 1) aves estrictamente asociadas a ambientes acuáticos, incluyendo a aquellas especies que dependen de la existencia de humedales para estar presentes en un área determinada, y 2) aves generalistas de hábitat que utilizan de manera oportunista los ambientes acuáticos, estando también presentes en áreas en las que no existen humedales.

Cada una de las especies registradas fue asignada a uno de tres grupos, definidos en función de las formas de obtención del alimento de acuerdo con Beltzer y Neiff (1992); Beltzer (2003) y

Ronchi-Virgolini y col. (2008): 1) especies que detectan y obtienen su alimento nadando y/o buceando; 2) especies que detectan y obtienen su alimento caminando en las playas, aguas de poca profundidad u otros ambientes y 3) especies que detectan su alimento desde el aire o perchas.

Para evaluar el esfuerzo de muestreo en toda el área de estudio y en cada una de las localidades se utilizaron curvas de rarefacción basada en muestras (Gotelli y Colwell, 2001), utilizando 100 corridas aleatorias para el reordenamiento de las muestras. Adicionalmente, se calcularon estimadores no-paramétricos de la riqueza de especies para evaluar la completitud del número de especies registrado (Magurran, 2004; Colwell, 2006). Los estimadores calculados fueron: 1) estimador de cobertura basado en abundancias (ACE), el cual se basa en las abundancias de las especies que presentan entre 1 y 10 individuos registrados; 2) estimador de cobertura basado en incidencias (ICE), el cual focaliza sobre las especies que están presentes en menos de 10 muestras; 3) Jackknife de primer orden (Jack1), el cual emplea el número de especies que ocurren solamente en una muestra y utiliza técnicas de remuestreo; 4) Jackknife de segundo orden (Jack2), el cual tiene en cuenta el número de especies encontradas solamente en una o dos muestras y se basa en técnicas de remuestreo; 5) estimador Bootstrap, el cual se basa en datos de incidencia y en técnicas de remuestreo. El cálculo de las curvas de rarefacción y de los estimadores no-paramétricos de la riqueza de especies fueron realizados mediante el programa estadístico EstimateS (Colwell, 2006).

El número total de especies registradas, obtenido mediante la combinación de los 15 puntos de conteo y las 16 repeticiones temporales, fue comparado entre localidades mediante el cálculo de los intervalos de confianza del 95% de este parámetro. El cálculo de estos intervalos asume que el número total de especies en una combinación de muestras (240 por localidad en este estudio) es medido con cierto margen de error, lo que permite derivar un estimador de la varianza y de los intervalos de confianza (Colwell y col., 2004). La no-superposición de los intervalos de confianza indica diferencias estadísticamente significativas, aunque el método es considerado conservativo con respecto a los intervalos originales (Colwell y col., 2004). Este análisis fue implementado mediante el programa EstimateS versión 8.2.0 (Colwell, 2006).

Para las comparaciones de la riqueza se utilizó además la técnica de rarefacción para controlar por diferencias en el número de individuos al comparar la riqueza total entre localidades. Esta técnica fue utilizada puesto que, a pesar de que la superficie y tiempo de conteos fueron estandarizadas a lo largo de todo el estudio, ésto no controla por el número de individuos registrados. En relación con ésto, la hipótesis de muestreo aleatorio predice que mientras más individuos sean muestreados, más especies serán registradas (Evans y col., 2005). Por lo tanto, las diferencias en la riqueza pueden estar relacionadas con cambios en la abundancia más que en cambios propios de este parámetro (Gotelli y Colwell, 2001, 2011). Ésto requiere que el efecto de la abundancia sea

controlado en las comparaciones de la riqueza de especies aún en diseños de muestreo estandarizados (i.e., mismo número de muestras por tratamiento; Gotelli y Colwell, 2001). De acuerdo con esto, se informaron adicionalmente las comparaciones de riqueza controladas para las diferencias en la abundancia mediante rarefacción. La rarefacción calcula mediante corridas aleatorias (1000 en este estudio) el número estimado de especies para una cierta cantidad de individuos. De este modo, se estimó para cada localidad el número de especies correspondientes a 2643 individuos, valor que representa la menor abundancia total registrada en la localidad B. El análisis de rarefacción se basó en el procedimiento de simulación de Monte Carlo (con 1000 simulaciones) implementado mediante el programa informático ECOSIM Versión 7 (Gotelli y Entsminger, 2006).

Para evaluar las diferencias de la riqueza entre localidades 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 y Colwell, 2001).

La comparación de la estructura y composición de los ensambles entre muestras y localidades fue realizada utilizando diferentes técnicas de análisis. Se utilizaron diferentes combinaciones de las muestras (i.e., puntos de conteo) y submuestras (i.e., repeticiones temporales de los muestreos en cada punto de conteo) para focalizar las comparaciones en diferentes escalas. En principio, las comparaciones fueron realizadas en dos niveles de resolución diferentes: 1) escala de localidad, combinando los datos de todas las muestras y submuestras dentro de cada una y utilizando estas combinaciones como unidad de muestra (e.g., número total de especies registradas por localidad); 2) escala de puntos de conteo, utilizando los puntos como unidad de muestra y comparando estos valores entre las localidades (e.g., número medio de especies por punto). Además, en el caso del análisis del gradiente latitudinal se combinaron las 16 repeticiones temporales por punto para focalizar el análisis en los cambios espaciales.

La estructura de los ensambles fue descrita mediante los siguientes índices: (1) Riqueza de especies, correspondiente al número de especies registrados; (2) Abundancia, correspondiente al número de individuos registrados; (3) Diversidad específica por punto, cuantificada mediante el índice de diversidad de Shannon y Weaver (H') y el índice de Simpson (Sim_{1-D}), los que junto con la riqueza de especies expresan información complementaria puesto que varían en su ponderación de las especies de acuerdo con las proporciones que éstas presentan en el ensamble (Tóthmérész, 1995; Jost, 2006; Maurer y McGill, 2011, Tabla 2) y (4) Equitatividad de Buzas y Gibson, la cual refleja la proporción relativa de las especies medida a través de la abundancia (Buzas y Hayek, 1996; Tabla 2).

Los índices de diversidad fueron expresados en términos del número efectivo de especies (i.e., número de especies correspondiente si todas tuvieran la misma abundancia), valores que permiten una interpretación más directa al realizar comparaciones (Jost, 2006).

La comparación entre localidades de los índices de la estructura por punto de los ensambles (i.e., combinación de las 16 repeticiones temporales para cada punto de conteo) fue realizada mediante la implementación de modelos lineales generales con distribución normal (LM, para los índices de diversidad y equitatividad) y generalizados (GLM) con distribución de Poisson (para variables de conteo como la riqueza de especies y la abundancia). En estos modelos, la localidad fue incluida como factor fijo. La prueba de Tukey (HSD) fue utilizada para realizar comparaciones entre cada par de localidades en el caso de aquellas variables que presentaron 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 y Keough, 2002). Estos análisis fueron implementados en el programa R (R core team) utilizando el paquete *multcomp* (Hothorn y col., 2008) para aplicar la prueba de Tukey.

Tabla 2. 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	Fórmula	Propiedades
Riqueza de especies (S)	$S = \sum_{i=1}^s p_i^0$ <p>donde p_i es la proporción de la abundancia de la especie i en el ensamble.</p>	Completamente insensible a las diferencias en la abundancia relativa de las especies.
Índice de diversidad de Shannon-Weaver (H')	$H' = \text{Exp} \left(- \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i \right)$ <p>donde s es el número de especies y p_i es la proporción de la abundancia de la especie i en el ensamble.</p>	Pondera las especies por su proporción sin dar mayor peso a las especies más raras y/o dominantes (Jost, 2006; Tóthmérész, 1995; Maurer y McGill, 2011)
Índice de diversidad de Simpson (Sim_{1-D})	$\text{Sim}_{1-D} = \frac{1}{\sum_{i=1}^s p_i^2}$ <p>donde s es el número de especies y p_i es la proporción de la abundancia de la especie i en el ensamble.</p>	Otorga mayor peso a las especies más abundantes (Tóthmérész, 1995; Jost, 2006; Maurer y McGill, 2011).
Índice de equitatividad de Buzas y Gibson (E)	$E = \frac{(e^{H'})}{s}$ <p>donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Weaver y s es el número de especies</p>	El máximo valor, $H' = \ln s$, ocurre cuando todas las especies tienen la misma abundancia tal que $e^{H'} = s$ y la tasa $\frac{e^{H'}}{s} = 1$ (Buzas y Hayek, 2005).

Para la comparación espacial de la composición de aves a escala de localidad (i.e., muestras y submuestras combinadas por localidad) se calculó en primer término el índice de disimilitud de Sorensen así como sus componentes de recambio de especies (índice de Simpson) y de anidamiento (índice de disimilitud debida al anidamiento de Sorensen, Tabla 3). Este tipo de índices mide la diversidad beta definida como el grado de disimilitud en la composición de las comunidades (Anderson y col., 2011). Aunque corrientemente la diversidad beta es aplicada en sentido amplio para medir cualquier tipo de variación en la composición de especies (Anderson y col., 2011), esta variación puede ser debida a dos aspectos muy diferentes: el recambio de especies y el anidamiento (Baselga, 2010, 2012). El recambio de especies expresa el reemplazo de unas especies por otras, por lo que considera la identidad de las especies y es independiente de diferencias en la riqueza (i.e., es independiente de las diferencias en la diversidad alfa, Baselga, 2010). La disimilitud debida al anidamiento, en cambio, expresa la ganancia o pérdida de especies entre ensambles, independientemente de su identidad, y es por tanto dependiente de las diferencias en la riqueza de especies (Baselga, 2010). Mientras que los índices de disimilitud corrientemente utilizados cuantifican la diversidad beta en un sentido amplio, existen índices de desarrollo más reciente que expresan únicamente el recambio de especies o la disimilitud debida al anidamiento. Por lo tanto, para medir los diferentes componentes de la diversidad beta se utilizaron los índices derivados del índice de disimilitud general de Sorensen (Tabla 3).

Tabla 3. Índices de disimilitud utilizados para cuantificar diferentes aspectos de la diversidad beta de los ensambles de aves.

Índice	Fórmula	Aspecto que cuantifica
Cuantitativos (matriz de abundancias relativas)		
Bray-Curtis	$1 - 2 \frac{\sum_{i=1}^s \min(a_i, c_i)}{\sum_{i=1}^s (a_i + c_i)}$	Variación de la composición entre dos ensambles (i.e., diversidad beta en sentido amplio). Varía entre 0 (ensambles iguales) y 1 (ensambles completamente diferentes).
	siendo “s” el número total de especies y “a _i ” y “c _i ” la abundancia de una determinada especie en cada una de los ensambles comparar.	
Cualitativos (matriz de presencia-ausencias o incidencias)		
-Sorensen	$\frac{e + f}{2d + e + f}$	Variación de la composición entre dos ensambles (i.e., diversidad beta en sentido amplio). Varía entre 0 (ensambles iguales) y 1 (ensambles completamente diferentes).
	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.	
-Simpson	$\frac{\min(e, f)}{d + \min(e, f)}$	Representa la proporción de los cambios en la composición entre ensambles (i.e., índice de Sorensen) debida únicamente al recambio de especies (Baselga, 2010).
-Disimilitud debida al anidamiento	$\frac{\max(e, f) - \min(e, f)}{2d + \min(e, f) + \max(e, f)} \times \frac{d}{d + \min(e, f)}$	Representa la proporción de los cambios en la composición entre ensambles (i.e., índice de Sorensen) debida únicamente a la pérdida y/o ganancia de especies (Baselga, 2010).
	siendo “d”, “e” y “f” los mismos valores del índice de Sorensen	

Para evaluar gráficamente la similitud de la composición de especies entre las localidades considerando los datos combinados entre muestras y submuestras se aplicó un análisis de agrupamiento en base a las distintas medidas de disimilitud (Tabla 3). El agrupamiento fue realizado utilizando el método de ligamiento promedio, método que introduce poca distorsión en las medidas de disimilitud originales (Moreno, 2000). Este análisis fue implementado mediante los paquetes *betapart* (Baselga y Orme, 2012), utilizado para el cálculo de los índices de disimilitud, y *vegan* (Oksanen, 2011), utilizado para el análisis de agrupamiento, en el programa estadístico R (R Core Team, 2013).

Para representar gráficamente las similitudes y diferencias en la composición de especies entre puntos de conteo (i.e., las 16 repeticiones temporales combinadas para cada punto de conteo) se utilizó un escalamiento multidimensional no-métrico (NMS), implementado mediante el paquete *Vegan* (Oksanen, 2011) en el programa informático R (R Core Team, 2013). 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 y las distancias entre las muestras en el ordenamiento, parámetro que representa un coeficiente de bondad de ajuste para el análisis (Oksanen, 2011).

En segundo término se utilizaron modelos de análisis multivariado de la varianza basados en permutaciones (PERMANOVA) para analizar las diferencias de la composición de especies por punto entre localidades y entre las localidades rodeadas por diferentes ecorregiones de tierras altas. PERMANOVA 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). Entre las fuentes de variación se utilizaron las localidades, consideradas como un factor aleatorio, y las ecorregiones de tierras altas que rodean el corredor fluvial como un factor fijo con dos niveles: Chaco Húmedo y Espinal. Para realizar este análisis se utilizó un modelo anidado teniendo en cuenta que las localidades se encuentran dentro de las ecorregiones de tierras altas. Este modelo fue implementado en el programa R (R core team, 2013) mediante el paquete *BiodiversityR* (Kindt y Coe, 2005). Para la significancia estadística de las pruebas globales se utilizó un $\alpha = 0,05$; mientras que para las comparaciones múltiples entre todas las combinaciones posibles de localidades se utilizó la corrección de Bonferroni (i.e., $\alpha = 0,05/n^\circ$ de comparaciones). En este último caso, se informan además resultados marginalmente significativos (i.e., $P < 0,05$) debido a que la corrección de Bonferroni suele resultar muy conservadora (i.e., incrementa la probabilidad de no rechazar la hipótesis nula cuando ésta es falsa, Quinn y Keough, 2002). Los análisis basados en medidas de disimilitud (e.g., NMS, PERMANOVA) fueron realizados utilizando diferentes índices de disimilitud entre pares de muestras puesto que éstos reflejan diferentes aspectos de la diversidad beta (Tabla 3).

En tercer término, se utilizó el Análisis de Especies Indicadoras (ISA; Dufrêne y Legendre 1997), implementado mediante el paquete *indicspecies* (De Cáceres y Legendre, 2009) en el programa estadístico R (R core team, 2013), 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 y Legendre, 2009).

La variación temporal de la estructura de los ensambles fue evaluada mediante la implementación de modelos lineales basados en la distribución de Poisson (GLM) para las variables de conteo (riqueza, abundancia) y en la distribución normal (LM) para las variables continuas (índices de diversidad y equitatividad). En primer término, para la descripción de los cambios temporales se evaluaron los cambios entre los ocho muestreos por año y entre los dos años de muestreo (2011-2012), considerando ambas variables como factores fijos de agrupamiento. La inclusión de los muestreos como variable discreta de agrupamiento permitió poner a prueba la existencia de cambios entre al menos un par de muestreos, en lugar de limitar el análisis al ajuste de un modelo de regresión lineal (i.e., al ajuste de una sola línea recta para explicar los cambios de las variables entre muestreos). Además, se incluyeron como factor fijo las localidades para considerar si los cambios entre muestreos difirieron entre éstas (i.e., para evaluar si existió una interacción significativa entre muestreo y localidad). Del mismo modo, se consideró la interacción entre muestreo y año para evaluar si existieron patrones temporales diferentes entre los dos años estudiados. Para realizar estos análisis se utilizaron modelos mixtos, incluyendo los puntos de conteo ($n=60$) como factor aleatorio. De este modo se tuvieron en cuenta la presencia de medidas repetidas (i.e., los mismos puntos fueron muestreados 16 veces, Zuur y col., 2009). Estos análisis fueron implementados en el programa estadístico R (R core team, 2013) utilizando los paquetes *nlme* (modelos lineales generales mixtos; Pinheiro y col., 2014) y *lme4* (modelos lineales generalizados mixtos; Bates y col., 2014). Debido a la presencia de sobre-dispersión en el modelo de regresión de la abundancia se utilizó la función *glmPQL* del paquete *MASS* (Venables y Ripley, 2002), la cual utiliza la verosimilitud ajustada para la estimación de los parámetros (Bolker y col., 2008). Esta aproximación presentó además un mejor ajuste de los residuos del modelo.

2.5.2. *Análisis de las variables ambientales*

Del mismo modo que con los atributos biológicos de los ensambles, se evaluó si existieron estructuras espaciales (e.g., cambios entre localidades) y temporales (e.g., cambios entre muestreos y entre años) en las distintas variables ambientales (i.e., temperatura, composición del paisaje y nivel hidrométrico). Para ésto se implementaron modelos lineales generales (LM, e.g., temperatura, nivel hidrométrico) y generalizados (GLM, e.g., número de UVAs por punto) en los que la localidad fue incluida como un factor fijo. Los modelos fueron mixtos puesto que se incluyeron los puntos de

conteo como un factor aleatorio para tener en cuenta la presencia de medidas repetidas (e.g., el número de UVAs fue determinado en cada uno de los 16 muestreos para cada punto de conteo). La aplicación de estos análisis fue realizada mediante las funciones mencionadas en los análisis de los atributos biológicos de los ensambles (e.g., funciones *lme*, *lmer*) en el programa estadístico R (R core team, 2013). En el caso de la composición del paisaje, se implementaron además NMS y PERMANOVA para evaluar si existieron cambios entre localidades.

Para comparar el grado de variabilidad de la temperatura entre localidades se calculó el coeficiente de variación (CV) de esta variable entre los 16 muestreos para cada punto de conteo. Puesto que en este caso el CV no siguió una distribución normal, se utilizó un análisis basado en permutaciones. Las probabilidades obtenidas a partir de pruebas de permutación pueden ser interpretadas como valores *P* en el sentido de las pruebas más tradicionales basadas en distribuciones de probabilidad teóricas (Manly, 1997). Este análisis fue implementado mediante el paquete *lmPerm* (Wheeler, 2010) en el programa estadístico R (R Core Team, 2013). Para la estimación del valor de probabilidad *P* se utilizó el criterio de Anscombe (1953), el cual finaliza el proceso de remuestreo cuando la desviación estándar estimada del valor *P* es menor a una fracción determinada (0,1 en este estudio; Wheeler, 2010).

El número de pulsos de inundación por punto fue comparado entre las localidades mediante la prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis puesto que esta variable no presentó una distribución normal. Para determinar qué pares de localidades difirieron significativamente se utilizó el post-test de Tukey.

Se evaluó si existió una relación entre los cambios del nivel hidrométrico y la superficie (agua libre, vegetación acuática) y presencia-ausencia (herbazal palustre, pastizal degradado y playa) de las diferentes UVAs que pueden ser afectadas por esta variable. La variable respuesta en cada análisis fue la superficie relativa por punto de las UVAs, aunque se procedió a transformar las superficies a presencias-ausencias cuando no se logró un ajuste adecuado de los modelos. El nivel hidrométrico para las fechas de muestreo en cada localidad fue utilizado como variable explicativa. Su efecto sobre las UVAs fue evaluado mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) en base a distribuciones de Poisson (superficie relativa de UVAs) o binomial (presencia-ausencia de UVAs).

2.5.3. Análisis de la relación entre los ensambles de aves y las variables ambientales

La relación entre los cambios espaciales de la temperatura y los índices de la estructura de los ensambles fue realizada mediante la implementación de modelos lineales generalizados (GLM, riqueza y abundancia) y generales (LM, índices de diversidad y equitatividad). La temperatura fue

utilizada como variable explicativa, promediando los valores de las 16 repeticiones temporales de los muestreos para cada punto. Adicionalmente se utilizó el coeficiente de variación de la temperatura entre los 16 muestreos como variable explicativa para evaluar su efecto sobre la riqueza y diversidad de los ensambles.

La relación entre la variación temporal de la temperatura (i.e., cambios de la temperatura entre los 16 muestreos) y la estructura de los ensambles fue evaluada mediante la implementación de modelos de regresión lineal generalizados (riqueza, abundancia) y generales (índices de diversidad) mixtos, incluyendo los puntos de conteo como un factor aleatorio. El análisis de regresión fue realizado para cada localidad por separado de modo de focalizar el análisis en los cambios temporales de la temperatura. Como variables explicativas se utilizó la temperatura por punto así como un término cuadrático de ésta. La inclusión de un término cuadrático fue realizada para tener en cuenta que el efecto de la temperatura sobre la riqueza y/o abundancia puede ser no-lineal a partir de que tanto valores muy bajos o muy altos de temperatura pueden afectar los ensambles de aves produciendo así un rango óptimo en valores intermedios (i.e., una relación no-lineal cuadrática; Seoane y col., 2013). En el caso de la abundancia, se realizó una transformación logarítmica previa de esta variable y se utilizó un modelo lineal general con distribución normal puesto que esta alternativa presentó un mejor ajuste de los residuos con respecto al modelo lineal generalizado con distribución de Poisson. La transformación logarítmica realizada fue de la forma $\log(x) + 1$ donde $x > 0$, manteniendo de este modo los valores iguales a cero sin modificar (Anderson y col, 2006).

El efecto del nivel hidrométrico sobre la riqueza de especies y la diversidad fue evaluado mediante la implementación de modelos de regresión múltiple incluyendo como covariables la localidad y el año de muestreo. El valor del nivel hidrométrico incluido como variable explicativa correspondió al valor registrado para la fecha en que se realizó cada muestreo. Para evaluar el efecto del nivel hidrométrico sobre la composición se implementó un PERMANOVA mediante el paquete *Vegan* en el programa R (R core team, 2013).

Para evaluar el efecto de la composición y estructura del paisaje sobre la estructura de los ensambles (riqueza y diversidad) por punto se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM, riqueza) y generales (LM, índices de diversidad) mixtos. Los puntos fueron incluidos como un factor aleatorio para tener en cuenta la presencia de medidas repetidas. En este caso se consideraron la riqueza y diversidad de aves obtenidas mediante radios de 100 metros para tener en cuenta posibles diferencias de detectabilidad entre puntos de conteo (e.g., puntos con una mayor proporción de superficie arbustiva pueden tener menor visibilidad), aunque los análisis basados en radios de 200 metros presentaron resultados muy similares. Entre las variables explicativas se incluyeron el número, la diversidad de Shannon y la equitatividad de Buzas y Gibson de las unidades de

vegetación y ambiente (UVAs), considerando un modelo diferente para cada una, junto con la superficie relativa de las UVAs (i.e., superficie relativa de agua libre, arbustal, herbazal palustre, pajonal, pastizal pastoreado y agua libre por punto). Las playas y la cobertura arbórea, en cambio, fueron incluidas en los modelos como un factor de presencia-ausencia debido a la baja frecuencia y/o variabilidad de cobertura de éstas en los puntos de conteo (e.g., los bosques aparecieron en una proporción estimada del 10% en la mayoría de los casos). Como covariables se incluyeron la localidad, en todos los modelos, y la abundancia en el caso del modelo de la riqueza de especies, de modo de controlar su efecto sobre esta última variable (i.e., como una alternativa a la rarefacción). La significancia estadística de los factores individuales fue evaluada comparando el modelo en el que el factor de interés fue excluido con el modelo global (i.e., modelo que incluye todas las variables) mediante la prueba de razón de verosimilitud (Zuur y col., 2009). Este análisis fue implementado mediante el paquete *afex* (Singmann, 2014) en el programa R (R core team, 2013).

La relación entre la composición de aves y del paisaje descrita *in situ* (i.e., unidades de vegetación y ambiente) fue evaluada en primer término mediante la prueba parcial de Mantel. Este análisis permite comparar pares de matrices de similitud controlando los efectos de otras variables contenidas en una tercera matriz. De este modo se correlacionaron las matrices de abundancia y presencia-ausencia de aves (promediadas entre los 16 muestreos y entre los dos muestreos para cada estación) con respecto a las matrices de composición del paisaje descritas *in situ* para cada punto de conteo. La matriz de disimilitud de los ensambles de aves entre puntos de conteo fue calculada utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis (o índice de Sorensen en el caso de la matriz de presencia-ausencia). La matriz de disimilitud del paisaje entre puntos de conteo fue calculada mediante distancias euclidianas. La matriz de distancia geográfica entre puntos de conteo fue obtenida mediante el cálculo de la matriz de distancias euclidianas en base a la latitud y longitud de cada punto de conteo. Esta matriz de distancias geográficas fue incluida como una tercera matriz en la prueba de mantel de modo de controlar la estructura espacial de los datos. Estos análisis fueron implementados mediante el paquete *vegan* en el programa estadístico R (R core team, 2013).

En segundo término, la influencia del paisaje sobre la composición de los ensambles fue evaluada utilizando un análisis de correspondencia canónica parcial (CCA). Mediante este análisis se evaluó la variación de la abundancia de las especies en función de la cobertura relativa por punto de las unidades de vegetación y ambiente (UVAs). Para este análisis se utilizaron sólo aquellas especies con tres o más registros en radios de 100 metros. La estructura espacial de los ensambles fue controlada mediante la inclusión de la matriz de distancias geográficas calculadas en base a distancias euclidianas. La significancia estadística del modelo y de las UVAs individuales fue

evaluada mediante pruebas de permutación. Este análisis fue aplicado mediante el programa Canoco Versión 4.52 (Ter Braak & Šmilauer, 1998).

La influencia conjunta de la temperatura, el nivel hidrométrico y las UVAs sobre la variación espacio-temporal de la estructura y composición de los ensambles fue abordada mediante la implementación de modelos de regresión múltiple univariados, para abordar la variación de la estructura, y multivariados (i.e., análisis de redundancia), para evaluar los cambios en la composición de los ensambles. Las variables descriptoras de la ubicación geográfica (i.e., latitud y longitud de cada punto de conteo) y del año de muestreo (i.e., variable de agrupamiento: año 1° y 2°) fueron incluidas en los modelos de modo de considerar la variación espacial y temporal que no fue explicada por las variables ambientales (i.e., por las variables temperatura, nivel hidrométrico, UVAs). Las variables geográficas fueron consideradas mediante la inclusión de los términos de una ecuación de tercer grado sobre la latitud y la longitud, aunque sólo se consideraron los términos que no resultaron co-lineales en los modelos de regresión (Legendre y Legendre, 1998). La inclusión de estos términos permite dar cuenta de gradientes espaciales no-lineales en las variables biológicas (Legendre y Legendre, 1998). En el caso de los modelos explicativos de la riqueza y diversidad por punto se incluyó una estimación del pool regional de especies por localidad como variable explicativa. Esta estimación se basó en el número medio del total de especies registradas por muestreo para cada localidad. Este valor permite definir el pool regional de especies en términos ecológicos, incluyendo solo aquellas especies que son capaces de mantener poblaciones dentro de los ambientes estudiados (Oberdorff y col., 1998; Srivastava, 1999). El modelo global para cada índice con todas las variables mencionadas fue simplificado utilizando una aproximación “paso a paso” y “hacia atrás” (ver Apéndice II).

El análisis de los efectos de las variables ambientales (temperatura, nivel hidrométrico, UVAs), espaciales (i.e., componentes de una ecuación de tercer grado sobre las coordenadas geográficas) y temporales (i.e., año, número de muestreo) sobre la composición de los ensambles (i.e., matrices de abundancia relativa en puntos de conteo con radios de 100 m) fue realizado mediante el procedimiento de partición de varianzas (Borcard y col., 1992; Anderson y Gribble, 1998). Este método genera una partición de la variación de una matriz de variables respuesta (i.e., composición de aves) en función de una, dos o más matrices con variables explicativas (Anderson y Gribble, 1998). De este modo, se utilizaron tres matrices con variables ambientales, espaciales y temporales para explicar la variación de la composición de los ensambles. Las abundancias relativas de la matriz de composición fueron previamente transformadas en logaritmos de base 10. En la matriz de variables ambientales se incluyeron la temperatura, junto a su término cuadrático, el nivel hidrométrico y el número y superficie de UVAs en cada punto de conteo. Para la matriz espacial se

consideraron los componentes de una ecuación de tercer grado aplicada sobre la latitud y la longitud de cada punto de conteo (Legendre y Legendre, 1998). En la matriz temporal se incluyeron las variables muestreo y año para dar cuenta de los cambios temporales a lo largo del estudio. La partición de la varianza es realizada mediante un método de ordenamiento directo. Para esto, se utilizó el análisis de redundancia, método que permite cuantificar el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{adj}) que corrige la varianza explicada por cada una de las matrices en función del número de variables presentes (Peres-Neto y col., 2006). Finalmente, la significancia estadística de los componentes individuales del análisis de partición de varianzas (i.e., componente ambiental, espacial y temporal junto a sus interacciones), así como el de las variables ambientales individuales, fue calculada mediante pruebas de permutación. En conjunto, estos análisis fueron implementados mediante el paquete *vegan* en el programa estadístico R (R core team, 2003).

Para evaluar las relaciones de cada una de las especies con la variabilidad ambiental del sistema se implementaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) incluyendo los puntos de conteo como un factor aleatorio para tener en cuenta la presencia de medidas repetidas. La presencia-ausencia de las especies fue considerada en radios de 100 m para tener en cuenta posibles diferencias de detectabilidad entre puntos de conteo. Como variable respuesta se utilizó la presencia-ausencia de las especies en las muestras puesto que los modelos de regresión no mostraron un ajuste adecuado de los residuos al utilizar la abundancia relativa. De acuerdo con esto, se utilizó una distribución binomial en los modelos de regresión. La función *clog-log* fue utilizada como función vínculo a partir de que todas las especies presentaron más ausencias que presencias (Zuur y col., 2009). Las especies consideradas en los análisis fueron solamente aquellas que estuvieron presentes en al menos 30 muestras (i.e., 23 especies). Entre las variables explicativas se incluyeron la temperatura registrada en cada punto de conteo, el nivel hidrométrico de cada día de muestreo así como el número y la superficie relativa de de las unidades de vegetación y ambiente. La localidad fue incluida como covariable para tener en cuenta las diferencias en las probabilidades de detección entre éstas. El modelo global para cada especie con todas las variables mencionadas fue simplificado utilizando una aproximación “paso a paso” y “hacia atrás” (ver Apéndice II).

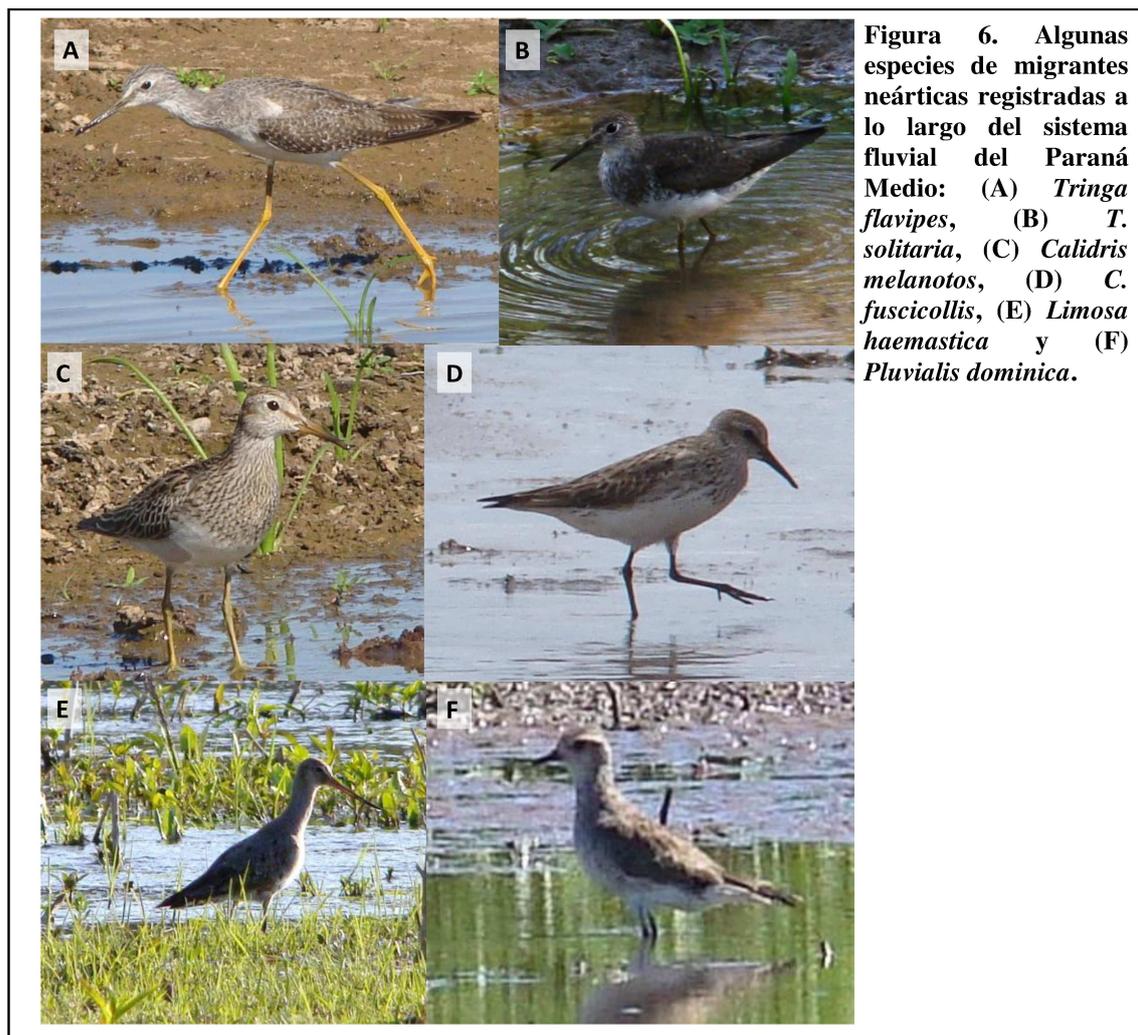
La descripción remota del paisaje en diferentes extensiones a través del análisis digital de imágenes satelitales fue utilizada para implementar un análisis multiescala de los efectos de la composición del paisaje sobre la composición de los ensambles de aves. Para esto se utilizó la prueba parcial de Mantel, calculando el grado de correlación entre la composición del paisaje y la composición de aves. Se utilizaron dos análisis para considerar la asociación del paisaje con las matriz de abundancias relativas, basadas en el promedio de las abundancias entre los 16 muestreos para cada especie, y la matriz de presencia -ausencia. Del mismo modo, el análisis de correlación de

Mantel fue repetido para evaluar la asociación de los ensambles con cada una de las matrices de composición del paisaje correspondientes a los radios de 200, 400, 600, 800 y 1.000 metros alrededor de cada punto de conteo. Mediante la comparación del índice de correlación de Mantel entre cada uno de los pares de comparaciones se evaluó el poder explicativo del paisaje en diferentes escalas. En este análisis se utilizaron solamente 30 puntos de conteo de modo de reducir la superposición entre los círculos en los que se describió el paisaje (superposición máxima de 10 % entre círculos de paisaje de 1.000 m de radio). Se consideraron radios de conteo de 200 metros para los ensambles puesto que la combinación de las 16 repeticiones temporales para cada punto de conteo reduce los problemas de detectabilidad al incrementar la probabilidad de detectar las especies presentes en un punto dado (MacKenzie y col., 2002; Gu y Swihart, 2004). Del mismo modo que para los demás análisis de los efectos del paisaje se utilizó el índice de disimilitud de Bray-Curtis para la matriz de composición de aves, y la distancia euclidiana para la matriz de composición del paisaje y de distancias geográficas, incluida esta última para controlar los efectos de la estructura espacial de los datos en el análisis.

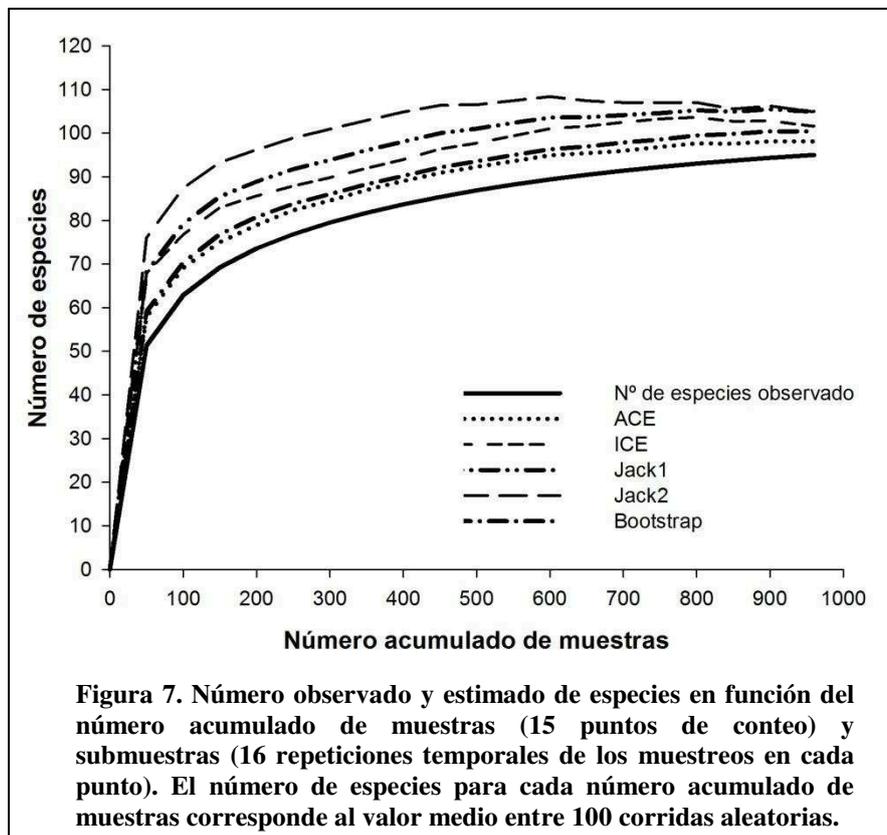
3. RESULTADOS

3.1. Resultados generales

Se registraron un total de $n= 14.652$ individuos correspondientes a 95 especies, 25 familias y 21 órdenes de aves no-paseriformes (Apéndice I). Respecto a los patrones de residencia, 83 de las especies registradas, un 87 %, residen todo el año en el área de estudio mientras que las 12 especies restantes, un 13%, están presentes sólo durante los períodos primavera-estivales. Entre las 12 especies de presencia estacional, ocho, un 67 %, son migrantes neárticas (Fig. 6) y cuatro, un 33 %, migrantes australes del norte (Apéndice I). El ensamble de aves estuvo compuesto mayormente por aves dependientes de humedales puesto que 63 de las especies registradas, un 66 %, se encuentran estrechamente relacionadas con este tipo de ambientes (Apéndice I). Con respecto a las formas de obtención del alimento, 20 de las especies registradas (21 %) obtienen su alimento nadando y/o buceando, 45 especies (47 %) detectan u obtienen su alimento caminando y 30 especies (32 %) detectan su alimento desde el aire y/o perchas (Apéndice I).



La curva de acumulación de especies para toda el área de estudio se aproximó a una asíntota (Fig. 7). Entre los estimadores de la riqueza de especies, el Jackknife de segundo orden (Jack2) mostró la mayor diferencia con respecto a la riqueza observada, estimando un número total de 105 especies, 10 especies más que las registradas (Fig. 7). Sólo se registraron uno y dos individuos en el caso de seis y ocho especies, respectivamente. Un total de 10 especies estuvieron presentes sólo en una muestra, mientras que otras 10 especies estuvieron presentes solamente en dos muestras (Apéndice I). La mayor cantidad de individuos registrados correspondieron a las especies *Jacana jacana* (n= 2.280 individuos), *Plegadis chihi* (n= 1.599 individuos), *Vanellus chilensis* (n= 931 individuos), *Amazonetta brasiliensis* (n= 767 individuos) y *Phalacrocorax brasilianus* (n= 726 individuos, Fig. 8), que representaron en conjunto un 43 % del total de individuos registrados.



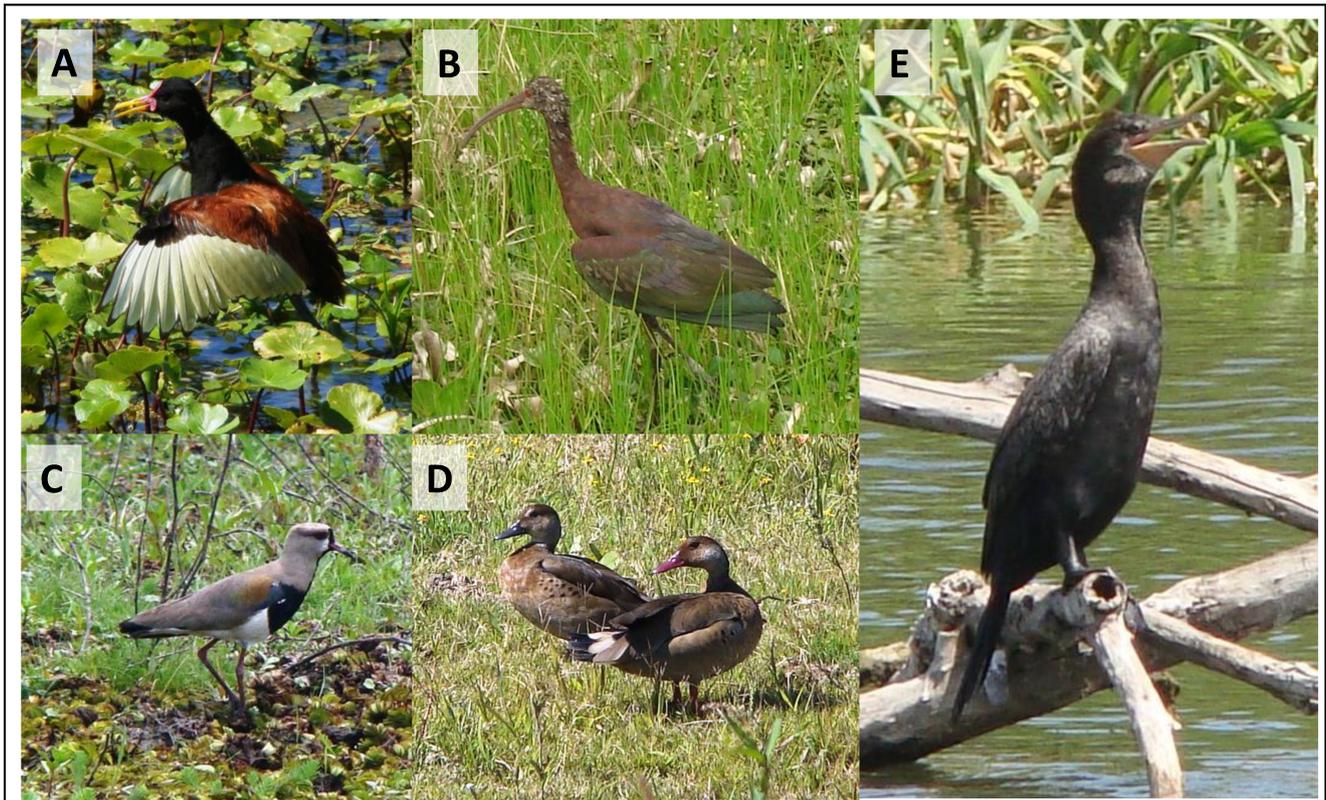


Figura 8. Especies de aves con la mayor cantidad de individuos registrados a lo largo del río Paraná Medio: (A) *Jacana jacana*, (B) *Plegadis chihi*, (C) *Vanellus chilensis*, (D) *Amazonetta brasiliensis* y (E) *Phalacrocorax brasilianus*.

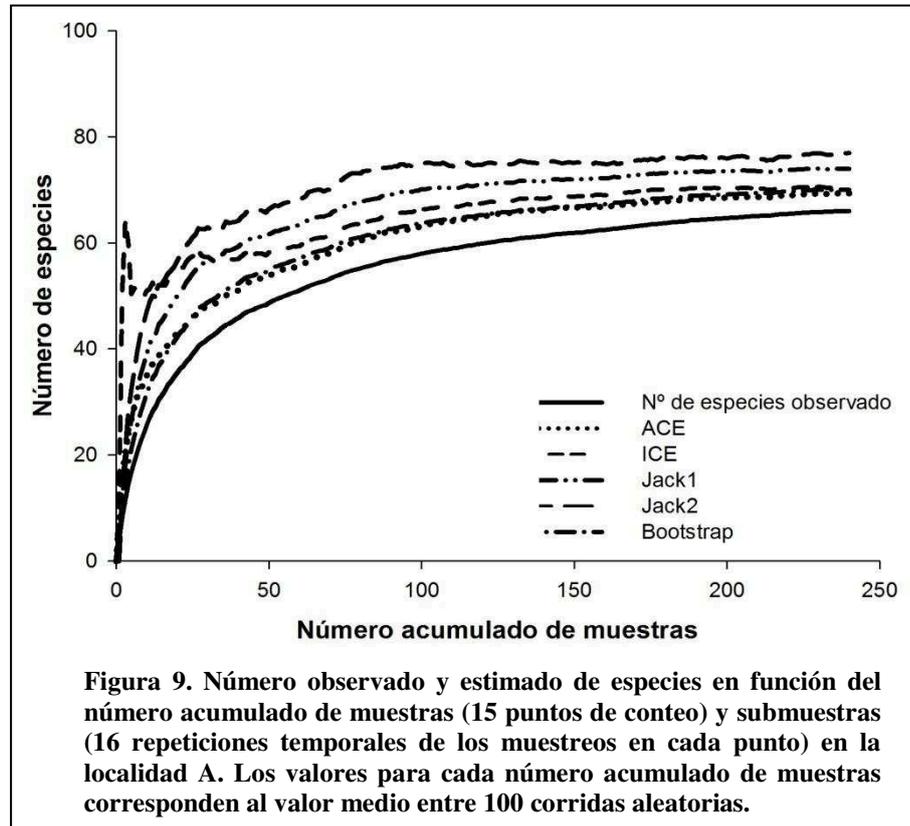
3.2. Patrones espacio-temporales de la estructura y composición de los ensambles

3.2.1. Localidad A

Se registraron un total de $n= 3.324$ individuos correspondientes a 66 especies, 25 familias y 17 órdenes. Del número total de especies registrado, 57 (86 %) son especies que residen en el área durante todo el año, seis son migrantes neárticas y tres migrantes australes del norte (Apéndice I). Entre las 29 especies no registradas en esta localidad pero si en alguna/s de las otras se encuentran una migrante austral del norte (*Ixobrychus involucris*), dos migrantes neárticas (*Pluvialis dominica*, *Limosa haemastica*) y 26 especies residentes. Un total de 40 especies (60%) son estrictamente dependientes de humedales en cuanto a requerimientos de hábitat. Con respecto a las formas de obtención del alimento, de las especies registradas 7 (10 %) obtienen su alimento nadando y/o buceando, 36 especies (55 %) detectan u obtienen su alimento caminando y 23 especies (35 %) detectan su alimento desde el aire y/o perchas (Apéndice I).

La curva de acumulación de especies estuvo próxima a alcanzar una asíntota (Fig. 9). Entre los estimadores de la riqueza total de especies, el Jackknife de segundo orden (Jack2) mostró la mayor diferencia con respecto a la riqueza observada, estimando un total de 77 especies, 11 especies más que las registradas en esta localidad (Fig. 9). Sólo se registró uno y dos individuos en el caso de 6 y 3 especies, respectivamente (Apéndice I). Un total de 8 especies estuvieron presentes sólo en una

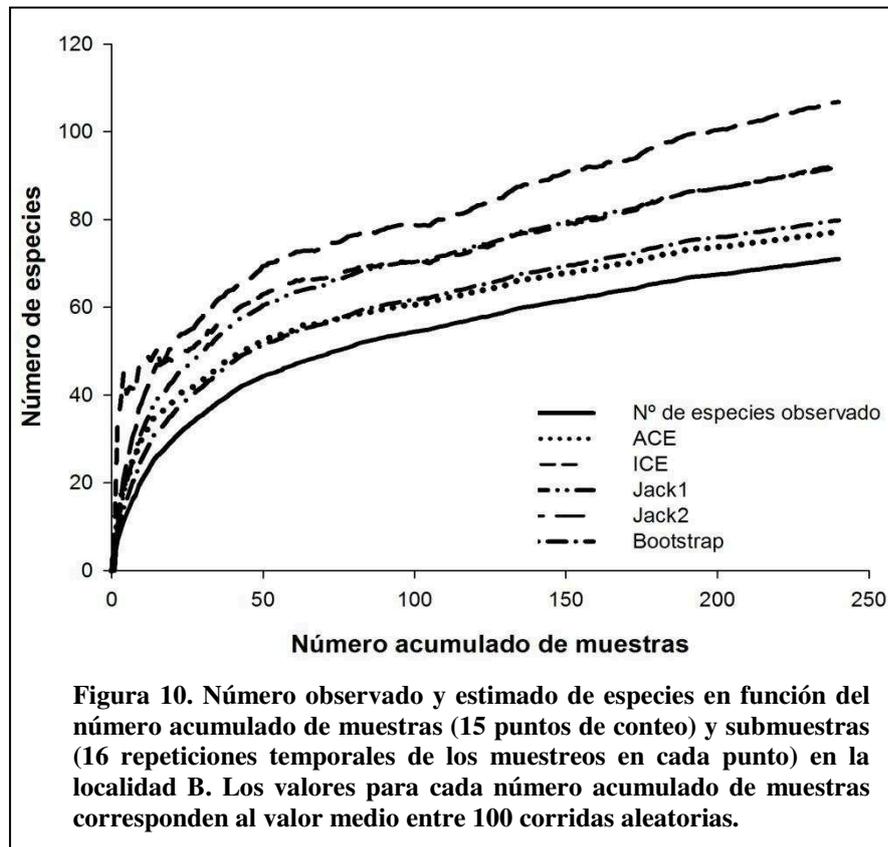
muestra, mientras que otras 5 especies estuvieron presentes solamente en dos muestras. La mayor cantidad de individuos registrados correspondieron a las especies *Mycteria americana* (n= 564 individuos), *Jacana jacana* (n= 345 individuos), *Vanellus chilensis* (n= 291 individuos), *Phalacrocorax brasilianus* (n= 239 individuos) y *Amazonetta brasiliensis* (n= 193 individuos), que representaron en conjunto el 49 % del total de individuos registrados.



3.2.2. Localidad B

Se registraron un total de n= 2.463 individuos pertenecientes a 71 especies, 26 familias y 18 órdenes. Del número total de especies registrado, 62 (87 %) son especies que residen en el área durante todo el año, seis son migrantes neárticas y tres migrantes australes del norte (Apéndice I). Entre las 24 especies no registradas en esta localidad pero si en alguna/s de las otras se encuentran una migrante austral del norte (*Ixobrychus involucris*), dos migrantes neárticas (*Calidris fuscicollis*, *Phalaropus tricolor*) y 21 especies residentes. Un total de 43 especies (61 %) son estrictamente dependientes de los humedales en cuanto a requerimientos de hábitat. Con respecto a las formas de obtención del alimento, 12 de las especies registradas (17 %) obtienen su alimento nadando y/o buceando, 34 especies (48 %) detectan u obtienen su alimento caminando y 25 especies (35 %) detectan su alimento desde el aire y/o perchas (Apéndice I).

La curva de acumulación de especies se mantuvo en crecimiento aún con el número total de muestras alcanzado, si bien la pendiente de la curva se redujo al acercarse al número máximo acumulado de muestras (Fig. 10). Entre los estimadores de la riqueza total de especies, el Jackknife de segundo orden (Jack2) mostró la mayor diferencia con respecto a la riqueza observada, estimando un total de 107 especies, 36 especies más que las registradas en esta localidad (Fig. 10). Esta gran diferencia estuvo relacionada con el alto número de especies que estuvieron presentes en sólo una (21 especies) o dos (6 especies) muestras (Apéndice I). En el caso de 10 y 9 especies se registraron solamente uno o dos individuos, respectivamente. La mayor cantidad de individuos registrados correspondieron a las especies *Jacana jacana* (n= 489 individuos), *Myiopsitta monachus* (n= 297 individuos), *Plegadis chihi* (n= 240 individuos), *Amazonetta brasiliensis* (n= 175 individuos) y *Vanellus chilensis* (n= 150 individuos), que representaron en conjunto el 55 % del total de individuos registrados.

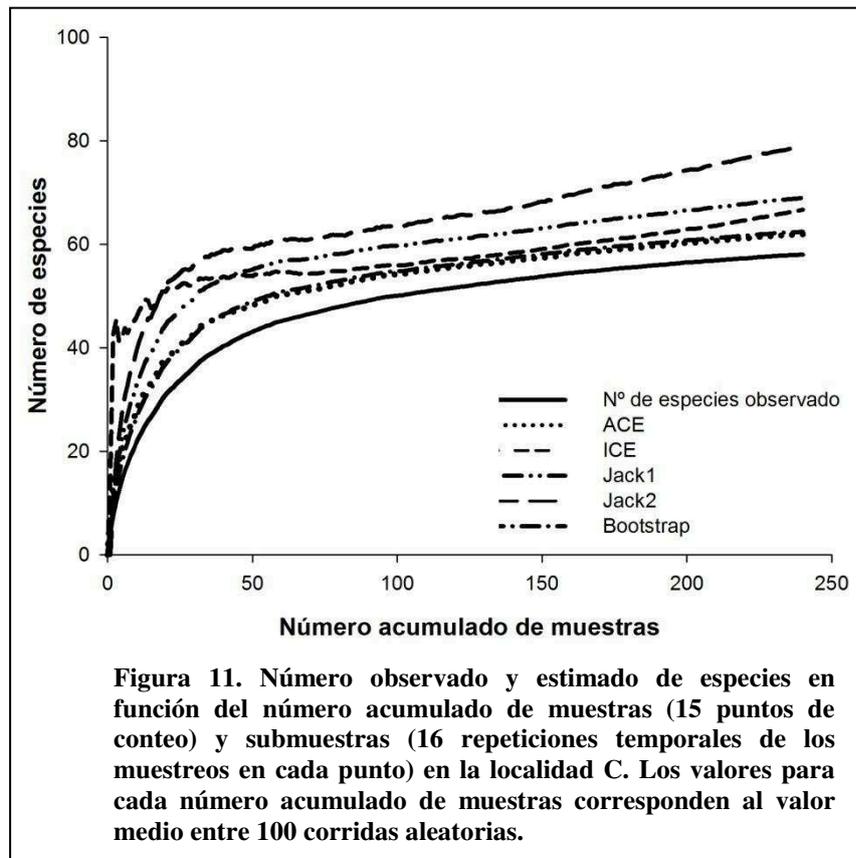


3.2.3. Localidad C

Se registraron un total de n= 2.731 individuos pertenecientes a 58 especies, 22 familias y 15 órdenes. Del número total de especies registrado, 50 son especies que residen en el área durante todo el año, cinco son migrantes neárticas y tres migrantes australes del norte (Apéndice I). Entre las 37 especies no registradas en esta localidad pero si en alguna/s de las otras se encuentran una migrante

austral del norte (*Coccyzus melacoryphus*), tres migrantes neárticas (*Limosa haemastica*, *Calidris fuscicollis*, *Phalaropus tricolor*) y 33 especies residentes. Un total de 46 especies (79 %) son especies estrictamente dependientes de los humedales en cuanto a requerimientos de hábitat. Con respecto a las formas de obtención del alimento, 12 de las especies registradas (21 %) obtienen su alimento nadando y/o buceando, 32 especies (55 %) detectan u obtienen su alimento caminando y 14 especies (24 %) detectan su alimento desde el aire y/o perchas (Apéndice I).

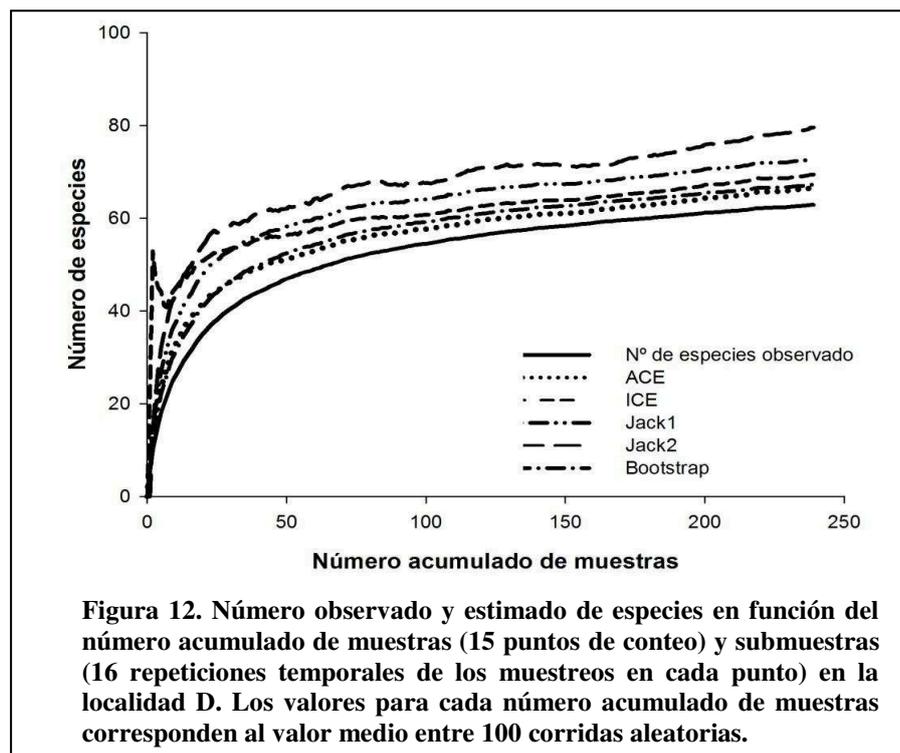
La curva de acumulación de especies estuvo próxima a alcanzar la asíntota en esta localidad (Fig. 11). El Jackknife de segundo orden (Jack2) mostró la mayor diferencia con el número de especies observado, estimando un total de 79 especies para esta localidad, 21 especies más que las registradas (Fig. 11). En el caso de 6 y 4 especies, sólo se registró uno y dos individuos, respectivamente, mientras que 11 y 1 especies sólo fueron registradas en una o dos muestras, respectivamente (Apéndice I). La mayor cantidad de individuos registrados correspondieron a las especies *Jacana jacana* (n= 528 individuos), *Phalacrocorax brasilianus* (n= 195 individuos), *Rostrhamus sociabilis* (n= 182 individuos), *Ardea cocoi* (n= 159 individuos) y *Aramus guarauna* (n= 132 individuos), que representaron en conjunto el 44 % del total de individuos registrados.



3.2.4. Localidad D

Se registraron un total de $n= 5.954$ individuos pertenecientes a 63 especies, 22 familias y 15 órdenes. Del número total de especies registrado, 55 son especies que residen en el área durante todo el año, seis son migrantes neárticas y dos migrantes australes del norte (Apéndice I). Entre las 32 especies no registradas en esta localidad pero si en alguna/s de las otras se encuentran dos migrantes australes del norte (*Ixobrychus involucris*, *Tapera naevia*), dos migrantes neárticas (*Pluvialis dominica* y *Phalaropus tricolor*) y 28 especies residentes. Un total de 47 especies (75 %) son especies estrictamente dependientes de los humedales en cuanto a requerimientos de hábitat. Con respecto a las formas de obtención del alimento, 15 de las especies registradas (24 %) obtienen su alimento nadando y/o buceando, 29 especies (46 %) detectan u obtienen su alimento caminando y 19 especies (30 %) detectan su alimento desde el aire y/o perchas (Apéndice I).

La curva de acumulación de especies de esta localidad estuvo próxima a alcanzar una asíntota (Fig. 12). El estimador Jackknife de segundo orden estimo el mayor número de especies, 79, para esta localidad, 16 especies más que las registradas (Fig. 12). En el caso de siete y dos especies sólo se registró sólo uno o dos individuos, respectivamente. Diez especies estuvieron presentes sólo en una muestra, mientras que otras 3 sólo estuvieron presentes en dos muestras (Apéndice I). La mayor cantidad de individuos registrados correspondieron a las especies *Plegadis chihi* ($n= 1.146$ individuos), *Jacana jacana* ($n= 918$ individuos), *Vanellus chilensis* ($n= 386$ individuos), *Aramus guarauna* ($n= 351$ individuos) e *Himantopus melanurus* ($n= 339$ individuos), que representaron en conjunto el 53 % del total de individuos registrados.

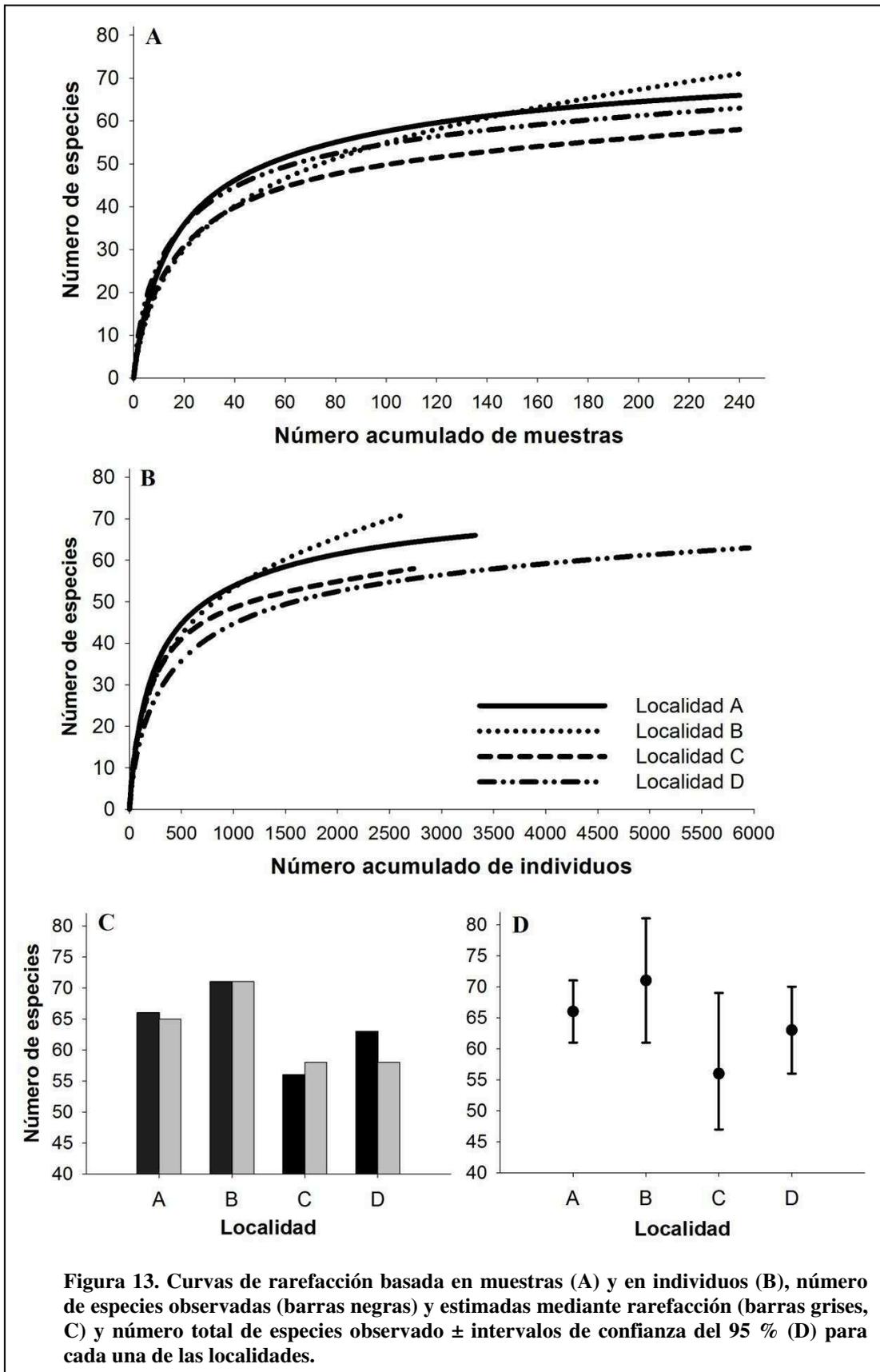


3.2.5. Variación espacial de la estructura y composición entre localidades

El número total de especies registradas por localidad, obtenido mediante la combinación de los 15 puntos de conteo y las 16 repeticiones temporales de los muestreos, no presentó un patrón de variación latitudinal puesto que éste fue mayor en la localidad B y menor en la localidad C (Tabla 4, Fig. 13A, C). Estas diferencias se mantuvieron aún cuando se calculó la riqueza de especies mediante rarefacción para controlar por el efecto del número de individuos en la comparación (Tabla 4, Fig. 13B, C). No obstante, la localidad D presentó en este último caso un número considerablemente menor de especies, similar al de la localidad C (Tabla 4 y Fig. 13B, C). Más allá de estas diferencias observadas, la riqueza total de especies no varió significativamente entre localidades puesto que los intervalos de confianza del 95% mostraron una superposición entre éstas (Tabla 4 y Fig. 13D).

Tabla 4. Parámetros que caracterizan la estructura de los ensambles de aves no-paseriformes a escala de localidad (i.e., 15 puntos de conteo combinados) en humedales fluviales de cuatro localidades ubicadas a lo largo del río Paraná Medio.

	Localidad			
	A	B	C	D
Valores totales en base a la combinación de las 16 repeticiones temporales de los muestreos				
Riqueza observada de especies (R_{obs})	66	71	58	63
Intervalos de confianza 95% de la R_{obs}	61-71	61-81	47-69	56-70
Riqueza (rarefacción para $n=2643$ ind.)	65	71	58	58
Abundancia total	3.324	2.643	2.731	5.954
Diversidad de Shannon	26,6	22,6	24,5	20,1
Diversidad de Simpson	16,7	14,3	14,3	12,5
Equitatividad	0,40	0,32	0,42	0,32
N° de especies exclusivas	7	5	5	2
N° de especies indicadoras	3	0	9	4
Valores promediados \pm EE entre las 16 repeticiones temporales de los muestreos				
Riqueza observada de especies (R_{obs})	26,8 \pm 1,6	23,6 \pm 1,2	21 \pm 1,8	26,6 \pm 1,5
Riqueza (rarefacción para $n=48$ ind.)	16,9 \pm 0,9	15,2 \pm 0,5	14 \pm 0,7	14,1 \pm 0,5
Abundancia total	207,8 \pm 44,8	165,2 \pm 19,1	170,7 \pm 21,3	372,1 \pm 54,5
Diversidad de Shannon	14,9 \pm 1,4	12 \pm 0,8	11,4 \pm 1	11,7 \pm 0,6
Diversidad de Simpson	10,5 \pm 1,1	7,9 \pm 0,6	7,8 \pm 0,7	7,7 \pm 0,5
Equitatividad	0,6 \pm 0,04	0,5 \pm 0,02	0,6 \pm 0,02	0,5 \pm 0,03



La abundancia, los índices de diversidad de Shannon y Simpson y la equitatividad de Buzas y Gibson mostraron diferencias significativas entre localidades (Tabla 4 y 5). No obstante, en ningún caso la estructura de los ensambles presentó un gradiente latitudinal (Tabla 4, Fig. 14). La abundancia total registrada (i.e., número total de individuos registrado por localidad) difirió significativamente entre todos los pares de localidades (Tabla 5), presentando el valor más alto en la localidad D, en la cual se registró una abundancia mucho más alta que en el resto de las localidades (el 40 % del número total de individuos registrados), y el valor más bajo en la localidad B (el 18% del número total de individuos registrados, Fig. 14A). La equitatividad difirió significativamente entre las localidades, con excepción de los pares de localidades A vs C y B vs D (Tabla 5). Las localidades C y D mostraron los valores mayor y menor de equitatividad, respectivamente (Tabla 4, Fig. 14D). Las curvas de rango-abundancia por localidad reflejaron estas diferencias, especialmente en cuanto a la variación del número de especies dominantes y de especies de baja abundancia relativa (i.e., de la extensión de la curva a lo largo del eje de las abscisas en la Fig. 15, la cual fue mayor en la localidad B reflejando el alto número de especies de baja abundancia relativa). Al considerar la equitatividad mediante las comparaciones de los índices de diversidad de Shannon y Simpson, índices que incluyen esta variable, se encontraron diferencias significativas entre algunos pares de localidades (Tabla 5). Ambos índices ubicaron a las localidades A y D como las de mayor y menor diversidad de especies, respectivamente (Tabla 4, Fig. 14B, C). La localidad B, la de mayor riqueza de especies, presentó valores relativamente bajos de diversidad (Tabla 4, Fig. 14B, C) lo que se relacionó con la baja equitatividad y con el alto número de especies registrados solamente mediante uno o dos individuos (ver sección 3.2.2 *Localidad B*).

Tabla 5. Comparaciones mediante la técnica de remuestreo Bootstrap de la abundancia total, la diversidad (índices de Shannon y de Simpson) y la equitatividad de Buzas y Gibson entre cada par de localidades.

	Abundancia			Shannon			Simpson			Equitatividad		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
B	<0,001			<0,001			<0,001			<0,001		
C	<0,001	<0,001		0,014	0,008		0,30	0,023		0,26	<0,001	
D	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,004	<0,001	<0,001	0,99	<0,001

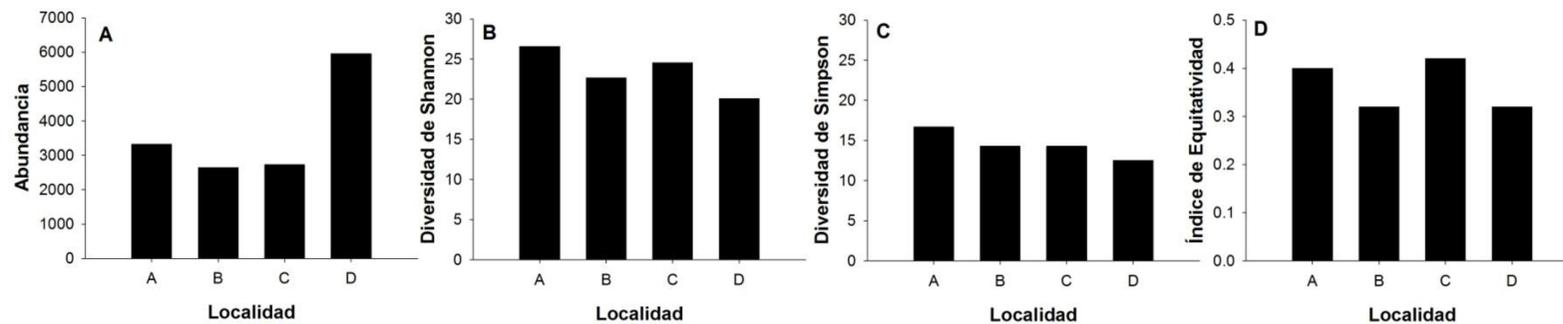


Figura 14. Abundancia total (A), índice de diversidad de Shannon (B), índice de diversidad de Simpson (C) e índice de equitatividad para cada una de las localidades estudiadas. Los índices de diversidad y equitatividad fueron calculados en función de los datos combinados entre todos los muestreos por localidad.

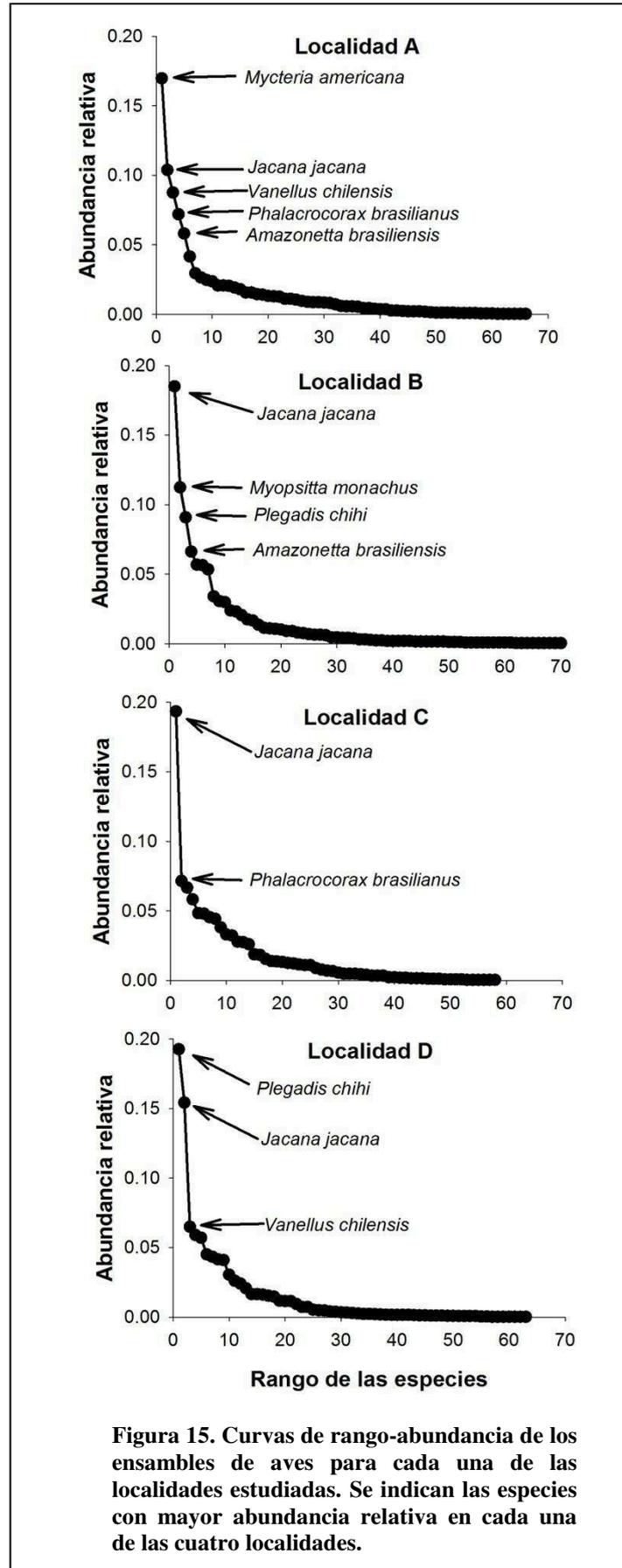


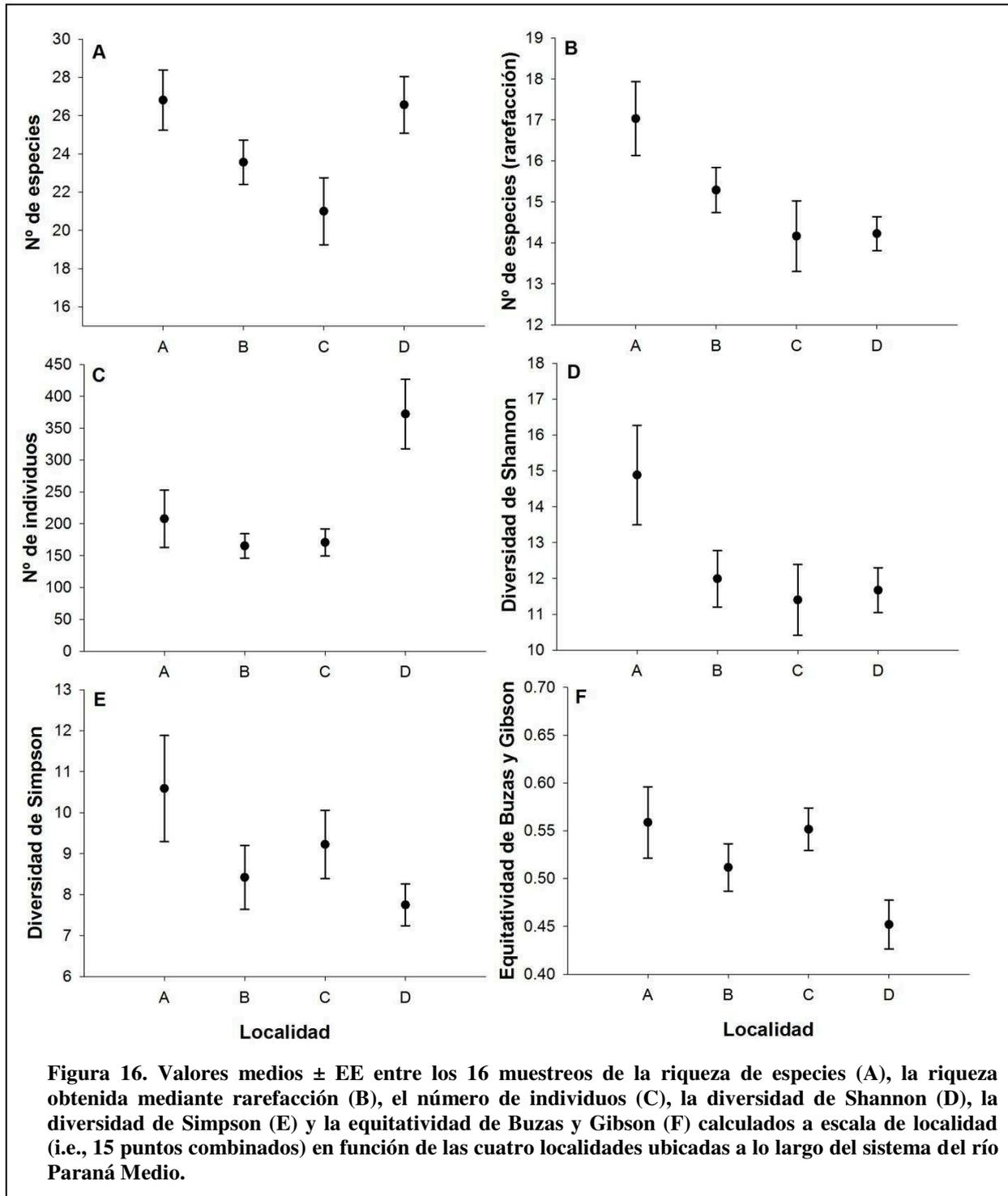
Figura 15. Curvas de rango-abundancia de los ensambles de aves para cada una de las localidades estudiadas. Se indican las especies con mayor abundancia relativa en cada una de las cuatro localidades.

El número total de especies por muestreo (combinación de los 15 puntos de conteo por localidad para cada uno de los 16 muestreos) fue significativamente mayor en la localidad A con respecto a la localidad C (Prueba de permutaciones: $P= 0,02$), y en la localidad D con respecto a las localidades B (Prueba de permutaciones: $P= 0,01$) y C (Prueba de permutaciones: $P= 0,04$; Tabla 4 y Fig. 16A). El resto de los pares de localidades no mostraron diferencias significativas entre sí (Prueba de permutaciones: $P > 0,1$ en todos los casos). En el caso de la riqueza calculada en base a rarefacción se encontró un valor medio significativamente más alto en la localidad A con respecto a las localidades C (Prueba de permutaciones: $P= 0,02$) y D (Prueba de permutaciones: $P= 0,02$; Tabla 4 y Fig. 16B). El resto de las localidades no difirieron significativamente entre sí (Prueba de permutaciones: $P > 0,1$ en todos los casos).

El número total de individuos registrados por muestreo presentó un valor significativamente más alto en la localidad D con respecto a las localidades A (Prueba de permutaciones: $P= 0,004$), B (Prueba de permutaciones: $P < 0,01$) y C (Prueba de permutaciones: $P < 0,01$; Tabla 4 y Fig. 16C). El resto de las localidades no difirieron significativamente entre sí (Prueba de permutaciones: $P > 0,1$ en todos los casos).

La diversidad de Shannon por muestreo fue significativamente mayor en la localidad A con respecto a la localidad C (Prueba de permutaciones: $P= 0,04$; Tabla 4 y Fig. 16D). Del mismo modo, la diversidad de Shannon fue mayor en la localidad A con respecto a las localidades B y D, aunque en este caso las diferencias fueron marginalmente significativas (Prueba de permutaciones: $P= 0,08$ en los dos casos). El resto de las localidades no difirieron significativamente entre sí (Prueba de permutaciones: $P > 0,1$ en todos los casos). La diversidad de Simpson fue significativamente mayor en la localidad A con respecto a las localidades B (Prueba de permutaciones: $P= 0,04$), C (Prueba de permutaciones: $P= 0,04$) y D (Prueba de permutaciones: $P= 0,04$; Tabla 4 y Fig. 16E). El resto de las localidades no difirieron significativamente entre sí (Prueba de permutaciones: $P > 0,1$ en todos los casos).

La equitatividad fue significativamente menor en la localidad D con respecto a las localidades A (Prueba de permutaciones: $P= 0,005$), B (Prueba de permutaciones: $P= 0,01$) y C (Prueba de permutaciones: $P < 0,01$; Tabla 4 y Fig. 16F). El resto de las localidades no difirieron significativamente entre sí (Prueba de permutaciones: $P > 0,1$ en todos los casos).



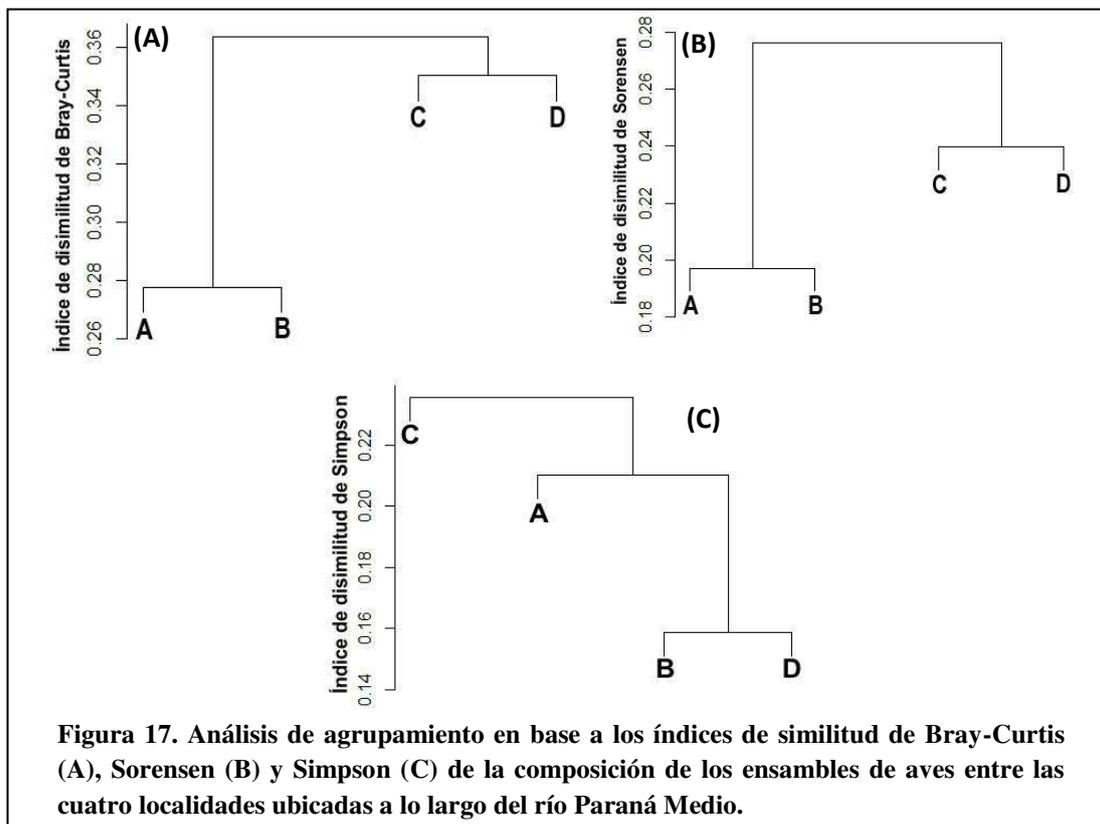
La composición de los ensamblajes, obtenida mediante la agrupación de las muestras y submuestras, presentó un índice de disimilitud de Sorensen entre las localidades igual a 0,38. Esta variación estuvo relacionada principalmente con un patrón de recambio de especies puesto que el índice de recambio de especies de Simpson representó la mayor parte de esta variación (índice de Simpson= 0,32; 84% de la disimilitud total representada por el índice de Sorensen). El índice de

disimilitud debida al anidamiento, en cambio, representó el 13% de la diversidad beta general medida a través del Índice de Sorensen (índice de disimilitud debida al anidamiento= 0,05).

El análisis de agrupamiento en base a la composición de los ensambles mostró un mayor grado de similitud entre las localidades A vs B y C vs D (Fig. 17A y B). De acuerdo con esto, las localidades A y B presentaron el número más alto y bajo de especies compartidas y no-compartidas, respectivamente (Tabla 6), valores que indican la mayor similitud entre estos ensambles. No obstante, el patrón no se repitió al utilizar el índice de disimilitud de Simpson para realizar el agrupamiento en función del recambio de especies (Fig. 17C). Este último reflejó en cambio el número relativamente alto de especies compartidas entre las localidades B y D, así como el número relativamente bajo de especies no-compartidas entre estas localidades (Tabla 6).

Tabla 6. Número de especies compartidas y no-compartidas entre las localidades estudiadas.

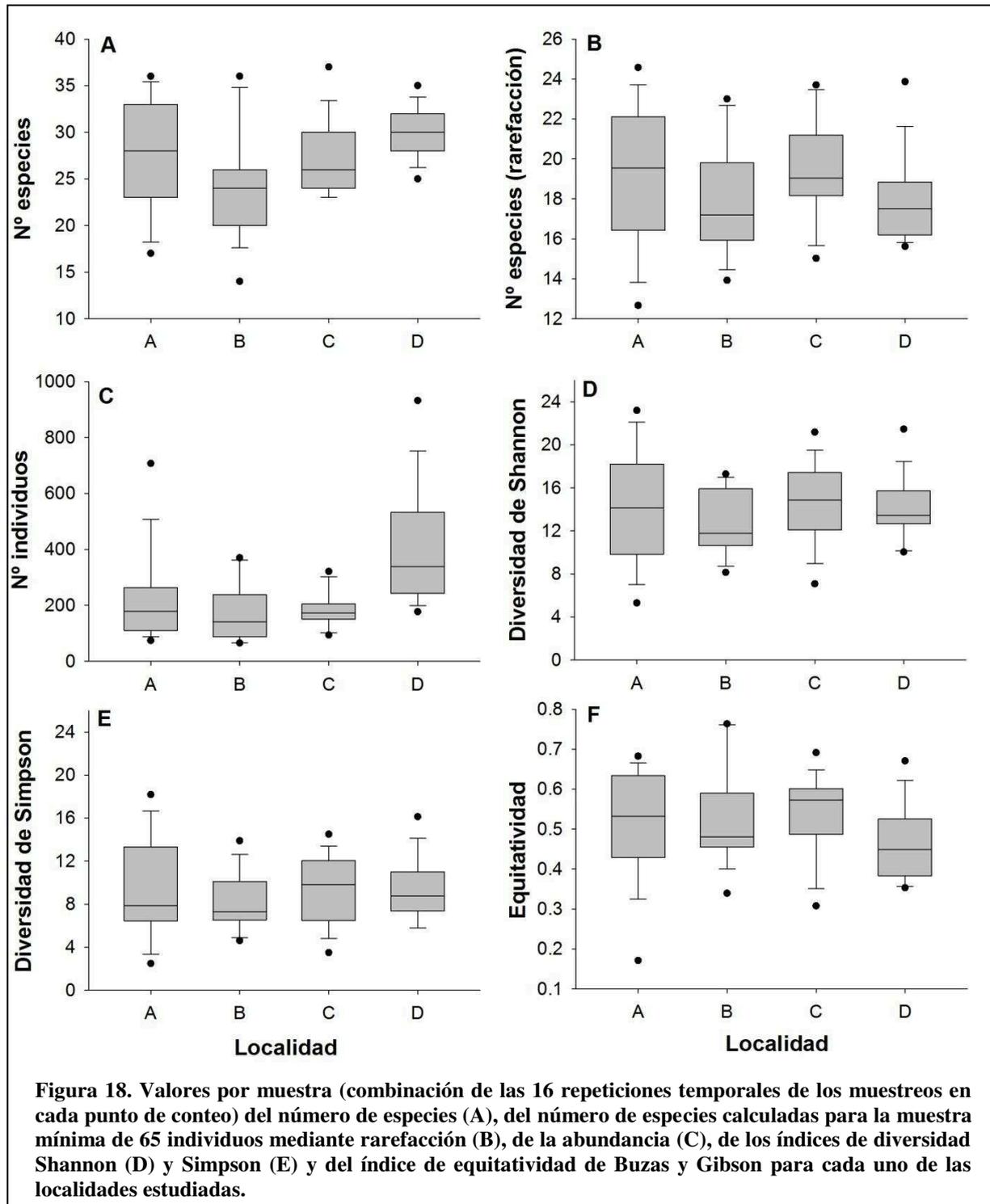
	Especies Compartidas				Especies no-compartidas			
	A	B	C	D	A	B	C	D
A	66				0			
B	55	71			27	0		
C	42	45	58		40	39	0	
D	47	53	46	63	35	28	29	0



A escala de puntos de conteo, el número de especies y el número de individuos por punto (i.e., variables combinadas entre las 16 repeticiones temporales de los muestreos para cada punto) fueron los únicos índices que presentaron diferencias significativas entre localidades (Tabla 7 y Fig. 18). No obstante, en ningún caso se observó un gradiente latitudinal. Se encontraron diferencias significativas entre las localidades de mayor (D) y menor (B) riqueza (Tabla 7 y Fig. 18). En el caso del número de individuos, las diferencias estuvieron relacionadas con el alto número de individuos por punto registrado en la localidad D con respecto a las otras localidades (Tabla 7 y Fig. 18).

Tabla 7. Variación de los índices que describen la estructura de los ensamblajes en función de las localidades. Se presentan las medias \pm error estándar (Media \pm ES) en función de los valores observados por localidad así como los resultados de los análisis estadísticos (LM y GLM). Finalmente, se muestran los resultados del post-test de Tukey en el caso de las variables que mostraron diferencias significativas.

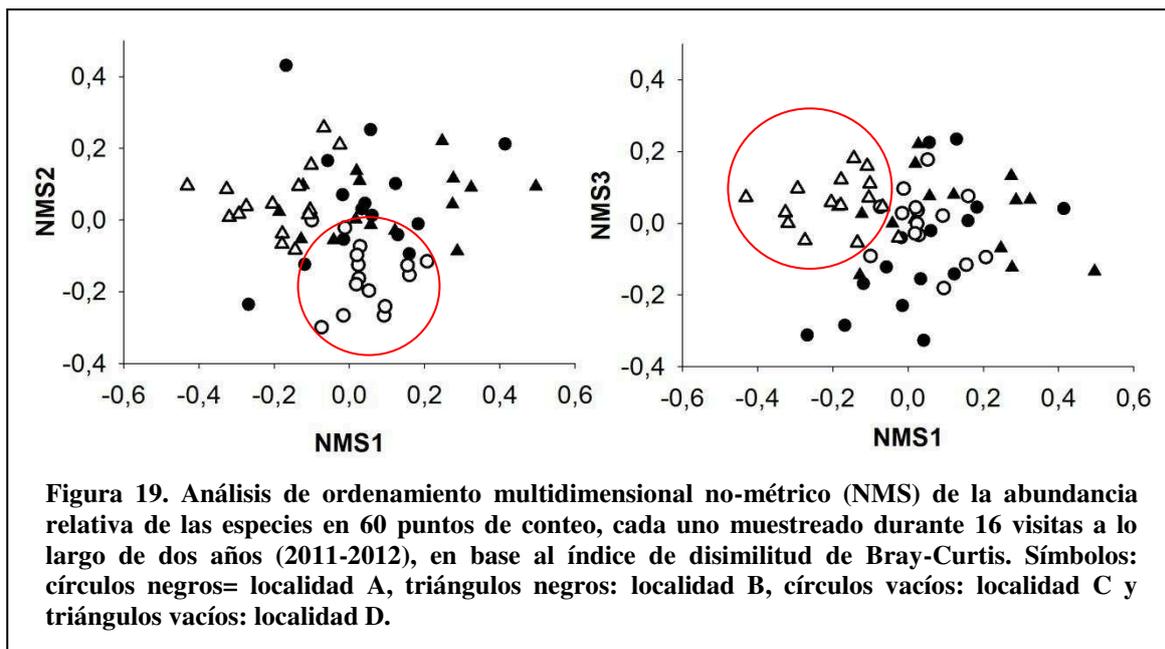
	Nº especies/punto	Nº especies/r punto	Nº individuos/punto	Índice de Shannon/punto	Índice de Simpson/punto	Equitatividad/punto
VALORES OBSERVADOS						
	Media \pm EE	Media \pm EE	Media \pm EE	Media \pm EE	Media \pm EE	Media \pm EE
A	27,7 \pm 1,5	19,48 \pm 0,9	221,6 \pm 41,1	3,30 \pm 0,06	0,87 \pm 0,02	0,5 \pm 0,03
B	24,1 \pm 1,4	18,04 \pm 0,7	176,2 \pm 28,2	3,16 \pm 0,06	0,87 \pm 0,01	0,5 \pm 0,03
C	27,1 \pm 1	19,52 \pm 0,6	182,07 \pm 15,6	3,29 \pm 0,03	0,89 \pm 0,01	0,5 \pm 0,03
D	29,9 \pm 0,7	17,92 \pm 0,5	396,9 \pm 51,8	3,40 \pm 0,02	0,89 \pm 0,01	0,47 \pm 0,02
COMPARACIÓN ESTADÍSTICA						
<i>Estadístico</i>	$X^2_3 = 9,5$	$X^2_3 = 1,97$	$X^2_3 = 1810,2$	$F_3 = 0,99$	$F_3 = 0,61$	$F_3 = 1,13$
<i>P</i>	0,022*	0,58	0,001*	0,40	0,61	0,34
POST-TEST DE TUKEY						
	Diferencia de medias	<i>P</i>	Diferencia de medias	<i>P</i>		
B-A	-3,6	0,27	-45,4	0,76		
C-A	-0,7	0,98	-39,5	0,75		
D-A	2,2	0,53	175,3	0,04*		
C-B	2,9	0,31	5,9	0,99		
D-B	5,8	0,002*	220,7	<0,001*		
D-C	2,86	0,08	214,9	<0,001*		

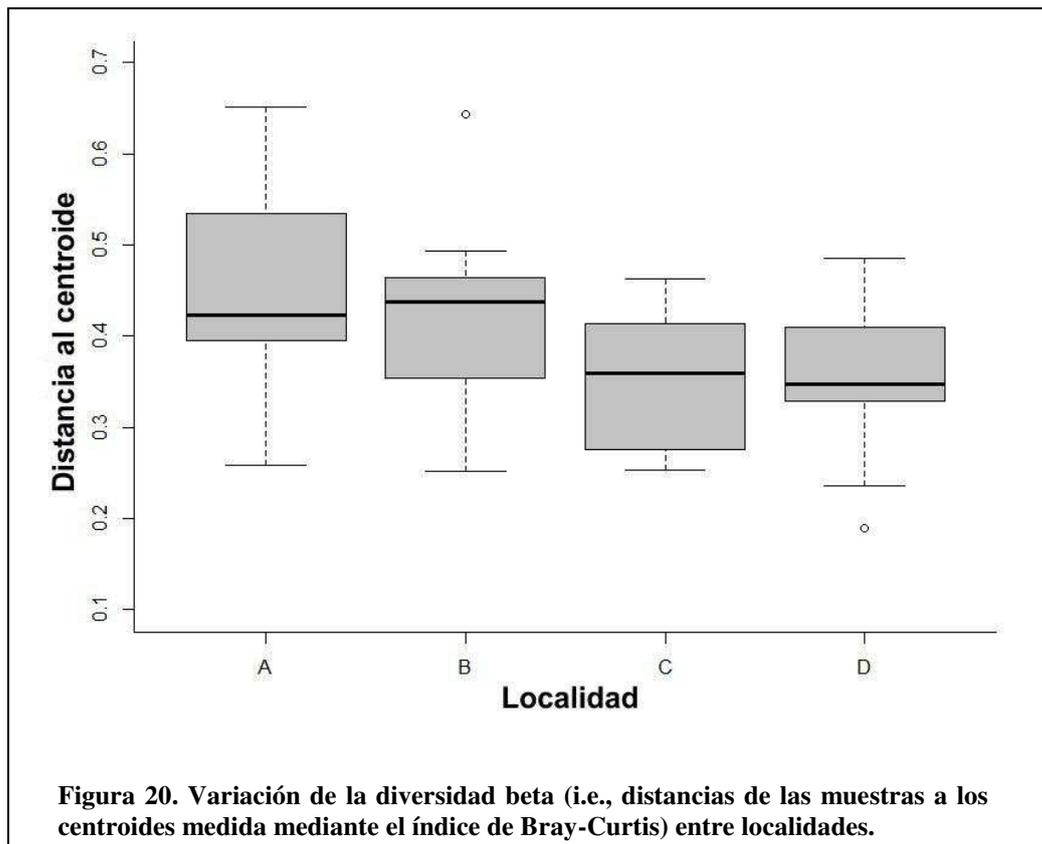


En cuanto a la composición de especies, el NMS basado en la abundancia relativa de las especies por punto y en el índice de disimilitud de Bray-Curtis mostró una separación parcial de la composición de los ensamblajes entre las localidades a lo largo de tres dimensiones (Estrés= 0,14; Bondad de ajuste= 0,89, Fig. 19). En general, las localidades C y D se separaron notablemente mientras que las localidades A y B mostraron un grado de superposición más alto (Fig. 19). De

acuerdo con ésto, se encontraron diferencias en la composición de especies entre localidades (PERMANOVA anidado: $F_{3, 56} = 5,3$; $P = 0,001$) aunque las ecorregiones de tierras altas no presentaron un efecto significativo (PERMANOVA anidado: $F_{1, 56} = 1,2$; $P = 0,33$). De acuerdo con el NMS, las comparaciones pareadas entre localidades mostraron menos diferencias entre las localidades A y B ($R^2_{A \text{ vs } B} = 0,11$) con respecto al resto ($R^2_{A \text{ vs } C} = 0,25$; $R^2_{A \text{ vs } D} = 0,20$; $R^2_{B \text{ vs } C} = 0,30$; $R^2_{B \text{ vs } D} = 0,23$; $R^2_{C \text{ vs } D} = 0,26$), aunque todos los pares de localidades difirieron significativamente entre sí ($P < \alpha/n^\circ$ de comparaciones = $0,05/6 = 0,008$ en todos los casos).

En cuanto a la diversidad beta, se encontraron diferencias entre las localidades (Betadisper: $F_{3, 56} = 3,7$; $P = 0,012$; Fig. 20). Ésto se debió a diferencias marginalmente significativas entre las localidades A vs C (Betadisper: $F_{1, 28} = 7,4$; $P = 0,01$), A vs D (Betadisper: $F_{1, 28} = 5,8$; $P = 0,02$), y B vs C (Betadisper: $F_{1, 28} = 4,4$; $P = 0,04$, Fig. 20). Por el contrario, no se encontraron diferencias entre las localidades A y B (Betadisper: $F_{1, 28} = 0,60$; $P = 0,41$), B y D (Betadisper: $F_{1, 28} = 3,1$; $P = 0,08$) y C y D (Betadisper: $F_{1, 28} = 0,08$; $P = 0,8$).



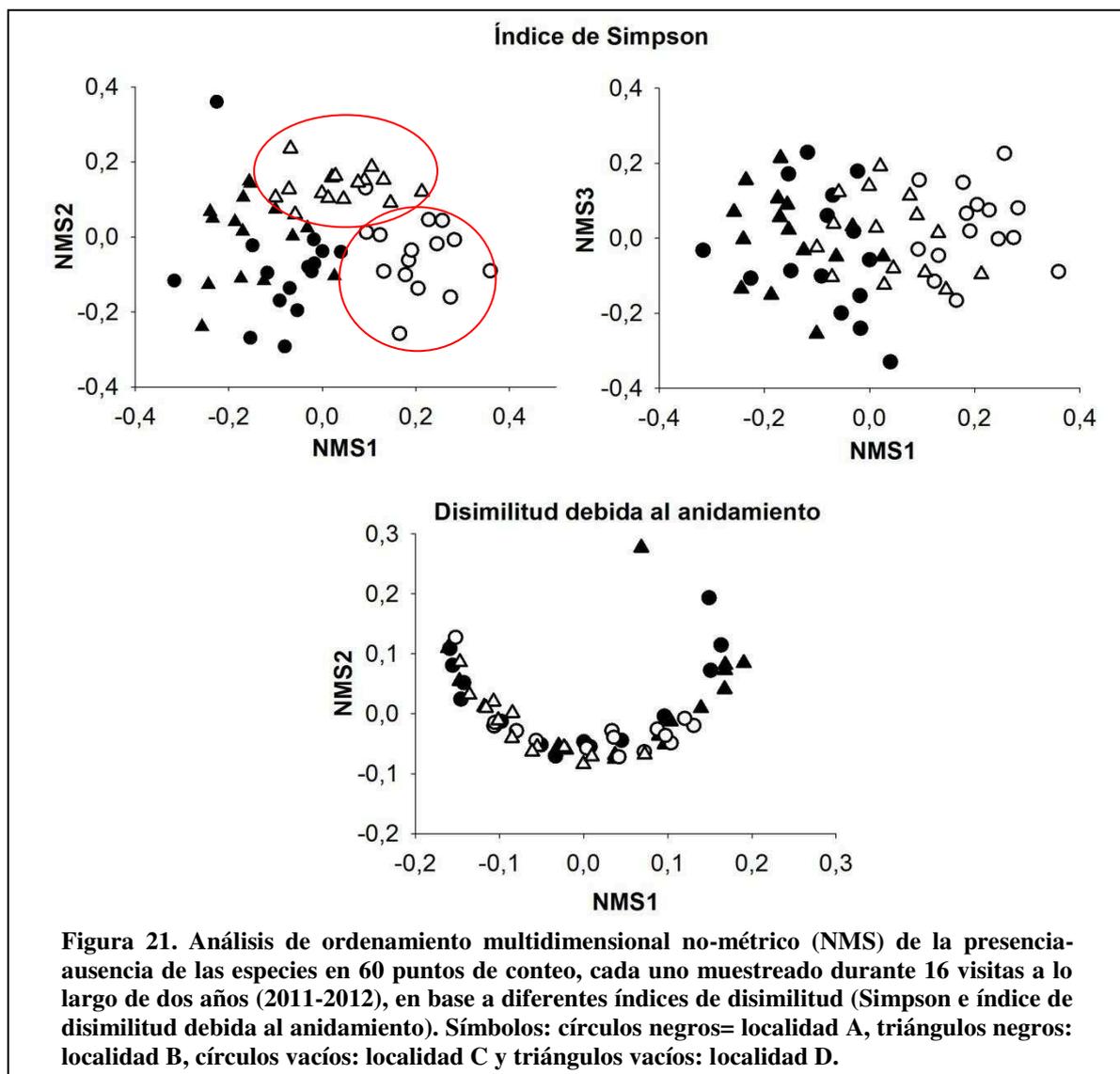


Al considerar las diferencias de las muestras mediante índices basados en la presencia-ausencia de las especies, se encontraron diferencias entre las localidades (Fig. 21). El uso por separado de los índices de Simpson y de disimilitud debida al anidamiento indicó que los patrones de disimilitud de las muestras entre localidades estuvieron relacionados principalmente con el recambio de especies (ver índice de Simpson en Fig. 21), puesto que los patrones debidos al anidamiento no presentaron ningún patrón espacial claro (Fig. 21). Los patrones espaciales de recambio de especies entre muestras (i.e., NMS mediante el índice de Simpson; Estrés= 0,19; Bondad de ajuste= 0,73) mostraron una separación del resto de las localidades C y D (Fig. 21). Por otra parte, las localidades A y B mostraron un alto grado de superposición.

Se encontraron diferencias significativas de la matriz de distancias de Simpson solamente entre localidades (PERMANOVA anidado: $F_{2, 56} = 6,4$; $P = 0,001$) y no entre los pares de localidades rodeados por diferentes ecorregiones de tierras altas (i.e., A y B vs C y D; PERMANOVA anidado: $F_{1, 56} = 2,4$; $P = 0,33$). Al considerar individualmente los pares de localidades, se encontraron diferencias en todas las combinaciones ($R^2_{A \text{ vs } C} = 0,31$; $R^2_{A \text{ vs } D} = 0,24$; $R^2_{B \text{ vs } C} = 0,35$; $R^2_{B \text{ vs } D} = 0,20$; $R^2_{C \text{ vs } D} = 0,27$; $P < 0,008$ en todos los casos) aunque con un menor recambio de especies entre las localidades A y B ($R^2_{A \text{ vs } B} = 0,12$; $P < 0,008$). Con respecto a la variación de la diversidad beta entre

localidades, no se encontraron diferencias de la dispersión entre localidades cuando se utilizó el índice de Simpson para generar la matriz de disimilitud entre puntos de conteo (Betadisper: $F_{3, 56} = 0,7$; $P = 0,53$).

En el caso del índice de disimilitud debida al anidamiento, no se encontraron diferencias entre localidades (PERMANOVA anidado: $F_{2, 56} = 1,3$; $P = 0,31$) ni entre las localidades rodeadas por diferentes ecorregiones de tierras altas (PERMANOVA anidado: $F_{1, 56} = 1$; $P = 0,32$), de acuerdo con la ausencia de patrones espaciales entre las muestras visualizados mediante el NMS (NMS: Estrés = 0,06; Bondad de ajuste = 0,98; Fig. 21). Del mismo modo, no existieron diferencias de la diversidad beta, cuantificada mediante el grado de anidamiento entre puntos de conteo, entre las localidades (Betadisper: $F_{3, 56} = 2,4$; $P = 0,09$).



Un total de cuatro Órdenes (19 %) y seis Familias (24 %) fueron registrados en una sola localidad, aunque mediante el registro de una sola especie en cada uno (Tabla 8). Un total de 19 especies (20 %) fueron registradas en una sola localidad, siendo siete, cinco, cinco y dos especies detectadas solamente en las localidades A, B, C y D, respectivamente (Tabla 8). La mayor parte de las especies registradas en una sola localidad fueron detectadas mediante una sola muestra y en un solo sitio (Tabla 8). Un total de siete especies sólo fueron registradas en los sitios rodeados por la ecorregión del Chaco Húmedo (Fig. 22), mientras que otras seis especies sólo fueron registradas en los sitios rodeados por la ecorregión del Espinal (Tabla 9). Así, en suma, un total de 13 especies (14 %) fueron registradas únicamente en sitios rodeados por sólo una de las ecorregiones.

De las especies registradas, 23 especies (24%) fueron más frecuentes y/o abundantes dentro de una sola localidad (15 especies) o bien dentro de las localidades rodeadas por una misma ecorregión de tierras altas (8 especies, Tabla 10). Adicionalmente, cuatro especies fueron seleccionadas como indicadores de dos localidades no rodeadas por una misma ecorregión de tierras altas (Tabla 10).

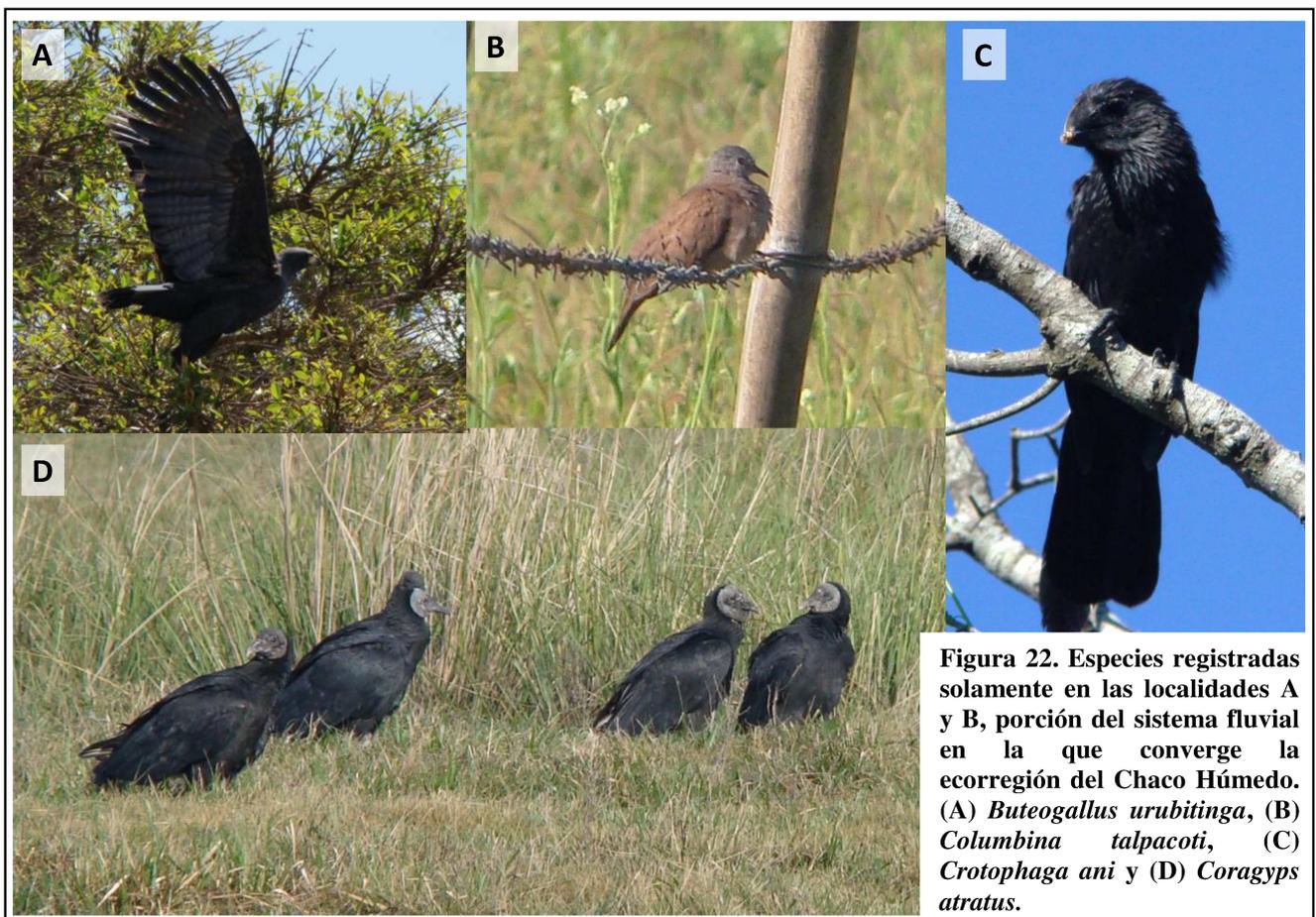


Tabla 8. Órdenes, familias y especies registradas en sólo una de las localidades (Loc) junto con el número de submuestras (N= 240= 15 puntos x 16 muestreos) y de sitios (i.e., 15 puntos de conteo por localidad) en el que estos taxones ocurrieron. Se muestra el número de especies registradas de cada orden y familia entre paréntesis.

	Loc	Nº de muestras en las que ocurre (N= 240)	Nº de sitios en los que ocurre (N= 15)
Órdenes			
Struthioniformes (1 sp.)	A	1	1
Strigiformes (1 sp.)	A	16	2
Apodiformes (1 sp.)	B	1	1
Phoenicopteriformes (1 sp.)	C	1	1
Familias			
Rheidae (1 sp.)	A	1	1
Anhingidae (1 sp.)	A	1	1
Strigidae (1 sp.)	A	16	2
Rostratulidae (1 sp.)	B	1	1
Trochilidae (1 sp.)	B	1	1
Phoenicopteridae (1 sp.)	C	1	1
Especies			
<i>Rhea americana</i>	A	1	1
<i>Nothura maculosa</i>	A	1	1
<i>Jabiru mycteria</i>	A	2	2
<i>Anhinga anhinga</i>	A	1	1
<i>Busarellus nigricollis</i>	A	1	1
<i>Phalaropus tricolor</i>	A	4	4
<i>Athene cunicularia</i>	A	16	2
<i>Laterallus melanophaius</i>	B	1	1
<i>Nycticryphes semicollaris</i>	B	1	1
<i>Helimaster furcifer</i>	B	1	1
<i>Patagioenas maculosa</i>	B	1	1
<i>Melanerpes cactorum</i>	B	2	2
<i>Podiceps major</i>	C	11	7
<i>Ixobrychus involucris</i>	C	3	3
<i>Fulica rufifrons</i>	C	1	1
<i>Phoenicopterus chilensis</i>	C	1	1
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	C	14	8
<i>Coscoroba coscoroba</i>	D	3	2
<i>Anas cyanoptera</i>	D	2	2

Tabla 9. Órdenes, familias y especies registradas solamente en las localidades rodeadas por la ecorregión del Chaco Húmedo (Ch) y del Espinal (Esp) junto con el número de muestras (N= 480= 30 puntos x 16 muestreos) y de sitios (i.e., 30 puntos de conteo: 2 localidades rodeadas por cada ecorregión) en el que estos taxones ocurren. Se muestra el número de especies registradas de cada orden y familia entre paréntesis.

	Ecorregión circundante	Nº ocurrencias en muestras (N= 480)	Nº ocurrencias en sitios (N= 30)
Órdenes			
Tinamiformes (2 sp.)	Ch	3	3
Catharthiformes (1 sp.)	Ch	16	10
Familias			
Tinamidae (2 sp.)	Ch	3	3
Cathartidae (1 sp.)	Ch	16	10
Especies			
<i>Rhynchotus rufescens</i>	Ch	2	2
<i>Coragyps atratus</i>	Ch	16	10
<i>Buteogallus meridionalis</i>	Ch	16	10
<i>Buteogallus urubitinga</i>	Ch	4	3
<i>Circus buffoni</i>	Ch	9	8
<i>Columbina talpacoti</i>	Ch	19	12
<i>Crotophaga ani</i>	Ch	30	15
<i>Anas flavirostris</i>	Esp	4	4
<i>Tigrisoma lineatum</i>	Esp	13	8
<i>Gallinula galeata</i>	Esp	16	12
<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	Esp	15	15
<i>Chroicocephalus cirrocephalus</i>	Esp	17	13
<i>Picumnus cirratus</i>	Esp	2	2

Tabla 10. Especies seleccionadas como indicadoras de cada una de las localidades y de las localidades rodeadas por una misma ecorregión de tierras altas (A + B= Chaco húmedo, C + D= Espinal). Se muestra la proporción de registros que ocurren en la/s localidad/es de la que la especie es indicadora (A; si A es igual a 1, la especie sólo ocurre en esa/s localidad/es) y la proporción de puntos de conteo de esa/s localidad/es que incluyen la especie (B).

Especie	Localidad/es	A	B	P
<i>Crotophaga ani</i>	A	0,82	0,73	0,001
<i>Columbina talpacoti</i>	A	0,53	0,65	0,003
<i>Phalaropus tricolor</i>	A	1	0,27	0,007
<i>Podiceps major</i>	C	1	0,47	0,001
<i>Dendrocygna bicolor</i>	C	0,97	0,67	0,001
<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	C	0,86	0,73	0,001
<i>Porphyryla martinica</i>	C	0,97	0,67	0,001
<i>Gallinula melanops</i>	C	0,83	0,67	0,001
<i>Gallinula galeata</i>	C	0,78	0,53	0,001
<i>Rallus sanguinolentus</i>	C	1	0,53	0,001
<i>Nycticorax nycticorax</i>	C	0,69	0,33	0,013
<i>Tringa flavipes</i>	D	0,75	0,93	0,001
<i>Columba picazuro</i>	D	0,73	0,67	0,001
<i>Syrigma sibilatrix</i>	D	0,69	0,53	0,002
<i>Plegadis chihi</i>	D	0,72	1	0,03
<i>Columbina picui</i>	A + B	0,93	0,97	0,001
<i>Buteogallus meridionalis</i>	A + B	1	0,33	0,005
<i>Coragyps atratus</i>	A + B	1	0,33	0,008
<i>Circus buffoni</i>	A + B	1	0,27	0,020
<i>Anas versicolor</i>	C + D	0,84	0,9	0,001
<i>Chroicocephalus cirrocephalus</i>	C + D	1	0,43	0,002
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	C + D	0,88	1	0,003
<i>Tigrisoma lineatum</i>	C + D	1	0,27	0,024
<i>Butorides striata</i>	A + C	0,87	0,73	0,001
<i>Tringa melanoleuca</i>	A + D	0,87	0,47	0,003
<i>Aramides ipecaha</i>	B + D	0,78	0,77	0,018
<i>Colaptes melanochloros</i>	B + D	0,80	0,53	0,002

3.2.6. Variación temporal de la estructura y composición entre localidades

Todas las variables (riqueza, abundancia, diversidad y equitatividad) variaron significativamente entre los ocho muestreos y entre los dos años muestreados (Tabla 11 y Fig. 23). No obstante, la variación temporal de todas las variables entre los ocho muestreos fue diferente entre localidades (i.e., la interacción entre los factores Muestreo y Localidades fue significativa, Tabla 11 y Fig. 24, 25, 26, 27, y 28). En el caso de la riqueza de especies y los índices de diversidad de

Shannon y Simpson, los patrones de cambio entre muestreos fueron diferentes entre los dos años (i.e., la interacción entre los factores Muestreo y Año fue significativa, Tabla 11 y Fig. 23). Solamente en el caso del índice de equitatividad se encontró una diferencia de los cambios interanuales entre las localidades (i.e., la interacción entre los factores año y localidad fue significativa, Tabla 11 y Fig. 29).

La composición a escala de puntos de conteo varió significativamente entre los ocho muestreos (PERMANOVA: $F_{7, 952} = 4$; $R^2 = 0,03$; $P = 0,001$) y entre los dos años (PERMANOVA: $F_{1, 958} = 15,2$; $R^2 = 0,01$; $P = 0,001$). La variación de la composición entre los ocho muestreos difirió entre los dos años (PERMANOVA: interacción entre los factores muestreo y año: $F_{7, 952} = 2,5$; $R^2 = 0,02$; $P = 0,001$) y entre las localidades (PERMANOVA: interacción entre los factores muestreo y localidad: $F_{21, 938} = 1,9$; $R^2 = 0,04$; $P = 0,001$), así como la variación entre años difirió entre localidades (PERMANOVA: interacción entre los factores año y localidad: $F_{3, 956} = 3,4$; $R^2 = 0,01$; $P = 0,001$).

Tabla 11. Comparación estadística a escala de puntos de conteo (i.e., medias \pm EE de los valores por punto) de la riqueza, abundancia, índices de diversidad de Shannon, Simpson y equitatividad de Buzas y Gibson entre los ocho muestreos realizados en cada año (Muestreo), entre los dos años muestreados (2011-12, Año) y entre las cuatro localidades incluidas como covariables (Loc). Se muestran los valores del estadístico (X^2), grados de libertad (G.L.) y valor de probabilidad (P) resultante de modelos lineales generalizados (riqueza y abundancia) y generales (índices de Shannon, Simpson y Equitatividad) mixtos (se incluyó el punto de conteo como un factor aleatorio). Las variables separadas por “:” indican los valores correspondientes a las interacciones entre factores. Los valores resaltados en negrita indican variaciones significativas.

	Riqueza			Abundancia			Shannon			Simpson			Equitatividad		
	X^2	G.L.	P	X^2	G.L.	P	X^2	G.L.	P	X^2	G.L.	P	X^2	G.L.	P
Muestreo	82,8	7	<0,001	36,1	7	<0,001	84	7	<0,001	66,4	7	<0,001	19,7	7	0,006
Año	128,6	1	<0,001	134,2	1	<0,001	80,8	1	<0,001	48,7	1	<0,001	13,1	1	<0,001
Loc	28,1	3	<0,001	28,1	3	<0,001	23,5	3	<0,001	18	3	<0,001	15,4	3	0,002
Muestreo:Año	13,9	7	0,05	2,7	7	0,91	22,5	7	0,002	20,3	7	0,005	7,7	7	0,36
Muestreo:Loc	58,7	21	<0,001	87,6	21	<0,001	82,9	21	<0,001	78,5	21	<0,001	57,9	21	<0,001
Año:Loc	1,6	3	0,67	4,2	3	0,24	2,2	3	0,53	1,8	3	0,61	8,5	3	0,036

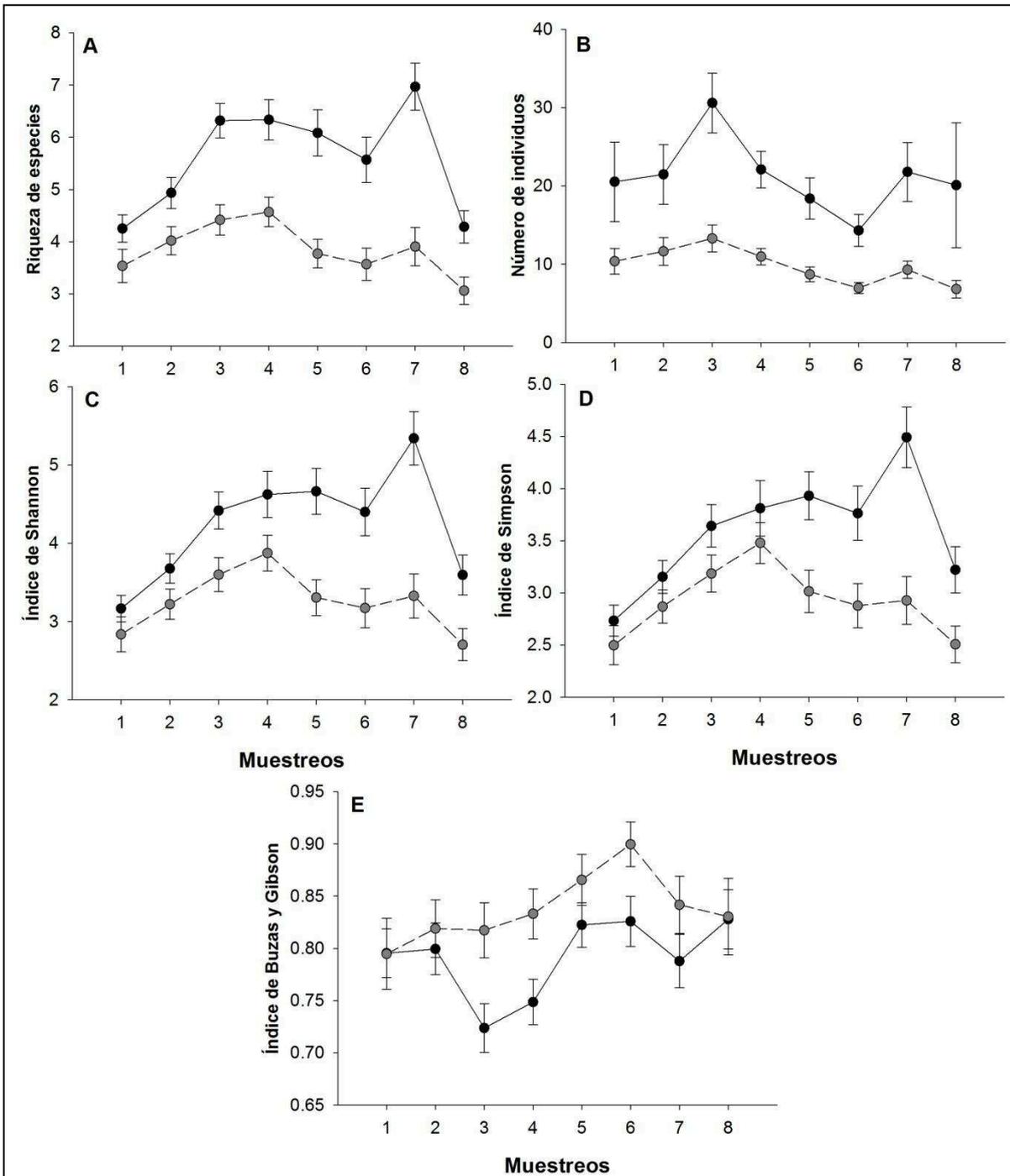
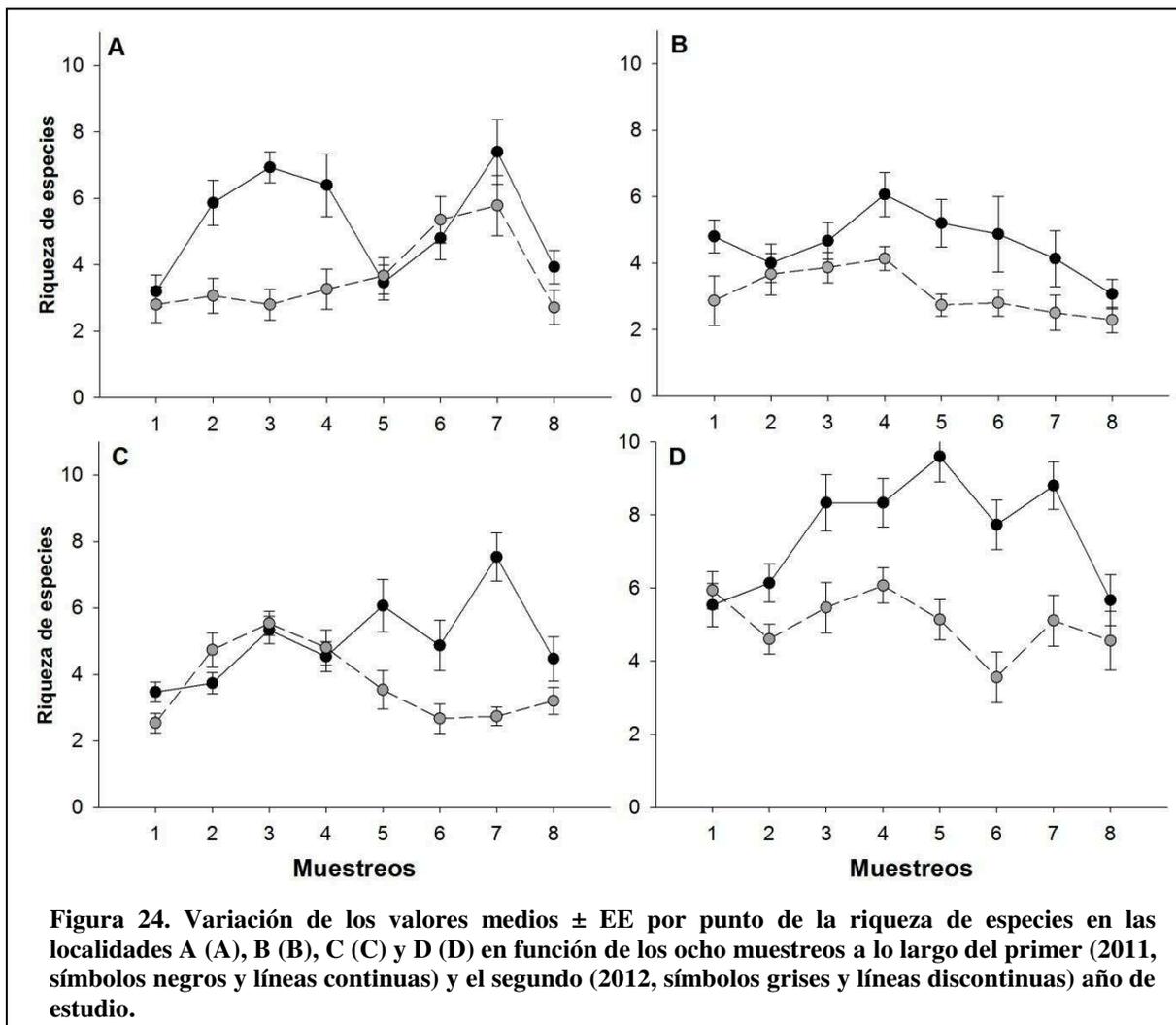
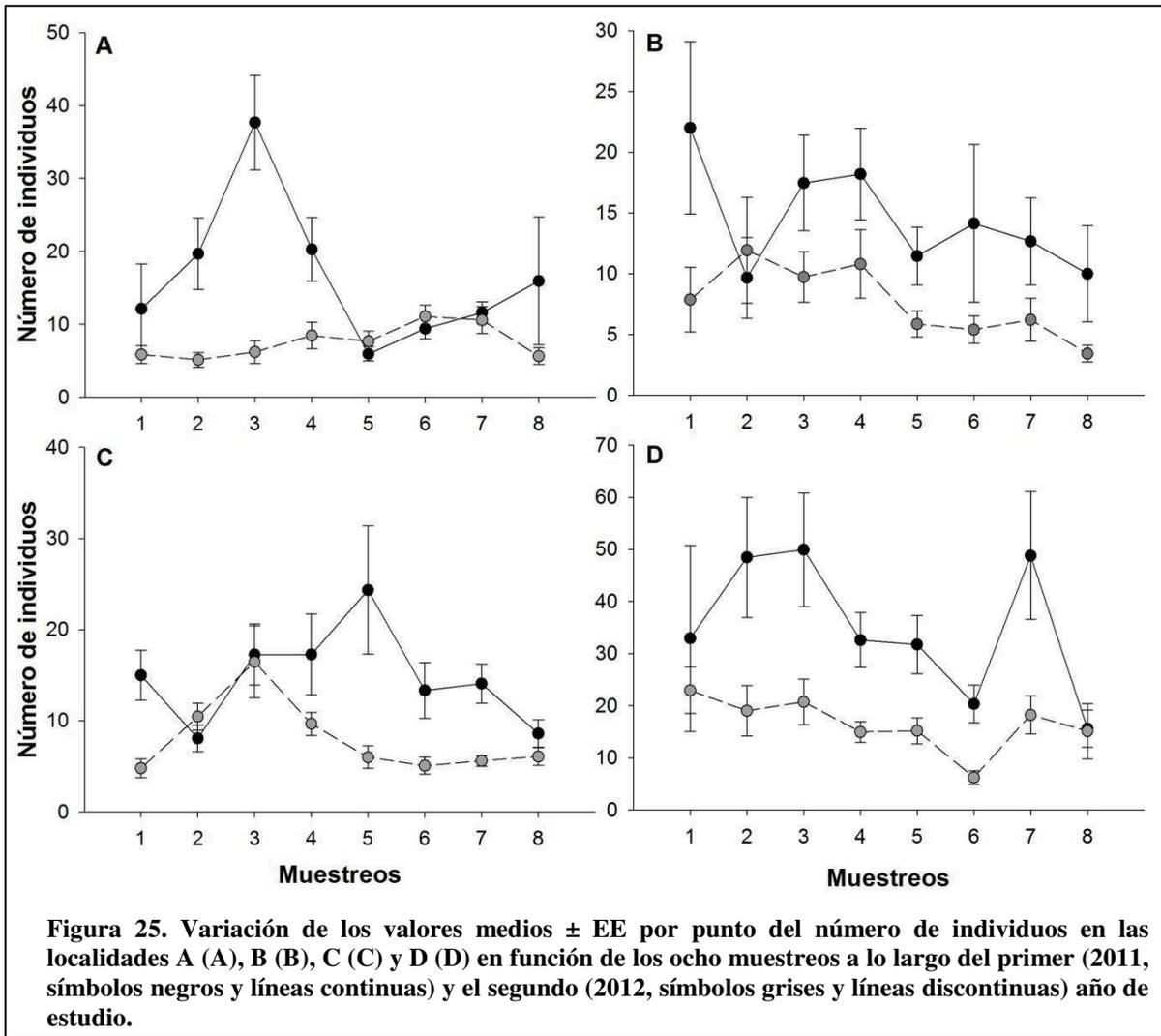
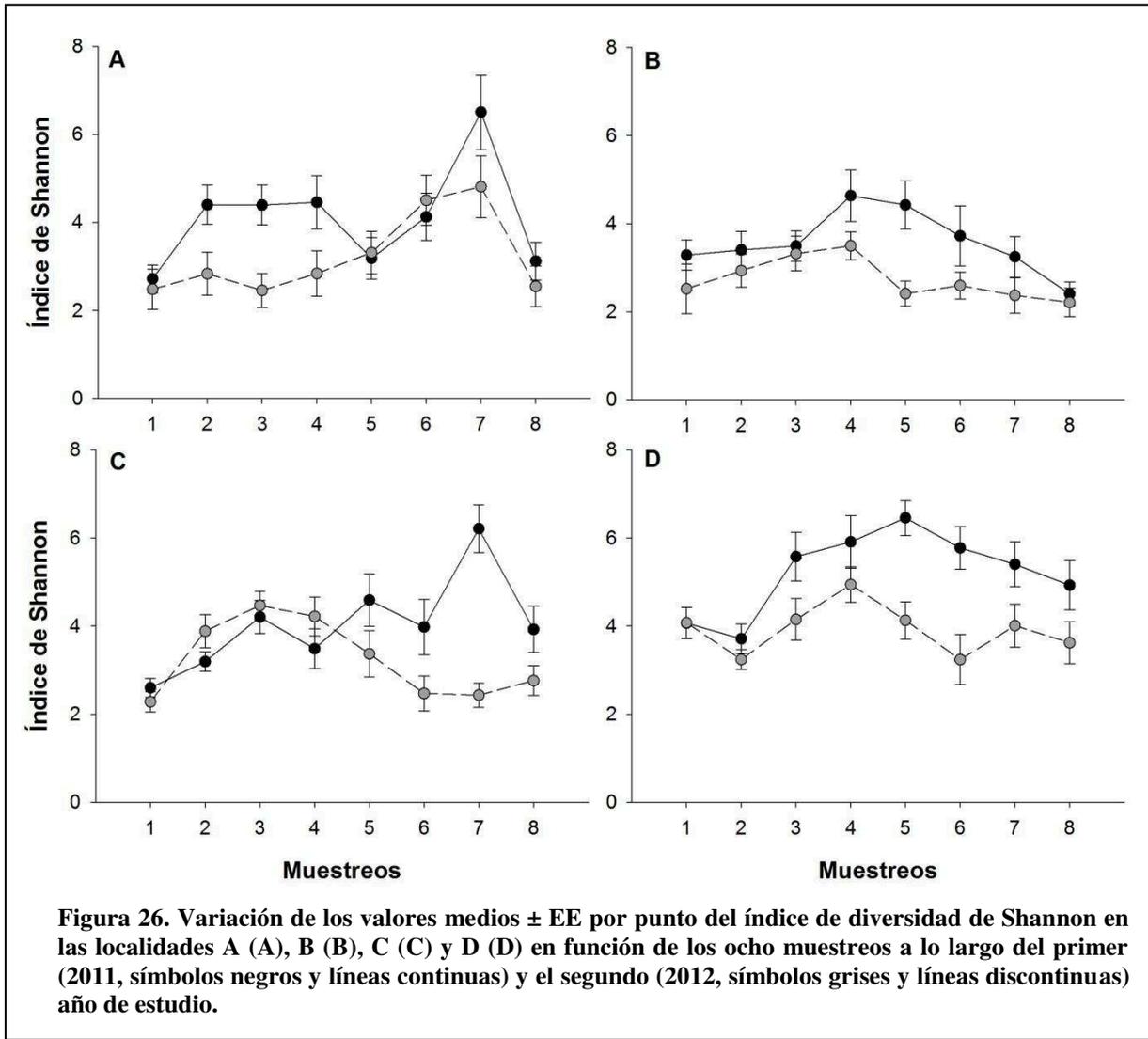
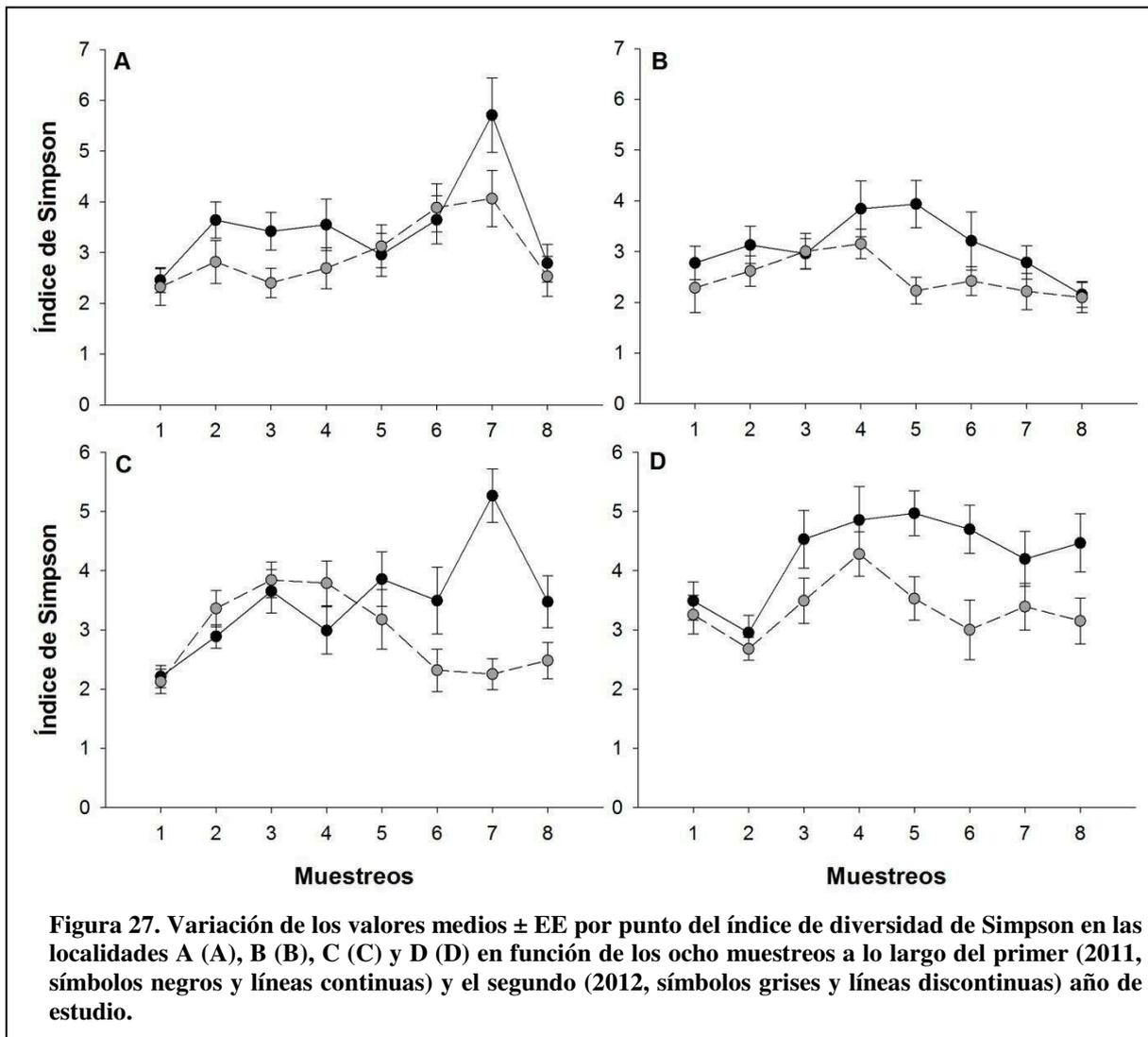


Figura 23. Variación de los valores medios \pm EE por punto de la riqueza de especies (A), el número de individuos (B), los índices de diversidad de Shannon (C) y Simpson (D) y la equitatividad de Buzas y Gibson (E) en función de los ocho muestréos a lo largo del primer (2011, símbolos negros y líneas continuas) y el segundo (2012, símbolos grises y líneas discontinuas) año de estudio. Los valores corresponden a medias \pm error estándar entre las cuatro localidades estudiadas.









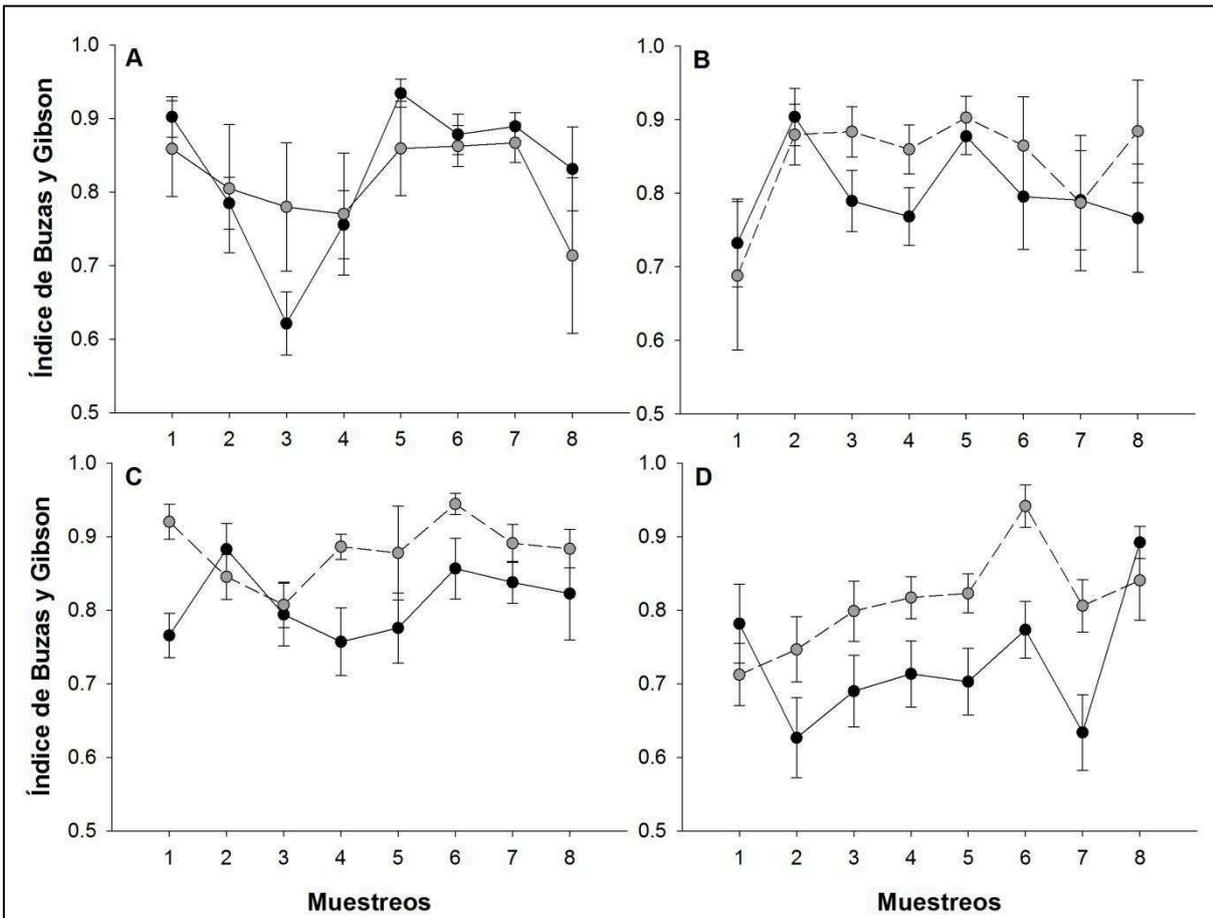


Figura 28. Variación de los valores medios \pm EE por punto del índice de equitatividad en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) en función de los ocho muestreos a lo largo del primer (2011, símbolos negros y líneas continuas) y el segundo (2012, símbolos grises y líneas discontinuas) año de estudio.

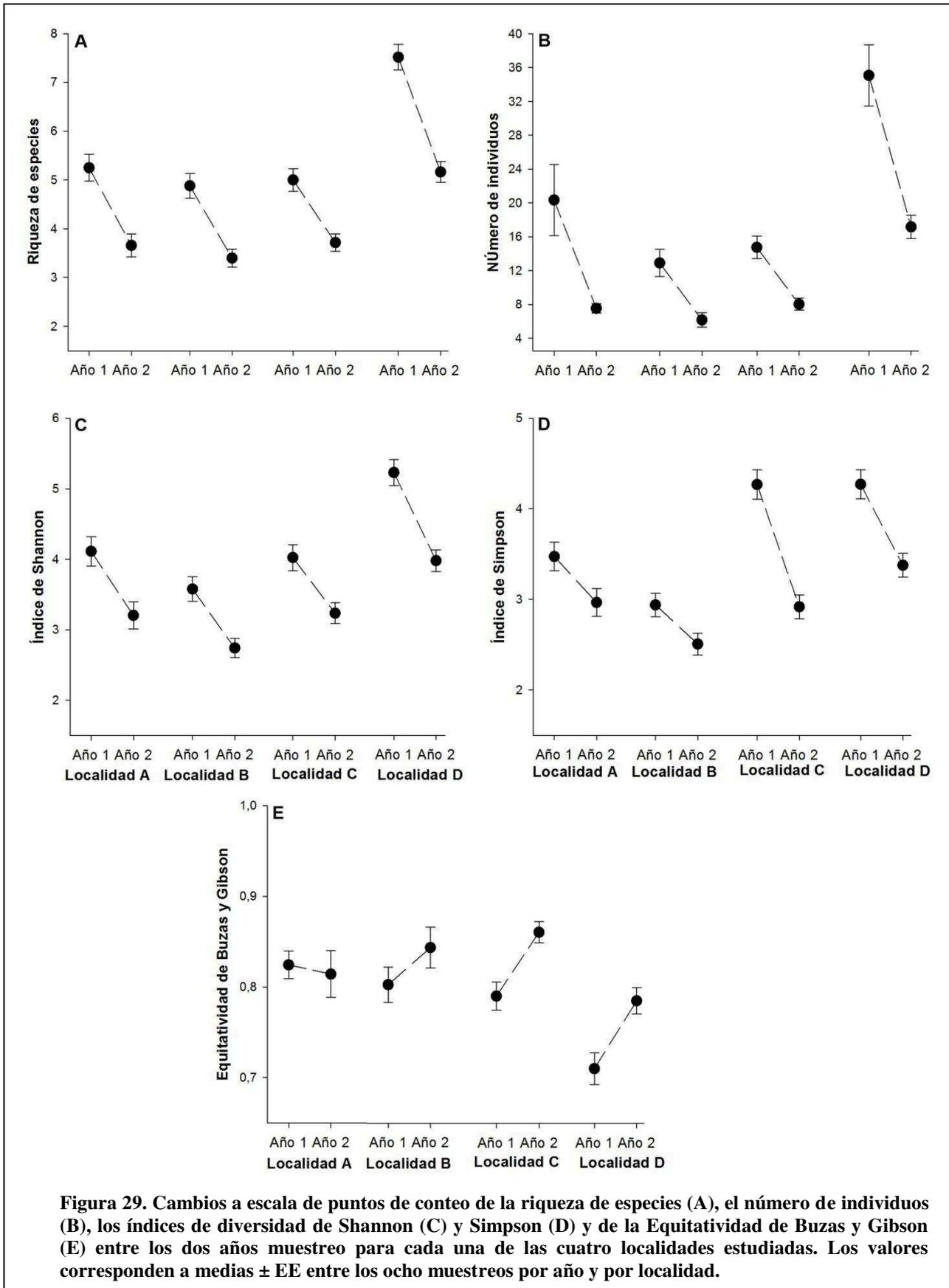


Figura 29. Cambios a escala de puntos de conteo de la riqueza de especies (A), el número de individuos (B), los índices de diversidad de Shannon (C) y Simpson (D) y de la Equitatividad de Buzas y Gibson (E) entre los dos años muestreo para cada una de las cuatro localidades estudiadas. Los valores corresponden a medias \pm EE entre los ocho muestreos por año y por localidad.

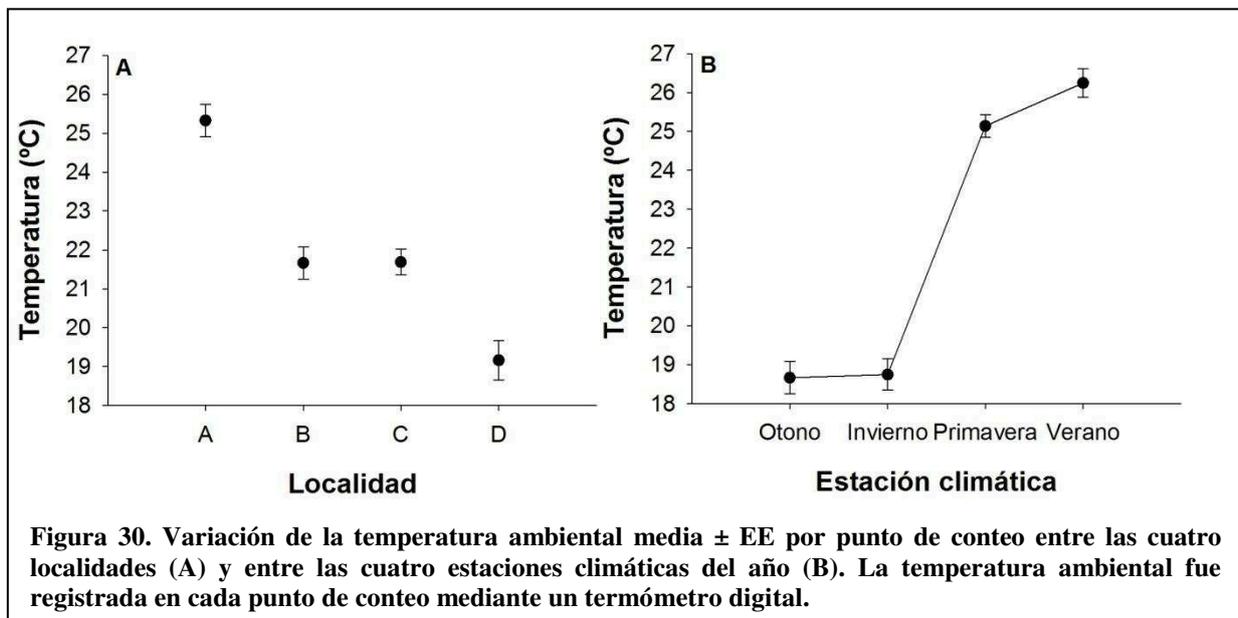
3.3. Factores explicativos de la variación espacio-temporal de los ensambles de aves.

3.3.1. Caracterización del gradiente climático

La temperatura ambiental media por punto de conteo difirió significativamente entre las cuatro localidades (Media \pm EE por localidad: A= 25,3 \pm 0,4; B= 21,7 \pm 0,4; C= 21,7 \pm 0,3 y D= 19,2 \pm 0,5; LMM: $F_{3, 56} = 30,9$; $P < 0,001$). En general, estas diferencias de la temperatura fueron debidas a un gradiente de decrecimiento latitudinal en el que todos los pares de localidades difirieron significativamente (Post-test de Tukey: $P < 0,001$ en todos los casos), con excepción de las localidades C y B que no presentaron diferencias significativas (Post-test de Tukey: $P = 0,99$, Fig. 30).

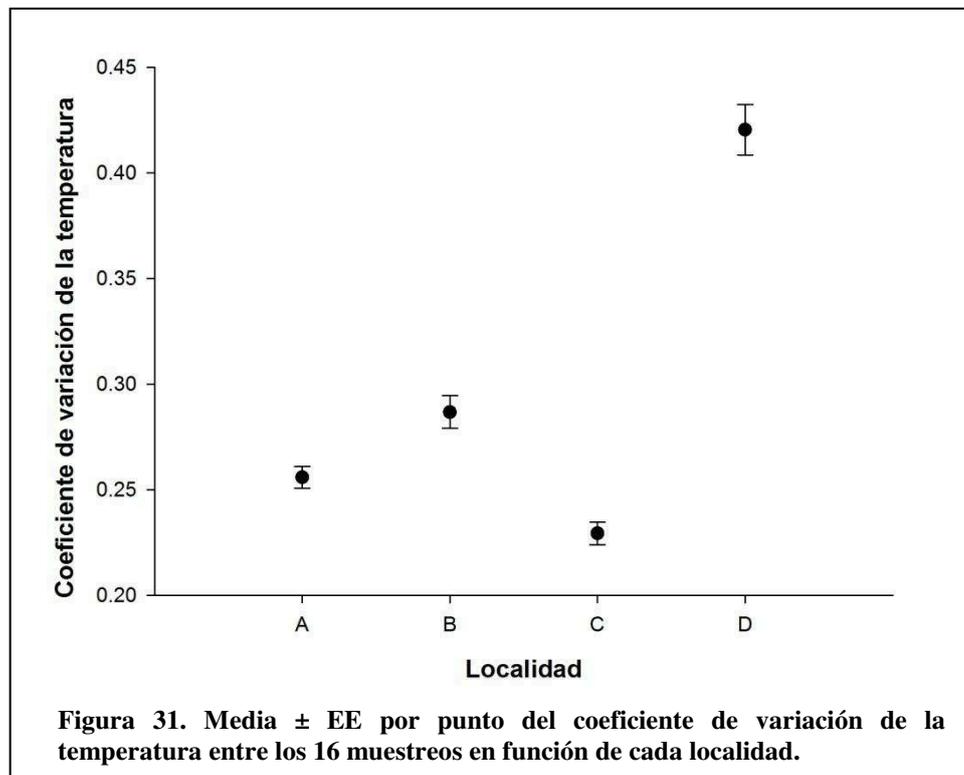
Del mismo modo, la temperatura por punto de conteo difirió significativamente entre las cuatro estaciones climáticas del año (Media \pm EE por estación: otoño= 18,7 \pm 0,4; invierno= 18,7 \pm 0,4; primavera= 25,1 \pm 0,3; verano= 26,2 \pm 0,4; Modelo lineal mixto: $F_{3, 956} = 133,9$; $P < 0,001$). Con excepción de otoño vs invierno y primavera vs verano (Post-test de Tukey: $P = 0,99$ y 0,20, respectivamente), todos los pares de estaciones climáticas presentaron diferencias significativas de la temperatura media por punto (Post-test de Tukey: $P < 0,001$ en todos los casos, Fig. 30).

Por el contrario, no se encontraron diferencias de la temperatura ambiental por punto de conteo entre los dos años de muestreo (Media \pm EE por año: 2011= 22,2 \pm 0,32; 2012= 21,8 \pm 0,30; LMM: $F_{1, 958} = 1,4$; $P = 0,24$).



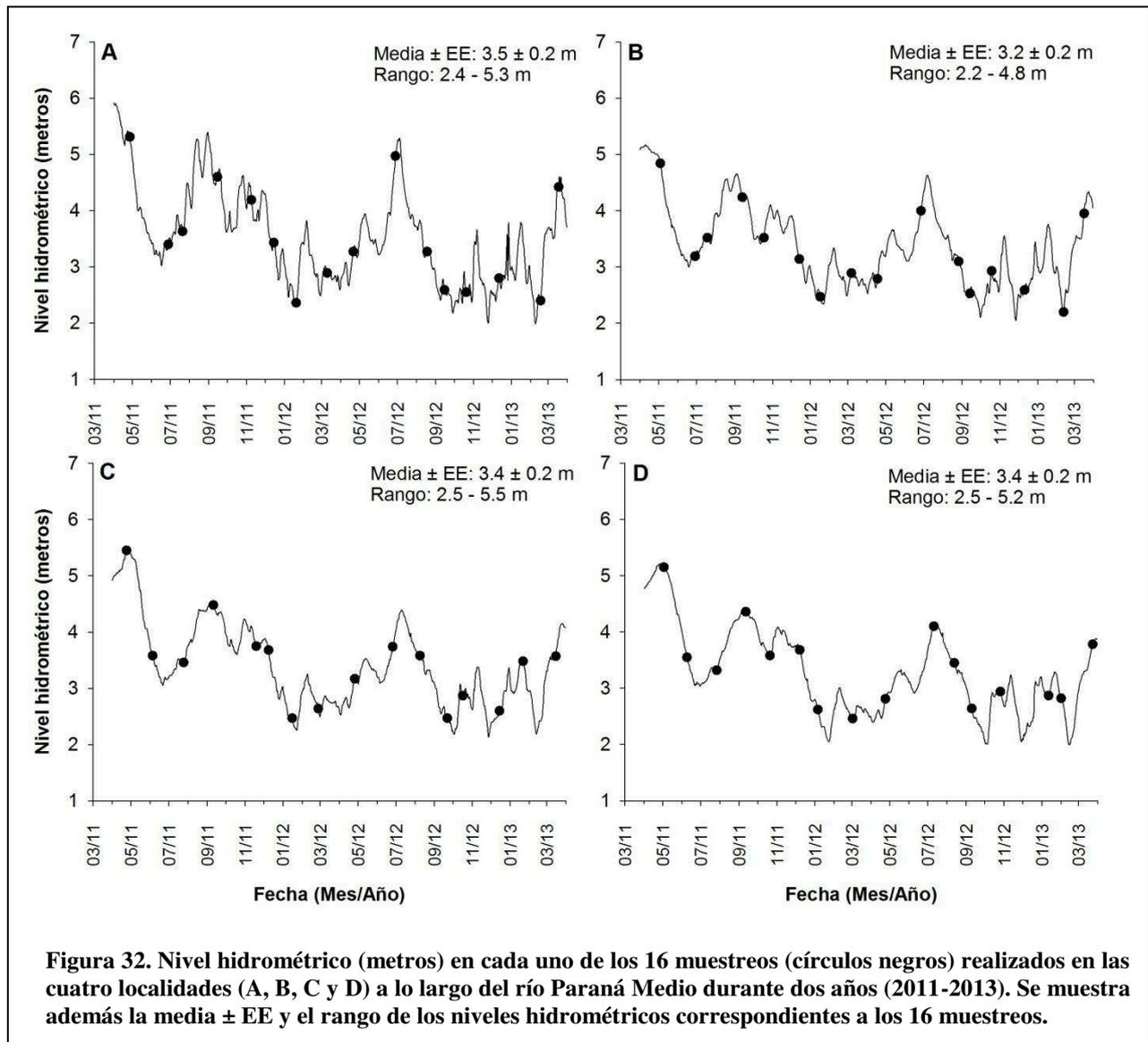
La variación de la temperatura entre los 16 muestreos por punto, medida mediante el coeficiente de variación (CV), presentó diferencias significativas entre localidades (Prueba de

permutación: $P < 0,001$, Fig. 31). La localidad D presentó el mayor grado de variación de la temperatura entre los 16 muestreos sucesivos (Media \pm EE= $0,42 \pm 0,01$), seguida por la localidad B ($0,29 \pm 0,01$), la localidad A ($0,26 \pm 0,01$) y finalmente la localidad C, la cual presentó el menor grado de variación de la temperatura entre muestreos ($0,23 \pm 0,01$).



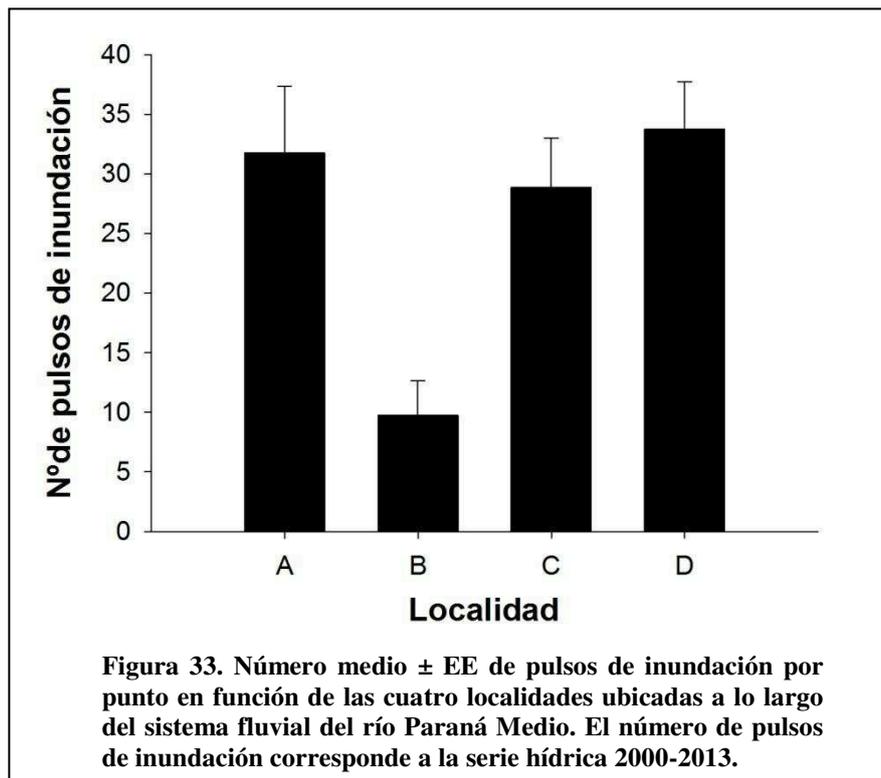
3.3.2 Caracterización del régimen hidrológico

Las 16 repeticiones de los muestreos a lo largo de dos años abarcaron un amplio rango de variación hidrométrica en cada una de las localidades (Fig. 32). Los mayores niveles hidrométricos que presentó el río ocurrieron durante los meses de marzo y abril del primer año de muestreo (2011). Los meses de agosto y setiembre presentaron niveles hidrométricos relativamente altos en los dos años de muestreo (Fig. 32).



El nivel hidrométrico varió significativamente entre los ocho muestreos por año (LM: $F_{7, 21}$; $P < 0,001$) y entre los dos años de muestreo, siendo en promedio más elevados durante el primero (Media \pm EE: 2011= 3,6 \pm 0,1; 2012= 3,2 \pm 0,1; LM: $F_{1, 21}$; $P < 0,001$), año en el que el nivel hidrométrico alcanzó el valor máximo durante un muestreo (5,5 m en 2011 versus 5 m en 2012). Además, las variaciones entre muestreos del nivel hidrométrico fueron diferentes entre los dos años (i.e., la interacción entre los factores año y muestreo fue significativa; LM: $F_{7, 21} = 0,8$; $P < 0,01$). Por el contrario, no se encontraron diferencias significativas entre localidades (LM: $F_{3, 21}$; $P = 0,1$) y los patrones de cambios entre muestreos y entre años del nivel hidrométrico no variaron entre localidades (i.e., las interacciones localidad-muestreo y localidad-año no resultaron significativas; LM: $P > 0,1$).

El número medio de pulsos de inundación por punto varió significativamente entre localidades (Kruskal-Wallis: $H_3= 18,2$; $P < 0,001$; Fig. 33). Estas diferencias fueron debidas al reducido número de pulsos de la localidad B (Media \pm EE= $9,7 \pm 2,9$) con respecto a las localidades A (Media \pm EE= $31,7 \pm 5,6$; Post-test de Tukey: $P < 0,05$), C (Media \pm EE= $28,9 \pm 4,1$; Post-test de Tukey: $P < 0,05$) y D (Media \pm EE= $37,7 \pm 4$; Post-test de Tukey: $P < 0,05$). El resto de los pares de localidades no presentaron diferencias significativas entre sí (Post-test de Tukey: $P > 0,05$ en todos los casos).

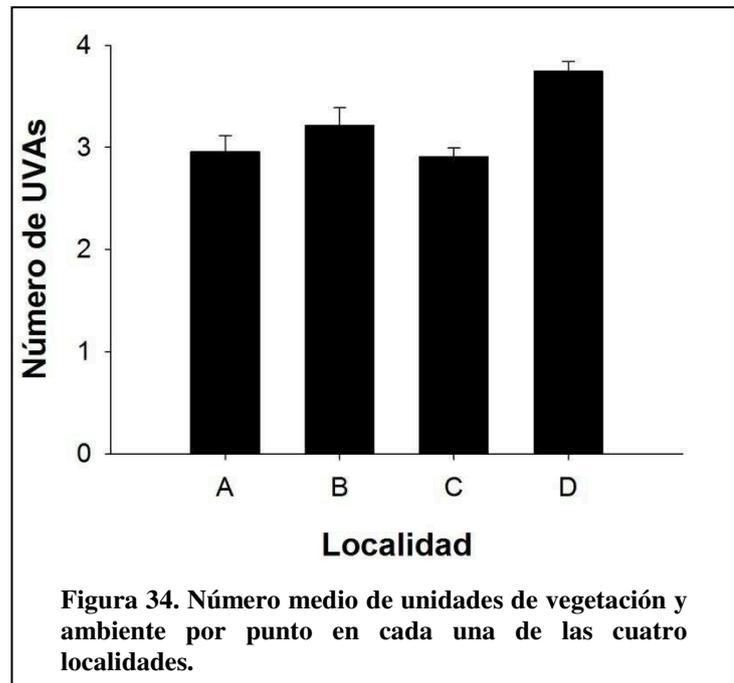


3.3.3 Caracterización de la composición y estructura del paisaje

El número de unidades de vegetación y ambiente (UVAs) descriptas *in situ* para cada punto varió entre una, lo que ocurrió solamente en cinco puntos conformados por ambientes temporalmente anegables, y seis unidades. No obstante, la mayor parte de los puntos de conteo presentaron entre 2 y 5 unidades ambientales, siendo el número de tres unidades ambientales el más frecuente.

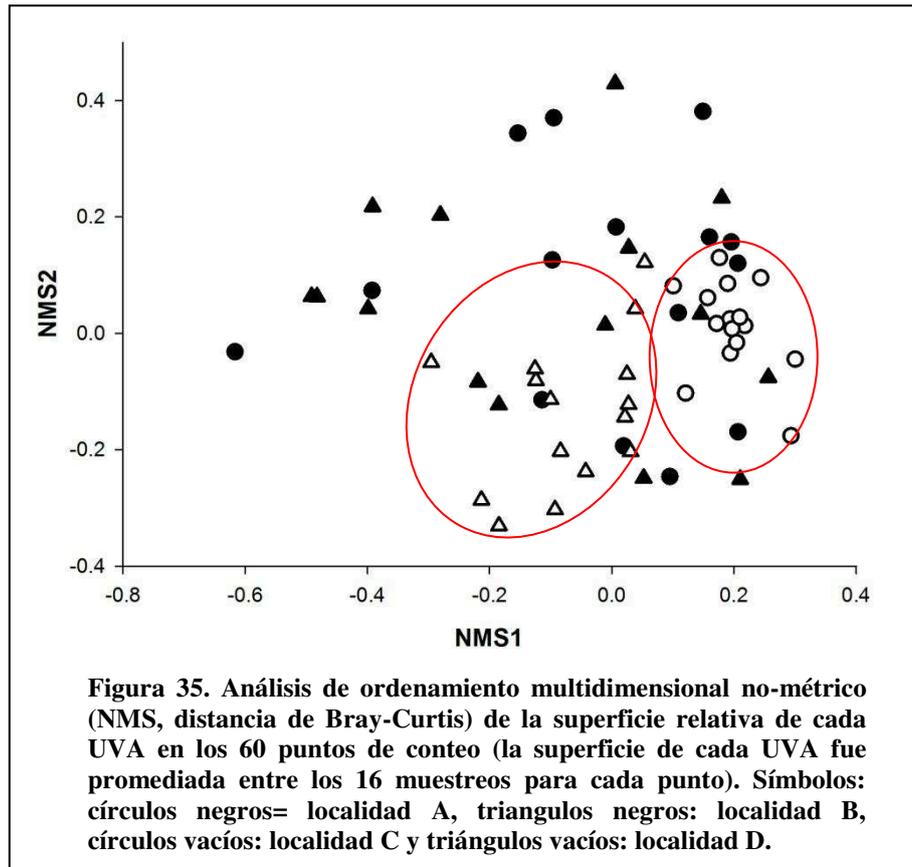
El número de UVAs por punto difirió significativamente entre localidades (GLMM: $X^2_3= 24,5$; $P > 0,001$, Fig. 34). Estas diferencias estuvieron relacionadas con el número medio más alto de UVAs de la localidad D (Media \pm EE= $3,7 \pm 0,05$) con respecto a la localidad A (Media \pm EE= $3 \pm 0,06$, Post-test de Tukey: $P < 0,001$), B (Media \pm EE= $3,2 \pm 0,06$, Post-test de Tukey: $P= 0,04$) y C (Media \pm EE= $2,9 \pm 0,04$, Post-test de Tukey: $P < 0,001$). Los demás pares de localidades no

difirieron significativamente entre sí en cuanto al número de UVAs (Post-test de Tukey: $P > 0,05$ en todos los casos).

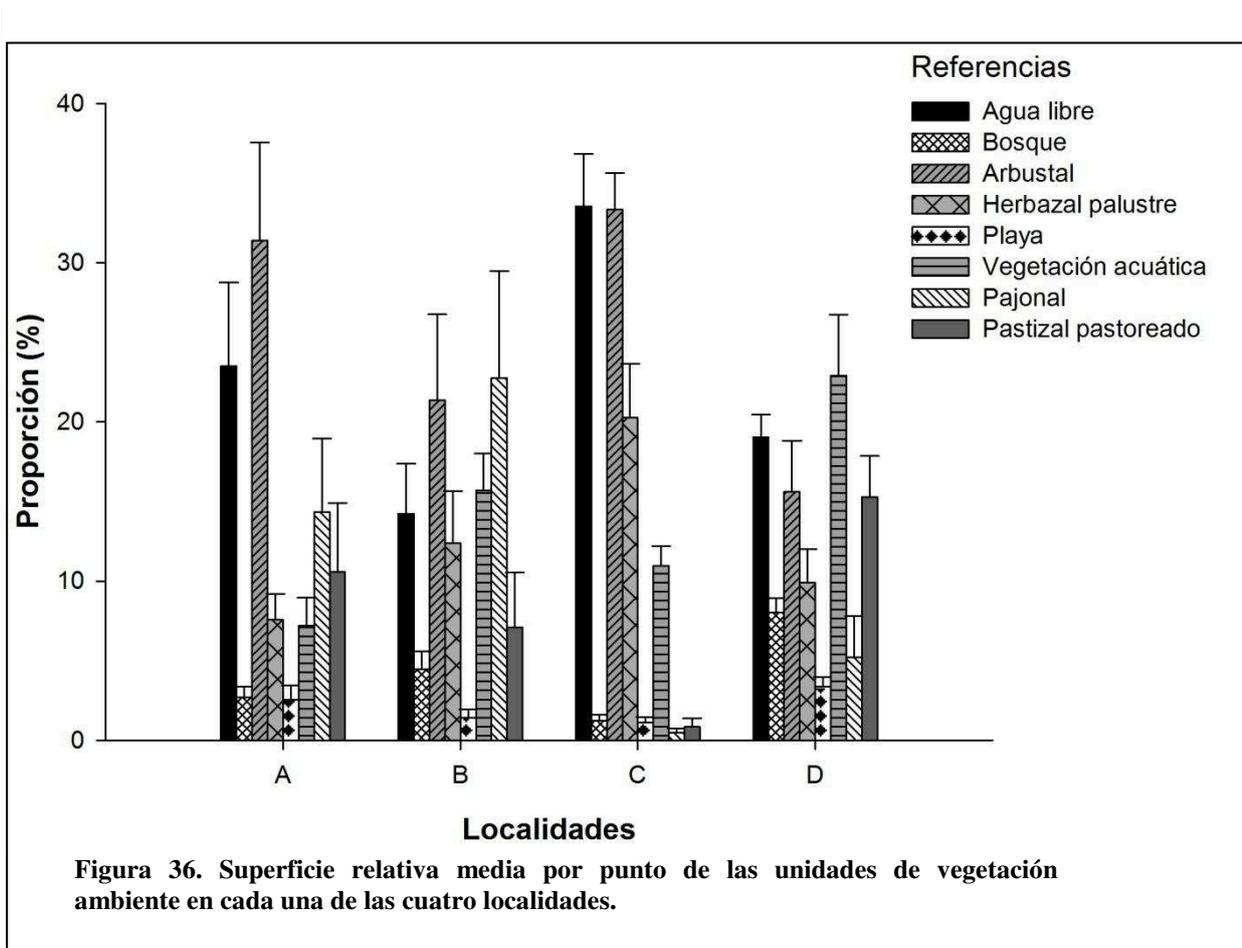


Temporalmente, no se encontraron diferencias significativas en el número de UVAs por punto entre los 16 muestreos en ninguna de las cuatro localidades (GLMM: $P > 0,05$ en todos los casos).

La composición de UVAs presentó una estructura espacial puesto que ésta fue significativamente diferente entre localidades (PERMANOVA: $F_{3, 956} = 42,8$; $R^2 = 0,12$; $P = 0,001$). Además, la disimilitud de la composición de UVAs entre puntos de conteo dentro de las localidades difirió significativamente (i.e., las localidades difirieron en su grado de heterogeneidad ambiental interna, PERMDISP: $F_{3, 956} = 66,2$; $P = 0,001$). El NMS (Estrés = 0,11; Bondad de ajuste = 0,92) basado en la combinación de los 16 muestreos por punto (i.e., la superficie de cada UVA fue promediada entre los 16 muestreos) mostró gráficamente que la localidad C presentó una gran similitud y menor heterogeneidad de la composición de UVAs entre puntos de conteo (Fig. 35). Del mismo modo, las muestras de la localidad D presentaron una homogeneidad de la composición relativamente alta con respecto a los puntos de las localidades A y B que fueron muy heterogéneos (i.e., ampliamente dispersos en el NMS, Fig. 35).



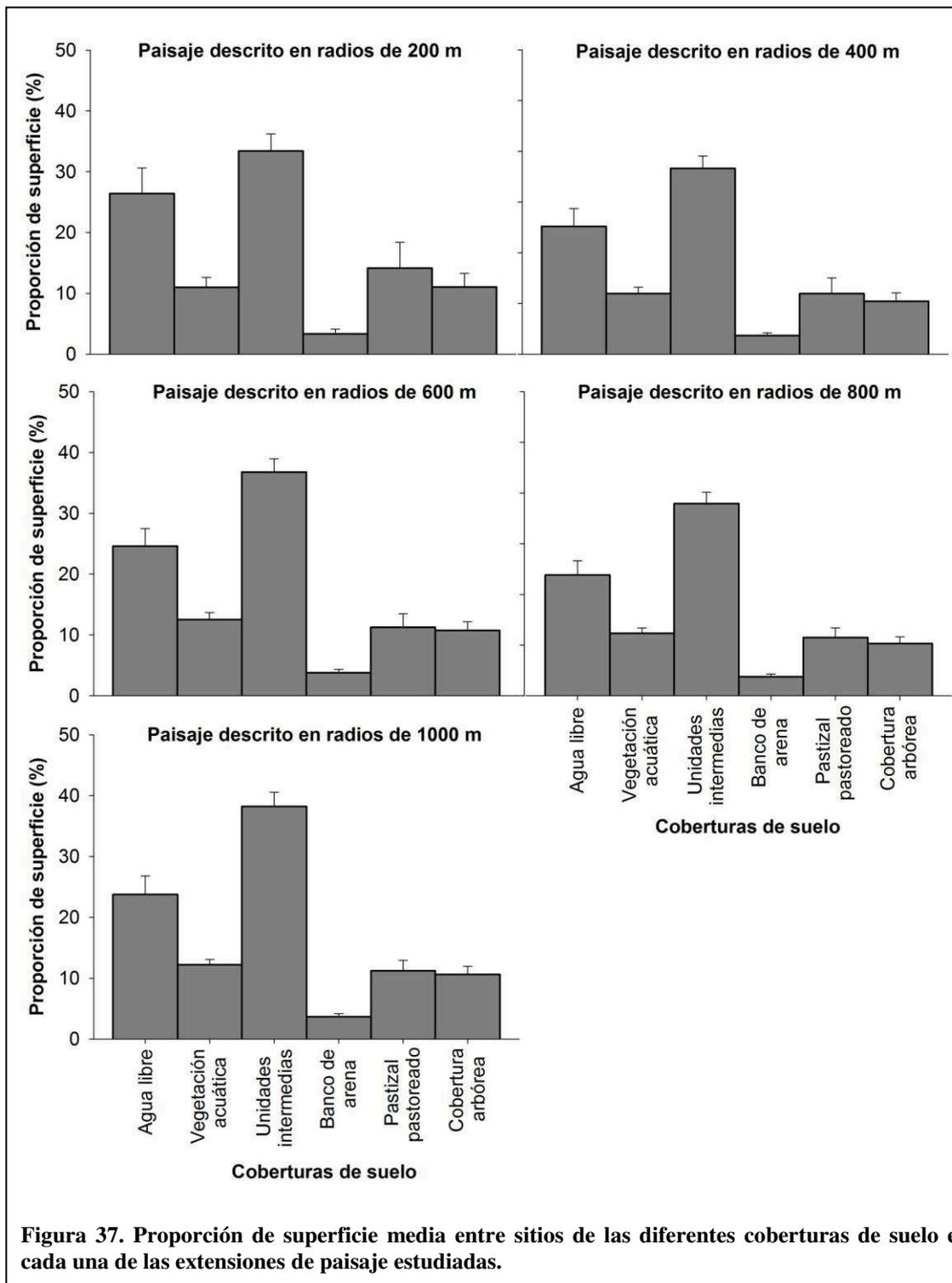
En cuanto a las diferencias en la composición de UVAs que podrían explicar la variación entre localidades, se encontró que la localid. C presentó una superficie media relativamente más alta de agua libre, arbustal y herbazal palustre (Fig. 36).

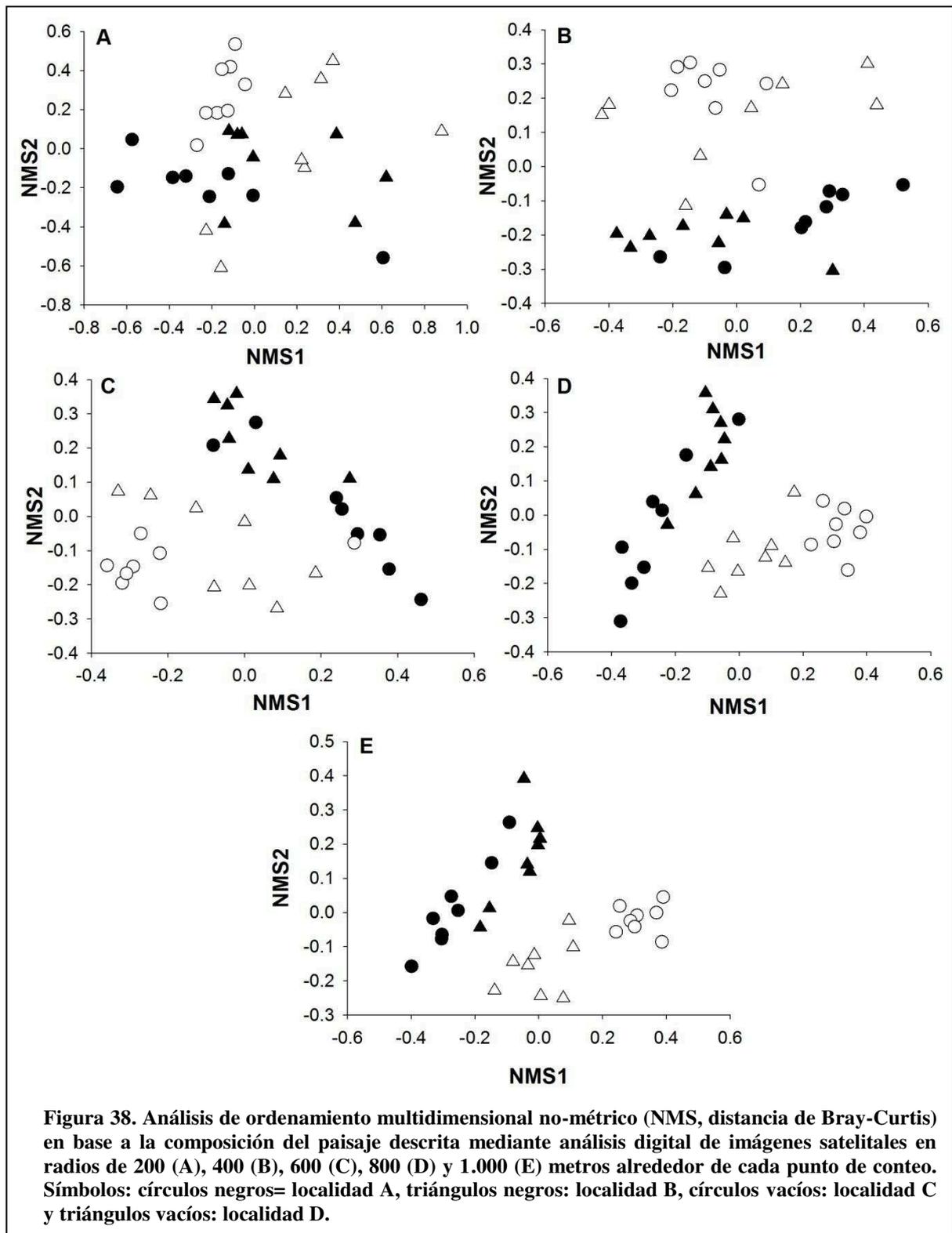


Las unidades ambientales a escala de paisaje, descritas mediante el análisis digital de imágenes satelitales, no mostraron diferencias en cuanto a su proporción relativa al variar la extensión del análisis (Fig. 37). Las unidades intermedias seguidas de las de agua libre presentaron la mayor superficie relativa en el paisaje en todas las extensiones estudiadas (Fig. 37).

La composición del paisaje descrita de manera remota varió significativamente entre localidades en las extensiones de 200 (PERMANOVA: $F_{3, 26} = 4,5$; $R^2 = 0,32$; $P = 0,001$), 400 (PERMANOVA: $F_{3, 26} = 7,6$; $R^2 = 0,45$; $P = 0,001$), 600 (PERMANOVA: $F_{3, 26} = 10,5$; $R^2 = 0,52$; $P = 0,001$), 800 (PERMANOVA: $F_{3, 26} = 15,8$; $R^2 = 0,63$; $P = 0,001$) y 1.000 (PERMANOVA: $F_{3, 26} = 21$; $R^2 = 0,69$; $P = 0,001$) metros. El NMS representó de manera gráfica estas diferencias entre localidades de la composición del paisaje descrita en radios de 200 (Estrés= 0,16; Bondad de ajuste= 0,88), 400 (Estrés= 0,18; Bondad de ajuste= 0,81), 600 (Estrés= 0,16; Bondad de ajuste= 0,87), 800 (Estrés= 0,14; Bondad de ajuste= 0,9) y 1.000 metros (Estrés= 0,13; Bondad de ajuste= 0,91), mostrando una homogeneidad relativamente alta en la localidad C (Fig. 38). Además, las diferencias del paisaje entre localidades se incrementaron con el aumento del área en la que éste

fue descripto (radio 200m: $R^2= 0,32$; radio 400m: $R^2= 0,45$; radio 600m: $R^2= 0,52$; radio 800m: $R^2= 0,63$ y radio 1.000 m: $R^2= 0,69$).





Las diferencias en la composición del paisaje estuvieron relacionadas principalmente con la alta proporción de agua libre en las localidades A y C, la baja proporción de pastizal degradado en la localidad C, la baja proporción de agua libre en la localidad D y con la alta proporción de unidades

intermedias en la localidad D (Fig. 39). La localidad B, en cambio, presentó una distribución relativamente equitativa de la superficie de las unidades ambientales en el paisaje (Fig. 39).

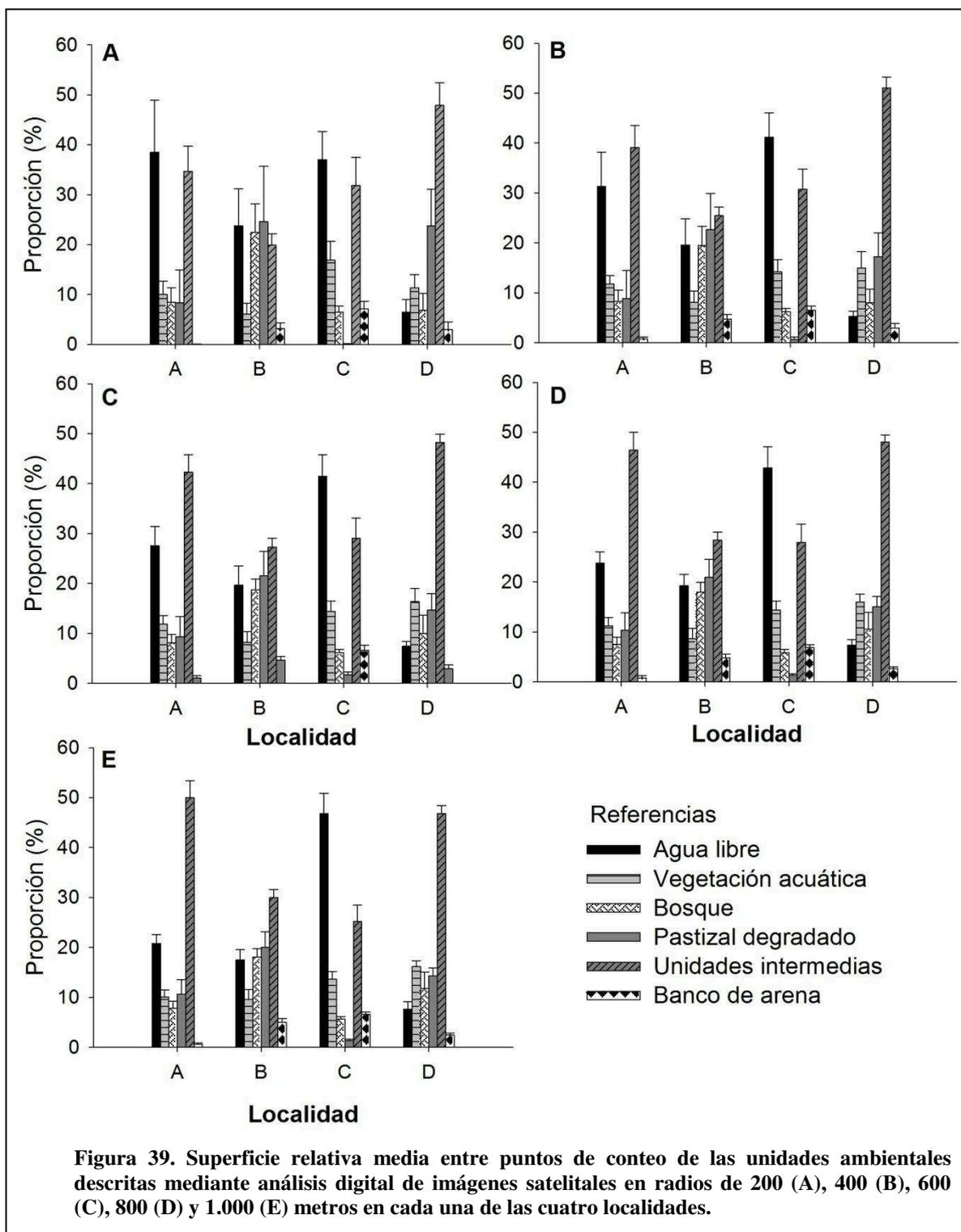
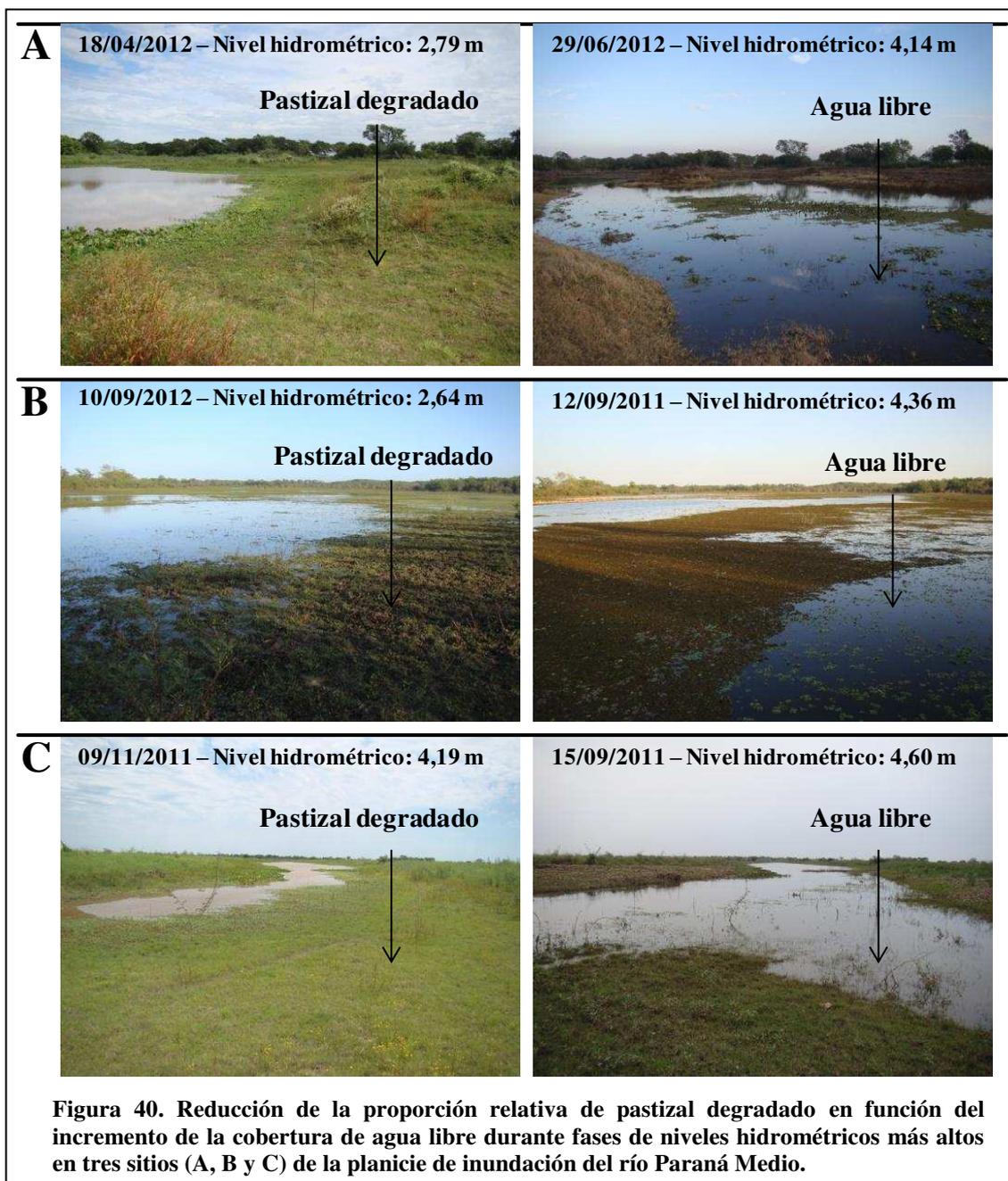
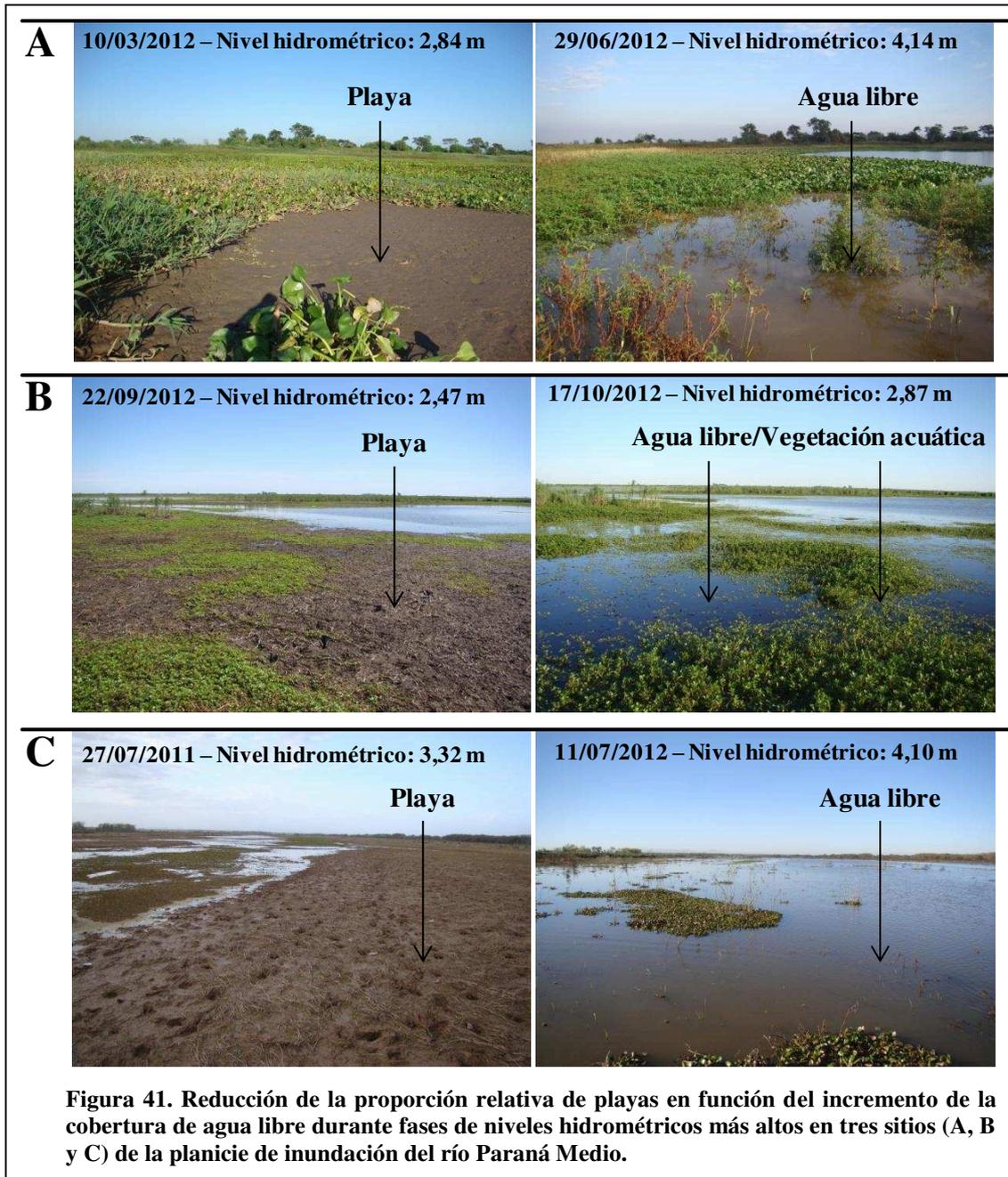


Figura 39. Superficie relativa media entre puntos de conteo de las unidades ambientales descritas mediante análisis digital de imágenes satelitales en radios de 200 (A), 400 (B), 600 (C), 800 (D) y 1.000 (E) metros en cada una de las cuatro localidades.

3.3.4. Relación entre el régimen hidrológico y la composición del paisaje

El nivel hidrométrico no se relacionó significativamente con el número de UVAs en ninguna de las cuatro localidades (GLMM: $P > 0,05$ en todos los casos). No obstante, el nivel hidrométrico afectó la composición del paisaje puesto que se relacionó positivamente con la superficie de agua libre (GLMM: $X^2_1 = 40,8$; $P < 0,001$) y vegetación acuática por punto (GLMM: $X^2_1 = 17,1$; $P < 0,001$), y negativamente con la presencia de herbazal palustre (GLMM: $X^2_1 = 7,4$; $P < 0,007$), pastizal degradado (GLMM: $X^2_1 = 21,4$; $P < 0,001$; Fig. 40) y playas (GLMM: $X^2_1 = 18,8$; $P < 0,001$; Fig. 41) en cada punto de conteo.

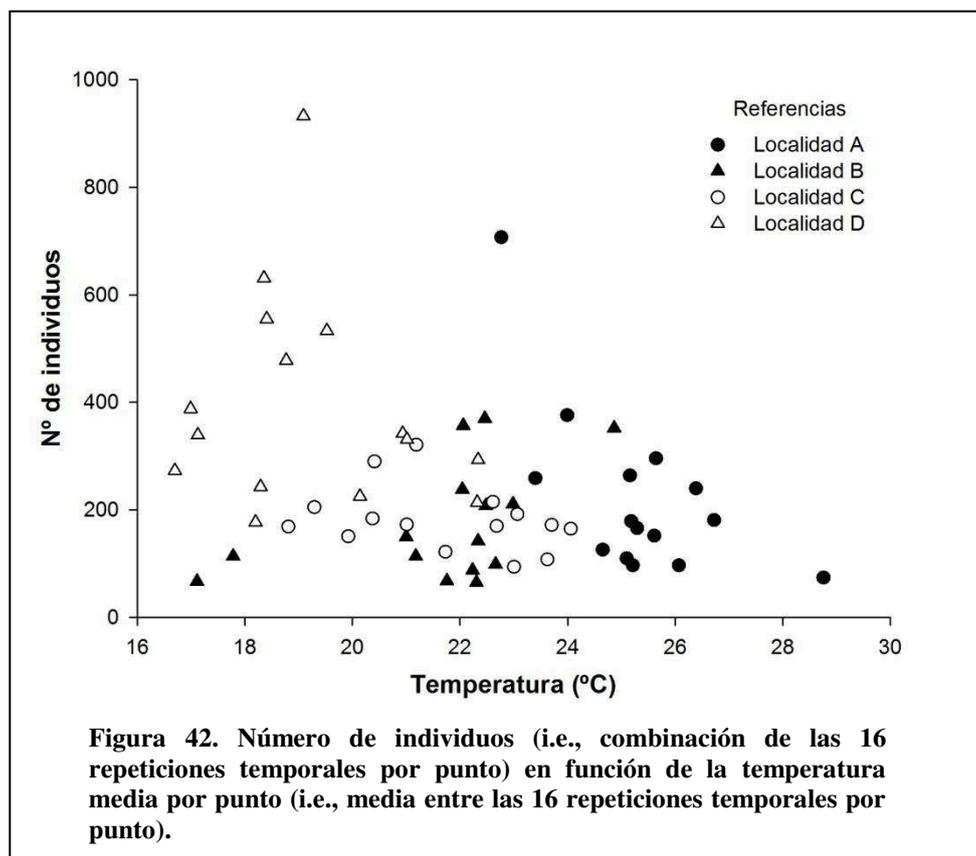




3.4. Relación entre los ensambles de aves y la variabilidad ambiental del sistema

3.4.1. Influencia del gradiente climático

La temperatura media por punto (i.e., media entre las 16 repeticiones temporales de los muestreos en cada punto) se relacionó significativamente con el número de individuos por punto (i.e., sumatoria del número de individuos entre los 16 muestreos para cada punto de conteo; GLM: $X^2_1= 699$; $P < 0,001$), aunque no ocurrió lo mismo con el resto de los atributos de los ensambles (riqueza, riqueza calculada en base a rarefacción, índices de diversidad de Shannon y Simpson y equitatividad combinados entre los 16 muestreos para cada punto; $P > 0,05$ en todos los casos). El número de individuos por punto, no obstante, no mostró un gradiente relacionado con la variación de la temperatura a lo largo del corredor fluvial, sino que la asociación significativa fue debida al alto número de individuos registrado en la localidad D, la localidad de menor temperatura media (Fig. 42). Por lo tanto, la relación entre la temperatura y el número de individuos fue negativa.



La riqueza de especies presentó una relación significativa con el coeficiente de variación de la temperatura entre los 16 muestreos (GLM: $X^2_1= 4,1$; $P= 0,04$). No obstante, esta relación fue debida al número de individuos puesto que la riqueza calculada mediante rarefacción no presentó una relación significativa con el coeficiente de variación de la temperatura (GLM: $X^2_1=0,8$; $P= 0,38$). Del

mismo modo, no se encontró una relación significativa entre los índices de diversidad de Shannon, Simpson y la equitatividad con la variación de la temperatura entre muestreos (LM: $P > 0,05$ en todos los casos).

Al considerar las cuatro localidades por separado, la temperatura no se relacionó significativamente de manera lineal ni cuadrática con la variación temporal de la riqueza de especies entre muestreos (GLMM: $P > 0,05$ en todos los casos). Con respecto a la abundancia, la temperatura presentó una relación lineal y negativa con la variación temporal del logaritmo de esta variable en las localidades A (LMM: $X^2_1 = 21$; $P < 0,001$) y D (LMM: $X^2_1 = 7$; $P = 0,008$), mientras que no existió una relación significativa en las localidades B (LMM: $X^2_1 = 0,7$; $P = 0,40$) y C (LMM: $X^2_1 = 1,8$; $P = 0,18$). En el caso de los índices de diversidad, no se encontró una relación lineal o cuadrática significativa con los cambios de la temperatura entre muestreos en ninguna de las cuatro localidades (LMM: $P > 0,5$ en todos los casos).

La composición se relacionó significativamente con los cambios de la temperatura entre muestreos en las localidades A (PERMANOVA: $F_{1, 238} = 4,3$; $P = 0,001$; $R^2 = 0,02$), C (PERMANOVA: $F_{1, 238} = 3$; $P = 0,002$; $R^2 = 0,01$) y D (PERMANOVA: $F_{1, 238} = 4,8$; $P = 0,001$; $R^2 = 0,02$), mientras que la relación no fue significativa en el caso de la localidad B (PERMANOVA: $F_{1, 238} = 1,3$; $P = 0,16$; $R^2 = 0,006$).

3.4.2. *Influencia del nivel hidrométrico*

El nivel hidrométrico se relacionó negativamente con la riqueza de especies por punto (GLMM: $X^2_5 = 18,2$; $P = 0,003$; $R^2 = 0,007$). Esta relación no varió entre años (GLMM: $X^2_1 = 0,7$; $P = 0,39$) pero sí entre localidades (GLMM: $X^2_3 = 9,1$; $P = 0,03$). Al considerar la relación entre la riqueza de especies por punto y el nivel hidrométrico para cada localidad por separado, se encontró que ésta sólo fue significativa para las localidades A (GLMM: $X^2_2 = 9,7$; $P = 0,008$; $R^2 = 0,03$) y C (GLMM: $X^2_2 = 7,9$; $P = 0,02$; $R^2 = 0,01$), mientras que no ocurrió lo mismo en las localidades B (GLMM: $X^2_2 = 4,6$; $P = 0,1$; $R^2 = 0,01$) y D (GLMM: $X^2_2 = 4,8$; $P = 0,09$; $R^2 = 0,02$). Del mismo modo, al considerar la variación de la riqueza por punto controlando por los cambios en la abundancia (i.e., la abundancia fue incluida en el modelo de regresión como factor fijo), también se encontró una relación negativa con el nivel hidrométrico (GLMM: $X^2_5 = 15,7$; $P = 0,008$; $R^2 = 0,01$; Fig. 43).

El índice de diversidad de Shannon se relacionó negativa- y significativamente con el nivel hidrométrico (LMM: $X^2_5 = 27,1$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,02$), aunque esta relación fue diferente entre localidades (i.e., la interacción entre localidad y nivel hidrométrico fue significativa; LMM: $X^2_3 = 11,3$; $P = 0,01$). Por otra parte, la relación no difirió entre los dos años de muestreo (i.e., la interacción entre año y nivel hidrométrico no fue significativa; LMM: $X^2_1 = 0,9$; $P = 0,32$). Al considerar la

relación entre el índice de diversidad de Shannon por punto y el nivel hidrométrico para cada localidad por separado, se encontró que esta relación fue significativa en las localidades A (GLMM: $X^2_2 = 11,6$; $P = 0,003$; $R^2 = 0,05$) y C (GLMM: $X^2_2 = 12,9$; $P = 0,002$; $R^2 = 0,03$), mientras que no ocurrió lo mismo en las localidades B (GLMM: $X^2_2 = 1,9$; $P = 0,39$; $R^2 = 0,001$) y D (GLMM: $X^2_2 = 5,5$; $P = 0,06$; $R^2 = 0,01$; Fig 44).

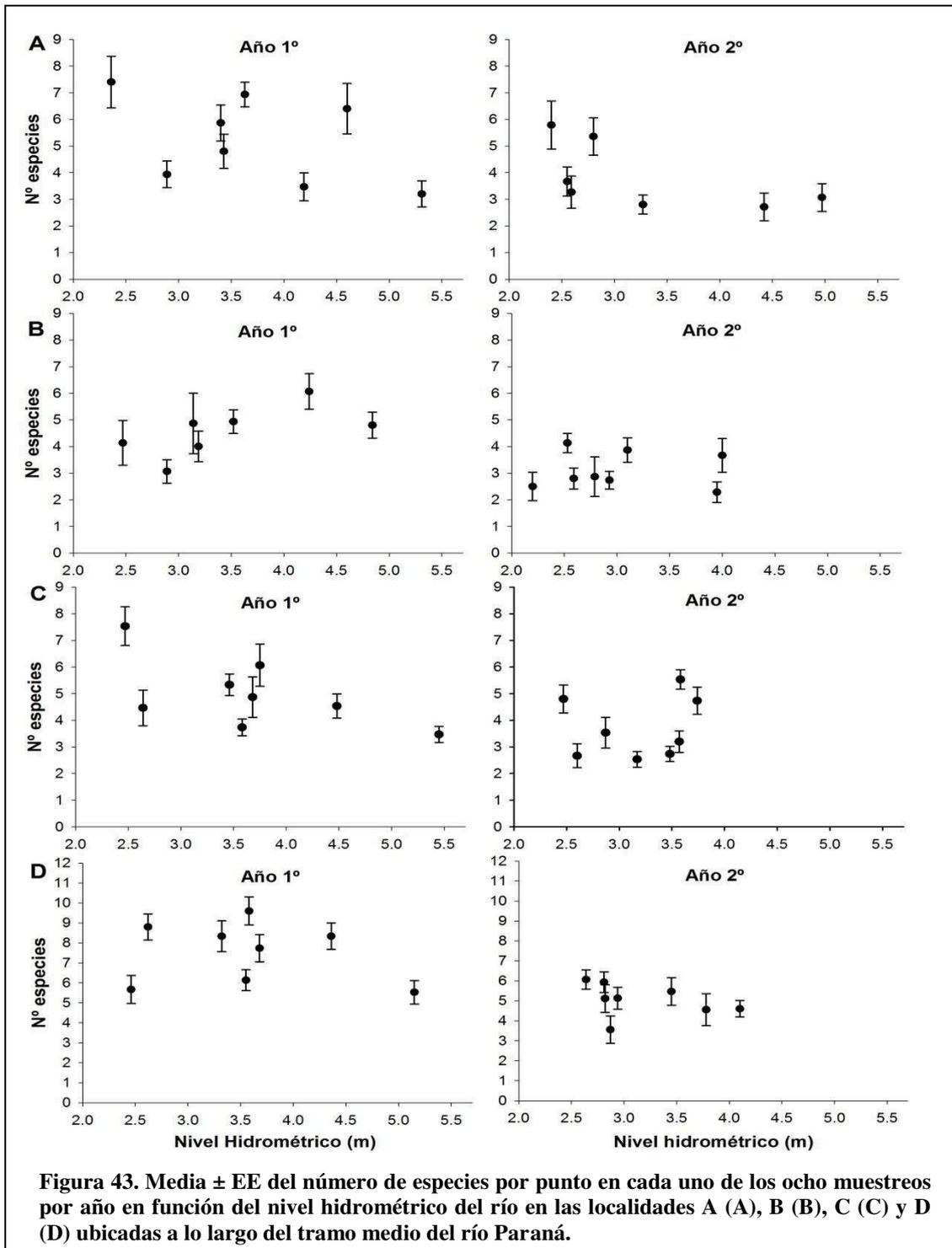
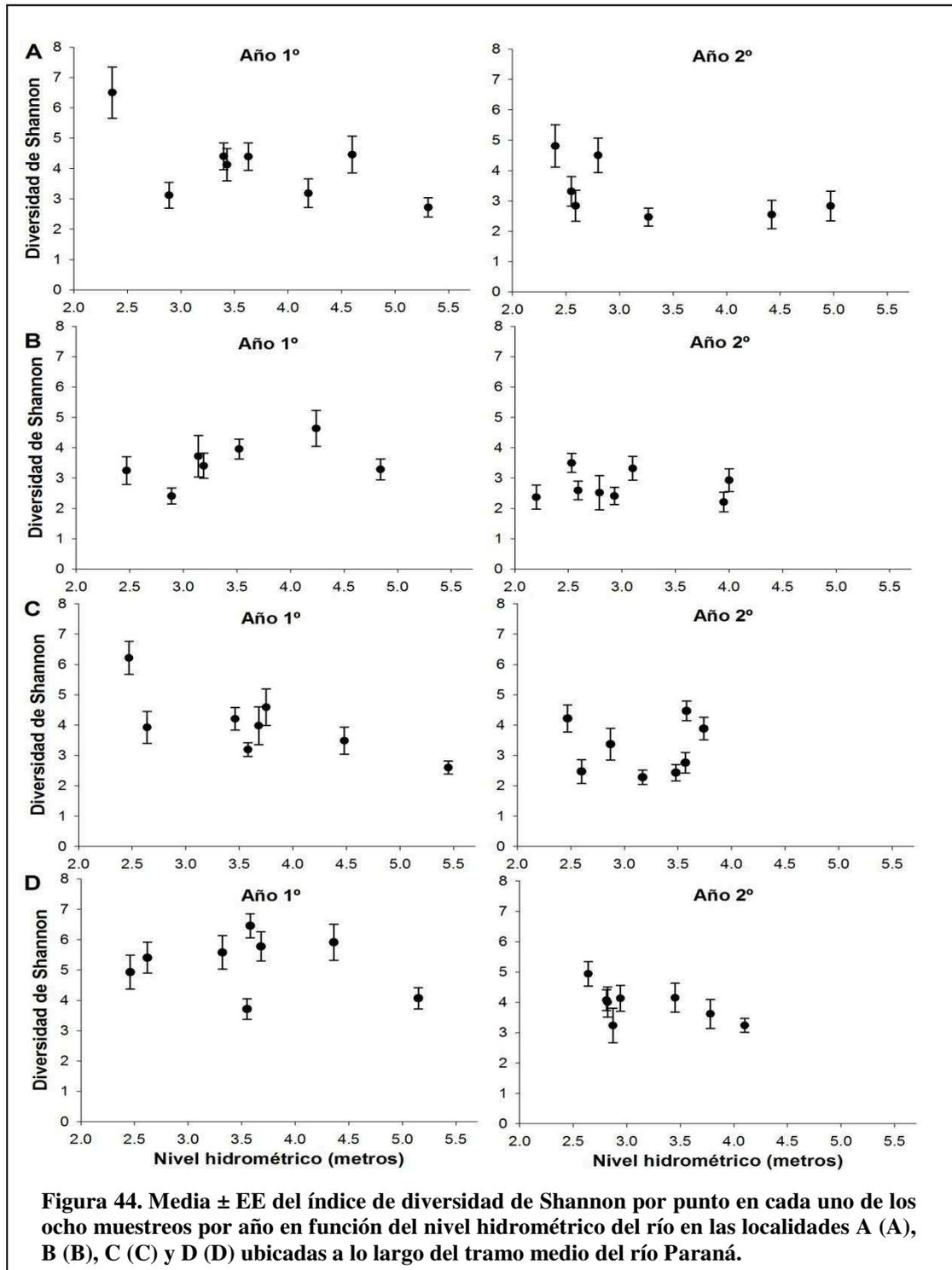
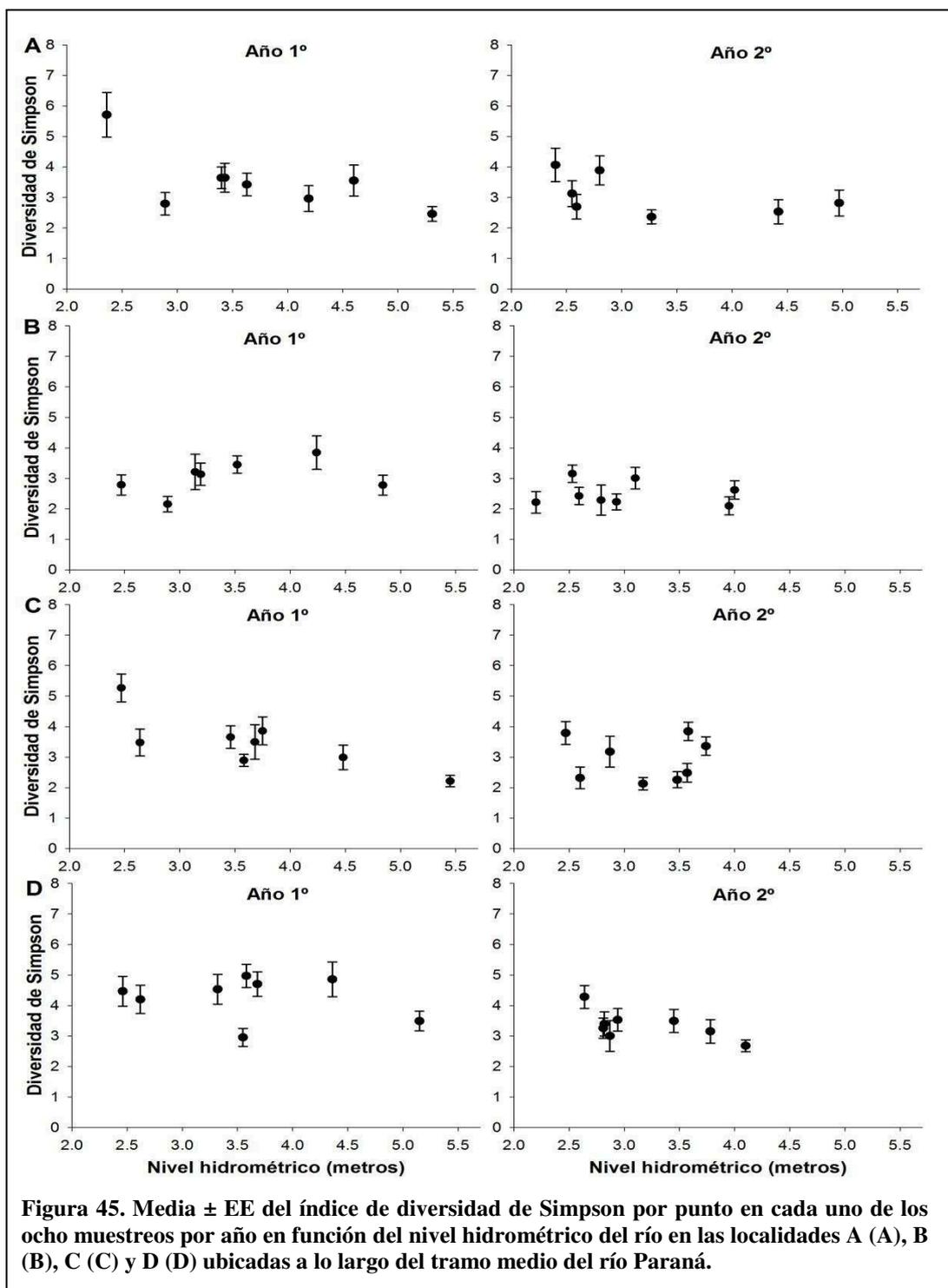


Figura 43. Media \pm EE del número de especies por punto en cada uno de los ocho muestreos por año en función del nivel hidrométrico del río en las localidades A (A), B (B), C (C) y D (D) ubicadas a lo largo del tramo medio del río Paraná.



El índice de diversidad de Simpson se relacionó negativa- y significativamente con el nivel hidrométrico (LMM: $X^2_5 = 31,4$; $P < 0,01$; $R^2 = 0,02$), aunque esta relación fue diferente entre localidades (i.e., la interacción entre localidad y nivel hidrométrico fue significativa; LMM: $X^2_3 = 14,7$; $P = 0,002$) y entre los dos años de muestreo (i.e., la interacción entre año y nivel hidrométrico fue significativa; LMM: $X^2_1 = 6,4$; $P = 0,01$). Al considerar la relación entre el índice de diversidad de Simpson por punto y el nivel hidrométrico para cada localidad por separado, se encontró que esta

relación fue significativa en las localidades A (GLMM: $X^2_2= 14,8$; $P < 0,001$; $R^2= 0,04$) y C (GLMM: $X^2_2= 12,6$; $P= 0,002$; $R^2= 0,03$), mientras que no ocurrió lo mismo en las localidades B (GLMM: $X^2_2= 0,25$; $P= 0,88$; $R^2 < 0,01$) y D (GLMM: $X^2_2= 5,6$; $P= 0,06$; $R^2= 0,004$). Por otra parte, al considerar la relación de la riqueza y el nivel hidrométrico por punto para cada año por separado, se encontró una relación negativa significativa en el primer (GLMM: $X^2_4= 35,5$; $P < 0,001$; $R^2= 0,03$) pero no en el segundo (GLMM: $X^2_4= 4,4$; $P= 0,36$; $R^2= 0,004$) año de muestreo (Fig 45).

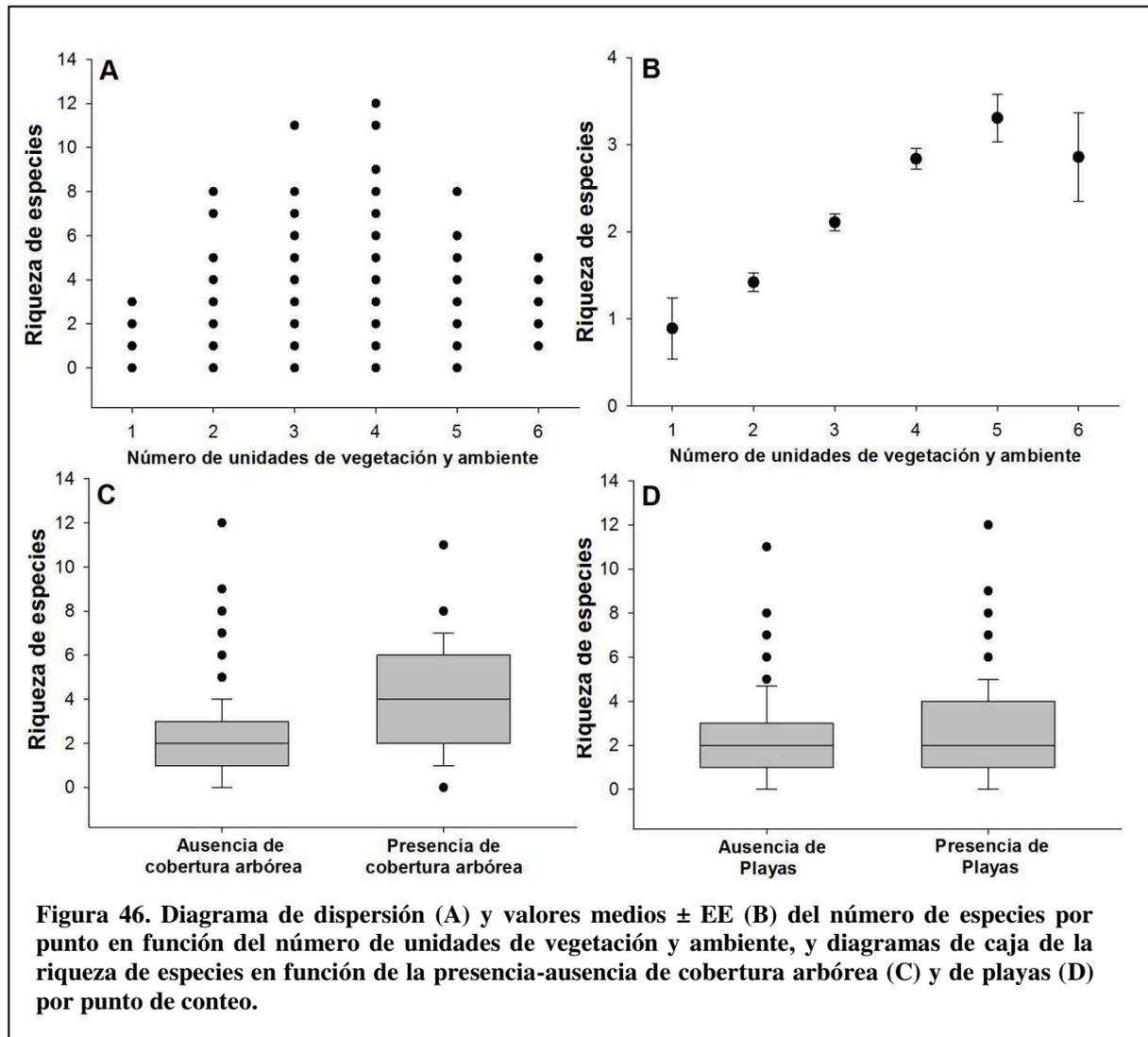


El nivel hidrométrico se relacionó significativamente con la variación de la composición por punto de los ensambles entre las cuatro localidades y los 16 muestreos (PERMANOVA: $F_{1, 952} = 8,2$; $P = 0,001$), aunque el coeficiente de determinación presentó un valor reducido ($R^2 = 0,01$). Por otra parte, la relación entre el nivel hidrométrico y la composición varió entre las localidades (PERMANOVA: $F_{3, 952} = 3,3$; $P = 0,001$). Aún así, al considerar las localidades por separado, el nivel hidrométrico se relacionó significativamente con la variación de la composición en cada una de éstas (PERMANOVA: $P < 0,01$ en todos los casos, $R^2 = 0,02$; $0,02$; $0,03$ y $0,02$ en las localidades A, B, C y D, respectivamente).

3.4.3. Influencia de la estructura y composición del paisaje descrita in situ

Una vez que se controlaron los efectos de los cambios de localidad y del número de individuos, el número de especies por punto se relacionó significativamente con el número de unidades de vegetación y ambiente (GLMM: $X^2_{1=} 21,6$; $P < 0,001$; $R^2 = 0,09$), la presencia-ausencia de playas (GLMM: $X^2_{1=} 7,1$; $P < 0,008$) y la presencia-ausencia de cobertura arbórea (GLMM: $X^2_{1=} 38,6$; $P < 0,001$) en cada punto de conteo. Las demás unidades de vegetación y ambiente (superficie de agua libre, arbustal, vegetación acuática, pajonal, herbazal palustre y pastizal pastoreado) no presentaron una relación significativa con la riqueza de especies (GLMM: $P > 0,05$ en todos los casos). Las relaciones significativas fueron positivas en todos los casos puesto que la riqueza de especies se incrementó con el número de unidades de vegetación y ambiente presentes en un punto de conteo (Fig. 46 A, B) y fue mayor en los puntos en donde la cobertura arbórea (Fig. 46 C) y las playas (Fig. 46 D) estuvieron presentes. Asimismo, la relación entre la riqueza de especies y el número de UVAs fue lineal puesto que la inclusión de un término cuadrático para esta variable no resultó significativa (GLMM: $X^2_{1=} 0,2$; $P < 0,65$). Aunque el número de especies fue algo menor en el caso de puntos con seis UVAs, este valor presentó un error estándar relativamente alto relacionado con el bajo número de muestras (sólo siete muestras presentaron seis UVAs). Finalmente, la relación entre el número de UVAs y la riqueza de especies no difirió entre las localidades (i.e., la interacción entre los factores número de UVAs y localidad no resultó significativa, GLMM: $X^2_{1=} 5,40$; $P = 0,14$).

Lo mismos patrones se encontraron al utilizar la diversidad de Shannon de UVAs, en lugar del número de UVAs, como variable explicativa en la regresión puesto que ésta se relacionó positiva y significativamente con la riqueza de especies por punto (GLMM: $X^2_{1=} 7,1$; $P < 0,001$). Por el contrario, al utilizar la equitatividad de UVAs, mediante el índice de Buzas y Gibson, como variable predictora de la riqueza de especies por punto, no se encontró un efecto significativo (GLMM: $X^2_{1} < 0,1$; $P < 0,96$).



La composición del paisaje descrita *in situ* (i.e., unidades de vegetación y ambiente) se relacionó significativamente con la composición de aves cuando los datos fueron combinados entre los 16 muestreos (i.e., valores medios por punto de conteo de la abundancia relativa y de la superficie relativa de cada UVA, Tabla 12). Esta relación resultó significativa al considerar la composición de aves a partir de la matriz de incidencias y de abundancias relativas. Al considerar los datos de manera separada para cada estación, no se encontró un patrón uniforme. Mientras que durante el primer año de muestreo se encontró una relación significativa en las cuatro estaciones, ya sea a partir de la matriz de incidencias o abundancias, durante el segundo año sólo existió una relación significativa en primavera y verano (Tabla 12). Además, los coeficientes de correlación de Mantel fueron siempre de menor valor con respecto al análisis en el que se consideró las 16 repeticiones temporales de los muestreos combinadas para cada punto.

Tabla 12. Análisis parcial de Mantel entre la composición de aves (matriz de incidencias y abundancias) descrita en radios de 100 metros y la composición del paisaje descrita *in situ* en radios de 200 metros alrededor de cada punto de conteo. El análisis es repetido para cada estación, a partir del promedio entre dos muestreos, durante dos años. Adicionalmente, el análisis fue realizado mediante las matrices de composición de aves y del paisaje promediadas entre los 16 muestreos realizados a lo largo de dos años.

	Año 1				Año 2				Matriz promediada entre 16 muestreos
	Ot	Inv	Pri	Ver	Ot	Inv	Pri	Ver	
Incidencias									
r Mantel	0,01	0,10	0,13	0,16	0,07	-0,03	0,18	0,23	0,30
Valor P	0,43	0,04	0,03	0,005	0,13	0,67	0,003	0,006	0,001
Abundancias									
r Mantel	0,18	0,10	0,07	0,11	0,05	0,01	0,19	0,24	0,31
Valor P	0,003	0,03	0,17	0,056	0,18	0,46	0,002	0,003	0,001

El análisis de correspondencia canónica parcial (CCA) mostró que la composición de UVAs en cada sitio dio cuenta de una proporción significativa (23%; Prueba de permutaciones: $P=0,005$) de la inercia total (Tabla 13). Del mismo modo, las variables individuales dieron cuenta de una proporción significativa (Prueba de permutaciones: Agua libre, $P=0,001$; Arbustal, $P=0,001$; Pastizal degradado, $P=0,008$; Cobertura arbórea, $P=0,001$; Vegetación acuática, $P=0,01$; Pajonal, $P=0,025$; Playa, $P=0,01$) o marginalmente significativa (Herbazal palustre, $P=0,07$) de la variación de la composición de especies entre sitios. Entre las asociaciones más importantes, el CCA reflejó un patrón de diferenciación de la composición de aves entre sitios con agua libre, herbazal palustre y playas (Fig. 47). Esta diferenciación estuvo representada por especies tales como *Podiceps major*, *Sterna superciliaris*, *Phaetusa simplex*, *Tringa solitaria* y *Dendrocygna viduata*, asociadas a sitios con agua libre, *Porphyrio martinicus*, *Rallus sanguinolentus*, *Gallinula galeata* y *Butorides striata*, asociadas a sitios con herbazal palustre y agua libre, y *Tringa melanoleuca*, *Calidris melanotos* e *Himantopus melanurus*, asociadas a sitios con playas (Fig. 47). Por otra parte, la mayor parte de las especies no-acuáticas, como por ejemplo *Tapera naevia*, *Crotophaga ani*, *Buteo magnirostris*, *Columbina picui*, *Colaptes campestris* y *Veniliornis mixtus*, estuvieron relacionadas con la presencia de cobertura arbustiva y de pajonales (Fig. 47).

3.4.4. *Modelo explicativo de la variación espacio-temporal de los ensambles a escala del sistema fluvial y de las localidades individuales.*

El modelo de la variación de la riqueza de especies por punto a lo largo del sistema fluvial presentó el mayor porcentaje explicativo (53%, Tabla 14). El resto de los modelos presentaron porcentajes explicativos relativamente reducidos (entre 12 y 15%; Tablas 14). La riqueza y los índices de diversidad presentaron una relación positiva con el número de UVAs, la presencia de playas y la superficie relativa de vegetación acuática, así como una relación negativa con el nivel hidrométrico y la superficie relativa de pajonal en los puntos de conteo (Tabla 14). La riqueza de especies y los índices de diversidad no se relacionaron linealmente con la latitud. Cuando se excluyó el pool regional de especies del modelo, la latitud se relacionó de manera cuadrática con la riqueza de especies (Coeficiente estandarizado= 0,24; $P < 0,001$), el índice de diversidad de Shannon (Coeficiente estandarizado= 0,21; $P < 0,001$) y el índice de diversidad de Simpson (Coeficiente estandarizado= 0,24; $P < 0,001$) por punto, reflejando principalmente un mayor valor de estas variables en las localidades A y D con respecto a las localidades B y C (Fig. 48). Una vez que se controló por el efecto de las demás variables, el pool de especies de la localidad A permaneció dando cuenta del número relativamente más alto de riqueza a nivel de ensambles en esta localidad, mientras que las demás localidades no se diferenciaron claramente en cuanto al número de especies por punto (ver superposición de medias \pm EE en Fig. 49). Una vez que se tuvo en cuenta el efecto de todas las variables explicativas, los datos permanecieron mostrando un decrecimiento significativo del primer al segundo año de la riqueza de especies (Coeficiente estandarizado= -0,35; $P < 0,008$), la abundancia (Coeficiente estandarizado= -0,30; $P < 0,001$), la diversidad de Shannon (Coeficiente estandarizado= -0,29; $P < 0,001$) y la diversidad de Simpson (Coeficiente estandarizado= -0,31; $P < 0,001$).

Tabla 14. Modelos de regresión múltiple para explicar los cambios espacio-temporales a escala de puntos de conteo de cada una de las variables que caracterizan los atributos biológicos de los ensambles a lo largo del sistema fluvial. Para cada variable seleccionada en el modelo final se informan los coeficientes estimados estandarizados para permitir la comparación de los tamaños de efectos entre variables. Para el modelo global (i.e., modelo con todas las variables) se informan el estadístico, el valor de significancia P y el coeficiente de terminación. Las variables presentan guiones “-” cuando no fueron seleccionadas en el modelo y espacios vacíos cuando no fueron consideradas en los modelos globales. Los asteriscos “*” indican efectos marginalmente significativos (i.e., $0,05 < P < 0,1$).

	Riqueza	Abundancia	Shannon	Simpson
Temperatura (°C)	-	-	-	-
Temperatura ^2 (°C)	-	-	-	-
Playa	0,97	0,43	0,73	0,84
Cobertura arbórea	-	-	-	-
Agua libre	-	-	0,01	0,01*
Herbazal palustre	-	-0,15	-	-
Vegetación acuática	0,11	-	0,07	0,07
Arbustal	-	-	-	-
Pajonal	-0,13	-	-0,06	-0,07
Pastizal degradado	-	-	-	-
Nº UVAs	0,15	0,23	0,17	0,19
NH (metros)	-0,10	-	-0,07*	-0,09
Pool regional	0,13	-	-0,06	-0,09
Latitud	-	-0,27	-	-
Latitud^2	-	0,54	0,27	0,34
Latitud^3	-	-	-	-
Abundancia	0,14			
Modelo Global	$X^2_7= 490,1$ $P < 0,001$	$X^2_5= 55,9$ $P < 0,001$	$X^2_8= 87,7$ $P < 0,001$	$X^2_{8= 81,7}$ $P < 0,001$
R^2	0,53	0,12	0,16	0,15

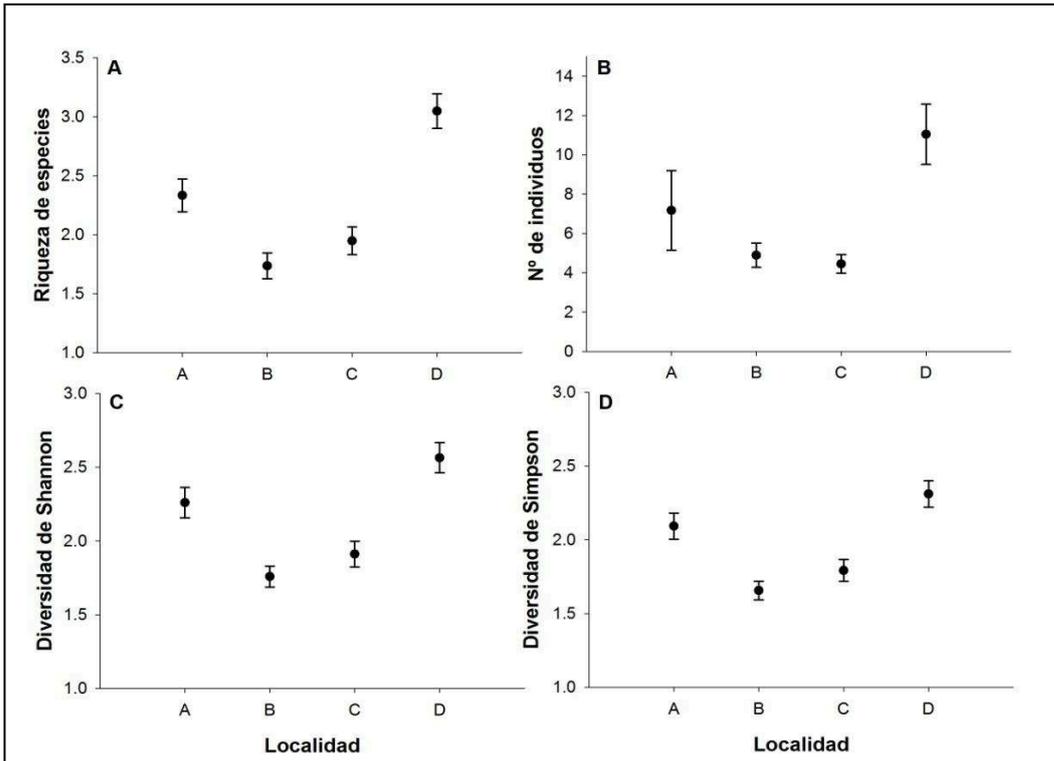


Figura 48 Valores medios \pm EE por punto de conteo de la riqueza de especies (A), la abundancia (B), el índice de diversidad de Shannon (C) y el índice de diversidad de Simpson (E) en función de las localidades ubicadas a lo largo del sistema fluvial del río Paraná Medio.

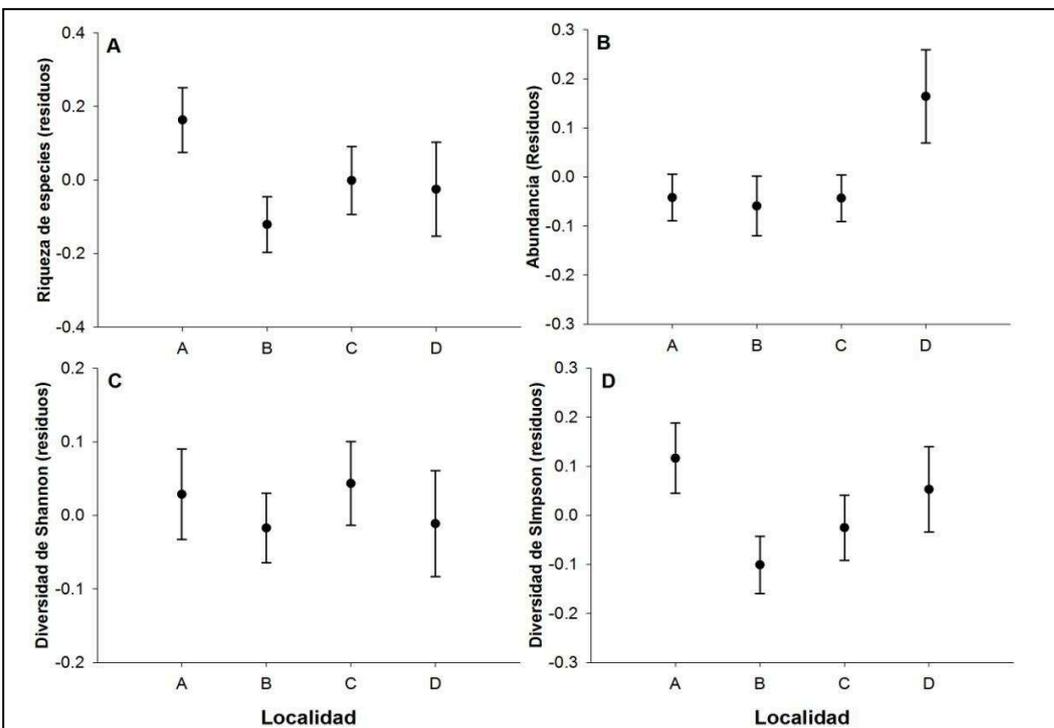


Figura 49. Valores medios \pm EE de los residuos de la riqueza de especies (A), la abundancia (B), el índice de diversidad de Shannon (C) y el índice de diversidad de Simpson (E) en función de las localidades ubicadas a lo largo del sistema fluvial del río Paraná Medio. Los residuos corresponden a los modelos explicativos (ver tabla) aunque excluyendo el efecto del pool regional de especies.

La consideración de la variación de la estructura de los ensambles para cada localidad individualmente mostró algunas diferencias en los factores explicativos seleccionados entre éstas (Tabla 15). La temperatura sólo se relacionó positiva y significativamente con la riqueza, la abundancia y los índices de diversidad en la localidad B. La presencia de playas se relacionó positivamente con la riqueza y los índices de diversidad en todas las localidades con excepción de la localidad D. En todos los casos en que fue seleccionada, la presencia de cobertura arbórea se relacionó negativamente con los índices de estructura de los ensambles. En el caso de la vegetación acuática, su proporción relativa se relacionó positivamente con los índices de la estructura de los ensambles en todos los casos en que esta variable resultó significativa en los modelos. El número de UVAs fue la única variable que se relacionó positivamente con la riqueza y los índices de diversidad en todas las localidades. En todos los casos en que fue seleccionada en los modelos, el nivel hidrométrico presentó una relación negativa con la riqueza de especies y los índices de diversidad. No obstante, esta variable sólo fue seleccionada en las localidades C y D, en el caso de los modelos de riqueza de especies, y en las localidades A y C, en el caso del índice de diversidad de Simpson. Tanto la riqueza de especies como la abundancia y los índices de diversidad decrecieron del primer al segundo año en la mayor parte de los modelos, por lo que ninguna de las variables consideradas explicó estos cambios interanuales.

Tabla 15. Modelos explicativos de los cambios espacio-temporales de la riqueza de especies, la abundancia y los índices de diversidad de Shannon y Simpson en cada una de las localidades (A, B, C y D) ubicadas a lo largo del sistema del Paraná Medio. Para cada variable seleccionada en el modelo final se informan los coeficientes estimados estandarizados. En el caso de las variables cualitativa “Año”, el parámetro informado corresponde al valor relativo del segundo año de muestreo con respecto al primero. Los asteriscos (*) indican valores P marginalmente significativos ($0,05 < P < 0,1$). Todos los modelos globales fueron significativos con valores $P < 0,001$; para cada uno se muestra el coeficiente de determinación (R^2) excluyendo el efecto del factor “año” y del factor aleatorio “punto”. La covariable abundancia sólo fue incluida para controlar su efecto en la variación de la riqueza de especies. Las variables presentan guiones “-” cuando no fueron seleccionadas en el modelo y espacios vacíos cuando no fueron consideradas en los modelos globales.

	Riqueza				Abundancia				Shannon				Simpson			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
Temperatura	-	0,2	-	-	-	0,1*	-	-	-	0,1	-	-	-	0,1*	-	-
Temperatura ^2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Playa	0,4	0,3	0,6	-	0,4	-	-	0,4	1,3	0,8*	1,8	-	1,2	0,7	1,4	-
Cobertura arbórea	-	-	-	-0,1*	-0,3	-	-	-	-0,6	-	-	-0,4*	-	-0,1	-	-
Agua libre	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Herbazal palustre	0,2	-0,3	-	-	-	-0,2	-	-	-	-0,2	-	-	0,1	-0,2	-	-
Vegetación acuática	0,3	-	-	-	0,2	-	0,1	-	0,2	-	-	-	0,2	-	-	-
Pajonal	-	-	0,2	-	-0,1*	-	-	-	-0,4	-	0,4	-	-0,3	-	0,3	-
Pastizal degradado	0,2	-	-	-	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N° UVAs	0,2	0,2*	0,2*	0,1	0,2	0,2	0,3	-	0,6	0,2	0,6	0,3	0,4	0,2	0,2	0,2
NH	-	-	-0,2	-0,1*	-	-	-0,1	-	-	-	-	-	-0,1	-	-0,2*	-
Año 2°	-0,3	-	-0,2*	-0,2	-0,4	-	-0,2	-0,2*	-0,5	-0,2	-	-0,7	-	-	-0,3	-0,5
NH:Año 2°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Latitud	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	-	-	-	0,2	-	-	-
Latitud^2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Latitud^3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Abundancia	-	0,5	0,4	0,8												
R^2	0,11	0,35	0,20	0,19	0,13	0,19	0,08	0,05	0,29	0,10	0,17	0,02	0,26	0,09	0,16	0,007

3.4.5. Modelo explicativo de la variación espacio-temporal de la composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial.

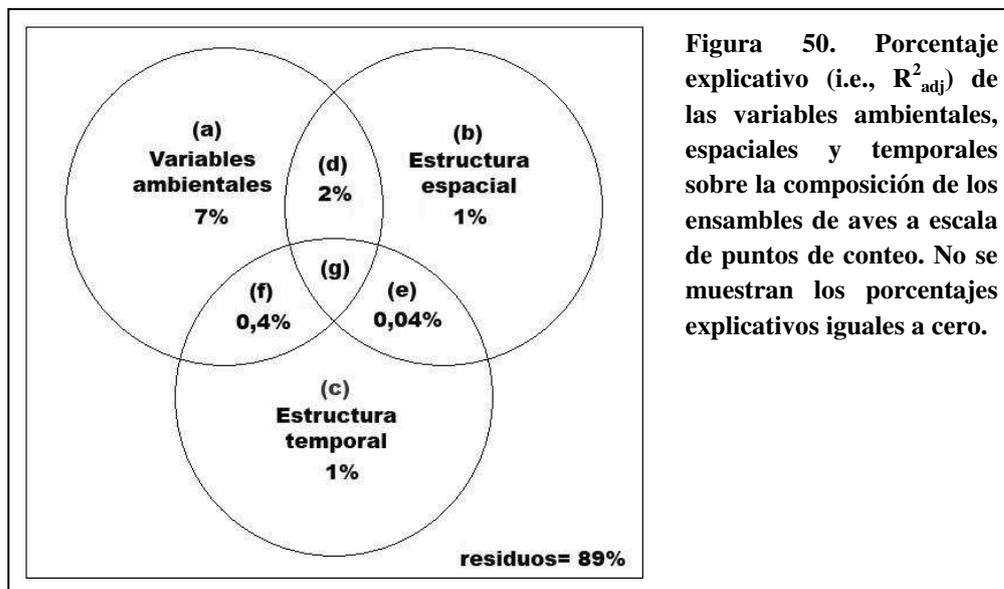
La composición de los ensambles varió principalmente en función de las variables ambientales (i.e., nivel hidrométrico, UVAs y temperatura) consideradas, las que dieron cuenta en conjunto de un 7% de la variabilidad total (Fig. 50 y Tabla 16 y 17). Los ensambles, no obstante, presentaron una estructura espacial (i.e., cambios latitudinales) y temporal (i.e., cambios entre muestreos y años) significativa que no fue explicada por las variables ambientales consideradas (Tabla 16 y Fig. 50). Del mismo modo, las variables ambientales presentaron una estructura espacial y temporal significativa (Tabla 16 y Fig. 50). En conjunto, las variables ambientales y la estructura espacio-temporal dieron cuenta de un 11% de la variabilidad de los ensambles de aves entre localidades y entre los 16 muestreos realizados.

Tabla 16. Análisis de redundancia parcial de cada uno de los componentes del análisis de partición de la varianza para los ensambles de aves a escala de puntos de conteo. Los símbolos de los componentes corresponden a la figura 33.

Componente	R ² _{adj}	P
a	0,07	0,005
b	0,01	0,005
c	0,01	0,005
a + d + f + g	0,09	0,005
b + d + e + g	0,03	0,005
c + e + f + g	0,02	0,005
a + b + d + e + f + g	0,1	0,005
a + c + d + e + f + g	0,1	0,005
b + c + d + e + f + g	0,04	0,005
a + b + c + d + e + f + g	0,11	0,005

Tabla 17. Significancia de las variables explicativas de los cambios de la composición de los ensambles a escala de puntos de conteo obtenidas mediante análisis de redundancia.

	P
Temperatura (°C)	0,005
Temperatura ^2 (°C)	0,005
NH (metros)	0,005
Agua libre	0,005
Cobertura arbórea	0,005
Arbustal	0,005
Herbazal palustre	0,005
Playa	0,005
Vegetación acuática	0,005
Pajonal	0,005
Pastizal degradado	0,05
Nº medio de UVAs	0,005



3.4.6. Asociaciones especie-específicas con la variación espacio-temporal del sistema fluvial.

De las 23 especies consideradas en el análisis especie-específico, seis presentaron una relación significativa, o marginalmente significativa, con las variaciones de la temperatura, 12 con los cambios del nivel hidrométrico y seis con el número de UVAs. Además, diferentes unidades ambientales se relacionaron significativamente con la presencia-ausencia de las distintas especies (Tabla 18).

Entre las relaciones con la variación del nivel hidrométrico, tres especies presentaron una asociación positiva (i.e., fueron más frecuentes con niveles hidrométricos más altos) y nueve una asociación negativa (Tabla 18). *Plegadis chihi* e *Himantopus melanurus* fueron las únicas especies que se relacionaron de manera positiva con el nivel hidrométrico y con la presencia de playas. Estas especies presentaron además un componente cuadrático negativo significativo del nivel hidrométrico. De acuerdo con esto, estas especies fueron más frecuentes en niveles hidrométricos intermedios. Por el contrario, *Aramus guarauna* y *Zenaida auriculata* presentaron un componente cuadrático positivo y significativo del nivel hidrométrico, indicando que estas especies fueron menos frecuentes en niveles hidrométricos intermedios.

Por otra parte, todas las especies que presentaron una asociación significativa con el número de UVAs se relacionaron de manera positiva con esta variable, siendo por tanto más frecuentes en puntos con un mayor número de unidades de vegetación y ambiente.

Tabla 18. Relación entre la presencia-ausencia de las especies y las variables ambientales analizadas mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) utilizando una distribución de probabilidad binomial. Los signos “+” y “-” indican si la relación es positiva o negativa, respectivamente. Se muestran valores de probabilidad significativos (i.e., $< 0,05$) y marginalmente significativos (i.e., $0,05 < P < 0,1$). La unidad ambiental “arbustal” fue excluida de la tabla porque no resultó significativa en ningún caso. La estructura espacial fue tenida en cuenta en los modelos mediante la inclusión del factor “Localidad”.

	Temp	NH	NH ²	Nº UVAs	Agua libre	Cobertura arbórea	Herbazal palustre	Vegetación acuática	Pajonal	Pastizal degradado	Playa
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>		+, P< 0,01			+, P< 0,01	+, P= 0,01					
<i>Amazonetta brasiliensis</i>				+, P< 0,01		-, P= 0,08					
<i>Anas versicolor</i>					+, P= 0,08						+, P< 0,01
<i>Aramus guaranauna</i>	-, P= 0,05		+, P< 0,01							-, P= 0,03	
<i>Ardea cocoi</i>	-, P< 0,01	-, P= 0,04			+, P= 0,06						
<i>Ardea alba</i>				+, P< 0,01							
<i>Butorides striata</i>	+, P= 0,07	-, P= 0,02		+, P< 0,01		-, P= 0,05				-, P= 0,09	
<i>Plegadis chihi</i>		+, P= 0,03	-, P= 0,01				-, P= 0,02	-, P= 0,07			+, P= 0,01
<i>Phimosus infuscatus</i>											+, P< 0,01
<i>Aramides ipecaha</i>				+, P= 0,07							+, P< 0,01
<i>Jacana jacana</i>		-, P= 0,06		+, P< 0,01		-, P= 0,04		+, P< 0,01			
<i>Vanellus chilensis</i>	-, P= 0,03					-, P= 0,06				+, P= 0,01	+, P< 0,01
<i>Charadrius collaris</i>									-, P< 0,01		+, P< 0,01
<i>Himantopus mexicanus</i>		+, P< 0,01	-, P= 0,02				-, P< 0,01	-, P= 0,01			+, P< 0,01
<i>Tringa flavipes</i>					+, P= 0,04			-, P= 0,04			+, P< 0,01
<i>Gallinago paraguariae</i>									+, P= 0,09		
<i>Calidris melanotos</i>	+, P= 0,03	-, P< 0,01						-, P= 0,02			+, P< 0,01
<i>Columbina picui</i>	+, P= 0,08	-, P= 0,06			-, P= 0,05						
<i>Zenaida auriculata</i>		-, P= 0,03	+, P= 0,05					+, P= 0,02			
<i>Rostrhamus sociabilis</i>		-, P= 0,07						+, P= 0,03			
<i>Caracara plancus</i>		-, P= 0,01				+, P= 0,07					
<i>Myiopsitta monachus</i>		-, P= 0,01				+, P< 0,01					
<i>Guira guira</i>				+, P< 0,01					-, P= 0,05		

3.4.7. *Análisis multi-escala de los efectos de la composición del paisaje descrito de manera remota*

El análisis multiescala de la relación entre la composición de aves y la composición del paisaje descrita de manera remota mostró un incremento del valor explicativo a medida que se incrementó la extensión del paisaje (Tabla 19, Fig. 51). No obstante, este resultado solamente fue encontrado cuando se consideró la matriz de incidencias (Tabla 19).

Tabla 19. Coeficiente de correlación parcial de Mantel (r) entre los ensamblajes de aves, descritos mediante abundancias relativas y presencias-ausencias, y la composición del paisaje descrita mediante el análisis de imágenes satelitales en diferentes extensiones espaciales alrededor de cada punto de conteo.

Radios de Paisaje	Abundancias		Presencias-Ausencias	
	r	P	r	P
200 m	0,10	0,13	0,09	0,88
400 m	0,13	0,05*	0,02	0,38
600 m	0,1	0,1	0,09	0,09
800 m	0,05	0,25	0,12	0,08
1000 m	0,02	0,4	0,18	0,01*

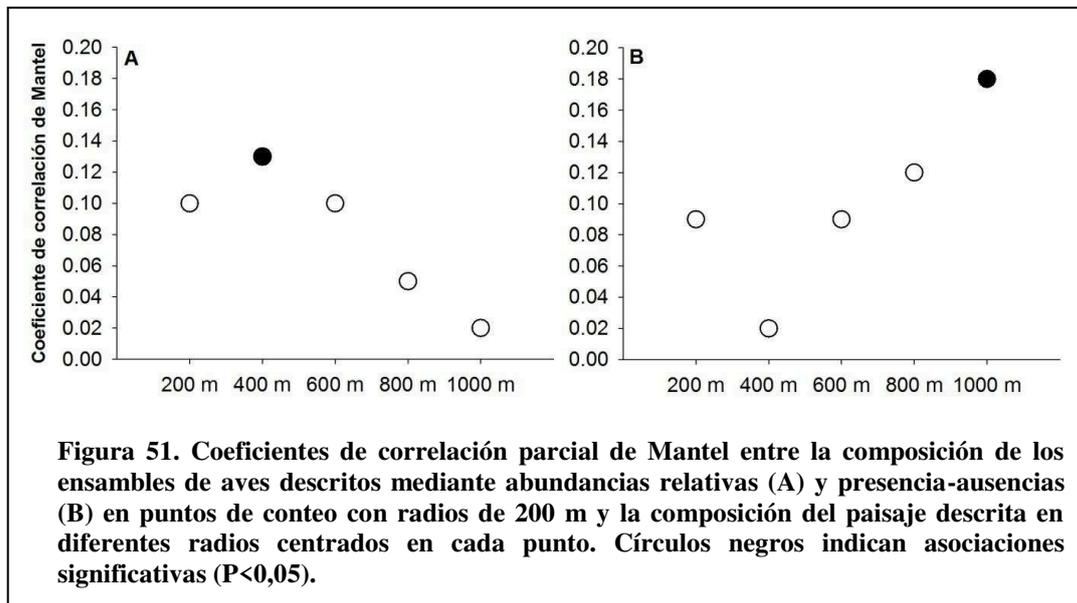


Figura 51. Coeficientes de correlación parcial de Mantel entre la composición de los ensamblajes de aves descritos mediante abundancias relativas (A) y presencia-ausencias (B) en puntos de conteo con radios de 200 m y la composición del paisaje descrita en diferentes radios centrados en cada punto. Círculos negros indican asociaciones significativas (P<0,05).

4. DISCUSIÓN

4.1. Resumen general de los resultados

Los cambios espaciales de los ensambles de aves no-paseriformes del río Paraná Medio en extensiones locales (i.e., dentro de cada localidad) estuvieron relacionados principalmente con la estructura y composición de unidades ambientales que presentaron los sitios. El número de UVAs por punto se relacionó positivamente con el número y diversidad de especies, mientras que la composición de UVAs de los puntos de conteo dio cuenta de una proporción significativa de la variación de la composición de los ensambles, independientemente de su posición geográfica. Del mismo modo, la composición del paisaje en extensiones mayores alrededor de cada punto de conteo, descrita mediante el análisis digital de imágenes satelitales, dio cuenta de una proporción significativa de la variación de la composición de los ensambles. Los resultados indicaron que la composición del paisaje en extensiones de 314 ha o más podría contribuir en determinar cuáles especies están presentes en los ensambles locales, definidos como las especies presentes en extensiones espaciales de 13 ha (i.e., puntos de conteo de 200 m de radio).

Al considerar los cambios espaciales de los ensambles en una extensión regional (i.e., cambios entre localidades a lo largo del sistema fluvial), no se encontró un gradiente latitudinal del número de especies, de la abundancia ni de los índices de diversidad, por lo que los patrones espaciales de la estructura de los ensambles no mostraron un gradiente latitudinal. Únicamente al incrementar el grano de la escala de análisis mediante la consideración del número medio del total de especies por muestreo, combinando los 15 puntos en cada uno, los resultados sugirieron la presencia de un gradiente latitudinal de la riqueza de especies a lo largo del sistema fluvial.

Aunque la estructura y composición de los ensambles locales no presentaron un patrón latitudinal, éstos variaron entre las localidades ubicadas a lo largo del sistema. En el caso de la estructura, se encontraron diferencias principalmente en la abundancia, la cual fue mayor en la localidad D, la localidad más austral. En el caso de la composición, los cambios entre localidades estuvieron relacionados principalmente con el reemplazo de unas especies por otras, más que en un patrón de pérdida y/o ganancia de especies.

Los cambios temporales de la estructura de los ensambles entre los muestreos sucesivos realizados a lo largo del período bi-anual 2011-13 fueron diferentes entre las cuatro localidades ubicadas a lo largo del gradiente latitudinal. Al considerar los cambios interanuales, por el contrario, todos los índices de la estructura, con excepción de la equitatividad, presentaron la misma tendencia a lo largo del sistema fluvial (i.e., la riqueza, abundancia y los índices de diversidad por punto

decrecieron del primer al segundo año en las cuatro localidades). Por otra parte, los patrones de cambio a lo largo de los ocho muestreos fueron notoriamente diferentes entre años al considerar las localidades individuales. Por el contrario, cuando los cambios entre muestreos fueron abordados a escala del sistema fluvial, combinando los 60 puntos de conteo, se observaron patrones de variación relativamente similares entre años.

El nivel hidrométrico dio cuenta de una proporción significativa de los cambios temporales de la estructura del paisaje de la planicie de inundación puesto que se relacionó positivamente con la superficie de agua libre y vegetación acuática, y negativamente con la presencia de herbazal palustre, pastizal degradado y playas en cada punto de conteo. Este efecto negativo se debió a que durante las fases de niveles hidrométricos más elevados, las UVAs o una porción de éstas permanecieron anegadas en los sitios de conteo de aves. Del mismo modo, el nivel hidrométrico dio cuenta de una proporción significativa de los cambios temporales de la estructura de los ensambles puesto que se relacionó negativamente con la riqueza y los índices de diversidad principalmente en las localidades A, C y D. La temperatura, por el contrario, sólo dio cuenta de una proporción significativa de los cambios temporales de la estructura de los ensambles en la localidad B, puesto que se relacionó positivamente con la riqueza, la abundancia y los índices de diversidad.

4.2. Contextualización regional de la diversidad de aves registrada

Las 95 especies de aves registradas representan el 42 % de las especies no-paseriformes registradas en la provincia de Santa Fe (Fandiño y Giraudo, 2010). Asimismo, las 63 especies registradas que dependen de los humedales representan el 58 % de las 108 especies de aves estrictamente relacionadas con ambientes acuáticos que habitan la provincia (Fandiño y Giraudo, 2010). De este modo, los humedales de la planicie de inundación del río Paraná Medio constituyen el hábitat de más de la mitad de las especies de aves dependientes de humedales de la provincia de Santa Fe.

Dos de las especies registradas (*Rhea americana* y *Phoenicopterus chilensis*) poseen problemas de conservación a nivel internacional puesto que son incluidas en la categoría de “cercana a la amenaza” por la IUCN (2014). A nivel nacional, las especies *Rhea americana* y *Cairina moschata*, incluidas en la categoría “amenazadas”, junto con *Jabiru mycteria*, incluida en la categoría “vulnerable”, presentan riesgos de conservación (López-Lanús y col., 2008).

4.3. Consideraciones sobre el esfuerzo de muestreo

El esfuerzo de muestreo utilizado para el área de estudio fue adecuado en la medida en que las curvas de acumulación de especies estuvieron próximas a alcanzar una asíntota. La localidad B

presentó una curva de acumulación de especies que se mantuvo en crecimiento con el esfuerzo de muestreo considerado. Aún así, esto no afectó las comparaciones entre localidades puesto que, pese a no haber alcanzado una asíntota, la localidad B presentó el mayor número de especies registrado.

Considerando el sistema en conjunto, un total de 20 especies (21 %) fueron registradas mediante uno o dos individuos y/o en una o dos muestras solamente. Estas especies serían registradas en baja frecuencia debido a diferentes causas. Algunas de estas especies son propias del sistema y del ambiente estudiado, y son fácilmente detectables debido a su gran tamaño y a que no tienen hábitos ocultos (*Jabiru mycteria*, *Anhinga anhinga*). Estas características sugieren que estas especies son escasas dentro del sistema.

La rareza de otras especies indicaría que el ambiente estudiado no forma parte de su hábitat puesto que se trata de especies comunes en el área (Narosky e Yzurieta, 2010; de la Peña, 1997, 2011), principalmente fuera del sistema fluvial, y fácilmente detectables visual y/o auditivamente (e.g., *Nothura maculosa*, *Patagioenas maculosa*, *Melanerpes cactorum*, *Picumnus cirratus*). En otros casos, las características de algunas de las especies registradas sugieren que éstas pudieron haber sido sub-muestradas durante los muestreos. Entre éstas pueden considerarse principalmente a *Ixobrychus involucris*, *Laterallus melanophaius* y *Nycticryphes semicollaris* debido a que se trata de especies difíciles de observar que permanecen muy ocultas en la vegetación (Narosky e Yzurieta, 2010).

4.4. Variación espacial de la estructura y composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial

4.4.1. Variación de la estructura de los ensambles a lo largo del sistema fluvial

El número medio de especies por punto no presentó un gradiente latitudinal al considerar tanto los datos observados como al controlar por el efecto de las variables ambientales. Para evaluar la presencia de un gradiente latitudinal se utilizó complementariamente el número medio de especies por muestra (i.e., media del número de especies entre las 240 muestras y submuestras por localidad) así como el número medio de especies por punto, para lo cual se combinaron las 16 repeticiones temporales de los muestreos realizados en cada uno. Esto último representó un gran esfuerzo de muestreo para cada punto, incrementando la probabilidad de registrar todas las especies presentes en un sitio dado. Estos resultados contrastaron con el estudio de Di Giacomo y Contreras (2002) en el que se informó la existencia de un gradiente latitudinal de la riqueza de especies a lo largo del corredor fluvial del río Paraná incluyendo el tramo medio de este río. Del mismo modo, no se encontró un gradiente latitudinal al considerar los índices de diversidad, equitatividad y el número de

individuos por punto por lo que los patrones espaciales no acordaron con un gradiente latitudinal y climático a lo largo del sistema fluvial.

La reducida extensión latitudinal considerada podría explicar la ausencia de un gradiente latitudinal en la riqueza y diversidad de especies. Esta extensión, que incluyó un rango latitudinal de aproximadamente 4°, fue relativamente menor que la utilizada en la mayor parte de los estudios que han encontrado un gradiente latitudinal en la diversidad de especies (i.e., rango de 20° o más; Willig y col., 2003). Pese a esta corta extensión, el análisis de las temperaturas mostró la existencia de un gradiente climático puesto que se registró una diferencia de 5°C aproximadamente entre las localidades A y D, aún considerando la temperatura ambiental medida dentro del corredor fluvial. Dentro del corredor fluvial, la temperatura puede variar en menor medida debido al efecto de amortiguación climática por las aguas cálidas del río (Menalled y Adamoli, 1995; Iriando y col., 2007). De este modo, los resultados mostraron que pese a la presencia de un gradiente de temperaturas a lo largo del sistema fluvial, la diversidad y la abundancia de aves no presentarían un gradiente latitudinal a nivel de ensambles locales dentro del sistema.

Aunque la extensión latitudinal abarcada fue relativamente reducida, Di Giacomo y Contreras (2002) documentaron la existencia de un patrón latitudinal de diversidad para el tramo medio del río Paraná tal como se abarcó en este estudio (i.e., una pérdida de aproximadamente seis especies por grado geográfico a partir de los 29° de latitud Sur). Una de las diferencias con este estudio previo se encuentra en el nivel de resolución inferior (i.e., unidad mínima de percepción representada por el grano de la escala) utilizado para cuantificar el gradiente de la riqueza de especies. Di Giacomo y Contreras (2002) utilizaron listados de especies basadas en compilaciones de registros históricos dentro de grillas geográficas de aproximadamente 56 x 56 km trazadas sobre mapas. De este modo, sus resultados corresponden a niveles de resolución regional. Este estudio, por el contrario, incluyó una aproximación sinecológica, evaluando los patrones espaciales de diversidad a nivel de ensambles locales. La explicación de las diferencias de los patrones en función del nivel de resolución en el que son descritos requiere la determinación de los factores que conducen la diversidad local y que a su vez la tornan diferente de los patrones regionales de la diversidad de especies (Pianka, 1966; Cornell y Lawton, 1992).

La relación entre los patrones de diversidad cuantificados en niveles de resolución regional (e.g., Di Giacomo y Contreras, 2002) y local (e.g., este estudio) está mediada por los patrones de diversidad beta (Arita y Rodríguez, 2002). Los patrones de diversidad descritos en niveles de resolución regional como grano de escala, como el informado para el sistema fluvial del río Paraná por Di Giacomo y Contreras (2002), pueden ser el resultado de patrones de diversidad alfa y/o beta descritos en niveles de resolución inferior (Willig y col. 2003). La variación latitudinal de la

diversidad beta entre sitios puede generar un patrón latitudinal de diversidad a escala regional (i.e., en estudios que consideran varios sitios combinados) aún cuando la diversidad alfa (i.e., la diversidad de cada sitio) permanezca esencialmente constante (Srivastava, 1999; Loreau, 2000). De acuerdo con esto, los resultados sugieren la existencia de un gradiente latitudinal en niveles de resolución espacial más amplios puesto que la diversidad beta, medida como las diferencias de la composición de los ensambles entre puntos de conteo, presentó un patrón de decrecimiento latitudinal principalmente entre las localidades A, B y C. La localidad D, en cambio, presentó un valor de diversidad beta similar al de la localidad C. De este modo, aunque los patrones de diversidad encontrados no acordaron con un gradiente latitudinal, estos resultados pueden ser consistentes con los patrones informados a escala regional por Di Giacomo y Contreras (2002) si la diversidad beta entre puntos de conteo varía latitudinalmente.

El listado total de especies registradas por localidad, no obstante, no presentó un gradiente latitudinal. Lo mismo ocurrió con los índices de diversidad calculados en base a la combinación de las 240 muestras y submuestras. Aunque esto no acuerda con un gradiente latitudinal en niveles de resolución inferior más amplios (i.e., puntos de conteo combinados por localidad), la acumulación total de especies por localidad puede ser influida por registros aleatorios de especies que modifiquen los inventarios finales. Un ejemplo de esto fue el alto número de especies que fueron registradas a partir de una sola muestra en la localidad B, las cuales pueden afectar los listados finales por localidad. Del mismo modo, estos registros afectan los estimadores del número total de especies calculados a partir de una muestra (e.g., ACE, ICE, Jackknife, Bootstrap) puesto que éstos se basan en las especies registradas en baja frecuencia o abundancia (Magurran, 2004).

Debido a estas dificultades se consideraron complementariamente los patrones latitudinales de los valores medios por muestreo de los índices de la estructura de los ensambles a escala de localidad (i.e., combinación de los 15 puntos de conteo), de modo de obtener una estimación con una menor influencia del registro de especies ocasionales. En este caso, la riqueza y la riqueza calculada en base a rarefacción presentaron valores medios por muestreo acordes con la variación de la diversidad beta puesto que reflejaron un patrón de decrecimiento latitudinal, con excepción de la localidad D que presentó un valor relativamente alto. De este modo, los resultados sugirieron parcialmente la existencia de un gradiente latitudinal de la riqueza de especies en niveles de resolución más amplios (i.e., riqueza calculada en base a los 15 puntos combinados) tal como ha sido informado por Di Giacomo y Contreras (2002). Aunque los resultados no establecieron la existencia de un gradiente latitudinal de la riqueza de especies a escala de localidad, estos sugirieron que tal patrón puede estar presente al considerar mayores niveles de resolución en el análisis.

La escala-dependencia de los patrones espaciales de diversidad (i.e., variación de los patrones entre estudios que utilizan diferentes granos de escala) puede relacionarse con cambios en la importancia relativa de los factores y procesos que los generan. El efecto de procesos locales tales como las interacciones biológicas pueden ser más importantes en niveles de resolución local (Huston, 1999), lo que puede resultar en patrones espaciales diferentes entre escalas (Cornell y Lawton, 1992). En este contexto, varios estudios recientes se han focalizado en la comprensión de cómo los filtros ambientales se combinan con el pool regional de especies para determinar conjuntamente la riqueza de ensambles locales (Harrison y col., 2006; White y Hurlbert, 2010; Belmaker y Jetz, 2012). De acuerdo con esto, se ha postulado que un efecto predominante de las condiciones ambientales locales, tanto bióticas como abióticas, sobre los ensambles se traduce en una independencia de la riqueza local con respecto a la riqueza regional de especies (Hillebrand y Blenckner, 2002).

Los resultados encontrados acordaron con la hipótesis que postula que los ensambles locales están estructurados en base a las condiciones ambientales locales. No obstante, el efecto de las condiciones ambientales locales no generó una independencia de la riqueza de los ensambles locales con respecto al pool regional de especies puesto que este último resultó un factor explicativo significativo en el modelo. En lugar de esto, los resultados sugirieron que las condiciones ambientales locales generan patrones espaciales de la riqueza y diversidad de los ensambles locales diferentes de aquellos encontrados a escala de localidad. De este modo, si bien el pool regional de especies presentaría un patrón de decrecimiento latitudinal en el sistema (Di Giacomo y Contreras, 2002, este estudio), no ocurriría lo mismo con los ensambles locales. El número de especies coexistentes a nivel de ensambles locales estaría definido y limitado por las condiciones ambientales locales además de los cambios en el pool regional de especies. Esta alta variación entre sitios de la estructura de los ensambles, relacionada con la composición y estructura de las unidades ambientales, no puede ser detectada en estudios que evalúan los patrones en niveles de resolución regional, combinando varios sitios. Por lo tanto, esta alta variación puntual dentro de la planicie puede explicar la ausencia de un patrón latitudinal a nivel de ensambles locales tal como ha sido informado en estudios realizados en niveles de resolución regional.

Entre las hipótesis propuestas para explicar la formación de ensambles locales sobre la base del pool regional de especies (Belmaker y Jetz, 2012), los resultados acordaron con aquella que enfatiza la importancia de la heterogeneidad local del hábitat. Aquellos sitios que presentan una mayor heterogeneidad del hábitat brindan más oportunidades para el establecimiento de especies del pool regional (Huston, 1999; Freestone y Harrison, 2006). De este modo, la heterogeneidad local del hábitat puede incrementar la capacidad de los sitios para soportar un mayor número de especies, las

cuales representan una mayor proporción del pool regional (Belmaker y Jetz, 2012). De acuerdo con esto, los resultados mostraron que el incremento del número de unidades ambientales en los sitios aumenta el número y la diversidad de especies de los ensamblajes. Así, las condiciones locales del hábitat, representadas por el número y superficie relativa de las unidades ambientales, conducirían los patrones de riqueza y diversidad de los ensamblajes locales a lo largo del sistema fluvial, influenciando el efecto del pool regional de especies (Huston, 1999).

Los patrones encontrados, acordes con la hipótesis de un control de la estructura de los ensamblajes mediante la heterogeneidad del hábitat, reflejaron las características ambientales de las planicies de inundación. En éstas, la configuración del paisaje muestra un alto número de parches de diferentes ambientes incluso en extensiones reducidas (e.g., superficie de los puntos de conteo en este estudio). Estos parches están formados por diferentes coberturas de vegetación, de playas y de agua libre, y tanto su número como su superficie relativa en los diferentes sitios determinarían, de acuerdo con los resultados encontrados, cuántas y cuáles especies del pool regional están presentes en un sitio determinado. Estos resultados acordaron parcialmente con Boulton y col. (2008) puesto que la riqueza de los ensamblajes locales no presentaría los mismos patrones espaciales que la riqueza regional debido a las condiciones ambientales locales del sistema fluvial. No obstante, a pesar de esto y a diferencia de lo propuesto por estos autores, la riqueza de los ensamblajes locales no fue independiente de la riqueza regional. En lugar de esto, los resultados indicaron una influencia conjunta del pool regional de especies y de las condiciones ambientales locales sobre la estructura de los ensamblajes, tal como ha sido informado en estudios recientes (Angermeier y Winston, 1998; Harrison y col., 2006; Freestone y Harrison, 2006; Hortal y col., 2008), incluidas las aves (White y Hurlbert, 2010).

Los patrones de riqueza, abundancia y diversidad de los ensamblajes locales no acordaron con las hipótesis relacionadas a un gradiente climático y de productividad a lo largo del sistema fluvial. Entre los mecanismos propuestos para explicar los gradientes espaciales de diversidad de gran extensión, como los latitudinales, las hipótesis relacionadas con el clima han recibido el mayor soporte empírico (Hawkins y col., 2003). En primer término, las características climáticas se relacionan con las áreas de distribución de las especies (Pigot y col., 2010), por lo que conducen en conjunción con factores históricos los patrones de diversidad a escala regional. Esto acordó con los patrones de la riqueza regional, los que seguirían un gradiente latitudinal a lo largo del sistema fluvial del Paraná Medio (Di Giacomo y Contreras, 2002; este estudio).

A nivel de ensamblajes locales, el pool regional de especies dio cuenta de una proporción significativa, lo que indicó indirectamente un efecto del clima además de procesos históricos, de la variación de la riqueza de especies. La localidad A, la cual presentó un número total de especies

relativamente elevado una vez que se controlaron los efectos del número de individuos registrados, presentó también ensambles locales con mayor número medio de especies. Cuando se controló por el efecto de las condiciones ambientales locales y por el número de individuos detectados, los ensambles de esta localidad permanecieron mostrando un número relativamente más alto de especies que el resto de las localidades, lo que sugirió que ésto es el resultado del efecto del pool regional de especies. El resto de las localidades no presentaron diferencias claras en cuanto al pool regional de especies. En estos casos, la riqueza de los ensambles no reflejó los patrones del pool regional. De este modo, los resultados indicaron que los patrones de diversidad de los ensambles locales pueden reflejar la variación en el pool regional de especies si este último presenta un rango de variación relativamente alto (e.g., número de especies total de la localidad A con respecto al resto). En este contexto, la riqueza de los ensambles locales puede variar en función del pool regional de especies aún cuando las condiciones ambientales locales sean también importantes.

El clima, por otra parte, se ha relacionado con los patrones de diversidad mediante las hipótesis que proponen a la energía ambiental disponible como un factor central para explicar los patrones de diversidad y abundancia (Gaston, 2000). Los resultados mostraron la presencia de un gradiente de energía a lo largo del río Paraná Medio puesto que la temperatura decreció latitudinalmente a lo largo del sistema. Pese a esta variación, no se encontró un decrecimiento latitudinal de la abundancia a lo largo del sistema fluvial. En lugar de ésto, la variación de la abundancia sugirió el efecto de variables propias de la localidad D, la cual presentó un número mucho más alto de individuos.

El alto número de especies de la localidad D reflejó el alto número de individuos de esta localidad, indicando que estas diferencias responderían a un proceso de muestreo aleatorio más que a diferencias de la riqueza de especies entre localidades. La hipótesis de muestreo aleatorio postula que el número de especies registrado es una función del número de individuos puesto que este último representa una muestra aleatoria del pool regional de especies (Evans y col., 2005). Cuando se controló por el efecto del número de individuos, la localidad D presentó un número mucho menor de especies. Ésto apoyó la idea de un gradiente latitudinal de la riqueza de especies por localidad a lo largo del Paraná Medio puesto que dio cuenta parcialmente de porqué la localidad D, la más austral, presentó un número de especies tan elevado, inconsistente con un patrón latitudinal.

La localidad D presentó algunas características exclusivas que la diferenciaron de las demás localidades, como su ubicación en el margen izquierdo del sistema fluvial así como su proximidad a un área protegida, el Parque Nacional Pre-Delta, que podrían explicar la elevada abundancia de individuos registrada. De este modo, los patrones indicaron que el gradiente latitudinal de la riqueza a escala de localidad, si está presente, no es robusto frente al efecto de procesos locales. Si bien sólo

se consideraron ambientes de humedales de la planicie de inundación para controlar por el efecto de las diferencias ambientales, los resultados indicaron que otros factores, como el contexto en el que se ubicaron las localidades, serían los suficientemente importantes para oscurecer el patrón latitudinal de la riqueza regional en la extensión espacial del río Paraná Medio.

4.4.2. Variación de la composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial

La composición de los ensambles no fue uniforme a lo largo del sistema puesto que se encontraron diferencias relacionadas principalmente con el recambio de especies y de sus abundancias relativas entre localidades. Estas variaciones, no obstante, no mostraron un gradiente de anidamiento entre localidades, como podría esperarse de acuerdo con un gradiente latitudinal de la riqueza de especies (i.e, pérdida de especies con el incremento de la latitud). De este modo, la variación de la composición de los ensambles entre las localidades podría ser explicada por tres hipótesis alternativas, aunque no mutuamente excluyentes, diferentes a la idea de un gradiente latitudinal: teoría neutral, control lateral mediante las ecorregiones adyacentes al sistema fluvial e hipótesis de nicho ecológico.

Las variaciones de la composición entre localidades acordaron parcialmente con lo que podría esperarse a partir de la teoría neutral de la biodiversidad. Esta teoría predice que la similitud de los ensambles de organismos puede decrecer con el incremento de la distancia espacial aún si el ambiente es completamente homogéneo debido a que los organismos tienen una capacidad de dispersión limitada (Hubbell, 2001; Soininen y col., 2007). El río Paraná Medio, así como otros ríos de la cuenca, se presentan como extensos sistemas río-planicie de inundación mediante el cual los organismos pueden dispersarse (Giraud y Arzamendia, 2004; Nores y col., 2005; Arzamendia y Giraud, 2009). La dispersión de los organismos entre sitios puede actuar como una fuerza de homogenización que reduce la diversidad beta (Nekola y White, 1999), lo que resultaría en patrones homogéneos de diversidad y composición de aves a lo largo del corredor fluvial (i.e., un control longitudinal de los patrones de diversidad mediante dispersión). Sin embargo, aunque la dispersión de aves ha sido informada a lo largo de la cuenca del río Paraná (Giraud y Arzamendia, 2004; Nores y col. 2005), los resultados mostraron una importante diferenciación de la composición de los ensambles a lo largo de este corredor fluvial. La dispersión, no obstante, podría ocurrir en distancias más cortas que las estudiadas en este trabajo (largo total del corredor fluvial). Los resultados mostraron que la similitud de los ensambles fue mayor dentro de las localidades, lo que sugiere que la homogenización por dispersión de las aves podría ser importante en estas extensiones. De este modo, si la dispersión de las especies dentro de las localidades es mayor que entre éstas, la composición de los ensambles puede resultar más similar dentro de cada localidad puesto que la

dispersión actúa como un proceso que tiende a homogeneizar la composición de los ensambles (Nekola y White, 1999). De acuerdo con esto, la similitud de la composición de los ensambles no sería afectada por la heterogeneidad ambiental sino por procesos de deriva ecológica y/o dispersión aleatorias (Hubbell, 2001).

La variación de la composición de los ensambles entre localidades mostró también evidencia parcial de un efecto de las ecorregiones de tierras altas adyacentes al corredor fluvial. Aunque las ecorregiones no afectaron significativamente la composición de los ensambles, existió una similitud relativamente alta entre los ensambles de las localidades A y B, ambas rodeadas por la ecorregión del Chaco Húmedo. La ausencia de un efecto significativo de las ecorregiones podría relacionarse con la elevada diferencia que existió entre las localidades C y D, ambas rodeadas por la ecorregión del Espinal. Pese a esto, el análisis de agrupamiento en función de la similitud de la composición de los ensambles acordó con un patrón de control ecoregional, en la medida en que las localidades se agruparon en función de las ecorregiones adyacentes al sistema.

Las diferencias de la composición de los ensambles entre localidades puede, no obstante, ser explicada igualmente mediante la estructura espacial de la composición del paisaje y la teoría de nicho ecológico (i.e., sitios con condiciones ambientales similares serán ocupados por ensambles también similares, independientemente de la posición geográfica). Tanto la UVAs como las unidades ambientales descritas mediante imágenes satelitales presentaron una estructura espacial puesto que éstas fueron más similares entre los puntos dentro de una misma localidad. En este caso, la evidencia de control ambiental de la composición de los ensambles fue marcada puesto que las localidades C y D, consideradas individualmente, resultaron relativamente homogéneas tanto en términos de composición del paisaje como en términos de la composición de los ensambles, separándose del resto de las localidades. De modo diferente, la composición del paisaje fue relativamente similar entre las localidades A y B, especialmente al describir el paisaje en extensiones amplias (i.e., radios de 1000 metros), sugiriendo que la composición de los ensambles entre éstas fue relativamente similar debido a esto, en contraposición a la idea de un control lateral desde las ecorregiones adyacentes (i.e., ambas localidades tienen ensambles similares debido a que se encuentran rodeadas por la ecoregion del Chaco Húmedo).

El análisis especie-específico sugirió que tanto la influencia del pool regional de especies como de la composición del paisaje dan cuenta de una fracción de las diferencias de composición de los ensambles entre localidades. Las especies detectadas a partir de varias detecciones (i.e., especies registradas al menos en tres muestras) en una sola localidad o solamente en las localidades rodeadas por una de las ecorregiones (i.e., Chaco Húmedo o Espinal) sugieren la influencia de factores regionales, como el efecto del pool regional sobre los ensambles locales, el cual se encuentra

determinado por el área de distribución de las especies individuales. Ésto es particularmente notable en las especies registradas solamente o en mayor frecuencia en las localidades A y B, puesto que algunas de éstas (e.g., *Coragyps atratus*, *Buteogallus meridionalis*, *Buteogallus urubitinga*, *Busarellus nigricollis*, *Columbina talpacoti* y *Crotophaga ani*) serían más comunes, de acuerdo con su área de distribución (de la Peña, 1997, 2011; Narosky e Izurieta, 2010), en las áreas de menor latitud del corredor fluvial, en correspondencia con los límites de la ecorregión del Chaco Húmedo. Otras especies, por el contrario, sugieren diferencias ambientales entre las localidades, en la medida en que sus áreas de distribución son extensas, incluyendo toda la extensión del corredor fluvial. Este puede ser el caso de *Podiceps major*, *Pardirallus sanguinolentus*, *Porphyryla martinica*, *Gallinula melanops* y *Gallinula galeata*, las que, pese a tener una distribución muy amplia (de la Peña, 1997, 2011; Narosky e Izurieta, 2010), sólo fueron registradas, o fueron más frecuentes, en la Localidad C, la cual presentó una proporción relativamente alta de agua libre y herbazal palustre, ambientes a los cuales estas especies se encuentran asociadas (Narosky e Yzurieta, 2010; este estudio). De este modo, mientras que algunas especies serían exclusivas de ciertas localidades como resultado de la influencia del pool regional de especies relacionado con las ecorregiones adyacentes al sistema fluvial, en otros casos estas especies exclusivas podrían estar reflejando diferencias ambientales entre las localidades, como la proporción relativa de ciertos ambientes en el paisaje.

Las especies exclusivas de una sola localidad o de las localidades rodeadas por una misma ecorregión detectadas mediante sólo uno o dos registros indicarían, no obstante, que el ambiente estudiado no es particularmente adecuado para estas especies (e.g., *Rhynchotus rufescens*, *Nothura maculosa*, *Heliomaster furcifer*, *Patagioenas maculosa*, *Melanerpes cactorum*, *Picumnus cirratus*). De esta manera, estas especies serían de presencia ocasional en los ambientes de la planicie de inundación estudiados y por tanto, fueron registradas azarosamente y en muy baja frecuencia. De este modo, la presencia de estas especies en sólo una de las localidades o ecorregiones no respondería a procesos biogeográficos considerando además que son especies comunes en ambientes diferentes pero dentro de la misma área de las localidades estudiadas (obs. pers., Narosky e Izurieta, 2010; de la Peña, 1997, 2011).

4.4.3. *Influencia de la composición del paisaje sobre la estructura y composición de los ensambles*

El número de unidades de vegetación y ambiente (UVAs) por punto fue un predictor significativo del número de especies que presentaron los ensambles. La riqueza de especies por punto fue mayor en aquellos sitios que presentaron un número más alto de unidades de vegetación y ambiente. Aunque el índice de diversidad de Shannon de UVAs también mostró una relación

positiva con el número de especies, no ocurrió lo mismo al considerar un índice de equitatividad como variable explicativa. De este modo, el número de especies sería mayor en sitios con un mayor número de UVAs, independientemente de la proporción relativa de superficie que éstas presenten.

Muchos estudios han informado la existencia de una relación positiva entre la riqueza de especies y la heterogeneidad ambiental a escala espacial (Tews y col., 2004 y referencias allí citadas). Estudios más recientes, no obstante, han sugerido que la forma de esta relación es poco clara y que ésta no necesariamente es lineal y/o positiva, sino que puede variar bajo diferentes condiciones (Fahrig y col., 2011; Allouche y col., 2012; Laanisto y col., 2012). De hecho, la forma de la relación depende del tipo de hábitat, el grupo taxonómico y la escala espacial en la que se realiza el estudio (Tews y col., 2004). La escala-dependencia es probablemente causada por escalas operacionales especie-específicas determinadas por el radio de acción y la capacidad de dispersión de los organismos, así como por otros procesos espaciales hábitat-específicos (Tews y col., 2004).

Dos mecanismos diferentes, aunque no mutuamente excluyentes, pueden explicar la relación positiva entre el número de UVAs y la riqueza de especies de los ensambles. En primer término, un número mayor de especies pueden coexistir localmente si éstas tienen como hábitat diferentes unidades ambientales (i.e., hipótesis de nicho ecológico). Los resultados presentaron evidencia a favor de este mecanismo puesto que el análisis de correspondencia canónica así como el análisis de las respuestas especie-específicas mostraron que, en muchos casos, las especies se encuentran relacionadas con ciertas UVAs individuales, lo que produce cambios en la composición de los ensambles entre diferentes sitios.

En segundo término, los resultados mostraron evidencia a favor para un segundo mecanismo, el cual sugiere que existen especies individuales que tienen como hábitat sitios ambientalmente heterogéneos (i.e., hipótesis de nicho ecológico individual). Al menos seis de las especies consideradas en el análisis especie-específico mostraron una relación positiva con el número de UVAs. Esta hipótesis puede sustentarse en el hecho de que los paisajes más heterogéneos con diferentes ambientes que ofrecen diferentes recursos pueden ser preferidos por ciertas especies, y por tanto, la riqueza de los ensambles puede resultar más elevada en estos sitios. Aunque el grado en que muchas especies de aves requieren una matriz de paisaje diversa que contenga varios ambientes es ejemplificada en muchos hábitats antropogénicos (Fuller, 2012), la evidencia desde sistemas naturales es más escasa. Dunning y col. (1992) establecieron dos procesos alternativos, denominados *complementación* y *suplementación*, mediante el cual las especies pueden requerir paisajes con parches ambientales diferentes, en lugar de paisajes ambientalmente homogéneos. De este modo, las especies no estarían relacionadas con una unidad de ambiente particular, sino más bien con sitios que contengan un mayor número de unidades ambientales que provean diferentes recursos. Ésto puede

resultar particularmente cierto en planicies de inundación en las cuales están presentes un gran número de parches con diferentes ambientes en extensiones reducidas con respecto al radio de acción de las especies (e.g., extensión de puntos de conteo en este estudio). De este modo, la complejidad espacial de la configuración de los parches, así como la diversidad estructural y composicional entre los parches ambientales, pueden proveer habitats más adecuados para ciertas especies de estos sistemas (Gregory y col., 1991).

La superficie o la presencia-ausencia de determinadas unidades ambientales individuales pueden resultar mejores predictores de la riqueza de especies que los índices de heterogeneidad ambiental (e.g., Pino y col., 2000; Davidar y col., 2001). Los habitats que sostienen una alta biodiversidad dentro de los paisajes han sido denominados “habitats claves” (Davidar y col., 2001) y su presencia o superficie puede ser un buen predictor de la riqueza de especies de un sitio particular. En este estudio, la presencia de playas se relacionó positivamente y en gran magnitud, con respecto a la vegetación acuática que también presentó una relación positiva, con la riqueza y diversidad de especies por punto. Del mismo modo, de las 23 especies consideradas en el análisis especie-específico, nueve presentaron una mayor probabilidad de ocurrencia cuando las playas estuvieron presentes en los puntos de conteo. De este modo, las playas representarían una unidad ambiental muy importante en el sistema, en la medida que muchas especies la incluyen en sus requerimientos de hábitat, a tal punto que la riqueza y diversidad de los ensambles es mayor en los paisajes en los que está presente esta unidad ambiental. Aunque la cobertura arbórea también se relacionó de manera positiva con la riqueza de especies cuando se la consideró individualmente, no resultó un predictor significativo en el modelo explicativo global de la riqueza de especies, en el que se incluyeron las variables explicativas en conjunto. En el caso de los modelos por localidad, la cobertura arbórea se relacionó negativamente con la riqueza y diversidad en algunas de las localidades. De este modo, la cobertura arbórea no se relacionaría o, por el contrario, se relacionaría de manera negativa con la riqueza y diversidad de los ensambles.

Existen pocos estudios que han abordado la relación entre la riqueza de especies de aves y la heterogeneidad ambiental a escala espacial en humedales (Gonzales-Gajardo y col., 2009). En general, los estudios que han abordado esta relación han encontrado una relación positiva entre la riqueza de especies y la diversidad horizontal de ambientes (Sillén y Solbreck, 1977; Henderson y Harper, 1992; Celada y Bogliani, 1993; Gonzales-Gajardo y col., 2009; pero ver Fairbairn y Dinsmore, 2001). Sillén y Solbreck (1977) encontraron un patrón similar estudiando ensambles de aves de lagos del hemisferio norte puesto que utilizaron mediciones similares de la heterogeneidad ambiental y encontraron un coeficiente de determinación similar para la relación ($\approx 10\%$). Con respecto a la hipótesis de nicho individual, Riffell y col. (2001), a partir de un estudio sobre aves en

lagos de Norteamérica, informaron que varias especies tienden a estar relacionadas positivamente con la diversidad estructural del paisaje, sugiriendo que las especies individuales seleccionan sitios ambientalmente más heterogéneos.

Más allá de los cambios en la riqueza de especies, la proporción de las diferentes unidades de vegetación y ambiente dentro del radio de conteo de aves dio cuenta de una proporción significativa de la variación de la composición de los ensambles evaluada mediante la abundancia de las especies. En términos generales, existieron por un lado grupos de especies más abundantes en sitios con una mayor proporción de vegetación acuática, y otras especies más abundantes en sitios con agua libre combinada con herbazales palustres y playas arenosas o barrosas.

4.4.4. Análisis multi-escala de los efectos de la composición del paisaje

Los resultados sugirieron que la respuesta de las especies a la estructura y composición del paisaje no refleja solamente las características ambientales de los sitios, sino también la composición del paisaje en extensiones más amplias. De este modo, los resultados mostraron que aunque la abundancia de las especies se relacionaría con la composición del paisaje a escala reducida (50,3 ha), la presencia-ausencia de las especies se relacionaría con la composición del paisaje en escalas más amplias (al menos 314 ha). Por lo tanto, la composición del paisaje en escalas amplias puede determinar qué especies se encuentran en un sitio determinado.

El abordaje de la variación de la composición de los ensambles en función de las características del paisaje en múltiples escalas aporta un panorama general sobre la respuesta general de las especies en conjunto. No obstante, la extensión espacial a la que las especies responden al paisaje puede ser especie-específica, tal como ha sido demostrado en algunos estudios sobre la selección de hábitat de las aves en humedales (Naugle y col., 1999; Fairbairn y Dinsmore, 2001; Tozer y col., 2010). De este modo, si bien la composición de los ensambles, definida en función de la presencia-ausencia de las especies, fue explicada mayormente por la composición del paisaje en una extensión espacial de 314 hectáreas alrededor de cada punto de conteo, ésto no descarta que algunas de las especies respondan al paisaje en otras extensiones.

El análisis del efecto de la composición del paisaje en múltiples extensiones sobre la presencia-ausencia de las especies en los ensambles indicó la extensión espacial más frecuente en la que las aves seleccionan el hábitat dentro del sistema fluvial. La elevada capacidad de dispersión de las aves acuerda con una respuesta al paisaje de la planicie de inundación en escalas amplias, como la encontrada en este estudio, puesto que las diferentes especies pueden trasladarse a lo largo de grandes distancias (Sullivan, 2007). Ésto acuerda con los estudios previos que han mostrado que las aves seleccionan los humedales en función del paisaje en el que éstos están insertos, más allá de las

características ambientales locales que éstos puedan presentar (Brown y Dinsmore, 1986; Whited y col., 2000; Fairbairn y Dinsmore, 2001; Shriver y col., 2004; Tozer y col., 2010).

Las características ambientales locales, no obstante, pueden ser más importantes para explicar los cambios en las abundancias relativas de las especies que conforman los ensambles. Más allá de que las especies pueden seleccionar el hábitat en función de las características del paisaje en escalas amplias, su presencia se concentrará en aquellos sitios que presenten una mayor cantidad de recursos. Dentro de los paisajes, las aves seleccionan entre diversos microhábitats de modo de localizar los sitios adecuados de forrajeo o nidificación donde obtendrán los recursos necesarios para llevar adelante sus ciclos de vida (Weller, 2003). De este modo, la abundancia relativa de las especies puede variar principalmente en función de las características ambientales locales, las que se asocian con la abundancia puntual de los recursos. En suma, las diferencias en la escala de respuesta de los ensambles de acuerdo a si se considera la presencia-ausencia o la abundancia de las especies en los ensambles acuerda con un enfoque de selección jerárquica del hábitat. Bajo este enfoque, los patrones espacio-temporales de los ensambles están relacionados con factores y procesos en diferentes escalas, incluso en superficies muy amplias (Weller, 2003).

Si bien el porcentaje explicativo de la composición del paisaje descrito de manera remota, medido mediante el coeficiente de correlación de Mantel, fue menor al de la composición de UVAs descritas *in situ*, ésto podría ser el resultado de la variación temporal incluida en sendas descripciones. La matriz del paisaje descrito *in situ* se basó en el promedio de la composición de las UVAs entre las 16 repeticiones temporales de los muestreos. De este modo, esta estimación incluyó la dimensión temporal del paisaje, la cual es importante en planicies de inundación debido a la elevada dinámica del paisaje (Naiman y col., 1993, Stanford y col., 2005). La descripción del paisaje de manera remota, por el contrario, se basó en la composición que éste presentó en un momento dado, determinado por la fecha de obtención de la imagen satelital. De este modo, la consideración de la dinámica temporal del paisaje de la planicie de inundación, mediante el análisis conjunto de una serie temporal de imágenes satelitales, podría aportar un mayor porcentaje explicativo de la composición de los ensambles.

4.5. Variación temporal de la estructura y composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial

Los ensambles no presentaron una estacionalidad intra-anual común a todo el sistema fluvial puesto que los cambios temporales de la estructura entre los muestreos presentaron diferencias entre localidades. De este modo, este patrón sugirió que los cambios intra-anales son conducidos por

factores locales, o al menos que la influencia de estos factores no es homogénea a lo largo del sistema fluvial.

La dinámica temporal de los ensambles de aves puede ser explicada por la estacionalidad climática a lo largo del año y su efecto sobre las condiciones ambientales (Wiens, 1989a; Seoane y col., 2013). La temperatura registrada durante los muestreos dentro del sistema fluvial indicó que existiría principalmente un incremento entre los meses otoño-invernales y los primavera-estivales de aproximadamente 6° C. No obstante, las variaciones de la temperatura no dieron cuenta consistentemente de la variación de la estructura de los ensambles a lo largo de los muestreos. Aunque se encontró una relación negativa de la temperatura con la abundancia en las localidades A y B al considerar modelos univariados (i.e., modelos en los que se incluyó solamente la temperatura como variable explicativa), esta relación no resultó significativa en los modelos de regresión múltiple. Ésto indicó que otros factores ambientales pueden dar cuenta de los efectos negativos de la temperatura encontrados en los modelos univariados. En los modelos de regresión múltiple solamente se encontró una relación positiva con la riqueza, la abundancia y los índices de diversidad en la localidad B. De este modo, el efecto de los cambios de la temperatura no fue consistente entre localidades, por lo que no se encontró un patrón claro de variación de los ensambles en función de los cambios de la temperatura a lo largo del año en el sistema fluvial. Los efectos significativos de la temperatura en la localidad B sugieren por otra parte que algunas particularidades de los ambientes incluidos en ésta pueden tornar importante esta variable para explicar los cambios temporales de los ensambles.

Las variaciones hidrométricas del río y su efecto sobre las planicies de inundación constituyen un factor ambiental propio de los corredores fluviales que pueden explicar la dinámica temporal de los ensambles de aves en estos sistemas (Beltzer y Neiff, 1992; Knutson y Klaas 1997, Kingsford y col. 2004; Desgranges y col., 2006; Rajpar y Zakaria, 2011; Cumming y col., 2012). Considerados en conjunto entre todas las localidades, la riqueza y diversidad de los ensambles de aves del sistema fluvial decrecieron linealmente con el incremento del nivel hidrométrico tanto cuando se lo consideró como única variable explicativa como cuando se lo incluyó en el modelo global junto a las demás variables. No obstante, esta relación dependió de las localidades y del rango de variación del nivel hidrométrico y dio cuenta en general de un bajo porcentaje de variación, con un coeficiente de determinación máximo del 5%.

El nivel hidrométrico no fue particularmente importante para dar cuenta de los cambios temporales de la estructura de los ensambles en la localidad B puesto que, con excepción de ésta, en las demás localidades se encontraron relaciones significativas, al menos marginalmente, ya sea con respecto a la riqueza o a la diversidad. En esta única localidad, por otro lado, se encontró un efecto

positivo significativo de la variación de la temperatura sobre los ensambles de aves. Este patrón sugiere que tanto la temperatura como la variación hidrológica pueden afectar la dinámica temporal de la estructura de los ensambles, aunque la importancia relativa de una u otra variable puede depender de ciertas condiciones ambientales. El efecto del nivel hidrométrico, por ejemplo, no es uniforme a lo largo del paisaje fluvial, sino que éste depende de las alturas topográficas de la planicie de inundación. Los paisajes con alturas topográficas relativamente más elevadas son afectados por niveles hidrométricos relativamente más altos que paisajes con alturas más reducidas. En paisajes con menor frecuencia de inundaciones, el nivel hidrométrico podría tener menos incidencia sobre los ambientes dando lugar a que los cambios temporales de los ensambles sean conducidos por otros factores como la temperatura. En función de esto se compararon el número de pulsos de inundación por punto entre localidades. De acuerdo con lo esperado, en la localidad B se encontró una frecuencia significativamente más baja de inundaciones. De este modo, los resultados sugirieron que el paisaje incluido en esta localidad sería menos afectado por las variaciones hidrológicas dando lugar a que otros factores como la temperatura se tornen importantes para dar cuenta de la dinámica temporal de los ensambles.

El efecto negativo del incremento del nivel hidrométrico sobre la riqueza de especies de aves en humedales ha sido informado en varios estudios (Reitan y Sandvick, 1996; Knutson y Klaas, 1997; Figueira y col., 2006). En general, esta relación negativa es atribuida a la inaccesibilidad a ciertas unidades ambientales durante niveles hidrológicos altos debido al anegamiento (e.g., playas; Beltzer y Neiff, 1992; Nilsson y Dynesius, 1994; Cumming y col., 2012), lo que implicaría una reducción de la heterogeneidad espacial (Beltzer y Neiff, 1992; Reitan y Sandvick, 1996; Beltzer y Quiroga, 2007), siendo esta última una variable que se relaciona positivamente con la riqueza de especies (Gregory y col., 1991; Naiman y col., 1993). Las fases de aguas altas implicarían una menor oferta de recursos, ya sea por inaccesibilidad de las aves a éstos (e.g., profundidades muy marcadas impiden el acceso de especies zancudas; Isola y col., 2000; Bancroft y col., 2002) o debido a respuestas negativas de los organismos presa (e.g., invertebrados, peces y anfibios), los que se tornarían menos abundantes en situaciones de aguas altas (Johnson y col., 2007). Para muchas aves acuáticas que se alimentan en las playas y zonas poco profundas en derredor de las lagunas de la planicie de inundación, las lagunas son más productivas cuando éstas son de poca profundidad, puesto que el hábitat potencial se incrementa exponencialmente (Kingsford y col., 2004). Además, las presas se concentran y contribuyen a la alta productividad del hábitat (Kingsford y col., 2004; Figueira y col., 2006).

La reducción de la riqueza y la diversidad de los ensambles en función del incremento del nivel hidrométrico acordó parcialmente con la hipótesis que plantea que sus efectos sobre los

ensambles de aves son debidos a los cambios en heterogeneidad ambiental (Beltzer y Neiff, 1992; Nilsson y Dynesius, 1994; Reitan y Sandvick, 1996; Beltzer y Quiroga, 2007). La evidencia a favor de esta idea fue parcial en la medida en que el nivel hidrométrico no afectó significativamente el número de UVAs por punto. No obstante, el incremento del nivel hidrométrico redujo la presencia de playas debido al anegamiento. La presencia de playas en los puntos de conteo incrementó significativamente, y en una magnitud relativamente alta con respecto al resto de las UVAs, la riqueza de especies y la diversidad de los ensambles, incluso en comparación con el efecto del número de UVAs. De este modo, la reducción de la presencia de playas debido al anegamiento temporal por el incremento del nivel hidrométrico puede explicar el efecto negativo de esta última variable sobre la riqueza y la diversidad de los ensambles. Bajo esta hipótesis, los cambios de las UVAs explicarían directamente los efectos del nivel hidrométrico sobre la riqueza y diversidad de especies. Ésto podría explicar por qué el nivel hidrométrico no resultó significativo en algunos modelos globales por localidad. De manera opuesta, el nivel hidrométrico explicó significativamente una fracción de los cambios de la riqueza y la diversidad de Simpson en las localidades C y D aún cuando las UVAs fueron incluidas en el modelo. En este caso, ésto sugiere que los cambios en las UVAs no dieron cuenta completamente del efecto del nivel hidrométrico sobre la riqueza de especies y la diversidad de Simpson.

Como alternativa a la hipótesis de un control por parte del nivel hidrométrico, las diferencias de la variación temporal intra-anual de la estructura de los ensambles entre localidades pueden responder a procesos estocásticos (Wiens, 1989b). Evidencia a favor de esta hipótesis surge de la comparación de los patrones de variación intra-anual considerando todo el sistema fluvial (i.e., las cuatro localidades combinadas) con los patrones temporales de las localidades individuales.

Los patrones de variación intra-anual (i.e., cambios a lo largo de los ocho muestreos) fueron muy similares entre el primer y el segundo año cuando se consideraron las cuatro localidades combinadas de modo de abordar los cambios a escala regional, considerando todo el sistema fluvial. Si bien los análisis estadísticos, con excepción de la abundancia y la equitatividad, mostraron cambios entre muestreos diferentes entre años (i.e., la interacción entre los factores muestreo y año fue significativa), el gráfico de las series temporales entre años mostró patrones muy similares entre éstos. Al considerar las localidades individualmente, por el contrario, la variación de la estructura de los ensambles a lo largo de los ocho muestreos fue diferente entre años, lo que se evidenció en el entrecruzamiento de las series temporales para cada año. De este modo, los resultados sugieren que existe un patrón de variación temporal intra-anual relativamente definido a escala regional, considerando todo el sistema fluvial, aunque no ocurre lo mismo al considerar las localidades individualmente.

Los cambios regionales en la estructura de los ensambles proveen una imagen más confiable de las respuestas a las variaciones ambientales que los cambios locales debido a que estos últimos pueden estar sujetos a errores de muestreo en hábitats insaturados (Wiens, 1989b, Marone, 1992). Si el hábitat no está saturado completamente con individuos, mucha de la variación registrada en parcelas locales de muestreo puede resultar del movimiento aleatorio de los individuos entre sitios (Wiens, 1989b; Marone, 1992). Debido a esto, los patrones de variación temporal obtenidos mediante el agrupamiento de varios sitios individuales pueden brindar un panorama más confiable de los cambios temporales.

Tanto los cambios temporales correspondientes a escala de localidad, en base al promedio entre los 15 puntos de conteo, como a escala del sistema fluvial, promediando los 60 puntos de conteo, se basaron en la combinación de sitios individuales, por lo que puede considerarse que el error de muestreo debido a insaturación del hábitat es menos aparente en estos resultados. Sin embargo, mientras que los patrones de variación entre muestreos presentaron grandes diferencias entre años al considerar las localidades individuales, los patrones temporales a escala del sistema fluvial presentaron patrones de cambio entre muestreos muy similares entre los dos periodos anuales, sugiriendo que existe una estacionalidad intra-anual definida en los ensambles de aves. Ésto sugiere que las localidades delimitadas en este estudio pueden representar una extensión espacial relativamente limitada para abordar los cambios temporales de los ensambles a la vez que se reduce la influencia de procesos estocásticos debido a la insaturación del ambiente. Esta limitación puede responder a los movimientos de gran magnitud de las aves a lo largo de los corredores fluviales de la cuenca del Plata incluido el río Paraná (Antas, 1994; Meneghetti y Dotto, 2002; Capllonch, 2004). De este modo, una perspectiva a escala del sistema fluvial del río Paraná Medio, incluyendo la mayor parte de su extensión podría brindar un panorama más adecuado para el abordaje de los cambios temporales de los ensambles en la medida en que los cambios debidos a insaturación del ambiente y movimientos a lo largo del sistema serían menos aparentes.

El análisis visual de las series temporales que describen los cambios intra-anales de la estructura de los ensambles para cada año considerando el sistema fluvial en conjunto no mostraron patrones relacionados con las estaciones climáticas del año. La riqueza y diversidad de los ensambles presentaron por ejemplo una gran fluctuación dentro de una misma estación climática, principalmente entre los dos muestreos estivales. En lugar de cambios relacionados a la estacionalidad climática, durante los dos años se observaron fases de incremento de la riqueza y los índices de diversidad desde el primer muestreo otoñal hasta el último muestro invernal. De este modo, una descripción de la estacionalidad de los ensambles en función de los cambios temporales

observados brinda un panorama más adecuado que su interpretación en función de la estacionalidad climática a lo largo del año.

Los cambios interanuales de la estructura de los ensambles, a diferencia de la variación intra-anual, fueron los mismos a lo largo de todo el sistema fluvial puesto que la riqueza, la abundancia y los índices de diversidad decrecieron del primer al segundo año en las cuatro localidades. De este modo, los resultados brindaron evidencia de que los cambios interanuales de la estructura de los ensambles siguen una tendencia común para todo el sistema fluvial. A diferencia de los patrones intra-anales, la combinación de las ocho repeticiones de los muestreos por localidad puede reducir el efecto de procesos estocásticos resultantes de la insaturación del ambiente en los patrones interanuales. El efecto de los movimientos aleatorios de los individuos es reducido debido a que la probabilidad de detectarlos se incrementa con el número de visitas a cada sitio (MacKenzie y col., 2002; Gu y Swihart, 2004).

La reducción de la riqueza, la abundancia y los índices de diversidad del primer al segundo año detectada independientemente en las cuatro localidades indicó que los factores que los explican actúan en escalas amplias incluyendo a todo el corredor fluvial. Las variaciones anuales en la abundancia y composición de aves asociadas a humedales son altamente dependientes de eventos como las precipitaciones y las variaciones hidrológicas (Romano y col., 2005). Ésto sugiere que variaciones climáticas, las cuales ocurren en escalas amplias, pueden explicar la disminución encontrada tanto en la riqueza y diversidad como en la abundancia de los ensambles a escala regional. Las sequías regionales, por ejemplo, pueden incrementar el uso de los ambientes fluviales por las aves (Cumming y col., 2012), incrementando los valores de riqueza de especies y abundancia a lo largo de todo el sistema. En cambio, variaciones climáticas más locales, como sequías en ciertos sectores de la cuenca, pueden implicar migraciones de las aves a lo largo del sistema (Antas, 1994; Meneghetti y Dotto 2002), por lo que diferentes localidades podrían presentar patrones interanuales diferentes. En suma, los patrones encontrados sugieren que la estructuración de los ensambles de aves dentro del corredor ribereño puede depender de variaciones climáticas regionales (Cumming y col., 2012), puesto que las cuatro localidades mostraron las mismas tendencias temporales. No obstante, ni la variación de la temperatura ni las fluctuaciones hidrométricas del río explicaron los cambios interanuales puesto que la reducción de la riqueza, la diversidad y la abundancia del primer al segundo año se mantuvo significativa en los modelos aún con la consideración de estas variables.

4.6. Variación espacio-temporal de la composición de los ensambles a lo largo del sistema fluvial

El modelo estadístico general de la variación de la composición por punto de los ensambles en el que se incluyeron tanto variables ambientales, espaciales y temporales, como su interacción, dio cuenta de un porcentaje reducido de la variación total. En los casos en los que se abordaron los cambios espaciales de la composición de los ensambles en base al promedio entre las 16 repeticiones temporales de los muestreos, se encontró un mayor porcentaje explicativo de las variables ambientales. Así, el porcentaje explicado por las UVAs en el análisis de correspondencia canónica fue de 23% (i.e., la inercia explicada / inercia total fue de 0,23), un valor relativamente más alto. Ésto puede, por un lado, indicar relaciones no-lineales entre la composición de los ensambles y de las UVAs puesto que el análisis de correspondencia canónica, a diferencia del análisis de redundancia, pone a prueba la existencia de relaciones unimodales (Quinn y Keough, 2002). Por otro lado, ésto también sugiere que gran parte de la variabilidad no explicada por el modelo explicativo de la composición de los ensambles corresponde a la dimensión temporal puesto que el análisis de correlación canónica se basó en la combinación de los 16 muestreos para cada punto de conteo. De este modo, en el análisis de correlación canónica no se incluyeron los cambios temporales de la composición de los ensambles.

La composición de especies registrada durante cada punto de conteo puede estar sujeta a una alta estocasticidad, lo que puede explicar el alto porcentaje de variabilidad no explicada en el análisis. Esta estocasticidad puede resultar de los movimientos de los individuos dentro del área relacionados con la insaturación del hábitat (Wiens, 1989b) y de probabilidades de detección muy bajas para algunas especies (Dettmers y col., 1999). Ésto conlleva a que las especies registradas en un punto de conteo dado representen sólo una fracción de las especies presentes en el área para las que los ambientes muestreados representan un hábitat adecuado. Esta estocasticidad puede reducirse incrementando el esfuerzo de muestreo mediante visitas repetidas a cada punto de conteo, lo que permite obtener estimaciones más exactas sobre la composición de especies en un sitio dado (Ralph, 1996; Dettmers y col., 1999; Tyre y col., 2003). De este modo, ésto puede explicar el porcentaje explicativo relativamente más alto que se encontró al considerar la asociación de la composición de UVAs y de los ensambles en base a los datos combinados entre las 16 muestreos realizados en cada punto.

La baja proporción explicada puede reflejar por otra parte la existencia de variables ambientales (e.g., abundancia de recursos) y bióticas (e.g., interacciones entre especies) no consideradas en el estudio. Estas variables pueden representar las características ambientales y bióticas locales de cada punto de conteo durante cada muestreo que no presentan estructura espacial

y/o temporal al menos de la manera en que estas fueron incluidas en el análisis (Borcard y col., 1992). Varios estudios han mostrado la importancia de los recursos tróficos para explicar la estructura y composición de los ensambles de aves en humedales (e.g., Gardarsson y Einarsson, 1994; Hoyer y Canfield, 1994; Staicer y col., 1994; Suter, 1994; Paszkowski y Tonn, 2006). Del mismo modo, es esperable que diferentes especies se superpongan en cuanto a sus requerimientos de hábitat y de recursos en los humedales, considerando principalmente las grandes similitudes morfológicas y tróficas de algunos grupos de aves acuáticas, como las garzas, los chorlos y los playeros (Baker, 1973; Ramo y Busto 1993; Yanosky y col., 2000, Marín y col. 2003). En este contexto, las interacciones biológicas junto con la disponibilidad de recursos, las cuales no fueron consideradas en este estudio, pueden relacionarse con la baja variación dada cuenta por el modelo.

4.7. Respuestas especie-específicas a la variación espacio-temporal del sistema fluvial

Las probabilidades de ocurrencia de las especies de acuerdo con las variaciones del nivel hidrométrico acordaron parcialmente con la hipótesis relacionada con el acceso de las especies a los recursos. De acuerdo con esta hipótesis, el nivel hidrométrico puede afectar la disponibilidad de nichos espaciales de la planicie de inundación, afectando la ocurrencia de las especies independientemente de la abundancia de recursos tróficos (Beltzer y Neiff, 1992). El efecto del nivel hidrométrico sobre las especies dependerá por tanto de las características de la dimensión espacial del nicho de cada una de éstas. Entre las aves asociadas a los ambientes acuáticos, las aves nadadoras y las caminadoras se verían beneficiadas y perjudicadas, respectivamente, con el incremento del nivel hidrométrico y su efecto sobre la oferta de hábitat.

De las tres especies que obtienen su alimento nadando consideradas en el análisis (*Phalacrocorax brasilianus*, *Amazonetta brasiliensis* y *Anas versicolor*), solo una de éstas, *P. brasilianus*, presentó una relación positiva con el incremento del nivel hidrométrico. De acuerdo con esto, la probabilidad de ocurrencia de esta especie fue también mayor en sitios con mayor proporción de agua libre. Las probabilidades de ocurrencia de las demás especies nadadoras no se relacionaron con las variaciones del nivel hidrométrico. Ésto podría relacionarse con que estas especies requieren sitios con otras unidades de ambiente además de agua libre, lo que acuerda con la relación positiva con el número de UVAs de *A. brasiliensis* y con la relación también positiva con la proporción relativa de playas, además de agua libre, en el caso de *A. versicolor*. La presencia de playas descubiertas de vegetación puede ser necesaria como sitios de reposo para estas especies. Como mostraron los resultados, la proporción relativa de otras unidades ambientales, especialmente las playas, puede reducirse con el incremento del nivel hidrométrico, lo que reduciría el hábitat de estas especies nadadoras aún con el incremento de la superficie de agua libre.

Entre las 14 especies de aves acuáticas que obtienen su alimento caminando consideradas en el análisis especie-específico, seis (*Ardea cocoi*, *Butorides striata*, *Plegadis chihi*, *Jacana jacana*, *Himantopus mexicanus* y *Calidris melanotos*) presentaron probabilidades de ocurrencia menor frente al incremento del nivel hidrométrico. Este patrón acordó con la hipótesis de una respuesta negativa al incremento del nivel hidrométrico de las especies que obtienen su alimento caminando (Beltzer y Neiff, 1992). En el caso de *Plegadis chihi* e *Himantopus mexicanus*, la relación con el nivel hidrométrico presentó un componente cuadrático negativo significativo, indicando que la probabilidad de ocurrencia podría disminuir en niveles hidrométricos altos, si bien niveles hidrométricos intermedios podrían tornar el ambiente más adecuado para estas especies.

Las 8 especies restantes que obtienen su alimento caminando (*Aramus guarauna*, *Ardea alba*, *Phimosus infuscatus*, *Aramides ipecaha*, *Vanellus chilensis*, *Charadrius collaris*, *Tringa flavipes*, *Gallinago paraguariae*), no obstante, no presentaron menor probabilidad de ocurrencia en niveles hidrométricos más altos. Por lo tanto, estos patrones no acordaron con la hipótesis de una respuesta negativa común frente al incremento del nivel hidrométrico.

De las 14 especies de aves acuáticas caminadoras, ocho (*Plegadis chihi*, *Phimosus infuscatus*, *Aramides ipecaha*, *Vanellus chilensis*, *Charadrius collaris*, *Himantopus melanurus*, *Tringa flavipes* y *Calidris melanotos*) tuvieron mayor probabilidad de ocurrencia en sitios con playas. Pese a que durante el estudio la probabilidad de ocurrencia de playas se redujo con el incremento del nivel hidrométrico, sólo tres de las especies caminadoras asociadas significativamente con las playas (*Plegadis chihi*, *Himantopus mexicanus* y *Calidris melanotos*) presentaron una reducción de la probabilidad de ocurrencia en función del incremento del nivel hidrométrico. De este modo, durante el período considerado, las fases de aguas relativamente altas pueden haber resultado insuficientes para reducir drásticamente la presencia de playas en los sitios de la planicie de inundación, lo que podría afectar negativamente al resto de las especies asociadas a estas unidades de ambiente.

Entre las cinco especies cuyos requerimientos de hábitat no incluyen necesariamente ambientes acuáticos consideradas en el análisis especie-específico (*Columbina picui*, *Zenaida auriculata*, *Caracara plancus*, *Myiopsitta monachus* y *Guira guira*), todas, con excepción de *Guira guira* y *Zenaida auriculata*, que incluyó un componente cuadrático positivo significativo, presentaron probabilidades de ocurrencia menor frente al incremento del nivel hidrométrico. Estas especies se alimentan primordialmente (*Zenaida auriculata*, *Columbina picui*), o al menos frecuentemente (*Caracara plancus*, *Myiopsitta monachus*), en el suelo. Por lo tanto, su menor probabilidad de ocurrencia durante niveles hidrométricos relativamente altos acuerda con la hipótesis de una respuesta negativa en función de la inaccesibilidad al hábitat debido a las fases de anegamiento del suelo.

De este modo, las formas de obtención del alimento de las especies, a partir de los cuales se han realizado las clasificaciones en gremios en el sistema del río Paraná Medio (Beltzer y Neiff, 1992; Ronchi-Virgolini y col., 2008) predijeron sólo parcialmente las respuestas de las especies a la variación del nivel hidrométrico. No obstante, en ningún caso los resultados fueron contradictorios con las predicciones a partir de las formas de obtención del alimento puesto que, aunque las especies no presentaron respuestas significativas, tampoco presentaron respuestas opuestas a lo esperado. De este modo, nuevos muestreos en los que se incluyan períodos de aguas altas de mayor magnitud pueden contribuir a determinar si es que estas especies no responden o, por el contrario, tienen umbrales de respuesta mayor (i.e., son afectadas por niveles hidrométricos de mayor magnitud). En suma, los resultados brindan evidencia de que una especie, *Phalacrocorax brasilianus*, se asocia positivamente con el incremento del nivel hidrométrico y con la proporción de agua libre. Por el contrario, los resultados indicaron que seis especies (*Ardea cocoi*, *Butorides striata*, *Plegadis chihi*, *Jacana jacana*, *Himantopus melanurus* y *Calidris melanotos*), las cuales son aves acuáticas que obtienen su alimento caminando tendrían menor probabilidad de ocurrencia frente al incremento del nivel hidrométrico.

4.8. Interpretación de los resultados en el marco de la relación aves-cambios ambientales-actividades antrópicas

Los resultados indicaron que los ensambles presentan una estructura y composición que depende en gran magnitud de la heterogeneidad ambiental que presenta la planicie de inundación, tal como ha sido mostrado en estudios previos sobre aves de ambientes fluviales (e.g., Mason y col. 2006; Cumming y col. 2012; Pearse y col. 2012; Henden y col. 2013). De este modo, la heterogeneidad del paisaje, definida mediante la composición de diferentes unidades ambientales, sostendría ensambles de aves con diferente estructura y composición a lo largo del sistema fluvial. Esta alta variación en los ensambles a lo largo del sistema fluvial se traduce en una alta diversidad a escala regional, considerando todo el sistema en conjunto. De manera indirecta, estos resultados reafirman la importancia de la variabilidad hidrométrica del río y de los pulsos de inundación puesto que éstos son los factores que, actuando como disturbios, determinan que el sistema fluvial sea ambientalmente heterogéneo (Malanson, 1993; Naiman y col., 1993; Pollock y col., 1998). De este modo, los resultados acuerdan con la hipótesis que establece que la dinámica hidrológica representa un factor fundamental para mantener la biodiversidad en el sistema fluvial (Poff y col., 1997; Neiff, 1999).

Por otra parte, los resultados aportaron información sobre los efectos directos del nivel hidrométrico sobre los ensambles de aves, resultantes de su influencia en un momento dado, más allá

de su importancia en la génesis y mantenimiento de los ecosistemas fluviales. La determinación de las respuestas de la biota a la variación hidrológica ha sido el foco de una gran cantidad de estudios sobre la biodiversidad de los sistemas fluviales, especialmente en el marco de las alteraciones antropogénicas de los regímenes naturales (Lloyd y col., 2003; Poff y Zimmerman, 2010). Las respuestas encontradas en este estudio mostraron un decrecimiento de la riqueza y diversidad de los ensambles posiblemente relacionada con el anegamiento de determinadas unidades ambientales, así como respuestas especie-específicas que pueden ser predichas parcialmente desde la historia natural de cada una de las especies.

La reducción de la riqueza sugiere que algunas especies abandonan los sitios o incluso la planicie de inundación durante fases de crecientes y anegamiento. En este marco, los distintos atributos de los pulsos de inundación pueden tener diferentes consecuencias sobre estas especies. La frecuencia de los pulsos de inundación puede determinar cuantas veces a lo largo de un determinado período las aves tienen que dispersarse. La magnitud puede determinar si las aves tienen que abandonar el área o pueden permanecer en porciones no-anegadas, tal como ha sido mostrado por Knutson y Klaas (1997) en el sistema fluvial del río Mississippi. La duración del pulso de inundación puede determinar en cambio por cuánto tiempo no estará disponible en un determinado sitio el hábitat ribereño y por tanto, los recursos que ofrece la planicie de inundación para una determinada especie.

Los resultados permiten establecer la hipótesis de que un incremento artificial de los niveles hidrométricos mínimos reduce la diversidad de aves dentro del sistema. Estos incrementos pueden ocurrir por ejemplo mediante endicamientos y represas que elevan el nivel de agua inundando porciones de la planicie que antes permanecían descubiertas (Nilsson y Dynesius, 1994). Del mismo modo, obras tales como endicamientos o defensas pueden magnificar el efecto de las crecientes debido a su efecto de contención del agua, incrementando el efecto negativo de las crecientes sobre la diversidad de aves en un momento dado.

Los resultados sugirieron que las diferentes especies que conforman los ensambles de aves responden de manera diferente a la variación ambiental del sistema fluvial. La información sobre la dimensión espacial del nicho de las especies es particularmente importante en la medida en que estas diferencias pueden reflejar una sensibilidad diferencial de las especies a las fluctuaciones hidrológicas y sus efectos sobre el paisaje. Así, las especies relacionadas con las playas arenosas (e.g., *Charadrius collaris*, *Tringa solitaria*, *Phaetusa simplex*, *Sternula superciliaris*) o barrosas (*Netta peposaca*, *Anas versicolor*, *Himantopus melanurus*) pueden presentar un umbral de respuesta temprano, en relación con otros grupos de especies, a los incrementos hidrológicos del río puesto que éstas son las unidades ambientales que primero son cubiertas por el agua.

Una de las principales dificultades para el manejo de sistemas fluviales sujetos a alteraciones antropogénicas ha sido la imposibilidad de establecer generalizaciones en cuanto a las respuestas de la biota a las modificaciones del régimen hidrológico (Poff y Zimmerman, 2010). Las respuestas especie-específicas, por ejemplo, dificultan la generalización de los efectos de la variación hidrológica sobre la biota del sistema fluvial. En este marco, el uso de agrupaciones supraespecíficas puede representar una herramienta adecuada para establecer generalizaciones sobre las respuestas de las aves a la variación hidrológica, así como a las alteraciones de los regímenes hidrológicos naturales (Croonquist y Brooks, 1991; Weller, 1995). Los resultados brindaron evidencia a favor de la idea de que las respuestas de las aves a la variación hidrológica del sistema fluvial pueden ser predichas, al menos parcialmente, en función de sus requerimientos de hábitat. Cumming y col. (2012), bajo un enfoque similar, mostraron que las respuestas de las especies acuáticas a la variación hidrológica de un sistema fluvial varían en función de sus características tróficas. Similarmente, otros estudios han mostrado como las especies con dietas y métodos similares de obtención del alimento tienen distribuciones también similares en los humedales, por lo que las especies de un mismo gremio muestran respuestas comunes a la variabilidad ambiental (Bell y col., 1997; Suter, 1994; Jing y col., 2007; Okes y col., 2008).

La clasificación de las especies en este estudio, en función de las formas de obtención del alimento, predijo parcialmente las relaciones estadísticas de las especies con las fluctuaciones hidrológicas. El estudio de las respuestas especie-específicas permitió establecer algunos ajustes a estas predicciones. Entre las especies que obtienen su alimento nadando, sólo *Phalacrocorax brasilianus* incrementó su frecuencia de ocurrencia frente al incremento del nivel hidrométrico. Por otra parte, entre las especies de aves acuáticas que obtienen su alimento caminando en los humedales de la planicie, solamente *Ardea cocoi*, *Butorides striata*, *Jacana jacana* y *Calidris melanotos* presentaron una respuesta negativa al incremento del nivel hidrométrico. De este modo, estas especies podrían representar un gremio de manejo en la medida en que permiten establecer algunas de las respuestas de la biota frente a las fluctuaciones hidrológicas. Más allá de que otras especies pueden presentar respuestas similares que no fueron detectadas, los resultados sugieren que éstas presentan un umbral de respuesta temprano a las fases de inundación de la planicie de inundación.

Estos resultados representan un aporte al conjunto de información disponible acerca de cómo los cambios del régimen hidrológico puede generar cambios ecológicos en los sistemas fluviales. Esta información adquiere relevancia frente al reconocimiento de que la alteración hidrológica de los ríos amenaza la biodiversidad y las funciones ecosistémicas de los corredores fluviales a escala global (Postel y Richter, 2003; Nilsson y col., 2005; Dudgeon y col., 2006; Poff y col., 2007). Esta preocupación ha llevado a un gran interés para desarrollar una comprensión cuali- y cuantitativa de

cómo los ecosistemas fluviales responden a la alteración de los regímenes hidrológicos del río (Poff y Zimmerman, 2010). Una de las principales limitaciones para el abordaje, descripción y determinación de los efectos de las alteraciones de los regímenes hidrológicos sobre los ecosistemas fluviales ha sido la escasa información de base sobre sistemas naturales o semi-naturales que no hayan sufrido grandes alteraciones (Lloyd y col., 2003). En este contexto, los resultados aportan información sobre algunos tipos de respuestas de la biota en un ecosistema fluvial que, si bien ha sido alterado principalmente en las partes altas de la cuenca (Paoli y Cacik, 2000; Agostinho y col., 2004), mantiene aún gran parte de su régimen hidrológico natural (Brinson y Malvárez, 2002).

5. CONCLUSIONES

- Las aves han sido propuestas como un taxon capaz de integrar paisajes fluviales debido a la capacidad de dispersarse y conectar unidades ambientales dentro de este tipo de sistemas. Aunque esta capacidad de dispersión puede actuar como una fuerza de homogenización, los resultados encontrados indicaron que hubieron cambios en la diversidad y composición de aves a lo largo de la extensión que comprende el corredor fluvial del río Paraná Medio, tramo que ha sido definido como una sola sección de este río.

- Aunque la estructura de los ensambles presentó variaciones a lo largo del sistema fluvial, no se encontró un gradiente latitudinal de riqueza, diversidad ni abundancia por lo que las hipótesis corrientemente utilizadas para explicar los patrones latitudinales de la diversidad, relacionadas principalmente con el clima (e.g., disminución de la temperatura, variabilidad climática a lo largo del año) no explicarían los cambios de los ensambles de aves a lo largo del río Paraná Medio.

- El incremento del grano de la escala mediante la combinación de los 15 puntos de conteo por localidad sugirió que, aunque los ensambles locales no muestran un gradiente latitudinal, esto sí podría ocurrir con la riqueza regional de especies a lo largo del sistema, tal como ha sido informado en estudios previos.

- Pese a la consideración de distancias relativamente extensas entre puntos de conteo para abarcar la heterogeneidad del paisaje en el sistema fluvial, las localidades presentaron una homogeneidad relativamente alta en las características ambientales (i.e., composición de UVAs y de unidades ambientales descritas mediante imágenes satelitales). Ésto no permitió una segregación adecuada de los efectos latitudinales y de las condiciones ambientales al comparar la estructura y composición de los ensambles entre localidades.

- Los resultados sugirieron que la riqueza y composición de los ensambles locales de aves a lo largo del río Paraná Medio son el resultado de la influencia conjunta del pool regional de especies y de las condiciones ambientales locales, representadas principalmente por la heterogeneidad y composición de las unidades ambientales.

- Una alta proporción de la variación en la composición de los ensambles fue dada cuenta por las características ambientales locales, medidas a través de la proporción de diferentes unidades de vegetación y ambiente. No obstante, la presencia-ausencia de las especies se presentó también asociada a la composición del paisaje en extensiones más amplias que las correspondientes a los sitios de muestreo (al menos 50,26 hectáreas).

- Con respecto a la estructura del hábitat, este estudio provee evidencia de que la heterogeneidad ambiental a escala espacial de las planicies de inundación tiene un efecto positivo sobre la riqueza de especies. Con respecto a los mecanismos que podrían explicar esta relación, los resultados indicaron que ésta podría ser producto de una combinación de procesos. Por un lado, algunas especies estarían asociadas a ciertas unidades de vegetación y ambiente, por lo que un mayor número de especies pueden coexistir localmente si varias unidades ambientales están presentes en los sitios. Por otro lado, también se encontró evidencia de que algunas especies pueden seleccionar la heterogeneidad ambiental *per se* como un hábitat más adecuado, lo cual puede explicar del mismo modo porqué los sitios ambientalmente heterogéneos (i.e., sitios con una mayor cantidad de parches ambientales) albergan ensambles con mayor riqueza de especies.

- La variación temporal intra-anual de la estructura de los ensambles fue diferente entre las localidades, sugiriendo que estos cambios pueden responder a las características locales del ambiente, además de la influencia de procesos estocásticos. Además, los cambios intra-anales por localidad difirieron entre los dos años, indicando que los ensambles no muestran una estacionalidad definida, o al menos, fácilmente discernible. Por el contrario, los patrones de variación regional de la riqueza, abundancia y diversidad, considerando las cuatro localidades combinadas, fueron muy similares entre los dos años considerados, indicando que sería posible identificar patrones de variación intra-anual definidos si se considera al sistema fluvial en conjunto.

- La riqueza y diversidad de los ensambles se redujo con el incremento del nivel hidrométrico. El análisis del efecto del nivel hidrométrico sobre el paisaje sugirió que esta relación negativa puede estar relacionada con el anegamiento de ciertas unidades ambientales más que a una reducción de la heterogeneidad espacial. Las playas por ejemplo, se relacionaron positivamente con la riqueza y diversidad de los ensambles y presentaron una probabilidad de ocurrencia menor durante niveles hidrométricos relativamente altos.

- La susceptibilidad del paisaje del sistema fluvial a las inundaciones, lo cual varía en función de las alturas topográficas, puede determinar la importancia relativa del nivel hidrométrico y la temperatura en cuanto a sus efectos sobre los cambios intra-anales de los ensambles de aves. De este modo, los cambios temporales de los ensambles de aves de sitios en los que las inundaciones son menos frecuentes pueden ser conducidos en primer por término por variaciones climáticas como la temperatura. Por el contrario, los cambios temporales de los ensambles de sitios con una mayor frecuencia de inundación pueden ser conducidos por el

régimen hidrológico del río y su efecto sobre las condiciones ambientales, enmascarando el efecto de otras variables como las climáticas.

- Los resultados indicaron un ajuste especie-específico de las aves con la heterogeneidad espacio-temporal de la planicie de inundación. Las variaciones del nivel hidrométrico y de la proporción relativa de las UVAs determinarían respuestas de las aves cuya característica depende de los requerimientos de hábitat de las especies.

- El uso de hábitat de las especies, sobre el cual han sido definidos los gremios de aves en la planicie de inundación, representa información a partir de la cual puede comenzar a determinarse como las aves responden a los cambios naturales y antropogénicos del sistema fluvial. No obstante, sólo algunas de las especies pertenecientes a los gremios de las que obtienen su alimento nadando y caminando tendrían mayores y menores frecuencias de ocurrencia, respectivamente, frente al incremento de los niveles hidrométricos del río.

Bibliografía

- Aber, J.S.; Pavri, F. y Aber, W.S. (2012) *Wetland Environments: A Global Perspective. Primera Edición*. Blackwell Publishing Ltd., Chichester, United Kingdom, 421 p.
- Aceñolaza, P.G.; Sione, W.F.; Kalesnik, F. y Serafín, M.C. (2005) *Determinación de unidades homogéneas de vegetación en el Parque Nacional Pre-Delta (Argentina)*. INSUGEO, Miscelánea 14:81–90.
- Adam, E.; Mutanga, O. y Rugege, D. (2010) *Multispectral and hyperspectral remote sensing for identification and mapping of wetland vegetation: a review*. *Wetl. Ecol. Manag.* 18: 281–296.
- Adis, J. y Junk, W.J. (2002) *Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review*. *Freshwater Biol.* 47: 711–731.
- Agostinho, A.A.; Thomaz, S.M. y Gomes, L.C. (2004) *Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams*. *Ecology & Hydrobiology* 4: 255–256.
- Aguado-Santacruz, G.A. y García-Moya, E. (1998) *Environmental factors and community dynamics at the southernmost part of the North American Graminetum*. *Plant Ecology* 135: 13–29.
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M. y Kadmon, R. (2012) *Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities*. *PNAS* 109: 17495–17500.
- Alonso J.M. y Ronchi-Virgolini A.L. (2008) *Avifauna del Parque Nacional Pre-Delta, Entre Ríos, Argentina*. *Cotinga* 29:123–134.
- Amoros, C.; Roux, A.L.; Reygrobellet, J.L.; Bravard, J.P. y Pautou, G. (1987) *A method for applied ecological studies of fluvial hydrosystems*. *Regul. River* 1: 17–36.
- Amoros, C. y Bornette, G. (2002) *Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains*. *Freshwater Biol.* 47: 761–776.
- Anderson, M.J. y Gribble, N.A. (1998) *Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set*. *Aust. J. Ecol.* 23: 158–167.
- Anderson, M.J.; Ellingsen, K.E. y McArdle, B.H. (2006) *Multivariate dispersion as a measure of beta diversity*. *Ecology Letters* 9: 683–693.
- Anderson, M.J.; Crist, T.O.; Chase, J.M.; Vellend, M.; Inouye, B.D.; Freestone, A.L.; Sanders, N.J.; Cornell, H.V.; Comita, L.S.; Davies, K.F.; Harrison, S.P.; Kraft, N.J.B.; Stegen, J.C. y Swenson, N.G. (2011) *Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist*. *Ecology Letters* 14: 19–28.
- Andersson, E.; Nilsson, C. y Johansson, M.E. (2000a) *Effects of river fragmentation on plant dispersal and riparian flora*. *Regul. Rivers* 16: 83–89.

- Andersson, E.; Nilsson, C. y Johansson, M.E. (2000b) *Plant dispersal in boreal rivers and its relation to the diversity of riparian flora*. *Journal of Biogeography* 27: 1095–1106.
- Angermeier P.L. y Winston M.R. (1998) *Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia*. *Ecology* 79: 911–927.
- Anscombe, F.J. (1953) *Sequential estimation*. *J. R. Statist. Soc. B.* 15: 1–29.
- Antas, P.T.Z. (1994) *Migration and other movements among the lower Paraná River valley wetlands, Argentina, and the south Brazil/Pantanal wetlands*. *Bird Conserv. Int.* 4: 181–190.
- Arita, H.T. y Rodríguez, P. (2002) *Geographic range, turnover rate and the scaling species diversity*. *Ecography* 25: 541–550.
- Arzamendia, V. y Giraudó, A.R. (2009) *Influence of large South American rivers of the Plata Basin on distributional patterns of tropical snakes: a panbiogeographical analysis*. *J. Biogeogr.* 36: 1739–1749.
- Babarskas, M.; Haene, E. y Pereira, J. (2003) *Aves de la Reserva Natural Otamendi*. En Haene, E. Y J. Pereira, editores. *Fauna de Otamendi. Inventario de los animales vertebrados de la Reserva Natural Otamendi, Campana, Buenos Aires, Argentina*. Tema de Naturaleza y Conservación 3: 1–192. Aves Argentinas/ AOP, Buenos Aires.
- Bagnarol, M.; Beltzer, A.H.; Quiroga, M.A.; Ducommun, M.P. y Ronchi-Virgolini A.L. (2010). *Biología alimentaria del playero pectoral Calidris melanotos (Aves: Scolopacidae) en la llanura de inundación del río Paraná, Argentina*. *Natura Neotropicalis* 41: 5–17.
- Baigún, C.; Oldani, N. y Nestler, J. (2005) *Integridad ecológica en los ríos Paraná y Mississippi: ¿trayectorias paralelas o divergentes?* En: *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II*. (Ed. Aceñolaza, F. G.). Insugeo, Miscelánea, Tucumán, Argentina, p. 91–103.
- Baker, M.C. (1973) *Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges*. *Ecol. Monogr.* 43: 193–212.
- Bancroft, G.T., Gawlik, D.E. y Rutchey, K. (2002) *Distribution of wading birds relative to vegetation and water depths in the northern Everglades of Florida, USA*. *Waterbirds* 25: 265–391.
- Bárcena S., Real R., Olivero J. y Vargas J.M. (2004) *Latitudinal trends in breeding waterbird species richness in Europe and their environmental correlates*. *Biodivers. Conserv.* 13: 1997–2014.
- Bardecki, M.J. (1991) *Wetlands and climate change: a speculative review*. *Can. Water Resour. J.* 16: 9–22.
- Baselga, A. (2010) *Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity*. *Global Ecol. Biogeogr.* 19:134–143.

- Baselga, A. (2012) *The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness*. *Global Ecol. Biogeogr.* 21: 1223–1232.
- Baselga, A. y Orme, C.D. (2012) *Betapart: an R package for the study of beta diversity*. *Methods Ecol. Evol.* 3: 808–812.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. y Walker, S. (2014) *_lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4_*. R package version 1.1-7. [Http://CRAN.R-project.org/package=lme4](http://CRAN.R-project.org/package=lme4).
- Batt, B.D.J.; Afton, A.D.; Anderson, M.G.; Ankney, C.D.; Johnson, D.H.; Kadlec, J.A. y Krapu, G.L. (1992) *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*. University of Minnesota Press, Minneapolis, USA.
- Becerra Serial, R.M. y Grigera, D. (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.; Santos, C.D.; Santana, J.; Pereira, M.J.; Tiago Marques, J.; Queiroz, H.L y Palmeirim, J.M. (2010) *Seasonal patterns of spatial variation in understory bird assemblages across a mosaic of flooded and unflooded Amazonian Forests*. *Biodivers. Conserv.* 19: 129–152.
- Bejarano, M.D.; González del Tánago, M; García de Jalón, D.; Marchmalo, M.; Sordo-Ward, Á. y Solana-Gutiérrez, J. (2012) *Responses of riparian guilds to flow alterations in a Mediterranean stream*. *Journal of Vegetation Science* 23: 443–458.
- Bell, M.C.; Delany, S.N.; Millet, M.C. y Pollitt, M.S. (1997) *Wintering waterfowl community structure and the characteristics of gravel pit lakes*. *Wildlife Biology* 3: 65–78.
- Belmaker, J. y Jetz, W. (2012) *Regional pools and environmental controls of vertebrate richness*. *American Naturalist* 179: 512–523.
- 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)*. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 12: 136–139.
- Beltzer, A.H. (1983). *Fidelidad y participación trófica del “Macá grande” (Podiceps major) y su relación con el “Biguá común” (Phalacrocorax olivaceus) en ambientes del río Paraná Medio (Aves: Podicipedidae y Phalacrocoracidae)*. *Historia Natural* 3: 17–20.
- Beltzer, A.H. (1989) *Fluctuaciones Anuales en las poblaciones de Garzas (Aves: Ardeidae) en la Llanura aluvial del río Paraná Medio, Argentina*. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 20: 111–114.
- Beltzer, A.H. y Neiff, J.J. (1992) *Distribución de las aves en el valle del río Paraná. Relación con el régimen pulsátil y la vegetación*. *Amb. Sub.* 2: 77–102.

- Beltzer, A.H. y Quiroga, M.A. (2007) *Birds*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.). Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, p. 363–377.
- Beltzer, A.H.; Quiroga, M.A. y Medrano, J.J. (2010) *Nota sobre la dieta del pato cuchara: Anas platalea (Aves: Anatidae)*. FABICIB 14: 162–164.
- Beltzer, A.H.; Quiroga, M. y Bortoluzzi, A. (2003-04) *Variación estacional de la comunidad de aves en un ambiente lenítico del valle de inundación del río Paraná*. Nat. Neo. 34 y 35: 33–37.
- Beltzer, A.H. (2003) *Aspectos tróficos de la comunidad de aves de los esteros del Iberá*. En: *Fauna del Iberá, Corrientes* (Ed.: Alvarez, B.B.). EUDENE, Corrientes, Argentina, p. 257–272.
- Beltzer, A.H.; Quiroga, M.A. y Schnack, J.A. (2005) *Algunas ardeidas del valle de inundación del río Paraná Medio: consideraciones sobre el nicho ecológico y mecanismos de aislamiento*. INSUGEO Miscelánea 14: 499–526.
- Benzaquén, L., Blanco, D.E., Bó, R.F., Kandus, P., Lingua, G.F., Minotti, P. y Quintana, R. (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.
- Blackburn, T.M. y Gaston, K.J. (1996) *Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the new world*. Ecography 19: 369–376.
- Blake, J.G. y Karr, J.R. (1984) *Species Composition of bird Communities and the Conservation Benefit of Large versus Small Forests*. Biol. Conserv. 30: 173–187.
- Blake, J.G.; Hanowski, J.M.; Niemi, G.J. y Collins, P.T. (1994) *Annual variation in bird populations of mixed conifer-northern hardwood forests*. Cándor 96: 381–399.
- Blendinger, P.G. y Álvarez, M.E. (2002) *Ensamblés de aves de los bañados de Carilauquen (Laguna Llanquanelo, Mendoza, Argentina): consideraciones para su conservación*. Hornero 17: 71–83.
- Blondel, J.; Ferry, C. y Frochot, B. (1981) *Point counts with unlimited distance*. En: *Estimating number of terrestrial birds* (Eds.: Ralph C.J. y Scott J.M.). Stud. Avian Biol. 6, p. 414 – 420.
- Bó, R.F. (2006) *Ecorregión Delta e islas del Paraná*. En: *La situación ambiental de la Argentina 2005*. (Eds.: Brown, A.; Martínez Ortiz, U.; Acerbi, M. y Corcuera, J.). Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina, p. 130 – 174.
- Bó, R.F. y Malvárez, A.I. (1999) *Las inundaciones y la biodiversidad en humedales. Un análisis del efecto de eventos extremos sobre la fauna silvestre*. 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, p. 147 – 168.

- Boggs, C.L. y Murphy, D.D. (1997) *Community composition in mountain ecosystems: climatic determinants of montane butterfly distributions*. *Global Ecol. Biogeogr.* 6: 39 – 48.
- Böhning-Gaese, K. y Lemoine, N. (2004) *Importance of climate change for the ranges, communities and conservation of birds*. *Adv. Ecol. Res.* 35: 211– 253.
- Bolker, B.M.; Brooks, M.E.; Clark, C.J.; Geange, S.W., Poulsen, J.R.; Stevens, M.H.H. y White, J.-S. (2008) *Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution*. *Trends Ecol. Evol.* 24: 127–135.
- 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, Netherlands, p. 541 – 555.
- Bonetto, A.A. y Drago, E. (1968) *Consideraciones faunísticas en torno a la delimitación de los tramos superiores del río Paraná*. *Physis* 27: 427– 444.
- Borcard, D.; Legendre, P. y Drapeau, P. (1992) *Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation*. *Ecology* 73: 1045 – 1055.
- Bosisio, A. & Beltzer, A.H. (2003-04) *Dinámica primavera-estival de un ensamble de aves en el área de inundación del río Paraná*. *Natura Neotropicalis* 34 y 35:51– 61.
- Boulanger, J.-P.; Leloup, J.; Penalba, O.; Rusticucci, M.; Lafon, F. y Vargas, W. (2005) *Observed precipitation in the Paraná-Plata hydrological basin: long-term trends, extreme conditions and ENSO teleconnections*. *Climate Dynamics* 24: 393 – 413.
- Boulton, A.J.; Boyero, L.; Covich, A.P.; Dobson, M.; Lake, S. y Pearson, R. (2008) *Are tropical streams ecologically different from temperate streams?* En: *Tropical stream ecology* (Eds.: Dudgeon, D.). Academic press, London, p. 257 –284.
- Boyero, L. (2002) *Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient?* *Mar. Freshwater Res.* 53: 753 –755.
- Brinson, M.M. y Malvárez, A.I. (2002) *Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats*. *Environ. Conserv.* 29: 115 –133.
- Brinson, M.M.; Swift, B.L.; Plantico, R.C.; y Barclay, J.S. (1981) *Riparian Ecosystems: Their Ecology and Status*. USA Fish and Wildlife Service OBS-81/17, Washington, USA.
- Brown, M. y Dinsmore, J. J. (1986) *Implications of marsh size and isolation for marsh bird management*. *J. Wildlife Manage.* 50: 392 – 397.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. (1998) *Biogeography*. 2º edición. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA, p. 691.
- Bucher, E.H.; Bonetto, A.; Boyle, T.P.; Canevari, P.; Castro, G.; Huznar, P y Stone, T. (1993) *Hidrografía. Examen inicial ambiental de la vía fluvial Paraguay-Paraná*. Humedales para las Américas, Buenos Aires, p. 74.

- Buckley, L.B. y Jetz, W. (2010) *Lizard community structure along environmental gradients*. *J. Anim. Ecol.* 79: 358 – 365.
- Buckton, S.T. y Ormerod, S.G. (2002) *Global Patterns of diversity among the species birds of riverine landscapes*. *Freshwater Biol.* 47: 695 – 709.
- Burkart, R., Bárbaro, N., Sánchez, R.R. y Gómez, D.A. (1999) *Ecorregiones de la Argentina*. APN-Prodia, Buenos Aires.
- Buzas, M.A. y Hayek, L.C. (1996). *Biodiversity resolution: an integrated approach*. *Biodiver. Lett.* 3: 40 – 43.
- Cabrera, A.L. (1994) *Regiones fitogeográficas argentinas*. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2(1): 1 – 85.
- Cáceres, L.M. (1980). *Caracterización climática de la Provincia de Santa Fe*. Ministerio de Agricultura y Ganadería, Santa Fe, p. 35.
- Canevari, P.; Blanco, D.; Bucher, E.; Castro, G. y Davidson, I. (1998) *Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación*. Wetlands International. Publication 46. Buenos Aires, 208 p.
- Capllonch, P. (2004) *Migraciones de aves en el litoral argentino*. INSUGEO, Miscelánea 12: 363 – 368.
- Cardozo, G.; Beltzer, A.H. y Collins, P. (2008) *Variación primavero-estival 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.
- Carothers, S.W.; Johnson, R.R. y Aitchison, S.W. (1974) *Population structure and social organization of Southwestern riparian birds*. *American Zool.* 14: 97 – 108.
- Casco, S.L.; Basterra de Chiozzi, N.I. y Neiff, J.J. (2005a) *La vegetación como indicador de la geomorfología fluvial*. *Rev. Bras. Geom.* 6: 123 – 136.
- Casco, S.L.; Neiff, M. y Neiff, J.J. (2005b) *Biodiversidad en ríos del litoral fluvial. Utilidad del software PULSO*. En: *Temas de Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II* (Ed.: Aceñolaza, F. G.). INSUGEO, Miscelánea 14. Tucumán, Argentina, p. 419 – 434.
- Catterall, C.P., Piper, S.D.; Bunn, S.E. y Arthur, J.M. (2001) *Flora and fauna assemblages vary with local topography in a subtropical eucalypt forest*. *Austral Ecology* 26: 56 – 69.
- Celada, C. y Bogliani, G. (1993) *Breeding bird communities in fragmented wetlands*. *Boll. Zool.* 60: 73 – 80.
- 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.

- Chuvieco, E. (1993) *Fundamentos de Teledetección*. 3ra. Edición revisada. RIAL. P. 563.
- Cianfrani, C.M.; Mažeika, S.; Sullivan, P.; Cully Hession, W. y Watzin, M.C. (2012) *A multitaxonomic approach to understanding local-versus watershed-scale influences on stream biota in the Lake Cahplain Basin, Vermont, USA*. *River Res. Appl.* 28: 973 –988.
- Codesido, M. y Bilenca, D. (2004) *Variación estacional de un ensamble de aves en un bosque subtropical semiárido del Chaco argentino*. *Biotrópica* 36: 544 – 554.
- Codesido, M.; González-Fischer, C.M. y Bilenca, D.N. (2013) *Landbird assemblages in different agricultural landscapes: a case study in the Pampas of Central Argentina*. *Cóndor* 115: 8 – 16.
- 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.; Mao, C.X. y Chang, J. (2004) *Interpolating, extrapolating, and comparing incidence – based species accumulation curves*. *Ecology* 85: 2717 – 2727.
- Cornell, H.V. y Lawton, J.H. (1992) *Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective*. *J. Animal Ecol.* 61: 1–12.
- Croonquist, M.J. y Brooks, R.P. (1991) *Use of Avian and Mammalian guilds as indicator of Cumulative Impacts in Riparian- Wetlands Areas*. *Envi. Manag.* 15: 701 – 714.
- Crow, G.E. (1993) *Species diversity in aquatic angiosperms: latitudinal patterns*. *Aquat. Bot.* 44: 229 – 258.
- Cueto, V.R. y López de Casenave, J. (1999) *Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale*. *J. Biogeogr.* 26: 487 – 492.
- Cueto, V.R. y López de Casenave, J. (2000) *Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in East-Central Argentina*. *Wilson Bulletin* 112: 395 – 402.
- Cumming, G.S., Paxton, M., King, J. y Beuster, H. (2012) *Foraging guild membership explains variation in waterbird responses to the hydrological regime of an arid-region flood-pulse river in Namibia*. *Freshwater Biol.* 57: 1202 – 1213.
- Currie, D.J. (1991) *Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness*. *American Naturalist* 137: 27 – 49.
- Currie, D.J. y Fritz, J.T. (1993) *Global patterns of animal abundance and species energy use*. *Oikos* 67: 56 – 68.
- Currie, D.J.; Mittelbach, G.G.; Cornell, H.V.; Field, R.; Guégan, J-F.; Hawkins, B.A.; Kaufman, D. M.; Kerr, J.T.; Oberdorff, T.; O'Brien, E. y Turner, J.R.G. (2004) *Predictions and tests of*

climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. Ecology Letters 7: 1121 – 1134.

- Da Silva, J.M. (1996) *Distribution of Amazonian and atlantic birds in gallery forests of the Cerrado Region, South America.* Ornitologia Neotropical 7: 1 – 18.
- Davidar, P.; Yoganand, K. y Ganesh, T. (2001) *Distribution of forest birds in Andaman Islands: Importance of key habitats.* J. Biogeogr. 28: 663 – 671
- Davies, R.G.; Orme, C.D.; Storch, D.; Olson, V.A.; Thomas, G.H.; Ross, S.G.; Ding, T-S.; Rasmussen, P.C.; Bennett, P.M.; Owens, I.P.F.; Blackburn, T.M. y Gaston, K.J. (2007) *Topography, energy and the global distribution of bird species richness.* P. Roy. Soc. 274: 1189 – 1197.
- De Cáceres, M. y Legendre, P. (2009) *Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference.* Ecology 90: 3566 – 3574.
- De La Peña, M.R. (1997) *Lista y distribución de las aves de Santa Fe y Entre Ríos.* Literature of Latin America. Buenos Aires, Argentina.
- De la Peña, M.R. (2011) *Atlas ornitogeográfico de la Provincia de Santa Fe.* 1º edición. Santa Fe: Ediciones Biológica, 500 p.
- Décamps, H. (1996) *The renewal of flood- plain forests along rivers: a landscape perspective.* Verh. Int. Verein. Limnol. 26: 35 – 59.
- Demars, B.O.L. y Harper, D.M. (2005) *Distribution of aquatic vascular plants in lowland rivers: separating the effects of local environmental conditions, longitudinal connectivity and river basin isolation.* Freshwater Biol. 50: 418 – 437.
- Desgranges, J-L.; Ingram, J.; Drolet, B.; Morin, J.; Savage, C. y Borcard, B. (2006) *Modelling wetland bird response to water level changes in the lake Ontario-ST.* Lawrence River Hydrosystem. Environ. Monit. Assess. 113: 329 – 365.
- Dettmers, R.; Buehler, D.A. y Bartlett, J.G. (1999) *Influence of point count length and repeated visits on hábitat model performance.* J. Wildlife Manage. 63: 815 – 823.
- Di Giacomo, A.S.; Contreras J.R. (2002) *Consideraciones acerca de la diversidad de las aves en relación con el eje fluvial Paraguay-Paraná, en Sudamérica.* Historia Natural (Segunda Serie) 1: 23 – 29.
- Dodds, W.K. (2002) *Freshwater ecology: concepts and environmental applications.* Academic Press, San Diego, USA.
- Douglas, D.C.; Ratti, J.T.; Black, R.A. y Alldredge, J.R. (1992) *Avian hábitat associations in riparian zones of Idaho's Centennial Mountains.* Willson Bulletin 104: 485 – 500.

- Drapeau, P.; Leduc, A. y McNeil, R. (1999) *Refining the use of point counts at the scale of individual points in studies of bird-habitat relationships*. J. Avian Biol. 30: 367 – 382.
- Duccomun, M.P.; Beltzer, A.H.; Ronchi-Virgolini, A.L. y Quiroga, M.A. (2010) *Feeding ecology of Cocoin Heron (*Ardea cocoi*) in the flood valley of the Paraná River*. Avian Biol. Research 3: 115 – 121.
- Dudgeon, D.; Arthington, A.H.; Gessner, M.O.; Kawabata, Z.; Knowler, D.; Leveque, C.; Naiman, R.J.; Prieur-Richard, A.H.; Soto, D. y Stiassny, M.L.J. (2006) *Freshwater biodiversity: importance, threats, status, and conservation challenges*. Biological Reviews 81: 163 – 182.
- Dufrêne, M y Legendre, P. (1997) *Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach*. Ecol. Mon. 67: 345 – 366.
- Dugan, P. (1990) *Wetland conservation: A review of current issues and required action*. IUCN, Gland, Switerland, p. 96.
- Dunning, J.B.; Danielson, B.J. y Pulliam, H.R. (1992) *Ecological processes that affect populations in complex landscapes*. Oikos 65: 169 – 175.
- Dynesius, M. y Nilsson, C. (1994) *Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world*. Science 266: 753 – 762.
- Ernest, S.K.M.; Brown, J.H. y Parmenter, R.R. (2000) *Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources*. Oikos 88: 470 – 482.
- Evans, K.L., Warren, P.H. y Gaston, K.J. (2005) *Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms*. Biological Reviews 80: 1 – 25.
- Fahrig, L.; Baudry, J.; Brotons, L.; Burel, F.G.; Crit, T.O.; Fuller, R.J.; Sirami, C.; Siriwardena, G. M. y Martin, J-M. (2011) *Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes*. Ecology Letters 14: 101 – 112.
- Fairbairn, S.E. y Dinsmore, J.J. (2001) *Local and landscape-level influences on wetland bird communities of the Prairie Pothole Region of Iowa, USA*. Wetlands 21: 41 – 47.
- Fandiño, B. y Giraudó, A.R. (2010) *Revisión del inventario de aves de la provincial de Santa Fe, Argentina*. FABICIB 14: 116 – 137.
- Farías, A.A., Marone, L. y Jaksic, F.M. (2007) *Gremios. Capítulo 10*. En: *Ecología de Comunidades, 2ª edición*. (Eds.: Jaksic, F.M. y Marone, L.). Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile, p. 336.
- Figueira, J.E.C.; Cintra, R.; Viana, L.R. y Yamashita, C. (2006) *Spatial and temporal patterns of bird species diversity in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil: Implications for conservation*. Braz. J. Biol. 66: 393 – 404.

- Fleishman, E.; McDonald, N.; Mac Nally, R.; Murphy, D.D.; Walters, J. y Floyd, T. (2003) *Effects of floristics, physiognomy and non-native vegetation on riparian bird communities in a Mojave Desert watershed*. *J. Anim. Ecol.* 72: 484 – 490.
- Flecker, A.S. y Feifarek, B. (1994) *Disturbance and the temporal variability of invertebrate assemblages in two Andean streams*. *Freshwater Biol.* 31: 131 – 142.
- Forman, R.T.T. y Godron, M. (1986) *Landscape Ecology*. Wiley, New York, USA.
- Freestone, A. y Harrison, S. (2006) *Regional enrichment of local assemblages is robust to variation in local productivity, abiotic gradients, and heterogeneity*. *Ecol. Lett.* 9: 95 – 102.
- Fuller, R.J. (2012) *Birds and habitat: relationships in changing landscapes*. Cambridge University press.
- Gallé, L.; Margóczy, K.; Kovács, É.; Györffy, G.; Körmöczy, L. y Németh, L. (1995) *River valleys: are they ecological corridors?* *Tiscia* 29: 53 – 58.
- Gardarsson, A. y Einarsson, A. (1994) *Responses of breeding duck populations to changes in food supply*. *Hydrobiologia* 279/280: 15 – 27.
- Gaston, K.J. (2000) *Global patterns in biodiversity*. *Nature* 405: 220 – 227.
- Gates, E.J. y Giffen, N.R. (1991) *Neotropical migrant birds and edge effects at a forest stream ecotone*. *Wilson Bull.* 103: 204 – 217.
- Gerritsen, J. y Barbour, M.T. (2000) *Apples, oranges, and ecoregions: on determining pattern in aquatic assemblages*. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19: 487 – 496.
- Giacosa, R.; Paoli, C. y Cacik, P. (2000) *Conocimiento del régimen*. En: *El río Paraná en su tramo medio* (Eds.: Paoli C. y Schreider M.), Centro de publicaciones de la Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, p. 173 – 232.
- Gilbert, B. y Lechowicz, M.J. (2004) *Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 101: 7651 – 7656.
- Gillies, C.S. y St. Clair, C.C. (2008) *Riparian corridors enhance movement of a forest specialist bird in fragmented tropical forest*. *PNAS* 105: 19774 – 19779.
- Giraudó, A.R. (2008) *Sitio Ramsar Jaaukanigás. Biodiversidad, Aspectos Socioculturales y Conservación (Río Paraná, Santa Fe, Argentina)*. Climax N° 14, Asoc. Cien. Nat. Litoral, Comité Intersectorial de Manejo del Sitio Ramsar Jaaukanigás, Ramsar.
- Giraudó, A. y Arzamendia, V. (2004) *¿Son las planicies fluviales de la cuenca del Plata corredores de biodiversidad? Los Vertebrados Amniotas como ejemplo*. En: *Humedales de Iberoamérica* (Ed.: Neiff, J. J.). Editado por el CYTED. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Cuba, p. 157 – 170.

- Giraudó, A.R.; Arzamendia, V. y López, M.S. (2007) *Reptiles*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M. H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 341 – 362
- González-Gajardo, A., Victoriano Sepúlveda, P. y Schlatter, R. (2009) *Waterbird assemblages and habitat characteristics in wetlands: influence of temporal variability on species – habitat relationships*. *Waterbirds* 32: 225 – 233.
- Gotelli, N.J. y Entsminger, G.L. (2006) *Ecosim: null models software for ecology. Versión 7*. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear.
- Gotelli, N.J. y Colwell, R.K. (2001) *Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness*. *Ecol. Lett.* 4: 379 – 391.
- Gotelli, N.J. y Colwell, R.K. (2011) *Estimating species richness*. En: *Frontiers in measuring biodiversity* (Eds.: Magurran, A. E. y McGill, B.J.). Oxford University Press, New York, p. 39 – 54
- Gregory, S. y Ashkenas, L. (1990) *Riparian Management Guide, Willamette National Forest*. United States Department of Agriculture. Forest Service, Willamette National Forest, Eugene, Oregon, USA.
- Gregory, L. y Rapicetta, S. (2005) *Ecological networks: geomorphology of the fluvial corridor*. *Geophysical Research Abstracts* 7.
- Gregory, S.V.; Swanson, F.J.; McKee, W.A. y Cummins, K.W. (1991) *An ecosystem perspective of riparian zones*. *BioScience* 41: 540 – 551.
- Gregory, R.D.; Gibbons, D.W. y Donald, P.F. (2004) *Bird census and survey techniques*. En: *Bird Ecology and Conservation* (Eds.: Sutherland, W.J.; Newton, I. y Green, R.F.). Oxford University Press, p. 17-55.
- Gu, W. y Swihart, R.K. (2004) *Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models*. *Biol. Conserv.* 116: 195 – 203.
- Guisan, A. y Thuiller, W. (2005) *Predicting species distribution: offering more than simple habitat models*. *Ecol. Lett.* 8: 993 – 1009.
- Hamel, P.B.; Smith, W.P.; Twedt, D.J.; Woehr, J.R.; Morris, E., Hamilton, R.B. y Cooper, R.J. (1996) *A land manager's guide to point counts of birds in the Southeast*. General Technical report SO-120. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, New Orleans, Louisiana, 50 p.
- Harrison, S.; Safford, H.D.; Grace, J.B.; Viers, J.H. y Davies, K.F. (2006) *Regional and local species richness in an insular environment: serpentine plants in California*. *Ecol. Monogr.* 76: 41 – 56.

- Hawkins, B.A.; Porter, E.E. y Diniz-Filho, J.A.F. (2003) *Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds*. *Ecology* 84: 1608 – 1623.
- Hawkins, C.P.; Norris, R.H.; Gerritsen, J.; Hughes, R.M.; Jackson, S.K.; Johnson, R.K. y Stevenson, R.J. (2000) *Evaluation of the use of landscape classifications for the prediction of freshwater biota: synthesis and recommendations*. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19: 541 – 556.
- Heikkinen, R.K.; Luoto, M.; Virkkala, R. y Rainio, K. (2004) *Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic*. *J. Appl. Ecol.* 41: 824 – 835.
- Henden, J-A., Yoccoz, N.G., Ims, R.A. y Langeland, K. (2013) *How spatial variation in areal extent and configuration of labile vegetation states affect the riparian bird community in Arctic Tundra*. *PLoS ONE* 8: 63312.
- Henderson, I.G. y Harper, D.M. (1992) *Bird distribution and habitat structure on Lake Naivashia, Kenya*. *Afr. J. Ecol.* 30: 223 – 232.
- Hillebrand, H. y Blenckner, T. (2002) *Regional and local impact on species diversity – from pattern to processes*. *Oecología* 132: 479 – 491.
- Hortal, J.; Rodríguez, J.; Nieto-Díaz, M. y Lobo, J. (2008) *Regional and environments effects on the species richness of mammal assemblages*. *J. Biogeogr.* 35: 1202 – 1214.
- Hothorn, T.; Bretz, F. y Westfall, P. (2008) *Simultaneous Inference in General Parametric Models*. *Biometrical Journal* 50: 346 – 363.
- Hoyer, M.V. y Canfield, D.E. (1994) *Bird abundance and species richness on Florida lakes: influence of trophic status, lake morphology, and aquatic macrophytes*. *Hydrobiologia* 279/280: 107 – 119.
- Hubbell, S.P. (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Huff, M.H.; Bettinger, K.A.; Ferguson, H.L.; Brown, M.J. y Altman, B. (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.
- Huston, M.A. (1999) *Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals*. *Oikos* 86: 393 – 401.
- Ickes, B.S.; Vallazza, J.; Kalas, J. y Knights, B. (2005) *River Floodplain Connectivity and Lateral Fish Passage: A literatura Review*. U.S. Geological Survey, Upper Midwest Environmental Sciences Center, La Crosse, Wisconsin, USA.

- Ippi, S.; Anderson, C.B.; Rozzi, R. y Elphick, C.S. (2009) *Annual variation of abundance and composition in forest bird assemblages on Navarino Island, Cape Horn Biosphere Reserve, Chile*. *Ornitol. Neotrop.* 20: 231 – 245.
- Isola, C.R., Colwell, M.A., Taft, O.W. y Safran, R.J. (2000) *Interspecific differences in habitat use of shorebirds and waterfowl foraging in managed wetlands of California's San Joaquin Valley*. *Waterbirds* 23: 196 – 203.
- Iriondo, M.H. (2007) *Geomorphology*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 33 – 52.
- Iriondo, M.H. y Paira, A.R. (2007) *Physical geography of the basin*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 7 – 31.
- Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J. (2007) *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Isacch, J.P.; Bo, M.S.; Macira, N.O.; Demaría, M.R. y Peluc, S. (2003) *Composition and seasonal changes of the bird community in the west pampa grasslands of Argentina*. *J. Field Ornithol.* 74: 59 – 65.
- IUCN (2014). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2014.2. [Http://www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Jacobsen, D., y Terneus, E. (2001) *Aquatic macrophytes in cool aseasonal and seasonal streams: a comparison between Ecuadorian highland and Danish lowland streams*. *Aquatic Botany* 71: 281 – 295.
- Jaksic, F.M. y Marone, L. (2007) *Diversidad. Capítulo 8*. En: *Ecología de comunidades, 2º edición* (Eds.: Jaksic, F.M. y Marone, L.) Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile, p. 336 pp.
- Jing, K.; Ma, Z.; Li, B.; Li, J. y Chen, J. (2007) *Foraging strategies involved in habitat use of shorebirds at the intertidal area of Chongming Dongtan, China*. *Ecol. Res.* 22: 559 – 570.
- Johnson, K.G., Allen, M.S. y Havens, K.E. (2007) *A review of littoral vegetation, fisheries, and wildlife responses to hydrologic variation at Lake Okeechobee*. *Wetlands* 27: 110 – 126.
- Jost, L. (2006) *Entropy and diversity*. *Oikos* 113: 363 – 375.
- Junk, W.J.; Bayley, P.B. y Sparks, R.E. (1989) *The flood pulse concept in river-floodplain systems*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 110 – 127.

- Junk, W. y Piedade, M.T.F. (1997) *Plant life in the floodplain with special reference to herbaceous plants*. En: *The Central Amazon floodplain – ecology of a pulsing system* (Eds.: Junk, W.). Ecological Studies 126, Springer-Verlag, Berlin, p. 147 – 186.
- Kalliola, R. y Puhakka, M. (1988) *River dynamics and vegetation mosaicism: a case study of the River Kamajohka, northernmost Finland*. J. Biogeogr. 15: 703 – 719.
- Kalliola, R.; Salo, J.; Puhakka, M. y Rajasilta, M. (1992) *New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western Amazon floodplains*. J. Ecol. 79: 877 – 901.
- Keogh, T.M.; Keddy, P.A. y Fraser, L.H. (1999). *Patterns of tree species richness in forested wetlands*. Wetlands 19: 639 – 647.
- Kindt, R. y Coe, R. (2005) *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi.
- Kingsford, R.T.; Jenkins, K.M. y Porter, J.L. (2004) *Imposed hydrological stability on lakes in Arid Australia and effects on waterbirds*. Ecol. 85: 2478 – 2492.
- Knopf, F.L. y Samson F.B. (1994) *Scale perspectives on avian diversity in Western Riparian Ecosystems*. Conserv. Biol. 8: 669 – 676.
- Knopf, F.L. (1985) *Significance of riparian vegetation to breeding birds across an altitudinal cline*. En: *Riparian ecosystems and their management: reconciling conflicting uses* (Eds.: Johnson, R. R.; Ziebell, C. D.; Patten, D. R.; Folliot, P. F. y Hamre, R. H.). U.S. Dep. Agric., For. Serv. Gen. Tech. Rep., p. 105 – 111.
- Knutson, M.G. y Klaas, E.E. (1997) *Declines in abundance and species richness of birds following a major flood on the Upper Mississippi River*. Auk 114: 367 – 380.
- Krapu, G.L. y Reinecke, K.J. (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, USA, p. 1 – 29.
- Laanisto, L., Tamme, R., Hiiesalu, I., Szava-Kovats, R., Gazol, A. y Pärtel, M. (2012) *Microfragmentation concept explains non-positive environmental heterogeneity – diversity relationships*. Oecología 171: 217 – 226.
- Lake, P.S., Schreiber, E.S.G., Milne, B.J., y Pearson, R.G. (1994) *Species richness in streams: patterns over time, with stream size and with latitude*. Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 25: 1822 – 1826.
- LaRue, P.; Belanger, L. y Huot, J. (1995) *Riparian edge effects on boreal balsam fir bird communities*. Can. J. For. Res. 25: 555 – 566.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology, 2nd English ed.* Elsevier, Amsterdam, Netherlands, 853 p.

- Lennon, J.J.; Greenwood, J.J.D. y Turner, J.R.G. (2000) *Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of the species-energy hypothesis*. *J. Anim. Ecol.* 69: 581 – 598.
- Lillesand, T.M. y Kiefer, R.W. (2000) *Remote Sensing and Image Interpretation*. 4ª edición. John Wiley y Sons, New York, USA.
- Lloyd, N.; Quinn, G.; Thoms, M.; Arthington, A.; Gawne, B.; Humphries, P. y Walker, K. (2003) *Does Flow Modification Cause Geomorphological and Ecological Response in Rivers? A Literature review from an Australian perspective*. Technical Report 1/2004, CRC for Freshwater Ecology.
- Lock, P. y Naiman, R. (1998) *Effects of stream size on bird community structure in coastal temperate forests of the Pacific Northwest, U.S.A.* *J. Biogeogr.* 25: 773 – 782
- López-Lanús, B.; Grilli, P.; Coconier, E.; Di Giacomo, A. y Banchs, R. (2008) *Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación*. Informe de Aves Argentinas y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires, Argentina.
- Loreau, M. (2000) *Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity*. *Ecol. Lett.* 3: 73 – 76.
- MacArthur, R.H. y MacArthur, J.W. (1961) *On bird species diversity*. *Ecology* 42: 594 – 598.
- Machtans, C.S.; Villard, M-A. y Hannon, S. J. (1996) *Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds*. *Conserv. Biol.* 10: 1366 – 1379.
- MacKenzie, D.I.; Nichols, J.D.; Lachman, G.B.; Droege, S.; Royle, J.A. y Langtimm, C.A. (2002) *Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one*. *Ecology* 83: 2248 – 2255.
- Magurran, A.E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Science, Oxford, 256 p.
- Malanson, G.P. (1993). *Riparian Landscapes*. Cambridge University Press. Nueva York, USA.
- Manly, B.F.J. (1997) *Randomization, Bootstrap, and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall, London, UK.
- Manzi, R. y Fritschy, B.A. (1978) *Paleocauce del Río Paraná*. *Semana de Geografía*, 40, Salta.
- Marchese, M. y Ezcurra de Drago, I. (1992) *Benthos of the lotic environments in the middle Paraná River system: transverse zonation*. *Hydrobiologia* 237: 1 – 13.
- Marchese, M.; Ezcurra de Drago, I. y Drago, E.C. (2002) *Benthic macroinvertebrates and physical habitat relationships in the Paraná River flood-plain system*. En: *The Ecohydrology of Southamerican Rivers and Wetlands* (Ed.: McClain, M.). International Association of Hydrological Sciences, Miami, Special Publication nº 6, p. 111 – 131.
- Marchetti, Z. y Aceñolaza, P. (2005) *Detección satelital y descripción de patrones de vegetación en islas del Paraná Medio*. *INSUGEO, Miscelánea* 14: 151 – 158.

- Marchetti, Z.Y. y Aceñolaza, P.G. (2011) *Vegetation communities and their relationship with the pulse regime on islands of the Middle Paraná River, Argentina*. *Iheringia* 66: 209 – 226.
- Marchetti, Z.Y. y Aceñolaza, P.G. (2012) *Pulse regime and vegetation communities in fluvial systems: the case of the Paraná River floodplain, Argentina*. *Flora* 207: 795 – 804.
- Marín, G.E., Guevara, E.V. y Bastidas, L.V. (2003) *Algunos componentes y aspectos ecológicos de la dieta de aves Ciconiiformes en ecosistemas marino – costeros*. *Saber, Universidad de Oriente* 15: 99 – 105.
- Marone, L. (1992). *Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the Monte Desert, Argentina*. *J. Field Ornithol.* 63: 294 – 308.
- Mason C.F., Hofman T.A. y Macdonald S.M. (2006) *The winter bird community of river corridors in eastern England in relation to habitat variables*. *Ornis Fennica* 83: 73 – 85.
- Maurer, B.A. y McGill, B.J. (2011) *Measurement of species diversity. Chapter 5*. En: *Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment*. (Eds.: Magurran, A.E. y McGill, B.J.). Oxford University Press, New York, USA, p. 55 – 65
- McClain M.E. (2008) *The ecohydrological approach as a tool for managing water quality in large South American rivers*. En: *Ecohydrology: Processes, Models and Case Studies* (Eds.: Harper, D.; Zalewski, M. y Pacini, N.). CABI, Oxfordshire, UK, p. 207 – 222.
- Menalled, F.D. y Adámoli, J.M. (1995) *A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of the Paraná River Delta, Argentina*. *Vegetatio* 120: 81 – 90.
- Menegheti, J.O. y Dotto, J.C. (2002) *Regulaciones de caza en Rio Grande do Sul y resultados de los monitoreos de anátidos: acuerdos y controversias*. En: *Primer Taller sobre la caza de aves acuáticas: hacia una estrategia para el uso sustentable de los recursos de los humedales* (Ed.: Blanco, D.E.; Beltrán, J.; De la Balze, V.). Wetlands International, Buenos Aires, Argentina, p. 59–66.
- Milesi, F.A.; Marone, L.; Lopez de Casenave, J.; Cueto, V.R. y Mezquida, E.T. (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*. *Ecol. Aus.* 12: 149 – 161.
- Müller, N. (1995) *River dynamics and floodplain vegetation and their alterations due to human impact*. *Archiv für Hydrobiologie* 101: 477 – 512.
- Murkin, H.R y Caldwell, P.J. (2000) *Avian use of prairie wetlands*. En: *Prairie Wetland Ecology: The Contributions of the Marsh Ecology Research Program* (Eds.: Murkin, H. R.; van der Valk, A. G. y Clark, W. R.). Iowa State University Press, Ames, IA., p. 249 – 286.
- Naiman, R.J. y Décamps, H. (1997) *The ecology of interfaces. Riparian zones*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 621 – 658.

- Naiman, R.J.; Melillo, J.M.; Lock, M.A.; Ford, T.E. y Reice, S.R. (1987) *Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum*. Ecology 68: 1139 – 1156.
- Naiman, R.J., Décamps, H. y Pollock, M. (1993) *The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity*. Ecol. Appl. 3: 209 – 212.
- Naiman, R.J., Décamps, H. y McClain, M.E. (2005) *Riparia: Ecology, Conservation and Management of Streamside Communities*. Elsevier/Academic Press, San Diego, USA.
- Narosky, T. e Yzurieta, D. (2010) *Guía para la Identificación de las Aves de Argentina y Uruguay*. 16ª Edición. Asociación Ornitológica del Plata. Buenos Aires, Argentina.
- Naugle, D.E.; Higgins, K.F.; Nusser, S.M. y Johnson, W.C. (1999) *Scale dependent hábitat use in three species of prairie wetlands birds*. Lands. Ecol. 14: 267 – 276.
- Neiff, J.J. (1999) *El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica*. En: *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos* (Eds.: Malvarez, A.I. y Kandus, P.). ORCYT-MAB (UNESCO), p. 97 – 145.
- Neiff, J.J. (1990) *Ideas para la interpretación ecológica del Paraná*. Interciencia 15: 424 – 441.
- Neiff, J.J. (2001) *Diversity in some tropical wetland systems of south américa*. En: *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation, volumen 2* (Eds.: Gopal, B.; Junk W.J. y Davis J.A.). Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands, p. 157 – 186.
- Neiff, J.J. y Poi de Neiff, A. (2001) *Descripción del Programa PULSO*. [Http://www.neiff.com.ar/documentacion.htm](http://www.neiff.com.ar/documentacion.htm).
- Nekola J.C. y White P.S. (1999) *The distance decay of similarity in Biogeography and Ecology*. J. Biogeogr. 26: 867 – 878.
- Nilsson, C. (1986) *Change in riparian plant community composition along two rivers in northern Sweden*. Can. J. Bot. 64: 589 – 592.
- Nilsson, C. (1992) *Conservation management of riparian communities*. En: *Ecological principles of nature conservation* (Ed.: Hanson, L.). Elsevier Applied Science, London, England, p. 352 – 372.
- Nilsson, C. y Berggren, K. (2000) *Ecosystems caused by river regulation*. Bioscience 50: 783 – 792.
- Nilsson, C. y Dynesius, M. (1994) *Ecological effects river regulation on mammals and birds: a review*. Reg. rivers 9: 45 – 53.
- Nilsson, C.; Grelsson, G.; Johansson, M. y Sperens, U. (1989) *Patterns of plant species richness along riverbanks*. Ecology 70: 77 – 84.
- Nilsson, C.; Reidy, A.; Dynesius, M. y Revenga, C. (2005) *Regulation of the world's large river systems*. Science 308: 405 – 408.

- Nores, M.; Cerana, M.M. y Serra, D.A. (2005) *Dispersal of forest birds and trees along the Uruguay River in Southern South America*. *Diversity y Distributions* 11: 205 – 217.
- Oberdorff, T.; Hugueny, B.; Compin, A. y Belkessam, D. (1998) *Non-interactive fish communities in the coastal streams of North-western France*. *J. Anim. Ecol.* 67: 472 – 484.
- Okes, N.C.; Hockey, P.A.R. y Cumming, G.S. (2008) *Habitat use and life history as predictors of bird responses to hábitat change*. *Conserv. Biol.* 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).
- Olguin, P.F.; Attademo, A.M. y Beltzer, A.H. (2012) *Biología alimentaria de la pollona azul Porphyryla martinica (Aves: Rallidae) en el valle de inundación del río Paraná Medio, Argentina*. *Revista nodo* 6: 83 – 91.
- Olivero, J.; Real, R. y Vargas, J.M. (1998) *Distribution of breeding, wintering, and resident waterbirds in Europe: biotic regions and the macroclimate*. *Ornis Fennica* 75: 153 – 175.
- Olson, D.M.; Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D; Burgess, N.D.; Powell, G.V.N.; Underwood, E.C.; D'Amico, J.A.; Itoua, I.; Strand, H.E.; Morrison, J.C.; Loucks, C.J; Allnut, T.F; Ricketts, T.H.; Kura, Y.; Lamoreux, J.F.; Wettengel, W.W.; Hedao, P. y Kassem, K.R. (2001) *Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth*. *BioScience* 51: 933 – 938.
- Omernik, J.M. y Griffith, G.E. (1991) *Ecological regions versus hydrologic units: frameworks for managing wáter quality*. *J. Soil and Water Conserv.* 46: 334 – 340.
- Ordano, M. (1999) *Aves de Bosques de Sauce del Río Paraná Medio (Argentino): Evaluación de la Técnica de Conteos de Puntos*. Tesis de postgrado en Ecología. Universidad Autónoma de Entre Ríos. Argentina.
- Owen, M. y Black, J.M. (1990) *Waterfowl Ecology*. Glasgow, Blackie Publ., pp. 194.
- Paira, A.R y Drago, E. (2007) *Origen, evolución y tipos de cuerpos de agua de la planicie de inundación*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M. H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 53 – 81.
- Paoli, C. y P. Cacik. (2000) *Régimen de crecidas y análisis de caudales máximos*. En: *El río Paraná en su tramo medio: contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura* (Eds.: Paoli, C. y M, Schreider). Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, p. 109 – 171.
- Paoli, C.; Iriondo, M. y García, N. (2000) *Características de las cuencas de aporte*. En: *El río Paraná en su tramo medio: contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura* (Eds.: Paoli, C. y Schreider, M.). Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, p. 27 – 68.

- Paszowski, C.A. y Tonn, W.M. (2006) *Foraging guilds of aquatic birds on reproductive boreal lakes: environmental relations and concordance patterns*. *Hydrobiología* 567: 19 – 30.
- Pautasso, A.A. (2002) *Aves de la reserva urbana de la Ciudad Universitaria UNL “El Pozo”, Santa Fe, Argentina*. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino” 8: 1 – 12.
- Peres-Neto, P.R.; Legendre, P.; Dray, S. y Borcard, D. (2006) *Variation of species data matrices estimation and comparison of fractions*. *Ecology* 87: 2614 – 2625.
- Pearse, A.T., Kaminski, R.M., Reinecke, K.J., Dinsmore, S.J. (2012) *Local and landscape associations between wintering dabbling ducks and wetland complexes in Mississippi*. *Wetlands* 32: 859 – 869.
- Pianka, R.R. (1966) *Latitudinal gradient in species diversity: a review of concepts*. *Am. Nat.* 100: 33 – 46.
- Pigot, A.L.; Owens, I.P.F. y Orme, D.L. (2010) *The environmental limits to geographic range expansion in birds*. *Ecol. Lett.* 13: 705 – 715.
- Pinheiro, J.; Bates, D.; DebRoy, S.; Sarkar, D. y R Core Team (2014) *_nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models_. R package version 3.1-117*. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Pino, J., Rodá, F., Ribas, J. y Pons, X. (2000) *Landscape structure and bird species richness: implications for conservation in rural areas between natural parks*. *Landscape Urban Plan.* 49: 35 – 48.
- Poff, N.L. y Zimmerman, J.K.H. (2010) *Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows*. *Freshwater Biol.* 55: 194–205.
- Poff, N.L.; Allan, J.D.; Bain, M.B.; Karr, J.R.; Prestegard, K.L.; Richter, B.D.; Sparks, R.E. y Stromberg, J.C. (1997) *The natural flow regime*. *BioScience* 47: 769 – 784.
- Poff N.L.; Olden J.D.; Merritt D.M. y Pepin, D.M. (2007) *Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications*. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 5732 – 5737.
- Pollock, M.M.; Naiman, R.J. y Hanley, T.A. (1998) *Plant species richness in riparian wetlands. A test of Biodiversity theory*. *Ecology* 79: 94 – 105.
- Postel, S., y Richter, B.D. (2003) *Rivers for life: managing water for people and nature*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Power, M.E.; Stout, R.J.; Cushing, C.E.; Harper, P.P.; Hauer, F.R.; Matthews, W.J.; Moyle, P.B.; Stutzner, B. y Wais de Badgen, I.R. (1988) *Biotic and abiotic controls in river and stream communities*. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 7: 456 – 479.

- Pringle, C. (2003) *What is hydrologic connectivity and why is it ecologically important?* *Hydrolog. Process.* 17: 2685 – 2689.
- Quinn, G. y Keough, M. (2002) *Experimental design and data analysis for biologists.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- R Core Team (2013) *R: A Language and Environment for Statistical Computing Version 2.13.1.* R Foundation for Statistical Computing, Vienna. [Http://www.r-project.org](http://www.r-project.org).
- Rabinovich, J.E. y Rapoport, E.H. (1975) *Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds.* *J. Biogeogr.* 2: 141 – 157.
- Rajpar, M.N. y Zakaria, M. (2011) *Effects of water level fluctuation on waterbirds distribution and aquatic vegetation composition at Natural Wetland Reserve, Peninsular Malaysia.* *ISRN Ecology* 2011: 1 – 13.
- Ralph, C.; Geupel, G.; Pyle, P.; Martin, T.; De Sante, D. y Mila, B. (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. Departament of Agriculture Albany, California.
- Ramo, C. y Busto, C. (1993) *Resource use by herons in a Yucatán wetland during the breeding season.* *Wilson Bull.* 105: 573 – 586.
- Raulings, E.J.; Morris, K.; Roache, M.C. y Boon, P.I. (2010) *The importance of water regimes operating at small spatial scales for the diversity and structure of wetland vegetation.* *Freshwater Biol.* 55: 701 – 715.
- Reitan, O. y Sandvick, J. (1996) *An assessment of retaining dams in hydropower reservoirs for enhancing bird habitat.* *Regul. Rivers* 12: 523 – 534.
- Rejmankova, E.; Roberts, D.R.; Pawley, A.; Manguin, S. y Polanco, J. (1995) *Predictions of adult Anopheles albimanus densities in villages based on distances to remotely sensed larval habitats.* *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 53: 482 – 488
- Remsen, J. V. Jr. y Parker III, T. A. (1983). *Contribution of river-created habitats to bird species richness in Amazonia.* *Biotropica* 15: 223 – 231.
- Remsen, J.V.Jr.; Cadena, C.D.; Jaramillo, A.; Nores, M.; Pacheco, J.F.; Robbins, M.B.; Schulenberg, T.S.; Stiles, F.G.; Stotz, D.F. y Zimmer, K.J., Version [2014]. *A classification of the bird species of South America.* *American Ornithologists' Union.*
[Http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html](http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html)
- Renöfalt, B.M.; Nilsson, C. y Jansson, R. (2005) *Spatial patterns of species richness in a riparian landscape.* *J. Biogeogr.* 32: 2025 – 2037.

- Resh, V.H.; Brown, A.V.; Covich, A.P.; Gurtz, M.E.; Li, H.W.; Minshall, G.W.; Reice, S.R.; Sheldon, A.L.; Wallace, J.B. y Wissmar, R.C. (1988) *The role of disturbance in stream ecology*. J. N. Am. Benthol. Soc. 7: 433 – 455.
- Reynolds, R.T.; Scott, J.M. y Nussbaum, R.A. (1980) *A variable circular plot- method for estimating birds numbers*. Condor 82: 309 – 313.
- Rice, J.; Anderson, B.W. y Ohmart, R.D. (1984) *Comparison of the importance of different habitat attributes to avian community organization*. J. Wildli. Manage. 48: 895 – 911.
- Ricklefs, R.E. (1987) *Community diversity: relative roles of local and regional processes*. Science 235: 167 – 171.
- Riffell, S.K., Keas, B.E. y Burton, T.M. (2001) *Area and habitat relationships of birds in Great Lakes Coastal wet meadows*. Wetlands, 21: 492 – 507.
- Robbins, C.S. (1981) *Effect of time of day on bird activity*. Stud. Avian Biol. 6: 275 – 286.
- Rojas, A. y Saluso, J.H. (1987) *Informe Climático de la Provincia de Entre Ríos*. Publicación Técnica N° 14. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Paraná. Entre Ríos, Argentina.
- Romano, M.; Barberis, I.; Pagano, F. y Maidagan, J. (2005) *Seasonal and interannual variation in waterbird abundance and species composition in the Melincué saline lake, Argentina*. Eur. J. Wildl. Res 51: 1 – 13.
- Ronchi-Virgolini, A.L.; Beltzer, A.H. y Manzano, A. (2008) *Bird Communities in wetlands along the Lower Paraná River, Entre Ríos, Argentina*. Avian Biol. Research 1: 153 – 163.
- Ronchi-Virgolini, A.; Lorenzón, R.; Beltzer, A. y Alonso, J. (2010) *Ensamblados 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.; Blake, J.G.; Lorenzón, R.E. y Beltzer, A.H. (2011) *Bird assemblages in two types of forests in the floodplain of the Lower Paraná River (Argentina)*. Ornitol. Neotrop. 22: 387 – 404.
- Ronchi-Virgolini, A.L.; Lorenzón, R.E.; Blake, J.G. y Beltzer, A.H. (2013) *Temporal variation of bird assemblages in a wetland: influence of spatial heterogeneity*. Avian Biol. Research 6: 1 – 9.
- Root, R.B. (1967) *The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher*. Ecol. Monogr. 37: 317 – 350.
- Rosenberg, G. (1990). *Habitat specialization and foraging behavior by birds of Amazonian river islands in northeastern Peru*. Condor 92: 427 – 443.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.

- Roshier, D.A., Robertson, A.I., Kingsford, R.T. y Green, D.G. (2001) *Continental-scale interactions with temporary resources may explain the paradox of large populations of desert waterbirds in Australia*. *Landscape Ecol.* 16: 547 – 556.
- Roshier, D.A.; Robertson, A.I. y Kingsford, R.T. (2002) *Responses of waterbirds to flooding in an arid región of Australia and implications for conservation*. *Biol. Conserv.* 106: 399 – 411.
- Rossetti, M.A. y Giraudó, A. (2003) *Comunidad de aves de bosques fluviales habitados y no habitados por el hombre en el río Paraná Medio, Argentina*. *Hornero* 18: 89 – 96.
- Sabattini, R.A. y Lallana, V.H. (2007) *Aquatic Macrophytes*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 205 – 226.
- Sabo, J.L.; Sponseller, R.; Dixon, M.; Gade, K.; Harms, T.; Heffernan, J.; Jani, A.; Katz, G.; Soykan, C.; Watts, J. y Welter, J. (2005) *Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species*. *Ecology* 86: 56 – 62.
- Salo, J.; Kalliola, R.; Hakkinen, I.; Makinen, Y.; Niemela, P.; Puhakka, M. y Coley, P.D. (1986) *River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest*. *Nature* 322: 254 – 258.
- Salvia, M.; Karszenbaum, H.; Grings, F. y Kandus, P. (2007) *Datos satelitales ópticos y de radar para el mapeo de ambientes en macrosistemas de humedal*. En: *Teledetección - Hacia un mejor entendimiento de la dinámica global y regional* (Ed.: Rivas, R.; Grisotto, A.; Sacido, M.). Ed. Martín, Argentina, p. 199 – 206.
- Schiemer, F.; Baumgartner, C. y Tockner, K. (1999) *Restoration of floodplain rivers: The “Danube Restoration Project”*. *Regul. rivers* 15: 231 – 244.
- Schnack, J.A. (2006) *Why wetlands?* *Oecol. Bras.* 10: 127 – 134.
- Schwinning, S. y Sala, O.E. (2004) *Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems*. *Oecología* 141: 211 – 220.
- Sekercioglu, C.H. (2009) *Tropical ecology: riparian corridors connect fragmented forest bird populations*. *Curr. Biol.* 19: 210 – 213.
- Seoane, J.; Villén-Pérez, S. y Carrascal, L.M. (2013) *Environmental determinants of seasonal changes in bird diversity of Mediterranean oakwoods*. *Ecol. Research* 28: 435 – 445.
- Shriver, W.G.; Hodgman, T.P.; Gibbs, J.P. y Vickery, P.D. (2004) *Landscape context influences salt marsh bird diversity and area requirements in New England*. *Biol. Conserv.* 119: 545 – 553.
- Sieving, K. (2000) *Apuntes compilados para el curso Avian Field Research*. Universidad de Florida, Florida.
- Sillén, B. y Solbreck, C. (1977) *Effects of area and habitat diversity on bird species richness in lakes*. *Ornis Scand.* 8: 185 – 192.

- Singmann, H. (2014) *afex: Analysis of Factorial Experiments. R package version 0.10-113*.
[Http://CRAN.R-project.org/package=afex](http://CRAN.R-project.org/package=afex)
- Skagen, S., Melcher, C.; Howe, W. y Knopf, F. (1998) *Comparative use of riparian corridors and oases by migrating birds in southeast Arizona*. *Conserv. Biol.* 12: 896 – 909
- Soininen, J.; McDonald, R. y Hillebrand, H. (2007) *The distance decay of similarity in ecological communities*. *Ecography* 30: 3 – 12.
- Srivastava, D.S. (1999) *Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials*. *J. Ani. Ecol.* 68: 1 – 16.
- Staicer, C.A.; Freedman, B; Srivastava, K.; Dowd, N.; Kilgar, J.; Hayden, J.; Payne, F. y Pollock, T. (1994) *Use of lakes by black duck broods in relation to biological, chemical, and physical features*. *Hydrobiologia* 279/280: 185 – 199.
- Stanford, J.A.; Ward, J.V.; Liss, W.J.; Frissell, C.A.; Williams, R.N.; Litchatowich, J.A. y Coutant, C.C. (1996) *A general protocol for restoration of regulated rivers*. *Regul. Rivers* 12: 391 – 413.
- Stanford, J.A., Lorang, M.S. y Hauer, F.R. (2005) *The shifting habitat mosaic of river ecosystems*. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 29: 123 – 136.
- Stauffer, D.F. y Best, L.B. (1980) *Habitat selection by birds of riparian communities: evaluating effects of habitat alterations*. *J. Wildl. Manage.* 44: 1–15.
- Stevens, R.D. y Willig, M.R. (2002) *Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of new world bats*. *Ecology* 83: 545 – 560.
- Sullivan, S.M.; Watzin, M.C. y Keeton, W.S. (2007) *A riverscape perspective on habitat associations among riverine bird assemblages in the Lake Champlain Basin, USA*. *Landscape Ecol.* 22: 1169 – 1186.
- Suter, W. (1994) *Overwintering waterfowl on Swiss lakes; how are abundance and species richness influenced by trophic status and lake morphology?* *Hydrobiología* 279/280: 1 – 14.
- Sutherland, W.J., Newton, I. y Green, R.E. (2004). *Bird Ecology and Conservation: a Handbook of Techniques*. Oxford: Oxford University Press.
- Szaro, R.C. y Jakle, M.D. (1985) *Avian use of a desert riparian island and its adjacent scrub habitat*. *Condor* 87: 511 – 519.
- Tabacchi, E.; Planty-Tabacchi, A.M. y Décamps, O. (1990) *Continuity and discontinuity of the riparian vegetation along a fluvial corridor*. *Landscape Ecol.* 5: 9 – 20.
- Tabacchi, E.; Correll, D.L.; Hauer, R.; Pinay, G., Planty-Tabacchi, A-M. y Wissmar, R.C. (1998) *Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape*. *Freshwater Biol.* 40: 497 – 516.

- Tamme, R.; Hiiesalu, I.; Laanisto, L.; Szava-Kovats, R. y Partel, M. (2010) *Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales*. *J. Veg. Sci.* 21: 796 – 801.
- Ter Braak C.J.F. y Šmilauer P. (1998) *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows*. Microcomputer Power, Ithaca, USA, 352 p.
- Terborgh, J. y Petren, K. (1991) *Development of hábitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest*. En: *Habitat Structure* (Eds.: Bell, S.S., McCoy, E.D. y Mushinsky, H.R.). Chapman and Hall, London, p. 28 – 46.
- Tews, J.; Brose, U.; Grimm, V.; Tielbörger, K.; Wichmann, M.C.; Schwager, M. y Jeltsch, F. (2004) *Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures*. *J. Biogeogr.* 31: 79 – 92.
- Tockner, K.; Schiemer, F.; Baumgartner, C.; Kum, G.; Weigand, E.; Zweimuller, I.; Ward, J. V. (1999) *The Danube Restoration Project: species diversity patterns across habitat gradients in the floodplain system*. *Regul. Rivers* 15: 245 – 258.
- Tockner, K.; Malard, F. y Ward, J.V. (2000) *An extension of the flood pulse concept*. *Hydrol. Process* 14: 2861 – 2883.
- Tockner K.; Uehlinger U. y Robinson C.T. (2009) *Rivers of Europe*. Elsevier/Academic Press, San Diego, USA.
- Tockner, K.; Lorang, M.S. y Stanford, J.A. (2010) *River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts*. *River Res. Appl.* 26: 76 – 86.
- Tóthmérész, B. (1995) *Comparison of different methods for diversity ordering*. *J. Veg. Sci.* 6: 283 – 290.
- Tozer, D. C.; Nol, E. y Abraham, K.F. (2010) *Effects of local and landscape-scale hábitat variables on abundance and reproductive success of wetland birds*. *Wetl. Ecol. Manag.* 18: 679 – 693.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen y Yli-Halla, M. (2003) *Dispersal, environment, and floristic variation of western amazonian forests*. *Science* 299: 241 – 244.
- Tur, N.M. y Orellana, J.A. (1970) *Relación suelo-vegetación en la zona isleña del Paraná Medio*. *Instituto Nacional de Limnología, Comunicaciones* N° 60.
- Turner, J.; Lennon, J.J. y Lawrenson, J.A. (1988) *British bird species distributions and the energy theory*. *Nature* 335: 539 – 541.
- Tyre, A.J.; Tenhumberg, B.; Field, S.; Niejalke, D.; Parris, K. y Possingham, H.P. (2003) *Improving precision and reducing bias in biological surveys: estimating false-negative error rates*. *Ecol. Appl.* 13: 1790 – 1801.

- Van der Valk, A.G. (2006) *The Biology of Freshwater Wetlands*. Oxford University Press, New York, USA.
- Vannote, R.L.; Minshall, G.W.; Cummins, K.W.; Sedell, J.R. y Cushing, C.E. (1980) *The river continuum concept*. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 37: 130 – 137.
- Vaughn C.C. y Taylor C.M. (2000) *Macroecology of host-parasite relationship*. *Ecography* 23: 11 – 20.
- Venables, W.N. y Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition*. Springer, Nueva York, USA.
- Verner, J. (1984) *The guild concept applied to management of bird populations*. *Environ. Manage* 8: 1 – 14.
- Verner, J. y Milne, K.A. (1989) *Coping with sources of variability when monitoring population trends*. *Ann. Zool. Fenn.* 26: 191 – 199.
- Vinson, M.R. y Hawkins, C.P. (2003) *Broad-scale geographical patterns in local stream insect genera richness*. *Ecography* 26: 751 – 767.
- Ward, J.V. (1989) *The four-dimensional nature of lotic ecosystems*. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 8: 2 – 8.
- Ward J.V. (1998) *Riverine landscapes, biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation*. *Biol. and Conserv.* 83: 269 – 278.
- Ward, J.V. y Stanford, J.A. (1989) *Riverine ecosystems: the influence of man on catchment dynamics and fish ecology*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sc.* 106: 56 – 64.
- Ward, J.V. y Stanford, J.A. (1995) *Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation*. *Regul. Rivers* 11: 105 – 119.
- Ward, J.V.; Tockner, K. y Schiemer, F. (1999) *Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity*. *Regul Rivers* 15: 125 – 139.
- Ward, J.V.; Malard, F. y Tockner, K. (2002) *Landscape ecology: a framework for integrating pattern and process in river corridors*. *Landscape ecology* 17: 35 – 45.
- Weller, M.W. (1995) *Use of two waterbird guilds as evaluation tools for the Kissimmee River restoration*. *Restoration Ecology* 3: 211 – 224.
- Weller, M.W. (2003) *Wetland birds. Habitat resources and Conservation Implications*. Cambridge University Press, New York.
- Wheeler, B. (2010) *Permutation tests for linear models*. [Http://www.bobwheeler.com/stat](http://www.bobwheeler.com/stat).
- White, E.P. y Hurlbert, A.H. (2010) *The combined influence of the local environment and regional enrichment on bird species richness*. *American Naturalist* 175: 35 – 43.
- Whited, D.; Galatowitsch, S.; Tester, J.R.; Schik, K.; Lehtinen, R. y Husveth, J. (2000) *The importance of local and regional factors in predicting effective conservation. Planning strategies*

for wetland bird communities in agricultural and urban landscapes. Landscape Urban Plan. 49: 49 – 65.

- Whitmore, R.C. (1975) *Habitat ordination of passerine birds of the Virgin River Valley, southwestern Utah.* Willson Bulletin 87: 65 – 74.
- Wiens, J.A. (1989a) *The ecology of bird communities. Volume 1. Foundations and patterns.* Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Wiens, J.A. (1989b) *The ecology of bird communities. Volume 2. Processes and variations.* Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Wiens, J.J. y Donoghue, M.J. (2004) *Historical biogeography, ecology and species richness.* Trends Ecol. Evol. 19: 639 – 644.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. y Stevens, R.D. (2003) *Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis.* Annu. Rev. Ecol. Evol. S. 34: 273 – 309.
- Wilson, J.B. (1999) *Guilds, functional types and ecological groups.* Oikos 86: 507 – 522.
- Wintle, B.A.; McCarthy, M.A.; Parris, K.M. y Burgman, M.A. (2004) *Precision and bias of methods for estimating point survey detection probabilities.* Ecol. Appl. 14: 703 – 712.
- Woinarski, J.C.Z.; Brock, C.; Armstrong, M.; Hempel, C.; Cheal, D. y Brennan, K. (2000) *Bird distribution in riparian vegetation in the extensive natural landscape of Australia's tropical savanna: a broad-scale survey and analysis of a distributional data base.* J. Biogeogr. 27: 843 – 868.
- Wright, D.H. (1983) *Species-energy theory: an extension of species area theory.* Oikos 41: 496 – 506.
- Yanosky, A.A., Escalante, A.; Schuchmann, K. y Kittlein, M. (2000) *Ecología de una Comunidad de Aves Vadeadoras en el Nordeste Argentino.* En: *Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Latinoamérica* (Eds.: Cabrera, E. Mercolli, C. y Resquin, R.). Cites-Py, Fundación Moisés Bertoni, University of Florida, Asunción, p. 219 – 236.
- Zuur, A.F.; Ieno, E.N.; Walker, N.J.; Saveliev, A.A. y Smith, G. (2009) *Mixed effects and extensions in ecology with R.* Springer, Nueva York, USA.

APÉNDICE

Apéndice I. Listado de aves no-paseriformes registradas mediante puntos de conteo (200 m de radio y 10 minutos) en ambientes acuáticos en cuatro localidades (A, B, C y D) ubicadas en dirección norte-sur a lo largo del río Paraná Medio. Se informa la categoría de residencia (Res) de las especies en el sistema del río Paraná Medio (*sensu* Fandiño y Giraudó, 2010), el tipo de relación que presentan con respecto a los humedales (Hab), la forma en que obtienen su alimento (Ali), las especies registradas a partir de sólo uno o dos individuos a lo largo de toda el área de estudio (SyD), las especies que sólo fueron registradas en una o dos muestras a lo largo de toda el área de estudio (UyD), y el número de ocurrencias por localidad. La taxonomía sigue la clasificación adoptada por la Union de Ornitólogos Americanos (Remsen y col., 2014, <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>). R= residente, MN= migrante neártica, MAN= migrante austral del norte, Ac= especies estrictamente asociadas a los ambientes acuáticos, NoAc= especies que no se encuentran estrictamente asociadas a los ambientes acuáticos, Cam= especies que detectan y obtienen su alimento caminando, Nad= especies que detectan y obtienen su alimento nadando y/o buceando, Air= especies que detectan su alimento desde el aire y/o perchas, Sin= especies registradas a partir de sólo un individuo, Dou= especie registrada a partir de sólo dos individuos, Uni= especie registrada en sólo una muestra, Dup= especie registrada en sólo dos muestras.

	Familia	Especie	Nombre Vulgar	Res	Hab	Ali	SyD	UyD	N° ocurrencias por localidad (N= 240 muestras= 15 puntos x 16 muestreos)			
									A	B	C	D
1	Rheidae	<i>Rhea americana</i>	Ñandú	R	NoAc	Cam		Uni	1	0	0	0
2	Tinamidae	<i>Rhynchotus rufescens</i>	Martineta colorada	R	NoAc	Cam	Dou	Dup	1	1	0	0
3	Tinamidae	<i>Nothura maculosa</i>	Inambú común	R	NoAc	Cam	Sin	Uni	1	0	0	0
4	Anhimidae	<i>Chauna torquata</i>	Chajá	R	Ac	Cam			7	27	16	20
5	Anatidae	<i>Dendrocygna viduata</i>	Sirirí pampa	R	Ac	Nad			6	5	1	2
6	Anatidae	<i>Dendrocygna bicolor</i>	Sirirí colorado	R	Ac	Nad			0	1	11	0
7	Anatidae	<i>Dendrocygna autumnalis</i>	Sirirí vientre negro	R	Ac	Nad			1	1	0	1
8	Anatidae	<i>Coscoroba coscoroba</i>	Coscoroba	R	Ac	Nad			0	0	0	3
9	Anatidae	<i>Cairina moschata</i>	Pato criollo	R	Ac	Nad			0	1	0	2
10	Anatidae	<i>Calloneta leucophrys</i>	Pato de collar	R	Ac	Nad			3	0	0	4
11	Anatidae	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	Pato cutirí	R	Ac	Nad			49	35	43	71
12	Anatidae	<i>Anas cyanoptera</i>	Pato colorado	R	Ac	Nad		Dup	0	0	0	2

13	Anatidae	<i>Anas flavirostris</i>	Pato barcino	R	Ac	Nad			0	0	1	3
14	Anatidae	<i>Anas platalea</i>	Pato cuchara	R	Ac	Nad	Dup		0	1	0	1
15	Anatidae	<i>Anas versicolor</i>	Pato capuchino	R	Ac	Nad			6	8	28	35
16	Anatidae	<i>Netta peposaca</i>	Pato picazo	R	Ac	Nad			0	3	4	6
17	Podicipedidae	<i>Podiceps major</i>	Macá grande	R	Ac	Nad			0	0	11	0
18	Podicipedidae	<i>Podilymbus podiceps</i>	Macá pico grueso	R	Ac	Nad			0	1	4	6
19	Phoenicopteridae	<i>Phoenicopterus chilensis</i>	Flamenco austral	R	Ac	Cam	Uni		0	0	1	0
20	Ciconiidae	<i>Ciconia maguari</i>	Tuyango	R	Ac	Cam			18	15	19	35
21	Ciconiidae	<i>Mycteria americana</i>	Tuyuyú	R	Ac	Cam			6	2	8	14
22	Ciconiidae	<i>Jabiru mycteria</i>	Yabirú	R	Ac	Cam	Dou Dup		2	0	0	0
23	Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Biguá	R	Ac	Nad			41	28	42	30
24	Anhingidae	<i>Anhinga anhinga</i>	Anhinga	R	Ac	Nad	Sin Uni		1	0	0	0
25	Ardeidae	<i>Ardea alba</i>	Garza blanca	R	Ac	Cam			28	37	49	59
26	Ardeidae	<i>Ardea cocoi</i>	Garza mora	R	Ac	Cam			60	30	96	32
27	Ardeidae	<i>Butorides striata</i>	Garcita azulada	MAN	Ac	Cam			28	4	23	7
28	Ardeidae	<i>Egretta thula</i>	Garcita blanca	R	Ac	Cam			17	10	15	31
29	Ardeidae	<i>Ixobrychus involucris</i>	Mirasol común	MAN	Ac	Cam			0	0	3	0
30	Ardeidae	<i>Nycticorax nycticorax</i>	Garza bruja	R	Ac	Cam			3	0	6	0
31	Ardeidae	<i>Syrigma sibilatrix</i>	Chiflón	R	Ac	Cam			4	1	0	10
32	Ardeidae	<i>Tigrisoma lineatum</i>	Hocó Colorado	R	Ac	Cam			0	0	3	10
33	Ardeidae	<i>Bubulcus ibis</i>	Garcita bueyera	R	NoAc	Cam			1	1	1	0

34	Threskiornithidae	<i>Platalea ajaja</i>	Espatula rosada	R	Ac	Cam			9	7	0	10
35	Threskiornithidae	<i>Plegadis chihi</i>	Cuervillo de cañada	R	Ac	Cam			16	15	21	90
36	Threskiornithidae	<i>Phimosus infuscatus</i>	Cuervillo cara pelada	R	Ac	Cam			11	9	2	42
37	Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	Jote cabeza negra	R	NoAc	Air			7	9	0	0
38	Accipitridae	<i>Rupornis magnirostris</i>	Aguilucho común	R	NoAc	Air			12	4	1	3
39	Accipitridae	<i>Buteogallus meridionalis</i>	Aguilucho colorado	R	NoAc	Air			11	5	0	0
40	Accipitridae	<i>Buteogallus urubitinga</i>	Aguila negra	R	NoAc	Air			2	2	0	0
41	Accipitridae	<i>Busarellus nigricollis</i>	Aguilucho pampa	R	Ac	Air	Sin	Uni	1	0	0	0
42	Accipitridae	<i>Circus buffoni</i>	Gavilán planeador	R	NoAc	Air			6	3	0	0
43	Accipitridae	<i>Rosthramus sociabilis</i>	Caracolero	R	Ac	Air			21	17	38	61
44	Aramidae	<i>Aramus guarauna</i>	Carau	R	Ac	Cam			27	52	68	94
45	Rallidae	<i>Aramides ypecaha</i>	Ipacaá	R	Ac	Cam			6	35	10	20
46	Rallidae	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	Gallineta común	R	Ac	Cam			0	0	14	0
47	Rallidae	<i>Laterallus melanophaius</i>	Burrito común	R	Ac	Cam	Dou	Uni	0	1	0	0
48	Rallidae	<i>Gallinula galeata</i>	Pollona negra	R	Ac	Nad			0	0	11	5
49	Rallidae	<i>Gallinula melanops</i>	Pollona pintada	R	Ac	Nad			0	1	12	0
50	Rallidae	<i>Porphyrio martinicus</i>	Pollona azul	R	Ac	Cam			2	0	15	0
51	Rallidae	<i>Fulica armillata</i>	Gallareta ligas rojas	R	Ac	Nad	Dou	Dup	0	1	0	1
52	Rallidae	<i>Fulica rufifrons</i>	Gallareta escudete rojo	R	Ac	Nad	Sin	Uni	0	0	1	0
53	Charadriidae	<i>Vanellus chilensis</i>	Tero común	R	NoAc	Cam			97	70	51	138
54	Charadriidae	<i>Charadrius collaris</i>	Chorlito de collar	R	Ac	Cam			22	4	5	8

55	Charadriidae	<i>Pluvialis dominica</i>	Chorlo pampa	MN	Ac	Cam	Dou	Dup	0	1	1	0
56	Recurvirostridae	<i>Himantopus mexicanus</i>	Tero real	R	Ac	Cam			21	20	13	53
57	Scolopacidae	<i>Gallinago paraguaiae</i>	Becasina común	R	Ac	Cam			21	27	10	25
58	Scolopacidae	<i>Limosa haemastica</i>	Becasa de mar	MN	Ac	Cam	Dou	Dup	0	1	0	1
59	Scolopacidae	<i>Tringa flavipes</i>	Pitotoy chico	MN	Ac	Cam			16	3	6	37
60	Scolopacidae	<i>Tringa melanoleuca</i>	Pitotoy grande	MN	Ac	Cam			16	1	3	15
61	Scolopacidae	<i>Tringa solitaria</i>	Pitotoy solitario	MN	Ac	Cam			15	5	2	8
62	Scolopacidae	<i>Calidris fuscicollis</i>	Playerito rabadilla blanca	MN	Ac	Cam		Dup	1	0	0	1
63	Scolopacidae	<i>Calidris melanotos</i>	Playerito pectoral	MN	Ac	Cam			13	2	11	24
64	Scolopacidae	<i>Phalaropus tricolor</i>	Falaropo tricolor	MN	Ac	Cam			4	0	0	0
65	Jacanidae	<i>Jacana jacana</i>	Jacana	R	Ac	Cam			113	144	167	159
66	Rostratulidae	<i>Nycticryphes semicollaris</i>	Aguatero	R	Ac	Cam	Sin	Uni	0	1	0	0
67	Laridae	<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	Gaviota capucho gris	R	Ac	Air			0	0	11	4
68	Laridae	<i>Chroicocephalus cirrocephalus</i>	Gaviota capucho café	R	Ac	Air			0	0	11	6
69	Laridae	<i>Phaetusa simplex</i>	Atí	R	Ac	Air			26	11	24	11
70	Laridae	<i>Sternula superciliaris</i>	Gaviotín chico	R	Ac	Air			13	7	10	16
71	Columbidae	<i>Patagioenas maculosa</i>	Paloma manchada	R	NoAc	Cam	Dou	Uni	0	1	0	0
72	Columbidae	<i>Patagioenas picazuro</i>	Paloma picazuró	R	NoAc	Cam			3	5	4	20
73	Columbidae	<i>Columbina picui</i>	Torcacita común	R	NoAc	Cam			43	42	5	3
74	Columbidae	<i>Columbina talpacoti</i>	Torcacita colorada	R	NoAc	Cam			15	4	0	0
75	Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>	Yerutí común	R	NoAc	Cam			7	14	5	8

76	Columbidae	<i>Zenaida auriculata</i>	Torcaza	R	NoAc	Cam			24	7	17	17
77	Cuculidae	<i>Coccyzus melacoryphus</i>	Cuclillo canela	MAN	NoAc	Air			2	1	0	1
78	Cuculidae	<i>Crotophaga ani</i>	Anó chico	R	NoAc	Air			25	5	0	0
79	Cuculidae	<i>Guira guira</i>	Pirincho	R	NoAc	Air			23	17	5	10
80	Cuculidae	<i>Tapera naevia</i>	Crespín	MAN	NoAc	Air			3	3	1	0
81	Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>	Lechucita de las vizcacheras	R	NoAc	Air			16	0	0	0
82	Caprimulgidae	<i>Hydropsalis torquata</i>	Atajacaminos tijera	R	NoAc	Air			0	2	0	1
83	Trochilidae	<i>Heliomaster furcifer</i>	Picaflor de barbijo	R	NoAc	Air	Sin	Uni	0	1	0	0
84	Alcedinidae	<i>Megaceryle torquata</i>	Martín pescador grande	R	Ac	Air			6	11	4	15
85	Alcedinidae	<i>Chloroceryle amazona</i>	Martin pescador mediano	R	Ac	Air			9	7	1	9
86	Alcedinidae	<i>Chloroceryle americana</i>	Martin pescador chico	R	Ac	Air			3	5	1	7
87	Picidae	<i>Melanerpes cactorum</i>	Carpintero del cardón	R	NoAc	Air		Dup	0	2	0	0
88	Picidae	<i>Melanerpes candidus</i>	Carpintero blanco	R	NoAc	Air			3	1	0	1
89	Picidae	<i>Colaptes melanochloros</i>	Carpintero real	R	NoAc	Air			4	10	0	10
90	Picidae	<i>Colaptes campestris</i>	Carpintero campestre	R	NoAc	Air			3	1	0	0
91	Picidae	<i>Veniliornis mixtus</i>	Carpintero bataraz chico	R	NoAc	Air			2	2	0	1
92	Picidae	<i>Picumnus cirratus</i>	Carpinterito común	R	NoAc	Air	Dou	Dup	0	0	1	1
93	Falconidae	<i>Caracara plancus</i>	Carancho	R	NoAc	Air			54	60	82	91
94	Falconidae	<i>Milvago chimango</i>	Chimango	R	NoAc	Air			0	1	0	3
95	Psittacidae	<i>Myiopsitta monachus</i>	Cotorra	R	NoAc	Air			20	48	7	15

Apéndice II. Consideraciones estadísticas generales

Los supuestos estadísticos de los modelos fueron evaluados en primer término mediante las pruebas gráficas convencionales sobre los residuos (Quinn y Keough, 2002). De este modo, se utilizaron los siguientes gráficos: 1) residuos y residuos estandarizados en función de los valores ajustados mediante el modelo regresión, lo cual permite detectar problemas de heterocedasticidad así como otros problemas de ajustes relacionados con la presencia de patrones y valores alejados en los residuos; 2) gráfico Q-Q, método que permite poner a prueba si la distribución de probabilidad de los datos sigue la distribución teórica utilizada para poner a prueba la significancia estadísticas de las variables individuales y del modelo; 3) residuos en función de las variables explicativas del modelo, lo que permite detectar valores alejados particulares para la variable explicativa considerada así como no-linealidad en la relación (Quinn y Keough, 2002). Adicionalmente, se graficaron los histogramas de las variables respuesta y explicativas, de modo de evaluar la distribución de los datos (Zuur y col., 2009). Complementariamente a los diagnósticos gráficos se utilizaron en algunos casos pruebas analíticas para confirmar problemas de homocedasticidad (prueba de Levene) y/o normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov, prueba de Shapiro-Wilks, Quinn y Keough, 2002). 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 influencia los parámetros estadísticos de los modelos de regresión. En el caso de valores con distancias de Cook mayores a 0,5 se optó por realizar nuevos ajustes mediante otros métodos, incluir otras variables explicativas, transformar las variables y, en última instancia, excluir estos datos de los análisis (Zuur y col., 2009).

El factor de inflación de la varianza (VIF), implementado mediante el paquete *car* en el programa R (R core team, 2013), fue utilizado para evaluar la colinealidad de las variables en los modelos de regresión múltiple. La presencia de colinealidad entre las variables explicativas del modelo incrementa los errores estándares de las estimaciones de los coeficientes, pudiendo reducir la confiabilidad de los resultados (Quinn y Keough, 2002). Como regla general, las variables con un VIF mayor a tres fueron reemplazadas y/o eliminadas de los modelos (Zuur y col., 2009), considerando complementariamente diagramas de dispersión y coeficientes de correlación para evaluar la colinealidad entre pares de variables. Para reducir problemas de colinearidad, como aquellos resultantes de la inclusión de términos cuadráticos, se procedió a estandarizar las variables explicativas, restando a cada valor la media de la variable y dividiendo por su desvío estándar (Quinn y Keough, 2002). Adicionalmente, la estandarización de los coeficientes de regresión permite una comparación de los tamaños de efectos entre variables medidas en diferentes unidades (Quinn y Keough, 2002).

En el caso de los modelos lineales generalizados en los cuales se utilizó la distribución de Poisson o Binomial negativa, se comprobó adicionalmente que no existiera sobre-dispersión (i.e., la media de la distribución de los datos es mayor que la varianza) en el ajuste del modelo (Zuur y col., 2009). La presencia de sobre-dispersión en el modelo reduce los errores estándar de los coeficientes de la regresión, incrementando de este modo la probabilidades de cometer errores de Tipo I (i.e., rechazar la hipótesis nula cuando ésta es falsa, Quinn y Keough, 2002). Frente a la presencia de sobre-dispersión en los modelos de regresión basados en la distribución de Poisson se procedió a utilizar la distribución binomial negativa, lo que ocurrió al modelar la abundancia de aves por punto.

El ajuste de los modelos de regresión múltiple en función de cada uno de los índices de la estructura de los ensambles, fuere realizado mediante la implementación de modelos lineales generales (LM), en el caso de las variables continuas como los índices de diversidad, y de modelos lineales generalizados (GLM), en el caso de las variables de conteo (i.e., riqueza, abundancia). La presencia de medidas repetidas en los datos (i.e., los mismos puntos fueron muestreados 16 veces) fue considerada mediante la inclusión del factor aleatorio “Punto”, variable que identificó cada uno de los 60 puntos de conteo. De este modo, los modelos de regresión fueron mixtos (LMM o GLMM) puesto que consideraron tanto factores fijos como el factor aleatorio “Punto”.

La significancia estadística de los factores fijos fue puesta a prueba en base a comparaciones anidadas de los modelos utilizando el estadístico F en el caso de los modelos lineales generales (LM) y la razón de verosimilitud (LR) en el caso de los modelos lineales generalizados (GLM), los modelos lineales generales mixtos (LMM) y los modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Únicamente en el caso de los modelos de regresión mixta que incluyeron la abundancia como variable respuesta se utilizó la prueba de Wald debido a la imposibilidad de realizar comparaciones anidadas en modelos ajustados mediante cuasi-verosimilitud penalizada (PQL). En aquellos análisis en los que se realizó una simplificación del modelo de regresión global (i.e., modelos globales de los índices de estructura y especie-específicos en el que se incluyeron todas las variables explicativas consideradas), se utilizó una aproximación “paso a paso” y “hacia atrás”, calculando la significancia a través de la prueba de razón de verosimilitudes de cada una de las variables en el modelo, y eliminando en cada paso una variable por vez. Las variables eliminadas en cada paso fueron aquellas no significativas, para lo que se utilizó un nivel de significancia de 0,1 de modo de considerar también relaciones marginalmente significativas, y con el menor valor del estadístico Chi-cuadrado (Quinn & Keough 2002). Niveles de significancia mayores a 0,05 son frecuentemente recomendados debido a que éstos resultarán en una mayor cantidad de predictores en los modelos finales, reduciendo el riesgo de omitir variables importantes (Quinn & Keough 2002). En la eliminación “paso a paso” de las variables se consideró la jerarquía de los términos de la regresión, evaluando en

primer lugar la significancia de las interacciones y manteniendo en el modelo todas las variables simples que estuvieron presentes en las interacciones significativas.

Apéndice III. Variación de la riqueza de especies por punto en función de los ocho muestreos sucesivos en cada uno de los años (Año 1: 2011, Año2: 2012) y localidades (A, B, C y D) estudiadas. Se muestran medias \pm error estándar entre los puntos de conteo.

	Muestreo								MEDIA \pm EE
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Localidad A									
Año 1	3,2 \pm 0,5	5,9 \pm 0,7	6,9 \pm 0,5	6,4 \pm 0,9	3,5 \pm 0,5	4,8 \pm 0,6	7,4 \pm 0,9	3,9 \pm 0,5	5,3 \pm 0,3
Año 2	2,8 \pm 0,5	3,1 \pm 0,5	2,8 \pm 0,5	3,3 \pm 0,6	3,7 \pm 0,5	5,4 \pm 0,7	5,8 \pm 0,9	2,7 \pm 0,5	3,7 \pm 0,2
Media \pm ES	3 \pm 0,4	4,5 \pm 0,5	4,9 \pm 0,5	4,8 \pm 0,6	3,6 \pm 0,4	5,1 \pm 0,5	6,6 \pm 0,7	3,3 \pm 0,4	4,5 \pm 0,2
Localidad B									
Año 1	4,8 \pm 0,5	4 \pm 0,6	4,7 \pm 0,5	6,1 \pm 0,7	5,2 \pm 0,7	4,9 \pm 1,1	4,1 \pm 0,8	3,1 \pm 0,4	4,6 \pm 0,3
Año 2	2,9 \pm 0,7	3,7 \pm 0,6	3,9 \pm 0,5	4,1 \pm 0,4	2,7 \pm 0,3	2,8 \pm 0,4	2,5 \pm 0,5	2,3 \pm 0,4	3,1 \pm 0,2
Media \pm ES	3,8 \pm 0,5	3,8 \pm 0,4	4,3 \pm 0,4	5,1 \pm 0,4	4 \pm 0,4	3,8 \pm 0,6	3,3 \pm 0,5	2,7 \pm 0,3	3,9 \pm 0,2
Localidad C									
Año 1	3,5 \pm 0,3	3,7 \pm 0,3	5,3 \pm 0,4	4,5 \pm 0,5	6,1 \pm 0,8	4,9 \pm 0,8	7,5 \pm 0,7	4,5 \pm 0,7	5 \pm 0,2
Año 2	2,5 \pm 0,3	4,7 \pm 0,5	5,5 \pm 0,4	4,8 \pm 0,5	3,5 \pm 0,6	2,7 \pm 0,4	2,7 \pm 0,3	3,2 \pm 0,4	3,7 \pm 0,2
Media \pm ES	3 \pm 0,2	4,2 \pm 0,3	5,4 \pm 0,3	4,7 \pm 0,3	4,8 \pm 0,5	3,8 \pm 0,5	5,1 \pm 0,6	3,8 \pm 0,4	4,4 \pm 0,2
Localidad D									
Año 1	5,5 \pm 0,6	6,1 \pm 0,5	8,3 \pm 0,8	8,3 \pm 0,7	9,6 \pm 0,7	7,7 \pm 0,7	8,8 \pm 0,6	5,7 \pm 0,7	7,5 \pm 0,3
Año 2	5,9 \pm 0,5	4,6 \pm 0,4	5,5 \pm 0,7	6,1 \pm 0,5	5,1 \pm 0,6	3,6 \pm 0,7	5,1 \pm 0,7	4,6 \pm 0,8	5,2 \pm 0,2
Media \pm ES	5,7 \pm 0,4	5,4 \pm 0,4	6,9 \pm 0,6	7,2 \pm 0,5	7,4 \pm 0,6	6,2 \pm 0,6	7,4 \pm 0,6	5,3 \pm 0,5	6,4 \pm 0,2
MEDIA \pm ES	3,9 \pm 0,2	4,5 \pm 0,2	5,4 \pm 0,2	5,5 \pm 0,3	4,9 \pm 0,3	4,6 \pm 0,3	5,5 \pm 0,3	3,7 \pm 0,2	

Apéndice IV. Variación del número de individuos por punto en función de los ocho muestreos sucesivos en cada uno de los años (Año 1: 2011, Año2: 2012) y localidades (A, B, C y D) estudiadas. Se presentan medias \pm error estándar entre los puntos de conteo.

	Muestreo								MEDIA \pm EE
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Localidad A									
Año 1	12,1 \pm 6,1	19,7 \pm 4,9	37,7 \pm 6,5	20,3 \pm 4,4	5,9 \pm 1	9,4 \pm 1,4	11,6 \pm 1,5	46,1 \pm 31,3	20,4 \pm 4,2
Año 2	5,9 \pm 1,2	5,1 \pm 1	6,2 \pm 1,6	8,5 \pm 1,8	7,7 \pm 1,4	11,1 \pm 1,6	10,6 \pm 1,8	5,6 \pm 1,1	7,5 \pm 0,5
Media \pm ES	9 \pm 3,1	12,4 \pm 2,8	21,9 \pm 4,4	14,4 \pm 2,6	6,8 \pm 0,9	10,2 \pm 1,0	11,1 \pm 1,2	26,6 \pm 16,4	14,0 \pm 2,2
Localidad B									
Año 1	22 \pm 7,1	9,7 \pm 3,2	17,5 \pm 3,9	18,2 \pm 3,7	11,5 \pm 2,4	14,1 \pm 6,5	12,7 \pm 3,6	10 \pm 4,0	14,5 \pm 1,6
Año 2	7,9 \pm 2,6	11,9 \pm 4,4	9,7 \pm 2,1	10,8 \pm 2,8	5,9 \pm 1,1	5,4 \pm 1,1	6,2 \pm 1,8	3,4 \pm 0,7	7,7 \pm 0,9
Media \pm ES	14,9 \pm 3,9	10,8 \pm 2,7	13,6 \pm 2,3	14,5 \pm 2,4	8,7 \pm 1,4	9,8 \pm 3,3	9,6 \pm 2,1	6,8 \pm 2,1	11,1 \pm 0,9
Localidad C									
Año 1	15 \pm 2,8	8,1 \pm 1,5	17,3 \pm 3,3	17,3 \pm 4,4	24,3 \pm 7,0	13,3 \pm 3,1	14,1 \pm 2,2	8,6 \pm 1,5	14,7 \pm 1,3
Año 2	4,8 \pm 1,0	10,5 \pm 1,5	16,5 \pm 3,9	9,7 \pm 1,3	6 \pm 1,2	5,1 \pm 0,9	5,6 \pm 0,6	6,1 \pm 1,0	8,0 \pm 0,7
Media \pm ES	9,9 \pm 1,7	9,3 \pm 1,0	16,7 \pm 2,5	13,5 \pm 2,4	15,2 \pm 3,9	9,2 \pm 1,8	9,8 \pm 1,4	7,3 \pm 0,9	11,4 \pm 0,8
Localidad D									
Año 1	32,9 \pm 17,9	48,5 \pm 11,5	49,9 \pm 10,9	32,6 \pm 5,3	31,7 \pm 5,6	20,3 \pm 3,6	48,8 \pm 12,3	15,6 \pm 3,6	35,1 \pm 3,6
Año 2	22,9 \pm 4,5	19 \pm 4,8	20,7 \pm 4,3	14,9 \pm 2,0	15,2 \pm 2,5	6,2 \pm 1,3	18,2 \pm 3,4	15,1 \pm 5,3	17,1 \pm 1,4
Media \pm ES	27,9 \pm 9,1	33,7 \pm 6,7	35,3 \pm 6,4	23,8 \pm 3,2	23,5 \pm 3,4	15,0 \pm 2,7	37,3 \pm 8,3	15,4 \pm 2,9	26,8 \pm 2,1
MEDIA \pm ES	15,4 \pm 2,7	16,6 \pm 2,1	21,9 \pm 2,2	16,5 \pm 1,4	13,5 \pm 1,5	10,8 \pm 1,2	16,0 \pm 2,2	13,9 \pm 4,3	

Apéndice V. Variación del índice de diversidad de Shannon por punto en función de los ocho muestreos sucesivos en cada uno de los años (Año 1: 2011, Año2: 2012) y localidades (A, B, C y D) estudiadas. Se presentan medias \pm error estándar entre los puntos de conteo.

	Muestreo								MEDIA \pm EE
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Localidad A									
Año 1	2,7 \pm 0,3	4,4 \pm 0,4	4,4 \pm 0,5	4,5 \pm 0,6	3,2 \pm 0,5	4,1 \pm 0,5	6,5 \pm 0,8	3,1 \pm 0,4	4,1 \pm 0,3
Año 2	2,5 \pm 0,5	2,8 \pm 0,5	2,5 \pm 0,4	2,8 \pm 0,5	3,3 \pm 0,5	4,5 \pm 0,6	4,8 \pm 0,7	2,5 \pm 0,5	3,2 \pm 0,2
Media \pm ES	2,6 \pm 0,3	3,6 \pm 0,4	3,4 \pm 0,3	3,6 \pm 0,4	3,2 \pm 0,3	4,3 \pm 0,4	5,7 \pm 0,6	2,8 \pm 0,3	3,7 \pm 0,1
Localidad B									
Año 1	3,3 \pm 0,3	3,4 \pm 0,4	3,5 \pm 0,3	4,6 \pm 0,6	4,4 \pm 0,5	3,7 \pm 0,7	3,2 \pm 0,5	2,4 \pm 0,3	3,6 \pm 0,2
Año 2	2,5 \pm 0,6	2,9 \pm 0,4	3,3 \pm 0,4	3,5 \pm 0,3	2,4 \pm 0,3	2,6 \pm 0,3	2,4 \pm 0,4	2,2 \pm 0,3	2,7 \pm 0,1
Media \pm ES	2,9 \pm 0,3	3,2 \pm 0,3	3,4 \pm 0,3	4,1 \pm 0,3	3,4 \pm 0,4	3,2 \pm 0,4	2,8 \pm 0,3	2,3 \pm 0,2	3,2 \pm 0,1
Localidad C									
Año 1	2,6 \pm 0,2	3,2 \pm 0,2	4,2 \pm 0,4	3,5 \pm 0,4	4,6 \pm 0,5	4,0 \pm 0,6	6,2 \pm 0,5	3,9 \pm 0,5	4,0 \pm 0,2
Año 2	2,3 \pm 0,2	3,9 \pm 0,4	4,5 \pm 0,3	4,2 \pm 0,4	3,4 \pm 0,5	2,5 \pm 0,4	2,4 \pm 0,3	2,8 \pm 0,3	3,2 \pm 0,1
Media \pm ES	2,4 \pm 0,2	3,5 \pm 0,2	4,3 \pm 0,2	3,9 \pm 0,3	4 \pm 0,4	3,2 \pm 0,4	4,3 \pm 0,5	3,3 \pm 0,3	3,6 \pm 0,1
Localidad D									
Año 1	4,1 \pm 0,4	3,7 \pm 0,3	5,6 \pm 0,6	5,9 \pm 0,6	6,5 \pm 0,4	5,8 \pm 0,5	5,4 \pm 0,5	4,9 \pm 0,6	5,2 \pm 0,2
Año 2	4,1 \pm 0,3	3,2 \pm 0,2	4,2 \pm 0,5	4,9 \pm 0,4	4,1 \pm 0,4	3,2 \pm 0,4	4 \pm 0,6	3,6 \pm 0,5	4 \pm 0,2
Media \pm ES	4,1 \pm 0,2	3,5 \pm 0,2	4,9 \pm 0,4	5,4 \pm 0,4	5,3 \pm 0,4	4,8 \pm 0,4	4,9 \pm 0,4	4,4 \pm 0,4	4,7 \pm 0,1
MEDIA \pm ES	3 \pm 0,1	3,4 \pm 0,1	4 \pm 0,2	4,2 \pm 0,2	4 \pm 0,2	3,8 \pm 0,2	4,4 \pm 0,2	3,2 \pm 0,2	

Apéndice VI. Variación del índice de diversidad de Simpson por punto en función de los ocho muestreos sucesivos en cada uno de los años (Año 1: 2011, Año2: 2012) y localidades (A, B, C y D) estudiadas. Se presentan medias \pm error estándar entre los puntos de conteo.

	Muestreo								MEDIA \pm EE
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Localidad A									
Año 1	2,5 \pm 0,2	3,6 \pm 0,4	3,4 \pm 0,4	3,5 \pm 0,5	3,0 \pm 0,4	3,6 \pm 0,5	5,7 \pm 0,7	2,8 \pm 0,4	3,5 \pm 0,2
Año 2	2,3 \pm 0,4	2,8 \pm 0,4	2,4 \pm 0,3	2,7 \pm 0,4	3,1 \pm 0,4	3,9 \pm 0,5	4,1 \pm 0,6	2,5 \pm 0,4	3,0 \pm 0,2
Media \pm ES	2,4 \pm 0,2	3,2 \pm 0,3	2,9 \pm 0,3	3,1 \pm 0,3	3,0 \pm 0,3	3,8 \pm 0,3	4,9 \pm 0,5	2,7 \pm 0,3	3,2 \pm 0,1
Localidad B									
Año 1	2,8 \pm 0,3	3,1 \pm 0,4	3,0 \pm 0,3	3,8 \pm 0,6	3,9 \pm 0,5	3,2 \pm 0,6	2,8 \pm 0,3	2,2 \pm 0,3	3,1 \pm 0,1
Año 2	2,3 \pm 0,5	2,6 \pm 0,3	3 \pm 0,4	3,2 \pm 0,3	2,2 \pm 0,3	2,4 \pm 0,3	2,2 \pm 0,4	2,1 \pm 0,3	2,5 \pm 0,1
Media \pm ES	2,5 \pm 0,3	2,9 \pm 0,2	3,0 \pm 0,2	3,5 \pm 0,3	3,1 \pm 0,3	2,8 \pm 0,3	2,5 \pm 0,2	2,1 \pm 0,2	2,8 \pm 0,1
Localidad C									
Año 1	2,2 \pm 0,2	2,9 \pm 0,2	3,7 \pm 0,4	3,0 \pm 0,4	3,9 \pm 0,5	3,5 \pm 0,6	5,3 \pm 0,5	3,5 \pm 0,4	3,5 \pm 0,2
Año 2	2,1 \pm 0,2	3,4 \pm 0,3	3,8 \pm 0,3	3,8 \pm 0,4	3,2 \pm 0,5	2,3 \pm 0,4	2,3 \pm 0,3	2,5 \pm 0,3	2,9 \pm 0,1
Media \pm ES	2,2 \pm 0,1	3,1 \pm 0,2	3,7 \pm 0,2	3,4 \pm 0,3	3,5 \pm 0,3	2,9 \pm 0,3	3,8 \pm 0,4	3,0 \pm 0,3	3,2 \pm 0,1
Localidad D									
Año 1	3,5 \pm 0,3	3,0 \pm 0,3	4,5 \pm 0,5	4,9 \pm 0,6	5,0 \pm 0,4	4,7 \pm 0,4	4,2 \pm 0,5	4,5 \pm 0,5	4,3 \pm 0,2
Año 2	3,3 \pm 0,3	2,7 \pm 0,2	3,5 \pm 0,4	4,3 \pm 0,4	3,5 \pm 0,4	3,0 \pm 0,5	3,4 \pm 0,4	3,2 \pm 0,4	3,4 \pm 0,1
Media \pm ES	3,4 \pm 0,2	2,8 \pm 0,2	4,0 \pm 0,3	4,6 \pm 0,3	4,2 \pm 0,3	4,1 \pm 0,4	3,9 \pm 0,3	4,0 \pm 0,4	3,9 \pm 0,1
MEDIA \pm ES	2,6 \pm 0,1	3,0 \pm 0,1	3,4 \pm 0,1	3,6 \pm 0,2	3,5 \pm 0,2	3,3 \pm 0,2	3,8 \pm 0,2	2,9 \pm 0,1	

Apéndice VII. Variación de la equitatividad por punto en función de los ocho muestreos sucesivos en cada uno de los años (Año 1: 2011, Año2: 2012) y localidades (A, B, C y D) estudiadas. Se presentan medias \pm error estándar entre los puntos de conteo.

	Muestreo								MEDIA \pm EE
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Localidad A									
Año 1	0,9 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,6 \pm 0,04	0,8 \pm 0,05	0,9 \pm 0,02	0,9 \pm 0,03	0,9 \pm 0,02	0,8 \pm 0,06	0,8 \pm 0,02
Año 2	0,9 \pm 0,07	0,8 \pm 0,09	0,8 \pm 0,09	0,8 \pm 0,08	0,9 \pm 0,06	0,9 \pm 0,03	0,9 \pm 0,03	0,7 \pm 0,1	0,8 \pm 0,03
Media \pm ES	0,9 \pm 0,03	0,8 \pm 0,05	0,7 \pm 0,05	0,8 \pm 0,05	0,9 \pm 0,03	0,9 \pm 0,02	0,9 \pm 0,02	0,8 \pm 0,06	0,8 \pm 0,01
Localidad B									
Año 1	0,7 \pm 0,06	0,9 \pm 0,04	0,8 \pm 0,04	0,8 \pm 0,04	0,9 \pm 0,02	0,8 \pm 0,07	0,8 \pm 0,07	0,8 \pm 0,07	0,8 \pm 0,02
Año 2	0,7 \pm 0,1	0,9 \pm 0,04	0,9 \pm 0,03	0,9 \pm 0,03	0,9 \pm 0,03	0,9 \pm 0,07	0,8 \pm 0,09	0,9 \pm 0,07	0,8 \pm 0,02
Media \pm ES	0,7 \pm 0,06	0,9 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,9 \pm 0,02	0,8 \pm 0,05	0,8 \pm 0,06	0,8 \pm 0,05	0,8 \pm 0,01
Localidad C									
Año 1	0,8 \pm 0,03	0,9 \pm 0,03	0,8 \pm 0,04	0,8 \pm 0,05	0,8 \pm 0,05	0,9 \pm 0,04	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,06	0,8 \pm 0,02
Año 2	0,9 \pm 0,02	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,9 \pm 0,02	0,9 \pm 0,06	0,9 \pm 0,01	0,9 \pm 0,03	0,9 \pm 0,03	0,9 \pm 0,01
Media \pm ES	0,8 \pm 0,03	0,9 \pm 0,02	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,04	0,9 \pm 0,02	0,9 \pm 0,02	0,9 \pm 0,03	0,8 \pm 0,01
Localidad D									
Año 1	0,8 \pm 0,05	0,6 \pm 0,05	0,7 \pm 0,05	0,7 \pm 0,04	0,7 \pm 0,05	0,8 \pm 0,04	0,6 \pm 0,05	0,9 \pm 0,02	0,7 \pm 0,02
Año 2	0,7 \pm 0,04	0,7 \pm 0,04	0,8 \pm 0,04	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,9 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,05	0,8 \pm 0,01
Media \pm ES	0,7 \pm 0,03	0,7 \pm 0,04	0,7 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,8 \pm 0,03	0,7 \pm 0,04	0,9 \pm 0,02	0,8 \pm 0,01
MEDIA \pm ES	0,8 \pm 0,02	0,9 \pm 0,02	0,9 \pm 0,02	0,8 \pm 0,02					