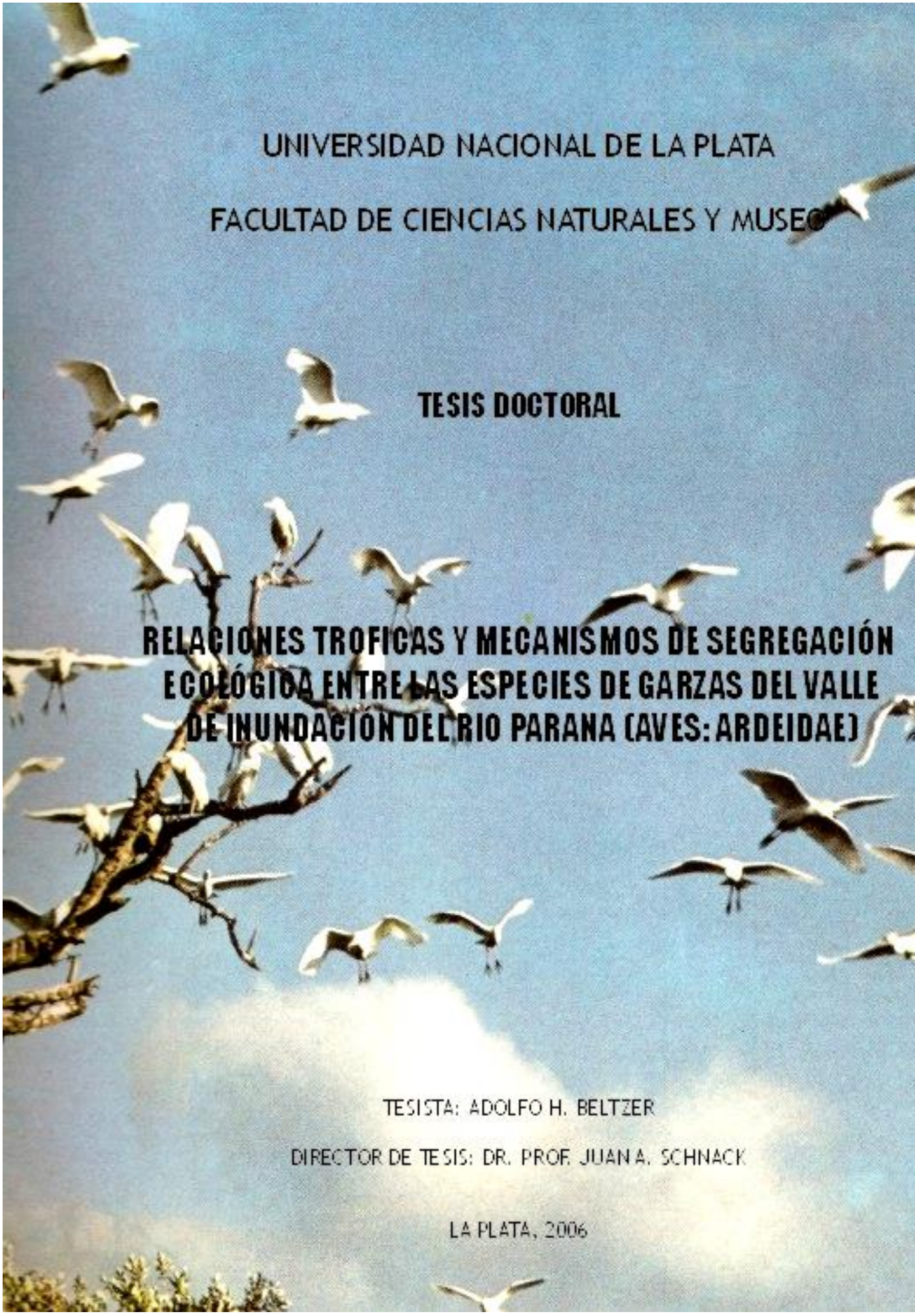


UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

TESIS DOCTORAL

RELACIONES TROFICAS Y MECANISMOS DE SEGREGACIÓN ECOLÓGICA ENTRE LAS ESPECIES DE GARZAS DEL VALLE DE INUNDACIÓN DEL RIO PARANA (AVES: ARDEIDAE)

TESISTA: ADOLFO H. BELTZER

DIRECTOR DE TESIS: DR. PROF. JUAN A. SCHNACK

LA PLATA, 2006

"La primera célula aún vive después de billones de años y ahora incluso en muchos trillones de copias. Se encuentra miremos donde miremos. Ha hecho un jardín de nuestra tierra y ha transformado un jardín a nuestra tierra y ha transformado nuestra atmósfera con plantas verdes. Y creó nuestros ojos y los abrió al cielo azul y a las estrellas. Hace bien las cosas" (Popper, 1996).

A mi vieja, a quien le hubiera gustado estar en esta instancia, desde donde esté seguramente estará igualmente feliz

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Juan A. Schnack, por confiar en mi y aceptar la dirección, a la Directora y Personal del Instituto Nacional de Limnología (INALI), por el apoyo incondicional, muy particularmente a colegas y por sobre todo amigos que estuvieron siempre con su estímulo y su aporte desinteresado y que entiendo debo mencionar alfabéticamente sin distingos: Lic. Viviana Alessio; Lic. Vanesa Arzamendia; Dr. Pablo Collins; Bibl. Elena Córdoba de Dángelo; Prof. Fabricio Díaz; Dr. Alejandro Giraudo; Dra. Susana José de Paggi; Dr. Rafael Lajmanovich; Téc. Eduardo Lordi; Téc. Liliana Martínez de Butti; MSc. Prof. Juan C. Paggi; MSc. Prof. Graciela Paporelo; Lic. Paola Peltzer; Lic. Martín Quiroga; Téc. Ramón Regner .Téc. Lucrecia Valdeneu

INDICE

INTRODUCCIÓN.....6

AREA DE ESTUDIO.....15

MATERIAL Y METODOS.....22

RESULTADOS.....28

ESPECTRO TROFICO.....28

DIVERSIDAD TROFICA.....42

INDICE DE IMPORTANCIA RELATIVA.....48

TAMAÑO DE PRESA.....58

SOLAPAMIENTO DE DIETAS.....64

AMPLITUD DEL NICHO TROFICO.....65

EFICIENCIA ALIMENTARIA.....66

SELECTIVIDAD DIETARIA.....67

GRADOS DE FIDELIDAD A LAS UNIDADES DE AMBIENTE.....68

RITMO CIRCADIANO DE ACTIVIDAD ALIMENTARIA.....70

RELACIONES TROFICAS.....81

DISCUSIÓN.....81

CONCLUSIÓN.....87

RESUMEN.....90

BIBLIOGRAFÍA.....92

INTRODUCCION

Los humedales son sitios de alta concentración de vida silvestre, su productividad es normalmente más alta que la de los sistemas terrestres, lo que permite espectaculares concentraciones de fauna que no se ven en otros ambientes (Canevari, et al., 1999) y uno de los grupos que más se destacan son las aves.

Estos sistemas y en particular los humedales sudamericanos, son en su conjunto, uno de los bancos más importantes de biodiversidad y productividad.

Los ecosistemas acuáticos representan un buen medio para documentar las respuestas de las aves, sin embargo, son casi nulos los aportes que en este sentido se han llevado a cabo en el valle de inundación del río Paraná (Beltzer, 1995). Ubicadas en zonas de clima subtropical, las unidades de ambiente del Paraná incorporan más biodiversidad, ya que parte de sus especies animales y vegetales alcanzan altas latitudes (Bucher, et al. 1993; Mellaned y Adámoli, 1995).

Actualmente se conocen más de 9000 especies de aves en todo el mundo, las que a lo largo del proceso evolutivo han colonizado los más diversos ambientes. La región neotropical que abarca desde México a la Antártida alberga alrededor de 3.300 especies de las cuales una alta proporción habita sitios de clima subtropical (Morales, 1992).

Aunque según Maitland (1978) y Martínez (1993), pocas aves pueden ser consideradas como completamente acuáticas, aproximadamente ocho de los 28 órdenes actuales (Ziswiler, 1980) presentan adaptaciones morfológicas y fisiológicas relacionadas con su vida en ambientes acuáticos.

Numerosos estudios efectuados durante las últimas décadas sobre la estructura y dinámica de los ensambles de aves, han puesto de manifiesto los patrones que determinan la riqueza de las especies. Básicamente en estas contribuciones se ha tratado de documentar la importancia que tiene la complejidad estructural de la vegetación, latitud, predicibilidad de los recursos, etc., sobre la organización de las comunidades (Stiles, 1978).

Los procesos que determinan la organización de los ensambles de aves involucran aspectos biológicos e históricos, los que actúan y se interrelacionan de forma diversa (Wiens, 1989). Uno de los aspectos relevantes en el estudio de la ecología de las comunidades considera las caracterIsticas fenotípicas de las unidades

organísmicas que coexisten bajo condiciones ecológicas similares, lo que implica, como indican Sherry (1984) y Wiens (1989), componentes como son los ecológicos y los evolutivos.

Del elenco de aves, se reconocen desde especies que simplemente se alimentan de peces, pero que no tienen notables adaptaciones a la vida acuática, como los martín pescadores (Beltzer y Oliveros, 1987) y gavilanes pescadores (Beltzer, et al., 2001), hasta aquellas que como los macaes construyen nidos flotantes y raramente salen del agua (Beltzer, 1983; Beltzer y Oliveros, 1982).

Muchas aves típicamente acuáticas son originalmente terrestres que se han asimilado a la vida en el agua en un proceso posiblemente inconcluso en el cual han desarrollado adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas.

Usualmente estas explotan ambientes inestables o fluctuantes a lo largo del anual ciclo y entre distintos años. Asimismo, estos ambientes son de alta productividad y además, en las especies se observa generalmente partición de los recursos, aislamiento ecológico, especialización ecológica parcial, captura de presas de diferentes tamaños, tipos y formas distintas, a diferentes horas del día y en distintos microhabitats (profundidad, diferenciación de guvas, etc.).

Las garzas (Ardeidae), aves acuáticas no zambullidoras, han cambiado mucho menos en apariencia. Sus principales cambios externos se expresan en el alargamiento relativo de las patas y el pico y su gran capacidad de vuelo, lo que las ha habilitado para explorar diversos cuerpos de agua permanentes y temporales. El medio dulciacuícola provee de recursos a muchas especies de muy distintos linajes que utilizan estos ambientes de distintas formas o estrategias de forrajeo.

Con la aparición del concepto de nicho ecológico Grinnel (1917), numerosos han sido los trabajos que desde diversos ángulos han enfocado este aspecto y han aportado razonamientos teóricos que facilitan la comprensión del tema. No obstante, en 1958 la teoría del hipervolumen de Hutchinson (1957, 1981), aporta una nueva valoración del concepto de nicho, lo que ha permitido adecuar su descripción y cuantificación adecuada (Giller, 1984). Según esta teoría, la coexistencia de las especies y por ende las relaciones interespecíficas, está estructurada según el nivel de segregación a lo largo de las dimensiones del nicho ecológico.

Dentro de esta conceptualización, juegan un papel de gran importancia las

relaciones que se establecen alrededor de los recursos tróficos. En tal sentido las evidencias obtenidas sobre la alimentación de las aves corroboran ampliamente las proposiciones planteadas por Root (1987) haciendo notar que los tipos de presa, su tamaño e identificación, así como la eficiencia de su captura, son variables fundamentales en el estudio de la dimensión trófica del nicho y de las relaciones interespecíficas en un mismo gremio (Orians, 1969; Cody, 1974; Wilson, 1974; Diamond, 1975; Feesenger, 1976; Eckhardt, 1979; Holmes, et al., 1979; Desgranges, 1980; Jordano, 1981, Bell, 1982; Karr, 1982; Blake, 1983; Nudd, 1983; Osborne, et al., 1983; Adams, 1985; Faaborg, 1985; Magurran, 1989; Kirkconnel, et al., 1992).

Los gremios constituyen uno de los temas ecológicos más importantes en el estudio de una comunidad. Si bien se entiende que dentro de un gremio las especies utilizan los recursos de un modo similar, esto no siempre ocurre así (Landres y MacMahon, 1980) ya que, además del tipo de alimento, existen otros componentes como lo son el sitio de toma y la forma de tomarlo (Wilson, 1974). Asimismo estos aspectos pueden cambiar con el habitat y con la época del año. Otro aspecto a considerar es el tamaño del grupo de forrajeo, es decir, si tienden a localizar sus presas en forma solitaria, en parejas o en bandadas uniespecíficas o mixtas. Actualmente ha cobrado importancia además la consideración de los gremios de impacto (Milesi, et al., 2002).

Entre las especies de un mismo gremio existe mayor similitud morfológica y ecológica. Claramente los gremios son subconjuntos de comunidades y así se podrían distinguir varios de ellos desde el punto de vista del régimen alimentario. El estudio de los gremios se sustenta en el análisis de las agrupaciones de especies con exigencias ecológicas similares (Jaksic, 1981; Beltzer, 2003).

El principio de incompatibilidad ecológica o exclusión competitiva (Cabrera, 1932; Hutchinson, 1979, 1981) enuncia en su forma más simple que dos o más especies con requerimientos ecológicos similares (tales como el tipo de alimento, sitios de nidificación y refugio, etc.) no podrían convivir indefinidamente, puesto que tarde o temprano la especie competitivamente superior sería la única en sobrevivir. En tal sentido a medida que en un ambiente dado hay más individuos de una o ambas especies, aumentaría la intensidad de la competencia. En consecuencia la acción de la competencia en un ensamble, es más probable entre especies similares especialmente las cogenéricas. Cabría preguntarse si, una marcada competencia de las mismas es posible la eliminación competitiva de algunas de ellas.

Estas características son producto de la evolución conjunta en habitats compartidos, pero también reflejan preadaptaciones ya establecidas en su lugar de origen en el caso de las especies de más reciente llegada al continente americano.

Un factor adicional que también posibilita la coexistencia de las aves acuáticas es la gran diversidad de presas que pueden hallar. Potencialmente cada especie en cuanto a su capacidad visual, horas de actividad, conducta de escape, abundancia en el año, profundidad en la cual capturan las presas, respondiendo así a un complejo mosaico de posibilidades.
Las aves pescadoras, constituyen posiblemente, el grupo funcional más diverso de la comunidad de aves acuáticas. En muchos casos -como es el de las garzas- el término pescador no implica una dieta exclusivamente ictiófaga, puesto que frecuentemente pueden capturar una cantidad apreciable de insectos, moluscos, crustáceos, arácnidos, anfibios, reptiles, etc.

Entre las aves pescadoras, las zancudas, forman una serie continua de especies de morfología y técnicas de captura similares, cuya mayor variación se expresa en el tamaño corporal. Casi todas capturan sus presas mientras caminan o acechan paradas sobre el fondo de los cuerpos de agua. Así la profundidad de alimentación en cada caso está limitada por la longitud de las patas y el cuello. En este grupo también se observa una relación entre el tamaño del pico y el peso corporal, de manera que las especies de mayor tamaño o peso pueden capturar e ingerir presas más grandes. Asimismo, las aves de mayor tamaño se desplazan a menor velocidad mientras localizan su alimento e incluso pueden permanecer estáticas durante horas hasta el momento de la captura. En cambio, por lo general, las garzas pequeñas y medianas son más móviles y rápidas.

Las evidencias obtenidas en estudios sobre la biología alimentaria de las aves corroboran ampliamente las proposiciones teóricas planteadas por Root (1987) y Cody (1968) y demuestran que tanto los tipos de presas como su tamaño y la forma y la eficiencia de captura de las aves, todos relacionados con su morfología son variables fundamentales en el estudio de la dimensión trófica del nicho y de las relaciones tróficas entre las especies de un gremio (Cody, 1974; Eckhardt, 1979; Jordano, 1981; Beltzer, 2003; Beltzer et al., 2005).

Las aves son destacadas consumidoras de los sistemas acuáticos (Martinez, 1993), siendo de gran importancia la interrelación entre su tamaño corporal, requerimientos energéticos y niveles de actividad (Margalef, 1977, 1983). Por otra parte pueden obtener su alimento en diferentes unidades de ambiente del sistema acuático mediante la utilización espacial diferencial del ambiente o ecoespacio (Dobzhansky, et al., 1983), pudiendo explotar los recursos a lo largo del año y a diferentes horas del día, como lo sugieren los modelos diferenciales de actividad temporal (Pianka, 1982; Martínez, 1993).

La coexistencia de competidores y la diferenciación de los nichos ha conducido a muchos investigadores a buscar pruebas de la misma en la diferenciación de nichos

(Lack,1971; Begon, et al. 1988). En el campo de la ecología acuática continental, los peces han sido en general los únicos vertebrados considerados de importancia en los sistemas acuáticos continentales (Martínez, 1993). Exceptuando Margalef (1983), la mayoría de los tratados clásicos de limnología (Hutchinson, 1967; Wetzel, 1981; Cole, 1988) sólo hacen alguna breve referencia al papel de las aves en estos ambientes.

En la teoría ecológica ha prevalecido la idea de que la competencia interespecífica constituye el factor de mayor incidencia en la partición de recursos (Roughgarden, 1983; Schoener, 1983). Estudios recientes desarrollados en nuestro medio han demostrado que si bien la competencia es importante, otros factores como los mecanismos de aislamiento, operan independientemente de las interacciones interespecíficas actúan en forma conjunta en el modelado de la estructura comunitaria (Basso, 1990). La interacción entre las especies deberían ser estrechas dentro de un grupo funcional, por lo que debe esperarse un espaciamiento ecológico que se manifestaría en algunos de los ejes o dimensiones (Cody, 1985). Además, dadas las condiciones del macrosistema del Paraná, condicionado a los pulsos hidrosedimentológicos, cabe esperarse una estructura y funcionamiento dinámico del gremio. Cada especie queda de algunas manera condicionada a su diseño y a los patrones de conducta con los que expresa la búsqueda, localización y captura de su alimento (Holmes, 1990).

Si bien para algunos autores (Remmert, 1988) el término de nicho debería ser eliminado, para otros se debería indicar cual es su connotación o alcance. Desde luego que desde Elton a nuestros días la interpretación de su significado ha tenido diferentes acepciones. Si bien el concepto es válido, ha determinado el desánimo ante las trabas en algunos casos, al intentar identificar las variables que lo determinan (Walker, 1987).

El concepto de nicho no ha sido soslayado en disciplinas no estrictamente biológicas. El conocido filósofo Karl Popper (1996) señala que mediante la selección natural y una presión ambiental externa surge una fuerte demanda interna en una etapa muy temprana. Esta presión se manifiesta en una especie de conducta que se puede interpretar como la "búsqueda de un nuevo nicho ecológico". En ocasiones es incluso "referido en términos de construcción de un nuevo nicho ecológico" (Popper, 1996). Esta presión desde el interior determina una elección de nichos, es decir, forma de conducta que puede considerarse una elección de estilos de vida y de entornos.

Los organismos buscan nuevos nichos, aún sin haber experimentado ellos mismos cambio orgánico alguno y posteriormente mutan como resultado de la presión selectiva del nicho que eligieron activamente. Se puede decir que se da un círculo

o más bien una espiral de interacciones entre la presión selectiva desde el exterior y la interna (Popper, 1996). Podría decirse que ambas interpretaciones son ideologías, interpretaciones ideológicas del mismo contenido objetivo. Según la biología evolutiva darwiniana esto se explica mejor mediante la hipótesis de que la naturaleza trabajó sobre la vida con un cincel desesperadamente cruel, que cinceló entonces toda adaptación viviente que hoy causa asombro. En síntesis la apreciación de Popper podría resumirse en que 1- la concepción tradicional considera que la presión del exterior opera matando y la presión de selección activa desde el interior constituye la búsqueda de un entorno mejor: 2- la idea tradicional considera a los organismos totalmente pasivos en tanto que la nueva, sugiere que son activos, ya que la vida consiste en la resolución de problemas y a menudo esto es la elección o construcción de un nuevo nicho ecológico.
La idea es sencilla: "cada nueva modalidad de comportamiento puede considerarse la selección de un nicho ecológico nuevo, por ejemplo la preferencia de un nuevo alimento y al adoptar el nuevo entorno - o patrón - este nuevo nicho, el animal se expone a sí mismo y a sus descendientes a una nueva influencia ambiental y por tanto a una nueva presión selectiva que conduce al ajuste con el nuevo entorno

La partición de recursos está íntimamente vinculada al concepto de nicho. Debido a que este concepto es en la práctica inaplicable en todas las dimensiones posibles, ha sido común que en estudios sobre el papel funcional desempeñado por la unidades organísmicas se seleccionaran tres dimensiones principales (Pianka, 1973, 1975, 1982):

* Alimento
* Espacio
*Tiempo

Esto ha dado lugar a lo que Giller (1984) denomina superposición diferencial de los nichos por lo cual cuando especies similares se superponen en una dimensión está sustancialmente separada en la otra u otras.

El conocimiento de los nichos dentro de este marco, tiene gran utilidad para conocer los sistemas naturales y para poder prever cualitativamente algunos impactos como consecuencia de los disturbios antrópicos (Neiff, 1999).

En este marco, es importante destacar que no se pueden interpretar adecuadamente los resultados de los estudios de análisis de contenidos estomacales sin una correlación con las condiciones en el medio (oferta de

recursos). Los conocimientos de disponibilidad y accesibilidad al alimento son imprescindibles para poder conceder un grado preciso de importancia a cada alimento en el espectro de cada especie. Asimismo, deben considerarse las relaciones entre la morfología de cada especie y su ambiente (ecomorfología) ya que existen profundas relaciones entre el diseño y sus consecuencias ecológico-evolutivas (Winkler, 1988; Wainwrigt y Reilly, 1994; Keast, et al., 1995; Beltzer, 2003).

Por todo lo expresado y en la convicción de que la simple localización de las especies en las unidades de ambiente (Guvas) no es un criterio suficiente para determinar el grado de dependencia y considerando el importante papel que las aves desempeñan en la transferencia de energía de los ambientes acuáticos a los terrestres (Margalef, 1983) es fundamental dar especial atención a los estudios que definan los nichos ecológicos. Blondel (1986) sostiene que las poblaciones se distribuyen en gremios o grupos funcionales, según el modo de repartición de las especies en el espacio y según el regimen alimenticio. En este contexto, un gremio es una fracción homogénea de la población que agrupa algunas especies a menudo estrechamente ajustadas que se reparten en forma sutil el mismo tipo de recurso o una parte parecida del biotopo.

La literatura es muy rica en estudios sobre la ecología trófica de las aves tanto en lo que se refiere a la asociación con los habitats, técnicas de forrajeo y espectro alimentario (Block, et al., 1992; Landmanny y Winding, 1995) y en relación a las garzas en particular, se pueden citar, entre otros Kushlan, 1976 a-b, 1978, 1981; Watmough, 1978; Tosi y Toso, 1979; Amat, 1984; Amat y Soriguer, 1981; Rohwer, 1988; Amat y Aguilera, 1989; Frederick y Collopy, 1989; Marion, 1989; Wolf y Jones, 1989; Marquis y Leitch, 1990; Erwin et al., 1991; Kersten et al., 1991; Shealer y Kress, 1991; Ewins y Hennessey, 1992; Lopez Ornat y Ramo, 1992; Buckelew, 1993; Carso, 1993; Fernández y Campos, 1993; Gómez-Tejedor, 1993; Kelly, et al., 1993; Mc Neil, et al., 1993; O´Connor, 1993; Ramo y Busto, 1993; Guillen, et al., 1994; Peris, et al. 1994 a-b; Trexler, et al., 1994; Beltzer y Muñoz, 2001; Beltzer et al., 2005, entre otros.

En síntesis y teniendo en cuenta que las aves constituyen un rasgo característico de los ambientes acuáticos de todo el mundo y que su composición específica es un indicador del estado del cuerpo de agua, su productividad en los diferentes niveles tróficos y las peculiaridades de su estructura y función, se encara el estudio de los nichos ecológicos en sus tres dimensiones: a-subnicho temporal, b-subnicho espacial y c-subnicho trófico de las especies de la familia Ardeidae, sus relaciones interespecíficas y mecanismos de aislamiento que permiten su coexistencia y evitan la exclusión competitiva. Este aspecto resulta particularmente relevante ya que en las planicies inundables de los grandes ríos, los patrones de variabilidad espacial y temporal están fuertemente condicionados por el regimen

hidrosedimentológico (Junk et al., 1989; Neiff, 1990). La influencia hidrosedimentológica directa del río sobre la estructura de la vegetación (cambios en la riqueza específica, biomasa, reemplazo de bioformas vegetales) presenta cambios directos en la oferta de habitats para las aves (Beltzer y Neiff, 1992; Higgins et al., 1996).

En función de lo expuesto precedentemente se postula como hipótesis estadística que:

Las especies de garzas estudiadas, cuya simpatría ha sido observada, han desarrollado estrategias interespecíficas que les permiten utilizar sutiles mecanismos de ajuste de segregación ecológica, de tal manera que coexisten evitando superposiciones en todas o algunas de las dimensiones del nicho ecológico (subnicho trófico, subnicho espacial, subnicho temporal), evitando la exclusión competitiva.

En base a lo expresado se plantea como objetivo integrar la visualización de las estrategias vinculadas a la oferta de recursos, como factor fundamental en la organización del gremio de las garzas que se agrupan dentro de las vadeadoras, es decir que obtienen su alimento básicamente caminando.

e intentar responder a los siguientes interrogantes:

Pregunta 1.

¿Existe un patrón similar en las técnicas de forrajeo entre las especies de garzas consideradas?

Pregunta 2.

¿Los mecanismos de aislamiento varían en relación con la composición del espectro trófico?

Pregunta 3.

¿Se expresa el nicho efectivo en forma anual o estacional como una expresión más de los mecanismos de aislamiento?

Pregunta 4.

¿Tienen las dimensiones espacial (subnicho espacial) y temporal (subnicho temporal) un valor similar al trófico como mecanismo de segregación?

AREA DE ESTUDIO

La cuenca del río Paraná, tomada individualmente, corresponde a una estructura simple desarrollada sobre el Escudo Precámbrico brasileño. Se trata de una cuenca de tipo intracratónica de historia múltiple, flanqueda al noreste y al este por su basamento cristalino aflorante (Bonetto y Hurtado, 1999).

El clima de la región, conforme a la clasificación de Troll, puede descomponerse en dos grandes unidades (OEA, 1969). Hacia el norte, el clima es tropical con algunos manchones de otras características, mientras que hacia el sur es subtropical-templado.

Ya en el Paraná medio , se desarrolla sobre la margen derecha una amplia y compleja planicie de inundación que se extiende desde cerca de la confluencia del Paraná y el Paraguay hasta la ciudad de Diamante (Entre Ríos), en la que se invierte la posición de las barrancas y sus áreas inundables, que pasan a la margen izquierda en el tramo conocido como Paraná inferior, donde van perdiendo sus características típicas para confundirse con el Delta paranense. La planicie de inundación del Paraná medio ocupa pues la margen derecha, baja y anegadiza, en tanto que por la izquierda se desarrolla una barranca casi continua que puede alcanzar una destacable altura. Corresponde a la subregión Chaqueña que ocupa el norte y centro de Argentina, sur de Bolivia, oeste y centro de Paraguay y noroeste de Brasil (Morrone, 2001).

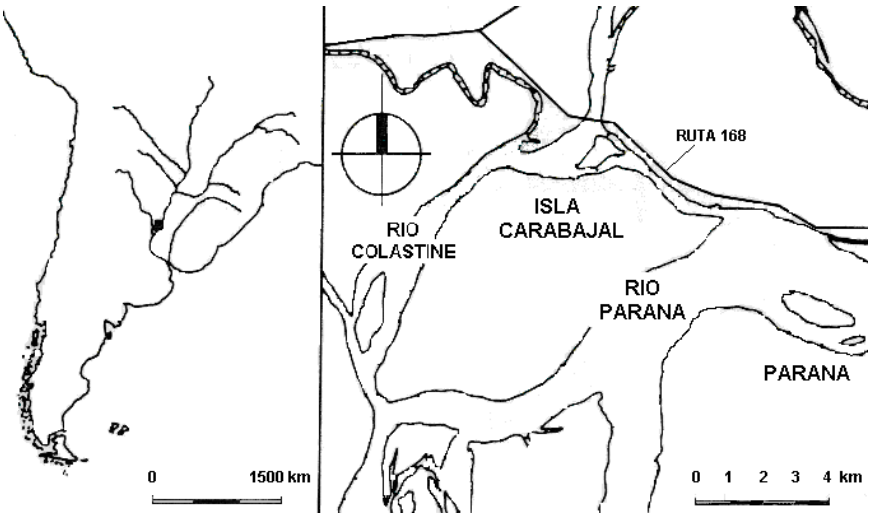


Fig. 1 Isla Carabajal, Santa Fe, Argentina.

Estas extensas llanuras constituyen sistemas complejos que involucran generalmente varios ecosistemas. Por este motivo es necesario considerarlo un macrosistema. Dentro de él, quedan comprendidos ambientes acuáticos permanentes, temporarios y sectores de tierra firme, dominando areal y funcionalmente los ambientes acuáticos temporarios (Neiff, 1999). Es por esto que la palabra ecotono o sistemas de transición ecologica que fuera utilizada por Clements (1905) y aplicada por Di Castri, et al. (1988) y Naiman, et al., (1989) haya sido fuertemente cuestionada por Tiner (1993), Neiff (1990) y Neiff, et al.,

(1994) ya que no se trata de sistemas de transición tierra-agua.

En su más compleja estructura estas planicies de inundación constituyen un mosaico de islas adosadas y a veces integradas que encierran un gran número de ambientes leníticos con variada organización y distribución de sus lagunas y madrejones y ríos y riachos que los contactan en la planicie ligeramente ondulada. Entre ellas suelen distinguirse planicies de bancos, planicies de meandros, planicies de drenaje impedido y sistemas combinados (Iriondo y Drago, 1972; Bonetto, 1994).

La planicie de inundación del Paraná medio, constituye seguramente la mejor estudiada del sistema Paraguay-Paraná, en particular desde el punto de vista limnológico (Bonetto y Hurtado, 1999). En lo esencial, está conformada por depósitos aluviales que originan progresivamente bancos de arena, islotes e islas que pueden desaparecer o si los procesos de acreción se afirman, vincularse a otras islas preexistentes o integrarse con las grandes islas ya adosadas que van conformando el valle aluvial. En los puntos en que se contactan, estas islas originan, por lo común, cuerpos de agua tipo lenítico o semilenítico de variadas conformaciones, predominando los alargados, a veces un tanto digitiformes y comparativamente más extensos y profundos. Estos contrastan con los más redondeados y playos como las lagunas, madrejones y otros que reflejan diversas situaciones de su proceso evolutivo

El rasgo fundamental de estas planicies es la de ser inundadas periódicamente mediante la creciente anual del río, de modo que las resultantes físico-químicas propias del ambiente producen una respuesta caracterIstica de las comunidades bióticas (Bonetto, 1976). Al considerar el concepto de pulso (Junk, et al., 1989), se definen, integran y discuten algunas de las múltiples e importantes influencias de los picos de creciente en su articulación con el valle aluvial. Tal pulso representa la principal fuerza que determina y controla la bioproductividad del río, desarrollada fundamentalmente en las planicies de inundación. En las actuales condiciones (Bonetto y Hurtado, 1999), los niveles hidrométricos se han tornado erráticos a veces con varios pulsos de inundación en el ciclo anual.

Estos sistemas pulsátiles se comportan como sistemas en permanente desequilibrio. Los pulsos de inundación son responsables en gran medida de la organización biótica y los eventos periódicos de inundación producen situaciones de estrés bióticos que se reflejan en el "reseteo" del sistema (Neiff, 1999).
Las muestras fueron obtenidas en la isla Carabajal (Santa Fe, 31° 39' S - 60 ° 42 ' W) cuya superficie es de aproximadamente 4000 ha (Fig. 1). En ella se destacan numerosos cuerpos de agua leníticos, algunos de considerable extensión, tales como la Laguna "La Cuarentena" de 80 ha, "La Cacerola" de 80 ha, "Vuelta de

Irigiyen" de 70 ha y "El Puesto" de 40 ha. Esta isla pertenece a la unidad geomorfológica denominada llanura de bancos (Iriondo y Drago, 1972).

La identificación y delimitación de los ambientes se efectuó mediante el empleo de fotografías aéreas y su posterior reconocimiento a campo y verificación de la fotointerpretación.

Las grandes unidades de vegetación y ambiente insular (GUVAS) han sido separadas según los criterios y terminología de aportes realizados para el valle de inundación del Paraná (Beltzer, 1981; 1990 a,b,c; Neiff, 1975, 1979, 1986 a,b,; Beltzer y Neiff, 1992).(Fotos 1,2,3 y 4).

Para este estudio se han considerado las siguientes unidades de vegetación y ambiente (GUVAS):

1- Aguas abiertas
2- Vegetación acuática flotante y arraigada
3- Bosque en galería
4- Pajonal
5- Pastizal
6- Monte
7- Playa

1- AGUAS ABIERTAS

Comprende el espejo de agua libre de vegetación.

2- VEGETACION ACUATICA FLOTANTE Y ARRAIGADA

Estas consocies opcupan grandes extensiones cuyas variaciones dependen del ciclo hidrológico (Neiff, 1975, 1979, 1986-a). Las especies más frecuentes y abundantes son *Eichhornia crassipes, E. azurea, Azolla sp., Salvinia sp., Pistia stratiotes, Paspalum repens, Echonichloa polystachia, Ludwigia peploides, Polygonum sp.*

3- BOSQUE EN GALERIA

Siguiendo el curso de los ríos y diques marginales de los derrames laterales producidos por las crecientes, se halla generalmente el denominado bosque en galería o monte blanco (Beltzer y Neiff, 1992). Las especies típicas son *Salix humboldtiana* y *Tessaria integrifolia* , propias de los albardones incipientes, en tanto que en aquellos más altos se registran la presencia de otras especies como *Erythrina crista-galli*, *Nectandra falcifolia* , *Cathornion polyantus* , *Sapium haematospermun* , entre otras Además, presentan pastizales con *Bacharis* sp., *Sida rombifolia, Aspilia silphilioides* y otras, enredaderas como *Ipomea* sp., *Muehlembeckia sagitifolia, Mikania micranta* y estrato herbáceo con dominancia de gramíneas bajas.

4- PAJONAL

El ambiente de vegetación palustre tiene a *Panicum prionitis* como especie dominante, pudiendo observarse además facies de *Scirpus californicus* y de *Typha* spp., en ambientes conocidos como bañados (Neiff y Orellana, 1972).

5- PASTIZAL

Se trata de una formación herbácea de contacto entre la selva en galería y el pajonal (Beltzer y Neiff, 1992), caracterizado por gramíneas bajas que se prestan al ramoneo del ganado presente en el área de estudio.

6 - MONTE

En los albardones altos y arenosos la vegetación típica está constituida por poblaciones arbóreas como *Acacia caven, Erythrina crita-galli, Nectandra falcifolia*, *Sapium haematospermum, Croton urucurana* y otras (Neiff y Orellana, 1972). Para este ambiente puede distinguirse el estrato inferior que corresponde a la vegetación herbácea, un estrato arbustivo y uno o dos estratos arbóreos.

7 - PLAYA

Ocupa una reducida extensión en el Paraná y sus tributarios principales por la magnitud de los pulsos hidrosedimentológicos (Junk, et al., 1989). Su existencia está restringida a bajantes pronunciadas que dejan al descubierto extensos bancos de arena en islas del cauce o anillos perimetrales concéntricos en las lagunas del valle de inundación (Beltzer y Neiff, 1992).

Foto 1. Bosque en galería y albardón.

Foto 2. Monte y pastizal.

Foto 3. Aguas abiertas, vegetación acuática, albardón y monte.

Foto 4: Pajonal y bosque en galería.

MATERIAL Y METODOS

El este trabajo incluyen las siguientes especies de Ardeidae:

- *Ardea cocoi* L. 1766 "garza mora"

Butorides straitus striatus (Vieillot, 1817) "garcita azulada"

Bubulcus ibis ibis (L., 1758) "garcita bueyera"

Casmerodius albus egretta (Gmelin, 1789) "garza blanca"

Egretta thula thula (Molina, 1782) "garcita blanca"

Syrigma sibilatrix sibilatrix (Temmminck, 1824) "chiflón"

Nycticorax nycticorax hoactli (Gmelin, 1789) "garza bruja"

Tigrisoma lineatum marmoratum (Vieillot, 1817) "Hocó colorado"

Ixobriyhus involucris (Vieillot, 1823) "mirasol chico"

Para la determinación del espectro alimentario se efectuaron capturas de ejemplares utilizando arma de fuego con algunas escasas capturas con redes de neblina y se realizaron lavajes siguiendo el criterio de Moddy (1970) y Rosenberg y Cooper (1990), utilizando una sonda con agua tibia con el objeto de provocar regurgitados. El período de muestreo abarca desde el año 1999 hasta 2003.

Asimismo, teniendo en cuenta la alta velocidad metabólica de las aves -en particular las básicamente ictiófagas- se ha tratado de obtener muestras analizables en condiciones de colecta a campo, de tal manera de que los contenidos aseguren dentro de lo posible el máximo de componentes analizables (Vischer y Moratorio, 1982).

Las redes se abrieron al amanecer manteniéndolas durante todo el día hasta el crepúsculo. La lectura o control se efectuó cada media hora aproximadamente. El trabajo de las redes fue poco exitoso al tratarse en su mayoría de aves de mediano y gran porte y su emplazamiento debido a las características de las unidades ambientales que frecuentan. Se tomó el peso del individuo, hora de captura, unidad de ambiente y actividad que realizaba. Para evitar la sobreestimación de los patrones de comportamiento al momento de la colecta, se consideró como actividad comportamental, lo observado durante los cinco minutos a partir de la identificación del ave (Wiens, 1989). Todos los contenidos, tanto de capturas con arma como producto de lavajes, fueron fijados en formol al 10% para su posterior análisis cuali-cuantitativo.

El número de ejemplares analizados para cada especie de Ardeidae fue el siguiente:

Ardea cocoi = 29 individuos

Butorides striatus = 51 individuos

Bubulcus ibis = 30 individuos

Casmerodius albus = 38 individuos

Egretta thula = 31 individuos

Syrigma sibilatrix = 19 individuos

Nycticorax nycticorax = 40 individuos

Tigrisoma lineatum = 17 individuos

Ixobrychus involucris = 13 individuos

Los contenidos estomacales fueron examinados individualmente, identificándose y cuantificándose los organismos a distintos niveles de resolución taxonómica. Los contenidos fueron analizados bajo lupa binocular. Para el conteo de las ingestas en avanzado estado de digestión, se consideraron como individuos a aquellos que conservaron estructuras o piezas claves para su identificación, tales como cabezas, mandíbulas, élitros, quelíceros, etc.

A fin de determinar la diversidad trófica, se siguió el criterio de Hurtubia (1973) que consiste en calcular la diversidad (H) para cada individuo utilizando la ecuación de Brilluoin (1965):

$$H = (1 / N) \ (\log_2 N! - \Sigma \ \log_2 Ni!)$$

donde N es el número total de organismos hallados en el estómago de cada individuo y Ni es el número total de presas i en cada estómago. Las cuantificiones individuales de cada contenido fueron sumadas al azar, obteniéndose la diversidad trófica acumulada (Hk).

Con el objeto de establecer la contribución de cada categoría de alimento a la dieta de cada unda de las especies, se aplicó el índice de Importancia Relativa (IRI), según el criterio de Pinkas et al., (1971):

$$IRI = \% FO \ (\% N + \% V)$$

donde FO es la frecuencia de ocurrencia de una categoría de alimento, N es el porcentaje numérico y V es el porcentaje volumétrico.

Con relación al tamaño de las presas, las mismas fueron clasificadas en base sus dimensiones y agrupadas en rangos para cada una de las especies.

La determinación de la superposición de los espectros alimentarios fue medida a través del porcentaje de similaridad según Colwel y Futuyma (1971):

$$C_{ih} = 1 - \tfrac{1}{2} \Sigma_j / p_{ij} - p_{hi} /$$

siendo C_{ih} el solapamiento proporcional del nicho y P_j la importancia de la especie j en la dieta de la especie i y de la especie h respectivamente.

La amplitud del nicho trófico (= subnicho trófico) se midió según la ecuación de Levins (1968):

$$AN = (\Sigma \ p_{ij}^{2} - 1)$$

donde pij es la probabilidad del item i en la muestra j.

Con el objeto de evaluar la utilización de los recursos alimentarios y como una expresión de la explotación, asimilación y producción neta (Ricklefs, 1998), se estimó la eficiencia alimentaria mediante la expresión de Acosta Cruz, et al. (1988):

$$l' e = 1 - [\ x \text{ peso cont. (g.)} / x \text{ peso corp. (g)}\ ] \ .\ 100$$

La selectividad dietaria se evaluó aplicando la correlación de rangos de Spearman (rs) (Schefler, 1969; Sokal y Rohlf, 1979):

$$rs = 1 - \frac{6 \ \Sigma \ (X - Y)^2}{n\ (n^2 - 1)}$$

donde X es el rango de abundancia de la presa hallada en el estómago siendo Y el rango ordinal de abundancia de la presa en el medio según evaluación cualitativa y n el número de especies presa. Los valores ordinales cualitativos de las presas fueron asignados por distintos especialistas según los taxa. El resultado fue docimado en la búsqueda de significación según la siguiente ecuación:

$$R = \frac{n - 2}{1 - rs}$$

donde r es el coeficiente de correlación obtenido.

Se consideraron los grados de participación trófica de las especies estudiadas en cada una de las grandes unidades de ambiente y vegetación (GUVAS). Los porcentajes se obtuvieron considerando los taxa que se hallaron en los respectivos espectros y el habitat correspondiente a cada uno de ellos. Para la determinación del habitat de cada organismo componente de las dietas de las garzas, se efectuaron capturas de presas potenciales mediante el empleo de trampas, copos, redes, etc. organizándose una colección de referencia, habiéndose tenido en cuenta además los datos biológicos reconocidos en cada organismo presa, mediante la consulta bibliográfica y el asesoramiento de especialistas.

A fin de comparar este índice con cada una de la especies de garzas tratadas en este estudio, se consideró oportuno estandarizar los valores de amplitud de nicho

trófico, siguiendo a Colwel y Futuyma (1971):

Tamaño de nicho B' = (Bobs - Bmin) / (Bmax - Bmin), donde

Bobs = An; Bmax = número máximo de itemes consumidos y Bmin = 1

Se establecieron los grados de fidelidad de las garzas a las grandes unidades de vegetación y ambiente (GUVAS) los que señalan la intensidad (Dajoz, 1979)o frecuencia con que la especie se encuentra incluida en las unidades de ambiente y se expresan en función de los valores de ocurrencia obtenidos según la ecuación oportunamente formulada (Beltzer, 1984 a,b):

$$GF = X_t \cdot 100 / X_e$$

donde Xe es el número de registros con presencia de la especie y Xt es el número total de observaciones.

A los efectos de testear los valores de fidelidad obtenidos según la expresión precedente se adoptó el indice de preferencia de habitat, siguiendo el criterio de Duncan (1983):

$$Pi = \{ \log [Vi / Ai] \} + 1$$

donde Vi es el porcentaje de individuos registrados en cada unidad de ambiente (GUVA) y Ai es el porcentaje de cobertura correspondiente a cada GUVA. Estos porcentajes se obtuvieron mediante la utilización de fotografías aéreas, para cada período de captura. Los valores superiores a 0,3 indican una alta preferencia por una determinada unidad de ambiente y vegetación, en tanto que valores inferiores señalan escasa selectividad y ausencia (Bignal, et al., 1988).

En lo que hace al subnicho temporal se buscó conocer los mecanismos de aislamiento mediante observaciones a campo -muchas de las cuales han sido efectuadas en los últimos años - y mediante la utilización del índice medio de saciado(IF-Index of Fulness).

El ritmo circadiano de actividad alimentaria (dimensión del nicho temporal = subnicho temporal), se calculó mediante el índice medio de saciedad (Index of Fullnes - IF) (Maule y Horton, 1984), considerando el volumen de los contenidos estomacales en centímetros cúbicos, sobre el peso del cuerpo del ave en gramos para cada tiempo de captura:

$$IF = [\text{ vol. con. estom. } (cm^3) / \text{ peso corporal } (g)]$$

Las observaciones a campo, permitieron definir las técnicas de captura: "buscadora", "perseguidora", "al acecho", etc. según los criterios de Kushlan (1976-b) y los grupos tróficos según Kirkconnel, et al. (1992) y Beltzer (2003) dentro del gremio de aves acuáticas en el cual las especies sea caminando, corriendo, saltando o estáticas efectúan básicamente un "picoteo de estoque".

Las relaciones tróficas se compararon utilizando el análisis de agrupamiento UPGMA aplicando el índice de similitud de Sorensen y donde cada especie estudiada constituyó una unidad taxonómica operativa (OTU). Los análisis se realizaron con el programa MVSP (Kovach, 1999). Este coeficiente genera valores entre 0 y 1, siendo 1 el valor de máxima similitud.

Como respaldo a todo planteo en la utilización e interpretación de los recursos de análisis cuantitativos utilizados, fueron tenidos en cuenta además de las ya citados los siguientes autores: Kenneth-Mather (1976); Lison (1976); Abad de Servín y Servín Andrade (1978); Reyes Castañeda (1980); Sokal y Rolph (1980); Yamane (1980); Siegel (1990).

RESULTADOS

ESPECTRO TROFICO

Ardea cocoi Garza mora

Todos los estómagos contuvieron alimento. El espectro resultó integrado por 17 entidades taxonómicas, siendo los más importantes los peces, siguiéndole otros vertebrados como reptiles, anfibios y mamíferos (Tabla 1).

Tabla 1. Espectro trófico de *Ardea cocoi*. N= número de individuos; F= frecuencia de captura; H= habitat; A= Acuático; T= terrestre; n.i.= no identificados.

	N	F	H
Mammalia			
Rodentia			
Holochilus brasiliensis	1	1	A
Amphibia			
Leptodactylidae			
Leptodactylus ocellatus	3	2	A
Hylidae			
Hypsobias pulchellus	5	3	A
Pisces			
Characidae			
Astyanax bimaculatus	6	9	A
Salminus maxillosus	7	4	A
Serrasalmidae			
Serrasalmus spilopleura	2	1	A
Erythrinidae			
Hoplias malabaricus	26	25	A
Anostomidae			
Leporinus obtusidens	23	17	A
Curimatidae			
Prochilodus lineatus	32	30	A
Pimelodidae			
Pimelodus albicans	13	12	A
Callichthyidae			

Hoplosternum littorale	11	9	A
Loricariidae			
Loricaria anus	1	1	A
Synbranchidae			
Synbranchus marmoratus	1	1	A
n.i.	19	20	A
Insecta			
Hemiptera			
Belostomatidae			
Belostoma sp.	9	5	A
Orthoptera			
Paulinidae			
Paulinia acuminata	3	2	A
Crustaceoa			
Decapoda			
Trichodactyllidae			
Trichodactyllus borelianus	*6*	*4*	*A*

Butorides stristus striatus Garcita azulada

Todos los estómagos contuvieron alimento. El espectro resultó compuesto por 51 entidades taxonómicas, siendo los más importantes los peces y los insectos, en tanto que los crustáceos, arácnidos y anfibios, tuvieron una representación menor (Tabla 2).

Tabla 2. Espectro trófico de *Butorides striatus striatus*. N = número de individuos; F= frecuencia de captura; H=habitat; A= Acuático; T= Terrestre; n.i.= no identificados.

	N	F	H
Amphibia			
Leptodactylidae			
Leptodactylus ocellatus	2	2	A
Hylidae			
Hypsobias pulchellus	10	12	A
Pisces			
Characiformes			
Characidae			
Holohestes pequira	97	45	A
Prionobrama paraguayensis	5	2	A
Astyanax bimaculatus	8	5	A
Astaynax sp.	3	2	A
Salminus maxillosus	6	4	A
n.i.	5	4	A
Serrasalmidae			
Serrasalmus spilopleura	1	1	A
Parodontidae			
Apareiodon affinis	3	2	A
Curimatidae			
Prochilodus lineatus	6	4	A
Pseudocurimata sp.	1	1	A
Erythrinidae			
Hoplias malabaricus	3	2	A
Rhamphichthyidae			
Eigennmania virescens	6	4	A
Rhamphicthys rostratus	1	1	A
Pimelodidae n.i.	1	1	A
Callichthyidae			
Hoplosternun thoracatum	3	2	A
H. littorale	5	2	A
Cyprinodontidae			
Pterolebias longipinnis	2	2	A
Cichlidae			
Crenicichla sp.	1	1	A
Aequidens portalegrensis	6	4	A
Aranae			
Pisauridae n.i.	3	2	A
Lycosidae n.i.	3	2	A
n.i.	17	12	?

Crustacea			
Amphypoda			
Hyalellidae			
Hyalella curvispina	5	3	A
Decapoda			
Trichodactyilidae			
Trichodactyllus borelianu	2	2	A
Palaemonidae			
Macrobrachium borelli	10	7	A
Palaemonetes argentinus	21	10	A
Insecta			
Odonata n.i.	30	15	T
Orthoptera			
Acrididae	9	5	T
n.i.	12	5	T
Hemiptera			
Notonectidae n.i.	2	1	A
Belostomatidae			
Belostoma micantulum	8	5	A
B. discretum	1	1	A
Belostoma sp.	2	2	A
Corixidae			
Tricocorixa sp.	6	4	A
n.i.	1	1	A
Coleoptera			
Carabidae n.i.	3	2	T
Curculionidae n.i.	5	3	A
Dytiscidae n.i.	3	2	A
Hydrophilidae n.i.	9	8	A
Ephemeroptera			
Baetidae			
Baetis sp.	1	1	A
Diptera			
Chironomidae n.i.	12	1	A
Muscidae n.i.	5	1	T
Hymenoptera			
Ponerinae	1	1	T
n.i.	15	7	T

Bubulcus ibis ibis Garcita bueyera

Todos los estómagos estudiados contuvieron alimento. El espectro trófico resultó

compuesto por un total de 17 entidades taxonómicas, representados mayoritariamente por insectos, dentro de los cuales se destacan numéricamente los Orthoptera con especies de la Familia Paulinidae (*Marellia* sp. y *Paulinia acuminata*) y Leptismidae (*Cornops acquaticum*), siguiéndoles los Coleoptera con Hydrophilidae, Dytiscidae Curculionidae. Los grupos restantes correspondieron a los Arachnida y Amphibia (Tabla 3).

Tabla 3. Espectro trófico de *Bubulcus ibis ibis*. N= número de individuos; F= frecuencia de captura; H= habitat, A= acuático; T= terrestre; n.i. = organismos no identificados.

	N	F	H
Organismos			
INSECTA			
Orthoptera			
Paulinidae			
Marellia sp.	35	42	A
Paulinia acuminata	13	23	A
Lepismidae			
Cornops aquaticum	85	54	A
Acrididadae (n.i.)	29	15	T
Orthoptera (n. i.)	12	21	?
Gryllidae			
Gryllodes sp.	31	12	T
Coleoptera			
Hydrophilidae n.i.	10	8	A
Trotispernus sp.	4	2	A
Dytiscidae n.i.	12	9	A
Curculionidae	13	3	A
n.i.	2	1	?
Hemiptera			
Belostomatidae			
Belostoma sp.	3	1	A

Lepidoptera (larvas n.i.)	1	1	?
Aranae			
Pysauridae n.i.	41	13	A
Amphibia			
Hylidae			
Hysobias pulchellus	12	9	A
Semillas n.i. sp. A	5	3	?
Semillas n.i. sp. B	1	1	?

Tigrisoma lineatum marmoratum Hocó colorado

Todos los estómagos analizados contuvieron alimento (n= 17) siendo los peces el iteme numéricamente más importante entre los que se encuentran *Synbranchus marmoratus* y *Hoplosternun littorale*. Le siguieron los insectos y con menor importancia los anfibios y reptiles (Tabla 4).

Tabla 4. Espectro trófico de *Tigrisoma lineatum marmiratum*. N= número de individuos; F= frecuencia de captura; H= habitat; A= Acuático; T= Terrestre; n.i. = no identificado.

	N	F	H
Reptilia			
Colubriformes			
Colubridae n.i.	2	2	A
Amphibia			
Leptodactylidae			
Leptodactylus ocellatus	2	1	A
Hylidae			
Hypsobias pulchellus	4	2	A

Pisces			
Siluriformes			
Callichthyidae			
Hoplosternum littorale	12	9	A
Synbranchiformes			
Synbranchidae			
Synbranchus marmoratus	23	13	A
Caraciformes			
Caracidae			
Astyanax sp.	12	9	A
Holoshestes pequira	28	14	A
Insecta			
Odonata			
Anisoptera	4	2	T
Zygoptera	1	1	T
Coleoptera			
Hydrophilidae			
Tropisternus sp.	2	2	A
Hemiptera			
Belostomatidae			
Belostoma sp.	3	2	A

Casmerodius albus Garza blanca

Todos los estómagos contuvieron alimento. El espectro trófico resultó compuesto por un total de 33 entidades taxonómicas, entre las que se destacan los peces, siguiéndole los insectos (Tabla 5).

Tabla 5. Espectro trófico de *Casmerodius albus*. N= número de individuos; F=frecuencia de captura; H= habitat; A= Acuático; T= Terrestre; n.i.= no

identificados.

	N	F	H
Pisces			
Characidae			
Aphiocarax rubripinnis	8	5	A
Astyanax fasciatus	3	2	A
Astyanax sp.	13	9	A
Salminus maxillosus	4	2	A
Serradalmidae			
Serrasalmus spilopleura	1	1	A
Anostomidae			
Leporinus obtusidens	10	7	A
Schizondon fasciatum	*4*	*2*	*A*
Hemiodidae			
Appareiodon affinis	3	2	A
Characidium fasciatum	1	1	A
Curimatidae			
Prochilodus lineatus	6	3	A
Curimatorbis platanus	29	18	A
Gasterostomus latior	3	1	A
n.i.	32	6	A
Rhamphichtyidae			
Hypopomus brevirostris	1	1	A
Pimelodidae			
Pimelodus albicans	5	3	A
n.i.	3	1	A
Callichthyidae			
Corydoras hastatus	2	1	A
Corydoras sp.	1	1	A
Hoplosternum thoracatum	7	4	A
Cyprinodontidae			
Pterolebias longipinnis	1	1	A
Cichlidae			
Apistogramma combrae	1	1	A
n.i.	3	3	A
Lesbiasinidae			
Pyrrhulina australis	13	7	A
Insecta			

Hemiptera			
Belostomatidae			
Belostoma micantulum	5	3	A
Belostoma sp. 1	1	1	A
Orthoptera			
Acrididae n.i.	1	1	T
Paulinidae			
Paulinia acuminata	3	2	A
Coleoptera			
n.i.	3	3	A
Hymenoptera	1	1	A
Aranae n.i.	2	1	T
Crustacea			
Decapoda			
Trichodactyllidae			
Trichidactyllus borelianus	1	1	A
Palaeminidae			
Machrobrachium borelli	5	3	A
Palaemonetes argentinus	1	1	A

Egretta thula thula Garza banca chica

Todos los estómagos analizados contuvieron alimento. El espectro trófico estuvo compuesto por un total de 30 entidades taxonómicas, entre las que se destacan numéricamente los peces (Tabla 6).

Tabla 6. Espectro trófico de *Egretta thula thula*. N= número de individuos; F= frecuencia de captura; n.i.= no identificado; H= habitat, A=acuático; T= terrestre

	N	F	H
Pisces			
Characidae			
Aphyocharax rubropinnis	15	2	A

Astyanax bimaculatus	3	2	A
Astyanax sp.	3	2	A
Holoshestes pequira	21	27	A
Hyphessobrycon anisitsi	30	28	A
Odontostilbe paraguayensis	13	7	A
Serrasalmidae			
Serrasalmus spilopleura	3	2	A
Erythrinidae			
Hoplias malabaricus	2	2	A
Anostomidae			
Schizodon fasciatum	6	4	A
S. platae	2	1	A
Curimatidae			
Prochilodus lineatus	1	1	A
Curimatorbis platanus	5	3	A
Rhamphichtyidae			
Eigenmania virescens	12	8	A
Pimelodidae			
Pimelodus albicans	1	1	A
Callichthyidae			
Corydoras hastatus	9	7	A
Poeciliidae			
Cnesterodon decenmaculatus	3	3	A
n.i.	2	1	A
Synbranchidae			
Synbranchus marmoratus	3	2	A
Cichlidae			
Apistogramma combrae	5	3	A
n.i.	2	1	A
Lebiasinidae			
Pyrrhulina australis	1	1	A
Insecta			
Hemiptera			
Belostomatidae			
Belostoma micantulum	3	2	A
Coleoptera			
Hydrophilidae			
Tropisternus sp.	6	4	A
Dytiscidae n.i.	1	1	A
Odonata n.i.	4	4	T
Diptera n.i.	25	1	T
Aranae n.i.	2	1	T

Crustacea			
Palaemonidae			
Palaemonetes argentinus	1	1	A
Machrobrachium borelli	3	2	A
Hyallelidae			
Hyalella curvispina	2	1	A

Syrigma sibilatrix sibilatrix Chiflón

Todos los estómagos contuvieron alimento. El espectro trófico estuvo compuesto por un total de 14 entidades taxonómicas, entre las cuales tuvieron mayor importancia numérica los insectos tanto con formas terrestres como asociadas a la vegetación. Los grupos restantes tuvieron una representación ostensiblemente menor tales como Colubridae, Hylidae dentro de los vertebrados y Aráchnida y Crustacea dentro de los invertebrados no Insecta (Tabla 7).

Tabla 7. Espectro trófico de *Syrigma sibilatrix sibilatrix*. N= número de individuos, F= frecuencia de captura, n-i-= no identificados; H= habitat; A= acuático; T= terrestre

	N	F	H
Reptilia			
Colubridae n.i.	5	3	T
n.i.	2	1	T
Amphibia			
Hylidae			
Hypsobias pulchellus	6	4	A
Pisces			
n.i.	2	1	A
Aranae			
Lycosidae n.i.	9	5	T
n.i.	12	8	T

Crustacea			
Decapoda			
Trichodactylidae			
Trichodactyllus borelianus	5	3	A
Insecta			
Odonata			
Anisoptera n.i.	15	9	T
Orthoptera			
Acrididae			
Cornops aquaticum	23	11	A
Hemiptera			
Belostomatidae n.i.	7	5	A
Coleoptera			
Dytiscidae n.i.	11	8	A
Carabidae			
Diloboderus abderus	2	1	T
n.i.	21	12	T
n.i.	34	16	?

Nycticorax nycticorax hoactli Garza bruja

Todos los estómagos analizados contuvieron alimento. El espectro alimentario resultó integrado por 16 entidades taxonómicas, destacándose numéricamente los peces como los más importantes, entre los que se destaca *Synbranchus marmoratus* como la más importante numéricamente, siguiéndole los Hylidae, siendo Insecta y Crustacea menos importantes (Tabla 8).

Tabla 8. Espectro trófico de *Nycticorax nycticorax hoactli*. N= número de individuos; F0 frecuencia de captura; A= habitat; A= acuático; T= terrestre

	N	F	A
Amphibia			
Hylidae			
Hypsobias pulchellus	12	9	A
Pisces			
Characidae			
Astyanax bimaculatus	3	2	A
Astyanax sp.	4	2	A
Anostomidae			
Leporinus obtusidens	4	3	A
Erythrinidae			
Hoplias malabaricus	3	2	A
Curimatidae			
Pseudocurimata sp.	2	2	A
Ramphichthyidae			
Eigenmannia virescens	1	1	A
Pimelodidae			
Pimelodella maculatus	1	1	A
Pimelodus albicans	8	5	A
Callichthyidae			
Hoplosternun littorale	7	6	A
Synbranchidae			
Synbranchus marmoratus	21	19	A
Loricariidae			
Hypostomus sp.	3	3	A
Insecta			
Hemiptera			
Belostomatidae			
Belostoma micantulum	8	5	A
Orthoptera			
Acrididae n.i.	2	1	T
Crustacea			
Trychodacthillidae			
Trychodactyllus borelianus	10	6	A
Palaemonidae			
Palaemonetes argentinus	9	5	A

Ixobrychus involucris Mirasol chico

Todos los estómagos analizados contuvieron alimento, con un espectro compuesto por 14 entidades taxonómicas, siendo más importantes los Insecta, en particular Odonata, Coleoptera, Hemiptera y Orthoptera, en tanto que Pisces y Arachnida registraron los valores numéricamente más bajos (Tabla 9).

Tabla 9. Espectro trófico de *Ixobrychus involucris*. N= número de individuos; F= frecuencia de captura; H= habitat; A= acuático; T= terrestre.

	N	F	H
Pisces			
n.i.	2	1	A
Aranae			
Pisauridae n.i.	1	1	T
n.i.	3	2	?
Insecta			
Orthoptera			
Paulinidae			
Marellia sp.	8	5	A
Paulinia acuminata	5	3	A
Lestismidae			
Cornops aquaticum	6	6	A
Odonata			
Anisoptera n.i.	6	3	T
Zigoptera n.i.	10	6	T
Coleoptera			
Cucurlionidae n.i.	6	5	A
Dytiscidae n.i.	7	3	A
Hydrophilidae n.i.	11	7	A
Hemiptera			
Belostomatidae			
Belostoma ap.	6	5	A
n.i.	10	8	A
Insecta n.i.	22	10	?

DIVERSIDAD TROFICA

Ardea cocoi

Los valores de diversidad oscilaron entre 0,45 y 3,23 siendo más frecuentes los estómagos comprendidos en el intervalo de diversidad media. La diversidad trófica acumulada (Hk) fue de 1,78 visualizándose la asíntota que permite señalar que se alcanza la muestra mínima (p. t, Magurran, 1989) (Fig. 2).

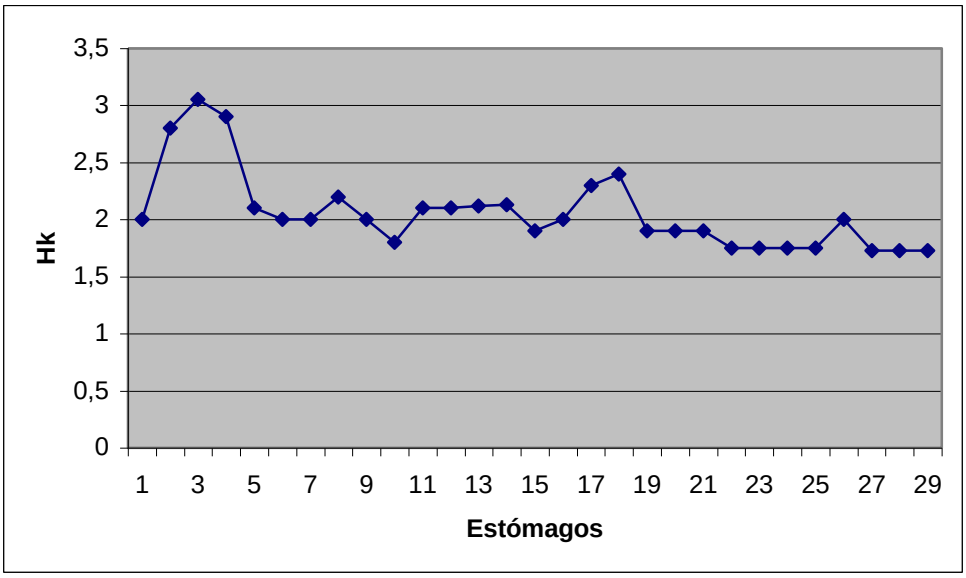


Fig. 2 Diversidad trófica acumulada de *A. cocoi*.

Butorides striatus striatus

Los valores de diversidad trófica por estómago oscilaron entre 0 y 2,99, siendo más frecuentes los comprendidos en el intervalo de clase correspondiente a los valores

de diversidad media. La diversidad trófica acumulada (Hk) fue de un valor de 3,89 (Fig, 3).

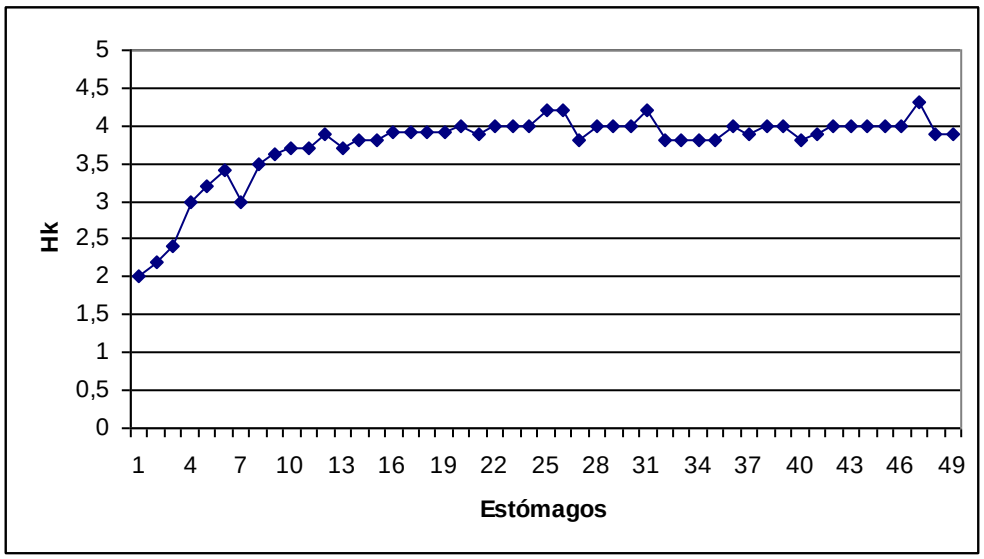


Fig 3. Diversidad trófica acumulada de *B.striatus.*

Bubulcus ibis ibis

Los valores de diversidad por estómago oscilaron entre 1,03 y 2,76, siendo más frecuentes los comprendidos en el intervalo de diversidad media. La diversiad trófica acumulada fue de 2,77 (Fig. 4)

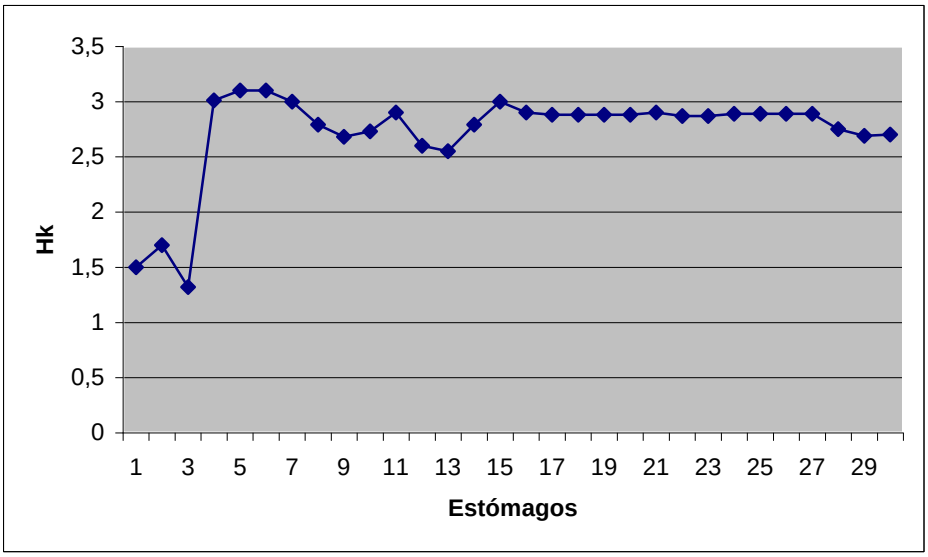


Fig. 4. Diversidad trófica acumulada de *B. ibis*

Casmerodius albus

Los valores de diversidad trófica por estómago oscilaron entre 0,21 y 2,34 siendo más frecuentes los comprendidos en el intervalo de diversidad media, en tanto que la diversidad trófica acumulada (Hk) fue de 1,86 (p. t, Magurran, 1989) (Fig. 5).

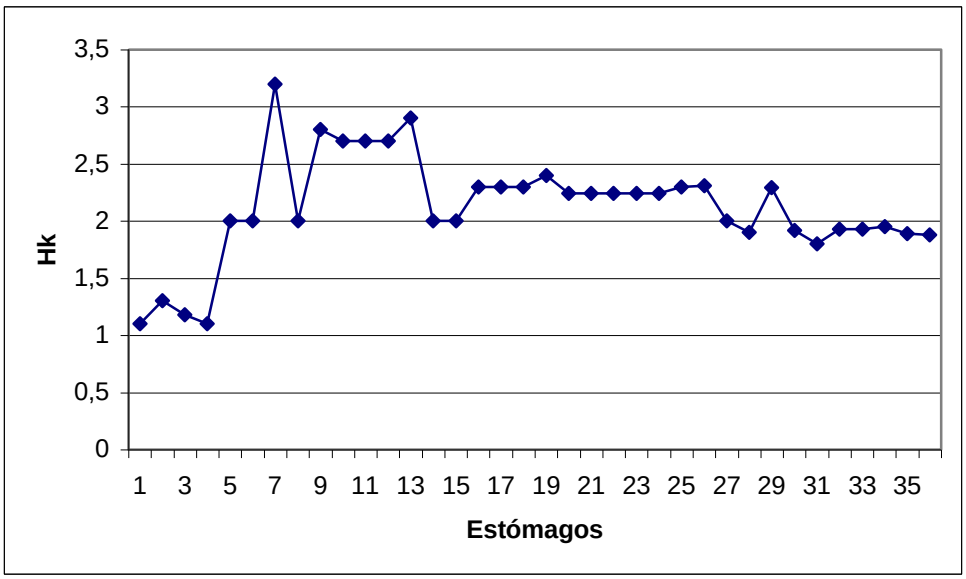


Fig. 5. Diversidad trófica acumulada de *C. albus*

Egretta thula thula

Los valores de diversidad trófica por estómago oscilaron entre 1,1 y 2,78, siendo más frecuentes los comprendidos en el intervalo de baja diversidad, en tanto que la diversidad trófica acumulada (Hk) fue 1,20 (Fig. 6).

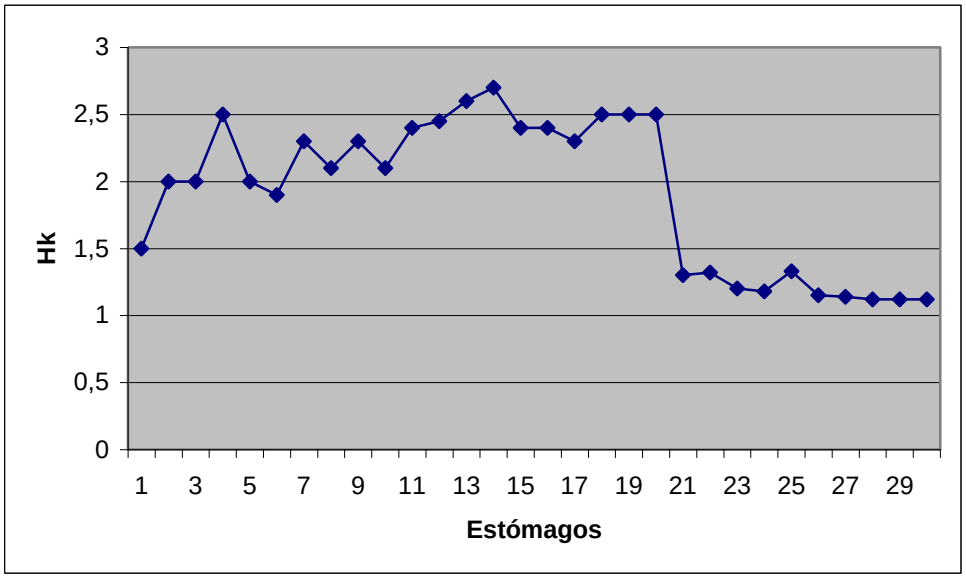


Fig. 6. Diversidad trófica acumulada de *E. thula*

Syrigma sibilatrix sibilatrix

La diversidad trófica por estómago osciló entre 0,23 y 2,15 siendo más frecuentes los estómagos comprendidos en el intervalo de diversidad media. La diversidad trófica acumulada (Hk) fue de 1,70 (Fig. 7).

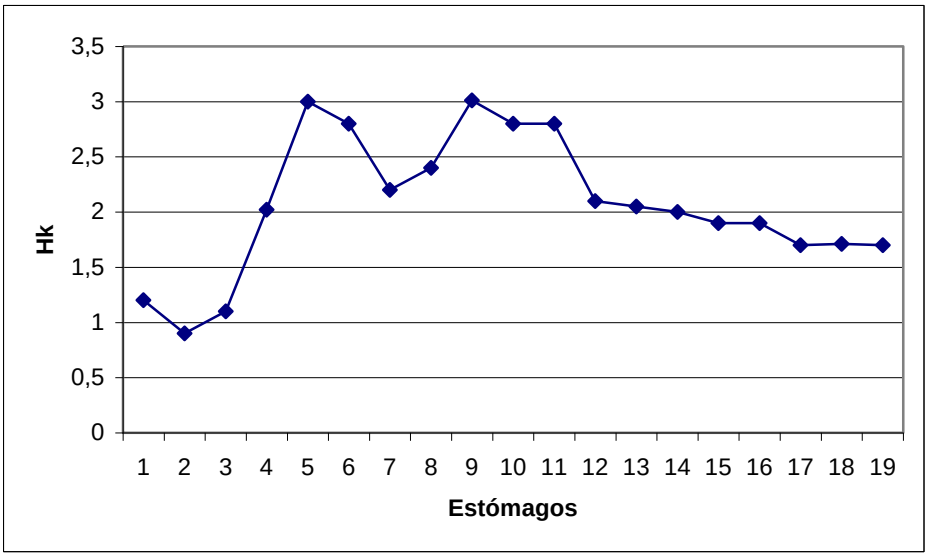


Fig 7. Diversidad trófica acumulada de *S. sibilatrix*

Nycticorax nycticorax hoactli

La diversidad trófica por estómagos osciló entre 0 y 1,86 siendo más frecuentes los valores comprendidos en el intervalo de baja diversidad. La diversidad trófica acumulada (Hk) alcanzó un valor de 3,5 (Fig. 8).

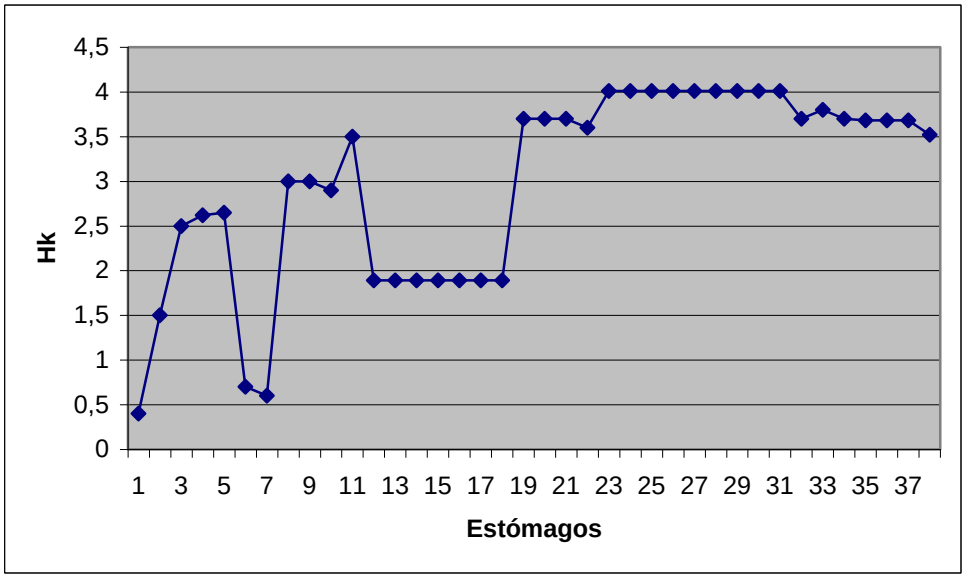


Fig. 8. Diversidad trófica acumulada de *N. Nycticorax*

.

Trigrisoma lineatum marmoratum

Los valores de diversidad trófica por estómago para esta especie oscilaron entre 0,12 y 2,43, siendo más frecuentes los valores comprendidos en el intervalo de diversidad media. La diversidad trófica acumulada (Hk) fue de 2,15. (Fig. 9).

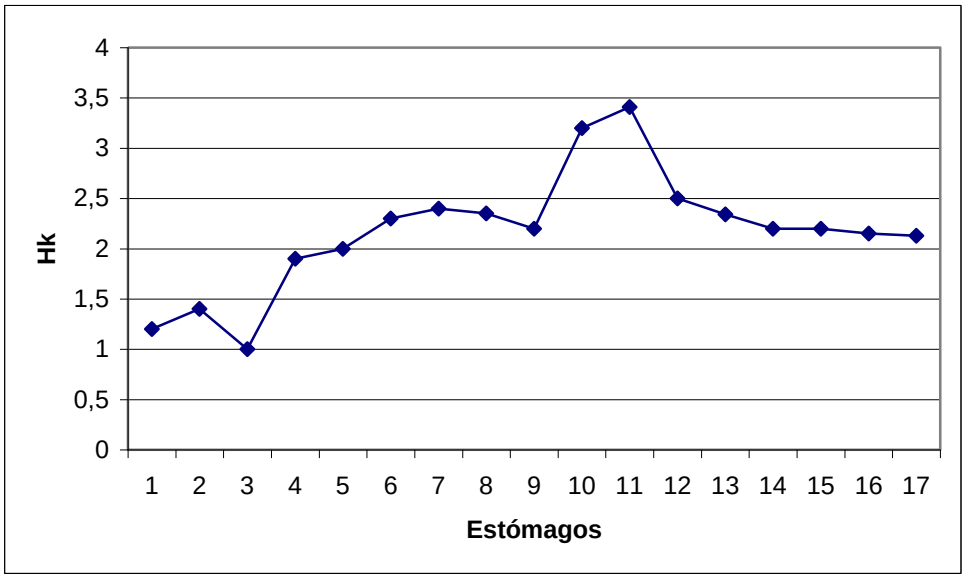


Fig. 9. Diversidad trófica acumulada de *T. lineatum*.

Ixobrychus involucris

Los valores de diversidad trófica por estómago oscilaron entre 0,22 y 2,89, siendo más frecuentes los comprendidos en el intervalo de diversidad media. La diversidad trófica acumulada fue de 1,58 (Fig. 10).

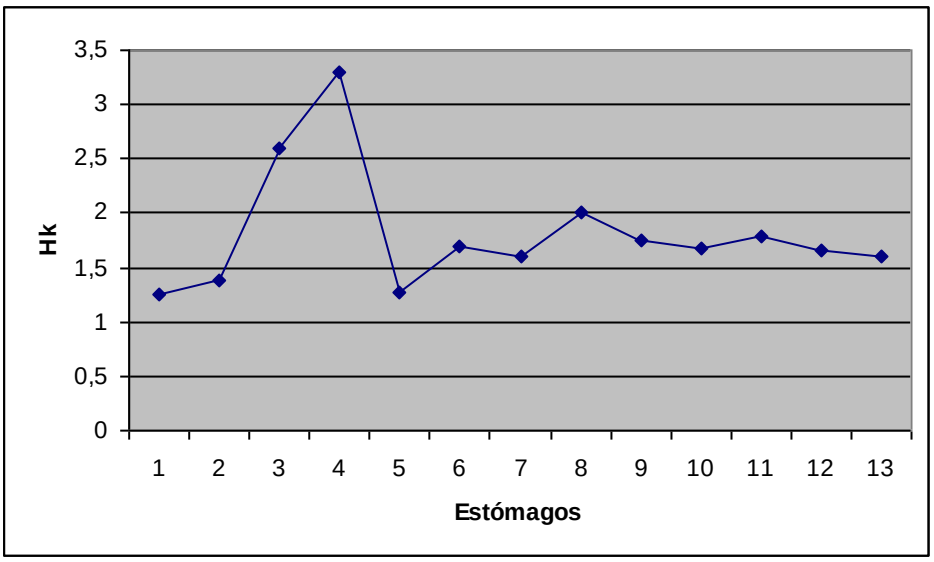


Fig. 10. Diversidad trófica acumulada de *I. involucris*.

INDICE DE IMPORTANCIA RELATIVA (IRI)

Ardea cocoi

Los valores obtenidos por la aplicación del índice de importancia relativa fueron los siguientes (Fig. 11):

PECES = 16.000
MAMIFEROS Y ANFIBIOS = 8000
INSECTOS = 500

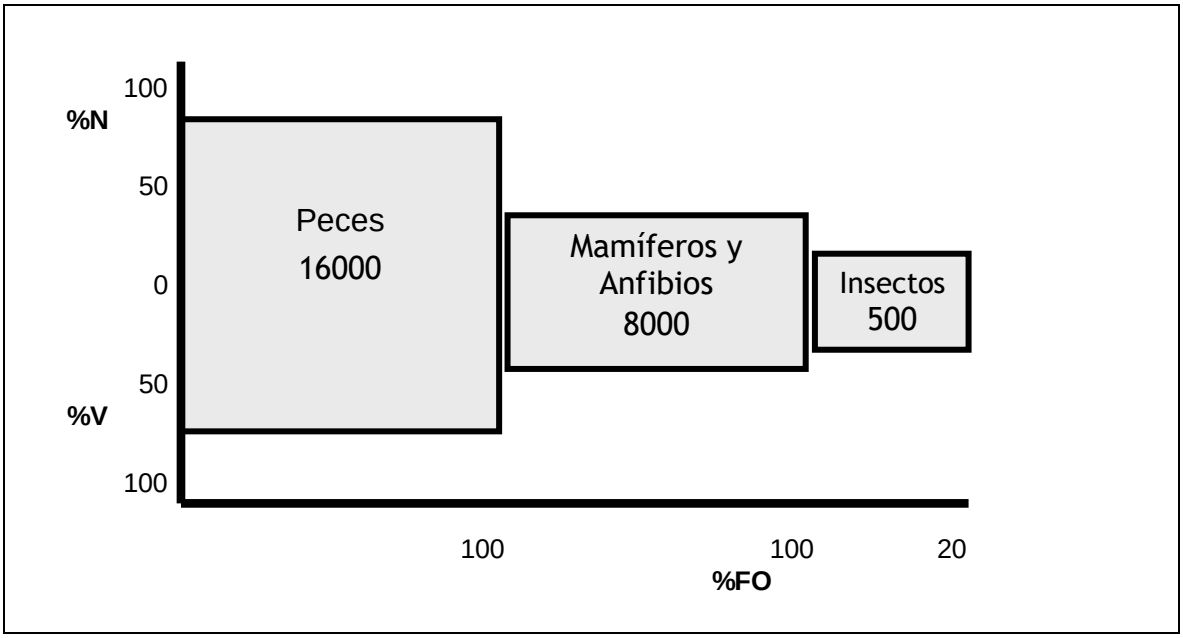


Fig. 11. *Ardea cocoi*. %N = porcentaje numérico, %V = porcentaje volumétrico, % FO = frecuencia de ocurrencia.

Los peces constituyeron el componente más importante de la dieta tanto en número, como en volumen y frecuencia de ocurrencia. Las presas más numerosas estuvieron representadas por peces entre los cuales se registraron algunos de interés comercial tales como *Hoplias malabaricus*, *Leporinus obtusidens* y *Prochilodus lineatus*. Esta clase representó la categoría básica del alimento. El resto de vertebrados presa fueron *Holochilus brasiliensis*, con un solo individuo y los anfibios con *Leptodactyllus ocellatus* e *Hyla pulchella* , constituyendo la categoría secundaria en tanto que los itemes restantes, como los insectos, tuvieron una escasa contribución por lo que se los incluyó en categoría de alimentos accesorios.

Butorides striatus striatus

La contribución de cada categoría de alimento a la dieta de la especie, obtenida por la aplicación del IRI arrojó los siguientes valores (Fig. 12):

PECES = 12.500
INSECTOS = 4121
CRUSTÁCEOS = 800
ARÁCNIDOS = 250

ANFIBIOS = 225

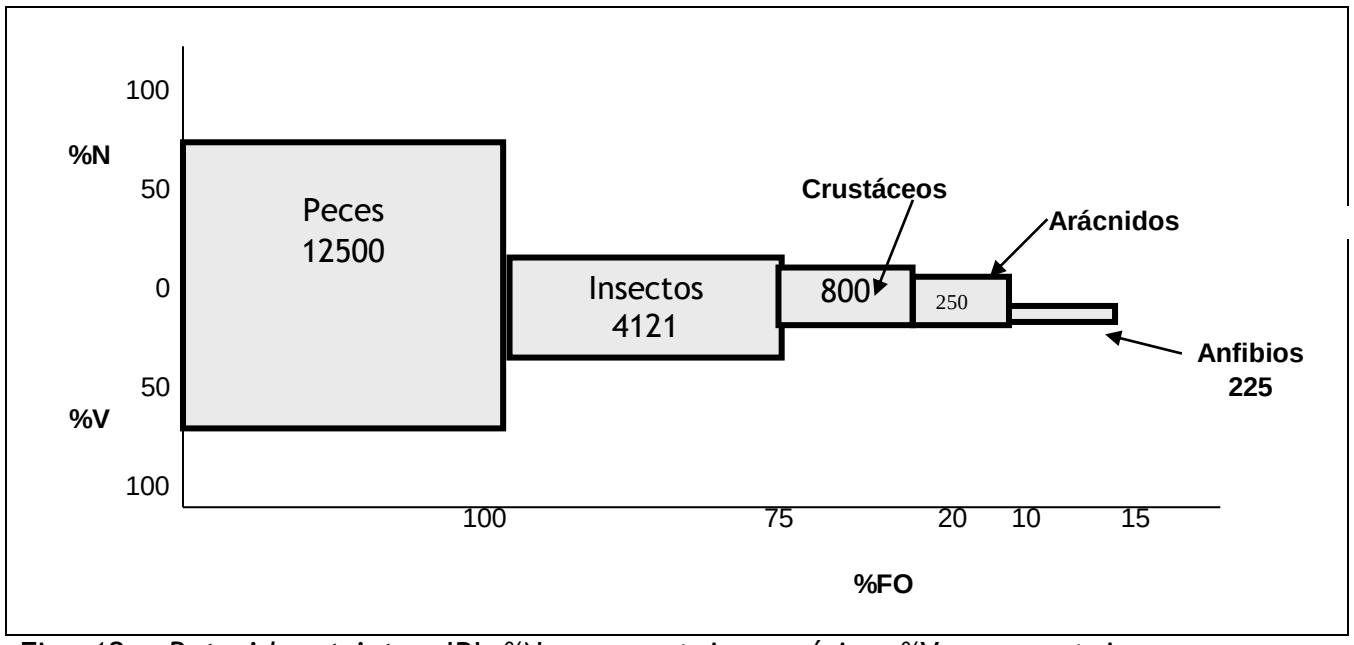


Fig. 12. *Butorides striatus*. IRI. %N = porcentaje numérico, %V = porcentaje volumétrico; %FO = frecuencia de ocurrencia.

El mayor porcentaje del espectro trófico estuvo representado por peces que constituyeron la categoría básica de la dieta. El número más importante correspondió a *Holoshestes pequira*, siguiéndole en orden de importancia *Prionobrama paraguayensis*, *Astyanax bimaculatus, Astyanax sp., Salminus maxillosus, Prochilodus lineatus, Hoplosternum littorale y Aequidens portalegrensis*. El resto tuvo menor representación numérica (*Apareiodon affinis, Hoplias malabaricus, Eigennmania virescens, Pterolebias logipinnis*). Los insectos pertenecieron tanto a formas acuáticas como terrestres. Dentro de los acuáticos se pueden señalar a los Belostomidae, Corixidae y Chironomidae, en tanto que dentro de los terrestres adultos de Odonata y Orthoptera.

Asimismo se registraron semillas y restos de macrófitas cuya ingestión fue considerada accidental coincidiendo con la captura de las presas animales.

Bubulcus ibis ibis

La contribución de cada categoría de alimento a la dieta de la especie, de acuerdo a los resultados del IRI fueron (Fig. 13):

INSECTOS = 15000
ARANAE = 250
ANFIBIOS = 250

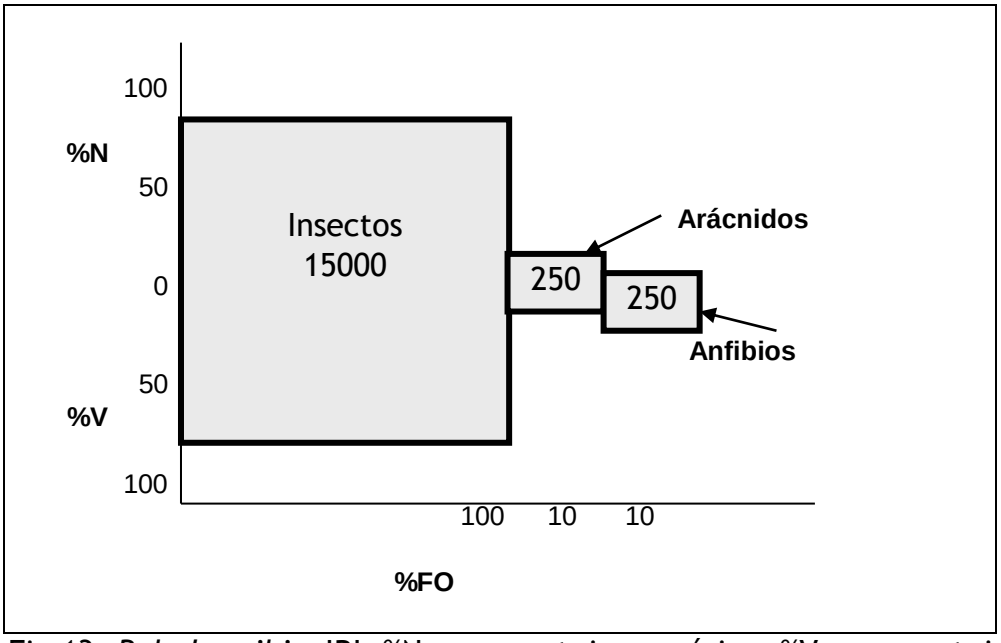


Fig.13. *Bubulcus ibis*. IRI. %N = porcentaje numérico; %V = porcentaje volumétrico; %FO = porcentaje frecuencia de ocurrencia.

Los insectos constituyeron el alimento principal, compuesto básicamente por Orthoptera con formas asociadas a la vegetación tales como *Marelia* sp., *Paulinia acuminata* y *Cornops aquiaticum*. Dentro de los Coleoptera se destacaron los Hydrophilidae, Dytiscidae y Curculionidae. Los Aranae como los Amphibia constituyeron categorías secundarias de alimento, representados por Pysauridae los primeros y por *Hyla pulchella* los segundos.

Casmerodius albus

La contribución de cada categoría de alimento a la dieta de esta especie obtenida por la aplicación del índice de importancia relativa arrojó los siguientes valores (Fig. 14):

PECES = 18200
INSECTOS = 1273
ARACNIDOS Y CRUSTACEOS = 210

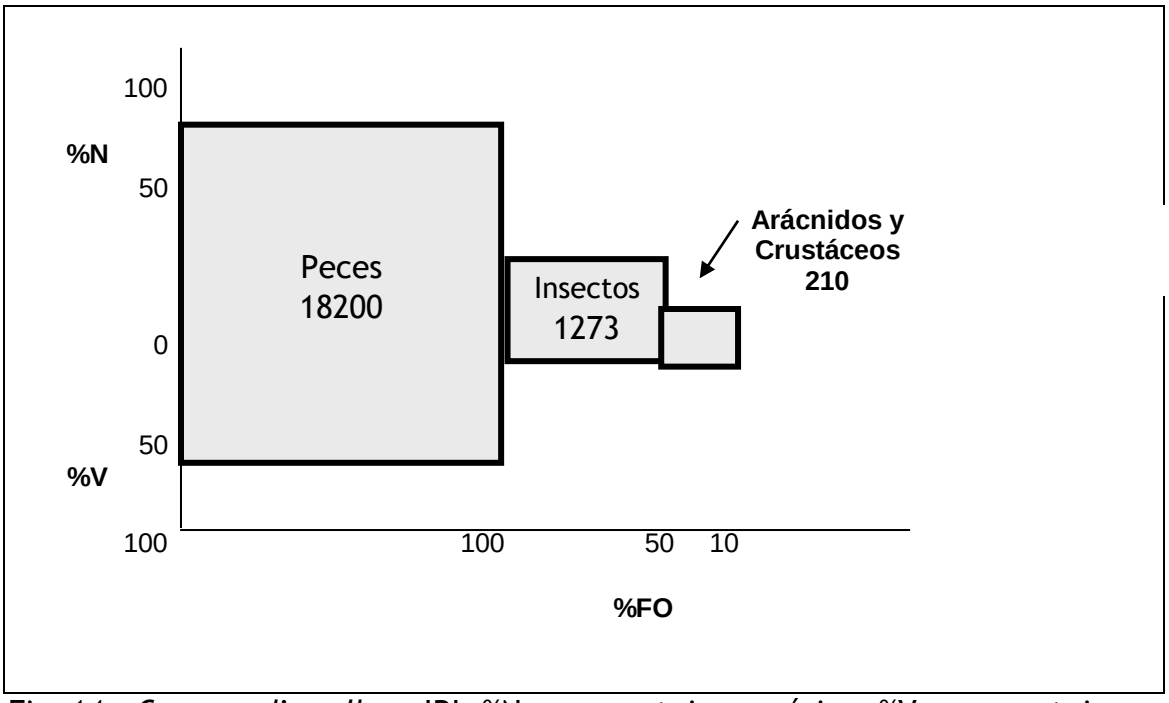


Fig. 14. *Casmerodius albus*. IRI. %N = porcentaje numérico; %V = porcentaje volumétrico y %FO = porcentaje de recuencia de ocurrencia.

Los peces constituyeron la dieta básica representados por *Prochilodus lineatus, Pimelodus albicans, Leporinus obtusidens, Serrasalmus spilopleura y Astyanax sp,*.entre los más numerosos. Estos constituyeron la mayor parte del alimento tanto en número como en volumen.

Entre los insectos se observaron algunas formas aéreas y terrestres tales como Odonata (adultos), Hymenoptera, Orthoptera y Crustacea constituyendo una categoría secundaria de alimento.

La presencia de un volumen muy bajo de la fracción vegetal tuvo un elevado porcentaje de ocurrencia, aunque su ingestión fue considerada accidental. La hepática *Ricciocarpus natans* fue la especie mejor representada especialmente en los casos en que formara densas coberturas en los sitios de alimentación donde fue capturada el ave.

Los Curimatidae fueron los peces que exhibieron mayor frecuencia y numerosidad.

La mayoría de los peces identificados son típicos de la vegetación acuática tales como *Hipopomus brevirrostris* y *Apistogramma combrae*. Otros en cambio frecuentan preferentemente las aguas abiertas, como los Curimatidae y *Apereiodon affinis* (Beltzer y Oliveros, 1981).

Egretta thula

Los valores del índice de importancia relativa obtenidos fueron los siguientes (Fig. 15):

PECES = 17500
INSECTOS = 4200
CRUSTACEOS = 150

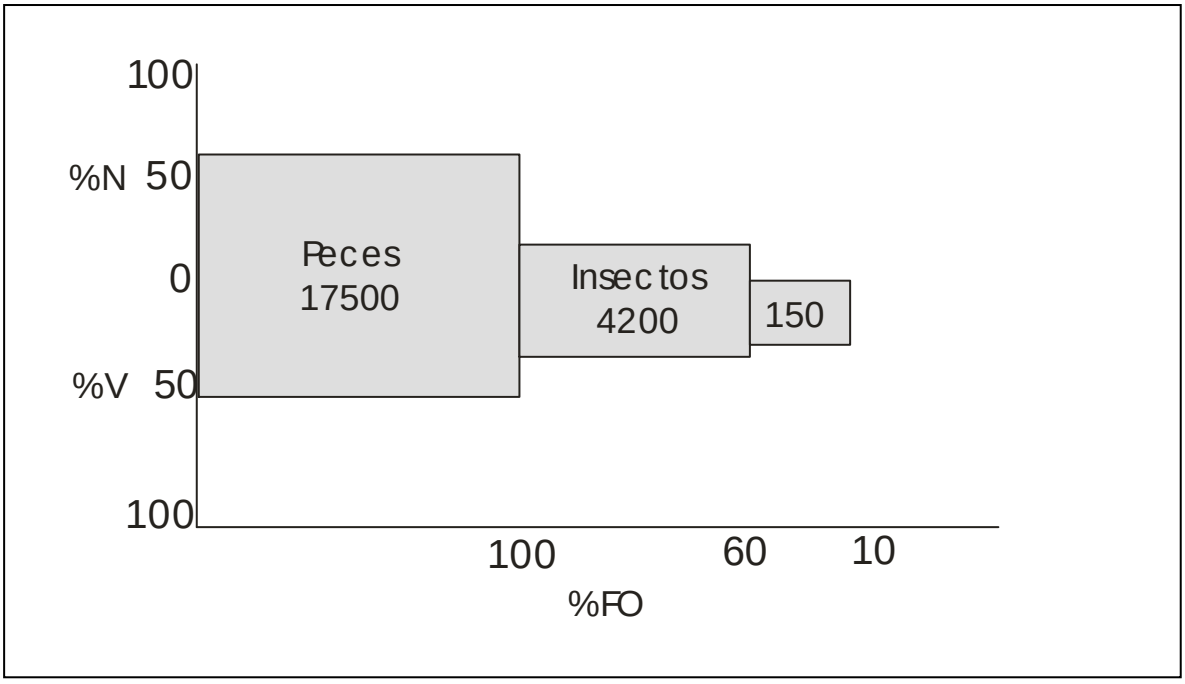


Fig.15. *Egretta thula*. IRI. %N = porcentaje numérico; %V = porcentaje volumétrico y %FO = porcentaje de frecuencia de ocurrencia.

Los peces fueron asimismo, los organismos más importantes tanto en numerosidad como en volumen y frecuencia de ocurrencia. Los Characidae fueron capturados con mayor frecuencia.

La generalidad de los organismos acuáticos ingeridos tanto peces como insectos

son formas asociadas a la vegetación acuática, si bien entre los primeros *Astyanax bimaculatus* y *Curimatorbis platanus* frecuentan preferentemente las aguas abiertas, en tanto que *Holoshestes pequira*, *Hyphesobrychon anisitsi* y *Odontostilbe paraguayensis*, entre otras, pueden ser capturadas además en la vegetación acuática (Cordiviola de Yuan, 1980). Los Insecta constituyeron una categoría secundaria de alimento, en tanto que a los Crustacea se los ubicó como accesorios.

Syrigma sibilatrix

La contribución de cada categoría de alimento obtenida por la aplicación del índice de importancia relativa (IRI) fue la siguiente (Fig. 16):

INSECTOS = 10780
ARACNIDOS Y CRUSTACEOS = 1800
VERTEBRADOS = 1750

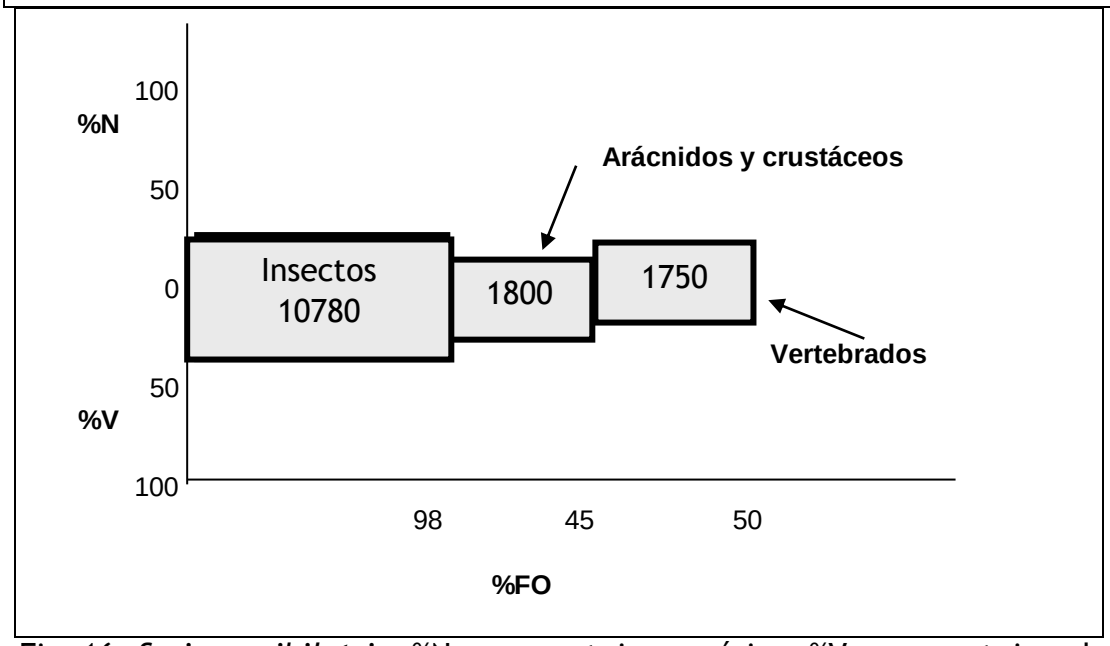


Fig. 16. *Syrigma sibilatrix*. %N = porcentaje numérico, %V = porcentaje volumétrico y %FO = porcentaje de frecuencia de ocurrencia.

Los insectos constituyeron el alimento más importante entre los que se destacan los Orthoptera con formas asociadas a la vegetación acuática tales como *Cornops aquaticum*, algunos Coleoptera terrestres como tambien acuáticos, en tanto que los Aranae, Crustacea y Vertebrata constituyeron categorías secundarias de alimento.

Nycticorax nycticorax

Los valores obtenidos por la aplicación del IRI fueron los siguientes (Fig. 17):

PECES = 9100
INSECTOS = 1650
CRUSTÁCEOS = 600
ANFIBIOS = 300

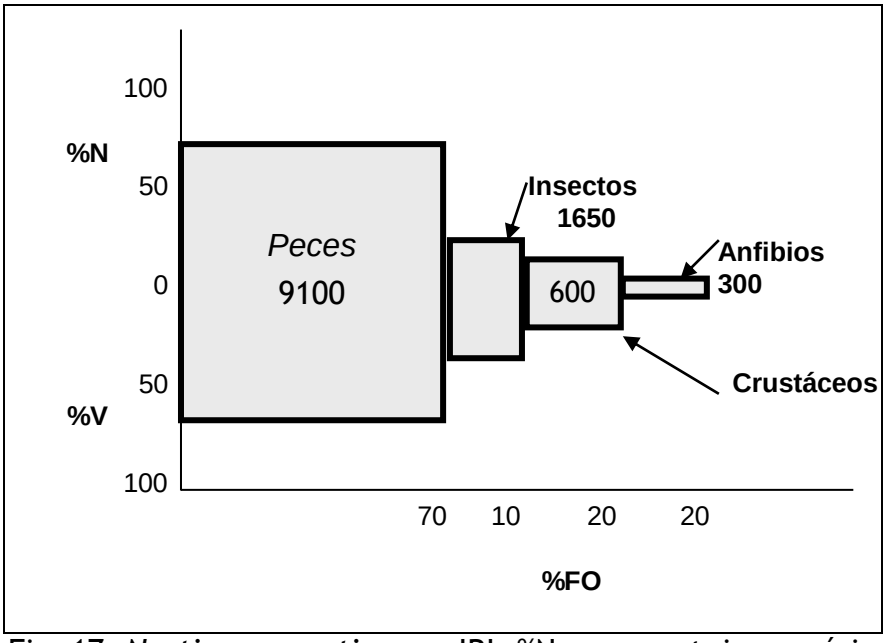


Fig. 17. *Nycticorax nycticorax*. IRI. %N = porcentaje numérico, %V = porcentaje volumétrico y %FO = porcentaje de frecuencia de ocurrencia.

Los organismos más importantes fueron los peces, representados en algunos casos por ejemplares juveniles de *Leporinus obtusidens, Pimelodus clarias, Hoplias malabaricus e Hypostomus* sp., en tanto que de *Synbranchus marmoratus* se hallaron ejemplares adultos.

Los Synbranchidae, con su única especie *Synbranchus marmoratus* fueron los más numerosos y frecuentes.
Dentro de los insectos se hallaron Belostomatidae y Acrididae, en tanto que los Crustacea por Trychodactilidae y Palaemonidae constituyendo ambos, categorías secundarias de alimento.

Tigrisoma lineatum

Los valores obtenidos por la aplicación del indice de importancia relativa fueron los siguientes (Fig. 18):

PECES = 3750
REPTILES Y ANFIBIOS = 1125
INSECTOS = 150

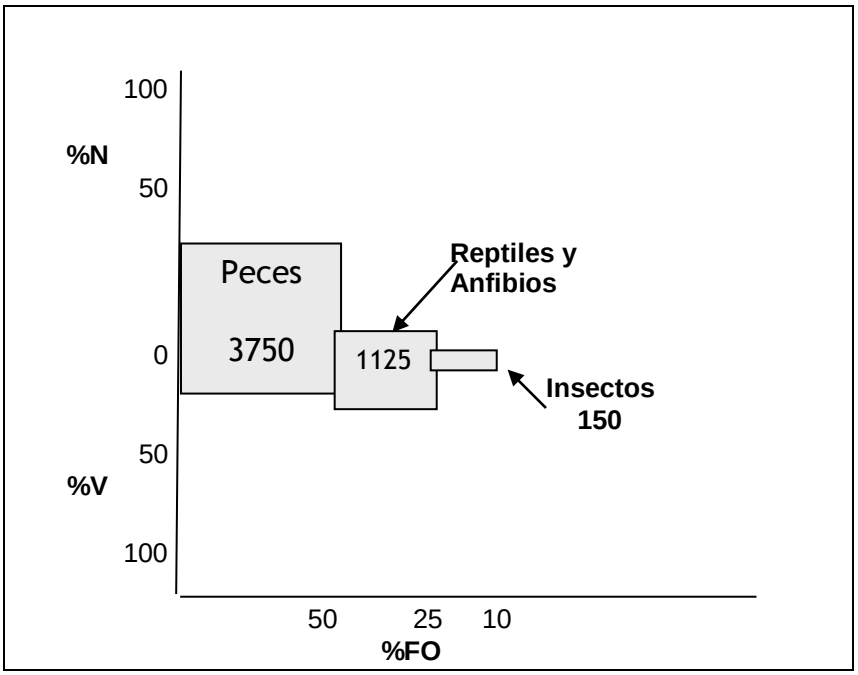


Fig. 18. Tigrisoma lineatum. IRI. %N = porcentaje numérico, %V = porcentaje volumétrico, %FO = porcentaje de freccuencia de ocurrencia.

Dentro de los peces, que constituyeron la dieta básica de esta ardeida, se hallaron entre los más numerosos *Holoshestes pequira*, *Synbranchus marmoratus* y *Hoplosternum littorale*. Reptilia y Amphibia constituyeron una categoría secundaria de alimento y estuvieron representados por Colubridae (no indentificado) y *Leptodactyllus ocellatus* e *Hyla pulchella*. Los insectos fueron un alimento accesorio (e.g. Odonata, Coleoptera y Hemiptera).

Ixobrychus involucirs

Los valores del índice de importancia relativa fueron los siguientes (Fig. 19):

INSECTOS = 10450
PECES Y ARACNIDOS = 140

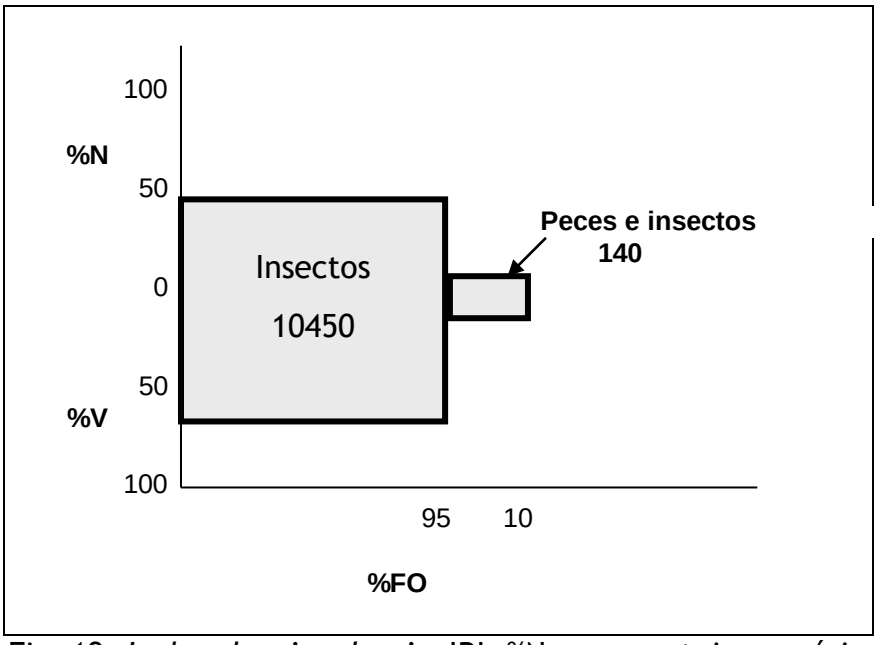


Fig. 19. *Ixobrychus involucris*. IRI. %N = porcentaje numérico, %V = porcentaje volumétrico y %FO = porcentaje de frecuencia de ocurrencia.

Los insectos constituyeron la dieta básica del mirasol chico, constituida por algunas formas asociadas a la vegetación acuática tales como Paulinia acuminata, Marelia sp. y Cornops aquiaticum. Los Coleoptera como los Curculionidae, Dytiscidae e Hydrophilidae fueron seguidos en orden de importancia por los Belostomatidae, en tanto que los Odonata, representaron las formas terrestres del espectro. Pisces y Arachnida fueron escasos comparativamente, incluyéndoselos en la categoría de alimentos accesorios de la dieta.

TAMAÑO DE PRESAS

Ardea cocoi

El tamaño de las presas consumidas osciló entre 44 y 280 mm. Las presas más numerosas estuvieron representadas por peces tanto adultos como juveniles de *Hoplias malabaricus*, *Leporinus obtusidens, Prochilodus lineatus,* en tanto que *Holochilus brasiliensis* entre los Mammalia correspondiendo las últimas a las de mayor talla, comprendidas en el intervalo de clase 151->200 mm. Las presas de menor tamaño fueron insectos, ocupando los tamaños intermédios los peces (*Astyanax* sp.) y algunos insectos (Fig. 20).

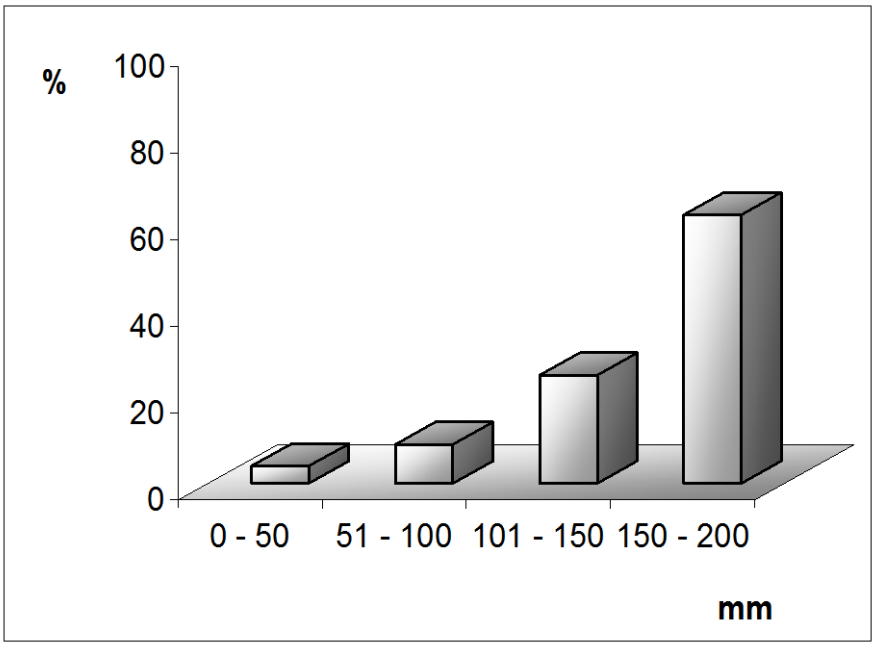


Fig. 20. *Ardea cocoi*. Tamaño de presas.

Butorides striatus

Las presas consumidas por esta especie oscilaron en un rango que varió entre 8 y 50 mm. Las presas de mayor talla representaron el 60% y correspondieron al intervalo 21-30 mm, entre las cuales se pueden mencionar como más numerosas los peces, tales como *Holoshestes pequira, Astyanax bimaculatus*, *Apareiodon*

affinis, juveniles de *Prochilodus lineatus*, *Hoplias malabaricus* entre los más numerosos. Las presas de mayor talla que representaron un 7% estuvieron representadas por los Amphibia con *L. ocellatus*, en tanto que las comprendidas entre 10 y 20 mm correspondieron en su mayoria a Arachnida e Insecta (Fig. 21).

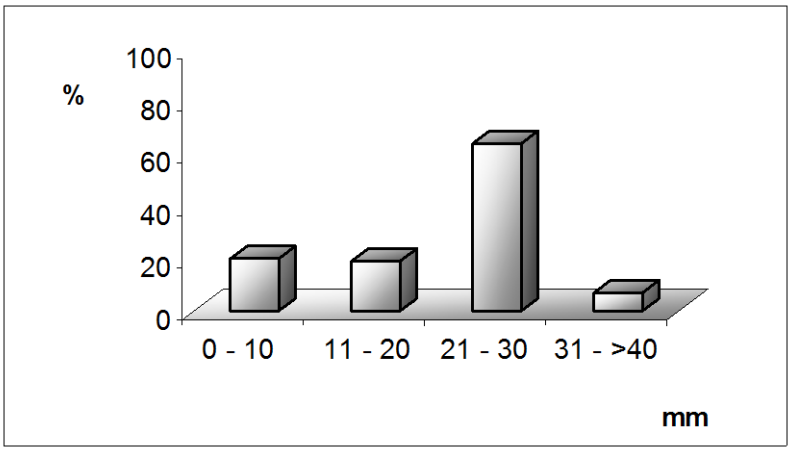


Fig. 21. *Butorides striatus*. Tamaño de presas

Bubulcus ibis

El mayor porcentaje de las ingestas de la garcita bueyera estuvieron comprendidas en el intervalo 21-30 mm, representando el 45% del total. Siendo Orthoptera, el táxon dominante. Las de menor tamaño fueron Coleptera, en tanto que las de mayor talla por Hylidae y algunas Belostomatidae (Fig. 22).

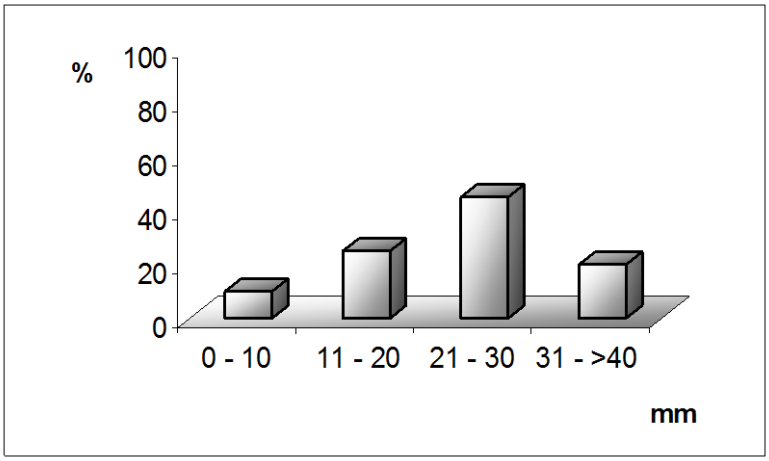


Fig. 22. Bubulcus ibis. Tamaño de presas.

Tigrisoma lineatum

Los itemes consumidos por el hocó colorado correspondieron en su mayoría a presas de tallas similares en todos los rangos. Los Colubridae, Amphibia y Pisces fueron las ingestas de mayor tamaño en tanto que las de menor talla fueron los insectos (Fig. 23).

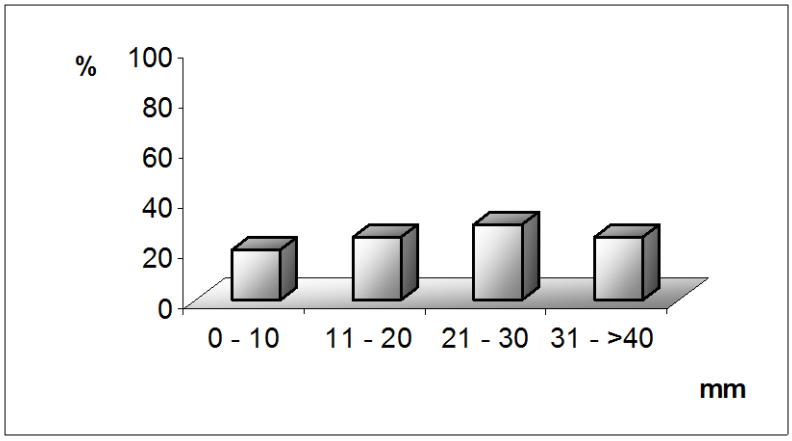


Fig. 23. *Tigrisoma lineatum* . Tamaño de presas.

Casmerodius albus

El mayor porcentaje (40%) de las presas correspondió al intervalo de clase 21-30 mm; en su mayoría fueron peces de mediano porte tales como *A. rubripinnis, A. fasciatus, S. spilopleura, C. platanus* entre otros, en tanto que tambien fueron los peces y los insectos las ingestas de menor talla comprendidas en los intervalos 0-10 y 11-20 mm. Por su parte un 15% correspondió a las que superaron los 40 mm representados por juveniles de *Salminus maxillosos, Leporinus obtusidens* y dentro de los Decapoda por *Trichodactyllus borelianus (*Fig 24*).*

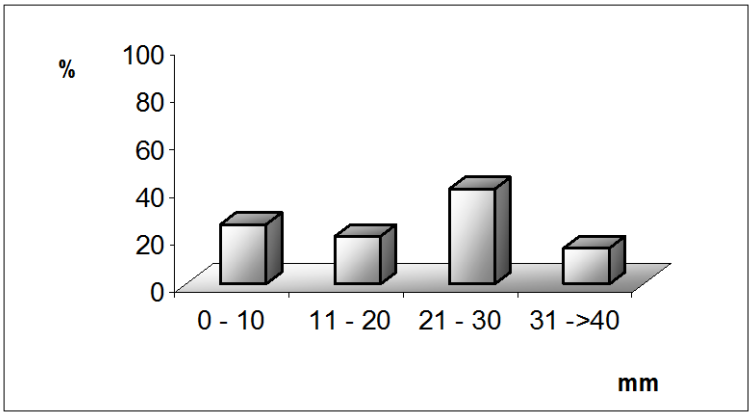


Fig. 24. *Casmerodius albus*. Tamaño de presas.

Egretta thula

El tamaño de las presas de la garza blanca chica, fue en su mayoría de porte mediano 11-20 mm representando el 45% del total. De ellos se destacan *H. pequira, O. paraguayensis, A. combrae*, siguiéndole las comprendidas en el intervalo 21-30 mm (25%) y 0-10mm (20%), todas representadas por algunos peces y los insectos. Las presas de mayor tamaño alcanzaron el 10% (31->40 mm) y correspondieron a peces tales como juveniles de *H. malabaricus*, P. *albicans, E. virescens* entre otros (fig. 25).

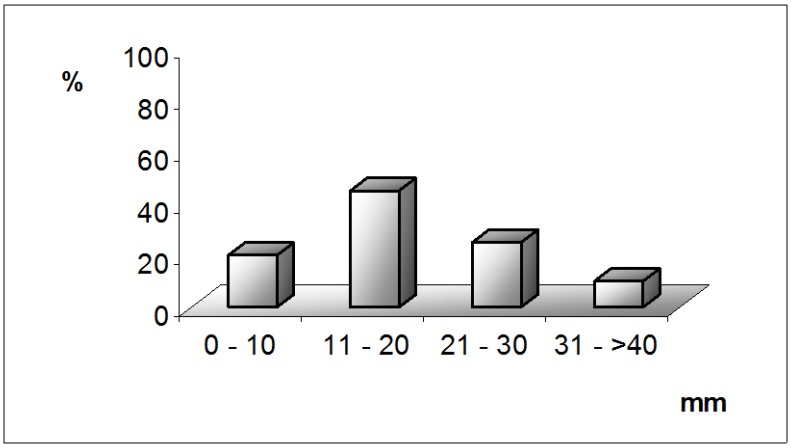


Fig. 25. *Egretta thula*. Tamaño de presas.

Syrigma sibilatrix

La mayoría de las presas del chiflón estuvieron representadas por organismos comprendidos en los intervalos 0-20 mm (45%) y 21-40 mm (35%) y las ingestas predominantes fueron insectos, particularmente Orthoptera, Odonata y Hemiptera, en tanto que las de mayor talla (Colubridae y Amphibia) exhibieron porcentajes ostensiblemente menores, 41-60 mm (15%) y 60->80 mm (5%) (Fig. 26).

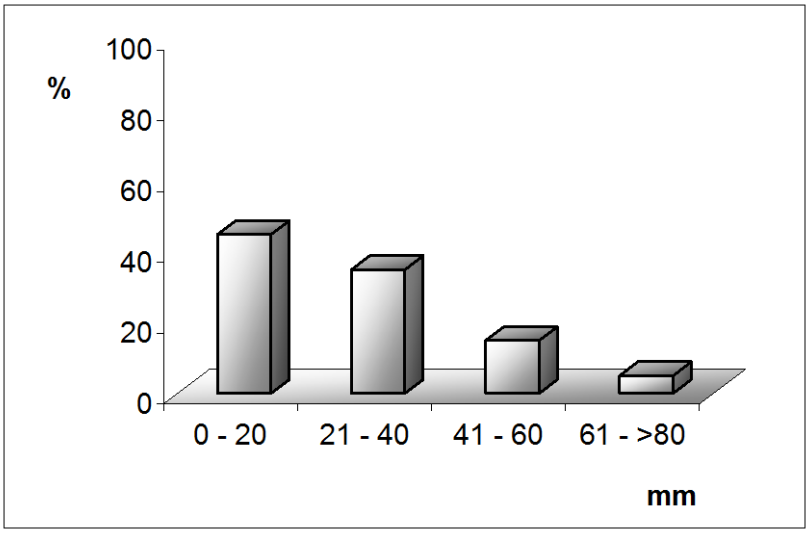


Fig. 26. *Syrigma sibilatrix*. Tamaño de presas.

Nycticorax nycticorax

El mayor porcentaje de presas de la garza bruja, correspondió al intervalo de clase 61->80 mm estando representadas mayoritariamente por *S. marmoratus* y *L. obtusiden*. Las ingestas comprendidas en los intervalos medios, 21-40 mm y 41-60 mm, ambos con el 25% del total, fueron algunos peces de menor talla y Crustacea, en tanto que las presas de menor tamaño (0-20 mm - 10%) correspondieron a algunos insectos (Fig. 27).

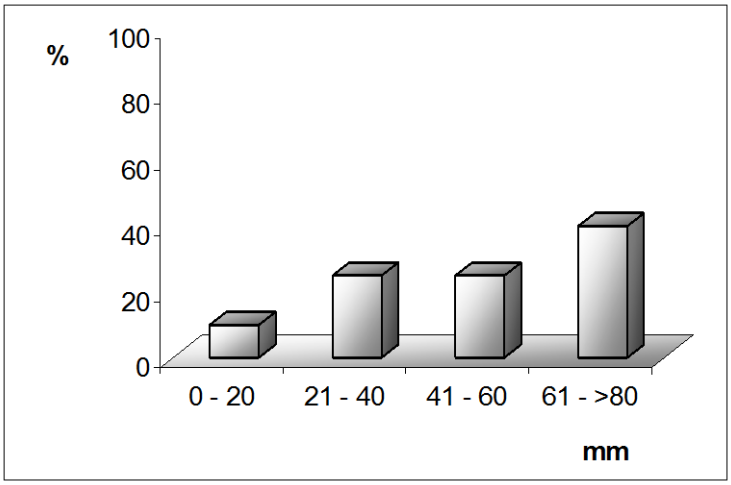


Fig. 27. *Nycticorax nyctivorax*. Tamaño de presas.

Ixobrychus involucris

Las ingestas del mirasol chico, estuvieron en su mayoría representadas por insectos correspondiéndoles el mayor porcentaje (55%), comprendiendo el intervalo de clase 31-40 mm. Entre las presas se destacan Orthoptera y Odonata, en tanto que las presas de menor talla, todas con bajos valores porcentuales, (10, 15 y 20 %), correspodieron a Coleoptera (Curculionidae, Dytiscidae e Hudrophilidae) y algunos arácnidos no identificados (Fig. 28).

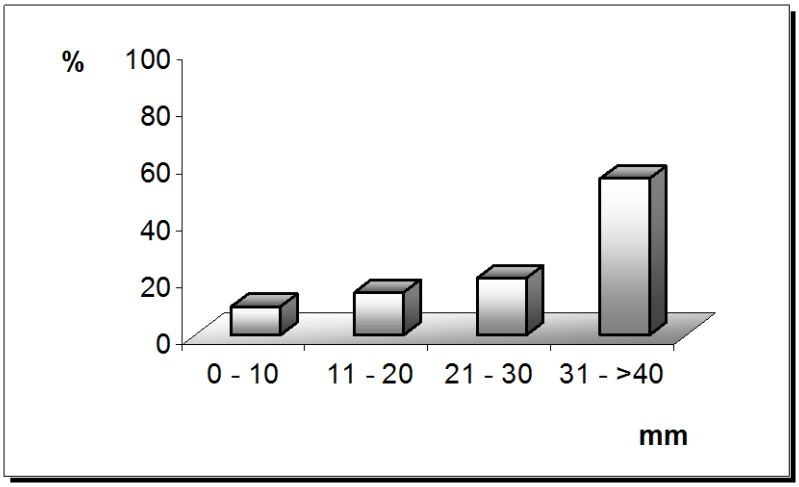


Fig. 28. *Ixobrychus involucris.* Tamaño de presas.

SOLAPAMIENTO DE LAS DIETAS

La comparación de las dietas por pares permitió determinar su similaridad y grados de solapamiento. Los resultados obtenidos fueron los siguientes (Tabla 10):

	B	C	D	E	F	G	H	I
A	12	3	2	25	13	2	4	0,8
B	--	2	5	19	24	4	8	2
C	--	--	0,8	6	5	18	3	7,5
D	--	--	--	10	12,5	3	6,7	2,3
E	--	--	--	--	16,4	6,1	5,8	1,8
F	--	--	--	--	--	3,9	7,2	0,9
G	--	--	--	--	--	--	0,82	1,3
H	--	--	--	--	--	--	--	0,31

Tabla 10. Valores de superposición trófica. A= *Ardea cocoi*; B= *Butorides striatus*; C= *Bubulcus ibis*; D= *Tigrisoma lineatum*; E= *Casmerodius albus*; F= *Egretta thula;* G= *Syrigma sibilatrix*; H= *Nycticorax nycticorax*; I= *Ixobrychus involucris.-*

La relación trófica más importante correspondió en los pares de garzas de gran y mediano porte y, básicamente las ictiógafas, tales como *Ardea cocoi/ Casmerodius albus* y *Egretta thula/Butorides striatus* con valores que oscilaron entre 25, 24 y 19 % de solapamiento. Asimismo, resultaron relativamente elevados en el caso de las garzas que frecuentan ambientes de pastizal como *Bubulcus ibis / Syrigma sibilatrix*.

Por otra parte, los pares restantes y con bajos valores se expresan entre los pares de ardeidas estrechamente vinculadas a las unidades de ambientes de aguas abiertes, vegetación acuática tanto flotante como arraigada como *Butorides straiatus / Bubulcus ibis*; *Ardea cocoi / Syrigma sibilatrix*; *Ixobrychus involucris* con varias especies tales como *Nycticorax nycticorax, Syrigma sibilatrix, Egretta thula* con los valores más bajos de superposición.

AMPLITUD DEL NICHO TROFICO

En lo que hace a la equiparidad estacional de la dieta de las garzas medida a través de la amplitud del nicho trófico se obtuvieron los siguientes valores (Tabla 11):

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
Ardea cocoi	3,87	4,21	2,89	1,98
B. striatus	2,56	3,45	____	____
B. ibis	3,45	2,09	1,98	2,01
T. lineatum	2,33	3,2	2,25	3,42
C. albus	3,86	5,57	2,94	3,95
E. thula	2,83	3,03	7,39	4,4
S. sibilatrix	1,98	2,34	2,21	1,99
N. Nycticorax	5,22	3,84	2,55	3,47
I. involucris	2,34	3,53	3,21	2,87

Tabla 11. valores de amplitud trófica del nicho.

La falta de valores correspondientes a otoño e invierno para *B. striatus* se debe a su condición de especie migratoria, cuya presencia en el área se observa en la

primavera y verano. Se observan valores uniformes en algunas especies en tanto que variaciones más manifiestas en otras. Esto se debe la presencia mayoritaria de un item en algunos casos (valores más altos) y en otros a muestras más homogéneas (valores bajos).

Los valores estandarizados, siguiendo el criterio de Colwell y Futwyma (1971) fueron los siguientes:

* *Ardea cocoi*: Primavera = 0,18; Verano = 0,20; Otoño = 0,11; Invierno = 0,061

* *Butorides striatus*: Primavera = 0,031; Verano = 0,05; Otoño = ---- ; Invierno = ----

* *Bubulcus ibis*: Primavera = 0,15; Verano = 0,068; Otoño = 0,061; Invierno = 0,063

* *Tigrisoma lineatum*: Primavera = 0,083; Verano = 0,13; Otoño = 0,078; Inverno = 0,15

* *Casmerodius albus*: Primavera = 0,058; Verano = 0,14; Otoño = 0,061; Invierno = 0,092

* *Egretta thula*: Primavera = 0,063; Verano = 0,07; Otoño = 0,22; Invierno = 0,11

* *Syrigma sibilatrix*: Primavera = 0,075; Verano = 0,10; Otoño = 0,09; Invierno = 0,076

* *Nycticorax nycticorax*: Primavera = 0,28; Verano = 0,18; Otoño = 0,10; Invierno = 0,066

* Ixobrychus involucris: Primavera = 0,10; Verano = 0,19; Otoño = 0,17; Invierno = 0,14

EFICIENCIA ALIMENTARIA

En lo referente a la eficiencia alimentaria (Acosta Cruz, et al., 1988) los valores registrados fueron los siguientes (Tabla 12):

	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
A. cocoi	99,9	98,87	89,9	91,02
B. striatus	97,56	96,89	------	------
B. ibis	89,05	93,56	94,03	91,9
T. lineatum	90,0	89,9	91,34	94,56
C. albus	99,31	99,11	98,80	99,0
E. thula	98,03	99,01	98,2	99,3
S. sibilatrix	96,01	98,3	89,9	92,34
N. nycticorax	99,00	97,32	92.3	97.82
I. involucris	88,9	91,45	91,04	88,92

Tabla 12. Valores de eficiencia alimentaria.

Los valores obtenidos, son propios de las especies básicamente carnívoras, en contraposición a aquellas herbívoras cuyos valores de eficiencia son ostensiblemente más bajos.

SELECTIVIDAD DIETARIA

El cálculo del índice de correlación de rangos de Spearman (rs), arrojó resultados que de acuerdo con los valores de *t* fueron no significativos según el siguiente

detalle (Tabla 13):

Ardea cocoi = rs = 0,078 P = > 0,001
Butorides striatus = rs = 0,94 P = > 0,001
Bubulcus ibis = rs = 0,84 P = > 0,001
Casmerodius albus = rs = 0,072 P = > 0,001
Egretta thula = rs = 0,42 P = > 0,001
Syrigma sibilatrix = rs = 0,76 P = > 0,001
Nycticorax nycticorax = rs = 0,41 P = > 0,001
Tigrisoma lineatum = rs = 0,87 P = > 0,001
Ixobrychus involucris = rs = 0,56 = = > 0,001

Tabla 13. Valores de selectividad dietaria.

GRADOS DE FIDELIDAD A LAS UNIDADES DE AMBIENTE

Los valores porcentuales obtenidos fueron los siguientes (Tabla 14):

AMBIENTES	A.c.	B.s.	B.i.	C.a.	E.th.	S.s.	N.n.	T.l.	I.i.
Aguas abiertas	80	7	--	34	15	--	5	11	--
Vegetación acuática	75	65	12	68	77	--	49	56	4

Selva en galería	4	31	2	11	--	12	25	22	--
Pajonal	11	--	--	18	9	--	41	--	56
Pastizal	--	--	21	--	--	69	--	--	--
Monte	2	--	--	21	12	23	--	--	--
Playa arenosa	13	--	--	14	21	--	19	--	--

Tabla 14: Valores de fidelidad aalos ambientes.

Teniendo en cuenta los resultados expuestos se puede observar que la unidad de ambiente más frecuentada por las garzas básicamente ictiófagas es la vegetación acuática tanto flotante como arraigada con porcentajes que oscilan entre 75 y 4%. En este ambiente obtiene el alimento más importante, representado por los peces, siguiéndole en orden de importancia los insectos y otros itemes. En particular *Ardea cocoi*, *Casmerodius albus* y *Egretta thula* prefieren la vegetación flotante de ambientes ricamente colonizados por *Eichhornia* sp., *Azolla* sp., *Salvinia* sp., *Pistia stratiotes* en tanto que *Butorides striatus* muestra mayor fidelidad por la vegetación arraigada cuyas especies dominantes están representadas por *Polygonum sp., Paspalum sp., Echinochloa sp.*

La unidad ambiental de aguas abiertas es la segunda en orden de importancia junto con la selva en galería. En realidad estas unidades responden según las especies a diferentes exigencias ecológicas. La primera es una fuente de recursos en tanto que la segunda representa área de reposo, nidificación o dormidero.

En relación con el pajonal se destacan con valores de fidelidad, *Nycticorax nycticorax* e *Ixobrychus involucris*, representando su área de apostadero diurno, aunque sin descartar participación trófica, en tanto que si lo es para el mirasol chico.
Las unidades de ambiente restantes presentan un menor número de especies que la frecuentan y os valores señalados en la tabla precedente están vinculados particularmente a la obtención de recursos. Esto se destaca particularmente para el pastizal donde los registros corresponden a *Bubulcus ibis* y *Syrigma sibilatrix.*

La utilización de las grandes unidades de vegetación y ambiente para obtención del alimento fluctúa en función de los pulsos de inundación, ya que particularmente en períodos de aguas altas ciertos ambientes constituyen fuentes de alimento.

Todas las apreciaciones precedentes son coincidentes con los valores obtenidos con el índice de preferencia (Pi). Los valores obtenidos para las especies estudiadas fueron los siguientes:

AMBIENTES	A.c.	B.s	B.i.	C.a.	E.th.	S.s.	N.n.	T.l	I.i
Aguas abiertas	0,31	O,11	0,13	0,3	0,1	-	0,11	0,2	0,08
Vegetación acuática	0,4	0,51	0,08	0,48	0,46	-	0,38	0,37	-
Selva en galería	0,06	0,2	-	0,1	-	0,18	0,21	0,18	-
Pajonal	0,13	-	-	0,2	0,2	-	0,62	-	0,43
Pastizal	-	-	0,34	-	-	0,46	-	-	-
Monte	0,09	-	-	0,19	0,1	0,28	-	-	-
Playa arenosa	0,1	-	-	0,12	0,17	-	0,14	-	-

RITMO DE ACTIVIDAD ALIMENTARIA

Tal como lo señalaran Schoener (1974) y Kuslhan (1978, 1981), los nichos están diferenciados por la forma, el lugar y el tiempo de utilización de los recursos. En lo que hace al ritmo diario de actividad alimentaria, los resultados del índice de saciado (IF – "Index of fulness"), se visualiza que la mayoría de las especies de garzas responde a un mayor pico de actividad en las horas del medio día con variaciones sutiles en algunas. Las representaciones gráficas y su interpretación son las siguientes: en general se pueden distinguir patrones de actividad que muestran para la mayoría de las especies una actividad diurna completa y que responden al modelo en campana, que implica un pico de actividad al medio día, un ritmo bimodal que presenta dos picos de actividad trófica y en el caso de la garza bruja el modelo lineal decreciente. Las representaciones gráficas se comentan sucintamente.

Ardea cocoi

El ritmo de actividad de la garza mora presenta una actividad alimentaria que se extiende prácticamente a todo el período de horas luz, con un manifiesto pico de actividad en las horas del medio día y un marcado descenso al atardecer, respondiendo al modelo de actividad en campana (Fig. 29).

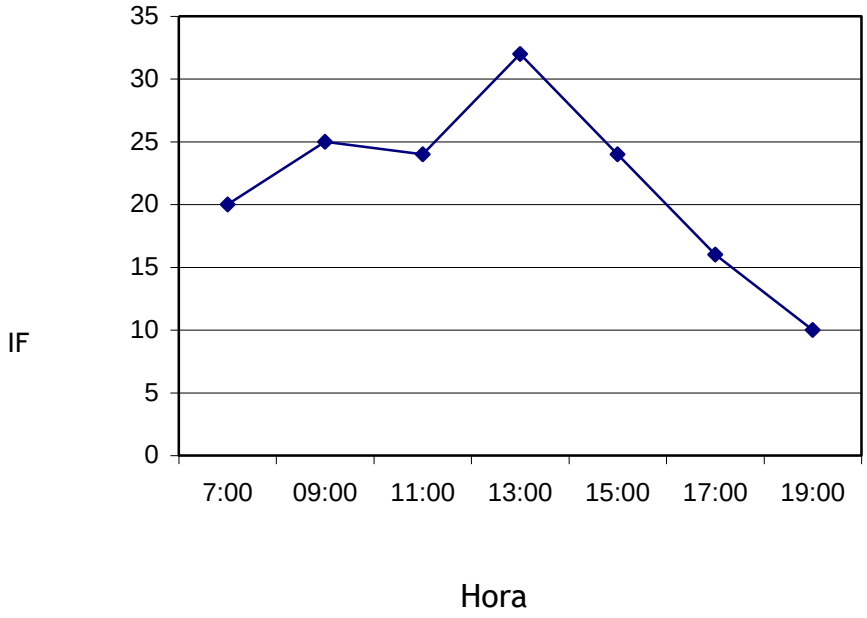


Fig. 29. *Ardea cocoi*. Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

Butorides striatus

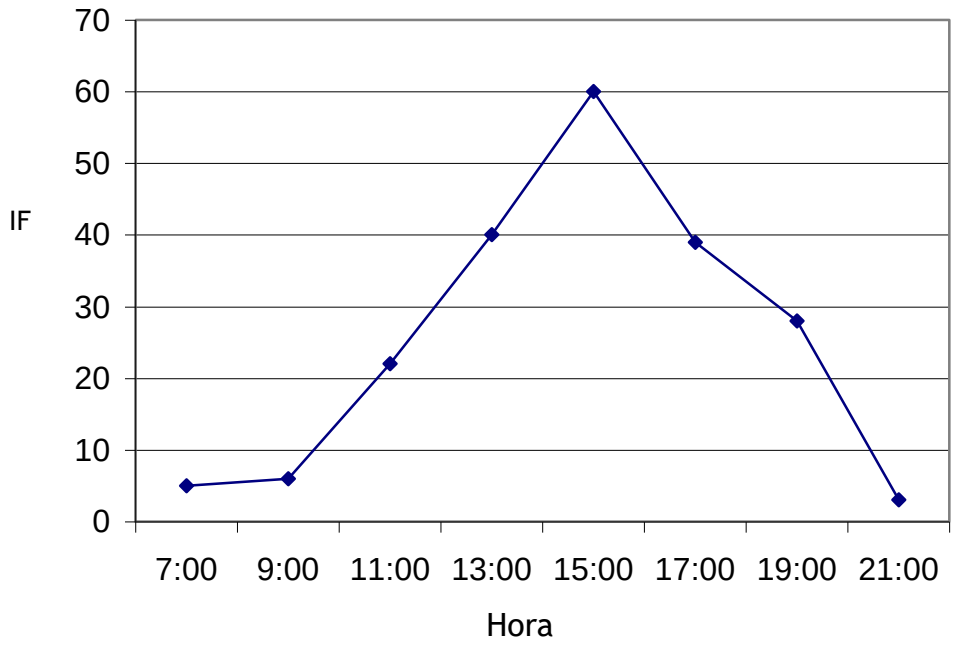


Fig. 30. *Butorides striatus*. Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

En el caso de la garcita azulada, nuevamente se define un marcado modelo en campana con un pico de actividad en las horas del medio día (Fig. 30).

Bubulcus ibis

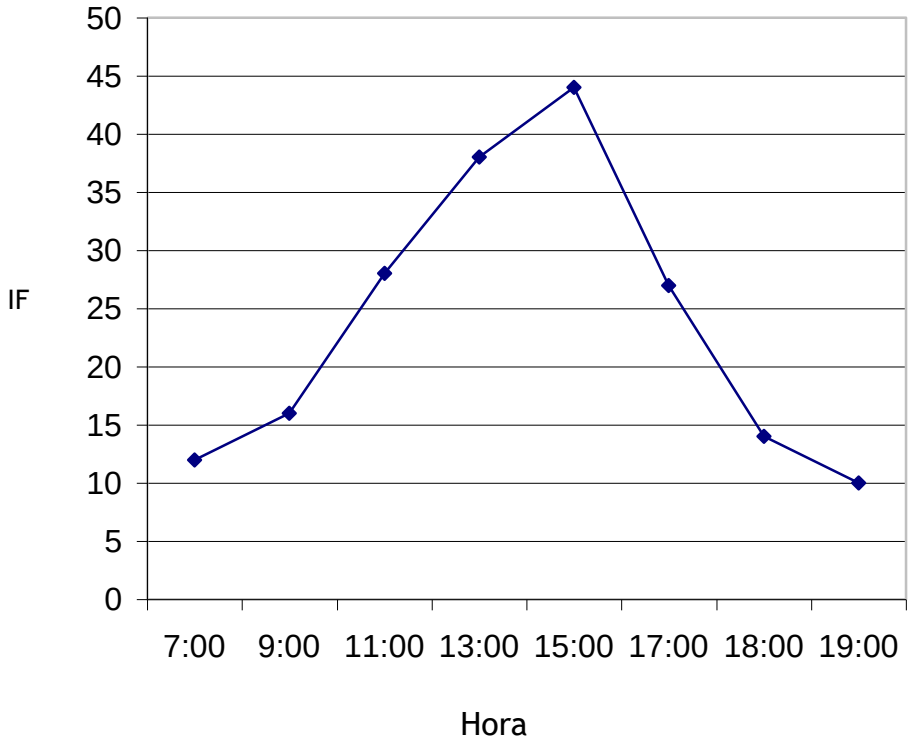


Fig. 31. *Bubulcus ibis.* Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

La garcita bueyera muestra como en el caso de las anteriores un modelo de actividad en campana, los que implica un pico de actividad en la hora del medio día (Fig. 31).

Casmerodius albus

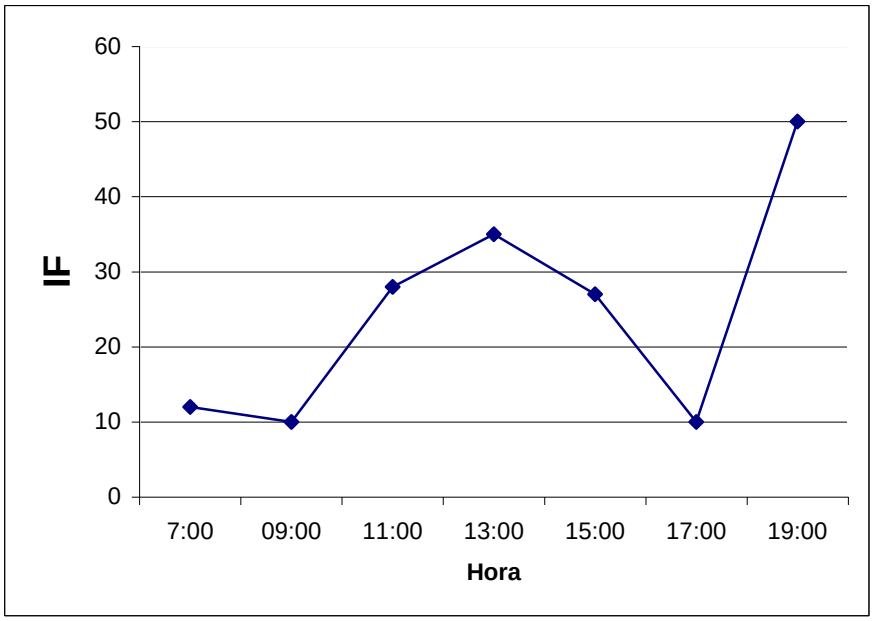


Fig. 32. *Casmerodius albus*. Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

La garza blanca grande si bien exhibe un pico de actividad en horas del medio día, se observa una marcada tendencia de un aumento de actividad alimentaria a partir de las 17:00. En este sentido si bien no se efectuaron estudios durante la noche, existen numerosas contribuciones que señalan para numerosos grupos de aves, entre ellas las garzas, actividad alimentaria nocturna (Fig 32).

Egretta thula

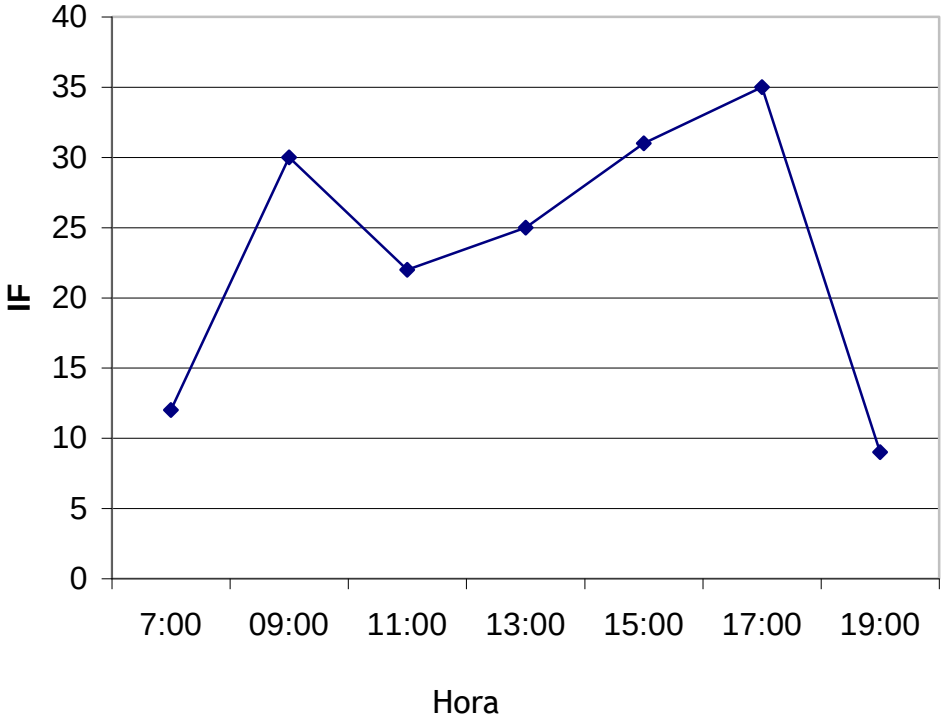


Fig. 33. *Egretta thula.* Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

Para la garza blanca chica, la actividad trófica marca dos picos de actividad uno en las primeras horas de la mañana y otro promediando la tarde con decaimiento al atardecer, respondiendo al modelo actividad bimodal (Fig. 33).

Syrigma sibilatrix

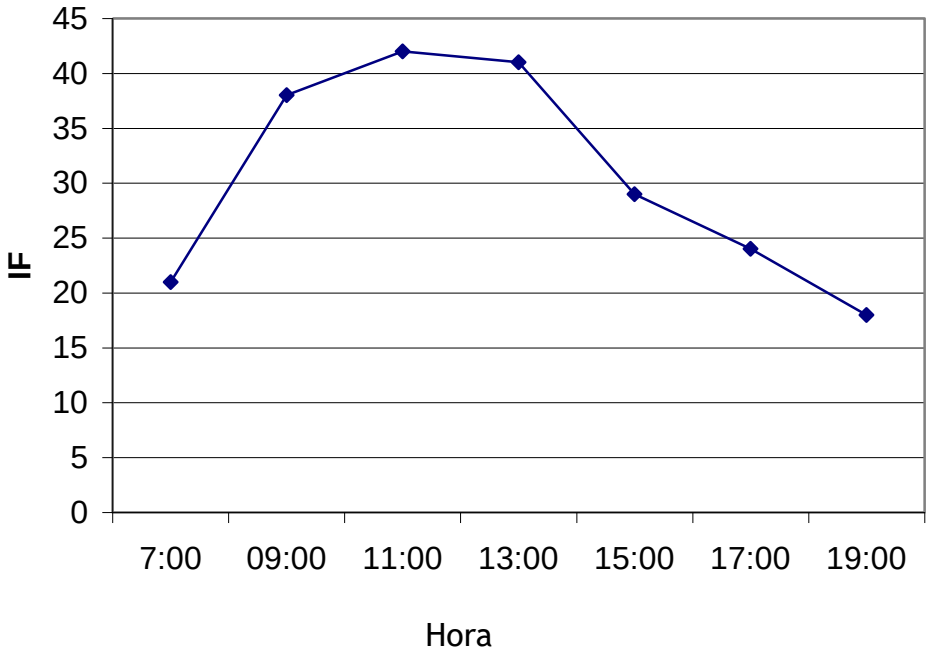


Fig. 34. *Syrigma sibilatrix*. Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

La garza chiflona expresa en esta curva un modelo en campana como ocurre con la mayoría de las especies citadas precedentemente.

Nycticorax nycticorax

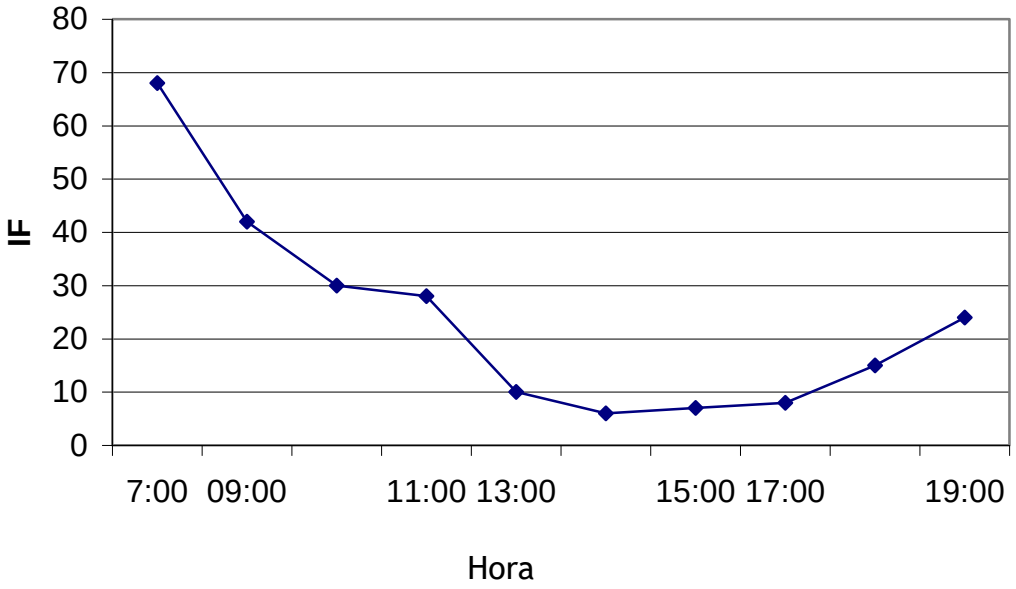


Fig. 35. *Nycticorax nicticorax*. Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

En el caso de la garza bruja, como ardeida de actividad crespuscular y nocturna presenta un patrón lineal decreciente, lo que indica una activa participación trófica nocturna ya que los contenidos estomacales se registran en estado de repleción en las capturas de las primeras horas del día (06:00-07:00) y a partir de este momento el grado de digestión de las presas se observa en avanzado estado, encontrándose los estómagos vacíos hacia las horas del medio día. Con posterioridad, y tal como lo indica el modelo, se observa un tendencia a reiniciar la actividad alimentaria al crepúsculo vespertino (19:00).

Tigrisoma lineatum

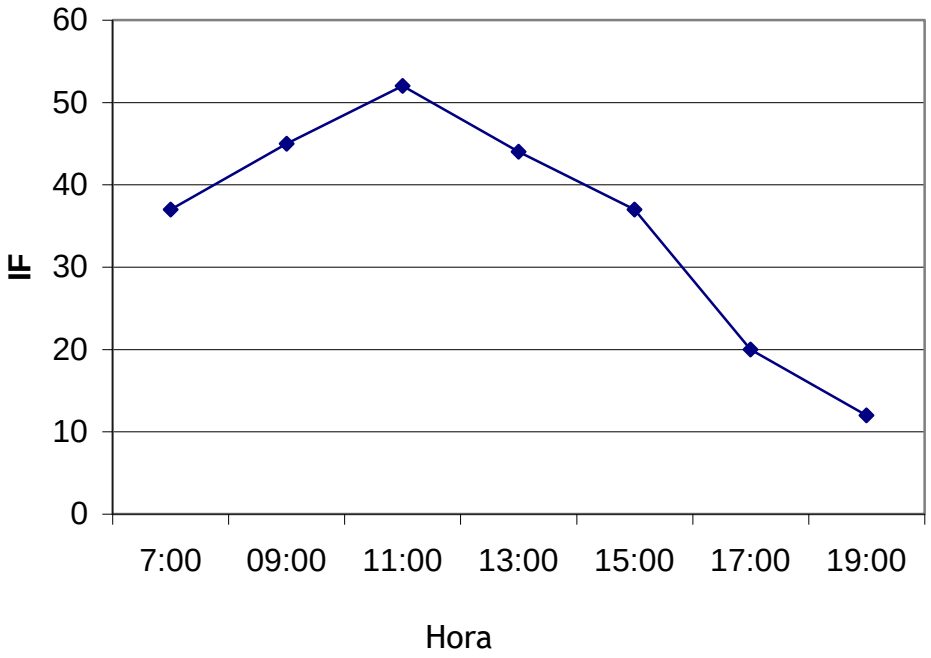


Fig. 36. *Tigrisoma lineatum*. Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

El hocó Colorado manifiesta claramente un pico al promediar las horas luz, coincidiendo con el modelo en campana como ocurre con la mayoría de las especies estudiadas.

Ixobrychus involucris

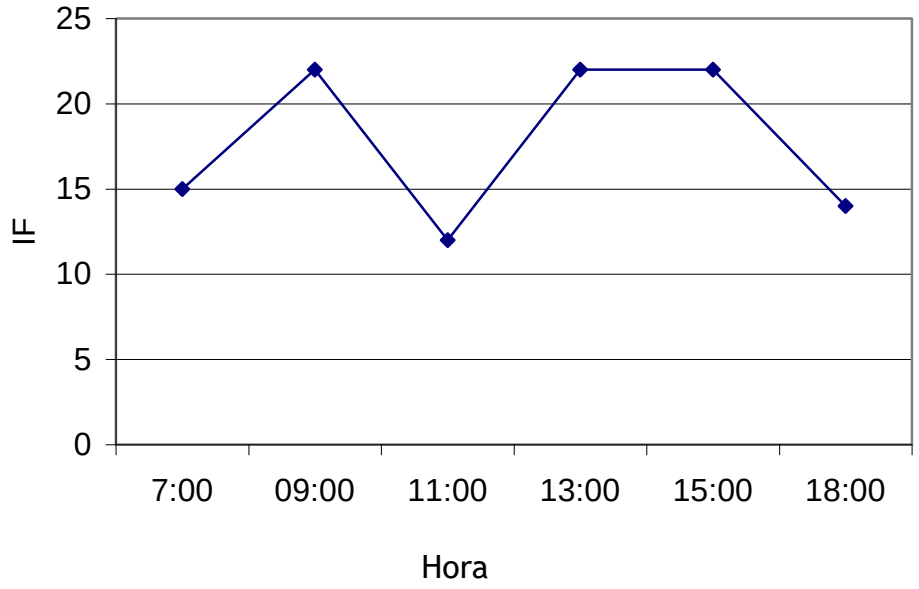


Fig. 37. *Ixobrychus involucris*. Ritmo circadiano de actividad alimentaria.

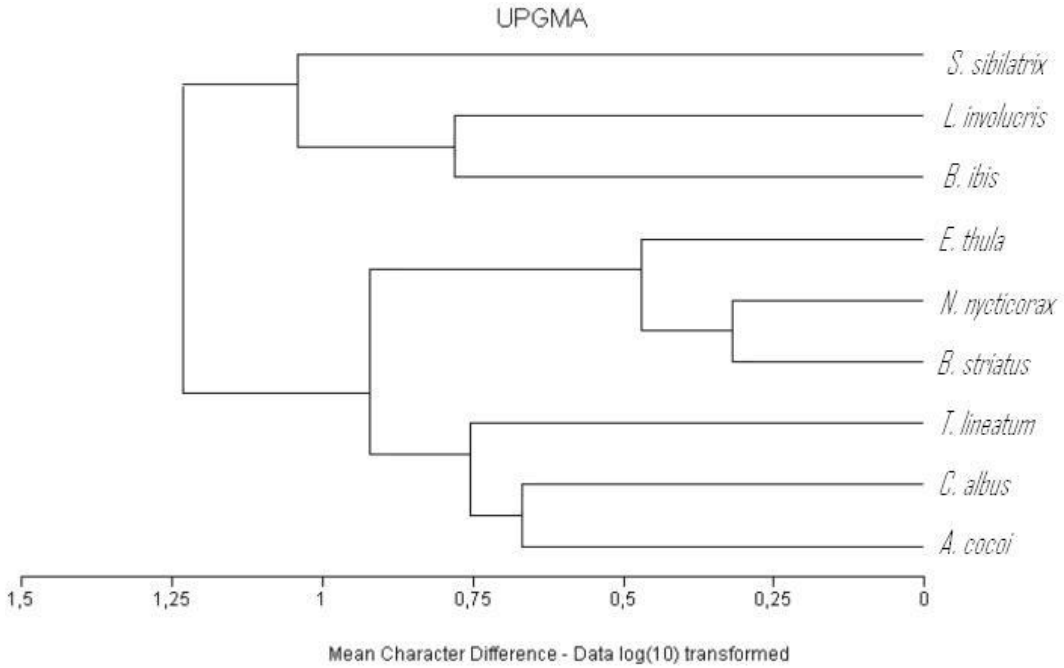
En el caso de mirasol chico, como ocurre con la garza blanca chica, se visualiza un modelo bimodal con dos picos de actividad (Fig.). En esta especie, los resultados podrían estar influenciados por el bajo número de muestras obtenidas.

RELACIONES TROFICAS

El análisis integral de las relaciones tróficas (UPGMA), que brinda una visión de la posición relativa de cada especie dentro de la comunidad, se realizó a partir de la matriz básica de datos aplicando el índice de similoitud de Sorensen. Cada especie de garza estudiada constituyó una unidad taxonómica operativa (OTU). Los caracteres codificados fueron los siguientes:

1- Porcentaje de frecuencia de ocurrencia (FO)
2- Porcentaje numérico,
3- Porcentaje volumétrico

Todos estos caracteres estuvieron representados por los valores correspondiente al Indice de Importancia Relativa (IRI) que contempla los siguientes parámetros: porcentaje numérico, volumétrico y de frecuencia de ocurrencia.



El fenograma expresa que existen grupos bien diferenciados, las garzas básicamente ictiófagas se destacan en forma ostensible y a su vez forman dos grupos que se vinculan particularmente a sus tamaños corporales, las especies de

gran porte por un lado (*Ardea cocoi, Casmerodius albus y Tigrisoma lineatum) y* por el otro, las de tamaño mediano *(Butorides* striatus, *Nycticorax nycticorax* y *Egretta thula*). Por su parte en un grupo aparte que se destaca se ubican aquellas que no presentan tan estrecha vinculación con el agua y que incorporan como alimento básico a los insectos (*Bubulcus ibis, Ixobrychus involucris y Syrigma sibilatrix*).

DISCUSION

La coexistencia de especies ecológicamente similares dentro de un ambiente como el de valle de inundación del río Paraná, se alcanza por senderos evolutivos que las conducen a diferenciarse en el uso de los recursos (Schoener, 1974). Las dietas y los modos de alimentación son alternativas destacables, especialmente la energética, la reproducción y la estructuración del ensamble (Schoener, 1974; Kushlan, 1981; Forbes, 1989; Broocks, 1991); Campos y Fernández Cruz, 1991; Custer y Peterson, 1991).

En lo que se refiere a los espectros tróficos de las especies estudiadas, los resultados del índice de importancia relativa (IRI) ponen en evidencia la contribución de cada categoría de alimento en la dieta de cada ardeida. Es evidente que los peces constituyen la categoría básica, como ocurre particularmente con *Ardea cocoi, Butorides striatus, Tigrisoma lineatum, Casmerodius albus, Egretta thula y Nycticorax nycticorax*. En estas especies esto se sostiene con los resultados del índice que mostraron valores ostensiblemente superiores. Los restantes itemes ocupan categorías secundarias o accesorias, según la especie de que se trate. En estos niveles se ubican los anfibios, reptiles y mamíferos dentro de los vertebrados consumidos, en tanto que los insectos, arácnidos y crustáceos dentro de los invertebrados.

En el caso de *Bubulcus ibis*, *Syrigma sibilatrix* e *Ixobrychus involucris* la categoría básica la constituyen los insectos, ocupando los peces, anfibios, arácnidos y crustáceos las categorías secundarias o accesorias (Beltzer, 1985; Beltzer, et al., 1987; Zaccagnini y Beltzer, 1982).

Es evidente la existencia de sutiles diferencias entre estas competidoras poten-

ciales las que establecerían mecanismos diferenciales a nivel de las presas. Por otra parte debe destacarse que cualitativamente se trata de itemes distintos y para esto debe recordarse los valores de superposición trófica hallados al utilizar la matriz del recurso (Colwel y Futuyma, 1971). Desde varias décadas atrás hasta el presente (Lack, 1945) la documentación bibliográfica ofrece una rica información sobre este aspecto que hoy la fisiología ecológica intenta comprender al encarar estudios que vinculen las características fisiológicas y la plasticidad fenótipica que les conduce a la adaptación que en este caso se expresa básicamente en la composición de los espectros alimentarios (Bozinovic, 1993). Teniendo en cuanta las especies estudiadas parecen en definitiva comportarse homogénea y regularmente en el período de estudio.

En relación con el tamaño de las presas, quedaría claramente evidenciado que las diferencias presentan una estrecha vinculación con el tamaño corporal, particularmente asociado –como ya se indicara- al tamaño del pico. Si bien especies de gran porte como *Ardea cocoi, Casmerodius albus, Tigrisoma lineatum*, presentan algunos itemes alimentarios de tamaño pequeño, se duda que hayan sido ingeridos directamente por las aves o si pudieron corresponder a ingestas de las presas consumidas por éstas, tales como crustáceos, algunos insectos y arácnidos de menor talla.

Teniendo en cuenta lo expuesto y considerando el solapamiento de las dietas por pares que ha permitido determinar la similaridad y superposición, surge una mayor coincidencia en la selectividad trófica en escasos pares.

Estos resultados avalan la existencia de una forma de segregación en la dimensión trófica del nicho, el cual posibilita su coexistencia. Algunos autores (Andrewartha y Birch, 1954) han postulado la idea de desestimar a la competencia como un factor importante en la estructura de las comunidades. Sin embargo, Begon et al. (1988) consideran que la competencia interespecífica puede desempeñar un papel central y poderoso en la configuración de las comunidades. En el pasado esta idea fue fomentada por el principio de la exclusión competitiva. En tiempos más recientes, la misma idea ha sido defendida con variantes más sofisticadas del mismo principio, tales como la similitud limitante y el empaquetamiento de los nichos. Estos conceptos proponen un límite a la similitud entre las especies que compiten y por consiguiente un límite en el número de especies que puedan estar situadas en una comunidad particular antes de que el espacio del nicho se encuentre saturado.

Los resultados de Schoener (1983) parecen indicar que la competencia interespecífica es un fenómeno difundido, pero su porcentaje de aparición entre

especies es relativamente ocasional. Para este caso, las garzas integrarían un sistema de competencia por explotación (Elton y Miller, 1954; Miller, 1967) en el cual consumirían un recurso sin reducir la probabilidad de que otros también puedan explotarlos. Este concepto puede vincularse al de Margalef (1977) referido como "competencia imperfecta". En relación con lo expresado, Kufner, et al. (1992) en un estudio sobre relaciones tróficas en herbívoros determinaron superposiciones de hasta un 80%. Como lo señalaran Wiens y Rotenberry (1979), Jaksic et al. (1981) el solapamiento por sí solo no provee evidencia de competencia un medio natural sino que constituye, como ya se ha indicado, probabilidad de encuentro (Colwell y Futuyma, 1971).

Las mayores concentraciones de garzas, se han observado en el área de estudio cuando se produce la limnofase. En este estado hidrológico, pequeños cuerpos de agua someros que durante la potamofase estuvieron conectados al río o a cuerpos leníticos permanentes, ofrecen a las garzas la posibilidad de explotar peces que han quedado atrapados y de no ser incorporados como alimento están condenados a morir por desecación. Kushlan (1976-a) señala que garzas y cigueñas consumieron entre un 75 y 80% del número total de peces en una pequeña laguna del estado de la Florida en Estados Unidos.

Los niveles de depredación con estas características son citas frecuentes en trabajos sobre ecología alimentaria de aves acuáticas del hemisferio norte e incluso para Colombia y Venezuela donde el contraste entre el período de sequías y lluvias es muy marcado (Ayarzaguena et al., 1981; Aguilera Prieto, 1988). En el Paraná la amplitud de su valle de inundación asegura a lo largo de todo el ciclo la disponibilidad de cuerpos de agua leníticos, cual es el caso de la isla Carabajal donde fue realizado este estudio. La amplitud del nicho trófico y los valores estandarizados ponen en clara evidencia que el nicho efectivo pareciera expresarse estacionalmente y esto tiene una estrecha vinculación con la oferta en cada época del año aspecto que revela la gran plasticidad de aves que viven en un área caracterizada por lo que Junk et al (1989) denomina el regimen hidrosedimentológico pulsátil (Beltzer y Neiff, 1992).

La adaptación de las garzas estudiadas en este estudio se visualiza con los valores de eficiencia alimentaria obtenidos (Ricklefs, 1996). El éxito de cada organismo depende de sus adaptaciones de forma y función, teniendo para ello lo denominado espacio de actividad. El alimento de origen animal se digiere más fácilmente, por ende los valores de las eficiencias deben oscilar en un rango entre 60 y 90 %, siendo este último valor el que corresponde a los carnívoros (Ricklefs, 1998) y que es el que caracteriza este estudio.

Los valores obtenidos con la aplicación de la correlación de rangos de Spearman (rs) permiten señalar que la selectividad dietaria no fue significativa para ninguna de las especies. Esto coincide con Jenni (1973) en el sentido de que las garzas son en general aves oportunistas respecto al alimento, de modo que sus espectros pueden variar ampliamente según las estaciones, condiciones generales y oferta de los recursos. Para Bozinovic y Merrit (1991) y Foley y Cork (1992) esta variabilidad ambiental que presentan los organismos, es una evidencia de la plasticidad que se expresa en los mecanismos de comportamiento, anatómicos y fisiológicos.

La utilización diferencial del habitat constituye un mecanismo clave de segregación para numerosos autores (Holmes, et al. 1979; Landres y Mac Mahon 1980)- En oposición Pianka (1973, 1975) asigna especial importancia a la dimensión trófica, en tanto que Schoener (1974) a la espacial.

Dicha utilización diferencial de los hábitats por las aves acuáticas ha sido documentada por numerosos autores (Mc Arthur, 1957, 1958; Lack, 1971; Margalef, 1977; Poysa, 1983; entre otros). Estos antecedentes y las evidencias científicas y experimentales del presente estudio permiten fortalecer la idea de manifestarse coexistencia entre especies con requerimientos ecológicos similares. Por otra parte, el sistema del Paraná por sus características y valle de inundación sometido a pulsos impredecibles en su comportamiento hidrológico, determina la existencia de variaciones en las unidades de ambiente y como consecuencia en la heterogeneidad espacial (Beltzer y Neif, 1992).

Siguiendo la clasificación de Wilson (1980), la GUVA vegetación acuática representaría el área nuclear para las garzas básicamente ictiófagas, entendiéndose por ésta la zona de la que se hace mayor uso dentro del área de influencia o área de actividad, en tanto que el pastizal para las básicamente insectívoras. La riqueza extraordinaria de la fauna asociada a la vegetación acuática posibilita que las provisiones de alimento sean mayores favoreciendo un incremento de las tasas de supervivencia de las presas potenciales, pudiendo señalarse que si bien hacen una utilización de varios tipos de elementos del paisaje, escogen algunos con mayor frecuencia (Burel y Baudry, 2002).

Por las características de su ritmo circadiano de actividad alimentaria, *N. nycticorax* establecería con las restantes especies estudiadas un claro mecanismo de aislamiento en la dimensión temporal del nicho. Estas observaciones son coincidentes (Beltzer y Oliveros, obs. pers.) al indicar hábitos nocturnos. Por otra parte su mayor actividad nocturna ha sido referida en la literatura específica (Hudson, 1974; Watmough, 1978) Este comportamiento queda avalado por la importancia numérica de *Synbrancus marmoratus* en la dieta, teniendo en cuanta

que se trata de un pez notable porque respira igualmente bien en el agua y en el aire atmosférico. Utiliza las branquias primariamente para la respiración, pero las paredes de la cámara branquial están altamente vascularizadas y contribuyen al intercambio gaseoso. Cuando el pez está en el aire, la cámara branquial es hinchada periódicamente y el aire se retiene durante unos 10 a 15 minutos mientras que se extrae de él aproximadamente la mitad de su contenido en oxígeno. La hinchazón de la cámara branquial con el aire se sigue invariablemente por un aumento sustancial en el contenido arterial de oxígeno que se acerca a la saturación (Johansen, 1966; Schmidt-Nielsen, 1983). Según Hoar (1978), *S. marmoratus* repta con frecuencia sobre la hierba húmeda. El tipo de presa, la alta frecuencia y en algunos casos la abundancia de pequeñas plantas acuáticas flotantes indican que los sitios fueron preferentemente vegetados y el patrón de conducta alimentaria correspondió a la "alimentación de pie o al acecho" ("stand and wait") o "caminando lentamente" ("walk slowly") (Kushlan, 1976; Watmough, 1978; Bogliani, 1980).

Con relación a las especies restantes, las observaciones y capturas que permiten evaluar su ritmo de conducta alimentaria fueron efectuadas desde el amanecer al atardecer. Esto es importante de destacar ya que referencias recientes mencionan para algunas especies que se consideraban de actividad diurna como las garzas que también se alimentan durante la noche (Powel, 1982; Jorde y Owen, 1988; Robert et al., 1989; Mc Neil, et al., 1993a-b, Mc Neil, et al. 1993a-b; Wiggins, 1991). Robert, et al. (1989) refiriéndose a *N. nycticorax* menciona una frecuencia de ocurrencia diurna del 93 % y nocturna del 38,2 % , en tanto que para las garzas del género *Egretta* 64,8 % para la actividad diurna y 7,8 % para la nocturna. Por su parte Scortecci (1969) observa para *C. albus* actividad alimentara tanto de día como de noche.

En coincidencia con las observaciones de Bó y Darrieu (1993) se ha destacado que *C. albus* como *E. thula* comienzan a reunirse en bandadas al anochecer en gran número, utilizando como apostaderos las formaciones arbóreas próximas a los cuerpos de agua. Su agrupamiento para dormir señalado por Ward (1965) se basa en el concepto de imagen de búsqueda. En tal sentido Krebs (1974, 1978, 1985) indica que la localización de la posible calidad de un comedero puede atribuirse a la presencia de otros individuos posados para descender en búsqueda de alimento. Amstrong (1971) y Smith (1982) han sugerido que el plumaje blanco (*C. albus , E. thula, Bubulcua ibis*) ayuda a la unión de los miembros de una bandada en las zonas con disponibilidad de peces y otros recursos.

Por otra parte, el crecimiento de la eficiencia en la búsqueda del alimento aumentaría al incrementarse la densidad de la población (Hassel, 1988) y contribuiría al retorno a áreas previamente explotadas (Blondel, 1986). Master, et

al.(1993) al comparar varias especies de garzas, entre ellas *C. albus y E. thula* hallaron diferencias en los valores de las tasas de eficiencia de captura siendo mayores en todos los casos los valores para individuos que se hallaban formando grupos en comparación con los solitarios. No obstante en *C. albus y E. thula* no presentaron un patrón definido a lo largo de las horas del día en que se efectuaron las capturas y observaciones. Para *C. albus* los patrones de conducta alimentaria serían de "pie o al acecho" ("stand and wait") o "caminando lentamente" ("walk slowly"). Esto tambien es válido para *A. cocoi, S. sibilatrix* y las restantes. Con este tipo de conducta la especie combina "pararse y esperar" antes de capturar la presa (Kushlan, 1976). Para esta especie debe considerarse además el patrón de "zambullirse con las patas primero" ("feet first diving").

Este comportamiento si bien no frecuente fue observado en 1980 cuando un grupo de aproximadamente 50 individuos capturó peces en aguas abiertas en vuelo, suspendiéndose momentáneamente en el aire o introduciendo sus patas en el agua al lanzar los picotazos. Esta conducta estuvo asociada a la captura de peces por parte de una bandada de *Phalacrocorax olivaceus*. Las capturas coincidían con las zambullidas de los biguaes, haciendo suponer que los peces ascendían al ser perseguidos, momento que era aprovechado por las garzas (Beltzer, 1981, 1989). En el caso de *E. thula* y tal como lo indica Morales (1992) las garzas pequeñas se desplazan a mayor velocidad y de acuerdo con Jenni (1969) se le asigna el patrón de conducta "perseguidora" sin desechar el "acecho" o "caminando lentamente".

Los valores de selección del habitat expresan una marcada preferencia en el caso de las básicamente ictiófagas, por el ambiente de vegetación acuática, tanto flotante como arraigada. Esta GUVA, representa para dichas garzas la fuente principal para la obtención de los recursos. Las formaciones arbóreas, con valores ostensiblemente más bajos, representan área de reposo, dormidero y nidificación. Por su parte las especies en las que los insectos constituyen su dieta básica, expresan una mayor preferencia por el ambiente de pastizal y valores bajos en relación con otras de las unidades de vegetación y ambiente. Esta utilización diferencial del habitat, es una forma de segregación espacial según lo señalado por Schoener (1974), aspecto discutido por Pianka (1975) quien sostiene a la dimensión trófica como la más importante. Los mecanismos responsables de la selección del habitat son difíciles de separar entre todas las fuentes de variación en el uso y subsecuentemente poder determinar los factores causales.

Con relación al ritmo de actividad alimentaria, con la excepción de la garza blanca grande, la garza blanca chica y el mirasol, las restantes responden a un modelo “en campana” lo que indica un pico de actividad hacia las horas del medio día, en tanto que las señaladas precedentemente presentan una tendencia bimodal, lo que significa dos picos de actividad, en tanto que la garza bruja muestra una clara

tendencia a la actividad crepuscular y nocturna.

Tal como lo expresara Colinvaux (1980) los hábitos alimentarios constituyen un rasgo adaptativo de su fisiología, de sus habilidades mecánicas y de su comportamiento y en general todas estas especies comparten básicamente el gremio de las aves que caminan para obtener su alimento y asimismo utilizan el "picoteo de estoque" para obtener sus presas (Beltzer, 2003).

CONCLUSIONES

Las especies de garzas estudiadas exhiben una distribución en parches, impredecibles en el tiempo y en espacio. La oferta de habitat está fuertemente condicionada por el régimen hidrosedimentológico pulsátil de cuyas características depende la heterogeneidad espacial y por ende de la distribución de las especies en el paisaje.

Los mecanismos de aislamiento que les permiten la coexistencia se expresan ante las condiciones contrastadas entre crecientes y bajantes lo que las habilita alcanzar diferencias en las adaptaciones estructurales, el comportamiento específico, la diferenciación de dietas, distintas áreas de explotación y variaciones en el ritmo diario de alimentación.De esta manera resulta posible definir las condiciones óptimas para cada ardeida a lo largo del gradiente de recursos y su respuesta a la abundancia de las mismas en función de la eficacia biológica que conforme a las características del valle de inundación del Paraná, la variedad de condiciones ambientales incluyen obviamente sus óptimos fisiológicos.
Por lo expresado se señala que los ambientes del valle de inundación del río Paraná constituyen un mosaico de habitats (GUVAS) favorables/desfavorables, representando parcelas que son asequibles temporalmente.

La versatilidad trófica de estas garzas, es la consecuencia de un diseño estructural que les posibilita la adopción de distintos mecanismos de captura, permitiéndoles efectuar ajustes a los distintos tipos de presa. La señalada versatilidad trófica queda avalada por los resultados de las observaciones de los contenidos estomacales que han evidenciado un amplio rango de ítemes alimentarios.

La riqueza íctica del valle de inundación del río Paraná y de otros taxa de su fauna, indican que las garzas como otras especies básicamente ictiófagas sean los componentes más importantes de los ensambles de aves asociadas al ecosistema acuático.

Los amplios espectros tróficos les permiten suplementar las potenciales carencias de alimento en energía, reducir el tiempo de búsqueda y responder a cambios en la calidad de la dieta.

El bajo solapamiento dietario es sólo evidencia de probabilidad de encuentro entre las especies estudiadas, apreciación se sostiene por los valores hallados, los que fueron ostensiblemente bajos y que por ende no proveen evidencia de competencia. Por lo tanto estos resultados son reveladores de un mecanismo de aislamiento en la dimension trófica del nicho, que se manifiesta en la flexibilidad de la estereotipia del comportamiento en las técnicas de captura, el aumento de la talla corporal y la gama de unidades de ambiente.

Estas especies de garzas se hallan en definitiva, separadas por sus costumbres alimenticias (composición de los espectros), con un bajo solapamiento interespecífico de dietas, basado en líneas generales en un reparto eficiente de los subnichos tróficos y en una amplia diversidad de presas. Esto permite señalar que a pesar de su parecido, explotan recursos sutilmente distintos con diferencias espaciales (dimensión espacial) y circadiales (dimensión temporal). En síntesis la coexistencia está basada en la utilización diferencial de los recursos como mecanismo básico de aislamiento y menos manifiesto en el espacio y tiempo.

En el caso de estas especies habría una complementariedad de nichos. Dentro del conjunto de aves de este gremio que obtiene su alimento caminando, la diferenciación afecta varias dimensiones y las especies que ocupan una posición similar a lo largo de una dimensión tienden a diferenciarse a lo largo de otra.

La interacción entre las diferentes especies de garzas, así como de otras especies, hacen de estos ambientes insulares del valle de inundación del río Paraná, un objeto de estudio de especial interés para el conocimiento de este sistema acuático. Estas investigaciones son consideradas de gran importancia ya que contribuyen a la conservación y manejo de la biodiversidad.

Asimismo, estas especies y tal como lo fuera señalado para las aves en general por el Common Bird Census, son indicadoras del estado de un ambiente. Por este motivo, son numerosos los países que han iniciado programas regulares para el monitoreo cuantitativo de las poblaciones y nuestro país no puede permanecer ajeno a estos emprendimientos.

Conforme a las observaciones realizadas, a la metodología empleada y a los resultados obtenidos, se está en condiciones de rechazar la hipótesis nula inicialmente formulada y sostener la alternativa, entendiendo que las especies de garzas estudiadas, cuya simpatría ha sido observada, han desarrollado estrategias interespecíficas que les permite utilizar sutiles mecanismos de ajuste de segregación ecológica, de tal manera que coexisten evitando superposiciones en todas o en algunas de las dimensiones del nicho, evitando la exclusión competitiva.

Si bien integran un mismo gremio o grupo funcional, presentan diferencias en los patrones de alimentación, diferencias en los espectros alimentarios en función de la oferta, aspecto que se asocia a que el nicho efectivo se exprese en forma estacional. De esta manera, el subnicho trófico marca el mayor peso en relación con las dimensiones temporal y espacial, existiendo concordancia entre la ecología alimentaria y el diseño o serie adaptativa de estas especies.

RESUMEN

Las garzas constituyen una de las familias mejor representadas en el valle de inundación del río Paraná. En la teoría ecológica, ha prevalecido la idea de que la competencia interespecífica constituye el factor de mayor incidencia en la partición de recursos. Estudios recientes, han demostrado que si bien la competencia es importante, otros factores que operan independientemente de las interacciones interespecíficas actúan en forma conjunta en el modelado de la estructura comunitaria.

La partición de recursos está íntimamente vinculada al concepto de nicho ecológico, designándose a éste como la descripción cuantitativa de la suma de adaptaciones de una unidad organísmica.

Se postula como hipótesis alternativa de trabajo que las especies estudiadas: *Ardea cocoi* (garza mora), *Butorides striatus* (garcita azulada), *Bubulbus ibis* (garcita bueyera), *Casmerodius albus* (garza blanca), *Egretta thula* (garcita blanca), *Syrigma sibilatrix* (garza chiflona), *Nycticorax nycticorax* (garza bruja), *Tigrisoma lineatum* (hocó colorado) e *Ixobrychus involucris* (mirasol chico) cuya simpatría ha sido observada, han desarrollado mecanismos adaptativos de segregación ecológica, permitiéndoles utilizar los recursos de tal manera que existen diferencias en la composición de las dietas (subnicho trófico) y otros parámetros de sus exigencias ecológicas (sunicho temporal y subnicho espacial).

Con el objeto de determinar la contribución de cada categoría de alimento a la dieta de cada especie se aplicó el índice de importancia relativa-IRI (Pinkas, et al., 1971). La determinación de la superposición trófica de los espectros alimentarios fue medida a través del porcentaje de similaridad según Colwel y Futuyma (1971). La diversidad trófica acumulada se obtuvo según el criterio de Hurtubia (1978) determinándose la muestra mínima para cada especie. La eficiencia alimentaria fue medida siguiendo la ecuación de Acosta Cruz (1988) en tanto que para evaluar la selectividad dietaria se empleó la correlación de rangos de Spearman(rs). La amplitud trófica del nicho se midió según la ecuación de Levins (1968). Para evaluar el subnicho espacial se aplicó el índice de preferencia de habitat (Pi) según Duncan (1983) en tanto que para la dimensión temporal se aplicó el índice medio de saciado (IF) utilizado por Maule y Horton (1984).

En lo que se refiere a los espectros tróficos, si bien los peces constituyeron la dieta

básica y los insectos la segunda categoría de alimento para las de garzas, es evidente la existencia de sutiles diferencias entre ellas, las que establecerían mecanismos a nivel de presas. Los bajos valores de solapamiento obtenidos y la falta de significación en los valores de selectividad refuerzan lo antes dicho. Asmismo se determinaron variaciones en lo referente al subnicho temporal y espacial.

En síntesis, la coexistencia está basada en la utilización diferencial de los recursos como mecanismos básicos de aislamiento y menos sutilmente en el espacio y en el tiempo.

REFERENCIAS

Abad de Servín, A. y L.A. Servín Andrade. 1978. Introducción al muestreo. *Limusa*, México, 200 p.

Acosta Cruz, M.; O. Torres y L. Mugica Valdés. 1988. Sunicho trófico de *Dendrocygna bicolor* (Vieillot) (Aves: Anatidae) en dos arroceras de Cuba. *Ciencias Biológica*s, 19-20: 41-50

Adams, J. 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *J. Anim.Ecol.*, 54: 43-59

Aguilera Prieto, E. 1988. La comunidad de ibises (Threskiornitidae) en los Valles de Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 48 (130): 59-75

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 R.C. Soriguer. 1981. Alimentación primaveral de la garcita bueyera. *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 207-213

Amat, J.A. y E. Aguilera. 1989. Some behavioural responses of Little Egret and Black-tailed Godwit to reduce prey lossos from kleptoparasites. *Ornis Scandinavica*, 20(3): 234-236

Andrewartha, H.G. y L.C. Birch. 1954. The distribution and abundance of animals. *Univ. Chicago Press*, Chicago, 430 p.

Armstrong, E.A. 1971. Social signalling and white plumage. *Ibis*, 113 (4): 534

Ayarzaguena Sanz, J. ; J. Pérez Torresa y C. Ramo Herrero. 1981. Los garceros del llano. Cuadernos Lagoven, Caracas, 42 p.

Basso, N.G. 1990. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. *Cuadernos de Herpetología*, Ser. Monog., 1: 1-70

Begon, M.; H.J- Harper y C.R. Towsend. 1988. Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. *Omega*, Barcelona, 866 p.

Bell, H.L. 1982. A bird community of lowland rainforest in New Guinea.I. Composition and density of the avifauna. *Emu*, 82: 42-41

Beltzer, A.H. 1981. Nota sobre fidelidad y participación trófica de *Egretta alba egretta* (Gmelin, 1789) *y Egretta thula thula* (Molina, 1782) en ambientes del río Paraná medio (Ciconiiformes, Ardeidae). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral, 12: 136-139*

Beltzer, A.H. 1983.a. Alimentación de la garcita azulada (*Butorides striatus*) en el valle aluvial del río Paraná medio (Ciconiiformes: Ardeidae). *Rev. Hidrobiol. Trop.,* 16 (2): 203-206

Beltzer, A.H. 1983. b. Alimentación del benteveo (*Pitangus sulphuratus*) en el valle aluvial del río Paraná medio (Passeriformes: Tyrannidae). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 14 (2) :

Beltzer, A.H. 1984. a. Fidelidad y participación trófica de *Agelaius cyanopus* (Aves: Icteridae) en ambientes del río Paraná medio. *Bol. Zool.,* 8: 133-136

Beltzer, A.H. 1984. b. Alimentación de *Phaetusa simplex* (Gmelin, 1789) (Aves: Sternidae) en el valle aluvial del río Paraná medio, Argentina. *Iheringia, Ser. Zool.*, 64: 47-52

Beltzer, A.H. 1985. Ecología alimentaria de *Aramides ypecaha* (Aves: Rallidae) en el valle aluvial del río Paraná medio (Argentina). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 16(1): 73-83

Beltzer, A.H.; E.B. de Carlo de Ara; E.D. Mosso y A.Y. Rosa de Montaner. 1987. Alimentación otoñal, anatomía macroscópica e histológica del tubo digestivo de la garcita bueyera *Bubulcus ibis ibis* (Aves: Ardeidae). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 18 (2): 155-186

Beltzer, A.H. 1989. Fluctuaciones anuales en las poblaciones de garzas (Aves: Ardeidae) en la llanura aluvial del río Paraná medio, Argentina. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 20 (1-2): 111-114

Beltzer, A.H. 1990 a. Notes on the food of the Rufescents Tiger Heron *Tigrisoma lineatum* (Aves: Ardeidae) in the Midlle Paraná River Floodplain, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 25 (2): 93-96

Beltzer, A.H. 1990. b. Biología alimentaria del gavilán común *Buteo magnirostris* (Aves: Accipitridae) en el valle aluvial del rio Paraná medio, Argentina. *Ornitol. Neotrop.,* 1(1): 1-7

Beltzer, A.H. 1990. c. Biologia alimentaria del verdón común *Embernagra platensis* (Aves: Emberizidae) en el valle aluvial del río Paraná medio, Argentina. *Ornitol. Neotrop.,* 1(1): 25-30

Beltzer, A.H. 1995. Las Ardeidae del valle de inundación del río Paraná. Nicho ecológico. Tesis de Maestría. *Universidad Nacional del litoral*, Santa Fe, 95 p.

Beltzer, A.H. 2003. Aspectos tróficos de la comunidad de aves de los esteros del Inerá. P. 257-272. En; Alabarez, B.B. (Ed.). Fauna del Iberá. *Universidad Nacional del Nordeste*, Corrientes.

Beltzer, A.H. y O.B. Oliveros. 1981. Alimentación del macá grande *(Podiceps major*) en el valle aluvial del río Paraná medio (Podicipediformes: Podicipedidae). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 13: 5-10

Beltzer, A.H. y D. Muñoz. 2001. Espectro trófico, selección del habitat y ritmo circadiano de actividad alimentaria de *Butorides striatus* (Aves: Ardeidae) en el valle de inundación del río Paraná, Argentina. *Natura Neotropicalis*, 32 (1): 1-11

Beltzer, A.H. y O.B. Oliveros. 1987. Alimentación de los martín pescadores *(Ceryle torquata, Chloroceryle amazona* y *Chloroceryle americana*) en la llanura aluvial del río Paraná medio (Coraciiformes: Alcedinidae), *Ecología Argentina*, 8: 1-10

Beltzer, A.H. y J.J. Neiff. 1992. Distribución de las aves en el valle del río Paraná. relación con el regimen pulsátil y la vegetación. *Ambiente Subtropical,* 2:77-102

Beltzer, A.H.; M.F. Tomatis y H.F. Díaz. 2001. Nota sobre la dieta del favilán

planeador *Circus buffoni* (Aves: Accipitridae) en el valle de inundación del río Paraná, Argentina. *Rev. FABICIB*, Fac. Bioq. Y Cs. Biol., UNL, Santa Fe, 5: 159-161

Beltzer, A.H.; M.A. Quiroga y J.A. Schnack. 2005. Algunas ardeidas del valle de inundación del río Paraná: consideraciones sobre el nicho ecológico y mecanismos de aislamiento. *INSUGEO*, Tucumán, Miscelánea, 14 (2): 499-526

Blake, J.G. 1983. Trophic structure of bird communities in forest parches in east-central Illinois. *Wilson Bull*. 95(3): 416-430,

Block, W.M.; L.A. Brennan y R.J. Gutierrez. 1992. Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in northern California. *Oecologia,* 87: 449-458

Blondel, J. 1986. Biogeografía y ecología. *Academia,* León, 190 p.
Bó, N. y C. Darrieu. 1993. Aves. Ciconiformes. 59 p. En: Agritos de Castellanos, Z. (ed.). Fauna de Agua Dulce de la República Argentina, *FECIC*, Buenos Aires.

Bogliani, G. 1980. Nitticori che catturano pesci tyffandosi. *Avoceta*, 4: 87-89

Bonetto, A.A. 1976. Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. *Dir. Nac. Const. Porturiarias y Vías Navegables, INCYTH,PNUD, ONV, 202 p.*

Bonetto, A.A. 1994. Austral Rivers of South America. En R. Margalef (ed.). Limnology Now A Paradign of Planetary Problems. *Elseiver Science*, Amsterdam.

Bonetto, A.A. y S. Hurtado. 1999. Cuenca del Plata. p. 33-72. En: Canevari, P.; D. Blanco; E.H. BUcher; G. Castro y I. Davidson. 1999. Los humedales de la Argentina. Clasificación, Situación actual, Conservación y Legislación. *Wetlands International*, Publicación N° 48, 208 p.

Bozinovic, F. y J.F. Merrit. 1991. Conducta, estructura y función en micromamíferos en ambientes estacionales: mecanismos compensatorios. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 64: 19-28

Brillouin, I. 1965. Science and information theory. *Academic Press*, New York, 346 p.

Broocks, D.M. 1991. Some note of Ciconiiformes in the Paraguayan Chaco. *Report San Diego State Univ.*, 220 p.

Bucher, E.H.; A. Bonetto; T.P. Boyle; P. Canevari; G. Castro; P. Huznar y T. Stone. 1993. Hidrovía. Examen inicial ambiental de la via fluvial Paraguay-Paraná. *Humedales para las Américas*, Buenos Aires 74 p.

Buckelew, A.R.1993. Grren-Backed Heron Swimming behavior. *The Redstart*, 108: 59-98

Burel, F. y J. Baudry. 2002. Ecología del paisaje. Conceptos, métodos y aplicaciones. *Mundi-Prensa*, Madrid, 353 p.

Cabrera, A. 1932. La incompatibilidad ecológica. Una ley biológica interesante. *An. Soc. Cient. Arg.*, 114: 243-260

Campos, F. y m. Fernández Cruz. 1991. The breeding biology of the Grey Heron Ardea cinerea in the Duero River basin in Spain. *Colonial Waterbirds*, 14 (1): 57-60

Canevari, P.; D.E. Blanco; E.H. Bucher: G. Castro y I. Davidson. 1999. Los humedales de la ARgentina. Clasificación, Situación Actual, Conservación y Legislación. Publicación N ° 46, *Wetlands International*, 208 p.

Carss, D.N. 1993. Grey Heron (Ardea cinerea) L., predation at cage fish farms in Argyll, wertern Scotland. *Aquaculture and Fisheries Management*, 24: 29-45

Clements, F.E. 1905. Research methods in ecology. *Univ. Publ. Co.,* Lincoln, Nebraska, 342 p.

Cody, M.L. 1968. On the methods of resource division in Grassland bird community. *Am.Nat.,* 102: 107-147

Cody, M.L. 1974. Competition and the structure bird communities. *Princeton Univ. Press*, Princeton, 318 p.

Cody, M.L. 1985. Habitat selection in birds. *Academic Press,* London, 367 p.

Cole, G.A. 1988. Manual de Limnología. *Hemisferio Sur*, Buenos Aires, 405 p.

Colinvaux, P.A. 1980. Introducción a la ecología. *Limusa*, México, 679 p.

Colwel, R.K. y D.J. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breath and overlap. *Ecology*, 52: 567-576

Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition, evidence from field experiments. *Am. Nat.*, 122: 661-696

Cordiviola de Yuan, E.A. 1980. Campaña limnológica Keratella II en el río Paraná medio. Taxocenos de peces de ambientes leníticos. *Ecología*, 4: 103-113

Cortada de Cohan, N. y J.M. Carro. 1968. Estadística aplicada. *Eudeba*, Buenos Aires, 368 p.

Custer, T.W. y D.W. Peterson. 1991. Growth rates of Great Egret, Snowy Egret and Black-Night-Heron. *Colonial Waterbids*, 14 (1): 46-50

Dajoz, R. 1979. Tratado de ecología. *Mundi-Prensa*, Madrid, 610 p.

Desgranges, J.L. 1980. Avian community structure of six forest stands in La Maurice National Park, Quebec. *Canadian Wildl. Serv.*, 41: 3-32

Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In: Ecology and Evolution of communities. Cody, M.L. y J.M. Diamond, eds., *Harvard Univ. Press,* Cambridge, pp: 342-444

Di Castri, F.; A. Hanzen y M. Holland. 1988. A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries. *Biological Internat.,* 17, Union Biol. Science, París.

Dodzhansky, T.; F. Ayala; G.L. Stebbins y J.W. Valentine. 1983. Evolución. *Omega*, Barcelona, 558 p.

Duncan, P. 1983. Determination of the use of habitat by horses in Mediterranean wetland. *J. Anim.Ecol.*, 52: 93-109

Eckhardt, R.C.V. 1979. The adaptative syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecol. Monogr.*, 49: 129-149

Elton, C. y R. S. Miller. 1954. The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters. *Journal of Ecol.*, 42: 460-496

Erwin, R.M.; J.S. Hatfield y W.A. Link. 1991. Social foraging and feeding environment of the Black-crowned Night Heron in an industrialized estuary. *Bird Behav.*, 9: 94-102

Ewins, P.J. y B. Hennessey. 1992. Great Blue Herons Ardea herodias, feeding at a fishing vessel offshore in Lake Erie. *Can. Field. Nat.,* 106: 521-522

Faaborg, J.R. 1985. Trophic size structure of west Indian birds communities. *Proc. Natl. Acad. Sci.,* 79: 1563-1567

Feinsinger, P. 1976. Organization of a tropical guild of nectarivorous birds. *Ecol. Monogr.,* 46: 257-291

Fernández Cruz, M. y F. Campos. 1993. The breeding of Grey Heron (Ardea cinerea) in western Spain: The influence of age. *Colonial Waterbirds,* 16(1): 53-58

Folet, W.J. y S.J. Cork. 1992. Use of fibrons diets by small herbivores: How far can the rules be "bent"?, *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 159-162

Frederick, P.C.; N.D. Wyer; S. Fitzgerald y R.E. Bennets. 1990. relative abundance and habitat preferences of Least Bitterns (Ixobrychus exilis) in the Everglades. *Florida Field Nat.,* 18(1): 1-9

Giller, P.S. 1984. Community structure and the niche. *Chapman & Hall*, London, 176 p.

Guillen, A.; J. Prosper y J.L. Echevarrias. 1994. Estimación de la dieta de la garcilla bueyera a partir del análisis de regurgitados de pollos: problemas debidos a la digestión diferencial de las presas. *Doñana Acta Vertebrata*, 21(2): 204-210

Gómez-Tejedor, H. 1993. Comportamiento cleptoparásito en la garcita bueyera. *Butl.GCA*, 10: 71-73

Grinnel, J. 1917. The niche relationships of the California thrasher. *Auk*, 21: 264-382

Hassel, M.P. 1988. Dinámica de la competencia y la depredación- *Oikos-Thaus*, Barceloam, 102 p.

Higgins, S.I.; M.A.S. Coetzee, G.C. Marneweck y K.H. Rogers. 1996. The Nyl river floodplain, South Africa, as a functional unit of the landscape: A review of currents information. *Afr.J.Ecol.,* 34: 131-145

Hoar, W.S. 1978. Fisiología general y comparada. *Omega,* Barcelona, 855 p.

Holmes, R.T. 1990. Food resource availability and use in forest bird communities: A comparative view and critique. p. 387-393. In: Keast, A. (ed.). Biogeography and Ecology of Forest Birds Communities. *Academic Pub*., Netherlands.

Holmes, R.T.; R.E. Bonney y S.W. Pacala. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community a multivariate approach. *Ecology*, 60(3): 512-520

Hudson, G.E. 1974. Aves del Plata. *Libros de Hispanoamérica*, Buenos Aires, 361 p.

Hurlbert, S.H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-586

Hurtubia, J. 1973. Trophic diversity measurement in sympatric species. *Ecology,* 54 (4): 885-690

Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remmarcks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant.*

Biol., 22: 415-427

Hutchinson, G.E. 1967. A treatise on Limnology. Vol. 2. *John Wiley*, New York, 1115 p.

Hutchinson, G.E. 1979. El teatro ecológico y el drama evolutivo. *Blume,* Barcelona, 151 p.

Hutchinson, G.E. 1981. Introducción a la ecología de poblaciones. *Blume,* Ecología, Barcelona, 492 p.

Iriondo, M. Y E.C. Drago. 1972. Descripción cuantitativa de dos unidades geomorfológicas de la llanura aluvial del Paraná medio, República Argentina. *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, 27 (2): 143-154

Jacksic, F. 1981. The guild structure of a community of predatory vertebrates in Central Chile. *Oecología*, 49: 21-28

Jenni, D.A. 1969. A study of the ecology of four species of herons during the breeding seasons at lake Alice, Florida. *Ecol. Monograph*., 39: 245-270

Jenni, D.A. 1973. Regional variation in the food of Nestling Cattle Egrets. *Auk*, 90 (4): 821-826

Johansen, K. 1966. Air breathing in the teleost Symbranchus marmoratus. *Comp. Biochem. and Physiol*., 18: 383-395

Jordano, P. 1981. Alimentación y relaciones tróficas entre los passeriformes en paso otoñal por una localidad de Andalucía central. *Doñana Acta Vertebrata*, 8: 103-124

Jorde, D.G. y R.B. Owen. 1988. The need for noctunal activity and energy budget of waterfowl in : waterfowl in winter In: Weller, M.W. (ed). Univ. of Minnesota Press, p: 169-180

Junk, W.J.; P.B. Bayley y R.E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. p: 110-127 in: Dodge, D.P.(ed.) *Proceedings of the*

International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 106

Kahl, M.P. 1964. Food ecology of the Woods Stork (Mycteria americana) in Florida. *Ecol. Monogr.*, 34: 97-117

Karr, J.R. 1982. Avian extintion on Barro Colorado Island, Panamá: A reassessment. *Am.Nat.*, 119: 220-239

Keast, A.; L. Pearce y S. Saunders. 1995. How convergent is the American Redstar (Setophaga ruticilla) with flycatchers (Tyrannidae) in morphology and feeding behavior. *Auk*, 112: 281-307

Kenneth Mather, C.B.E. 1976. Elementos de biometría. *Paraninfo*, Madrid, 223 p.

Kersten, B.M.; R.H. Britton; P.S. Dugan y H. Hafner. 1991. Flock feeding and food intake in Little Egrets: The effects of prey distribution and behaviour. *J. Anim. Ecol.*,60: 241-252

Kirkconnell, A.; O. H. Garrido; R.S. Posada y S.O. Cubillas. 1992. Los grupos tróficos de las aves cubanas. *Poeyana,* 415: 124

Knopf, F.I.; J.A. Sedwick and R.W. Cannon. 1988. Guild structure of a riparian avifauna relative to seasonal Cattle Grazing. *J. Wildl. Manage.,* 52(2): 280-290

Kovach, W.L. 1999. MVSP. Multivariate Statical Package for IBM – PCm version 03.

Krebs, J.R. 1974. Colonial nesting and social feeding strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron Ardea herodias. *Behaviour*, 51: 94-134

Krebs, J.R. 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. *Behavioral ecology*, 23: 23-63

Krebs, C.J. 1985. Ecología. Análisis experimental de la distribución y abundancia. *Pirámide*, Madrid, 782 p.

Kufner, M.B.; A. Pelliza Sbriller y S. Monge. 1992. Relaciones tróficas de una

comunidad de herbívoros del desierto del monte durante la sequía invernal. *Iheringia, Ser. Zool.*, 72: 113-119

Kushlan, J.A. 1976-a. Wading bird predation in seasonally fluctuating pon. *Auk*, 93: 464-476

Kushlan, J.A. 1976-b. Feeding behavior of North American Herons. *Auk,* 93(1): 86-94

Kushlan, J.A. 1978. Nonrigorous foraging by Robbing Egrets. *Ecology*, 59(4): 649-653

Kushlan, J.A. 1981. Resource use strategies of wading birds. *Wilson Bull.*, 93(2): 145-163

Lack, D. 1945. Ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo* and *Ph. aristotelis*). *J. Anim. Ecol.*, 14: 12-16

Lack, D. 1971. Ecological isolation in birds. *Harvard Univ. Press*, Cambridge, 238 p.

Landmann, A. y N. Winding. 1995. Guild organization and morphology of highaltitude granivorous and insectivorous birds: convergent evolution in a extreme environment. *Oikos*, 73: 237-250

Landres, P.B. y J.A. MacMahon. 1980. Guilds and community organization: analysis of an oak woodlands in Sonora, México. *Auk*, 97: 351-365

Levins, R. 1968. Evoloution in changing environments. *Princeton Univ. Press*, New Jersey, 120 p.

Lison, L. 1976. Estadística aplicada a la biología experimental. Planificación de experiencias y análisis de resultados. *Eudeba*, Buenos Aires, 357 p.

Lopez Ornat, A. y C. Ramo. 1992. Colonial waterbirds populations in the Sian Ka an Biosphere Reserve, Quintana Roo, México. *Wilson Bull.,* 104(3): 501-515

Mc Arthur, R.H. 1957. On the relative abundance of birds species. *Proc. Nat. Academ. Sci.,* 43: 293-295

Mc Arthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forest. *Ecology,* 39: 599-619

Mc Neil, R.; P. Drapeau y R. Pierotti. 1993. Nocturnality in colonial waterbirds: occurrence special adaptations and suspected benefits. *Current Ornithol.,* 10: 187-246

Maitland, P.S. 1978. Biology of freshwaters. *Blackie*, London, 244 p.

Magurran, A.E. 1989. La diversidad ecológica y su medición. *Vedra*, Barcelona, 199 p.

Margalef, R. 1977. Ecología. *Omega,* Barcelona, 951 p.

Margalef, R. 1983. Limnología. *Omega*, Barcelona, 1010 p.

Marion, L. 1989. Territorial feeding and colonial breeding are not mutually exclusive: The case of the Grey Heron (*Ardea herodias*). *J. Anim. Ecol.*, 58: 693-710

Martínez, M. 1993. Las aves y la limnología. *Conferencias de Limnología*, La Plata. 127-140

Marquis, M. y A.F. Leitch. 1990. The diet of Grey Heron *Ardea cinerea* breeding at Loch Leven, Scotland and the importance of their predation on ducklibgs. *Ibis*, 132: 335-549

Master, T.L; M. Frankel y M. Russel. 1993. Benefits of foraging in mixed species waders aggregations in a southern, New Jersey. *Colonial Waterbirds*, 16 (2): 149-157

Maule, A.G. y H.F. Horton. 1984. Feeding ecology of walleye, Sttizostedion vitreun vitreun in the MidColumbia River, with enphasis on the interaction between valleye and juvenile anadromus fishes. *Fish.Bull.,* 82: 411-418

Menalled, F.D. y J.M. Adámoli. 1995. A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of the Paraná River Delta, Argentina. *Vegetatio*, 120: 81-90

Milesi, F.A.; L. Marone; J. López de Casenave; V, Cueto y E.T. Mezquida. 2002. Gremios de manejo como indicadores de la condiciones del ambiente: un estudiode caso con aves y perturbaciones del hábitat en el monte central, Argentina. *Ecología Austral*, 12: 149-161

Miller, R.S. 1967. Pattern and proccess in competition. *Ecol. Res.*, 4: 1-74

Moddy, D.T. 1970. A method for food samples from insectivorous birds. *Auk*, 87: 579

Morales, G. 1992. Las aves acuáticas del Alto Apure. *Univ. Central de Venezuela*, Caracas, 56 p.

Morrone, J.J. 2001. What is the Chacoan Subregion. *Neotropica*, 46: 51.68

Morrone, J.J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. *Cites, UNESCO*, Sea, Zaragoza, 148 p.

Naiman, R.J.; H. Decamps y F. Fournier. 1989. The role of the land/inland water ecotones in landscape management and restoration. A proposal for colaborative research. MAB, 4, *UNESCO*, París.

Neiff, J.J. 1975. Fluctuaciones anuales en la composición fitocenótica y biomasa de la hidrofitia en lagunas isleñas del Paraná medio. *Ecosur*, 2(4): 153-183

Neiff, J.J. 1979. Fluctuaciones de la vegetación acuática en ambientes del valle de inundación del Paraná medio. *Physis, Sec. B.*, 38(95): 41-43

Neiff, J.J. 1986. a. Las grandes unidades de vegetación y los ambientes insulares del río Paraná en su tramo Candelaria-Itá Ibaté. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 17(1): 7-30

Neiff, J.J. 1986. b. Aspectos metodológicos y conceptuales para el conocimiento de las áreas anegables del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical*, 1: 1-4

Neiff, J.J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15(6): 424-441

Neiff, J.J. 1999. El regimen de los pulsos en ríos y grandes humedales del Sudamérica. p. 97-146. En: Malvarez, A.I. y P. Kandus. Tópicos sobre grandes humedales Sudamericanos. *ORCYT-MAB (UNESCO*), Montevideo, 224 p.

Neiff, J.J. y J.A. Orellana. 1972. Diferenciacion de ambientes en una cuenca isleña del Paraná medio sobre la base de las unidades de vegetación y suelos asociados. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 3: 3-17

Neiff, J.J.; M.H. Iriondo y R. Carignan. 1994. Large tropical south american wetlands: an overview. p.: 156-165. En: Link, G.L. y R.J. Naimen (eds.): The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. *Procc. Book, Univ.* Washington.

Nudd, T.D. 1983. Niche dynamics and organization of waterfowl guild in variable environments. *Ecology*, 64: 319-330

O´Connor, T.G. 1993. The diet of nestling Cattle Egrets in the Transvaal. *Ostrich*, 64: 4-45

Orians, G.H. 1969. The number of bird species in some tropical forest. *Ecology*, 50(5): 783-796

Osborne, D.R.; S.R. Beissinger y G.R. Bourne. 1983. Water as an enhancing factor in bird community structure. *Caribb.J.Sci.,* 19(1): 35-38

Peris, S.J.; F.J. Briz y F. Campos. 1994-a. Recent changes in the food of the Grey Heron *Ardea cinerea* in Central West Spain. *Ibis,* 136(4): 488-489

Peris, S.J.; F.J. Briz y F. Campos. 1994-b. Shifts in the diet of the Grey Heron (*Ardea cinerea*) in the Duero Basin, Central-West Spain, following the introduction

of exotic fish species. *Folia Zool.,* 44(2): 97-102

Pianka, E.R. 1973. The structure of lizards communities. *Ana.. Rev. Ecol. Syst.,* 4: 53-74

Pianka, E.R. 1975. Niche relationships of desert lizards. En: M.L. Cody y J.M. Diamons(eds.). Ecology and Evoloution of Communities. *Harvard Univ. Press*, p. 292-314

Pianka, E.R. 1982. Ecología evolutiva. *Omega*, Barcelona, 365 p.

Pinkas, L.; M.S. Oliphant y Z.I. Iverson. 1971. Food and feeding habits of albacore bluefin tuna and bonito in the California waters. *Dep. of Fish and Game. Fish Bull.*, 150: 1-105

Popper, K. 1996. En busca de un mundo mejor. *Paidós*, Buenos Aires, 314 p.

Powel, G.U.N. 1982- Habitat by wading birds in a subtropical estuary: implications of hidrogeograhy. *Auk*, 104: 740-749

Poysa, H. 1983. Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl communities. *Oecologia,* 40: 295-307

Ramo, C. y C. Busto. 1993. Resource use by herons in a Yucatán wetland during the breeding season. *Wilson Bull.*, 105(4): 573-586

Remmert, H. 1988. Ecología. Autoecología. Ecología de poblaciones y esudios de ecosistemas. *Blume*, Barcelona, 304 p.

Reyes Castañeda, P. 1980. Bioestadistica aplicada. *Trillas,* México, 217 p.

Ricklefs, R.E. 1998. Invitación a la ecología. La economía de la naturaleza. *Panamericana*, Buenos Aires, 692 p.

Robert, M.; R. Mc Neil y A. Leduc. 1989. Conditions and significance of night feeding in shorebirds and other water birds in a tropical lagoon. *Auk,* 106: 94-101

Rohwer, S. 1988. Foraging differences between White and Dark morphs of the Pacific Reef Heron Egretta sacra. *Ibis*, 132: 21-26

Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. *Am.Nat.*, 122:583-601

Root, R.B. 1987. The niche explotation pattern of the bluegray gnatcacher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350

Rosenber, K.V. y R.J. Cooper. 1990. Approaches to avian diet analysis. *Studies in avian biology*. 13: 80-90

Scortecci,G. 1969. Aves. III. *Vergara*, Barcelona, 642 p.

Shealer, D.A. y S.W. Kress. 1991. Nocturnal abandonment response to Black-Crowned Night Heron disturbance in a Common Tern colony. *Colonial Waterbirds*, 14(1): 51-56

Schefler, W.C. 1981. Bioestadística. *Fondo Educativo Interamericano*, México, 267 p

Scherry, T.W. 1984. When are birds dietarily specialized ? Distinguishing ecological from evolutionary approaches. *Studies in Avian Biol.*, 13: 337-352

Schmit-Nielsen, K. 1983. Fisiología animal. Adaptación y medio ambiente. *Omega*, Barcelona, 499 p.

Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39

Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.*, 122: 240-285

Siegel, S. 1990. Estadística No-Paramétrica. *Trillas*, México, 344 p.

Smith, W.J. 1982. Etología de la comunicación. *Fondo de Cultura Económica*, México, 609 p.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1979. Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. *Blume*, Madrid, 832 p.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1980. Introducción a la bioestadística. *Reverté*, Barcelona, 362 p.

Tiner, R.W. 1993. Wetlands are ecotones: reality or myth ?. p.: 1-15. En: Gopal, B.; A. Hillbricht y R.G. Wetzel (eds.). Wetlands and Ecotones. Studies on land-water interactions. *National Institute of Ecol.*, Nueva Delhi, 301 p.

Tosi, G. y S. Toso. 1979. Night Herons *Nycticorax nycticorax* wintring in the po River Valley. *Ibis*, 121: 336

Trexler, J.C.; R.C. Tempe y J. Travis. 1994. Size-selective predation of sailfin mollies by two species of heron. *Oikos,* 69: 250-258

Vischer, M.N. y Moratorio. 1982. Análisis del regimen alimentario de aves insectívoras de las matas de una sabana de Apuré (Venezuela). Caracas, p.

Wainwright, P.C. y S.M. Reilly. 1994. Ecological morphology. *Univ. Chicago*

Press, Chicago, 354 p.

Walker, Y. 1987. Compartimentalization and niche defferentiation: causal patterns of competition and coexistences. *Acta Biotheor.,* 36: 215-239

Wart, P. 1965. Feeding ecology of the black-faced *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, 107: 173-214

Watmough, B.R. 1978. Observation on nocturnal feeding by Night Heron *Nycticorax nycticorax*. *Ibis,* 120: 356-358

Wetzel, R.G. 1981. Limnología. *Omega*, Barcelona, 679 p.

Wiens, J.A.. 1989. The ecology of bird communities. *Cambridge Univ. Press,* Cambridge, 453 p.

Wiens, J.A. y J. Rotenberry. 1979. Diet niche relationship among North American grassland and shrubteppe birds. *Oecologia*, 42: 253-292

Wiggiens, D.A. 1991. Foraging success and aggregation in solitary and group-feeding Great Egrets (Casmerodius albus). *Colonial Waterbirds*, 14 (2): 176-179

Wilson, M.F. 1974. Avian community organization and habitat structure. E*cology*, 55: 1017-1029

Winkler, H. 1988. An examination of concepts and methods in ecomorphology. *Proc. Inter. Ornithol. Congr.*, 19: 2246-2253

Wolf, B.O. y S.L. Jones. 1989. Great Blue Heron death caused by predation on Pacific Lamprey. *Condor*, 91: 482-484

Yamane, T. 1980. Estadística. *Harla*, México, 771 p.

Zaccagnini, M.E. y A.H. Beltzer. 1982. Alimentación de *Bubulcus ibis ibis* L. 1758 y su relación trófica con *Egretta thula thula* (Molina, 1782) el Leales, Tucumán (Ciconiiformes: Ardeidae). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 13: 73-80

Ziswiler, V. 1980. Zoología especial vertebrados. T. 2. *Omega*, Barcelona, 413 p.