

RELACION ENTRE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL Y EL PATRÓN DE DISTRIBUCION Y LA RIQUEZA DE AVES EN DOS UNIDADES DE PAISAJES DEL DELTA DEL PARANA, ARGENTINA

Karina De Stefano¹, Jorge A. Merler¹, Andrea L. Magnano², Analía S. Nanni², Patricia Kandus², & Rubén D. Quintana^{1,2,3}

¹Laboratorio de Ecología Regional, Dpto. de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Pabellón II, 4 Piso, Ciudad Universitaria, Intendente Güiraldes 2620, (C1428EHA) Buenos Aires, Argentina.

²Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3iA), Universidad Nacional de San Martín, Peatonal Belgrano 3563, (1650) San Martín, Prov. de Buenos Aires, Argentina.

³Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

E-mail: rubenq@ege.fcen.uba.ar

Abstract. – Relationship between environmental heterogeneity and birds distribution patterns and richness in two landscapes units of the Paraná River Delta, Argentine. – Different factors are involved in determining the diversity and abundance of bird communities. Habitat structure including both the vegetation physiognomy and its spatial variation has been recognized as a major factor in determining distribution and diversity of birds because it influences habitat selection processes and the availability of critical resources. In this context, the objective of this study was to analyze how environmental heterogeneity influences bird diversity in two landscape units located in the Paraná River Delta region. Bird censuses were conducted in order to estimate different community parameters. In addition, in the same census stations we estimated some variables of vegetation structure. Habitat heterogeneity variables were correlated with birds diversity. Differences in environmental variables between both studied landscapes were associated to different birds assemblages. The results show the importance of the spatial variation of the vegetation physiognomy in structuring bird communities in each of the studied areas. In each landscape unit, bird assemblages were differentiated with the considered environmental variables.

Resumen. – Los factores implicados en determinar la diversidad y la abundancia en las comunidades de aves son variados. Entre ellos, la estructura del hábitat, referida tanto a la fisonomía de la vegetación como a su variación espacial, ha sido reconocida como un factor de gran importancia en la determinación de la distribución y diversidad de aves por influir tanto en la selección de hábitat como en la disponibilidad de recursos críticos. En este contexto, el objetivo general de este estudio fue analizar la influencia de la heterogeneidad ambiental como condicionante de la diversidad de aves en dos unidades de paisaje de la región del Delta del Río Paraná. Se realizaron censos de aves a partir de los cuales se calcularon parámetros comunitarios. Se estimaron, además, variables relacionadas con la estructura de la vegetación. Se correlacionaron distintas medidas de heterogeneidad de la vegetación con la riqueza de especies de aves. Los resultados obtenidos muestran un patrón diferencial del ensamble de aves de cada unidad y esto se corresponde con lo observado en la vegetación a nivel fisonómico y de composición de especies. Las variables ambientales permitieron diferenciar los ensambles presentes en los distintos ambientes de cada unidad de paisaje. *Aceptado el 18 de abril de 2012.*

Key words: Wetlands, Paraná river delta, environmental heterogeneity, bird communities, landscape structure.

INTRODUCCIÓN

Los factores implicados en determinar la diversidad y la abundancia de las comunidades de aves son variados y se los podría clasificar en dos niveles que no son necesariamente independientes. El nivel geográfico incluye la biogeografía regional (y de esa forma la historia de los organismos), la configuración del paisaje y la estructura de las metapoblaciones. El nivel local considera las características ecológicas de los sitios de ocupación, incluidos los recursos alimenticios y los sitios de nidificación (Willson & Comet 1996, Poulsen 2002).

Como uno de los componentes más importantes de la diversidad de aves se puede mencionar a la heterogeneidad ambiental (MacArthur & MacArthur 1961), la cual está conformada no sólo por los distintos tipos de vegetación (fisonomía) sino también por su variación espacial (mosaico de parches) (Rusch *et al.* 2008, Vermaat *et al.* 2008). La fisonomía de la vegetación es un factor de gran importancia por la disponibilidad de recursos como alimento, sitios de nidificación y refugio contra depredadores (Wiens 1989, Turner *et al.* 2003) mientras que la variación espacial de la vegetación puede determinar diferencias de diversidad entre comunidades animales (Pianka 1966, Karr & Roth 1971, Laiolo 2002, Machtans & Latour 2003). Esta última puede ser considerada tanto en un plano vertical (variación en el número de estratos o heterogeneidad vertical) como en uno horizontal (variación en el número de parches o heterogeneidad horizontal) (Roth 1976).

Por otra parte, la consideración de distintas escalas de percepción es un punto central al encarar estudios de relación hábitat-aves ya que las poblaciones de aves que integran una comunidad no son estáticas sino que varían en espacio y tiempo a distintas escalas de resolución (Wiens 1981).

El presente estudio se basa en la premisa de que, ante una homogeneidad climática, la estructura del hábitat y el patrón de paisaje, serían los factores condicionantes de la diversidad de las especies de aves en una localidad determinada. Además, se esperaría que un incremento en la heterogeneidad ambiental se correlacione con un incremento en la riqueza de aves debido a una mayor oferta de nichos disponibles.

Este estudio se realiza en un área muy recorrida desde el punto de vista ornitológico, pero sobre la cual existe poca información publicada de los ensambles de aves que utilizan los ambientes representativos de la región del Delta del Río Paraná y su variación espacial (e.g., Krapovickas 1996, Aceñolaza *et al.* 2004, Ronchi *et al.* 2010, Magnano 2011). En particular, hasta el presente no existen antecedentes de este tipo de estudios para el área aquí seleccionada.

El presente trabajo contribuye al conocimiento sobre la relación entre las comunidades de aves y los hábitats presentes en dos unidades de paisaje de la región del Delta del Paraná. Por lo tanto, el objetivo fue analizar la influencia de la heterogeneidad ambiental (en términos de la estructura del hábitat) como condicionante de la diversidad de aves y comparar los atributos comunitarios entre ambientes similares presentes en las dos unidades de paisaje estudiadas.

ÁREA DE ESTUDIO

La región del delta del Paraná se extiende en la porción inferior de la cuenca del Plata a lo largo de aproximadamente 300 km, desde la ciudad de Diamante, Entre Ríos (32°5'S) hasta las cercanías de la ciudad de Buenos Aires (34°29'S), con una superficie aproximada de 17,000 km² (Bonfils 1962) (Fig. 1). Constituye un extenso macromosaico de

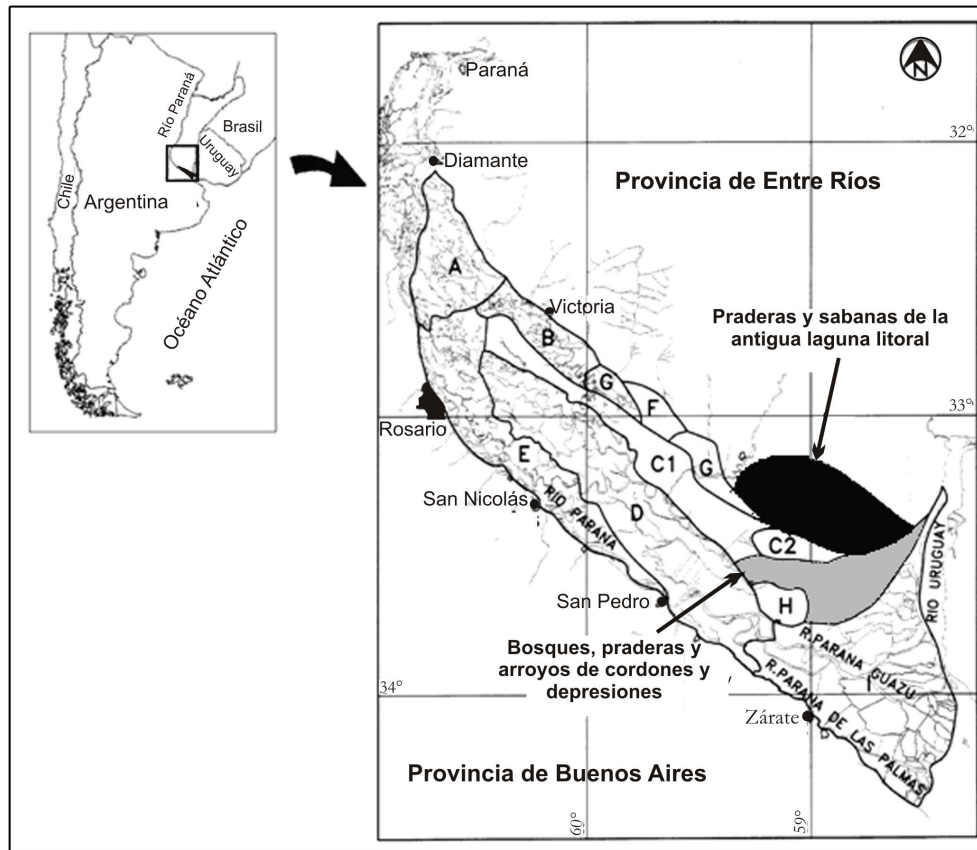


FIG. 1. Ubicación general del área de estudio en la región del Delta del Río Paraná, Argentina, detallando la localización de las dos unidades de paisaje consideradas en este trabajo (fuente: Malvárez 1997).

humedales dulceacuícolas de rasgos biogeográficos y ecológicos únicos dentro de la Argentina (Malvárez *et al.* 1999).

Según la clasificación de Köppen-Geiger (Strahler & Strahler 1992) la región se caracteriza por un tipo climático Cfa, que corresponde a un clima templado con lluvias durante todo el año y temperatura del mes más cálido superior a 22°C.

Malvárez (1997) subdividió en once unidades de paisaje, las cuales se caracterizan por su geomorfología y sus comunidades bióticas características. El presente trabajo se llevó a cabo en dos de estas unidades: praderas y sabanas de la antigua laguna litoral (PS) y

bosques, praderas y arroyos de cordones y depresiones (BP), localizadas ambas en la porción no insular del denominado Bajo Delta del Río Paraná (Kandus *et al.* 2006). Para cada unidad de paisaje se consideraron tres tipos de ambientes presentes en el gradiente topográfico: ambientes de alto, media loma y bajo. La unidad de paisaje PS presenta fisonomía de sabana o bosque abierto en los ambientes de alto, praderas de herbáceas graminiformes en los ambientes de media loma y los ambientes de bajo se encuentran caracterizados por dos tipos de fisonomía: praderas de hierbas graminiformes y praderas de herbáceas acuáticas, flotantes o sumergidas. En el caso de BP los

ambientes de alto presentan bosques abiertos o arbustales, praderas de herbáceas gramíneas o equisetoides en las zonas de la media loma y por extensos bañados en los ambientes de bajo.

MÉTODOS

En cada unidad de paisaje fueron reconocidos tres elementos esenciales que definen el patrón del paisaje y que se ordenan de acuerdo al gradiente topográfico local: ambientes de alto (bosques), de media loma (praderas) y de bajo (bañados). La identificación de los mismos se realizó a partir del análisis de material aerofotográfico (fotos aéreas en escala 1:20,000) con posterior corroboración a campo.

En cada uno de los ambientes se llevaron a cabo censos de aves en parches representativos, siguiendo el método de estaciones de muestreo con distancia ilimitada (Blondel *et al.* 1981). Este método se consideró adecuado para el presente estudio dado que todos los ambientes, incluidos los bosques, eran bastante abiertos. Por esta razón, la fisonomía de los mismos no fue en este caso un factor que podría generar diferencias en la detección de las aves, lo que no imposibilitó hacer una correcta comparación entre los mismos. El número de estaciones fue estandarizado en términos de un mismo esfuerzo de muestreo a fin de poder realizar comparaciones entre ambientes (James & Rathbun 1981) (Tabla 1) y cada parche fue muestreado una vez entre fines de noviembre y principios de diciembre de 1994. En cada estación las especies fueron registradas de forma visual y/o auditiva durante 10 min. Los muestreos fueron realizados entre las 07:00 h y las 10:00 h; para minimizar el error por contajes redundantes (registrar más de una vez al mismo individuo) se registró aproximadamente la posición y dirección de cada individuo en diagramas divididos en cuadrantes a lo largo de los ejes

cardinales (Zeller & Collazo 1995). Los avistajes se realizaron por observación directa, utilizando prismáticos (7x35 mm). La determinación de las especies se realizó utilizando las guías de Narosky & Yzurieta (1987) y de Straneck (1990).

Se confeccionaron histogramas de abundancia porcentual de las especies para cada ambiente en ambas unidades de paisaje en función del ranking decreciente de las mismas. James & Rathbun (1981) sugieren utilizar estos gráficos como índices de diversidad, examinando la abundancia relativa independientemente de la riqueza o densidad de especies. Para la comparación de ambientes similares entre ambas unidades de paisaje fueron consideradas solo aquellas especies que acumularon más del 50% de la abundancia total.

Por otra parte, en cada uno de los ambientes se llevaron a cabo muestreos de vegetación. En los ambientes de alto y media loma con presencia de leñosas se dispusieron parcelas al azar dentro de cada parche y en cada una de ellas se registró el número de estratos presentes y la cobertura de los mismos siguiendo la escala de cobertura-abundancia de Braun-Blanquet (1979). Para los estratos arbóreos se utilizaron parcelas de 20x20 m mientras que para los arbustivos y herbáceos la dimensión de las mismas fue de 5x5 m. Se registró también la altura de los estratos herbáceos y el porcentaje de suelo desnudo. Se aplicó el método de los cuartos (Mueller-Dombois & Elleberg 1974) extendiendo transectas al azar a lo largo de las cuales fueron dispuestos uniformemente los cuadrantes. En cada cuarto del cuadrante se ubicó el árbol y/o arbusto más cercano al punto central del cuadrante y se registró su altura y distancia al punto.

Para los ambientes de bajo se utilizaron parcelas de 5x5 m a fin de estimar la cobertura, abundancia y altura de la vegetación. En estos ambientes se incluyó también como variable el porcentaje de agua libre y la profun-

TABLA 1. Número de estaciones de muestreo por parche para las dos unidades de paisaje estudiadas. PS = praderas y sabanas de la antigua laguna litoral; BP = bosques, praderas y arroyos de cordones y depresiones. A = Alto; ML = Media Loma; B = Bajo. *El parche 7 de los altos de BP fue eliminado del análisis debido a que en el mismo fue registrada una única especie.

	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A8*	ML1	ML2	ML3	ML4	B1	B2	B3	B4	B5	B6
PS	4	2	2	6	3	3	-	3	8	14	-	3	5	4	3	3	2
BP	4	4	2	7	3	4	2	4	3	11	4	3	3	9	11	-	-

didad de la misma en los sitios anegados de forma permanente o semipermanente.

Para todos los parches se estimó además la altura efectiva, que representa la altura a la cuál la vegetación circundante oculta una tabla de 3 cm de ancho cuando es vista desde 2 m de distancia a 60 cm del suelo. A diferencia de la altura de los estratos, esta variable incorpora la estimación de la densidad, por lo cuál puede ser considerada para algunas especies como una medida de la proporción de sitios para nidificación o refugio contra predadores (Rotenberry & Wiens 1980, Bollinger 1995).

Los estratos a tener en cuenta en los distintos sitios muestreados se describen en la Tabla 2. Con el propósito de reconocer grupos de parches (en adelante denominados "sitios") en función de la riqueza de las especies de aves se realizó para cada unidad de paisaje un análisis de clasificación (cluster analysis). La matriz correspondiente a PS está constituida por 6 sitios de bosque, 3 de praderas y 6 de bajos x 65 especies totales de aves. La matriz correspondiente a BP está constituida por 7 sitios de bosque, 4 de praderas y 4 de bajos x 75 especies totales de aves. Se empleó la medida de distancia 1-Pearson r y el algoritmo de ligamiento promedio no ponderado UPGMA (Romesburg 1984). Los grupos de sitios fueron analizados en función de la constancia (presencia de la especie en los sitios) y de la abundancia relativa de especies.

Como medidas de la heterogeneidad ambiental se utilizó el índice de diversidad de altura del follaje (DAF; Willson 1974):

$DAF = -\sum p_i \times \ln p_i$, para la estimación de la heterogeneidad vertical y los coeficientes de variación de distancia (CVD; Corcuera & Butterfield 1999): $CVD = 100 \times (DE/X)$ para la estimación de la heterogeneidad horizontal. Esta última solo fue estimada en los ambientes con presencia de leñosas. Por último, se sumaron los porcentajes de cobertura de los diferentes estratos (SPC; Roth 1976) como una medida del volumen total de la vegetación. La asociación entre las distintas medidas de heterogeneidad ambiental y la riqueza de aves fue evaluada a través de un análisis de regresión múltiple por etapas para cada unidad de paisaje (Gail *et al.* 2007).

Con el objetivo de explorar el patrón de distribución de los sitios de ambas unidades de paisaje en función de las especies de aves se empleó un Análisis de Componentes Principales (ACP), utilizando como variable la presencia-ausencia de aves. Además, a fin de determinar aquellas variables relacionadas con la estructura del hábitat que afectan la distribución de las especies de aves se aplicó un Análisis de Redundancia (ARD). Para este análisis se eliminaron aquellas variables que eran redundantes en cuanto a la información que brindaban. Por lo tanto, las variables que se utilizaron para este último análisis fueron: la cobertura y la altura de los diferentes estratos, el porcentaje de suelo desnudo y de agua libre, la profundidad del agua, la altura efectiva y el índice de diversidad de altura del follaje.

TABLA 2. Descripción de los diferentes estratos considerados en los muestreos de vegetación. Se describe la forma de vida, la altura, la denominación y la sigla tal como figuran en el texto y en las figuras.

Forma de vida	Altura de estrato	Denominación	Sigla
Árboles	mayor a 5 m	Arbóreo alto	AA
Árboles	entre 2 y 5 m	Arbóreo bajo	AB
Arbustos + Renovales de árboles	arbustos de cualquier altura y árboles menores a 2 m	Arbustivo - renoval	AR
Hierbas	mayor a 2 m	Herbáceo 1	H1
Hierbas	entre 50 cm y 2 m	Herbáceo 2	H2
Hierbas	entre 20 y 50 cm	Herbáceo 3	H3
Hierbas	menor a 20 cm	Herbáceo 4	H4

RESULTADOS

La riqueza total de especies presentes en las dos unidades de paisaje estudiadas fue de 65 para PS y 75 para BP (Tabla 3). Por otra parte en los altos de PS 6 especies acumularon el 53% de la abundancia total, mientras que 2 y 3 especies acumularon un porcentaje del 53 y del 59% de la abundancia total para las medias lomas y los bajos, respectivamente. Por otra parte, en BS este porcentaje fue del 52, 61 y 64% para los altos, las medias lomas y los bajos, respectivamente, lo que corresponde a 6, 4 y 8 especies de aves. En PS al comparar entre los tres ambientes las especies más abundantes no se observaron aves en común. En BP, por el contrario, los tres ambientes comparten entre una y tres de las especies más abundantes (Figs 2a–b).

Al comparar los mismos tipos de ambientes entre las dos unidades de paisaje, se observa que las media lomas y los bajos comparten dos de sus especies más abundantes (*Sicalis luteola* y *Vanellus chilensis* para los sectores de media loma y *Gallinago paraguaiiae* y *Vanellus chilensis* para los bajos). Los altos, por otra parte, comparten solo una especie (*Troglodytes aedon*). Finalmente, los altos son muy similares en cuanto a la distribución de la abundancia de sus respectivas especies, mientras que en el caso de las media lomas y los

bajos dicha distribución es un poco más equitativa en BP que en PS (Figs 2a–b).

En el caso de PS, el análisis de clasificación agrupó los diferentes sitios correspondientes a los distintos ambientes, mientras que para BP esto no fue posible, ya que presentó, al nivel de corte estipulado, una mayor cantidad de grupos, tres de los cuales estuvieron conformados por un solo sitio.

El análisis de clasificación de los sitios de PS al nivel de corte de máxima distancia entre grupos sucesivos permite diferenciar tres grupos (I, II y III; Fig. 3). El grupo I reúne los censos de los sitios caracterizados por las especies *Melanerpes catcorum*, *Pseudoseisura lophotes*, *Lepidocolaptes angustirostris*, *Drymornis bridgesii*, *Zonotrichia capensis*, *Myiopsitta monachus*, *Serpophaga subcristata* y *Poliophtila dumicola* entre otras, correspondientes a los ambientes de alto. El grupo II presenta a *Gallinago paraguaiiae* y *Plegadis chibi* como especies muy abundantes y reúne los sitios de bajo con excepción del bajo 6 que se agrupa con las medias lomas. El grupo III caracterizado por una alta abundancia de *Vallenus chilensis* y *Anumbius annumbi* está formado por los sitios de media loma y el bajo antes mencionado.

El análisis de clasificación de los sitios de BP permite diferenciar cinco grupos al nivel de corte de máxima distancia entre grupos sucesivos (Fig. 3). El grupo I y el grupo IV

TABLA 3. Riqueza total de especies presentes por ambientes en las dos unidades de paisaje estudiadas. PS = praderas y sabanas de la antigua laguna litoral; BP = bosques, praderas y arroyos de cordones y depresiones.

	PS	BP
Alto	37	20
Media Loma	20	24
Bajo	27	46
Total	65	75

presentan un bajo número de especies e individuos y están formados solamente por el alto 1 y el bajo 4, respectivamente. El grupo II, caracterizado principalmente por las especies *Mimus triurus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Poliophtila dumicola*, *Sicalis flaveola* y *Agelaioides badius*, reúne los sitios de alto y media loma con excepción del alto 1 y la media loma 4. El grupo III presenta a *Vallenus chilensis* y *Molothrus bonaeriensis* como especies con alta abundancia y agrupa la media loma 4 y bajos 1 y 2. El grupo V presenta como especies más relevantes a *Chrysomus ruficapillus*, *Rolland rollandia*, *Channa torquata* y *Agelasticus thilius* y está formado únicamente por el bajo 3.

A partir de los dos primeros ejes extraídos del análisis de componentes principales se obtuvo el diagrama que se muestra en la Figura 4. Los autovalores del primer y segundo eje fueron 0,22 y 0,17 respectivamente y explicaron, en conjunto, el 33,9% del total de la varianza. Hacia el extremo positivo del primer eje se segregan los sitios de acuerdo a la presencia de *Plegadis chibi*, *Gallinago paraguayana*, *Chrysomus ruficapillus*, *Ardea alba*, *Amazonetta brasiliensis*, *Phimosus infuscatus*, *Vallenus chilensis* y *Channa torquata*, entre otras especies, las cuales caracterizan los ambientes de bajo de ambas unidades de paisaje y hacia el extremo negativo, los sitios que presentan las especies *Troglodytes aedon*, *Pyrocephalus rubinus*, *Lepidocolaptes angustirostris* y *Sicalis flaveola*, correspondientes a los ambientes de alto de

ambas unidades. Con respecto al eje 2, hacia el extremo positivo se disponen los sitios con presencia de *Zonotrichia capensis*, *Tyrannus melancholicus*, *Pseudoleistes virescens*, *Rostbramus sociabilis* y *Hymenops perspicillata* que caracterizan los tres ambientes correspondientes a BP y hacia el extremo negativo se dispone los sitios con presencia de *Anthus correndera*, *Ciconia maguari* y *Tringa* spp., especies características de la media loma de PS.

La secuencia de recambio de especies del primer eje de este análisis se corresponde con el gradiente ambiental y topográfico, diferenciando así, a través del patrón de distribución de las aves, los ambientes de alto, media loma y bajo. El segundo eje, en cambio, discrimina los ambientes de acuerdo a las unidades de paisaje.

En el caso del análisis de redundancia, los autovalores del primer y segundo eje fueron 0,17 y 0,09 respectivamente y explicaron en conjunto el 36,5% de la varianza total (Fig. 5). La varianza total resultó ser significativa (Monte Carlo $F = 1,912$; $P = 0,006$) mostrando una relación estrecha entre las especies y las variables ambientales consideradas. Hacia el extremo positivo del primer eje se segregan los sitios definidos por la cobertura y altura del estrato herbáceo mayor a 2 m (CH1 y AH1, respectivamente) y la cobertura del estrato herbáceo de entre 50 cm y 2 m de altura (CH2), variables que caracterizan los ambientes de bajo de BP, y hacia el extremo negativo los sitios definidos por las alturas del estrato arbóreo bajo, del estrato arbustivo y del estrato arbóreo alto y la cobertura de este último, lo que refuerza las características de los ambientes de alto de ambas unidades de paisaje. Para el segundo eje, hacia el extremo positivo se segregan los sitios que presentan como variables importantes la cobertura del estrato arbóreo bajo (CAB), la cobertura del estrato herbáceo de entre 20 y 50 cm de altura (CH3) y la altura efectiva (AEF), las cuales caracterizan los ambientes de los altos de BP,

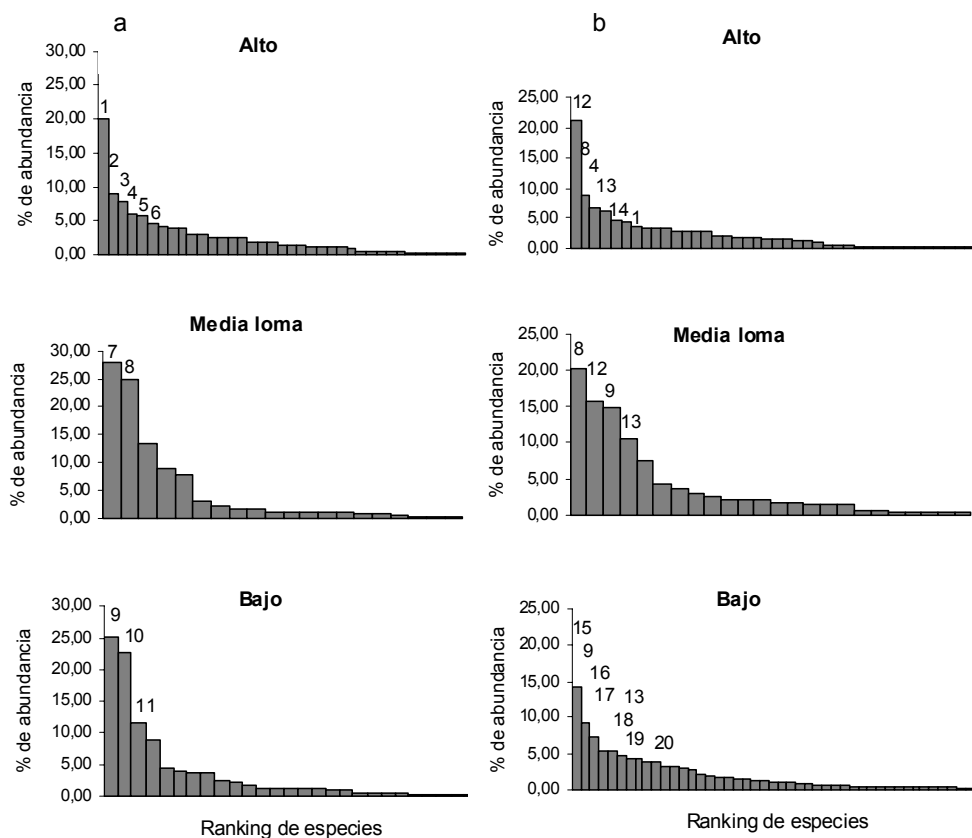


FIG. 2. Distribución de abundancia de las especies en función del ranking de las mismas en orden decreciente para los distintos ambientes que componen cada unidad de paisaje. Se citan los nombres de las especies más abundantes. 1 = FUR RUF; 2 = SIC FLA; 3 = MYO MON; 4 = TRO AED; 5 = PRO TAP; 6 = POL DUM; 7 = ANT COR; 8 = SIC LUT; 9 = VAN CHI; 10 = GAL PAR; 11 = TRI spp; 12 = ZON CAP; 13 = PSE VIR; 14 = PIT SUL; 15 = PLE CHI; 16 = MOL BON; 17 = AGE THI; 18 = GAL PAR; 19 = AMA BRA; 20 = HYM PER. Las especies pertenecientes a estos acrónimos se detallan en el Apéndice 1. a = Praderas y sabanas de la antigua laguna litoral; b = Bosques, praderas y arroyos de cordones y depresiones.

mientras que hacia el extremo negativo se segregan los sitios que presentan como variables de relevancia la cobertura y altura del estrato arbóreo alto (CAA y AAA, respectivamente) y la cobertura del estrato herbáceo menor a 20 cm de altura (CH4), las cuales discriminan a los ambientes de alto de PS.

Por último, el análisis de regresión múltiple por etapas, mostró en PS una variación de la riqueza de aves asociada solamente con la

variación de la diversidad de altura del follaje (DAF) ($R^2 = 0,36$; $P = 0,018$). Por el contrario, en BP ninguna variable ambiental resultó significativa con la riqueza de aves ($R^2 = 0,17$).

DISCUSIÓN

Los resultados alcanzados en el presente estudio muestran la importancia de la hetero-

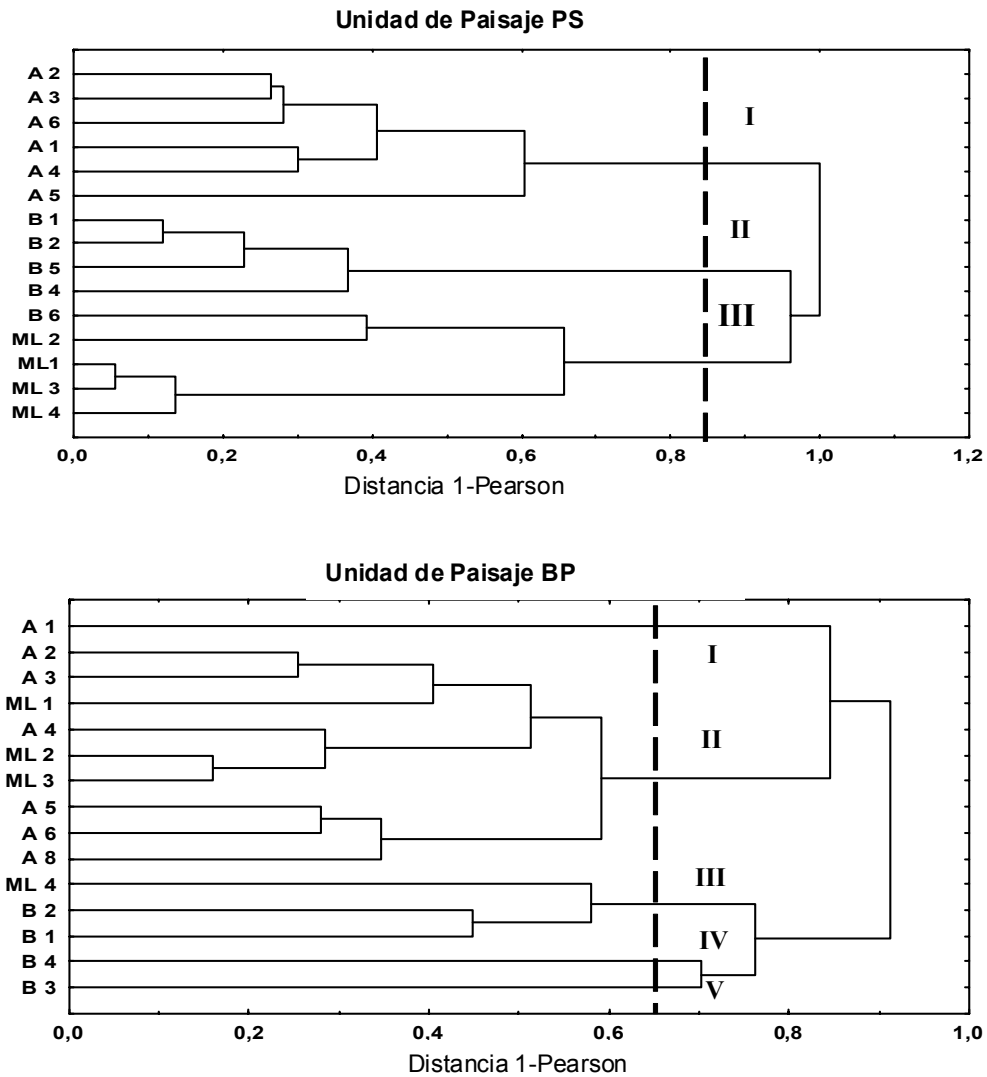


FIG. 3. Dendrogramas obtenidos a partir del análisis de clasificación que muestra el grado de similitud entre los sitios de los diferentes ambientes en función de la abundancia de las aves para las unidades de paisaje PS y BP. La línea punteada indica el punto de corte según el criterio de máxima distancia entre grupos sucesivos. Los grupos formados se señalan con números romanos. A = altos, ML = media loma, B = bajos.

genezidad del paisaje en la estructuración de las comunidades de aves en función de la fisonomía de la vegetación y su variación espacial en cada una de las áreas estudiadas.

Tanto los bosques de PS como los bajos de BP presentan una configuración espacial más heterogénea en relación con los otros ambientes del gradiente, lo cual se podría traducir en una mayor disponibilidad de nichos,

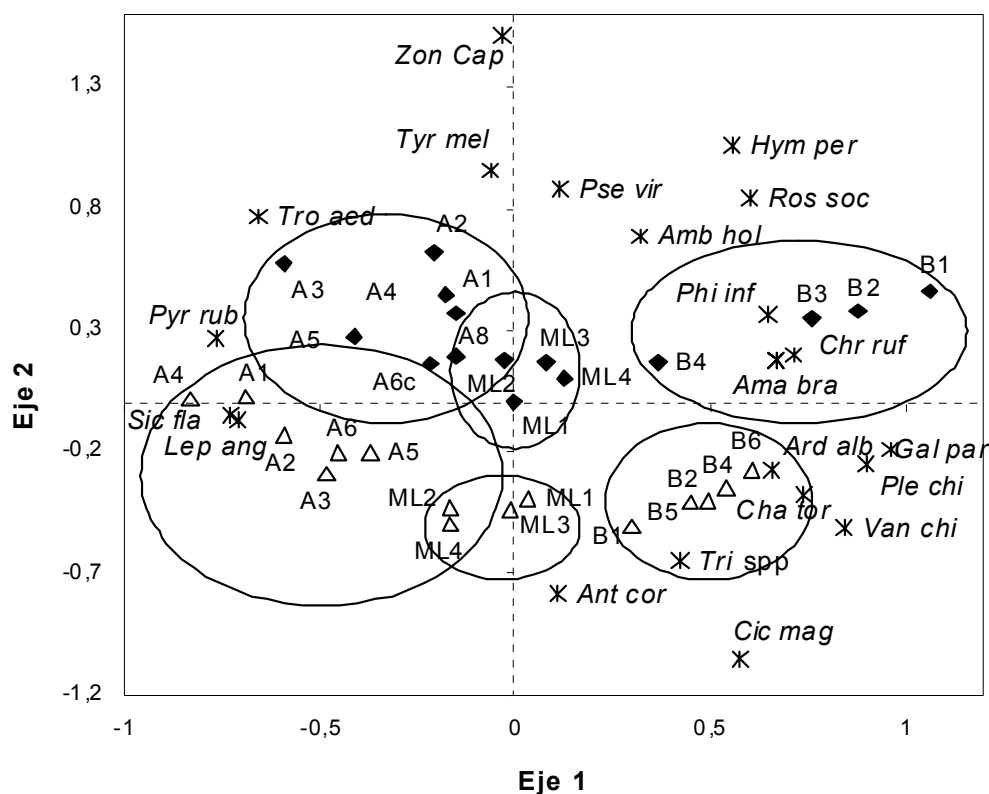


FIG. 4. Diagrama del análisis de componentes principales (ACP) usando como variable la presencia de las especies de aves. Las letras indican los sitios en función de su localización en el gradiente (A = altos, ML = media loma, B = bajos) mientras que los triángulos representan los sitios de PS y los rombos los sitios de BP. El acrónimo para cada especie de ave corresponde a las tres primeras letras de su epíteto genérico y específico mientras que su ubicación se indica con un asterisco. En el Apéndice 1 se detallan las especies con su correspondiente acrónimo.

por lo que soportarían una mayor riqueza específica de aves (Anjos *et al.* 1997). En ambos paisajes, los sectores de media loma registraron valores de riqueza más bajos. A pesar de esto, al menos para BS, este ambiente podría estar jugando un papel importante para el ensamble total de aves ya que presentó una mayor abundancia de las especies que comparte con los altos (salvo el caso de *S. luteola*) y con los bajos. Así, en este paisaje las zonas de media loma podrían presentar recursos críticos como alimento y refugio o consti-

tuir el ambiente óptimo para las mismas. En PS la relevancia de la media loma en cuanto a las abundancias de las especies presentes estaría compartida con los bajos a pesar de que su riqueza de especies fue considerablemente menor respecto a los altos.

Los ambientes de PS estuvieron caracterizados por diferentes conjuntos de especies. Esta marcada “compartimentalización” se corresponde con el patrón de zonación observado en la vegetación, no sólo a nivel fisonómico sino también a nivel de la

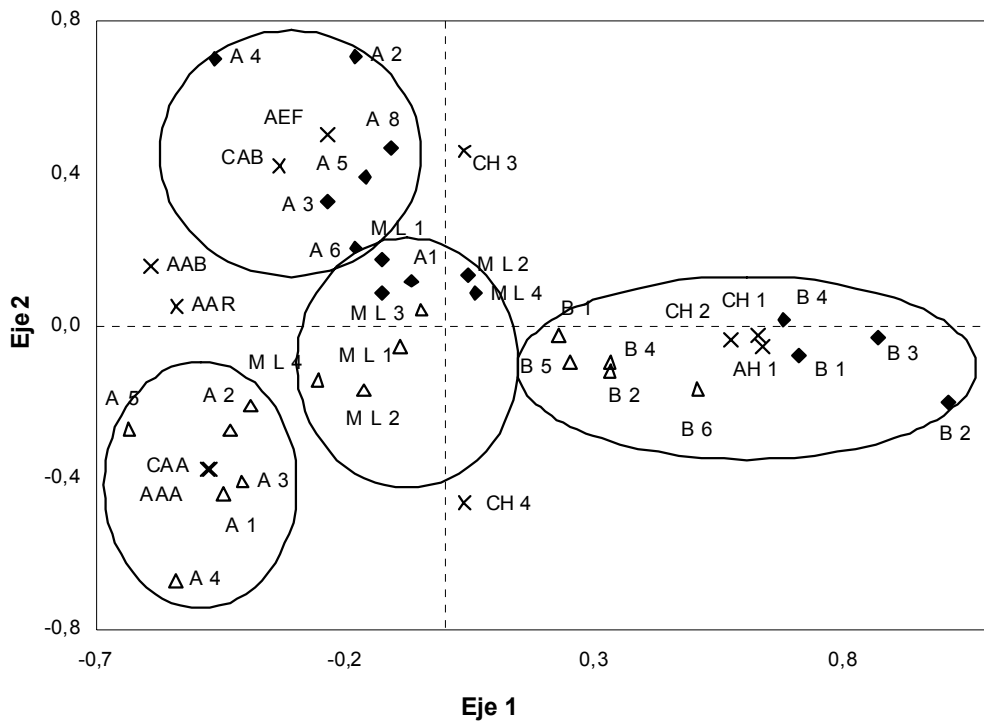


FIG. 5. Diagrama del análisis de redundancia (ARD) usando como variable la presencia de las especies de aves. Las letras indican los sitios en función de su localización en el gradiente (A = altos, ML = media loma, B = bajos) mientras que los triángulos representan los sitios de PS y los rombos los sitios de BP. El acrónimo para cada especie de ave corresponde a las tres primeras letras de su epíteto genérico y específico mientras que su ubicación se indica con un asterisco. En el Apéndice 1 se detallan las especies con su correspondiente acrónimo. Las siglas correspondientes a las variables ambientales se detallan en la Tabla 2.

composición específica de las comunidades (Malvárez 1997). Contrariamente, en BP, no fue posible discriminar los sitios, en función de la composición de aves. De acuerdo a los resultados de De Stefano (2002), esto podría explicarse por el alto número de especies generalistas presentes en esta unidad de paisaje, aunque los bajos de la misma también presentaron un número importante de especies especialistas relacionada con la elevada heterogeneidad interna presente en estos ambientes. Este patrón también fue observado en cuanto a la composición de la vegetación en los ambientes de esta unidad de paisaje. Malvárez (1997) señala que, a diferen-

cia de PS, la dinámica hídrica de esta área determina la ausencia de una marcada zonación con límites abruptos entre los ambientes.

El patrón de recambio en la composición de especies, por otra parte, puede asociarse al patrón ambiental y topográfico, lo cual podría estar indicando que la variación gradual de las variables ambientales consideradas a lo largo del gradiente sería lo suficientemente importante como para ser percibido por las aves.

Las variables utilizadas para caracterizar cada ambiente permitieron explicar las diferencias en la composición de aves entre los diferentes tipos de ambientes dentro de cada unidad de paisaje. Las variables que más influ-

yeron en dicha diferenciación fueron aquellas relacionadas con la cobertura y la altura de los diferentes estratos. Muchos estudios (e.g., Marone 1991, Cueto & López de Casenave 1999, Hobson & Bayne 2000, Laiolo 2002, Shochat *et al.* 2002, Machtans & Latour 2003, Sallabanks *et al.* 2006) han descripto una clara y fuerte asociación entre la distribución de las aves y algunos aspectos de la estructura de la vegetación, particularmente a la escala que incluye un rango de diferentes hábitats. Al reducir la escala, sin embargo, esta asociación comenzaría a disminuir y otros factores serían los que comienzan a afectar los patrones de distribución de las aves (Estades 1997).

Las diferencias en la composición de aves entre los sectores de media loma y los bajos de ambos paisajes no pudieron ser explicadas a través de las variables medidas. Las explicaciones a dichas diferencias podrían deberse tanto a factores que actúen a escala local y no han sido considerados en este trabajo (e.g., composición florística, recursos alimenticios disponibles, interacciones entre las especies), como a factores que actúen a una escala diferente a la analizada (Wiens 1981). Contrariamente, las diferencias entre las comunidades de aves presentes en los ambientes de alto de las dos unidades pudieron ser explicadas a partir de las diferencias en la altura y la cobertura de los estratos arbóreos y herbáceos.

El DAF predijo la riqueza de aves para el gradiente ambiental observado en PS pero no en BP. Esto se relacionaría con las diferencias en la estructura de los ambientes de bosque ubicados en los altos ya que el observado en PS presenta una mayor complejidad estructural que incluye una mayor estratificación y cobertura de las especies leñosas respecto al bosque de BP, que se caracteriza por ser un bosque abierto de un solo estrato y con un sotobosque preponderantemente compuesto por herbáceas de bajo porte. Este resultado es coincidente con lo planteado por otros autores (e.g., Willson 1974, Estades 1997). Roth

(1976) sugiere que este hecho resulta coherente ya que los estratos verticales tienen un efecto “grosero” sobre la riqueza y que diferencias sutiles entre ambientes similares, como los que se observan en los altos y medias lomas de BP, se deberían a diferencias sutiles en la estructura del hábitat, a las cuales el DAF es insensible. Por otra parte, el CVD no predijo asociación en los parches de alto y media loma arbustiva. Esta falta de asociación podría estar relacionada con las limitaciones que presenta este índice ya que el mismo parecería predecir la diversidad de las aves solo si se considera la misma forma de vida para las distintas áreas comparadas (Roth 1976).

En las áreas aquí estudiadas la medición explícita de la estructura del paisaje podría brindar información relevante para la comprensión de la dinámica de los ensambles de aves en cada unidad, contemplando no sólo la abundancia relativa de los ambientes dentro de cada paisaje sino también la configuración y disposición espacial de los mismos. Junto con las características estructurales de los ambientes, la estructura del paisaje ha sido reconocida como un factor importante que afecta no sólo la diversidad sino también la densidad de las comunidades de aves (e.g., Pearson 1993, Calvo & Black 1998, Borges & Carvalhaes 2000, Major *et al.* 2001, Horlent *et al.* 2003, Dardanelli *et al.* 2006, Martín *et al.* 2006, Giraudo *et al.* 2008).

Para finalizar, y en el marco de establecer criterios para el manejo de ambos paisajes con un objetivo de conservación, el patrón altamente “compartimentalizado” que se observa en PS nos sugiere que será importante mantener en la zona una muestra representativa de cada ambiente para la conservación de la avifauna allí presente. En el caso BP dado que se observa una tendencia a la presencia de especies generalistas y estas son en su mayoría cosmopolitas se necesitaría un análisis más detallado de las especies exclusivas para poder

definir los lineamientos más adecuados en la conservación de las comunidades presentes en esta unidad.

AGRADECIMIENTOS

Al Sr. Ambrosio Lozano Aguiar, por permitirnos realizar los trabajos de campo en sus propiedades. Un agradecimiento especial a A. Casaburi por su valiosa colaboración. Este trabajo fue realizado con el financiamiento de los subsidios otorgados a los proyectos de investigación, JX-34 y JX-69 del programa UBACyT de la Universidad de Buenos Aires y PICT Bicentenario 2227 de la Agencia de Programación Científica y Tecnológica.

REFERENCIAS

- Aceñolaza, P. G., H. E. Povedano, A. S. Manzano, J. D. Muñoz, J. I. Areta, & A. L. Ronchi Virgolini. 2004. Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta. *Misc.* 12: 169–184.
- Anjos, L. dos, K.-L. Schuchmann, & R. Berndt. 1997. Avifaunal composition, species richness, and status in the Tibagi river basin, Paraná state, southern Brasil. *Ornitol. Neotrop.* 8: 145–173.
- Blondel, D. N., C. Ferry, & B. Frochot. 1981. Point count with unlimited distance. *Stud. Avian Biol.* 6: 414–420.
- Bollinger, E. K. 1995. Successional changes and habitat selection in hayfield bird communities. *Auk* 112: 720–730.
- Bonfils, C. G. 1962. Los suelos del Delta del río Paraná. Factores generadores, clasificación y uso. *Rev. Invest. Agric.* 16: 257–370.
- Borges, S. H., & A. Carvalhaes. 2000. Bird species of black water inundation forests in the Jaú National Park (Amazonas state, Brazil): their contribution to regional species richness. *Biodivers. Conserv.* 9: 201–214.
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología: bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Ediciones Blume, Madrid, España.
- Calvo, M. L., & J. Black. 1998. Bird diversity and abundance on two different shade coffee plantations in Guatemala. *Bird Conserv. Int.* 8: 297–308.
- Corcuera, P., & J. E. L. Butterfield. 1999. Bird communities of dry forests and oak woodland of western Mexico. *Ibis* 141: 240–255.
- Cueto, V. R., & J. Lopez de Casenave. 1999. Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *J. Biogeogr.* 26: 487–492.
- Dardanelli, S., M. L. Nores, & M. Nores. 2006. Minimum area requirements of breeding birds in fragmented woodland of Central Argentina. *Divers. Distrib.* 12: 687–693.
- De Stefano, K. 2002. Relación entre la heterogeneidad ambiental y la diversidad de aves en dos patrones de paisaje del Delta del Río Paraná. Tesis de licenciatura, Univ. Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Estades, C. F. 1997. Bird-habitat relationships in a vegetational gradient in the Andes of Central Chile. *Condor* 99: 719–727.
- Gail, M., K. Krickeberg, J. Samet, A. Tsiatis, & W. Wong. 2007. *Statistics for biology and health*. Springer, New York, New York, USA.
- Giraud, A. R., S. D. Matteucci, J. Alonso, J. Herrera, & R. R. Abramson. 2008. Comparing bird assemblages in large and small fragments of the Atlantic Forest hotspots. *Biodivers. Conserv.* 17: 1251–1265.
- Hobson, K. A., & E. Bayne. 2000. Breeding bird communities in boreal forest of western Canada: Consequences of “unmixing” the mixedwoods. *Condor* 102: 759–769.
- Horlent, N., M. C. Juárez, & M. Arturi. 2003. Incidencia de la estructura del paisaje sobre la composición de especies de aves de los talaes del noreste de la provincia de Buenos Aires. *Ecol. Austral* 13: 173–182.
- James, F. C., & S. Rathbun. 1981. Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *Auk* 98: 785–800.
- Kandus, P., R. D. Quintana, & R. F. Bó. 2006. Patrones de paisaje y biodiversidad del Bajo Delta del Río Paraná. Mapa de ambientes. Ediciones Pablo Casamajor, Buenos Aires, Argentina.
- Karr, J. R., & R. R. Roth. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *Am. Nat.* 105: 423–435.

- Krapovickas, S. F. 1996. Comunidades de aves en el Delta del Paraná: parámetros ecológicos comparativos entre pajonales palustres y forestaciones comerciales. Tesis de licenciatura, Univ. Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Laiolo, P. 2002. Effects of habitat structure, floral composition and diversity on a forest bird community in north-western Italy. *Folia Zool.* 51: 121–128.
- MacArthur, R. H., & J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- Machtans, C. S., & P. B. Latour. 2003. Boreal forest songbird communities of the Liard Valley, northwest territories, Canada. *Condor* 105: 27–44.
- Magnano, A. L. 2011. Cambios mensuales de las comunidades de aves en sistemas productivos del Bajo Delta Bonaerense. Tesis de licenciatura, Univ. Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Major, R. E., F. J. Christie, & G. Gowing. 2001. Influence of remnant and landscape attributes on Australian woodland bird communities. *Biol. Conserv.* 102: 47–66.
- Malvárez, A. I. 1997. Las comunidades vegetales del Delta del río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje. Tesis doctoral, Univ. Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Malvárez, A. I., M. Boivin, & A. Rosato. 1999. Biodiversidad, uso de los recursos naturales y cambios en las islas de Delta Medio del río Paraná. Dto. Victoria, Provincia de Entre Ríos, Argentina. Pp. 257–290 *en* Matteucci, S. D., O. T. Solbrig, J. Morello, & G. Halfiter (eds). Biodiversidad y uso de la tierra. Conceptos y ejemplos de Latinoamérica. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina.
- Marone, L. 1991. Habitat features affecting bird spatial distribution in the Monte Desert, Argentina. *Ecol. Austral* 1: 77–86.
- Martin, T. G., S. McIntyre, C. P. Catterall, & I. L. P. Possingham. 2006. Is landscape context important for riparian conservation? Birds in grassy woodland. *Biol. Conserv.* 127: 201–214.
- Mueller-Dombois, D., & H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.
- Narosky, T., & D. Yzurrieta. 2003. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Vázquez Mazzini, Buenos Aires, Argentina.
- Pearson, S. M. 1993. The spatial extent and relative influence of landscape-level factors on wintering birds populations. *Landscape Ecol.* 8: 3–18.
- Pianka, E. R. 1966. Convexity, desert lizards and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055–1059.
- Poulsen, B. O. 2002. Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables important to birds and their conservation. *Biodivers. Conserv.* 11: 1551–1566.
- Romesburg, H. C. 1984. Cluster analysis for researchers. Lifetime Learning Publications, Belmont, California, USA.
- Ronchi-Virgolini A. L., R. E. Lorenzón, A. H. Beltzer, & J. M. Alonso. 2010. Ensamblajes de aves del Parque Nacional Pre-delta (Entre Ríos, Argentina): análisis de la importancia ornitológica de distintas unidades ambientales. *Hornero* 25: 27–40.
- Rotenberry, J. T., & J. A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate approach. *Ecology* 61: 1128–1250.
- Roth, R. R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773–782.
- Rusch, V., A. Vila, & B. Marquéz. 2008. Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos. Forestaciones del Noroeste de la Patagonia. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Bariloche, Argentina.
- Sallabanks, R., J. B. Haufler, & C. A. Mehl. 2006. Influence of forest vegetation structure on avian community composition in west-central Idaho. *Wildl. Soc. Bull.* 34: 1079–1093.
- Shochat, E., Z. Abramsky, B. Pinshow, & M. E. A. Whitehouse. 2002. Density dependent habitat selection in migratory passerines during stop-over: what causes the deviation from IFD? *Evol. Ecol.* 16: 469–488.
- Strahler, A. N., & A. H. Strahler. 1992. Modern physical geography. John Wiley & Sons, New York, New York, USA.
- Straneck, R. 1990. Canto de las aves de los esteros y palmares. L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.
- Turner, M. G., S. M. Pearson, P. Bolstad, & D. N. Wear. 2003. Effects of land-cover change on spatial pattern of forest communities in the

- Southern Appalachian Mountains (USA). *Landscape Ecol.* 18: 449–464.
- Vermaat, J. E., N. Vigneau, & N. Omtzigt. 2008. Viability of meta-populations of wetland birds in a fragmented landscape: testing the key-patch approach. *Biodivers. Conserv.* 17: 2263–2273.
- Wiens, J. A. 1981. Scale problems in avian censusing. *Stud. Avian Biol.* 6: 513–521.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities. Volume 1: Foundations and patterns.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017–1029.
- Willson, M. F., & T. A. Comet. 1996. Bird community of northern forest: ecological correlates of diversity and abundance in the understory. *Condor* 98: 350–368.
- Zeller, N. S., & J. A. Collazo. 1995. Abundance and distribution of wintering passerines in bottomland hardwood forests in North Carolina. *Wilson Bull.* 107: 698–708.

APÉNDICE 1. Nombre y acrónimos de las especies de aves registradas en las dos unidades de paisaje estudiadas de la región del Delta del Río Paraná. Los acrónimos aquí presentados son los que aparecen en las Figuras 2 y 4.

Nombre científico	Acrónimo	Nombre científico	Acrónimo
<i>Rhea americana</i>	RHE AME	<i>Rollandia rolland</i>	ROL ROL
<i>Ardea alba</i>	ARD ALB	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	PHA BRA
<i>Ardea cocoi</i>	ARD COC	<i>Egretta thula</i>	EGR THU
<i>Butorides striata</i>	BUT STR	<i>Nycticorax nycticorax</i>	NYC NYC
<i>Ciconia maguari</i>	CIC MAG	<i>Syrigma sibilatrix</i>	SYR SIB
<i>Phimosus infuscatus</i>	PHI INF	<i>Mycteria americana</i>	MYC AME
<i>Platalea ajaja</i>	PLA AJA	<i>Plegadis chibi</i>	PLE CHI
<i>Amazonetta brasiliensis</i>	AMA BRA	<i>Chauna torquata</i>	CHA TOR
<i>Anas versicolor</i>	ANA VER	<i>Netta peposaca</i>	NET PEP
<i>Caracara plancus</i>	CAR PLA	<i>Buteogallus meridionalis</i>	BUT MER
<i>Milvago chimango</i>	MIL CHI	<i>Rostrhamus sociabilis</i>	ROS SOC
<i>Aramides ypecaha</i>	ARA YPE	<i>Aramus guarana</i>	ARA GUA
<i>Fulica leucoptera</i>	FUL LEU	<i>Gallinula chloropus</i>	GAL CHL
<i>Jacana jacana</i>	JAC JAC	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	PAR SAN
<i>Vanellus chilensis</i>	VAN CHI	<i>Gallinago paraguaiiae</i>	GAL PAR
<i>Tringa spp.</i>	TRI SPP	<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	CHR MAC
<i>Columbina picui</i>	COL PIC	<i>Zenaida auriculata</i>	ZEN AUR
<i>Patagioenas maculosa</i>	PAT MAC	<i>Myiopsitta monachus</i>	MYO MON
<i>Guira guira</i>	GUI GUI	<i>Chordeiles minor</i>	CHO MIN
<i>Colaptes melanochloros</i>	COL MEL	<i>Veniliornis mixtus</i>	VEN MIX
<i>Melanerpes cactorum</i>	MEL CAC	<i>Leptasthenura platensis</i>	LEP PLA
<i>Certhiaxis cinnamomeus</i>	CER CIN	<i>Pheocryptes melanops</i>	PHL MEL
<i>Coryphistera alaudina</i>	COR ALA	<i>Pseudoseisura lophotes</i>	PSE LOP
<i>Coryphistera pyrrhobia</i>	COR PYR	<i>Schoeniophylax phryganophilus</i>	SCH PHR
<i>Drymornis bridgesii</i>	DRY BRI	<i>Synallaxis albescens</i>	SYN ALB
<i>Furnarius rufus</i>	FUR RUF	<i>Synallaxis frontalis</i>	SYN FRO
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	LEP ANG	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	PYR RUB
<i>Turdus rufiventris</i>	TUR RUF	<i>Satrapa icterophrys</i>	SAT ICT
<i>Fluvicola albiventer</i>	FLU PIC	<i>Serpophaga nigricans</i>	SEP NIG
<i>Hymenops perspicillatus</i>	HYM PER	<i>Serpophaga subcristata</i>	SER SUB

APÉNDICE 1. Continuación.

Nombre científico	Acrónimo	Nombre científico	Acrónimo
<i>Myiarchus swainsoni</i>	MYA SWA	<i>Suiriri suiriri</i>	SUI SUI
<i>Myiophobus fasciatus</i>	MYO FAS	<i>Tyrannus melancholicus</i>	TYR MEL
<i>Pachyrhamphus polychopterus</i>	PAC POL	<i>Tyrannus savana</i>	TYR SAV
<i>Pitangus sulphuratus</i>	PIT SUL	<i>Xolmis irupero</i>	XOL IRU
<i>Xenopsaris albinucha</i>	XEN ALB	<i>Hirundo rustica</i>	HIR RUS
<i>Pseudocolopteryx flaviventris</i>	PSE FLA	<i>Progne tapera</i>	PRO TAP
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	TAC LEU	<i>Mimus triurus</i>	MIM TRI
<i>Troglodytes aedon</i>	TRO AED	<i>Anthus correndera</i>	ANT COR
<i>Turdus rufiventris</i>	TUR RUF	<i>Anumbius annumbi</i>	ANU ANN
<i>Paroaria coronata</i>	PAR COR	<i>Thraupis bonariensis</i>	THR BON
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	GEO AEQ	<i>Sicalis luteola</i>	SIC LUT
<i>Embernagra platensis</i>	EMB PLA	<i>Sicalis flaveola</i>	SIC FLA
<i>Gubernatrix cristata</i>	GUB CRI	<i>Sporophila caerulea</i>	SPO CAE
<i>Poospiza nigrorufa</i>	POO NIG	<i>Zonotrichia capensis</i>	ZON CAP
<i>Saltator coerulescens</i>	SAL COE	<i>Molothrus bonariensis</i>	MOL BON
<i>Agelaioides badius</i>	AGE BAD	<i>Pseudoleistes virescens</i>	PSE VIR
<i>Agelastus thilius</i>	AGE THI	<i>Sturnella superciliosa</i>	STU SUP
<i>Amblyramphus holosericeus</i>	AMB HOL	<i>Icterus cayanensis</i>	ICT CAY
<i>Chrysomus ruficapillus</i>	CHR RUF	<i>Poliophtila dumicola</i>	POL DUM