

LAS AVES ACUATICAS DE LA RESERVA COSTANERA SUR: CAMBIOS ESTACIONALES EN LA COMPOSICION ESPECIFICA Y EN LA ABUNDANCIA DE POBLACIONES Y GREMIOS

JAVIER LÓPEZ DE CASENAVE*¹ Y ANA M. FILIPELLO¹

RESUMEN. Entre noviembre de 1988 y octubre de 1989 se estudiaron los cambios en la composición de especies de la comunidad de aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur y se cuantificaron las variaciones de la abundancia local de los gremios y de las especies más importantes. Debido a una fuerte sequía la superficie anegada de las lagunas se redujo notablemente durante el verano. Esto provocó una brusca disminución en el número de especies y esta situación generó altos valores de disimilitud cualitativa entre muestreos durante ese período. Posteriormente, las especies fueron retornando a la Reserva a medida que las lagunas se iban rellenando, sin observarse cambios marcados en la composición específica. Los gremios y las poblaciones de aves acuáticas mostraron importantes fluctuaciones numéricas. Todas las especies se perjudicaron por la falta de agua, pero tuvieron distintas tendencias de recuperación. Los gremios buceadores y los piscívoros fueron los más afectados. Las variaciones de la abundancia local de los gremios podrían ser atribuidas a fluctuaciones en la disponibilidad de recursos, aunque las variaciones a nivel poblacional no siempre sustentaron esta suposición. Las respuestas específicas de las especies a diferencias en la estructura del hábitat y el nomadismo de estas aves también influirían en la generación de los patrones observados.

ABSTRACT Waterbirds of Costanera Sur Reserve: Seasonal Changes in Species Composition and in the Abundance of Populations and Guilds. Changes in species composition and variation in the local abundance of guilds and populations of the waterbird community of Costanera Sur Reserve were analyzed from November 1988 to October 1989. An intense drought brought about a remarkable reduction of the flooding level of the ponds during summer, which produced an abrupt decline in the species richness and high qualitative dissimilarity between sampling occasions. The species returned to the Reserve as ponds became filled, influencing very little the community composition. Both guilds and populations showed important numeric fluctuations. All species were affected by drought, but they showed different trends of recovery. Diving and piscivorous guilds were the most strongly affected. Variations in the local abundance of guilds could be attributed to fluctuations in the availability of resources, but variations in the abundance of populations sometimes denied this hypothesis. Both the species-specific responses to differences in habitat structure and the nomadic behavior of species could be influencing the observed patterns.

INTRODUCCION

La estructura y la organización de las comunidades de aves sufren variaciones temporales (ver revisión en Wiens 1989), siendo la estacionalidad una de las más importantes (e.g., Fogden 1972, Karr 1976, Herrera 1978 a y b, 1981, Rotenberry *et al.* 1979, DuBow y 1988).

Los dos patrones estacionales más frecuentemente observados en los ensambles de aves son las variaciones en la abundancia y el cambio en la composición específica a lo largo del año. Las fluctuaciones en la densidad de los gremios y de las poblaciones suelen coincidir con variaciones estacionales en la abundancia de los recursos (e.g., Raitt y Pimm 1976, Levey 1988, Loiselle y Blake 1991, Debussche e Isenmann 1992; pero ver Pyke 1985, Marone 1992, Koen 1992). La variación en la composición específica a lo largo del ciclo anual, por otro lado, en general se debe a que al conjunto de especies residentes permanentes se suman especies estacionales (migratorias) en distintos períodos del año, de manera que la comunidad no tendría una estructura estable sino que poseería ensambles particulares de especies en distin-

tas estaciones (Herrera 1978b, 1981, Avery y van Riper 1989).

Los ambientes acuáticos son temporalmente variables y su avifauna generalmente tiene fluctuaciones estacionales marcadas (Filipello y López de Casenave 1993, y referencias allí citadas). En la Reserva Costanera Sur (Buenos Aires) se han estudiado estas variaciones en distintos grupos taxonómicos y tróficos de especies de aves acuáticas (Filipello y López de Casenave 1993), pero no se analizó la influencia de la estacionalidad sobre la composición específica de la comunidad ni la variabilidad de las poblaciones y de los gremios en respuesta a las condiciones ambientales.

Los objetivos de este trabajo son analizar los cambios en la composición de especies de la comunidad de aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur durante un ciclo anual y cuantificar las variaciones en la abundancia local de los gremios y de las especies más importantes de la Reserva. Además, se evalúa la relación entre los patrones observados y los cambios en los niveles de los cuerpos de agua.

AREA DE ESTUDIO

El Parque Natural y Reserva Ecológica Costanera Sur (34° 36' S, 58° 27' W) está ubicado en la ciudad de Buenos Aires, sobre un terreno de 350 ha ganado al Río de la Plata. El relleno del área, que comenzó en

1972, fue llevado a cabo con sedimentos provenientes del río, tierra y materiales de demolición. Una década más tarde las obras se abandonaron y los terrenos fueron colonizados por diversas especies vegetales y animales. Las zonas bajas dieron origen a lagunas de escasa profundidad, que no están conectadas con el río y que varían en su nivel y extensión de acuerdo al régimen de precipitaciones y temperaturas (Filipello y López de Casenave 1993). Las 3 lagunas más importantes de la Reserva abarcan aprox. 13, 20 y 37 ha cada una. Un cuarto cuerpo de agua, de escasa superficie, con el lecho formado por escombros y poco utilizado por las aves, no fue considerado en este trabajo.

La vegetación de la Reserva fue estudiada por Faggi y Cagnoni (1987). Las especies dominantes en las zonas cercanas a las lagunas son *Cortaderia selloana*, *Tessaria integrifolia*, *Salix humboldtiana* y *Cynodon dactylon*; la vegetación emergente y costera está representada principalmente por *Typha latifolia*, *Panicum elephantipes*, *Polygonum spp.* y *Sagittaria montevidensis*. En las lagunas suelen encontrarse importantes concentraciones de *Pistia stratiotes* y *Azolla filiculoides*.

Una descripción más detallada de la Reserva y sus distintos ambientes puede encontrarse en Faggi y Cagnoni (1987).

MÉTODOS

Se realizaron 2 visitas por mes a la Reserva desde nov 1988 hasta oct 1989, todas entre las 07:00 y las 11:00 hs. Las aves fueron muestreadas en 22 fajas perpendiculares a la orilla de las lagunas, de 50 m de ancho y de largo variable (entre la orilla y el centro de cada cuerpo de agua). Se establecieron 5 fajas en la laguna más pequeña, 7 en la intermedia y 10 en la mayor, de acuerdo a la superficie relativa de cada una. En cada visita fue registrado el número de individuos de cada especie presente en cada una de las fajas.

Las especies de aves acuáticas fueron asignadas a gremios definidos en base a la dieta y a la forma de obtención del alimento (ver Apéndice). La composición de la dieta se obtuvo a través de observaciones directas y de datos bibliográficos (Martínez 1993, Filipello y López de Casenave 1993 y referencias allí citadas). El método de obtención del alimento fue asignado de acuerdo a observaciones realizadas durante los muestreos y a trabajos anteriores (Bucher y Herrera 1981, Filipello y López de Casenave 1993, Sarriás datos no publicados). Se consideraron 7 gremios, 2 de ellos de especies que se alimentan en la superficie del agua por picoteo y/o filtrado (Herbívoros de superficie y Omnívoros de superficie), 2 gremios de especies que bucean para obtener su alimento (Buceadores omnívoros y Buceadores piscívoros) y 3 de aves que buscan su alimento caminando (Caminadores insectívoros, Caminadores omnívoros y Caminadores piscívoros).

Para analizar los cambios temporales en la composición de especies de la comunidad se estimó la similitud cualitativa entre muestreos sucesivos mediante el índice de Baroni-Urbani y Buser (1976):

$$S = [(A.D)0.5 + A] / [(A.D)0.5 + A + B + C]$$

donde A es el número de especies presentes en los dos muestreos que se comparan, B y C las presentes en un muestreo pero ausentes en el otro y D es el número de especies que, habiendo aparecido en algún muestreo, faltan en los dos que se están comparando. Los valores obtenidos fueron restados de 1 para convertirlos en una medida de disimilitud y se examinó su tendencia a lo largo del ciclo anual.

RESULTADOS

Durante el período abarcado por este estudio las temperaturas registradas fueron significativamente mayores que el promedio de los últimos 30 años y las precipitaciones durante el verano fueron escasas (ver Filipello y López de Casenave 1993). Esto provocó una rápida disminución de la cantidad de agua de las lagunas durante la época estival y éstas llegaron a secarse totalmente (Fig. 1a), algo que no había ocurrido nunca en Costanera Sur (Obs. pers.). A pesar de que las lluvias fueron abundantes luego del verano, la superficie de agua libre de las lagunas se incrementó muy lentamente debido a que las áreas expuestas durante la sequía fueron ocupadas por la vegetación.

A comienzos del estudio la comunidad poseía una alta riqueza específica, pero a medida que las lagunas se fueron secando las aves abandonaron el área (Fig.

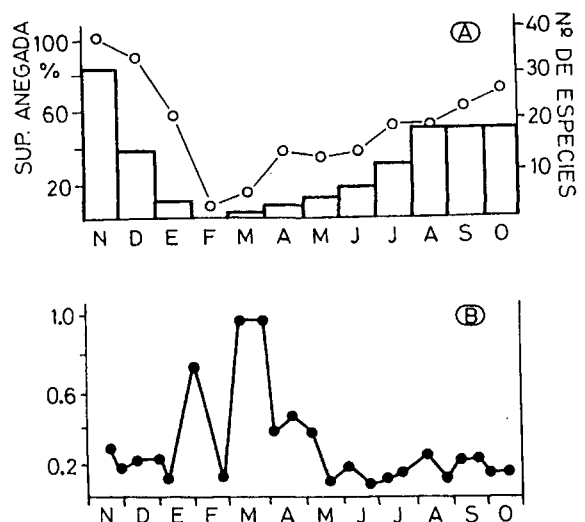


Figura 1.- a) Variación estacional de la superficie anegada total de la Reserva Costanera Sur (barras) y del número de especies de aves acuáticas (línea llena). La superficie anegada está referida al nivel registrado en octubre 1988 (Modificado de Filipello y López de Casenave 1993). El número de especies es el total de especies presentes en 2 muestreos mensuales. b) Variaciones temporales en la composición específica de la comunidad. Los valores presentados son las diferencias cualitativas entre muestreos sucesivos estimadas con el índice de Baroni-Urbani y Buser restado de 1 (ver Métodos).

1a). La brusca disminución en el número de especies entre enero y febrero produjo altos valores de disimilitud entre los muestreos sucesivos de esa época (Fig. 1b). A partir de marzo las lagunas comenzaron a llenarse lentamente (Fig. 1a) y unas pocas especies se hicieron presentes en la Reserva (las gallaretas *Fulica spp.*, *Gallinula chloropus*, *Anas versicolor*, *Anas flavirostris* e *Himantopus melanurus*), generando diferencias composicionales entre los muestreos comprendidos entre febrero y abril (Fig. 1b). Las especies que fueron apareciendo posteriormente permanecieron hasta el final del estudio, produciendo un aumento leve pero sostenido en el número de especies (Fig. 1a), de manera que los muestreos sucesivos no fueron muy distintos entre sí hasta el final del ciclo (Fig. 1b).

La evolución temporal de la abundancia local de las especies más importantes de la comunidad puede verse en las figuras 2, 3 y 4. Las especies, en general, presentaron distintos patrones de variación, pero todas coincidieron abandonando la Reserva cuando las lagunas se secaron.

Las gallaretas (*Fulica spp.*), que fueron muy abundantes antes de la sequía, volvieron a la Reserva a fines de marzo y fueron recuperando lentamente su abundancia, aunque no alcanzaron un nivel comparable al del comienzo del ciclo (Fig. 2a). *Gallinula chloropus* mostró la misma tendencia (Fig. 2a). El Pato Barcino (*Anas flavirostris*), otro herbívoro de superficie, fue más abundante cuando la superficie anegada de las lagunas era menor, a pesar de haber sido también afectado por la falta total de agua (Fig.

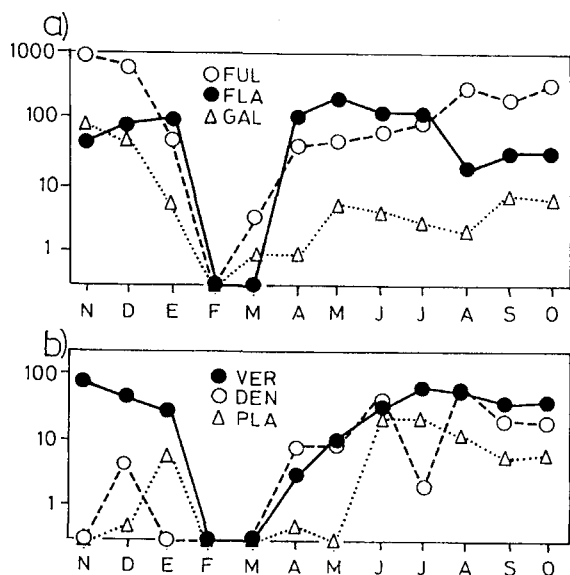


Figura 2.- Variaciones en la abundancia de 3 especies herbívoras de superficie (a) y 3 omnívoras de superficie (b) en la Reserva Costanera Sur durante un ciclo anual. Para cada especie se muestra el número promedio de individuos (dos muestreos mensuales) expresado en escala logarítmica. FUL: *Fulica spp.*, FLA: *Anas flavirostris*, GAL: *Gallinula chloropus*, VER: *Anas versicolor*, DEN: *Dendrocygna viduata*, PLA: *Anas platalea*.

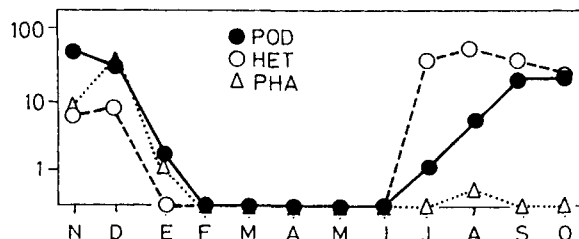


Figura 3.- Variaciones en la abundancia de 3 especies buceadoras de la Reserva Costanera Sur durante un ciclo anual. Los datos son presentados como en la Fig. 2. POD: *Podiceps rolland*, HET: *Heteronetta atricapilla*, PHA: *Phalacrocorax olivaceus*.

2a). Las abundancias de las gallaretas y del Pato Barcino estuvieron negativamente correlacionadas ($r = -0.56$, $P < 0.02$, correlación producto-momento de Pearson) si se descartan los muestreos en que ambas estuvieron ausentes durante la sequía.

Entre los omnívoros de superficie se encontraron distintas tendencias (Fig. 2b). Mientras que *Anas versicolor* fue relativamente constante en su abundancia (a excepción del período seco), *Dendrocygna viduata* presentó fluctuaciones importantes durante todo el ciclo anual. *Anas platalea*, por otro lado, fue abundante cuando la cantidad de agua era menor, con una tendencia similar a la de *Anas flavirostris*.

Heteronetta atricapilla y *Podiceps rolland* (buceadores omnívoros) presentaron variaciones muy similares, siendo abundantes sólo cuando hubo buena disponibilidad de agua en la Reserva (Fig. 3). En cambio *Phalacrocorax olivaceus*, una especie buceadora pero fundamentalmente piscívora, prácticamente abandonó la Reserva luego de la sequía (Fig. 3).

Una tendencia similar a la de *Phalacrocorax olivaceus* tuvo *Egretta thula*, piscívoro caminador que desapareció de Costanera Sur a partir de enero (Fig. 4a). *Jacana jacana*, por su parte, es otra de las especies que presentaron gran variabilidad temporal en su abundancia local (Fig. 4a).

Los caminadores insectívoros *Plegadis chihi* y *Bubulcus ibis* evidenciaron tendencias similares (Fig. 4b), mostrando mayor abundancia cuando la superficie anegada de las lagunas era mayor. Sin embargo, mientras la primera especie llegó a recuperarse después del período seco, *Bubulcus ibis* nunca fue tan abundante como al principio del estudio. *Himantopus melanurus*, finalmente, pareció poco afectado por el nivel de agua, ya que su abundancia fue más o menos constante exceptuando su ausencia cuando las lagunas estaban secas y su desaparición durante agosto (Fig. 4b).

Los distintos gremios no mostraron las mismas tendencias de variación en su abundancia local a lo largo del ciclo anual (Fig. 5). Comparativamente, los gremios de superficie parecieron menos afectados por el período de sequía, ya que su abundancia se incre-

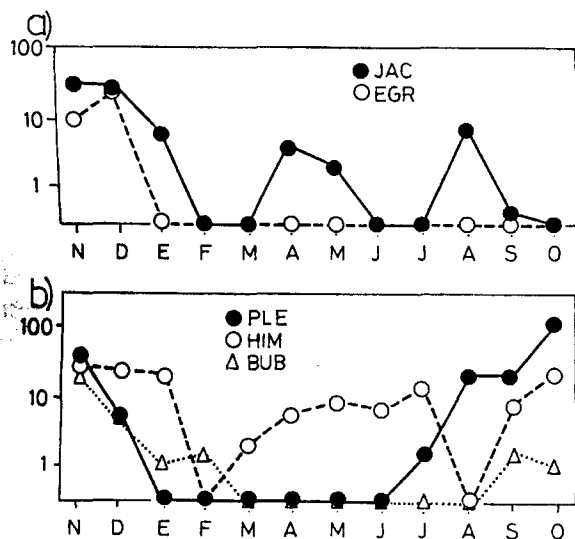


Figura 4.- Variaciones en la abundancia de algunas especies caminadoras de la Reserva Costanera Sur durante un ciclo anual. Los datos son presentados como en la Fig. 2. JAC: *Jacana jacana*, EGR: *Egretta thula*, PLE: *Plegadis chihi*, HIM: *Himantopus melanurus*, BUB: *Bubulcus ibis*.

mentó inmediatamente, a medida que las lagunas se rellenaban (Fig. 5a). Aparentemente, los herbívoros de superficie alcanzaron una abundancia menor a la del período anterior a la sequía. Otro gremio que resistió la falta de agua en las lagunas de la Reserva fue el de los caminadores insectívoros (Fig. 5b). Los caminadores omnívoros y especialmente los piscívoros redujeron su abundancia luego del verano (Fig. 5b); las especies de este último gremio no regresaron a la Reserva hasta el invierno. Los gremios buceadores, por su parte, fueron los que más tiempo tardaron en reaparecer en Costanera Sur (Fig. 5c). Mientras que los buceadores omnívoros llegaron a ser abundantes luego del invierno, los piscívoros no pudieron recuperarse de los efectos de la falta de agua.

DISCUSION

Durante el ciclo anual estudiado, la dinámica estacional natural del sistema (i.e., disminución del nivel de agua durante el verano) se acentuó debido a la extrema sequía. Este evento, de ocurrencia inusual en la Reserva, podría ser considerado como un disturbio natural (en el sentido de White y Pickett 1985).

Las variaciones observadas en la composición específica de la comunidad fueron casi exclusivamente debidas a los efectos de la sequía sobre la riqueza de especies. En condiciones normales no parece haber un reemplazo de especies a lo largo del año, ya que el aporte de migrantes a la Reserva es escaso (Filipello y López de Casenave 1993). Este hecho contrasta con los patrones observados por Bucher y Herrera (1981) en Córdoba y por Vides Almonacid (1990) en la puna salteña, en donde las especies migratorias (en su ma-

yoría estivales) son muy abundantes. La presencia o ausencia de las especies de Costanera Sur estaría más relacionada con el nomadismo característico de estas aves, que suelen rastrear áreas con buena disponibilidad de recursos utilizándolas de manera oportunista (e.g., Briggs 1977, Amat y Ferrer 1988).

La abundancia local de alimento, los niveles de agua como condicionantes de la disponibilidad del mismo y la estructura del habitat son los factores más importantes asociados a la dinámica espacio-temporal en muchas aves acuáticas (Patterson 1976, Sjöberg y Danell 1981, Eriksson 1983, Woodall 1985, Lovvorn 1989, Elmberg *et al.* 1993). Estos factores parecen estar relacionados con la variación estacional de la abundancia de los gremios observada en Costanera Sur. Los gremios de superficie se recuperaron rápidamente, tal vez debido a que estas especies se benefician cuando las lagunas tienen poca profundidad, al estar a su alcance tanto el alimento superficial como el del fondo (e.g., Sjöberg y Danell 1981). En el otro extremo, los buceadores no podrían explotar los recursos eficientemente en lagunas de poca profundidad y los gremios piscívoros también dependerían del nivel de agua porque la abundancia de los peces probablemente disminuya junto con la superficie anegada. La estacionalidad menos marcada de la abundancia de los caminadores insectívoros podría ser debida a la utilización alternativa de las aguas poco profundas y las superficies barrosas cuando éstas quedan expuestas (Filipello y López de Casenave 1993).

Sin embargo, la respuesta de los gremios al cambio en las condiciones ambientales no siempre fue consistente con las fluctuaciones observadas a nivel poblacional. En algunos casos, especies pertenecientes al mismo gremio tuvieron tendencias dispares (comparar, por ejemplo, las fluctuaciones de *Anas flavirostris* vs. *Fulica spp.* y de *Himantopus melanurus* vs. *Plegadis chihi*). El primer ejemplo es particularmente interesante, debido a que la relación negativa de abundancias que presentarían podría ser interpretada en términos de competencia interespecífica. Sin embargo, el mismo patrón podría originarse de los requerimientos específicos de cada especie en función de la estructura variable del habitat y no por el efecto de la densidad de una sobre otra (e.g., Pöysä 1984, Schluter 1984, Wiens 1989). Amat (1984) también encontró una relación negativa entre la abundancia de gallaretas y patos en el sur de España aunque, al igual que Nudds (1981) y Pöysä (1983), desestimó a la competencia como factor determinante de la misma. En Costanera Sur, estas especies difieren en el uso de habitat de alimentación: las gallaretas forrajeen en el agua abierta pero el Pato Barcino prefiere las aguas poco profundas (Filipello y López de Casenave 1993). Si la disponibilidad de estos habitats covariara negativamente a lo largo del año, podría esperarse una

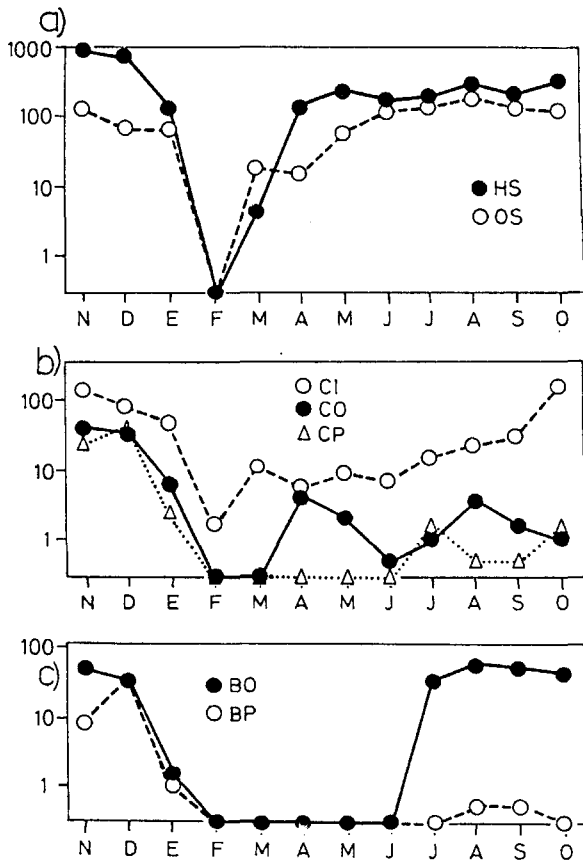


Figura 5.- Variaciones en la abundancia de los gremios de superficie (a), caminadores (b) y buceadores (c) en la Reserva Costanera Sur durante un ciclo anual. Los datos son presentados como en la Fig. 2. HS: herbívoros de superficie, OS: omnívoros de superficie, CI: caminadores insectívoros, CO: caminadores omnívoros, CP: caminadores piscívoros, BO: buceadores omnívoros, BP: buceadores piscívoros.

relación negativa entre la abundancia de estas aves (Schluter 1984). Sin embargo, sólo el conocimiento del nivel de los recursos y de cómo son utilizados determinará de manera precisa cuál es la causa de esta relación.

Por otro lado, muchas especies tuvieron fluctuaciones que no parecen estar relacionadas con variaciones ambientales reconocibles (e.g., *Dendrocygna viduata*, *Jacana jacana*, *Himantopus melanurus*). Esta dinámica podría deberse a cambios en el uso del espacio durante la época reproductiva (Bucher y Herrera 1981), aunque nuestras observaciones de campo sugieren que este factor no es importante. Una alternativa más probable es que estas especies no estén limitadas por los recursos a nivel regional y utilicen distintos sitios de manera azarosa (i.e., variaciones locales en un ambiente insaturado, Wiens 1981). Sin embargo, hasta que no se conozca con precisión la dinámica regional de las especies y no se cuantifique su relación con los recursos, es arriesgado suponer que

alguno de estos mecanismos es más importante que otro.

AGRADECIMIENTOS

A V. Cueto, L. Marone y a dos revisores anónimos por la lectura crítica del manuscrito, y a M. Carbonell por sus comentarios sobre una versión preliminar del mismo. M.T. Belluscio colaboró con nosotros en varias etapas del desarrollo de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Amat, J. A. 1984. Las poblaciones de aves acuáticas en las lagunas andaluzas: composición y diversidad durante un ciclo anual. *Ardeola* 31:61-79.
- Amat, J. A. y X. Ferrer. 1988. Respuestas de los patos invernantes en España a diferentes condiciones ambientales. *Ardeola* 35:59-70.
- Avery, M. L. y C. van Riper III. 1989. Seasonal changes in bird communities of the chaparral and blue-oak woodlands in central California. *Condor* 91:288-295.
- Baroni-Urbani, C. y M. W. Buser. 1976. Similarity of binary data. *Systematic Zoology* 25:251-259.
- Briggs, S. V. 1977. Variation in waterbird numbers at four swamps on the northern tablelands of New South Wales. *Australian Wildl. Res.* 4:301-309.
- Bucher, E. y G. Herrera. 1981. Comunidades de aves acuáticas de la laguna de Mar Chiquita (Córdoba, Argentina). *Ecosur* 8:91-120.
- Debussche, M. y P. Isenmann. 1992. A mediterranean bird disperser assemblage: composition and phenology in relation to fruit availability. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 47:411-432.
- DuBow, P. J. 1988. Waterfowl communities and seasonal environments: temporal variability in interspecific competition. *Ecology* 69:1439-1453.
- Elmberg, J., P. Nummi, H. Pöysä y K. Sjöberg. 1993. Factors affecting species number and density of dabbling duck guilds in North Europe. *Ecography* 16:251-260.
- Eriksson, M. O. G. 1983. The role of fish in the selection of lakes by nonpiscivorous ducks: mallard, teal and goldeneye. *Wildfowl* 34:27-32.
- Faggi, A. y M. Cagnoni. 1987. Parque Natural Costanera Sur: las comunidades vegetales. *Parodiana* 5:135-159.
- Filipello, A. M. y J. Lopez de Casenave. 1993. Variación estacional de la comunidad de aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., Bs. As., Ecol.* 4:1-15.
- Fogden, M. P. L. 1972. The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis* 114:307-342.
- Herrera, C. M. 1978a. On the breeding distribution pattern of european migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *Auk* 95:496-509.
- Herrera, C. M. 1978b. Evolución estacional de las comunidades de Passeriformes en dos encinares de Andalucía occidental. *Ardeola* 25:143-180.
- Herrera, C. M. 1981. Organización temporal en las comunidades de aves. *Doñana, Acta Vertebrata* 8:79-101.
- Karr, J. R. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Amer. Naturalist* 110:973-994.
- Koen, J. H. 1992. Medium-term fluctuations of birds and their potential food resources in the Knysna forest. *Ostrich* 63:21-30.
- Levey, D. J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monog.* 58:251-269.
- Loiselle, B. A. y J. G. Blake. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72:180-193.
- Lovvorn, J. R. 1989. Distributional responses of canvasback ducks to weather and habitat change. *J. Appl. Ecol.* 26:113-130.

- 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.
- Martínez, M. M. 1993. Las aves y la limnología. Pp. 127-142 en Conferencias de limnología, A. Boltovskoy y H. L. López (eds.), Instituto de Limnología Dr. R. A. Ringuelet, La Plata.
- Narosky, S. y D. Yzurieta. 1987. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Nudds, T. D. 1981. Effects of coots on duck densities in Saskatchewan parkland. *Wildfowl* 32:19-22.
- Patterson, J. H. 1976. The role of environmental heterogeneity in the regulation of duck populations. *J. Wildl. Manag.* 40:22-32.
- Pöysä, H. 1983. Resource utilization relations between the coot *Fulica atra* and other waterfowl species. *Finnish Game Res.* 40:38-48.
- Pöysä, H. 1984. Temporal and spatial dynamics of waterfowl populations in a wetland area - a community ecological approach. *Ornis Fennica* 61:99-108.
- Pyke, G. H. 1985. Seasonal patterns of abundance of insectivorous birds and flying insects. *Emu* 85:34-39.
- Raitt, R. J. y S. L. Pimm. 1976. Dynamics of bird communities in the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Condor* 78:427-442.
- Rotenberry, J. T., R. E. Fitzner y W. H. Rickard. 1979. Seasonal variation in avian community structure: differences in mechanisms regulating diversity. *Auk* 96:499-505.
- Schluter, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* 65:998-1005.
- Sjöberg, K. y K. Danell. 1981. Food availability and utilization by ducks of a shallow brackish-water bay in the northern Bothnian Bay. *Ann. Zool. Fennici* 18:253-261.
- Vides Almonacid, R. 1990. Observaciones sobre la utilización del habitat y la diversidad de especies de aves en una laguna de la puna argentina. *Hornero* 13:117-128.
- White, P. S. y S. T. A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Pp. 3-13 en *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, S. T. A. Pickett y P. S. White (eds.), Academic Press, New York.
- Wiens, J. A. 1981. Scale problems in avian censusing. *Studies in avian biology* 6:513-521.
- Wiens, J. A. 1989. *The ecology of bird communities. Volume 2. Processes and variations.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Woodall, P. F. 1985. Waterbird populations in the Brisbane region, 1972-83, and correlates with rainfall and water heights. *Australian Wildl. Res.* 12:495-506.

APENDICE

Lista de las especies de aves acuáticas (no Passeriformes) pertenecientes a cada gremio. Sólo se indican aquellas especies registradas durante los muestreos. La nomenclatura sigue a Narosky y Yzurieta (1987).

Herbívoros de superficie: *Gallinula chloropus*, *Fulica armillata*, *Fulica leucoptera*, *Fulica rufifrons*, *Porphyriops melanops*, *Coscoroba coscoroba*, *Cygnus melancoryphus*, *Anas georgica* y *Anas flavirostris*.

Omnívoros de superficie: *Dendrocygna bicolor*, *Dendrocygna viduata*, *Anas platalea*, *Anas cyanoptera*, *Anas versicolor* y *Netta peposaca*.

Buceadores omnívoros: *Podiceps rolland*, *Heteronetta atricapilla* y *Oxyura vittata*.

Buceadores piscívoros: *Podilymbus podiceps*, *Podiceps major* y *Phalacrocorax olivaceus*.

Caminadores insectívoros: *Phimosus infuscatus*, *Plegadis chihi*, *Himantopus melanurus*, *Vanellus chilensis*, *Charadrius collaris*, *Tringa melanoleuca*, *Tringa flavipes*, *Calidris spp.*, *Bubulcus ibis* y *Syrigma sibilatrix*.

Caminadores omnívoros: *Aramus guarauna*, *Rallus sanguinolentus*, *Laterallus melanophaius*, *Jacana jacana* y *Gallinago gallinago*.

Caminadores piscívoros: *Ardea cocoi*, *Egretta alba*, *Egretta thula*, *Butorides striatus* y *Nycticorax nycticorax*.

Especies pertenecientes a otros gremios: *Larus dominicanus*, *Larus maculipennis*, *Larus cirrhocephalus*, *Sterna trudeaui*, *Rynchops nigra*, *Chauna torquata*, *Platalea ajaja*, *Phoenicopterus chilensis*, *Mycteria americana* y *Ciconia maguari*.