

Estructura en gremios de un ensamble de aves acuáticas durante la estación reproductiva

Ana M. Sarrías¹, Daniel Blanco², Javier López de Casenave³

1 Av. Independencia 2179 5C, 1225 Buenos Aires, Argentina

2 Humedales para las Américas, Monroe 2142, 1428 Buenos Aires, Argentina

3 Depto. Biología, FCEYN, Universidad de Buenos Aires, Piso 4, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, 1428 Buenos Aires, Argentina

Resumen. *El objetivo de este trabajo es analizar la estructura en gremios de un ensamble de aves acuáticas en la Reserva Costanera Sur, Buenos Aires. Entre setiembre de 1992 y febrero de 1993 se examinó la ecología alimentaria de 18 especies, cuantificando el uso de seis categorías de hábitat y de ocho técnicas de alimentación. Con estos datos se realizaron tres análisis de agrupamientos, uno para cada dimensión y otro reuniendo todas las variables. Se estudiaron además las amplitudes de uso del recurso por parte de las especies. Se identificaron cuatro grupos de especies basados en la utilización de los hábitats y tres grupos basados en el uso de las técnicas de alimentación. Los resultados del análisis simultáneo de las dos dimensiones indicaron que el ensamble estuvo estructurado en cuatro gremios: 1) picoteadores de las zonas de poca profundidad con densa vegetación flotante, 2) una única especie, *Cygnus melancoryphus*, que se alimentó sumergiendo el cuello en las zonas de mayor profundidad, 3) especies de superficie, y 4) buceadores. Los buceadores se especializaron en el uso de una técnica pero frecuentaron varios hábitats, mientras que los de superficie mostraron poca especialización en ambas dimensiones. La utilización de las técnicas pareció ser un condicionante mayor para la estructuración gremial que el uso de los hábitats.*

Abstract. *From September 1992 to January 1993, the guild structure of a waterfowl assemblage of artificial ponds in the Costanera Sur Reserve, Buenos Aires, Argentina, was studied. We examined the feeding ecology of 18 species of grebes, anatids, and raldids in terms of feeding habitat and foraging methods. Using cluster analysis we identified four groups based on habitat preferences and three groups based on feeding methods. When the two dimensions were considered simultaneously, the assemblage appeared to be structured into four guilds: 1) raldids that foraged by picking in zones characterized by shallow water and dense floating vegetation, 2) a single species, *Cygnus melancoryphus*, which feed with the neck submerged in deeper central portions of ponds, 3) dabbling species, and 4) diving species. Diving species were characterized by specialized feeding methods and generalized habitat use, while dabbling species showed little specialization in feeding methods and habitats. The utilization of feeding methods appears to be more important than the use of specific habitats in determining the overall guild structure in the waterfowl assemblage.*

Introducción

Gran parte de los estudios sobre comunidades de aves han sido llevados a cabo dentro del marco conceptual de la teoría del nicho, suponiendo que el conocimiento de los patrones de uso de los recursos por parte de las especies puede ayudar a entender la estructura comunitaria. En particular, la mayor parte de estos trabajos se basaron en la idea que la competencia interespecífica constituye una fuerza estructuradora que afecta los patrones de distribución y abundancia de las especies (e.g., Cody 1974). Por otro lado, estos patrones han sido usualmente explicados en función de factores relacionados con el recurso alimentario, proponiéndose que las comunidades podrían estar estructuradas sobre la base de la forma en la que el

alimento es particionado entre las especies (pero ver Martin 1988). De esta manera, los estudios han prestado especial atención a aspectos tales como la dieta, la morfología de los picos y la manera en que las aves acceden a sus presas.

El concepto de gremio está intimamente relacionado con los patrones de utilización de recursos. Root (1967) ha definido al gremio como un grupo de especies que utilizan los mismos recursos de una manera similar, y la estructura gremial de un ensamble puede ser definida como la expresión de las similitudes y diferencias entre los patrones de uso de recursos de las especies que lo componen (Holmes y Recher 1986). La asignación de las especies a gremios a menudo ha sido realizada sobre la base del conocimiento previo que los investigadores poseen de las especies, pero recientemente se han comenzado a utilizar datos cuantitativos y metodologías objetivas (Wiens 1989). En particular, las técnicas multivariadas son muy eficaces para determinar el grado de similitud entre especies en términos de cómo explotan los recursos, debido a que este tipo de problemas requiere la consideración de muchas variables cuya dependencia es poco clara.

En comunidades de aves acuáticas, un número considerable de estudios ha analizado la partición de recursos y los patrones gremiales (ver revisión en Nudds 1992), pero sólo Poysa (1983) estudió cuantitativa y objetivamente la estructura en gremios. En este trabajo se estudia la estructura gremial de un ensamble de aves acuáticas (macaes, anátidos y cálidos) mediante la aplicación de métodos multivariadas.

Materiales y Métodos

Area de estudio

El Parque Natural y Reserva Ecológica Costanera Sur (34°36'S, 58°27'W) es un terreno de 350 ha que fue ganado al Río de la Plata en la costa este de la ciudad de Buenos Aires. Las tareas de rellenado en el área se iniciaron en 1972. Al ser interrumpidas las obras en 1982, las zonas bajas dieron origen a varias lagunas de escasa profundidad (no más de 1 m) y sujetas a fluctuaciones en sus niveles de acuerdo al régimen de precipitaciones (véase Lopez de Casenave y Filipello 1995). Su dinámica estacional es similar a la de los sistemas de lagunas de la provincia de Buenos Aires (i.e., período seco durante el verano y aumento del volumen de agua en los meses fríos del invierno).

Las lagunas cuentan con una amplia superficie ocupada por vegetación asociada al agua, destacándose *Typha latifolia*, *Panicum elephantipes*, *Polygonum* spp. y *Sagittaria montevidensis*, mientras que entre las especies que tapizan el espejo de agua predominan *Pistia stratiotes* y *Azolla filiculoides* (Faggi y Cagnoni 1987). Una descripción más detallada de la Reserva y sus distintos ambientes puede encontrarse en Faggi y Cagnoni (1987).

Métodos

Se realizaron 35 visitas al área de estudio entre setiembre de 1992 y febrero de 1993 (1-2 visitas semanales durante todo el periodo de estudio). Las aves fueron observadas durante la mañana, entre las 7 y 13 horas. Para cada individuo observado forrajeando se registraron en forma simultánea el hábitat y la técnica de alimentación empleados. Sólo se consideró la primera observación de forrajeo de cada individuo, evitándose registros secuenciales de alimentación, los cuales introducen problemas de independencia en la muestra (Hef et al. 1990, Recher y Gebski 1990).

Se distinguieron 6 categorías de hábitat: A) agua abierta: zonas de agua relativamente profunda, libres de vegetación flotante, cercanas al centro de los cuerpos de agua; B) agua poco profunda: zonas de poca profundidad, libres de vegetación flotante; C) vegetación flotante compacta: zonas de poca profundidad cubiertas por *Pistia stratiotes*; D) vegetación emergente: áreas ocupadas por *Typha latifolia*, dentro de los cuerpos de agua o en sus bordes; E) vegetación flotante fina: zonas con *Azolla filiculoides* y *Lemna* sp. tanto en áreas bajas como en las más profundas; y F) costa con vegetación: zonas perimetrales de los cuerpos de agua cubiertas con vegetación.

Siguiendo los criterios de Poysa (1983), Amat (1984) y Asensio et al. (1986) se consideraron las siguientes técnicas de alimentación: A) buceo; B) picoteo de la superficie del agua; C) picoteo de la vegetación; D) filtrado; E) semi-inmersión vertical ("up-ending"): captura del alimento sumergiendo la mitad anterior del cuerpo y quedando éste en posición vertical con la cola y patas hacia arriba; F) captura del alimento con el cuello sumergido; G) captura con el pico sumergido y H) captura con la cabeza

sumergida.

Los ejes de recurso utilizados (i.e., hábitat, técnicas) no constituyen necesariamente el recurso particionado por las especies (véase Wiens 1989:321). Sin embargo, es esperable que el patrón de utilización en ambas dimensiones refleje efectivamente el uso de los recursos. Por ejemplo, Robinson y Hohnes (1982) han demostrado que existe una estrecha relación entre la técnica de alimentación empleada por una especie y el recurso consumido, por lo que es válido suponer que distintas técnicas están asociadas con distintos recursos. Esta aproximación ha sido ampliamente utilizada en estudios previos sobre estructura gremial en ensambles de aves (e.g., Holmes et al. 1979, Root 1967, Poysa 1983). Además, la definición original de Root (1967) enfatiza la manera en la que los recursos son utilizados por las especies. Por lo tanto, el análisis de las técnicas de alimentación aparece como central dentro de este contexto, como ha sido sugerido por Simberloff y Dayan (1991).

Por otro lado, debe también destacarse que los resultados de este tipo de análisis son dependientes de las variables (i.e., categorías) reconocidas por el investigador (Wiens 1989). En particular, los patrones podrían variar de acuerdo al grado de resolución ("grano") con que las dos dimensiones son subdivididas en categorías (May 1982). En este trabajo se ha seguido el criterio de considerar todas las categorías reconocibles como distintas en el campo (i.e., el grado de resolución más fino posible), prestándose especial atención a que las mismas tuvieran un significado biológico. Estas categorías, por otra parte, son las usadas habitualmente en estudios de utilización de recursos en aves acuáticas.

Análisis de los datos

Los datos originales (proporción de uso de cada categoría de hábitat y/o técnica de alimentación) fueron transformados ($y = \arcsen \sqrt{x}$) y reunidos en 3 matrices básicas: una para el uso del hábitat (18 spp x 6 hábitats), otra para técnicas (18 x 8) y otra para las dos dimensiones simultáneamente (18 x 14). Cada matriz fue sometida a un análisis de agrupamientos a fin de reunir a las especies en gremios a partir de las similitudes interespecíficas. Los dendrogramas fueron construidos mediante el método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA) sobre matrices de distancia euclídeana (Crisci y López Armengol 1983). Los grupos fueron definidos como aquellos conjuntos de especies que están separados entre sí por distancias euclídeanas menores que la distancia media entre todos los pares de especies (e.g., Holmes et al. 1979, Hohnes 1981, Poysa 1983, Holmes y Recher 1986). Aunque existen métodos más objetivos para definir los agrupamientos (Strauss 1982, Jaksic y Medel 1990), con ellos se obtendrían distintos umbrales de corte en los tres dendrogramas, dificultando su comparación (ver Jaksic et al. 1993).

La amplitud del uso de los recursos para cada especie se calculó como: $A = \exp H'$, donde $H' = -\sum p_i \ln p_i$ y p_i es la proporción de uso de cada categoría i del recurso (Alatalo 1980). Para comparar estas amplitudes entre distintas dimensiones (i.e., hábitat, técnicas) los valores fueron estandarizados dividiéndolos por el valor de amplitud de todo el ensamble para cada dimensión. Así, el valor $A=1$ (máxima amplitud) indica que las especies usaron el recurso tan ampliamente como lo hace todo el ensamble (ver Alatalo 1980, Poysa 1983).

La amplitud multidimensional fue calculada sobre la base de las 48 categorías posibles de uso del recurso, ya que durante el muestreo se registró simultáneamente el hábitat y la técnica utilizados por cada individuo. De esta manera se evita el empleo de los productos o los promedios de las amplitudes unidimensionales, procedimiento que, como en el cálculo de superposición de nichos, introduce errores de acuerdo al grado de dependencia que tengan las dimensiones entre sí (May 1975).

Resultados

Uso de hábitat de alimentación

En la Figura 1 se observa el uso de hábitat de alimentación de las especies. A partir de ese uso, el análisis de agrupamientos (Figura 2A) permitió identificar 4 grupos principales. Tres especies se segregaron individualmente: *Gallinula chloropus* que se alimentó preferentemente en las zonas de vegetación flotante compacta cubiertas por *Pistia stratiotes*, *Rallus sanguinolentus* que usó todos los hábitats con vegetación presentes en la reserva, evitando el agua abierta y *Cygnus melancoryphus* que utilizó exclusivamente las zonas de mayor profundidad tanto libres de vegetación como las tapizadas por fina vegetación flotante (*Lemna* sp. y *Azolla filiculoides*). El cuarto grupo quedó integrado por el resto de las especies, que

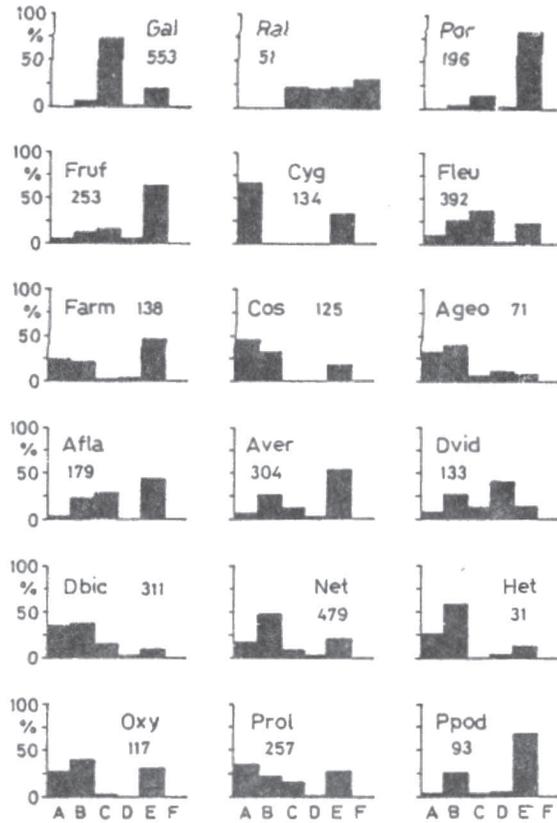


Figura 1. Uso de hábitat de alimentación de los macaes, anátidos y rálidos de Costanera Sur. Se indica el número de observaciones registradas de cada especie. Ver abreviaturas de las especies en Tabla 1. A: agua abierta, B: agua poco profunda, C: vegetación flotante compacta, D: vegetación emergente, E: vegetación flotante fina, F: costa con vegetación

Figure 1. Use of feeding habitats by grebes, anatids and raldids in Costanera Sur. The number of observations per species is shown. For species abreviations see Table 1. A: open water, B: shallow water, C: dense floating vegetation, D: emergent vegetation, E: sparse floating vegetation, F: vegetated coast.

utilizaron una mayor diversidad de hábitats. Considerando niveles por debajo del promedio de similitud (e.g.,40), este grupo podría ser subdividido (Figura 2A). *Podiceps rolland*, *Netta peposaca*, *Anas georgica*, *Dendrocygna bicolor*, *Heteronetta atricapilla*, *Oxyura vittata* y *Coscoroba coscoroba* fueron las especies que más frecuentemente usaron las zonas de aguas abiertas y poco profundas. *Podilymbus podiceps*, *Anas versicolor*, *Fulica rufifrons*, *Fulica armillata*, *Anas flavirostris*, *Fulica leucoptera* y *Porphyriops melanops*, en cambio, se alimentaron más frecuentemente entre la vegetación flotante fina y en menor medida en el agua poco profunda. Finalmente, *Dendrocygna viduata* utilizó las zonas con vegetación emergente.

Técnicas de alimentación

De acuerdo al uso de distintas técnicas de alimentación por las especies (Figura 3), el análisis de agrupamientos (Figura 2B) permitió identificar 3 grupos principales. En el primero se ubicaron las especies buceadoras: los macaes *Podiceps rolland* y *Podilymbus podiceps*, y los patos *Oxyura vittata*, *Heteronetta atricapilla*, *Netta peposaca* y *Dendrocygna bicolor*. Las tres primeras especies se alimentaron casi exclusivamente por buceo, mientras que las otras tres emplearon también otras técnicas. El segundo grupo quedó conformado por las especies filtradoras: *Dendrocygna viduata*, *Anas flavirostris*, *Anas versicolor*, y las especies que capturaron el alimento sumergiendo parcialmente el cuello o bien por semi-inmersión vertical: *Anas georgica*, *Coscoroba coscoroba*, y *Cygnus melancoryphus*. Las especies de este grupo mostraron una mayor diversidad en el empleo de las técnicas de alimentación, aunque el rasgo común a todas ellas fue la captura con el cuello sumergido. El tercer grupo (picoteadores) quedó integrado por todos

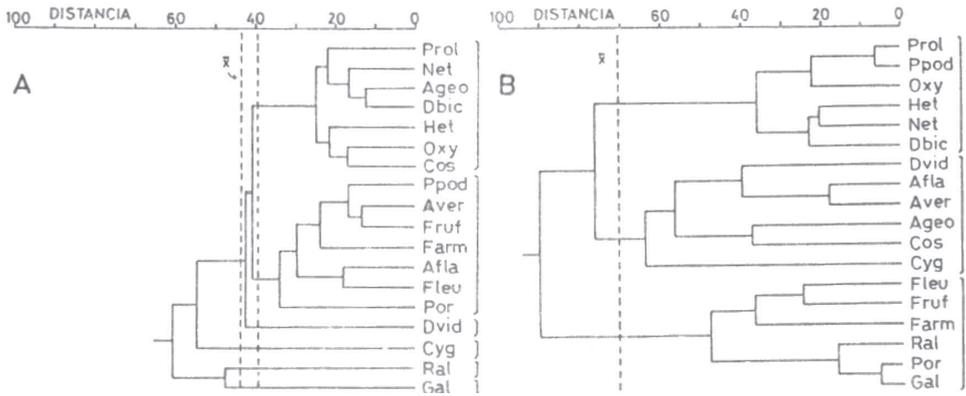


Figura 2. Dendrogramas de uso del hábitat de alimentación (A) y de uso de técnicas de alimentación (B) para los macaes, anátidos y rálidos de, Costanera Sur. Ver abreviaturas de las especies en Tabla 1.
Figure 2. Dendrograms of feeding habitat (A) and feeding methods (B) by grebes, anatids and ralids in Costanera Sur. For species abbreviations see Table 1.

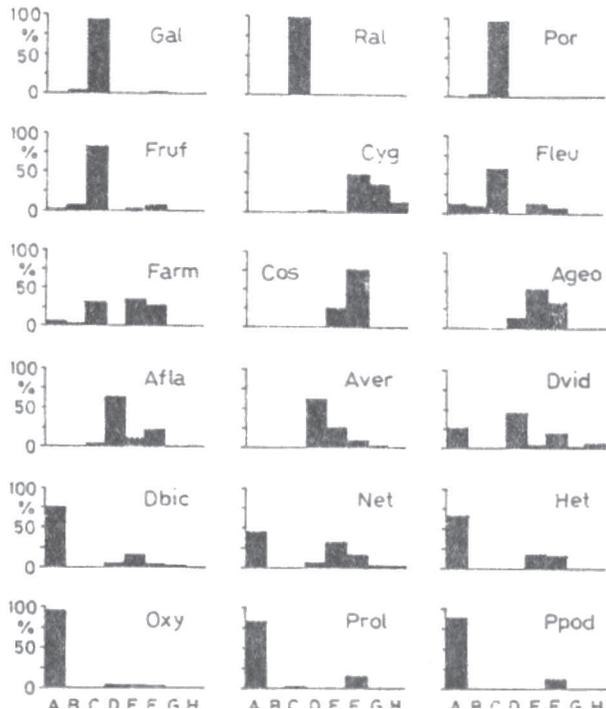


Figura 3. Uso de técnicas de alimentación de los macaes, anátidos y rálidos en Costanera Sur. Ver abreviaturas de las especies en Tabla 1. El número de observaciones es el mismo que para la Figura 1. A: buceo, B: picoteo en agua, C: picoteo de vegetación, D: filtrado, E: semi-inmersión vertical, F: captura con cuello sumergido, G: captura con pico sumergido, H: captura con cabeza sumergida.
Figure 3. Use of feeding methods by grebes, anatids and ralids in Costanera Sur. The number of observations per species is shown. For species abbreviations see Table 1. A: diving, B: pecking from water, C: pecking from vegetation, D: filtering, E: up-ending, F: neck submerged capture, G: bill submerged capture, H: head submerged capture.

los rálidos del ensamble: *Fulica leucoptera*, *Fulica rufifrons*, *Fulica armillata*, *Rallus sanguinolentus*, *Porphyriops melanops*, y *Gallinula chloropus*. Estas especies se alimentaron fundamentalmente mediante el picoteo de la vegetación, aunque *Fulica armillata* y *Fulica leucoptera* fueron más amplias que el resto

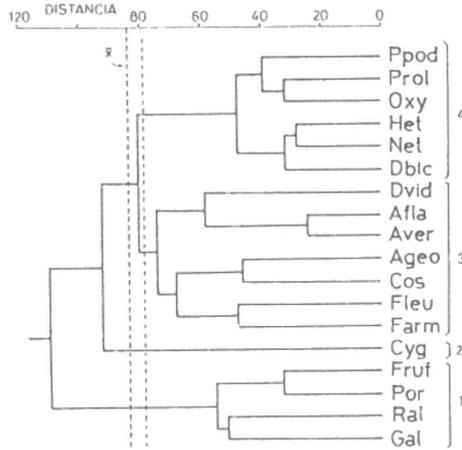


Figura 4. Dendrograma de uso multidimensional (hábitat y técnicas) de los macaes, anátidos y rálidos de Costanera Sur. Ver abreviaturas de las especies en Tabla 1.

Figure 4. Dendrogram of multidimensional use (habitat and methods) among grebes, anatids and raldids in Costanera Sur. For species abbreviations see Table 1.

Tabla 1. Amplitudes de uso de hábitat de alimentación, de técnicas de alimentación y amplitudes multidimensionales de los macaes, anátidos y rálidos en Costanera Sur.

Table 1. Feeding habitat breadth, feeding techniques breadth, and multidimensional breadth among grebes, anatids and raldids in Costanera Sur.

Especies	Hábitat	Técnicas	Ambas
Gremio 1: Picoteadores			
<i>Fulica rufifrons</i> (Fruf)	0.69	0.38	0.27
<i>Porphyriops melanops</i> (Por)	0.42	0.22	0.13
<i>Rallus sanguinolentus</i> (Ral)	0.89	0.00	0.28
<i>Gallinula chloropus</i> (Gal)	0.51	0.24	0.16
Amplitud promedio	0.63	0.21	0.21
Gremio 2			
<i>Cygnus melancoryphus</i> (Cyg)	0.42	0.55	0.25
Gremio 3: De superficie			
<i>Dendrocygna viduata</i> (Dvid)	0.95	0.73	0.48
<i>Anas flavirostris</i> (Afla)	0.72	0.49	0.36
<i>Anas versicolor</i> (Aver)	0.75	0.46	0.36
<i>Anas georgica</i> (Ageo)	0.86	0.51	0.47
<i>Coscoroba coscoroba</i> (Cos)	0.63	0.33	0.32
<i>Fulica leucoptera</i> (Fleu)	0.87	0.67	0.52
<i>Fulica armillata</i> (Farm)	0.75	0.69	0.60
Amplitud promedio	0.79	0.56	0.45
Gremio 4: Buceadores			
<i>Podilymbus podiceps</i> (Ppod)	0.55	0.27	0.23
<i>Podiceps rolland</i> (Prol)	0.88	0.30	0.41
<i>Oxyura vittata</i> (Oxy)	0.72	0.24	0.27
<i>Heteronetta atricapilla</i> (Het)	0.63	0.47	0.41
<i>Netta peposaca</i> (Net)	0.85	0.66	0.69
<i>Dendrocygna bicolor</i> (Dbic)	0.86	0.41	0.47
Amplitud promedio	0.75	0.39	0.41

en el uso de las distintas técnicas.

Estructura en gremios

Al considerar simultáneamente la utilización de los hábitats y las técnicas de alimentación se identificaron cuatro gremios (Figura 4). El gremio 1 quedó formado por *Fulica rufifrons*, *Porphyriops melanops*, *Rallus sanguinolentus* y *Gallinula chloropus*, especies picoteadoras que se alimentaron en las zonas de agua poco profunda tapizadas por vegetación flotante y que también frecuentaron la costa. El gremio 2 quedó constituido por *Cygnus melancoryphus*, especie que se alimentó exclusivamente sumergiendo el cuello en las zonas de mayor profundidad. Finalmente, los gremios 3 y 4 quedaron integrados por especies que utilizaron principalmente las zonas de agua poco profunda y alternativamente los hábitats de agua abierta y los de vegetación flotante fina. Estas especies difieren en cuanto al uso de las técnicas de alimentación. *Dendrocygna viduata*, *Anas favirostris*, *Anas versicolor*, *Anas georgica*, *Coscoroba coscoroba*, *Fulica leucoptera* y *Fulica armillata* constituyeron el gremio de las especies de superficie. El gremio de buceadores quedó integrado por *Podilymbus podiceps*, *Podiceps rolland*, *Oxyura vittata*, *Heteronetta atricapilla*, *Netta peposaca* y *Dendrocygna bicolor*.

Los buceadores se caracterizaron por tener poca amplitud en el empleo de las técnicas de alimentación y mostraron una mayor diversidad en la utilización del hábitat (tabla 1). En cambio, las especies del gremio de superficie fueron tan versátiles en el uso del hábitat como en el de las técnicas (tabla 1). Los picoteadores fueron más especializados en el uso de las técnicas que en el de los hábitats. *Cygnus melancoryphus*, en cambio, mostró poca amplitud en el uso del hábitat y una mayor amplitud para las técnicas. En cuanto a los valores de amplitud multidimensional, se observó que en el caso de los picoteadores y de *Cygnus* fueron muy bajos, mientras que los otros dos gremios usaron más ampliamente las categorías de recursos.

Discusión

Uso de hábitat y técnicas de alimentación

En la mayor parte de los grupos definidos por el uso de las técnicas de alimentación, las especies integrantes utilizaron casi exclusivamente una sola técnica. Por otro lado, al considerar el hábitat, los grupos reúnen especies con diferentes preferencias. Estos resultados sugieren un mayor grado de especialización para las técnicas de alimentación que para el uso de hábitat, lo cual se reflejó también en los valores medios de uso del recurso (Tabla 1). La mayor versatilidad en el uso del hábitat puede estar asociada con la dinámica ambiental de Costanera Sur. La alternancia de estaciones favorables y desfavorables, al provocar fluctuaciones en los niveles de agua y en la superficie anegada (ver Lopez de Casenave y Filipello 1995), favorecería a especies que frecuentan varios hábitats. Amat y Ferrer (1988) sugirieron que en sistemas de mayor impredecibilidad ambiental las especies con nichos más amplios serían las más favorecidas.

Las especies que pertenecen a un mismo grupo con respecto al hábitat no suelen agruparse cuando se consideran las técnicas (Figura 2). Al parecer, estas especies estarían respondiendo en forma diferencial a cada dimensión, reduciendo de esta manera la superposición total en el uso de los recursos (ver Schoener 1974). En efecto, la amplitud de uso multidimensional en la mayoría de las especies alcanzó valores más bajos que para cada dimensión en particular.

Estructura en gremios

Los resultados del análisis simultáneo de las dos dimensiones estudiadas sugieren que el ensamble está estructurado en cuatro gremios principales. Estos gremios constituyen grupos de especies bien definidos que comparten preferencias en el uso del recurso. En algunos casos (picoteadoras y buceadores) las especies se especializaron en el uso de una técnica de alimentación, pero frecuentaron varios hábitats. En cambio, en el gremio de especies de superficie, la amplitud en el uso del recurso fue alta en las dos dimensiones. Ningún gremio mostró especialización en ambas dimensiones del nicho. Poysa (1983) ha sugerido que las especies con nichos estrechos serían las más afectadas por las variaciones en el nivel de los recursos alimentarios.

La diferenciación entre patos buceadores y macaes versus patos de superficie y gallaretas es similar a la encontrada por Poysa (1983) en Finlandia. Como en Costanera Sur, las especies buceadoras en Finlandia eran especialistas en técnicas y más amplias en la utilización del hábitat. Las de superficie en cambio, mostraban la tendencia opuesta (i.e., mayor amplitud en técnicas y especialización en hábitat), a diferencia del patrón observado en Costanera Sur de alta amplitud en ambas dimensiones. La complementariedad de nicho en aves acuáticas de superficie ha sido ampliamente documentada (ver Nudds 1992), aunque DuBowy (1988) ha sugerido que este patrón puede expresarse estacionalmente. Analizando la dieta, el uso del hábitat y de técnicas en lagunas de Norteamérica, DuBowy (1988) halló una amplia utilización en todas las dimensiones durante la estación reproductiva (como en nuestro caso), pero una especialización marcada durante la época invernal, relacionando estos resultados con la alternancia de periodos de abundancia de alimento (estación reproductiva) y de escasez (estación no reproductiva). La presencia de este tipo de variaciones en Costanera Sur debería ser evaluada estudiando todo el ciclo anual, sobre todo teniendo en cuenta la importancia que tienen los cambios estacionales en los niveles de agua para la comunidad de aves acuáticas (Filipello y Lopez de Casenave 1993, Lopez de Casenave y Filipello 1990).

El caso de *Cygnus melancoryphus* es interesante, debido a que conformó un gremio monoespecífico. Nudds et al. (1981) han considerado que los cisnes no deben ser incluidos dentro del gremio de especies de superficie y que muy probablemente estén separados por la profundidad a la cual forrajean. Es curioso que el otro cisne (*Coscoroba coscoroba*) no tenga una mayor similitud con *Cygnus* en su explotación de recursos y se asemeje más a las especies de superficie. Al parecer, este cisne comparte los hábitats de alimentación con los patos (ver también Bailey y Batt 1974), aunque podría estar obteniendo su alimento a profundidades mayores.

El exámen de la composición de los grupos obtenido a partir de cada dimensión por separado y su comparación con el análisis multidimensional (Figura 2 versus Figura 4) sugiere que la utilización de las distintas técnicas es un condicionante mayor para la estructuración gremial que el uso de los hábitats. Esto es una consecuencia de la mayor amplitud en el uso del recurso hábitat (amplitud media del ensamble= 0.72) que de las técnicas (amplitud media= 0.42). Sería interesante, sin embargo, conocer el grado de superposición dietaria real que poseen estas especies. El supuesto básico de la aproximación usada en este trabajo es que el uso de distintos hábitats y/o técnicas es un reflejo de la explotación de distintos tipos de alimento (Wiens 1989). En este sentido, el análisis detallado (cuantitativo) de la dieta podría ayudar a entender de manera más precisa la forma en que las especies particionan los recursos, reforzando los resultados obtenidos en el presente estudio.

Agradecimientos. Agradecemos a P. Canevari por su estímulo para la preparación de este trabajo, a V. Cueto, L. Marone, J. Port, P. Yorio por sus valiosos comentarios, a M. Osterheld por sus sugerencias y a dos revisores anónimos. Un especial reconocimiento a C. Roberts por su ayuda durante el trabajo de campo. Agradecemos también a A. Ribichich quien colaboró en el procesamiento de los datos.

Bibliografía

- Alatalo, R. 1980. Seasonal dynamics of resource partitioning among foliage-gleaning passerines in Northern Finland. *Oecologia* 45:190-196.
- Amat, J. 1984. Ecological segregation between red-crested pochard *Netta rufina* and pochard *Aythya ferina* in a fluctuating environment. *Ardea* 72:229-233.
- Amat, J y X. Ferrer. 1988. Respuestas de los patos invernantes en España a diferentes condiciones ambientales. *Ardeola* 35:59-70.
- Asensio, B., M. Calatrava, F. Cantos y L. Carrascal. 1986. Patrones de actividad y uso del espacio por la Focha (*Fulica atra*) en un embalse del centro de España durante el otoño: Variaciones circadianas y espaciales. *Ardeola* 33:35-46.
- Bailey, R.O. y B.D.J. Batt. 1974. Hierarchy of waterfowl feeding with whistling swans. *Auk* 91:488-493.
- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton.
- Crisci, J.V. y M.F. López Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Monografía Nro.26, Serie de Biología, Programa de Monografías Científicas, OEA. Washington, D.C.
- DuBowy, P.J. 1988. Waterfowl communities and seasonal environments: temporal variability in interspecific competition. *Ecology* 69:1439-1453.

- Faggi, A. y M. Cagnoni. 1987. Parque Natural Costanera Sur: las comunidades vegetales. *Parodiana* 5:135-159.
- Filipello, A.M. y J. López de Casenave. 1993. Variación estacional de la comunidad de aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia, Ecología* 4:1-15.
- Hejl, S.J., J. Verner y G.W. Bell. 1990. Sequential versus initial observations in studies of avian foraging. *Studies in Avian Biology* 13:166-173.
- Holmes, R.T. 1981. Theoretical aspects of habitat use by birds. En: Capen, D.E. (Ed.) *The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat*. General technical report RM-87, USDA Forest Service, Vermont, Pp. 33-37.
- Holmes, R.T. y H.F. Recher. 1986. Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *Condor* 88:427-439.
- Holmes, R.T., R. Bonney y S. Pacala. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology* 60:512-520.
- Jaksic, F.M. y R.G. Medel. 1990. Objective recognition of guilds: Testing for statistically significant species clusters. *Oecologia* 82:87-92.
- Jaksic, F.M., P. Feinsinger y J.E. Jiménez. 1993. A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory-vertebrates at a semi-arid Neotropical site. *Oikos* 67:87-96.
- López de Casenave, J. y A.M. Filipello. 1995. Las aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur: cambios estacionales en la composición específica y en la abundancia de poblaciones y gremios. *Hornero* 14:9-14.
- May, R. 1975. Some notes on estimating the competition matrix. *Ecology* 56:737-741.
- May, P.G. 1982. Secondary succession and breeding bird community structure: patterns of resource utilization. *Oecologia* 55:208-216.
- Martin, T.E. 1988. Habitat and area effects on forest bird assemblages: is nest predation an influence? *Ecology* 69:74-84.
- Nudds, T. D., K. Abraham, C. Davidson Ankney y P. Tebbel. 1981. Are size gaps in dabbling and wading bird arrays real? *Am. Nat.* 118:549-553.
- Nudds, T.D. 1992. Patterns in breeding waterfowl communities. En: Batt B.D.J. y B. Coffin (Eds.), *The ecology and management of breeding waterfowl*. Minneapolis Univ. Press, Minneapolis, Pp. 540-567.
- Poysa, H. 1983. Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos* 40:295-307.
- Recher, H.F. y V. Gebski. 1990. Analysis of the foraging ecology of eucalypt forest birds: sequential versus single-point observations. *Studies in Avian Biology* 13:174-180.
- Robinson, S.K. y R.T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: The relationships among search tactics, diet, and habitat structure. *Ecology* 63: 1918-1931.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Simberloff, D. y T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol.Syst.* 22:115-143.
- Strauss, R.E. 1982. Statistical significance of species clusters in association analysis. *Ecology* 63:634-639.
- Wiens, 1989. *The ecology of bird communities*. Volume 1, Foundations and Patterns. Cambridge University Press, Cambridge.

Recibido: Agosto 24, 1995

Aceptado: Julio 7, 1996