

DINÁMICA ESTACIONAL DEL ENSAMBLE DE AVES DE UN BOSQUE NORPATAGÓNICO DE LENGA (*NOTHOFAGUS PUMILIO*) Y SU RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DE SUSTRATOS DE ALIMENTACIÓN

RODRIGO M. BECERRA SERIAL¹ Y DORA GRIGERA^{1,2}

¹ Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue.
8400 San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

² dgrigera@crub.uncoma.edu.ar

RESUMEN.— Se estudió la dinámica estacional de la composición específica y de la abundancia de las aves de un bosque de lenga en el valle del Ñireco, Parque Nacional Nahuel Nuapi, Argentina, y de los patrones de uso de los sustratos de alimentación. La diversidad específica y la densidad del ensamble fueron mucho más bajas en invierno que en primavera y verano. La riqueza de especies fue mínima en invierno, pero no presentó variaciones importantes entre las demás estaciones del año. Casi todas las especies presentes en invierno (7 de un total de 23) usaron principalmente los troncos y las ramas para alimentarse, dado que estos sustratos están disponibles y poseen alimento todo el año. Las aves ausentes en invierno utilizaron para alimentarse principalmente el suelo y, en menor medida que este sustrato, el follaje y el aire. Las usuarias del suelo no pueden permanecer en invierno en el área porque ese sustrato, a pesar de contener alimento, se encuentra cubierto de nieve. La falta de alimento y no la disponibilidad del sustrato de alimentación determinaría la ausencia invernal de las especies usuarias del follaje y del aire. El ensamble estudiado está compuesto mayormente por especies restringidas en el uso de los sustratos, principalmente en otoño e invierno. Cuatro especies de alto valor de conservación obtienen la mayor parte de su alimento de los troncos y de las ramas de las lengas; es probable que su sobrevivencia invernal dependa de la disponibilidad de este sustrato.

PALABRAS CLAVE: *bosque de lenga, Nothofagus pumilio, sustratos de alimentación, Patagonia.*

ABSTRACT. SEASONAL DYNAMICS OF A BIRD ASSEMBLAGE IN A NORTH PATAGONIAN LENGA (*NOTHOFAGUS PUMILIO*) FOREST AND ITS RELATIONSHIP WITH THE AVAILABILITY OF FORAGING SUBSTRATES.— We describe the seasonal dynamics of species composition and abundance of a bird assemblage in a lenga forest at Ñireco Valley, Nahuel Huapi National Park, Argentina, and the use of feeding substrates. Species diversity and density were lower in winter than in spring and summer. Species richness was minimum in winter but it has not variations in the other seasons. Most of the species present in winter (7 over 23) mainly used tree trunks and branches as feeding substrates. These substrates and their food supply are available during all the year. Birds that were absent in winter mainly used the soil, and to a lesser extent foliage and air as feeding substrates. Soil users can not overwinter in the area because although the soil contains food, it is covered in snow. Lack of food may determine the absence of foliage- and air-users in winter. Most species used a low number of substrates for feeding, mainly in fall and winter. Four species of high conservation value mainly feed on tree trunks and branches; it is possible that their winter survival depends on the availability of these substrates.

KEY WORDS: *lenga forest, Nothofagus pumilio, feeding substrates, Patagonia.*

Recibido 23 agosto 2004, aceptado 26 mayo 2005

La abundancia y la diversidad son parámetros de primordial importancia en el estudio de las comunidades, ya que constituyen la base para la investigación de hipótesis sobre su funcionamiento y sobre los procesos de estructuración. Jaksic y Feinsinger (1991) señala-

ron la falta de estudios sobre la abundancia y la diversidad específica de aves andinopatagónicas y sobre sus patrones espacio-temporales de uso del hábitat, al mismo tiempo que destacaron su importancia no solo para acrecentar el conocimiento sino para la formulación

de prioridades de conservación. Vuilleumier (1972) y Ralph (1985) describieron la variación de la abundancia y la diversidad específica de aves de la región andinopatagónica; si bien incluyeron bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*) entre los ambientes estudiados, solo trabajaron durante la temporada reproductiva. Iglesias (datos no publicados) estudió las mismas variables durante dos ciclos anuales consecutivos, pero no trabajó en bosques puros de lenga. Así, este trabajo es el primero en describir estos parámetros a lo largo de todo el año en estos ecosistemas patagónicos.

Los bosques de lenga se desarrollan en ambientes sometidos a condiciones físicas severas, entre ellas el incremento de la rigurosidad climática en el invierno y la disminución de la heterogeneidad espacial debida al carácter caducifolio de la lenga y a la cubierta de nieve permanente durante dicha estación. La disponibilidad de recursos es un factor determinante de la densidad para las poblaciones de aves (Raitt y Pimm 1976, Loiselle y Blake 1991, Marone 1992) y frecuentemente se recurre a la variabilidad en la disponibilidad de alimento para explicar los cambios estacionales en la estructura de los ensambles (e.g., Brooks 1997, Soave et al. 1999, Cueto y Lopez de Casenave 2000). Carrascal y Tellería (1985) mostraron la importancia del uso de los sustratos al encontrar en las aves de un bosque que dicha variable era la de mayor valor explicativo de la segregación entre las especies del ensamble. Por su parte, Lopez de Casenave (2001) estudió el uso de sustratos de alimentación como una de las cuatro variables (excluido el tipo de alimento) necesarias para establecer el patrón de alimentación de las aves.

Desde un punto de vista aplicado, teniendo en cuenta que la lenga es la especie forestal nativa de mayor valor económico de la Patagonia y la más codiciada para su explotación industrial (Laclau 1998), es importante conocer la estructura y el funcionamiento de los bosques de lenga en áreas libres de intervención humana a fin de tener datos testigo para poder evaluar el impacto de las acciones humanas sobre estos ambientes.

Los objetivos de este trabajo son (1) describir la composición específica y la abundancia del ensamble de aves de un bosque de lenga no perturbado a lo largo de un ciclo anual y (2) describir las variaciones en el uso de los sustratos de alimentación.

MÉTODOS

Los bosques de lenga ocupan la mayor superficie de la región de los bosques patagónicos y son los de mayor rango latitudinal y altitudinal entre los bosques de especies del género *Nothofagus*. Se extienden sobre la Cordillera de los Andes, desde los 37°S hasta los 55°S, en altitudes entre 1000–1700 msnm en el norte de su área de distribución y entre 0–600 msnm en Tierra del Fuego (Hueck 1978). Este estudio se llevó a cabo en un bosque puro de lenga, entre los 1280–1550 msnm en un área denominada “Valle del Ñireco” (41°14'S, 71°22'O), dentro de la Reserva del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina (Fig. 1). En esta zona los inviernos son fríos y los veranos secos y templados con noches frías; más del 75% de las precipitaciones ocurre en la época invernal, entre abril y septiembre, cuando en las zonas de mayor altitud predominan las nevadas (Muñoz y Garay 1985). En el bosque estudiado el sotobosque es poco denso debido a la ausencia de caña coligüe (*Chusquea culeou*), y está constituido por arbustos bajos (e.g., *Berberis serratodentata*, *Ribes magellanicum* y *Maytenus chubutensis*) e hierbas (e.g., *Vicia nigricans*, *Adenocaulon chilense* y *Alstroemeria aurea*). Por la presencia de endemismos, entre otras características, el área de estudio forma parte de uno de los sitios de alto valor biológico de América Latina (Vila 2000).

Se realizaron censos de aves durante cuatro días consecutivos en marzo (otoño), agosto (invierno) y octubre (primavera) de 1997 y en enero (verano) de 1998, mediante el método de línea de transecta de Emlen modificado por Bibby et al. (1992). Este método es el más apropiado para cubrir áreas grandes y uniformes que albergan pocas especies e individuos, como es el caso del bosque estudiado. Los censos comenzaron siempre al amanecer, en días soleados y sin viento, a fin de que los datos de las distintas estaciones fuesen comparables y de minimizar la incidencia de factores que disminuyen la actividad de las aves o perturban su detectabilidad (Bibby et al. 1992). La transecta, de 3500 m de longitud, fue recorrida en un tiempo promedio (\pm DE) de 2.35 ± 0.18 h en cada ocasión y el tiempo total de relevamiento fue de 37.33 h. Se registraron todos los individuos vistos u oídos en 11 bandas contiguas situadas a cada lado de la transecta y paralelas entre sí. El ancho de

cada una de las primeras 10 bandas fue de 5 m y el de la undécima de 50 m. En cada registro se identificó la especie, el número de banda en la que se encontraba, el sustrato que ocupaba y si estaba buscando o ingiriendo alimento. Los sustratos, sobre la base de Holmes y Recher (1986), fueron clasificados en: suelo; hierbas y arbustos, que incluye los renovales de lenga de porte inferior a 1.5 m; troncos caídos; troncos en pie; ramas, que comprende

las ramas de diámetro superior a 10 cm; follaje, constituido por las ramas de diámetro menor a 10 cm; y aire.

La estructura del ensamble en cada estación se describió mediante los siguientes parámetros: (1) riqueza de especies; (2) densidad de individuos por especie y densidad total (la suma de las densidades de cada especie), obtenidas a partir del promedio de los cuatro días de censo por estación (según Bibby et al. 1992); este promedio subestima la densidad de las especies poco abundantes o conspicuas, pero evita la sobreestimación que causa el uso de los números máximos, que pueden ser obtenidos por recuentos dobles; (3) diversidad específica, estimada mediante el índice de Shannon–Wiener, H' (Zar 1999); y (4) equitatividad, estimada como $J' = H' / H'_{\text{máx}} = H' / \log_{10} k$, donde $H'_{\text{máx}}$ es el máximo valor que podría tener H' si todas las poblaciones tuviesen la misma densidad y k es el número de especies (Zar 1999). Los valores del índice de diversidad específica fueron comparados con la Prueba t de Hutchenson (Zar 1999). Para determinar la significación estadística de este análisis se fijó un nivel de $P < 0.05$.

Para comparar la composición específica y el tamaño de las poblaciones de los ensambles, se calcularon las distancias euclidianas entre los valores de densidad por especie obtenidos en cada estación (Krebs 1989).

Se estudió la relación existente entre la permanencia de las especies a lo largo del año y el uso de los sustratos de donde obtienen su alimento. Los datos de frecuencia de uso de sustratos de alimentación fueron transformados en proporciones y ordenados en cuatro matrices (una por cada estación, para diferenciar estacionalmente los ensambles) de $7 \times n$, siendo 7 los sustratos y n el número de especies presentes en cada caso. Cada matriz fue sometida a un Análisis de Agrupamiento, utilizando distancias euclidianas para obtener la matriz de similitud y ligamiento promedio aritmético no ponderado ("UPGMA") a fin de construir el dendrograma (Crisci y López Armengol 1983). Para fijar el nivel de similitud que define los grupos en cada dendrograma se consideraron simultáneamente dos criterios: (1) la distancia máxima entre agrupamientos sucesivos del dendrograma y (2) el promedio de similitud entre todos los pares de especies del ensamble (Lopez de Casenave 2001). Si ambos criterios no eran coincidentes

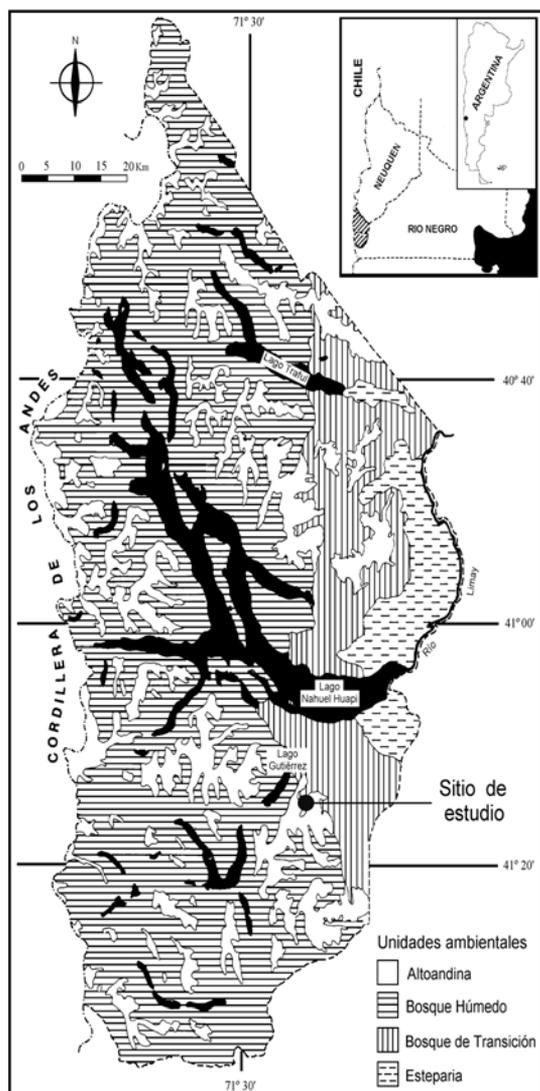


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio (valle del Ñireco) dentro de la Reserva del Parque Nacional Nahuel Nuapi, Argentina. Se muestran las unidades ambientales presentes en el parque según Mermoz et al. (2000).

Tabla 1. Densidad estacional (ind/100 ha) y categoría de residencia de las especies de aves del bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) del valle del Nireco, Parque Nacional Nahuel Nuapi, Argentina. Para cada estación se muestra además la densidad total (ind/100 ha), la riqueza (número de especies), la diversidad específica (H') y la equitatividad (J').

	Código	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Categoría de residencia ^a
Psittacidae						
<i>Enicognathus ferrugineus</i>	Efer	27	7	3	3 ^b	PI-NM
Picidae						
<i>Colaptes pitiús</i>	Cpit	2 ^b	5	-	-	PI-NM
<i>Picoides lignarius</i>	Plig	4	6	2 ^b	8	PI-NM
<i>Campephilus magellanicus</i>	Cmag	2	2	2	3	PI-NM
Furnariidae						
<i>Upucerthia dumetaria</i>	Udum	10	-	-	-	AI-VO
<i>Cinclodes fuscus</i>	Cfus	57	-	29	9	AI-EI
<i>Aphrastura spinicauda</i>	Aspi	301	55	286	400	PI-MP
<i>Pygarrhichas albogularis</i>	Palb	38	26	9	23	PI-NM
Rhinocryptidae						
<i>Pteroptochos tarnii</i>	Ptar	1	-	1 ^b	2	AI-EI
<i>Scytalopus magellanicus</i>	Smag	1	-	4	1	AI-EI
<i>Scelorchilus rubecula</i>		-	-	1 ^b	-	AI-VO
Tyrannidae						
<i>Muscisaxicola maclovianus</i>		2 ^b	-	-	3 ^b	AI-EI
<i>Colorhamphus parvirostris</i>		5 ^b	-	-	7 ^b	AI-EI
<i>Elaenia albiceps</i>	Ealb	7 ^b	-	147	273	AI-EI
Hirundinidae						
<i>Tachycineta meyeni</i>	Tleu	2 ^b	-	15	11	AI-EI
Troglodytidae						
<i>Troglodytes musculus</i>	Taed	109	-	336	477	AI-EI
Turdidae						
<i>Turdus falcklandii</i>	Tfal	-	-	27	162	AI-EI
Emberizidae						
<i>Phrygilus patagonicus</i>	Ppat	14	31 ^b	98	112	PI-MP
Fringillidae						
<i>Carduelis barbata</i>	Cbar	-	-	27	186	AI-EI
Densidad total		582	132	987	1680	
Riqueza		16	7	15	16	
Diversidad específica		0.69	0.66	0.75	0.81	
Equitatividad		0.57	0.78	0.64	0.67	

^a PI: presente en invierno, AI: ausente en invierno, NM: no migratoria, VO: visitante ocasional, EI: emigrante invernal, MP: migratoria parcial.

^b No fue vista alimentándose en esta estación.

se optó por aquel que incluye la menor cantidad de asociaciones entre especies (i.e., mayor cantidad de grupos, por lo tanto más pequeños), ya que en el Análisis de Agrupamiento la distorsión se incrementa hacia los grupos más grandes (Crisci y López Armengol 1983). Los grupos obtenidos fueron denominados en función del sustrato de alimentación más usado por las especies que los componen.

RESULTADOS

Se registró un total de 23 especies, 17 passeriformes y 6 no passeriformes. Cuatro especies observadas fuera de los censos (*Polyborus plancus*, *Sephanoides sephanioides*, *Xolmis pyrope* y *Phrygilus unicolor*) no se incluyeron en los análisis al no disponer de registros de distancias.

De las 19 especies registradas en los muestreos, solo 7 permanecieron en el área de estudio durante el invierno (Tabla 1). Entre las aves presentes en invierno se distinguió a las no migratorias (aquellas cuya densidad no mostró mayores variaciones entre el invierno y el verano) y a las migratorias parciales (aquellas cuya densidad durante el invierno disminuyó en un 50% o más con relación al verano). En el grupo de especies ausentes en invierno se pudo diferenciar entre las registradas en el bosque en al menos dos de las estaciones restantes (las emigrantes invernales) y aquellas que son visitantes ocasionales del bosque, presentes en solo una estación fuera de la invernal y en bajas densidades.

La diversidad específica fue máxima en verano y mínima en invierno (Tabla 1). Excepto entre otoño e invierno ($P = 0.337$), los valores del índice fueron significativamente distintos entre estaciones ($P < 0.05$). La densidad mostró el mismo patrón general de variación (máxima en verano y mínima en invierno). Los valores de riqueza del otoño, la primavera y el verano difirieron poco entre sí y fueron relativamente altos en comparación con el número de especies presentes durante el invierno. Por el contrario, la equitatividad fue máxima en esa estación (Tabla 1).

La mayor similitud en la composición y abundancia relativa de los ensambles de aves se observó entre el otoño y el invierno, mientras que la mayor disimilitud ocurrió entre el invierno y el verano (Tabla 2). Durante el invierno no se encontró ninguna especie exclusiva, mientras que se registraron dos especies exclusivas en cada una de las estaciones restantes (Tabla 1).

Los sustratos de alimentación más usados por las especies presentes en invierno fueron los troncos y las ramas (en todas las estaciones), en particular por los pícidos (*Campephilus magellanicus*, *Picoides lignarius* y *Colaptes pitius*), *Pygarrhichas albogularis* y *Enicognathus ferrugineus* (Tabla 3). También *Aphrastura spinicauda* usó mayormente los troncos y las ramas para alimentarse, aunque además usó otros sustratos. *Phrygilus patagonicus* no fue vista alimentándose en invierno. A diferencia de las otras especies presentes en invierno, esta especie fue vista mayormente alimentándose en el follaje en otoño y primavera, y usó ramas, follaje, hierbas y arbustos en verano. Las especies ausentes en invierno obtuvieron su

Tabla 2. Distancia euclidiana entre estaciones, calculada a partir de los valores de densidad por especie, para las aves del valle del Ñireco, Parque Nacional Nahuel Nuapi, Argentina.

	Invierno	Primavera	Verano
Otoño	277	287	538
Invierno		442	699
Primavera			305

alimento principalmente del suelo y, en menor medida, del follaje y el aire (Tabla 3). *Cinclodes fuscus*, *Pteroptochos tarnii*, *Scytalopus magellanicus* y *Upucerthia dumetaria* usaron exclusivamente el suelo, mientras que *Troglodytes musculus* y *Turdus falcklandii* lo utilizaron en mayor proporción que a arbustos y ramas. *Elaenia albiceps* usó mayormente el follaje en primavera y las ramas en verano. En ambas estaciones *Carduelis barbata* utilizó principalmente el follaje para alimentarse y *Tachycineta meyeri* sólo se alimentó en el aire.

En la figura 2 se presentan los dendrogramas resultantes del Análisis de Agrupamiento. Aunque en este análisis se incluyeron algunas especies que contaron con un bajo número de registros de uso de sustrato de alimentación, la mayoría de estos casos son consistentes con la información reportada en la bibliografía (Canevari et al. 1991, Grigera et al. 1994). En otoño, invierno y verano, los dos criterios utilizados para determinar los grupos produjeron resultados coincidentes. No habiendo sido así en la primavera, se optó por el promedio de las distancias euclidianas entre todos los pares de especies. A lo largo del ciclo anual se identificaron cinco grupos de especies, que fueron denominados (1) usuarias de suelo, (2) de ramas, (3) de tronco, (4) de follaje y (5) de aire. Los grupos de usuarias de tronco y de ramas estuvieron presentes en todas las estaciones, aunque en el verano, junto con las que usaron mayormente el follaje, formaron un único conjunto que se denominó usuarias de árbol. Los grupos de aves que se alimentan principalmente en el suelo, el follaje y el aire (este último integrado solo por *Tachycineta meyeri*), estuvieron ausentes en invierno. En otoño se identificaron cuatro grupos. Los grupos de usuarias de tronco y

Tabla 3. Porcentaje de uso de sustratos de alimentación por parte de las aves del valle del Ñireco, Parque Nacional Nahuel Nuapi, Argentina, durante las cuatro estaciones del año. Para cada especie se indica el número total de individuos observados. Su: suelo, TrC: troncos caídos, HyA: hierbas y arbustos, Ra: ramas, Tr: tronco, Fo: follaje, Ai: aire.

	Su	TrC	HyA	Ra	Tr	Fo	Ai	n
Otoño								
<i>Aphrastura spinicauda</i> ^a	2	2	29	27	19	21		48
<i>Campephilus magellanicus</i> ^a					100			1
<i>Enicognathus ferrugineus</i> ^a				100				11
<i>Pygarrhichas albogularis</i> ^a				43	57			7
<i>Picoides lignarius</i> ^a					100			1
<i>Phrygilus patagonicus</i> ^a						100		3
<i>Cinclodes fuscus</i>	100							10
<i>Pteroptochos tarnii</i>	100							1
<i>Scytalopus magellanicus</i>	100							1
<i>Troglodytes musculus</i>	73		27					8
<i>Upucerthia dumetaria</i>	100							1
Invierno								
<i>Aphrastura spinicauda</i>				33	67			3
<i>Campephilus magellanicus</i>					100			2
<i>Colaptes pitiús</i>					100			1
<i>Enicognathus ferrugineus</i>				100				18
<i>Pygarrhichas albogularis</i>				33	67			3
<i>Picoides lignarius</i>					100			1
Primavera								
<i>Aphrastura spinicauda</i> ^a	2	3	3	35	24	33		63
<i>Enicognathus ferrugineus</i> ^a				100				2
<i>Campephilus magellanicus</i> ^a					100			2
<i>Pygarrhichas albogularis</i> ^a				40	60			5
<i>Phrygilus patagonicus</i> ^a			8	15		77		13
<i>Carduelis barbata</i>						100		2
<i>Cinclodes fuscus</i>	100							7
<i>Elaenia albiceps</i>	17		8			75		12
<i>Scytalopus magellanicus</i>	100							1
<i>Troglodytes musculus</i>	74		19	7				31
<i>Turdus falcklandii</i>	100							6
<i>Tachycineta meyeni</i>							100	5
Verano								
<i>Aphrastura spinicauda</i> ^a	3		27	23	17	30		50
<i>Pygarrhichas albogularis</i> ^a				38	50	13		8
<i>Picoides lignarius</i> ^a				43	57			7
<i>Campephilus magellanicus</i> ^a					100			3
<i>Phrygilus patagonicus</i> ^a	9		27	45		18		11
<i>Carduelis barbata</i>			14	14		71		7
<i>Elaenia albiceps</i>			10	50		40		10
<i>Pteroptochos tarnii</i>	100							1
<i>Scytalopus magellanicus</i>	100							1
<i>Troglodytes musculus</i>	81		17	2				63
<i>Turdus falcklandii</i>	85		10	5				20
<i>Tachycineta meyeni</i>							100	4

^a Presente todo el año.

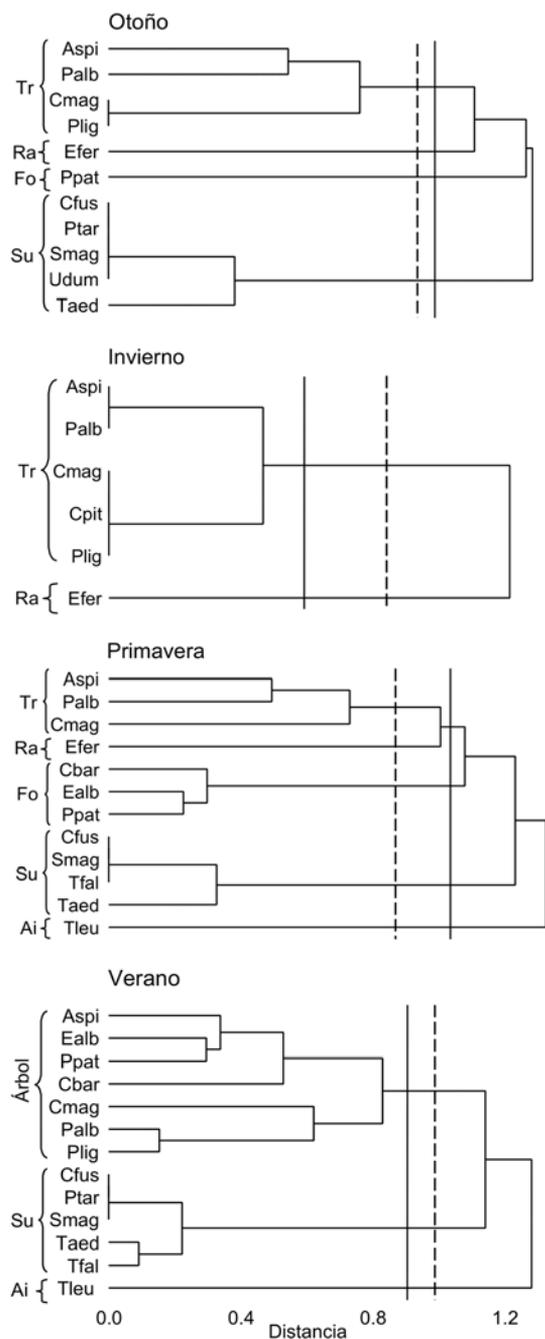


Figura 2. Dendrogramas resultantes de los Análisis de Agrupamiento estacionales basados en el uso de sustratos de alimentación por parte de las aves del valle del Ñireco, Parque Nacional Nahuel Nuapi, Argentina. La línea discontinua indica la distancia máxima entre agrupamientos sucesivos del dendrograma y la línea continua el promedio de similitud entre todos los pares de especies del ensamble. Los códigos de los sustratos (a la izquierda del dendrograma) son los mismos que en la tabla 3 y los de las especies son los mismos que en la Tabla 1.

de suelo fueron los de mayor número de especies, aunque el segundo estuvo compuesto por menos individuos que en el verano.

DISCUSIÓN

Si bien este estudio fue realizado en un solo sitio y durante un único año, es probable que los patrones observados no cambien sustancialmente en otros bosques del mismo tipo. Los valores bajos de riqueza, abundancia y diversidad de la avifauna del bosque estudiado son comunes al conjunto de los bosques subantárticos, y son consecuencia de procesos geológicos y paleoclimáticos (como la orogenia andina y las glaciaciones del cuaternario) que afectaron a la región patagónica dejando a estos bosques con una fauna empobrecida y en condiciones de insularidad (Vuilleumier 1985, Villagrán 1991). Durante el verano las condiciones ambientales (temperatura promedio, disponibilidad de alimento y heterogeneidad ambiental) son las más favorables del ciclo anual y, aunque la riqueza tuvo escasa variación con respecto a la primavera y al otoño, la diversidad y la densidad de individuos fueron más altas que en el resto de las estaciones, sobre todo en comparación con el invierno. Si bien en el otoño y en la primavera se dan situaciones supuestamente similares en cuanto a temperatura, precipitaciones y heterogeneidad espacial, la mayor densidad observada durante la primavera permite suponer que en el otoño hay menos alimento disponible, debido probablemente a la existencia de una menor cantidad de agua en el suelo durante esa estación, a causa del déficit hídrico del verano precedente y también al menor vigor de la vegetación por la inminente caída de las hojas de la lenga. La emigración de la mayoría de las especies en el invierno y la disminución de la abundancia de algunas de las que permanecen, determinan un gran cambio en la estructura del ensamble en dicha estación. Esta variación puede explicarse en términos de una respuesta de las especies a la rigurosidad climática del invierno y a la disminución de la disponibilidad de alimento debida a la baja productividad de ciertos sustratos (e.g., el follaje), o bien a la disminución de su accesibilidad.

La dinámica de los cinco grupos identificados a lo largo del año guarda relación con la variación en la disponibilidad y productivi-

dad de los sustratos, factores que influyen sobre la oferta de alimento en cada estación. Los grupos presentes en todas las estaciones están compuestos por aves que se alimentan en tronco y en ramas, sustratos disponibles y con alimento durante todo el año. Aún en invierno hay larvas de insectos sobre y debajo de la corteza de los troncos y las ramas (M Khun, com. pers.), y sobre las lengas crecen plantas de *Misodendrum* spp. y líquenes (*Usnea* spp. y *Protousnea* spp.). Las larvas de insectos son el alimento de las tres especies de pídidos que forman parte de estos grupos, así como de *Pygarrhichas albogularis*, que puede extraer larvas ubicadas debajo de la corteza sondeando con su pico (Grigera et al. 1996). *Aphrastura spinicauda* es menos hábil para esta tarea por las características de su pico (Grigera 1982) y se alimenta también de otros sustratos no productivos en el invierno (follaje, hierbas y arbustos) o no accesibles (troncos caídos); por esta razón, quizás no pueda sustentarse la población entera durante esta estación y parte de la misma deba migrar. *Enicognathus ferrugineus*, usuaria de las ramas, en primavera y en verano consume casi exclusivamente flores, semillas y follaje de lenga, mientras que durante el invierno se alimenta de los brotes de *Misodendrum* spp. (Díaz 2004) y de líquenes (R Becerra Serial, obs. pers.), estrategia que le permite permanecer en el bosque todo el año. En el invierno están ausentes los frutos y semillas que forman parte de la dieta de *Phrygilus patagonicus*; sin embargo, esta especie es la segunda en valores de densidad con relación a las otras aves presentes en esa estación. Está documentada la inclusión de insectos en su dieta, pero en mínima cantidad y durante el verano (Grigera 1976), de modo que es necesaria mayor información para explicar la presencia de esta especie en la estación más desfavorable del año.

El grupo de usuarias del suelo no puede permanecer en invierno porque ese sustrato, a pesar de contener distintos estadios de los invertebrados que constituyen su alimento (M Khun, com. pers.) es inaccesible al encontrarse cubierto por la nieve. En el otoño, las secuelas de la sequía del verano podrían afectar a las especies usuarias del suelo. El carácter caducifolio de las lengas y la ausencia de flores, semillas y frutos determinan que las aves usuarias del follaje tampoco puedan permanecer durante el invierno.

La existencia en verano de un grupo de aves que utilizan los árboles, formado por especies que en otras estaciones componen tres grupos, probablemente se debe al aumento de la cantidad de alimento, lo que les permite utilizar una mayor diversidad de sustratos de alimentación y así ampliar la expresión de su nicho trófico.

Al analizar globalmente el uso de los sustratos de alimentación por parte del ensamble estudiado, las características más notables que surgen son que la mayoría de las especies están restringidas en el uso de los sustratos, principalmente en otoño e invierno, y que los grupos más ricos en especies contienen a las especies más abundantes. La restricción en el uso de microhábitats fue señalada por Grigera et al. (1994) como una característica de todos los vertebrados de los bosques del Parque Nahuel Huapi. En cuanto a las aves que se encontraron presentes en invierno, parece que su permanencia está determinada primariamente por la disponibilidad de los sustratos portadores de alimento. Debería estudiarse si la coexistencia en esta estación es posible por la segregación en el uso de microhábitats más que por el tipo de alimento o por la temporalidad, dado que, con excepción de *Enicognathus ferrugineus*, todas las especies del gremio son insectívoras y de hábitos diurnos (Grigera 1982, Grigera et al. 1994).

Entre las especies presentes en invierno, *Enicognathus ferrugineus*, *Pygarrhichas albogularis* y *Aphrastura spinicauda* constituyen endemismos regionales de nivel genérico (Vuilleumier 1985), en tanto que *Campephilus magellanicus* posee un alto valor de conservación (Úbeda y Grigera 1995, Grigera et al. 1996) y fue seleccionada como especie focal de la Ecorregión Valdiviana (Vila 2000). Estas cuatro especies mostraron un uso importante de los troncos para alimentarse, por lo cual la disponibilidad de este sustrato es crucial para su sobrevivencia invernal en los bosques de lenga. Esta información debería ser tenida en cuenta, tanto dentro como fuera de las áreas protegidas, para el establecimiento de políticas de conservación y prácticas de manejo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Claudio Knaup por su ayuda en el trabajo de campo, a Carmen Úbeda por sus constructivos comentarios y a los revisores que con sus observaciones enriquecieron este artículo.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BIBBY CJ, BURGESS ND Y HILL DA (1992) *Bird census techniques*. Academic Press, Londres
- BROOKS DM (1997) Avian seasonality at a locality in the central Paraguayan Chaco. *Hornero* 14:193–203
- CANEVARI M, CANEVARI P, CARRIZO GR, HARRIS G, RODRÍGUEZ MATA J Y STRANEK R (1991) *Nueva guía de las aves argentinas*. Fundación Acindar, Buenos Aires
- CARRASCAL LM Y TELLERÍA JL (1985) Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. *Ardeola* 32:95–113
- CRISCI JV Y LÓPEZ ARMENGOL MF (1983) *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. OEA, Washington DC
- CUETO VR Y LOPEZ DE CASENAVE J (2000) Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin* 112:395–402
- DÍAZ JIS (2004) *Predación predispersiva de *Enicognathus ferrugineus* en bosques de *Nothofagus pumilio*: patrones y efectos*. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche
- GRIGERA D (1976) Ecología alimentaria de cuatro especies de Fringillidae frecuentes en la zona del Nahuel Huapi. *Physis, C* 35:279–292
- GRIGERA D (1982) Ecología alimentaria de algunas passeriformes insectívoras frecuentes en la zona del Nahuel Huapi. *Ecología* 7:67–84
- GRIGERA D, ÚBEDA C Y CALÍ S (1994) Caracterización ecológica de la asamblea de tetrápodos del Parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi. *Revista Chilena de Historia Natural* 67:273–298
- GRIGERA D, ÚBEDA C Y RECA A (1996) Estado de conservación de las aves del Parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi. *Hornero* 14:1–13
- HOLMES RT Y RECHER HF (1986) Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *Condor* 88:427–439
- HUECK K (1978) *Los bosques de Sudamérica*. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica, Eschborn
- JAKSIC FM Y FEINSINGER P (1991) Bird assemblages in temperate forests of North and South America: a comparison of diversity, dynamics, guild structure, and resource use. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:491–510
- KREBS CJ (1989) *Ecological methodology*. Harper Collins, Nueva York
- LACLAU P (1998) *Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y Argentina*. Boletín Técnico 34, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires
- LOISELLE BA Y BLAKE JG (1991) Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72:180–193
- LOPEZ DE CASENAVE J (2001) *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- MARONE L (1992) Seasonal and year-to-year fluctuations of bird populations and guilds in the monte desert, Argentina. *Journal of Field Ornithology* 63:294–308
- MERMOZ M, ÚBEDA C, GRIGERA D, BRION C, MARTÍN C, BIANCHI E Y PLANAS H (2000) *El Parque Nacional Nahuel Huapi: sus características ecológicas y su estado de conservación*. Administración de Parques Nacionales y Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche
- MUÑOZ E Y GARAY AF (1985) *Caracterización climática de la provincia de Río Negro*. INTA, San Carlos de Bariloche
- RAITT RJ Y PIMM SL (1976) Dynamics of bird communities in the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Condor* 78:427–442
- RALPH CJ (1985) Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia, Argentina. *Condor* 87:141–157
- SOAVE GE, MARATEO G, REY P, GLAZ D Y DARRIEU C (1999) *Evolución estacional de los ensambles de aves de un talar del nordeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina*. Comisión de Investigaciones Científicas, La Plata
- ÚBEDA C Y GRIGERA D (1995) *Recalificación del estado de conservación de la fauna silvestre argentina, Región Patagónica*. Consejo Asesor Regional Patagónico de la Fauna Silvestre, Subsecretaría de Recursos Naturales, Buenos Aires
- VILA A (2000) *Análisis de la biodiversidad y conservación de la Ecorregión Valdiviana. Memoria del taller, Segunda etapa*. Boletín Técnico 52, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires
- VILLAGRÁN C (1991) Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el Tardiglacial y Postglacial. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:447–460
- VUILLEUMIER F (1972) Bird species diversity in Patagonian forests (Temperate South America). *American Naturalist* 106:266–271
- VUILLEUMIER F (1985) Forest birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. *Ornithological Monographs* 36:255–304
- ZAR JH (1999) *Biostatistical analysis*. Cuarta edición. Prentice-Hall, Upper Saddle River



ABUNDANCIA Y DIVERSIDAD DE AVES ACUÁTICAS EN UN HUMEDAL MARINO DEL GOLFO SAN JORGE, ARGENTINA

ALEJANDRO GATTO^{1,5,6}, FLAVIO QUINTANA^{2,3}, PABLO YORIO^{2,3} Y NORA LISNIZER^{4,5}

¹ *Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.*

² *Centro Nacional Patagónico (CONICET). Boulevard Brown 3500, U9120ACV Puerto Madryn, Chubut, Argentina.*

³ *Wildlife Conservation Society. 2300 Southern Boulevard, Bronx, New York, NY 10460, EEUU.*

⁴ *Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Avenida 60 y 122, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina.*

⁵ *Dirección actual: Centro Nacional Patagónico (CONICET). Boulevard Brown 3500, U9120ACV Puerto Madryn, Chubut, Argentina.*

⁶ *alegatto@cenpat.edu.ar*

RESUMEN.— Se estudiaron la diversidad y la abundancia de aves acuáticas que utilizaron los ambientes intermareales y aguas someras de la caleta Malaspina, Golfo San Jorge, Chubut, mediante conteos semanales durante la primavera de 2000. Para esto se ubicaron siete estaciones de muestreo en ambientes intermareales representativos de la heterogeneidad ambiental presente a lo largo de la línea de costa de la caleta. El ensamble estuvo compuesto por 31 especies y mostró una alta diversidad específica de aves acuáticas. La composición del ensamble mostró un núcleo de especies dominantes y muchas especies con abundancias menores, y varió a lo largo del estudio, debido principalmente a la disminución en abundancia de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) y a la llegada de los primeros pulsos migratorios del Playerito Rabadilla Blanca (*Calidris fuscicollis*). La zona norte del Golfo San Jorge, incluida la caleta Malaspina, ha sido propuesta para la creación de una futura área marina protegida. La información obtenida en este trabajo contribuirá para generar pautas de manejo eficientes para la conservación de éste y otros humedales marinos patagónicos.

PALABRAS CLAVE: *ambientes intermareales, Argentina, aves acuáticas, diversidad, Patagonia.*

ABSTRACT. ABUNDANCE AND DIVERSITY OF WATERBIRDS IN A MARINE WETLAND OF GOLFO SAN JORGE, ARGENTINA.— We studied the diversity and abundance of waterbirds using the intertidals and shallow waters of Malaspina inlet, San Jorge Gulf, Chubut, by means of weekly counts during the spring of 2000. We selected seven survey stations along the coastline of the inlet, representing the habitat heterogeneity of the whole wetland. The waterbird assemblage showed a total of 31 species and exhibited high species diversity, with a core of dominant species and several others that showed low abundance. The composition of the assemblage varied throughout the study, mainly due to the decrease in the number of Kelp Gull (*Larus dominicanus*) and the increase in numbers of the migratory White-rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*). The northern sector of San Jorge Gulf, including the Malaspina inlet, has been included in a proposal for a new marine protected area. The information obtained in this study will contribute to the development of management guidelines aimed at the conservation of this and other marine wetlands of Patagonia.

KEY WORDS: *Argentina, diversity, intertidal areas, Patagonia, waterbirds.*

Recibido 1 noviembre 2004, aceptado 26 mayo 2005

Los humedales constituyen el hábitat de numerosas especies de animales y plantas, muchas de las cuales se encuentran actualmente amenazadas como consecuencia, entre otras cosas, de la destrucción de sus hábitats (Blanco 1999). Las aves constituyen uno de los componentes más característicos de la fauna que habita los humedales (Blanco 1999, Weller

1999). Muchas de estas aves pueden hacer uso de dichos humedales durante solo una parte del año para cubrir una determinada etapa de su ciclo anual (e.g., la nidificación y la reproducción, la muda del plumaje) y éstos pueden representar importantes áreas de concentración durante la migración anual de algunas especies. Las aves acuáticas raramente se dis-

tribuyen de forma uniforme dentro de los humedales; por el contrario, su riqueza y abundancia están asociadas a características ambientales locales y a requerimientos particulares de cada especie (Weller 1999).

Los estudios sobre comunidades de aves acuáticas son relativamente pocos en Argentina. Estos estudios han analizado principalmente la diversidad y el uso de hábitat, así como la estructura en gremios y la importancia de especies migratorias, sobre todo en humedales de aguas continentales (Bucher y Herrera 1981, Vides Almonacid 1990, Beltzer y Neiff 1992, Lopez de Casenave y Filipello 1995, de Gonzo y Mosqueira 1996, Sarrías et al. 1996, Echevarría y Chani 2000). Sin embargo, los estudios orientados a caracterizar los ensambles de aves acuáticas en humedales marinos son relativamente escasos o solo estudiaron algunos grupos de especies relacionadas (González 1996, Blanco 1998, Martínez 2001, Murga 2002).

Debido a su diversidad biológica y alta productividad, y a estar sujeta a diferentes actividades de desarrollo económico como pesquerías y extracción de algas, la zona norte del Golfo San Jorge, incluida la caleta Malaspina, ha sido sugerida como prioritaria para implementar medidas de protección y ordenamiento e incluida en una propuesta de creación de un área protegida provincial (Fundación Patagonia Natural 1996, Yorio 1998, 2001). Esta misma zona ha sido seleccionada como un Área Importante para la Conservación de las Aves (AICA) a nivel regional y nacional (Di Giacomo 2005). Este estudio entrega informa-

ción novedosa y pertinente a nivel comunitario de las aves acuáticas que utilizan los ambientes intermareales del humedal marino de la caleta Malaspina. El trabajo cubre el vacío de información existente en el tema y en la región y aporta información de base útil para el conocimiento, conservación y manejo de los recursos naturales en el área. El objetivo de este trabajo es describir el ensamble de aves acuáticas que utilizan, durante la primavera, los ambientes intermareales de la caleta Malaspina.

MÉTODOS

Área de estudio

La caleta Malaspina (45°10'S, 66°30'O) es una vasta entrada de mar al continente, de poca profundidad, ubicada en las adyacencias de Bahía Bustamante, Chubut, Argentina (Fig. 1). Posee una superficie aproximada de 34.4 km² con aproximadamente 10 km de largo y un ancho máximo de 4 km (Herrera 1997). La costa de la caleta incluye ambientes rocosos, tanto protegidos como expuestos al oleaje de mar abierto, y ambientes de sustratos blandos, estos últimos protegidos dentro de pequeñas bahías, caletas y ensenadas. Durante la bajamar queda descubierto un extenso intermareal que alterna en forma muy heterogénea restingas rocosas, rodados, arenas y fango, y que representa una superficie de aproximadamente dos tercios de la caleta. En el sector cercano a la boca de la caleta se encuentran las islas Vernaci, en donde se ubican varias colonias de aves y lobos marinos (Yorio 1998, Yorio et al. 1998). En la caleta se realizan regularmente tareas de extracción de algas. Actualmente las actividades turísticas en la zona son reducidas, realizándose algunas visitas ocasionales a las colonias de aves y lobos marinos de las islas, aunque con una tendencia a incrementarse en frecuencia y número de visitantes (M Soriano, com. pers.).

Diseño de muestreo y toma de datos

Durante la primavera de 2000 se estudió la composición del ensamble de aves acuáticas que utilizaron los ambientes intermareales continentales y zonas adyacentes de aguas someras de la caleta Malaspina. El estudio fue realizado durante nueve semanas, entre el 18 de octubre y el 20 de diciembre. Durante ese periodo no fue llevada a cabo ninguna tarea de explotación de los recursos marinos en la

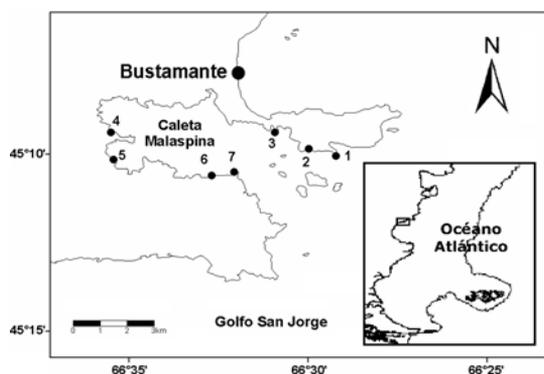


Figura 1. Ubicación geográfica de la caleta Malaspina en la costa argentina. Los números indican la posición de las estaciones de muestreo y corresponden a los de la tabla 1.

Tabla 1. Ubicación y características de las siete estaciones de muestreo que representaron los distintos ambientes intermareales de la caleta Malaspina. El número indicado para cada estación corresponde a su ubicación en la figura 1.

Ubicación	Sustrato	Caracterización
1 45°10'00"S 66°29'31"O	Duro	Expuestos al oleaje de mar abierto. Sustrato de rocas diaclasadas o particuladas de tamaño considerable. En zonas más protegidas, sedimentos fangosos en parches. Abarca parte de una isla.
2 45°09'49"S 66°30'05"O	Mixto	Con afloramientos rocosos y material particulado, cantos rodados inmersos en matriz fango-arenosa y sectores de grava y arena. Abarca parte de una isla.
3 45°09'30"S 66°30'39"O	Mixto	Intermareales amplios de poca pendiente, afloramientos rocosos en matriz de fango y arena (algunos forman "islas"). Planicie y canales de marea con <i>Salicornia</i> sp.
4 45°09'08"S 66°35'47"O	Blando	Fangoso con parches de sustrato duro particulado. Sectores sobre línea de costa con <i>Salicornia</i> sp.
5 45°10'22"S 66°35'29"O	Blando	Fangoso, amplio, con pendiente <5°. Sectores sobre línea de costa con <i>Salicornia</i> sp. Parte de la costa es un afloramiento rocoso macizo (punto de muestreo) con pequeños parches de material particulado.
6 45°10'42"S 66°32'58"O	Mixto	Sedimentos arenosos y fangosos con afloramientos rocosos macizos y particulados (uno de ellos forma un isla) en general paralelos a la costa.
7 45°10'40"S 66°32'22"O	Duro	Sustrato rocoso macizo y sectores de rocas diaclasadas y particuladas de tamaño considerable. En zonas más protegidas, playas de grava. Parches fangosos. Afloramientos rocosos en general paralelos a la costa.

caleta. Durante la primera semana se recorrió, describió y caracterizó la línea de costa y los ambientes intermareales de la caleta, y durante las restantes ocho semanas se realizaron conteos de las aves acuáticas presentes en dichos ambientes. En base a la caracterización efectuada, se eligieron siete estaciones de muestreo fijas a lo largo de la línea de costa, de manera de representar la heterogeneidad de los ambientes intermareales de la caleta (Fig. 1, Tabla 1). Cada estación de muestreo abarcó un área fija de la zona intermareal y las aguas someras contiguas con una profundidad inferior a 5 m; para ello, se tomó como referencia la batimetría de la caleta (Quintana, datos no publicados). Dichas áreas fueron delimitadas en marea baja (amplitud promedio de marea: 4.26 m, Servicio de Hidrografía Naval 2000) usando límites fijos mediante referencias naturales del terreno. En todas las estaciones, las observaciones se realizaron desde un punto fijo sobre la línea de costa desde donde se pudo tener acceso visual a toda el área. Solo en uno de los casos (Estación 3) se establecieron dos puntos de muestreo debido a la poca visualización desde la línea de costa que aportaba un solo punto.

En cada serie de conteos se recorrió, al menos una vez, la totalidad de las estaciones de

muestreo de la caleta. Cada semana se realizaron al menos tres series en días distintos: dos correspondieron a conteos instantáneos y una a conteos prolongados. Los instantáneos consistieron en el conteo directo de todas las aves acuáticas presentes en la zona intermareal y aguas someras adyacentes. Todas las estaciones de muestreo se censaron en forma sucesiva en el menor tiempo posible. Sin embargo, dada la distancia entre estaciones, la recorrida tuvo una duración promedio de 3.9 ± 0.9 h. Los conteos prolongados, en cambio, consistieron en conteos y observaciones realizados durante periodos de una hora en cada estación. Al inicio de cada conteo prolongado se realizó un conteo instantáneo y el resto del tiempo se utilizó para el registro de nuevas especies. La duración promedio de una recorrida por todas las estaciones para efectuar los conteos prolongados fue de 9.4 ± 0.7 h. Los datos provenientes de este tipo de conteo se utilizaron como complemento de la información obtenida en los instantáneos. En ningún caso fueron incluidas las aves que pasaban volando sobre el ambiente intermareal. Los conteos se realizaron utilizando binoculares (10 × 50) y telescopios (25 × y 40 ×) según las circunstancias del muestreo (e.g., visibilidad, distancia al ave) y cada uno fue efectuado por

un solo observador. Solo dos observadores realizaron la totalidad de los conteos. En total se realizaron 145 conteos instantáneos y 48 prolongados, abarcando un total de 142 h de observación. Los conteos fueron realizados de manera de representar las distintas condiciones de marea (alta, intermedia y baja) durante todas las semanas y estaciones de muestreo.

Análisis de datos

Para determinar el número de especies se tuvieron en cuenta todos los conteos realizados. El Playero Trinador (*Numenius phaeopus*) fue incluido aunque solo fue registrado durante un conteo prolongado. A fines de comparar los valores de riqueza específica se generaron curvas de rarefacción para cada semana y estación de muestreo (Krebs 1999, Gotelli y Entsminger 2001), utilizando como referencia el menor tamaño de muestra para cada análisis (semanas y estaciones). Se determinó la frecuencia de ocurrencia de cada familia taxonómica y especie registrada. Como frecuencia de ocurrencia absoluta se utilizó el número de conteos en los que cada especie o familia fue registrada. La frecuencia de ocurrencia relativa correspondió al número de conteos en que cada especie o familia estuvo presente respecto al total de conteos realizados (en porcentaje).

Para evaluar la abundancia y diversidad específica solo se tuvieron en cuenta los conteos instantáneos. El Playero Trinador, por lo tanto, quedó fuera de este análisis. El Quetro Cabeza Blanca (*Tachyeres leucocephalus*) y el Quetro Volador (*Tachyeres patachonicus*) fueron agrupados debido a que en algunas ocasiones fue difícil diferenciarlos cuando se trataba de individuos subadultos (ver Livezey y Humphrey 1992). Sin embargo, para los análisis que involucran solamente la riqueza específica fueron considerados por separado. El Quetro Cabeza Blanca es endémico de esta zona y representó el 91% de la abundancia de quetros en este estudio (incluyendo a los individuos de difícil identificación).

La abundancia semanal por especie se definió por medio de un indicador relativo, como la suma del número máximo de individuos de cada especie observados por estación de muestreo durante cada semana. La abundancia total semanal se definió como la suma de las abundancias de todas las especies para cada semana. Además, se estimó la abundan-

cia parcial por estación de muestreo utilizando el mismo indicador relativo.

Se estimó la diversidad específica semanal utilizando el Índice de Diversidad de Simpson ($S = 1 / C$, donde $C = \sum p_i^2$, $p_i = N_i / N_t$, N_i es la suma de las abundancias de la especie i y N_t es la suma de las abundancias totales; May 1975). Con el mismo índice se estimó la diversidad específica total de todo el periodo de estudio para cada estación de muestreo. Se graficó para cada estación de muestreo la curva de rango-abundancia (gráfico de dominancia-diversidad o curva de Whittaker) como complemento de la información anterior (Krebs 1999, Feinsinger 2001). Se utilizó también un Índice de Importancia Relativa (IIR), modificado a partir del índice utilizado por Bucher y Herrera (1981), como estimador general de la importancia de cada especie en el área de estudio, según la expresión $IIR = 100 p_i (S_i + E_i) / (S_t + E_t)$, donde S_i es el número de semanas en las cuales la especie i estuvo presente, E_i es el número de estaciones de muestreo en las cuales la especie i estuvo presente y S_t y E_t son el número total de semanas y estaciones de muestreo, respectivamente.

RESULTADOS

Caracterización del ensamble

Se contabilizó un total de 16628 aves acuáticas que utilizaron los ambientes intermareales y aguas someras adyacentes de las estaciones de muestreo en la caleta Malaspina. Se registraron 31 especies que pertenecen a 12 familias y 8 órdenes de aves acuáticas (Tabla 2). El 65% de las especies de aves acuáticas registradas se reproduce en la caleta o en las cercanías, mientras que el 16% correspondió a especies migrantes neárticas (Tabla 2). Durante observaciones realizadas fuera de los días de muestreo se registraron otras seis especies utilizando los ambientes intermareales y aguas someras de la caleta: Chorlo Ártico (*Pluvialis squatarola*), Cisne Cuello Negro (*Cygnus melanocorypha*), Espátula Rosada (*Platalea ajaja*), Playerito Unicolor (*Calidris bairdii*), Pitotoy (*Tringa* spp.) y Palomantártica (*Chionis alba*). Esta última especie fue frecuentemente observada en las inmediaciones de las colonias de aves y mamíferos marinos en los intermareales de las islas ubicadas en la boca de la caleta.

Tabla 2. Frecuencia de ocurrencia absoluta (FA; número de conteos en donde estuvo presente) y relativa (FR; porcentaje de conteos en donde estuvo presente) de las familias y las especies de aves acuáticas que utilizaron los ambientes intermareales de la caleta Malaspina ($n = 193$ conteos).

	Nombre común	Código	FA	FR
Spheniscidae			2	1.04
<i>Spheniscus magellanicus</i> ^a	Pingüino Patagónico	PP	2	1.04
Podicipedidae			80	41.45
<i>Podiceps major</i>	Macá Grande	MG	80	41.45
Procellariidae			1	0.52
<i>Macronectes giganteus</i> ^a	Petrel Gigante Común	PG	1	0.52
Phalacrocoracidae			34	17.62
<i>Phalacrocorax olivaceus</i> ^a	Biguá	BI	20	10.36
<i>Phalacrocorax magellanicus</i> ^a	Cormorán Cuello Negro	CC	16	8.29
<i>Phalacrocorax atriceps</i> ^a	Cormorán Imperial	CI	8	4.15
Ardeidae			50	25.91
<i>Egretta alba</i> ^a	Garza Blanca	GA	40	20.73
<i>Bubulcus ibis</i>	Garcita Bueyera	GB	8	4.15
<i>Ardea cocoi</i>	Garza Mora	GM	7	3.63
Phoenicopteridae			1	0.52
<i>Phoenicopus chilensis</i>	Flamenco Austral	FA	1	0.52
Anatidae			178	92.23
<i>Tachyeres</i> spp. ^{a,b}	Quetros	QU	155	80.31
<i>Anas specularioides</i>	Pato Crestón	PC	125	64.77
<i>Chloephaga picta</i> ^a	Cauquén Común	CA	8	4.15
<i>Coscoroba coscoroba</i> ^a	Coscoroba	CO	2	1.04
Haematopodidae			162	83.94
<i>Haematopus palliatus</i> ^a	Ostrero Común	OC	128	66.32
<i>Haematopus ater</i> ^a	Ostrero Negro	ON	105	54.40
<i>Haematopus leucopus</i>	Ostrero Austral	OA	24	12.44
Charadriidae			11	5.70
<i>Charadrius falklandicus</i> ^a	Chorlito Doble Collar	CD	8	4.15
<i>Pluvialis dominica</i> ^c	Chorlo Pampa	CP	3	1.55
Scolopacidae			45	23.32
<i>Calidris fuscicollis</i> ^c	Playerito Rababilla Blanca	PR	43	22.28
<i>Limosa haemastica</i> ^c	Becasa de Mar	BM	2	1.04
<i>Calidris alba</i> ^c	Playerito Blanco	PB	1	0.52
<i>Numenius phaeopus</i> ^{c,d}	Playero Trinador	PT	-	-
Laridae			160	83.77
<i>Larus dominicanus</i> ^a	Gaviota Cocinera	GC	146	75.65
<i>Larus atlanticus</i> ^a	Gaviota Cangrejera	GO	86	44.56
<i>Leucophaeus scoresbii</i> ^a	Gaviota Gris	GG	3	1.55
<i>Larus maculipennis</i>	Gaviota Capucho Café	GF	3	1.55
Sternidae			36	18.85
<i>Sterna hirundinacea</i> ^a	Gaviotín Sudamericano	GS	29	15.03
<i>Thalasseus maximus</i> ^a	Gaviotín Real	GR	12	6.22
<i>Thalasseus sandwicensis</i> ^a	Gaviotín Pico Amarillo	GP	8	4.15

^a Se reproduce en o en las cercanías de la caleta Malaspina.

^b El Quetro Cabeza Blanca (*Tachyeres leucocephalus*) y el Quetro Volador (*Tachyeres patachonicus*) fueron agrupados (ver Métodos).

^c Migrante neártica.

^d Solo fue registrada durante un conteo prolongado.

La composición del ensamble estuvo dominada, en términos de número de especies, por la familia Anatidae (cinco especies). Le siguieron en importancia las familias Laridae y Scolopacidae (cuatro especies). Todas las es-

pecies de esta última familia eran migradoras neárticas. Se registraron las tres especies de la familia Haematopodidae descritas para Argentina (Narosky e Yzurieta 1987, Mazar Barnett y Pearman 2001).

Las familias Anatidae, Laridae y Haematopodidae fueron las que presentaron mayor frecuencia de ocurrencia relativa y fueron registradas en más del 80% de los conteos (Tabla 2). Solo dos de las cuatro especies registradas de la familia Anatidae, los quetros y el Pato Crestón (*Anas specularioides*), estuvieron presentes en más del 60% de los conteos y contribuyeron en mayor proporción a la alta frecuencia de ocurrencia observada para la familia. Las dos especies restantes, el Coscoroba (*Coscoroba coscoroba*) y el Cauquén Común (*Chloephaga picta*), estuvieron presentes en menos del 5% de los conteos. La Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) y la Gaviota Cangrejera (*Larus atlanticus*) hicieron el mayor aporte a la frecuencia de ocurrencia de la familia Laridae. Las otras dos especies de gaviotas presentaron frecuencias menores al 2%. En orden de importancia siguió la familia Podicipedidae con una frecuencia de ocurrencia relativa de 41%, representada por una sola especie, el Macá Grande (*Podiceps major*). El resto de las familias tuvo una frecuencia de ocurrencia relativa inferior al 40%. En la familia Scolopacidae casi la totalidad del aporte a la frecuencia de ocurrencia se debió al Playerito Rabadilla Blanca (*Calidris fuscicollis*). Los quetros y la Gaviota Cocinera fueron las especies que presentaron los valores más altos de frecuencia de ocurrencia relativa (más del 75%), seguidos por el Ostrero Común (*Haematopus palliatus*), el Pato Crestón y el Ostrero Negro (*Haematopus ater*) (Tabla 2). Estas especies fueron las únicas que estuvieron presentes en más de la mitad de los conteos y correspondieron a las familias de mayor frecuencia de ocurrencia. Las especies menos frecuentes fueron el Playerito Blanco (*Calidris alba*), el Petrel Gigante Común (*Macronectes giganteus*) y el Flamenco Austral (*Phoenicopterus chilensis*), las cuales solo fueron observadas en un conteo (Tabla 2).

El porcentaje de individuos presentes de cada grupo taxonómico varió durante el periodo de estudio (Fig. 2). Mientras que hacia la última semana de octubre (semana 1), el ensamble estuvo compuesto principalmente por láridos, en la tercer semana de diciembre (semana 8) estuvo mayormente compuesto por scolopácidos, superando en ambos casos el 60% de la abundancia total. Hacia el final del estudio el ensamble estuvo dominado casi exclusivamente por el Playerito Rabadilla

Blanca (Tabla 3, Fig. 2). La familia Anatidae presentó un mayor aporte al ensamble a partir de la segunda quincena de noviembre (semana 4), mientras que las familias Haematopodidae, Podicipedidae, Phalacrocoracidae y Sternidae mantuvieron su aporte relativamente constante durante todo el periodo (Fig. 2). A principios de noviembre (semana 2) se observó un aumento en la presencia de Podicipedidae, Phalacrocoracidae y Sternidae debido a que durante esa semana se registraron varios eventos de asociaciones multispecíficas de alimentación en las aguas someras dentro de la caleta. Las familias Charadriidae, Phoenicopteridae y Ardeidae aumentaron levemente su aporte al ensamble entre mediados de noviembre (semana 4) y mediados de diciembre (semana 7). Por su parte, las familias Spheniscidae y Procellariidae se presentaron en muy bajo porcentaje y de manera esporádica.

Abundancia y diversidad específica

La abundancia total presentó un máximo de 1852 individuos hacia finales del periodo de estudio (tercera semana de diciembre, semana 8; Tabla 3) con un pico secundario durante la segunda semana de noviembre (1399 individuos, semana 3; Tabla 3). Durante las restantes semanas el número total de aves varió entre 714–1065 individuos. En las semanas cuando se registró un aumento en la abundancia total de aves se observó paralelamente una disminución en la diversidad y viceversa

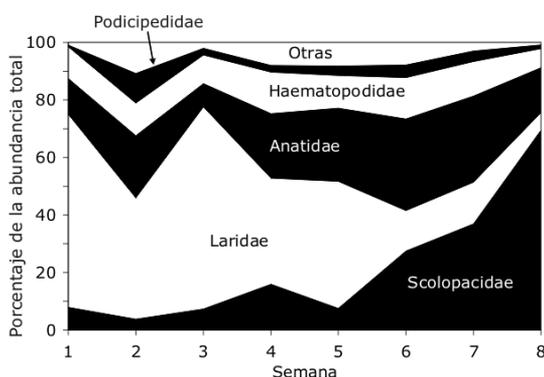


Figura 2. Variación temporal del porcentaje de individuos de cada grupo taxonómico de aves acuáticas que utilizaron los ambientes intermareales de la caleta Malaspina. La semana 1 corresponde a la última semana de octubre y la 8 a la última de diciembre de 2000.

Tabla 3. Abundancia, riqueza y diversidad específica de aves acuáticas que utilizaron los ambientes intermareales de la caleta Malaspina evaluadas por semana y por estación de muestreo. La semana 1 corresponde a la última semana de octubre y la 8 a la última de diciembre de 2000. El número indicado para cada estación corresponde a su ubicación en la figura 1. IIR: Índice de Importancia Relativa (solo se informan los valores mayores a 0.01).

	IIR	Semana								Estación de muestreo							Total
		1 ^e	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3 ^e	4	5	6	7	
Gaviota Cocinera	31.54	550	287	916	369	347	71	93	100	208	350	443	103	479	191	959	2733
Playerito R. Blanca	25.57	65	26	96	160	64	215	339	1250	163	35	18	705	1114	107	13	2215
Pato Crestón	11.81	55	103	43	122	150	170	181	199	21	40	235	20	615	23	79	1023
Quetros ^a	8.45	54	53	83	112	70	98	139	123	76	28	21	255	23	100	229	732
Ostrero Común	5.01	78	32	108	87	33	39	36	21	14	32	42	30	250	31	35	434
Ostrero Negro	4.10	22	50	34	48	54	57	38	52	22	33	149	7	19	33	92	355
Gaviota Cangrejera	3.61	31	15	52	47	51	54	53	10	26	12	194	11	50	8	12	313
Macá Grande	2.84	4	71	30	23	28	34	33	23	28	19	11	134	5	24	25	246
Ostrero Austral	1.44				16	17	56	66	53				5	105	7	91	208
Gaviotín Sudamericano	1.12		18	9	33	19	30	3		6	2	23	24	4	51	2	112
Gaviotín P. Amarillo	0.58		24	6	19	23			3	2	2	27	25		19		75
Biguá	0.32		12	1	1	8	3	3	4	6	1	10	10		1	4	32
Chorlo Pampa	0.10				9	9		13								31	31
Garza Blanca	0.30	2	5	1	4	5	5	5	1	7	4	10		1	2	4	28
Cormorán Imperial	0.14		15	5	1		1			3			15		3	1	22
Cormorán C. Negro	0.14	1	1	1	3	1	4	3	3	15		1			1		17
Gaviotín Real	0.15	1		2	9	2	1		1	2		3	1	2	7	1	16
Chorlito Doble Collar	0.06	3				1	6	1		6	5						11
Coscoroba	0.10	2	2	2			1	2	2					9	2		11
Flamenco Austral	0.02						11						11				11
Garcita Bueyera	0.08			1	2	1	1	2	2	1	2	4			1	1	9
Garza Mora	0.03	1		1		2	2			2	2	2					6
Gaviota C. Café	0.03	3		2				1						6			6
Cauquén Común	0.01							3	2				3	2			5
Becasa de Mar	0.01	1		3										3	1		4
Gaviota Gris	0.01			3			1				4						4
Pingüino Patagónico									3	3						3	6
Petrel Gigante Común							1						1				1
Playerito Blanco							1						1				1
Gaviotas ^b						2	3	5	2		1	2		3	3	3	12
Garzas ^b			1	1								2					2
Cormoranés ^b								1								1	1
Ostreros ^b			1	1		1	1				1	1				2	4
Abundancia total ^c		873	714	1399	1065	885	862	1014	1852	611	571	1193	1361	2747	612	1569	8664
Riqueza observada		16	15	21	18	19	23	19	18	19	16	16	18	16	19	16	29
Riqueza esperada ^d		14.4	15.0	17.4	17.0	18.2	20.9	18.1	14.7	18.9	16.0	14.7	15.5	12.3	18.7	14.0	
Diversidad específica		2.4	4.8	2.2	5.6	4.9	7.2	5.5	2.1	4.7	2.5	4.5	3.1	3.7	5.8	2.5	

^a El Quetro Cabeza Blanca y el Quetro Volador fueron agrupados (ver *Métodos*).

^b No identificados a nivel específico.

^c No incluye a los individuos no identificados a nivel específico.

^d Corresponde al valor obtenido por rarefacción. Valores de referencia: 714 individuos (semanas) y 571 individuos (estaciones).

^e No se cuenta con datos de la estación 3 en la semana 1.

(Tabla 3). De las tres especies más abundantes, el Playerito Rabadilla Blanca mostró un marcado incremento en abundancia hacia la tercera semana de diciembre (semana 8) con un valor casi 20 veces mayor al observado durante la última semana de octubre (semana 1). La Gaviota Cocinera, en cambio, disminuyó

notablemente su abundancia a partir del máximo alcanzado durante la segunda semana de noviembre (semana 3), llegando hasta un valor de alrededor de 100 individuos. Se observó un aumento en la abundancia del Pato Crestón hacia fines del periodo de estudio, con valores entre dos y tres veces mayores a los

y dominó la estructura del ensamble hacia el final de la primavera.

La alta riqueza y diversidad específica observadas podrían explicarse a través de dos factores: uno espacial geomorfológico y otro temporal oceanográfico. El primer factor se sustenta en las características geológicas y topográficas de la zona norte del Golfo San Jorge y, en particular, de la caleta Malaspina. Ésta presenta ambientes litorales de distinta energía de ola que, sumados a las fluctuaciones de marea, generan gran cantidad de geoformas litorales y ambientes intermareales particulares (Cionchi 1985, Servicio Geológico Minero Argentino 1997). Esto, sumado a la gran riqueza y heterogeneidad de ambientes geológicos y topográficos del norte del Golfo San Jorge (incluida la presencia de islas e islotes), da como resultado una gran diversidad de ambientes intermareales y, en consecuencia, una gran diversidad de hábitats de alimentación para las aves acuáticas. Por su parte, el factor temporal oceanográfico se basa en la existencia, en primavera y verano, de sistemas frontales de elevada productividad primaria y secundaria en el Golfo San Jorge (Carreto et al. 1985). Este aumento de la productividad estacional contribuye al desarrollo de una gran diversidad de macroalgas y de comunidades de invertebrados pelágicos y bentónicos, y propicia el desove y la crianza de varias especies de peces (Sánchez y Prenske 1996). Así, la alta productividad puede estar asociada con una amplia oferta de recursos alimenticios y con una mayor tasa de renovación de los recursos disponibles para las aves acuáticas. Este escenario favorecería la concentración de aves acuáticas en los ambientes intermareales que se encuentran bajo la influencia de los mencionados sistemas de productividad.

Seis especies presentes en los intermareales de la caleta no fueron registradas dentro del protocolo de trabajo. Tres de estas especies son migrantes neárticas (Chorlo Ártico, Pitotoy y Playerito Unicolor; Morrison et al. 1989), otras dos poseen desplazamientos estacionales regionales (Cisne Cuello Negro y Espátula Rosada; Narosky e Yzurieta 1987) y la sexta, la Paloma-antártica, está asociada a las colonias de aves y mamíferos marinos de las islas Vernaci. Estas especies fueron ocasionales y permanecieron poco tiempo en los intermareales y de manera poco abundante, por lo que su detectabilidad fue baja. Un hecho

relevante, desde el punto de vista de la conservación, es que dos especies consideradas internacionalmente en categorías de amenaza de extinción, la Gaviota Cangrejera (Vulnerable) y el Quetro Cabeza Blanca (Casi Amenazada) (BirdLife International 2004), utilizaron los ambientes intermareales de la caleta con altos índices de importancia relativa. Se suman a esto estudios realizados en la caleta Malaspina que muestran que la Gaviota Cangrejera, en dicha colonia, tiene un área de alimentación restringida que no sobrepasa los límites de los ambientes intermareales de la caleta (Yorio et al. 2004), lo que incrementa la importancia de estos ambientes para esta especie.

La variabilidad temporal en la diversidad específica durante el periodo de estudio podría ser resultado de las fluctuaciones en la abundancia de una de las especies dominantes (la Gaviota Cocinera), de la aparición de los primeros pulsos migratorios de una de las especies migrantes neárticas (el Playerito Rabadilla Blanca) y de la aparición de otras poco abundantes. Así, la abundancia total del ensamble disminuyó a medida que disminuyó la abundancia de la Gaviota Cocinera y aumentó la abundancia total de algunas familias poco representadas. Durante el periodo de estudio se encontró un mayor número de especies con abundancias similares entre mediados de noviembre y mediados de diciembre. En esas semanas fue evidente el aumento de abundancia de especies residentes como las pertenecientes a las familias Charadriidae y Ardeidae, la aparición del Ostrero Austral (*Haematopus leucopodus*) en el ensamble y la presencia de especies esporádicas como el Flamenco Austral y el Petrel Gigante Común.

Solo en la isla Vernaci Sudoeste, dentro de la caleta Malaspina, se reproducen más de 8000 parejas de Gaviota Cocinera (Yorio y García Borboroglu 2002), lo que determina su mayor abundancia en los intermareales. El patrón de utilización de los ambientes intermareales por parte de esta especie fue coincidente con el patrón temporal de su ciclo reproductivo. Estudios previos confirmaron que el ciclo reproductivo de la Gaviota Cocinera en la caleta se mantiene relativamente constante entre años (Yorio y García Borboroglu 2002). La época de puesta de los primeros huevos en las temporadas reproductivas precedentes (1998 y 1999; Yorio y García Borboroglu 2002) fue coinciden-

te con el pico de abundancia observado en los intermareales durante el periodo de estudio. En otras colonias de Gaviota Cocinera de Chubut se observó que la especie ingiere con mayor frecuencia moluscos intermareales durante los periodos de prepuesta (Bertellotti y Yorio 1999). Además, la disminución de la abundancia de la Gaviota Cocinera en los ambientes intermareales durante diciembre coincidió con la época de nacimiento de los pichones (Yorio y García Borboroglu 2002). Este hecho podría ser resultado, principalmente, de un cambio en el tipo de presas o de áreas de alimentación necesario para satisfacer los requerimientos energéticos y nutricionales de los pichones durante este periodo, como ha sido observado en otras especies de gaviotas (Annett y Pierotti 1989). Bertellotti y Yorio (1999) encontraron que en otras colonias de Chubut la Gaviota Cocinera cambiaba su dieta de invertebrados intermareales a peces durante la primera etapa de pichones. Cabe destacar que la Gaviota Cocinera puede obtener también estas presas de los descartes provenientes de distintas pesquerías que operan en la zona (Yorio y Caille 1999, González-Zevallos, en prensa).

El Playerito Rabadilla Blanca, una de las especies migradoras neárticas, dominó en abundancia el ensamble hacia fines de la primavera. Durante este estudio se detectó la llegada de los primeros pulsos importantes de migración de esta especie de forma similar al patrón encontrado por Myers y Myers (1979) y Blanco et al. (1988) en las costas bonaerenses, y por Pagnoni (1995), González (1996), Hernández (2000) y Abril y Escribano (datos no publicados) en las costas patagónicas. Estos pulsos migratorios parecen ser la causa del incremento de la abundancia del Playerito Rabadilla Blanca hacia las últimas semanas de diciembre, lo que a nivel del ensamble provoca una disminución de la diversidad específica total. Varios estudios en las costas argentinas encontraron que existen pulsos más marcados, en cuanto a la abundancia, durante el retorno de la especie a los sitios de reproducción hacia finales del verano y principios del otoño (Myers y Myers 1979, Blanco et al. 1988, Pagnoni 1995, González 1996, Hernández 2000, Abril y Escribano, datos no publicados). Debido a esto, es de esperar que la caleta Malaspina sea aún más importante en términos de abundancia del Playerito Rabadilla Blanca

y de otros migradores neárticos en dichas épocas del año, tal lo sugerido por estudios previos en la zona (Abril y Escribano, datos no publicados). El aporte de especies migratorias provoca cambios importantes en algunos ensambles de aves residentes (Herrera 1981, Avery y van Ripper 1989) y esto es al parecer lo que sucede en el ensamble de aves acuáticas estudiado, con el marcado aporte en abundancia del Playerito Rabadilla Blanca. En este caso es poco probable que la declinación de la Gaviota Cocinera en los intermareales esté relacionada con el aumento casi simultáneo en abundancia del Playerito Rabadilla Blanca, debido, principalmente, a que las dos especies poseen patrones de alimentación totalmente diferentes (ver Hernández 2000, Yorio y Bertellotti 2002, Gatto, datos no publicados).

El número de especies presentes en cada estación de muestreo fue relativamente similar. En los ambientes intermareales de sustratos duros y mixtos la especie que presentó mayor abundancia fue la Gaviota Cocinera. En cambio, en las estaciones de sustratos blandos la especie que presentó mayor abundancia fue el Playerito Rabadilla Blanca. Pese a ello, no se evidenciaron cambios profundos ni en el número ni en la composición específica de los distintos ambientes intermareales representados en las estaciones. En trabajos previos se puntualizó el hecho que el índice de importancia relativa (*IIR*) minimiza la importancia de especies predatoras de tamaño mediano a grande, por lo que se sugiere contrarrestar esta característica del índice utilizando su lectura simultánea con la frecuencia de ocurrencia (Bucher y Herrera 1981, Echevarría y Chani 2000). En este trabajo las especies de mayor importancia relativa fueron también las de mayor frecuencia de ocurrencia y las de mayor abundancia. Además, gran parte de la avifauna registrada también comparte las características de las especies subestimadas por el índice. Debido a esto, en este trabajo se analizó directamente la importancia relativa por medio del índice propuesto. La composición general de la comunidad al evaluar la importancia relativa específica a escala temporal y espacial dentro de los ambientes intermareales de la caleta reflejó una dominancia de pocas especies a lo largo de toda la caleta y muchas especies con abundancias bastante menores. Sumado a esto, y exceptuando al Playerito Rabadilla Blanca, los altos valores de

frecuencia de ocurrencia a nivel específico (cinco especies presentes en más de la mitad de los conteos) sugieren que la caleta tuvo un recambio de especies relativamente bajo durante el periodo de estudio.

En resumen, los ambientes intermareales de la caleta Malaspina, durante la primavera de 2000, mostraron una alta riqueza y diversidad específica de aves acuáticas, las cuales podrían estar relacionadas con sucesos oceanográficos y con características geomorfológicas de la zona de estudio. La composición del ensamble mostró un núcleo de especies dominantes y varias especies con abundancias menores. Esta composición varió a lo largo del estudio, debido principalmente a (1) la disminución en abundancia de la Gaviota Cocinera, al parecer por requerimientos de su ciclo reproductivo y por la utilización de fuentes de alimento que se encuentran fuera de los ambientes intermareales de la caleta; y (2) la llegada de los primeros pulsos migratorios del Playerito Rabadilla Blanca. Desde el punto de vista de la conservación de aves acuáticas, los ambientes intermareales y aguas someras de la caleta Malaspina son utilizados por dos especies amenazadas (Gaviota Cangrejera y Quetro Cabeza Blanca) tanto para la reproducción como para la alimentación. Estos ambientes demostraron ser también importantes sitios de descanso y alimentación durante la migración de especies migradoras neárticas. La zona norte del Golfo San Jorge, incluida la caleta Malaspina, ha sido propuesta para la creación de una futura área marina protegida (Yorio 2001). Sin embargo, se desconoce hasta el momento el efecto que tienen sobre este ensamble de aves las tareas de explotación de algas y el desarrollo turístico reciente llevados a cabo en la caleta. Es necesario avanzar en el entendimiento de este ensamble de aves acuáticas y de la ecología de cada especie en particular, de modo de generar pautas de manejo eficientes para la conservación de éste y otros humedales marinos patagónicos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por Wildlife Conservation Society, CONICET y Agencia de Promoción Científica y Tecnológica, y pertenece a un estudio más amplio incluido en la tesis de licenciatura de AG. Agradecemos a Miguel Ángel Díaz (Hormiga), Alexandra Sapoznikow y Ricardo Vera (Bebó) por la colaboración en el trabajo de campo. Agradece-

mos al Centro Nacional Patagónico por el apoyo institucional. A Héctor Hernández (Patón) y Soriano SA por el apoyo logístico en Bahía Bustamante. A Pablo García Borboroglu por su constante colaboración y Mariano Coscarella quien rescató parte de la base de datos de este trabajo luego de un inconveniente informático.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ANNETT C Y PIEROTTI R (1989) Chick hatching as a trigger for dietary switching in the Western Gull. *Colonial Waterbirds* 12:4-11
- AVERY ML Y VAN RIPPER C III (1989) Seasonal changes in bird communities of the chaparral and Blue-oak woodlands in Central California. *Condor* 91:288-295
- BELTZER A Y NEIFF JJ (1992) Distribución de las aves en el valle del río Paraná. Relación con el régimen pulsátil y la vegetación. *Ambiente Subtropical* 2:77-102
- BERTELLOTTI M Y YORIO P (1999) Spatial and temporal patterns in the diet of Kelp Gull in Patagonia. *Condor* 101:790-798
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004) *Threatened birds of the world 2004*. BirdLife International, Cambridge
- BLANCO DE (1998) Uso de hábitat por tres especies de aves playeras (*Pluvialis dominica*, *Limosa haemastica* y *Calidris fuscicollis*) en relación con la marea en Punta Rasa, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 71:87-94
- BLANCO DE (1999) Los humedales como hábitat de aves acuáticas. Pp. 208-217 en: MALVÁREZ AI (ed) *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. ORCYT-UNESCO, Montevideo
- BLANCO DE, PUGNALI GD Y RODRÍGUEZ GOÑI H (1988) *Punta Rasa: su importancia en la conservación de las aves migratorias*. Informe inédito. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires
- BUCHER EH Y HERRERA G (1981) Comunidades de aves acuáticas de la laguna Mar Chiquita (Córdoba, Argentina). *Ecosur* 8:91-120
- CARRETO JI, NEGRI RM, BENAVIDES HR Y AKSELMAN R (1985) Toxic dinoflagellate blooms in the Argentine Sea. Pp. 147-152 en: ANDERSON DM, WHITE AW Y BADEN DG (eds) *Toxic dinoflagellates*. Elsevier, Nueva York
- CIONCHI JL (1985) *Geomorfología y estratigrafía del Cuaternario de Bahía Bustamante y zonas adyacentes, Provincia de Chubut*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata, La Plata
- DI GIACOMO AS (2005) *Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires
- ECHAVARRÍA AL Y CHANI JM (2000) Estructura de la comunidad de aves acuáticas del embalse El Cadillal, Tucumán, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 45:219-232
- FEINSINGER P (2001) *Designing field studies for biodiversity conservation*. The Nature Conservancy e Island Press, Washington DC

- FUNDACIÓN PATAGONIA NATURAL (1996) *Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica: diagnosis y recomendaciones para su elaboración*. Informe técnico. Fundación Patagonia Natural y Wildlife Conservation Society, Puerto Madryn
- GONZÁLEZ PM (1996) Habitat partitioning and the distribution and seasonal abundances of migratory plovers and sandpipers in Los Álamos, Río Negro, Argentina. *International Wader Studies* 8:93–102
- GONZÁLEZ-ZEVALLOS D Y YORIO P (en prensa). Seabird use of discards and incidental captures at the Argentine Hake trawl fishery in Golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ecology Progress Series*.
- DE GONZO GM Y MOSQUEIRA ME (1996) Utilización de recursos y estructura de una comunidad de anátidos en un ambiente del Chaco serrano de la provincia de Salta. *Acta Zoológica Lilloana* 43:237–250
- GOTELLI NJ Y ENTSINGER GL (2001) *EcoSim: null models software for ecology. Version 7.0*. Acquired Intelligence y Kesey-Bear, Burlington
- HERNÁNDEZ MA (2000) *Ecología trófica de Calidris fuscicollis en playas del golfo San José*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn
- HERRERA CM (1981) Organización temporal en las comunidades de aves. *Doñana, Acta Vertebrata* 8:79–101
- HERRERA GO (1997) *Dieta reproductiva de la Gaviota de Olog Larus atlanticus en la provincia de Chubut*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Trelew
- KREBS CJ (1999) *Ecological methodology*. Segunda Edición. Benjamin Cummings y Addison-Wesley, Menlo Park
- LIVEZEY BC Y HUMPHREY PS (1992) *Taxonomy and identification of Steamer-Ducks (Anatidae: Tachyeres)*. Museum of Natural History y University of Kansas, Lawrence
- LOPEZ DE CASENAVE J Y FILIPELLO AM (1995) Las aves acuáticas de la Reserva Costanera Sur: cambios estacionales en la abundancia de poblaciones y gremios. *Hornero* 14:9–14
- MARTÍNEZ MM (2001) Avifauna de Mar Chiquita. Pp 227–250 en: IRIBARNE O (ed) *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata
- MAY RM (1975) Patterns of species abundance and diversity. Pp. 81–120 en: CODY ML Y DIAMOND JM (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge
- MAZAR BARNETT J Y PEARMAN M (2001) *Lista comentada de las aves argentinas*. Lynx Edicions, Barcelona
- MORRISON RIG, CANEVARI P Y ROSS RK (1989) Argentina. Pp. 218–246 en: MORRISON RIG Y ROSS RK (eds) *Atlas of Nearctic shorebirds on the coast of South America. Volume 2*. Canadian Wildlife Service, Ottawa
- MURGA MG (2002) *Evaluación del uso de hábitat por aves acuáticas en un ambiente costero de alto impacto antrópico*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia
- MYERS JP Y MYERS LP (1979) Shorebirds of coastal Buenos Aires province, Argentina. *Ibis* 121:186–200
- NAROSKY T E Y ZURIETA D (1987) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires
- PAGNONI GO (1995) Censos de chorlos y playeros en bahía Nueva (Puerto Madryn, Chubut). *Hornero* 14:60–63
- SÁNCHEZ F Y PRENSKI LB (1996) Ecología trófica de peces demersales en el golfo San Jorge. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 10:57–71
- SARRÍAS AM, BLANCO D Y LOPEZ DE CASENAVE J (1996) Estructura en gremios de un ensamble de aves acuáticas durante la estación reproductiva. *Ecología Austral* 6:106–114
- SERVICIO GEOLÓGICO MINERO ARGENTINO (1997) *Carta Geológica República Argentina, Comodoro Rivadavia: 4566-II, Escala: 1:250000*. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Buenos Aires
- SERVICIO DE HIDROGRAFÍA NAVAL (2000) *Tablas de marea de la República Argentina*. Servicio de Hidrografía Naval, Buenos Aires
- VIDES ALMONACID R (1990) Observaciones sobre la utilización del hábitat y la diversidad de especies de aves en una laguna de la Puna argentina. *Hornero* 13:117–128
- WELLER MW (1999) *Wetlands birds: habitat resources and conservation implications*. Cambridge University Press, Cambridge
- YORIO P (1998) Zona costera patagónica. Pp. 137–167 en: CANEVARI P, BLANCO DE, BUCHER EH, CASTRO G Y DAVIDSON I (eds) *Los humedales de la Argentina. Clasificación, situación actual, conservación y legislación*. Wetlands International y Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires
- YORIO P (2001) *Antecedentes para la creación de una nueva área marina protegida en la Provincia de Chubut: el norte del golfo San Jorge*. Informe inédito. Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn
- YORIO P Y BERTELLOTTI M (2002) Espectro trófico de la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) en tres áreas protegidas de Chubut, Argentina. *Hornero* 17:91–95
- YORIO P Y CAILLE G (1999) Seabirds interactions with coastal fisheries in northern Patagonia: use of discards and incidental captures in nets. *Waterbirds* 22:207–216
- YORIO P, FRERE E, GANDINI P Y HARRIS G (1998) *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino*. Fundación Patagonia Natural y Wildlife Conservation Society, Buenos Aires
- YORIO P Y GARCÍA BORBOROGLU P (2002) Breeding biology of Kelp Gulls (*Larus dominicanus*) at golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Emu* 102:257–263
- YORIO P, QUINTANA F, GATTO A, LISNIZER N Y SUÁREZ N (2004) Foraging patterns of breeding Olog's Gull at Golfo San Jorge, Argentina. *Waterbirds* 27:193–199

AVIFAUNA INVERNAL EN AMBIENTES DE CHACO Y PANTANAL EN BAHÍA NEGRA (NORTE DE PARAGUAY)

J. MANUEL TIERNO DE FIGUEROA¹ Y JOSÉ M. PADIAL²

¹ Departamento de Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. 18071 Granada, España. jmtdef@ugr.es

² Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales. C/José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España.

RESUMEN.— Se estudió la avifauna de hábitats típicos de dos ecorregiones, el Pantanal y el Chaco, en el norte de Paraguay (departamento de Alto Paraguay) mediante transectas y observaciones puntuales. Se detectaron 132 especies (109 en bosque y 75 en río), de las cuales 37 utilizaban además hábitats modificados. Las especies más abundantes fueron *Phalacrocorax olivaceus*, *Pitangus sulphuratus* y *Gnorimopsar chopi* en el río y *Agelaioides badius*, *Coryphospingus cucullatus* y *Sicalis luteola* en el bosque. Doce especies en el río y 11 en el bosque aparecieron en el 100% de los recorridos de las transectas, siendo 5 de ellas comunes a ambas zonas. Siete especies (6.4%) del bosque tuvieron un tamaño promedio de grupo de cinco o más individuos, mientras que en el río fueron seis (8%). En el bosque eran numerosas las bandadas mixtas de *Zonotrichia capensis*, *Sicalis luteola*, *Coryphospingus cucullatus*, *Paroaria coronata*, *Agelaioides badius* y *Molothrus bonariensis*. La diversidad de especies observada fue de 80.4 en el bosque y de 58.1 en el río.

PALABRAS CLAVE: abundancia, Chaco, diversidad, Pantanal, Paraguay.

ABSTRACT. WINTERING AVIFAUNA OF CHACO AND PANTANAL HABITATS IN BAHÍA NEGRA (NORTHERN PARAGUAY).— The avifauna of habitats typical of two ecoregions in northern Paraguay (Alto Paraguay Department), Chaco and Pantanal, was studied through transects and opportunistic observations. Of 132 species recorded, 109 were in the forest, 75 in the river, and 37 in disturbed habitats. The most common species were *Phalacrocorax olivaceus*, *Pitangus sulphuratus* and *Gnorimopsar chopi* in the river, and *Agelaioides badius*, *Coryphospingus cucullatus* and *Sicalis luteola* in the forest. Twelve species of river habitats and 11 species of forest habitats were recorded in all samplings, five of them common to both zones. Seven species (6.4%) of the forest and six (8%) of the river averaged a flock size of five or more individuals. In the forest, flocks were numerous and composed primarily of *Zonotrichia capensis*, *Sicalis luteola*, *Coryphospingus cucullatus*, *Paroaria coronata*, *Agelaioides badius* and *Molothrus bonariensis*. Species diversity was 80.4 in the forest and 58.1 in the river.

KEY WORDS: abundance, Chaco, diversity, Pantanal, Paraguay.

Recibido 12 noviembre 2004, aceptado 13 junio 2005

El Chaco y el Pantanal abarcan en conjunto 1 200 000 km² de Bolivia, Brasil, Paraguay y Argentina (Short 1975). Estas regiones han sido relegadas en la mayoría de las investigaciones zoológicas, ya que se ha desviado un mayor esfuerzo a regiones adyacentes de América del Sur como la Amazonia (Gentry 1993). Aunque los conocimientos en ornitología han avanzado mucho en los últimos años en la Región Neotropical, donde se concentra la mayor riqueza ornitológica mundial, se carece de estudios taxonómicos y faunísticos básicos en muchas zonas (Hennessey et al. 2003, BirdLife International 2004).

En Paraguay se ha aumentado notablemente la información existente con los trabajos publicados de los últimos años y han sido citadas casi 700 especies de aves para el país y más de 100 especies para el departamento Alto Paraguay (López 1985, Hayes 1995, Guyra Paraguay 2004). Sin embargo, y teniendo en cuenta que el número de especies se incrementa continuamente con nuevas prospecciones (Ericson y Amarilla 1997, Robbins et al. 1999, Capper et al. 2001), la avifauna de la región, a pesar de su interés internacional para Bolivia y Paraguay, sigue siendo poco conocida (Parker et al. 1993).

Los bosques secos tropicales que se extienden por el centro de Bolivia, el sudoeste y nordeste de Brasil y Paraguay ocupan 264000 km² y son considerados como hábitats muy amenazados (Gentry 1993, Parker et al. 1993). Los proyectos de infraestructura, sobre todo relacionados con la Hidrovía Paraguay–Paraná, amenazan gravemente la zona (Clay et al. 1998, Romero y Padial 1998). Actualmente, la amenaza principal en la zona es el desmonte para la ganadería, que ha aumentado en forma significativa en los últimos años. Otro problema es la tala incontrolada de palmeras (*Copernicia alba*) para la extracción de palmito; una fábrica en Bahía Negra, durante la realización del presente trabajo, extraía unas 3000 palmeras por día. No obstante, esto último parece afectar más a los palmares asociados con la planicie de inundación del río Paraguay que a los bosques secos. Debido a la urgente necesidad de conservación de la zona, se comenzó en 1996 el proyecto "Acciones de Formación, Apoyo Institucional y Desarrollo Sostenible en Bahía Negra y Parque Nacional del Río Negro". Algunos de sus objetivos eran conocer la biodiversidad de la zona, apoyar la declaración de un área protegida y contribuir en su gestión y conservación.

El objetivo del presente estudio es determinar la composición y abundancia relativa de aves invernales en la región, que forma parte del Chaco y del Pantanal. Así, se ofrece un listado faunístico e información sobre la abundancia, diversidad, uso del hábitat y tamaño de grupo, aspectos hasta ahora no recogidos en ningún trabajo para el conjunto de su avifauna invernal y que son imprescindibles para la evaluación de las alteraciones que pueda sufrir la región.

MÉTODOS

El estudio se realizó en las proximidades de Puerto Bahía Negra (20°14'S, 58°10'O), al norte de Paraguay, en el departamento Alto Paraguay y dentro de los límites de la Región Matogrosense (Hayes 1995). Esta zona está situada a orillas del río Paraguay, en la frontera con Brasil y Bolivia. La zona de estudio, que se encuentra a una altitud inferior a los 100 msnm, posee un clima subtropical, con una temperatura promedio anual en torno a los 25 °C y precipitaciones estacionales con un promedio anual de 1000–1100 mm (López et al. 1987). Durante la época seca las zonas próxi-

mas al río están parcialmente inundadas debido al mecanismo hidrológico del Pantanal. El cauce del río Paraguay se caracteriza por su escasa pendiente (lo que favorece la formación de meandros), por su gran ancho y longitud y por presentar un caudal sometido a variaciones a lo largo del año. El área de estudio pertenece al bosque húmedo chaqueño (Esser 1982, López et al. 1987). La vegetación actual está compuesta fundamentalmente por algarrobo (*Prosopis* spp.), quebracho colorado (*Schinopsis balansae*), palma blanca (*Copernicia alba*) y, en la ribera del río, camalotes (*Eichornia crassipes*) y totoras (*Typha* spp.).

Se eligieron al azar dos recorridos, uno por tierra en el bosque perteneciente al Chaco húmedo y uno acuático a lo largo del río. Los muestreos se realizaron desde el 12 de julio hasta el 7 de agosto de 1997, con un total de 39 días de permanencia en la zona (9 de julio hasta 16 de agosto de 1997). Se repitió el recorrido de cada transecta 12 veces, siempre al amanecer, ya que éste era el período de máxima actividad de la mayoría de las aves (obs. pers.) y, en consecuencia, es menor la subestimación de sus densidades (Verner 1985). Se realizaron muestreos preliminares durante varios días en cada hábitat antes de comenzar con los recorridos de las transectas. El método empleado fue el de transectas de faja (Burnham 1981, Verner 1985, Tellería 1986).

La transecta del río tenía una longitud de 17 km, calculada sobre un mapa topográfico. Comenzaba en las afueras de Bahía Negra (20°13'S, 58°10'O), ascendía por el río Paraguay, al norte de Bahía Negra, hasta penetrar por el río Negro en la frontera con Bolivia, finalizando en el punto de coordenadas 20°07'S, 58°10'O. Los recorridos se realizaron en barca a motor a muy baja velocidad, entre las 6:30–8:30 h. Dos observadores identificaron y contaron las aves presentes en una de las orillas del río. El recorrido por el bosque tenía una longitud de 6 km, calculada sobre un mapa topográfico. Partía del punto de coordenadas 20°14'S, 58°10'O en dirección noroeste (a 60°) hasta el punto de coordenadas 20°12'S, 58°13'O, por una pista de tierra. Los recorridos se realizaron a pie, entre las 6:10–8:30 h de la mañana. En cada recorrido dos observadores contaron todas las aves presentes dentro de una banda fija de 50 m.

La abundancia relativa se expresó mediante el Índice Kilométrico de Abundancia (IKA),

definido como número de individuos/10 km. Se cuantificó el tamaño promedio de grupo (calculado como el número total de individuos en un recorrido entre el número de avistamientos), el porcentaje de aparición (porcentaje del número de recorridos en los que aparecía cada especie) y la diversidad (mediante el índice de Shannon-Wiener H' ; Shannon y Weaver 1949). Se registró el tipo de hábitat que ocupaban las distintas especies, así como datos sobre comportamiento, tamaño de grupo y relaciones con otras especies. Se calculó el Valor de Semejanza de la fauna de aves entre las dos zonas estudiadas (río y bosque) mediante la fórmula de Ryan (1963): $(100 C) / (N1 + N2 - C)$, donde C es el número de especies compartidas entre ambas zonas, $N1$ es el número de especies presentes en el bosque y $N2$ el número de especies presentes en el río.

A pesar de que la velocidad de la barca fue baja y el motor era silencioso, la abundancia de aves pequeñas puede haber sido ligeramente subestimada en el río. Aunque la vegetación de porte bajo y sin cobertura arbórea (excepto palmares) facilitó la detección, cualquier comparación entre los dos hábitats es solamente indicativa. Además de los muestreos cuantitativos, otras especies de aves que eran observadas fuera de las transectas y a cualquier hora del día fueron registradas para completar el listado de aves invernales de la zona.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La técnica utilizada es frecuentemente empleada en este tipo de trabajos, aunque posee limitaciones responsables de que ciertas especies sean subestimadas en estudios de presencia y abundancia relativa (Burnham 1981, Verner 1985, Tellería 1986). En este caso se encontraron las siguientes limitaciones: se subestimaron las especies de hábitos nocturnos (e.g., Caprimulgidae, Strigidae), las que habitan zonas de vegetación densa o eran especialmente inconspicuas, algunos individuos no pudieron ser identificados a nivel específico por la complejidad de su determinación sin ser capturados y el breve espacio de tiempo en el que se efectuó el estudio no permitió la detección de la totalidad de la avifauna de la zona. Estas limitaciones deben ser tenidas en cuenta a la hora de realizar comparaciones

con la avifauna de otras regiones (Remsen 1994).

Se registraron en la zona de estudio 132 especies de aves pertenecientes a 44 familias. La diversidad en el bosque seco fue de 80.4 y en el río de 58.1. Solo se observó un 40.9% de similitud faunística entre ambas zonas, a pesar de su proximidad (menos de 1 km en algunas zonas) y del hecho de que el bosque seco, dada la época de estudio, se hallaba parcialmente inundado, pudiendo ser ocupado por aves acuáticas. Representadas solo por una especie aparecieron el 40.9% de las familias, por dos el 22.7% y por tres el 13.6% (Tabla 1). Las familias más diversas fueron Emberizidae, Accipitridae, Ardeidae, Icteridae, Tyrannidae, Picidae, Columbidae, Anatidae y Falconidae (Tabla 2). En conjunto se encontraron 10 especies de ardeidos, valor muy alto si se tiene en cuenta las 8 especies que citaron Parker et al. (1993) en su trabajo en el Chaco y Pantanal bolivianos. Otro aspecto interesante de la avifauna de la zona es el elevado número de especies de pícidos, que resultaría inusual según Parker et al. (1993) para esta latitud.

En el bosque seco se detectaron 109 especies (82.6%) y 39 familias (88.6%); en el río 75 especies (56.8%) y 32 familias (72.7%). En la zona habitada de Bahía Negra se registraron 37 especies (28.0%) y 21 familias (47.7%). A esta zona habría que añadir la cita de *Passer domesticus*, introducida en la zona y exclusivamente hallada en el poblado. En el bosque seco, las familias con mayor número de especies fueron Emberizidae, Accipitridae, Ardeidae, Icteridae, Tyrannidae, Columbidae y Picidae. Las especies de las familias Rheidae, Tinamidae, Threskiornithidae, Rallidae, Strigidae, Trochilidae, Ramphastidae, Thamnophilidae, Sylviidae, Corvidae, Vireonidae y Parulidae fueron únicamente observadas en el bosque chaqueño. En el río, las familias con mayor número de especies fueron Ardeidae, Accipitridae, Icteridae, Tyrannidae y Emberizidae. Las especies de Anhingidae, Cracidae, Laridae, Rynchopidae y Troglodytidae fueron exclusivas de esta zona. En los poblados, las familias mejor representadas fueron Ardeidae, Tyrannidae, Falconidae y Alcedinidae.

En el bosque seco, 16 especies presentaron valores de IKA superiores a 1 (Tabla 1). En el río solo 3 superaron dicho valor. Las especies más abundantes en el bosque seco fueron *Agelaioides badius*, *Coryphospingus cucullatus* y

Tabla 1. Especies de aves detectadas en ambientes de Chaco (bosque) y Pantanal (río) en Bahía Negra, norte de Paraguay. IKA: Índice Kilométrico de Abundancia, P: porcentaje de aparición en los recorridos, T: tamaño promedio de grupo (con el rango entre paréntesis), PT: porcentaje de aparición para el total de transectas y recorridos.

Especies	Bosque			Río			PT
	IKA	P	T	IKA	P	T	
Rheidae							
<i>Rhea americana</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
Tinamidae							
<i>Crypturellus undulatus</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
Phalacrocoracidae							
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	0.1	41.7	1.1 (1-2)	4.6	100	2.4 (1-32)	70.8
Anhingidae							
<i>Anhinga anhinga</i>	-	-	-	0.9	83.3	1.3 (1-3)	41.7
Ardeidae							
<i>Butorides striatus</i>	0.2	75	1	0.5	83.3	1 (1-2)	79.2
<i>Ardea cocoi</i>	0.2	58.3	1.2 (1-3)	0.4	100	1.1 (1-6)	79.2
<i>Syrigma sibilatrix</i>	0.2	50	2.3 (1-4)	0.01	8.3	1	29.2
<i>Egretta alba</i>	0.8	75	2 (1-18)	0.03	25	2 (1-4)	50.0
<i>Egretta thula</i>	0.1	25	1	-	-	-	12.5
<i>Bubulcus ibis</i>	0.3	25	5 (1-5)	-	-	-	12.5
<i>Tigrisoma lineatum</i>	0.6	83.3	1 (1-2)	0.9	100	1.1 (1-3)	91.7
<i>Nycticorax nycticorax</i>	-	-	-	0.01	8.3	1	4.2
<i>Pilherodius pileatus</i>	0.03	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Botaurus pinnatus</i>	-	-	-	0.01	16.7	1	8.3
Threskiornitidae							
<i>Theristicus caerulescens</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Theristicus caudatus</i>	0.04	16.7	1.5 (1-2)	-	-	-	8.3
Ciconiidae							
<i>Ciconia maguari</i>	-	-	-	0.01	16.7	1	8.3
<i>Jabiru mycteria</i>	0.03	8.3	2	- ^b	-	-	4.2
Cathartidae							
<i>Cathartes aura</i>	0.17	50	1.1 (1-2)	0.15	58.3	1.24 (1-3)	54.2
<i>Cathartes burrovianus</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	-
<i>Coragyps atratus</i>	1.1	58.4	7.8 (1-38)	0.6	83.3	3.1 (1-18)	75
Anhimidae							
<i>Chauna torquata</i>	0.03	8.3	1	0.1	91.7	1.3 (1-2)	50
Anatidae							
<i>Dendrocygna bicolor</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.1
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	-	-	-	0.02	8.3	4	4.1
<i>Dendrocygna viduata</i>	-	-	-	- ^b	-	-	-
<i>Coscoroba coscoroba</i>	-	-	-	- ^b	-	-	-
<i>Cairina moschata</i>	0.1	25	1.8 (1-4)	-	-	-	12.5
Accipitridae							
<i>Leptodon cayanensis</i>	-	-	-	- ^b	-	-	-
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	3.7	100	1.1 (1-17)	0.3	100	1.1 (1-2)	100
<i>Circus buffoni</i>	^b	-	-	-	-	-	-
<i>Accipiter striatus</i>	0.1	41.7	1	-	-	-	20.8
<i>Accipiter bicolor</i>	0.1	8.3	1	-	-	-	4.1
<i>Geranoospiza caerulescens</i>	0.3	83.3	1.2 (1-2)	0.03	41.7	1	58.3
<i>Buteogallus urubitinga</i>	0.04	25	1	0.2	91.7	1	58.3
<i>Buteogallus meridionalis</i>	0.1	50	1	0.03	50	1	50
<i>Parabuteo unicinctus</i>	-	-	-	0.01	8.3	2	4.1
<i>Busarellus nigricollis</i>	-	-	-	0.04	66.7	1	33.3
<i>Buteo magnirostris</i>	1.2	100	1.1 (1-2)	0.3	100	1	100
No identificados	0.04	16.7	1	0.02	41.7	1	29.2

^a Observada solo en poblados.

^b Detectada fuera de las transectas.

Tabla 1. Continuación.

Especies	Bosque			Río			PT
	IKA	P	T	IKA	P	T	
Falconidae							
<i>Polyborus plancus</i>	0.9	100	1.3 (1-5)	0.7	100	1.2 (1-4)	100
<i>Milvago chimachima</i>	-	-	-	- ^b	-	-	-
<i>Herpetotheres cachinnans</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
<i>Falco sparverius</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
<i>Falco femoralis</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.1
No identificados	0.01	8.3	1	-	-	-	4.1
Cracidae							
<i>Ortalis canicollis</i>	- ^b	-	-	0.2	83.3	2 (1-7)	41.7
Rallidae							
<i>Aramides cajanea</i>	0.2	66.7	1.2 (1-2)	-	-	-	33.3
Aramidae							
<i>Aramus guarauna</i>	2.9	100	1.1 (1-5)	0.2	91.7	1 (1-2)	95.8
Charadriidae							
<i>Vanellus chilensis</i>	0.04	8.3	1.5 (1-2)	0.05	16.7	3.3 (2-5)	12.5
<i>Charadrius collaris</i>	-	-	-	- ^b	-	-	-
Recurvirostridae							
<i>Himantopus himantopus</i>	0.05	8.3	4	0.03	8.3	7	8.3
Jacaniidae							
<i>Jacana jacana</i>	0.1	41.7	1	0.8	100	2.2 (1-9)	70.8
Scolopacidae							
<i>Tringa solitaria</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Tringa flavipes</i>	-	-	-	- ^b	-	-	-
Laridae							
<i>Phaetusa simplex</i>	-	-	-	0.01	8.3	1	4.2
Rynchopidae							
<i>Rynchops niger</i>	-	-	-	0.01	16.7	1.5 (1-2)	8.33
Columbidae							
<i>Columba picazuro</i>	0.04	25	3	0.2	41.7	2.8 (1-11)	33.3
<i>Columba cayennensis</i>	0.4	33.3	4.2 (1-12)	0.2	25	4.3 (1-23)	29.2
<i>Scardafella squammata</i>	0.1	8.3	5	-	-	-	4.2
<i>Columbina talpacoti</i>	0.1	41.7	1.1 (1-2)	-	-	-	20.8
<i>Columbina picui</i>	2.8	91.7	4.4 (1-21)	-	-	-	45.8
<i>Leptotila verreauxi</i>	2.1	100	1.4 (1-5)	0.3	100	1.2 (1-3)	100
No identificados	0.1	25	2 (1-4)	0.2	83.3	2 (1-5)	54.1
Psittacidae							
<i>Amazona aestiva</i>	2.8	100	4.7 (1-21)	0.01	8.3	3	54.2
<i>Nandayus nenday</i>	0.3	16.7	10.5 (5-15)	0.2	83.3	2.9 (1-5)	50
<i>Myiopsitta monachus</i>	0.1	16.7	3 (2-4)	0.7	91.7	4.2 (1-27)	58.3
No identificados	0.02	8.3	2	0.1	33.3	4.8 (1-9)	20.8
Cuculidae							
<i>Piaya cayana</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Crotophaga ani</i>	0.5	41.7	4.9 (1-10)	0.4	91.7	2.8 (1-6)	66.7
<i>Guira guira</i>	0.1	16.7	3.5 (1-6)	0.1	41.7	5 (2-11)	29.2
Strigidae							
<i>Bubo virginianus</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
Caprimulgidae							
<i>Podager nacunda</i>	- ^b	-	-	0.8	75	14.3 (1-30)	37.5
<i>Nyctidromus albicollis</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
<i>Hydropsalis torquata</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
Trochilidae							
No identificados	0.1	41.7	1	-	-	-	20.8
Alcedinidae							
<i>Ceryle torquata</i>	0.1	16.7	1.3 (1-2)	0.8	100	1.1 (1-2)	58.3
<i>Chloroceryle amazona</i>	0.01	8.3	1	0.9	100	1.2 (1-3)	54.1
<i>Chloroceryle americana</i>	0.03	16.7	1	0.3	83.3	1.1 (1-2)	50

^a Observada solo en poblados.^b Detectada fuera de las transectas.

Tabla 1. Continuación.

Especies	Bosque			Río			PT
	IKA	P	T	IKA	P	T	
Ramphastidae							
<i>Ramphastos toco</i>	0.05	25	1	-	-	-	12.5
Picidae							
<i>Melanerpes candidus</i>	-	-	-	0.03	25	2 (1-4)	12.5
<i>Piculus chrysochloros</i>	0.1	25	1.5 (1-2)	-	-	-	12.5
<i>Picoides mixtus</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Colaptes campestris</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
<i>Colaptes melanochloros</i>	-	-	-	0.02	25	1.7 (1-2)	12.5
<i>Celeus lugubris</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Campephilus leucopogon</i>	0.1	50	1.1 (1-2)	-	-	-	25
No identificados	0.2	58.3	1.3 (1-4)	0.02	25	1	41.7
Dendrocolaptidae							
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	0.2	50	1.2 (1-2)	-	-	-	25
<i>Campylorhamphus trochilirostris</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Xiphocolaptes major</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
No identificados	0.1	33.3	1	0.01	16.7	1	25
Furnariidae							
<i>Furnarius rufus</i>	3.0	100	1.4 (1-4)	0.04	41.7	1.8 (1-2)	70.8
<i>Phacellodomus rufifrons</i>	0.3	58.3	1.6 (1-2)	-	-	-	29.2
No identificados	0.04	25	1	0.02	33.3	1	29.2
Thamnophilidae							
<i>Taraba major</i>	0.2	58.3	1.1 (1-2)	-	-	-	29.2
<i>Thamnophilus doliatus</i>	0.04	16.7	1	-	-	-	8.3
Tyrannidae							
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	- ^b	-	-	- ^b	-	-	-
<i>Xolmis irupero</i>	0.1	33.3	1	-	-	-	16.7
<i>Hymenops perspicillatus</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Fluvicola albiventer</i>	0.03	16.7	1	0.1	50	1.2 (1-2)	33.3
<i>Machetornis rixosa</i>	0.1	33.3	1.2 (1-2)	0.4	100	1.3 (1-5)	66.7
<i>Pitangus sulphuratus</i>	1.8	100	1.1 (1-3)	1.1	100	1 (1-2)	100
<i>Pachyramphus viridis</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Myiarchus</i> sp.	0.1	58.3	1.1 (1-2)	0.01	25	1	41.7
No identificados	0.1	33.3	1.2 (1-2)	0.1	41.7	1.3 (1-3)	37.5
Hirundinidae							
<i>Tachycineta albiventer</i>	- ^b	-	-	0.02	16.7	2	8.3
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	0.1	16.7	3 (2-4)	0.3	58.3	5 (1-40)	37.5
No identificados	0.01	8.3	1	0.1	8.3	18	8.3
Troglodytidae							
<i>Donacobius atricapilla</i>	-	-	-	0.1	66.7	1.3 (1-2)	33.3
<i>Campylorhynchus turdinus</i>	-	-	-	0.03	41.7	1	20.8
Sylviidae							
<i>Polioptila dumicola</i>	0.1	25	1.3 (1-2)	-	-	-	12.5
Turdidae							
<i>Turdus amaurochalinus</i>	0.5	66.7	1.1 (1-3)	0.1	50	1.3 (1-3)	58.3
<i>Turdus rufiventris</i>	0.6	83.3	1 (1-2)	0.1	50	1.3 (1-2)	66.7
No identificados	0.3	58.3	1.2 (1-3)	0.1	50	1.6 (1-4)	54.1
Mimidae							
<i>Mimus triurus</i>	0.03	16.7	1	0.01	25	1	20.8
Corvidae							
<i>Cyanocorax chrysops</i>	0.1	33.3	2 (1-3)	-	-	-	16.7
<i>Cyanocorax cyanomelas</i>	1.0	83.3	2.9 (1-20)	-	-	-	41.7
Vireonidae							
<i>Cychlarhis gujanensis</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2

^a Observada solo en poblados.^b Detectada fuera de las transectas.

Tabla 1. Continuación.

Especies	Bosque			Río			PT
	IKA	P	T	IKA	P	T	
Emberizidae							
<i>Zonotrichia capensis</i>	2.5	100	3.2 (1-13)	-	-	-	50
<i>Poospiza melanoleuca</i>	0.2	75	1.7 (1-3)	-	-	-	37.5
<i>Sicalis luteola</i>	4.2	91.7	7.7 (1-38)	-	-	-	45.9
<i>Sporophila leucoptera</i>	0.03	8.3	2	0.01	16.7	1	12.5
<i>Coryphospingus cucullatus</i>	5.5	100	4.6 (1-15)	-	-	-	100
<i>Paroaria capitata</i>	0.2	33.3	1.7 (1-3)	0.2	83.3	1.4 (1-3)	58.3
<i>Paroaria coronata</i>	3.7	91.7	2.6 (1-18)	0.1	41.7	1.7 (1-3)	66.7
<i>Saltator aurantirostris</i>	0.2	66.7	1.1 (1-2)	-	-	-	33.3
<i>Saltator coerulescens</i>	0.6	75	1.5 (1-2)	0.1	33.3	1.1 (1-2)	54.2
<i>Cyanocompsa brissonii</i>	0.1	50	1.2 (1-2)	-	-	-	25
Thraupidae							
<i>Tachyphonus rufus</i>	0.1	16.7	1.7 (1-2)	-	-	-	8.3
<i>Ramphocelus carbo</i>	0.01	8.3	1	-	-	-	4.2
<i>Thraupis sayaca</i>	0.1	25	1.7 (1-3)	0.34	66.7	2.6 (1-11)	45.8
No identificados	0.04	16.7	1.5 (1-2)	0.01	8.3	1	12.5
Parulidae							
<i>Parula pitiayumi</i>	0.1	25	1.2 (1-2)	-	-	-	12.5
Icteridae							
<i>Psarocolius decumanus</i>	0.7	83.3	2.4 (1-14)	0.01	8.3	1	45.8
<i>Cacicus chrysopterus</i>	0.4	83.3	1.5 (1-3)	-	-	-	41.7
<i>Cacicus solitarius</i>	0.1	41.7	1.1 (1-2)	0.02	16.7	1	29.2
<i>Icterus cayanensis</i>	1.7	91.7	4.1 (1-36)	0.5	41.7	7.3 (1-19)	66.7
<i>Agelaius ruficapillus</i>	0.04	8.3	1.5 (1-2)	-	-	-	4.2
<i>Gnorimopsar chopi</i>	0.8	58.3	2.8 (1-12)	1.1	91.7	3.8 (1-22)	75
<i>Amblyramphus holosericeus</i>	-	-	-	0.01	8.3	2	4.2
<i>Sturnella superciliaris</i>	- ^b	-	-	-	-	-	-
<i>Agelaioides badius</i>	8.0	100	11.3 (1-30)	-	-	-	50
<i>Molothrus bonariensis</i>	0.6	33.3	5.7 (1-15)	0.6	75	5.2 (1-30)	54.2
Passeridae							
<i>Passer domesticus</i> ^a	-	-	-	-	-	-	-

^a Observada solo en poblados.

^b Detectada fuera de las transectas.

Sicalis luteola; en el río fueron *Phalacrocorax olivaceus*, *Pitangus sulphuratus* y *Gnorimopsar chopi*. En el río 12 especies y en el bosque 11 fueron observadas en todos los muestreos, de las cuales coincidieron 5 (*Rostrhamus sociabilis*, *Buteo magnirostris*, *Polyborus plancus*, *Leptotila verreauxi* y *Pitangus sulphuratus*). En el bosque, 7 especies (6.4%) aparecieron formando bandadas de tamaño promedio de 5 o más individuos. En esa misma zona 14 especies fueron observadas en alguna ocasión en bandadas de 15 o más individuos. En el caso del río, 6 especies (8%) aparecieron formando bandadas de tamaño promedio de 4 o más individuos y 9 especies lo hicieron en alguna ocasión en bandadas de 15 o más individuos.

En el bosque, los emberízidos fueron el grupo más diverso, siendo muy superior a cual-

quier otra familia del bosque o del río (Tabla 2). A ello contribuyeron las numerosas bandadas mixtas que forman con especies de ictéridos, compuestas por *Zonotrichia capensis*, *Sicalis luteola*, *Coryphospingus cucullatus*, *Paroaria coronata*, *Agelaioides badius*, *Molothrus bonariensis* y otras especies solitarias que se alimentan de las gramíneas y leguminosas de las zonas secas y abiertas del bosque. Los ictéridos mostraron el segundo mayor índice de diversidad en el bosque. Este valor y la riqueza específica (ocho especies) son elevados en comparación con las ocho especies en total encontradas por Parker et al. (1993) en ocho localidades del Chaco boliviano. La diversidad de emberízidos y de ictéridos fue muy superior en el bosque que en el río. Colúmbidos y accipítridos tuvieron valores de diversidad

muy semejantes y bastante altos, mayores que en el río. En el caso de los colúmbidos aparecieron seis especies, una menos que en el trabajo mencionado de Parker et al. (1993) para el Chaco boliviano. Psitácidos y furnáridos mostraron la misma tendencia, aunque con valores algo más bajos. Todas las familias con valores altos de diversidad en el bosque son de hábitos forestales excepto los ardeidos, cuya elevada diversidad se debe seguramente a la disponibilidad de zonas encharcadas con abundantes peces en los bordes del camino por el que discurre la transecta. Aparecieron, además, cinco especies de passeriformes abundantes (*Furnarius rufus*, *Zonotrichia capensis*, *Coryphospingus cucullatus*, *Paroaria coronata* y *Agelaioides badius*) y una de psitácido (*Amazona aestiva*) asociadas a menudo a hábitats abiertos de zonas boscosas, en este caso los bordes del camino (Tabla 1). El elevado porcentaje de presencia de *Aramus guarauna*, al igual que en el caso de los ardeidos, puede ser debido al encharcamiento del hábitat.

En el río las aves más frecuentes fueron de hábitos acuáticos, salvo *Pitangus sulphuratus*, *Myiopsitta monachus* (especie ligada a los palmares, predominantes en las orillas del río) y *Podager nacunda* (debido a la existencia de un dormitorio dentro de los límites de la transecta). Las familias de especies acuáticas como Phalacrocoracidae, Ardeidae, Jacanidae y Alcedinidae, así como Tyrannidae, tuvieron mayores valores de diversidad en el río que en el bosque (Tabla 2). Psittacidae, Accipitridae y Cathartidae también mostraron valores altos en el río, y esta última familia tuvo valores mayores que en el bosque debido al alto número de individuos de *Coragyps atratus* y *Cathartes aura* (Tabla 1). Las pocas observaciones de *Cathartes burrovianus*, que tuvieron lugar en el bosque, podrían ser una subestimación por haber sido confundida con *Cathartes aura*; no obstante, Hayes (1991) señaló una disminución de la abundancia de esta especie durante el período de aguas altas del río Paraguay, que corresponde con la de este estudio.

Este estudio produjo información relevante sobre la presencia y la distribución de algunas especies. Se observó en tres oportunidades a *Botaurus pinnatus*; dos veces en Paraguay, en la vegetación ribereña al norte de Bahía Negra (1 y 6 de agosto), y otra en la orilla bra-

Tabla 2. Diversidad (H') de familias de aves en ambientes de Chaco (bosque) y Pantanal (río) en Bahía Negra, norte de Paraguay.

Familia	Bosque	Río
Phalacrocoracidae	0.3	67.4
Anhingidae	-	0.4
Ardeidae	5.1	18.8
Threskiornitidae	0.2	
Ciconidae	0.1	0.1
Cathartidae	1.4	4.8
Anhimidae	0.1	0.3
Anatidae	0.3	0.2
Accipitridae	19.5	6.6
Falconidae	0.5	0.2
Cracidae	-	0.05
Rallidae	0.4	-
Aramidae	7.1	0.1
Charadriidae	0.2	0.3
Recurvirostridae	0.2	0.3
Jacanidae	0.3	4.6
Scolopacidae	0.1	-
Laridae	-	0.1
Rynchopidae	-	0.2
Columbidae	19.9	4.9
Psittacidae	8.5	7.9
Cuculidae	0.1	2.1
Caprimulgidae	-	5.6
Trochilidae	0.3	-
Alcedinidae	0.3	20.9
Ramphastidae	0.2	-
Picidae	0.2	0.4
Dendrocolaptidae	0.3	0.1
Furnariidae	9.2	0.4
Thamnophilidae	0.4	-
Tyrannidae	4.4	16.9
Hirundinidae	0.3	1.3
Troglodytidae	-	0.3
Sylviidae	0.2	-
Turdidae	1.5	0.4
Mimidae	0.1	0.2
Corvidae	1.1	-
Vireonidae	0.1	-
Emberizidae	92.0	4.3
Parulidae	0.3	-
Icteridae	58.5	24.8

sileña del río Paraguay (7 de agosto), lo que supone uno de los escasos registros de la especie para el país y zonas adyacentes (Tierno de Figueroa et al. 1999, Hennessey et al. 2003). Se observaron varios individuos de *Coscoroba coscoroba* frente al poblado de Bahía Negra (10 de agosto). Esta especie se consideraba poco común en Paraguay (Hayes 1995) y no ha sido

citada aún para Bolivia (Armonía-BirdLife 1995), a pesar de que esta observación se produjo a 20 km de la frontera boliviana. Más recientemente fue considerada como común en la región del Alto Chaco (Guyra Paraguay 2004). *Scardafella squammata* también ha sido considerada escasa en Paraguay y se la supone nidificante (Contreras y González Romero 1989, Hayes 1995). En Bahía Negra se detectaron dos grupos de cinco individuos (2 de agosto), alimentándose de la vegetación al borde del camino de la transecta del bosque. Otra especie escasa detectada en la zona fue *Saltator aurantiirostris*. En Bahía Negra se observaron 15 individuos solitarios o en parejas en el bosque en distintos momentos del período de estudio, en la vegetación arbórea y arbustiva junto al camino por el que discurría la transecta. *Ramphocelus carbo* es escasa en la Región Matogrosense y existen pocas citas en Paraguay (Hayes 1995). De hecho, solo se observó un individuo en la vegetación arbustiva densa del bosque (12 de julio). De la familia Caprimulgidae solo se detectaron tres especies con seguridad; sin embargo, fueron observadas dos especies más por la noche en la transecta del bosque, seguramente *Caprimulgus parvulus* y *Caprimulgus rufus*. Esta última resulta común en zonas de influencia chaqueña de Bolivia (Armonía-BirdLife 1995, Hennessey et al. 2003) y ha sido citada recientemente por vez primera para el Chaco paraguayo cerca de Bahía Negra (Capper et al. 2001). Estos autores encontraron, además, a *Nyctiprogne leucopyga* en Bahía Negra.

El Pantanal pertenece al Chaco Boreal y se ha mencionado como una región escasa en endemismos y capaz de albergar especies de la Región Amazónica, la Chaqueña y la Paranaense (Cardoso da Silva 2001). A su vez, el Chaco constituye una unidad biogeográfica particularmente flexible, tolerante a la invasión de especies foráneas y con escasos endemismos (Short 1975). Sin embargo, Parker et al. (1993) encontraron en una localidad del Chaco boliviano un 14% de especies endémicas y otros estudios (Redford y Eisenberg 1992, Parker et al. 1993, Norman 1994) reportaron especies de plantas, anfibios, reptiles y mamíferos que indican que la región puede tener un mayor grado de endemismos del que se pensaba, producido probablemente por las extremas condiciones ambientales que en ella se dan. El Chaco posee alrededor de 409 es-

pecies de aves (Short 1975), en el Pantanal de Poconé, que incluye 29 localidades, se han citado 317 (Cintra y Yamashita 1990) y se citaron 346 especies para el total del Pantanal (Cardoso da Silva 2001). Parker et al. (1993) muestrearon ocho localidades del Chaco y dos del Pantanal boliviano, y el número de especies osciló entre 101–165 con máximos de 165 (en el Chaco) y 150 (en el Pantanal). El estudio de varias localidades en el Parque Nacional Kaa-Iya del Gran Chaco ha revelado la presencia de al menos 285 especies (Taber et al. 1997, Miserendino 1998). A pesar de que los resultados de este estudio deben ser considerados como preliminares, estarían dentro del valor normal para localidades del Chaco y del Pantanal, en el que el número promedio de especies sería de 100, a diferencia de los 180–200 de las localidades amazónicas (Parker et al. 1993). Además, López (1985) reportó una riqueza de 90 especies para el departamento de Alto Paraguay y Guyra Paraguay (2004) de 377 para la Región Matogrosense, aunque solo Bahía Negra y sus alrededores reúnen ya las 132 especies detectadas en este estudio más al menos otras 11 citadas por otros autores (Hayes 1995, Capper et al. 2001, Guyra Paraguay 2004).

Las modificaciones que provocará la Hidrovía Paraná–Paraguay en el régimen hidrológico del río Paraguay pueden afectar drásticamente a la estructura y composición de la comunidad de aves. A pesar de existir ya algunas alteraciones en la zona, ésta posee aún un alto valor ecológico y se han encontrado especies que, según Guerrero (1997), indican la presencia de un bosque bien estructurado y en buen estado de conservación, entre ellas *Piculus chrysochloros*, *Celeus lugubris*, *Campephilus leucopogon*, *Xiphocolaptes major* y *Campylorhamphus trochilirostris*.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado dentro del proyecto “Acciones de Formación, Apoyo Institucional y Desarrollo Sostenible en Bahía Negra y Parque Nacional del Río Negro”, financiado por la AECI (Agencia Española de Cooperación Internacional) a través de la Asociación Hombre y Naturaleza: Paraguay. Nuestro más sincero agradecimiento al personal de las ONGs Hombre y Naturaleza: Paraguay, Hombre y Naturaleza: Bolivia y Asociación Amigos de Doñana, especialmente a J. Castroviejo, J. Heredia y O. Quiroga. A Eladio por su cooperación en Bahía Negra.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ARMONÍA-BIRDLIFE (1995) *Lista de las aves de Bolivia*. Cuarta edición. Armonía-BirdLife, Santa Cruz de la Sierra
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004) *Threatened birds of the world*. BirdLife International, Cambridge
- BURNHAM KP (1981) Summarizing remarks: environmental influences. *Studies in Avian Biology* 6:324–325
- CAPPER DR, CLAY RP, MADROÑO AN, MAZAR BARNETT J, BURFIELD IJ, ESQUIVEL EZ, KENNEDY CP, PERRENS M Y POPLE RG (2001) First records, noteworthy observations and new distributional data for birds in Paraguay. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 121:23–37
- CARDOSO DA SILVA JM (2001) Biogeografía e conservação de aves na região do Cerrado e do Pantanal. Pp. 1–10 en: FUNATURA (ed) *Ações prioritárias para a conservação da biodiversidade do Cerrado e Pantanal*. CI Brasil, Biodiversitas y UnB, Brasília
- CINTRA R Y YAMASHITA C (1990) Habitats, abundância e ocorrência das espécies de aves do Pantanal de Poconé, Mato Grosso, Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 37:1–21
- CLAY RP, CAPPER DR, MAZAR-BARNETT J, BURFIELD IJ, ESQUIVEL EZ, FARIÑA R, KENNEDY CP, PERRENS M Y POPLE RG (1998) White-winged Nightjars and Cerrado conservation: the finding of Project Aguará Ñu 1997. *Cotinga* 9:52–55
- CONTRERAS JR Y GONZÁLEZ ROMERO N (1989) Notas ornitológicas paraguayas. La palomita escamosa *Columbina squamata squamata* (Lesson, 1831). *Nótulas Faunísticas* 19:1–3
- ERICSON PG Y AMARILLA LA (1997) First observations and new distributional data for birds in Paraguay. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 117:60–67
- ESSER G (1982) *Vegetationsgliederung und kartenvegetation von Paraguay*. Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz
- GENTRY A (1993) Diversity and floristic composition of Neotropical dry forest. Pp. 146–194 en: MOONEY H, BULLOCK S Y MEDINA E (eds) *Tropical deciduous forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge
- GUERRERO J (1997) *Parque Nacional Gran Chaco. Aves en Bolivia, 1*. Armonía-BirdLife, Santa Cruz de la Sierra
- GUYRA PARAGUAY (2004) *Lista comentada de las aves de Paraguay*. Guyra Paraguay, Asunción
- HAYES FE (1991) Raptor densities along the Paraguay River: seasonal, geographical and time of day variation. *Journal of Raptor Research* 25:101–108
- HAYES FE (1995) *Status, distribution and biogeography of the birds of Paraguay*. American Birding Association, Colorado Springs
- HENNESSEY AB, HERZOG SK Y SAGOT F (2003) *Lista anotada de las aves de Bolivia*. Quinta edición. Armonía-BirdLife International, Santa Cruz de la Sierra
- LÓPEZ JA, LITTLE EL, RITZ GF, ROMBOLD JS Y HAHN WJ (1987) *Árboles comunes del Paraguay*. Peace Corps, Washington DC
- LÓPEZ N (1985) Avifauna del Departamento de Alto Paraguay. *Volante Migratorio* 4:9–13
- MISERENDINO RS (1998) Las aves del Izozog y el Area Natural de Manejo Integrado Kaa-Iya del Gran Chaco. *Ecología en Bolivia* 31:33–44
- NORMAN DR (1994) *Anfibios y reptiles del Chaco paraguayo*. Edición privada, San José de Costa Rica
- PARKER TA, GENTRY AH, FOSTER RB, EMMONS LH Y REMSEN JV JR (1993) *The lowland dry forests of Santa Cruz, Bolivia: a global conservation priority*. Rapid Assessment Program Working Paper 4, Conservation International, Washington DC
- REDFORD KH Y EISENBERG JF (1992) *Mammals of the Neotropics. The southern cone. Volume 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. University of Chicago Press, Chicago y Londres
- REMSSEN JV JR (1994) Use and misuse of bird lists in community ecology and conservation. *Auk* 111:225–227
- ROBBINS MB, FAUCETT RC Y RICE NH (1999) Avifauna of a Paraguayan Cerrado locality: Parque Nacional Serranía San Luis, Depto. Concepción. *Wilson Bulletin* 111:216–228
- ROMERO MT Y PADIAL JM (1998) En marcha las obras de la vía fluvial que alterará la ecología del Pantanal. *Quercus* 149:42
- RYAN M (1963) The biotic provinces of Central America. *Acta Zoológica Mexicana* 6:1–55
- SHANNON C Y WEAVER C (1949) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana
- SHORT LL (1975) A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 154:167–352
- TABER A, NAVARRO G Y ARRIBAS MA (1997) A new park in the Bolivian Gran Chaco, an advance in tropical dry forest conservation and community-based management. *Oryx* 31:189–198
- TELLERÍA JL (1986) *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Editorial Raíces, Madrid
- TIERNO DE FIGUEROA JM, PADIAL JM Y CASTROVIEJO J (1999) First record of Pinnated Bittern *Botaurus pinnatus* in the Matogrosense region of Paraguay. *Cotinga* 11:96
- VERNER J (1985) Assessment of counting techniques. *Current Ornithology* 2:247–302

AVES FRUGÍVORAS DE UN RELICTO DE SELVA SUBTROPICAL RIBEREÑA EN ARGENTINA: MANIPULACIÓN DE FRUTOS Y DESTINO DE LAS SEMILLAS

NORBERTO H. MONTALDO

Cátedra de Botánica, Depto. de Recursos Naturales y Ambiente, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, C1417DSE Buenos Aires, Argentina. montaldo@agro.uba.ar

RESUMEN.— Se estudió la forma de manipulación del fruto de las principales especies de aves frugívoras de la selva ribereña de Punta Lara y el destino que siguen las semillas. En experimentos de alimentación se utilizaron 5 especies de aves (un individuo de cada una) y 12 especies de plantas ornitócoras (11 de ellas comunes en Punta Lara) con frutos o semillas que ofrecían amplia variación morfológica. Además, se realizaron observaciones de campo sobre el comportamiento de alimentación y la dispersión de semillas, y se capturaron varios individuos con redes de niebla. La forma de ingestión del fruto y el destino de las semillas varió con el tipo de ave. Las semillas grandes fueron regurgitadas o destruidas por las aves que tragan el fruto entero y descartadas por las que lo aplastan en el pico previo a la ingestión, mientras que las pequeñas fueron defecadas. El tipo de pulpa, su grado de adherencia a la semilla y el tipo de envoltura seminal también influyeron sobre las posibilidades de dispersión. Los datos confirman que el papel del ave frugívora y su calidad como dispersora dependen de su morfología y comportamiento y, fuertemente, de las características de la diáspora.

PALABRAS CLAVE: *aves frugívoras, dispersión de semillas, frugivoría, frutos carnosos, ornitocoria.*

ABSTRACT. FRUIT-EATING BIRDS OF A SUBTROPICAL RIPARIAN FOREST RELIC IN ARGENTINA: FRUIT-HANDLING METHODS AND SEED FATE.— Fruit-handling methods by the most important fruit-eating birds of the Punta Lara riparian forest and seed fate were studied. Feeding experiments were conducted involving 5 species of birds (each one represented by an individual) and 12 species of ornithochorous plants (11 of them common at the Punta Lara forest) with fruits or seeds that showed ample variation in their morphological traits. Feeding behaviour and seed dispersal were also observed in the wild and several individuals were captured with mist nets. The mode of fruit handling and seed fate varied with the bird type. Larger seeds were regurgitated or destroyed by birds that swallow whole fruits and dropped by those that crush the fruits in their bills prior to consumption, while the small seeds were defecated. Pulp type, degree of adhesion of pulp to seed, and type of seed coating influenced seed dispersal ability. The results confirm that the bird's role as frugivore and its quality as seed disperser, while influenced by avian behaviour and morphology, are heavily dependent on plant dispersal-related traits.

KEY WORDS: *fleshy fruits, frugivory, fruit-eating birds, ornithochory, seed dispersal.*

Recibido 14 junio 2002, versión corregida recibida 30 noviembre 2004, aceptado 16 septiembre 2005

Considerando el procesamiento que hacen de los frutos y las consecuencias potenciales para la dispersión de semillas, existen tres tipos básicos de aves frugívoras: (1) las dispersoras legítimas, que tragan el fruto entero y regurgitan o defecan las semillas intactas; (2) las predadoras de pulpa, que arrancan trozos mientras el fruto está suspendido del pedicelo o lo aplastan con el pico y aprovechan solo la pulpa, descartando las semillas (y si bien no las dañan, tampoco las dispersan en forma

efectiva porque caen debajo de la planta madre); y (3) las predadoras de semillas, que las extraen del fruto y las trituran para ingerirlas (desechando la pulpa) o bien tragan el fruto íntegro y digieren el conjunto de pulpa y semillas (Jordano 1992; ver también Snow 1971 y Herrera 1984a, 1984b). Las formas en que las aves frugívoras ingieren o manipulan los frutos (y por ende el destino que siguen las semillas) tienen consecuencias potencialmente importantes tanto para las aves como

para las plantas involucradas (Moermond y Denslow 1985, Levey 1987). Como los ensambles de frugívoros con frecuencia incluyen aves de las tres categorías, se podría esperar que el éxito de dispersión de semillas varíe de acuerdo con la importancia relativa de cada grupo (Jordano 1995). El manejo que recibe el fruto depende principalmente de rasgos intrínsecos de la interacción planta-ave; por ejemplo, el tamaño y la variedad de frutos que un ave puede incluir en la dieta está limitado fuertemente por la amplitud de sus fauces (Wheelwright 1985) y también influyen otros aspectos de su morfología (Jordano 1987). Además, las dimensiones de la semilla explican la mayor parte de la variación existente en la forma de ingestión, cantidad de alimento consumido, forma de dispersión y el papel que el frugívoro puede cumplir (Levey 1987).

Las interacciones entre las plantas dispersadas por animales y los vertebrados que se alimentan de sus diásporas deben ser corroboradas en cada caso particular, porque un dispersor puede tener esta relación mutualista con algunas especies y ser predador de otras (Herrera 2002). Sin embargo, cuando se comparan conjuntos de especies de aves y de plantas se pueden establecer algunos patrones generales de interacción (e.g., la relación entre el tamaño de la semilla y el tipo de procesamiento; Wheelwright 1985, Levey 1987). La selva de Punta Lara es un buen lugar para hacer este tipo de comparaciones por la diversidad de plantas con frutos carnosos y de aves frugívoras que alberga (Montaldo 2000). Además, estas aves tienen amplia distribución en Argentina (Narosky e Yzurieta 2003) y América del Sur (Meyer de Schauensee 1982) y consumen frutos de una gran variedad de plantas (e.g., Figueiredo et al. 1995, Argel de Oliveira y Figueiredo 1996, Aragón 2000, Rougès y Blake 2001), por lo que las conclusiones obtenidas podrían ser aplicadas o cotejadas en otras áreas. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) interpretar cuál es el papel de las principales especies de aves frugívoras de la selva en su interacción con las plantas, y (2) identificar las características de las diásporas que influyen sobre el comportamiento de las aves, determinando la magnitud y el resultado de las interacciones en términos de eficacia biológica y demografía de las plantas (dispersión).

MÉTODOS

La Reserva de Punta Lara, ubicada en la provincia de Buenos Aires (34°47'S, 58°01'O), alberga el relicto más meridional de las selvas subtropicales americanas y, por ello, se trata de un ecosistema empobrecido (Cabrera 1960). El principal núcleo selvático ocupa aproximadamente 10 ha y se encuentra ubicado sobre la ribera del Río de la Plata, constituyendo una prolongación de la Selva Paranaense que, en forma de galerías, sigue los cursos de los ríos Paraná y Uruguay (Cabrera 1976). El estrato arbóreo incluye unas 16 especies nativas (Cabrera y Dawson 1944), 9 de las cuales tienen síndrome de ornitocoria (i.e., de dispersión por aves; Van der Pijl 1982), y está invadido por *Ligustrum lucidum* (ligustro), una planta originaria de China y muy consumida por las aves de la zona (Montaldo 1993). Las especies más comunes son *Ocotea acutifolia* (laurel), *Allophylus edulis* (chal-chal), *Pouteria salicifolia* (mata ojo) y *Sebastiania brasiliensis* (blanquillo), pero también son frecuentes *Lonchocarpus nitidus* (yerba del bugre), *Citharexylum montevidense* (espina de bañado), *Myrsine laetevirens* (canelón) y *Blepharocalyx salicifolius* (anacahuita). Los claros de la selva fueron colonizados por *Rubus ulmifolius* (zarzamora), arbusto nativo de la Región Mediterránea dispersado principalmente por aves frugívoras (Jordano 1982).

Según Klimaitis y Moschione (1987), en la selva de Punta Lara se encuentran unas 37 especies de aves, 18 de las cuales tienen hábitos frugívoros conocidos (Sick 1986). Una especie migratoria (*Elaenia parvirostris*) y otras siete residentes son los principales frugívoros de la comunidad (Montaldo 2000). Se mantuvo un individuo cautivo de cinco de estas especies (*Columba picazuro*, *Pitangus sulphuratus*, *Turdus rufiventris*, *Stephanophorus diadematus* y *Thraupis sayaca*), que representan a todas las familias involucradas. Las aves se mantuvieron en jaulas individuales y se les dio alimento balanceado (a *Columba picazuro* se le dio una mezcla para palomas). Estas especies fueron seleccionadas por su abundancia en el área (Klimaitis y Moschione 1987) y porque pertenecen a grupos que, *a priori*, difieren en la forma de ingerir los frutos y de procesar las semillas (Foster 1987, Levey 1987) o en la morfología y anatomía del aparato digestivo (Ziswiler y Farner 1972). Los cinco individuos

que se utilizaron en las pruebas de alimentación controlada fueron obtenidos en diferentes momentos y de diversas fuentes a lo largo del estudio. Dos se capturaron en Punta Lara (*Pitangus sulphuratus* y *Turdus rufiventris*), otro (*Columba picazuro*) fue capturado y cedido en préstamo por un criador de palomas y los dos restantes (*Stephanophorus diadematus* y *Thraupis sayaca*) se compraron en pajarerías. El distinto origen y el pequeño número de individuos experimentales podrían restringir la validez de los resultados de este estudio. Sin embargo, las observaciones de campo y los antecedentes bibliográficos (e.g., Foster 1987, Levey 1987) señalan una baja variación intraespecífica en la forma en que las aves frugívoras manipulan su alimento y en el papel (dispersión, predación) que tienen. Por tal motivo, los resultados obtenidos serían potencialmente extrapolables a toda la población, al menos en el área de trabajo y sus cercanías. El período de cautividad varió con la especie (desde un mes en *Columba picazuro* y *Thraupis sayaca* hasta casi un año en *Pitangus sulphuratus*, *Turdus rufiventris* y *Stephanophorus diadematus*). El tiempo fue breve para las aves que se alimentaron con pocas especies de plantas (disponibles simultáneamente), pero debió prolongarse en el caso de las que se alimentaron con varias plantas no disponibles al mismo tiempo.

A los individuos cautivos se les dieron frutos (incluyendo una semilla arilada, *Sapium haematospermum*) de 11 especies de plantas que son comunes en la selva de Punta Lara. No se suministraron todas las plantas a todas las aves, sino que se procuró cubrir las principales interacciones observadas en el campo (ver más adelante). Además, en las pruebas se incorporó *Ficus luschnathiana* (= *F. monckii*), porque se la consideró una especie de interés por varios motivos: posee un tamaño de "semilla" menor que las otras, es muy apetecida por las aves (Figueiredo y Perin 1995, obs. pers.), integra las selvas ribereñas que llegan hasta las cercanías de Punta Lara (Delta del Paraná) y está ampliamente distribuida en los sistemas selváticos de América del Sur (Cabrera 1976). En este trabajo se emplea el término "semilla" en sentido amplio, incluyendo a los aquenios (*Ficus luschnathiana*) y a las que están encerradas en un endocarpo esclerificado (frutos drupa). Las plantas elegidas ofrecen una amplia variación en las características de

sus diásporas, en la morfología del fruto y de la semilla y en el número de semillas por fruto (Tabla 1).

Se desarrollaron experimentos de alimentación en un aviario externo con piso de cemento alisado (3×2×2 m y división central removible). Las aves eran transportadas al aviario el día previo a cada experiencia y cuando ya tenían por lo menos una semana de aclimatación en las jaulas. El piso fue cubierto con papel de diario parcialmente humedecido, sobre el cual se colocaron los comederos. Si a un ave se le suministró un material vegetal, se lo hizo en al menos tres oportunidades. La cantidad de frutos o semillas ofrecidas por vez fue variable, dependiendo de su disponibilidad. Transcurridos 15 min se retiraron los comederos, se contó el número de frutos consumidos y se verificó la presencia de semillas liberadas, estableciendo su origen (e.g., defecadas, regurgitadas). A los 30 y 45 min de iniciada la experiencia se repitió la verificación. Simultáneamente, el comportamiento de las aves fue observado con binoculares desde una casilla ubicada a 5 m del aviario. También en varias ocasiones en las jaulas se ofrecieron algunos de los materiales experimentales; las jaulas poseían comederos colgantes y fueron colocadas en un patio. Se siguió un protocolo similar al del aviario y el comportamiento fue observado desde el interior de una habitación. La utilización de estos dos protocolos de alimentación (en aviario y en jaula) respondió a que fue imposible mantener a las aves en forma permanente en el aviario, por limitaciones logísticas (disponibilidad de espacio y de personal) y por razones de seguridad (vandalismo y presencia de predadores). Los datos obtenidos con ambos protocolos se presentan en forma acumulativa (como el porcentaje del total).

Entre 1990 y 1997 se hicieron observaciones en el campo. Durante la época de fructificación de las plantas se capturaron individuos ($n = 13$) con redes de niebla, que fueron retenidos durante 30 min en bolsas de nylon negro para obtener sus deyecciones o regurgitados. En forma quincenal o mensual se recorrieron en la selva (a media mañana y al atardecer) dos transectas de aproximadamente 300 m, observando con binoculares el comportamiento de alimentación (la forma de manipular el fruto, la ocurrencia de regurgitación, la defecación o el descarte de semillas).

Tabla 1. Características de las diásporas, de las semillas y consistencia de la pulpa (o el arilo) de las plantas de la selva de Punta Lara utilizadas en los experimentos. Se muestran los valores promedio \pm DE para los diámetros y el promedio y el rango (entre paréntesis) para el número de semillas por fruto. La pulpa se clasificó según un criterio arbitrario (Levey 1987).

Especie (familia)	Tipo	Diáspora		Semilla			Consistencia
		Diámetro (mm)	<i>n</i>	Número por fruto	Diámetro (mm)	<i>n</i>	
<i>Ficus luschnathiana</i> (Moraceae)	baya (sicono)	12.7 \pm 1.0	10	82 (60-100)	0.8 \pm 0.1	10	blanda
<i>Ocotea acutifolia</i> (Lauraceae)	baya	13.6 \pm 2.1	20	1	10.7 \pm 1.8	20	firme
<i>Sapium haematospermum</i> (Euphorbiaceae)	semilla arilada	5.9 \pm 0.3	10	1-3	4.9 \pm 0.2	10	firme
<i>Allophylus edulis</i> (Sapindaceae)	drupa	6.8 \pm 0.5	20	1	4.6 \pm 0.3	20	blanda
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Myrtaceae)	baya	6.9 \pm 0.8	20	1.3 (1-4)	2.9 \pm 0.4	27	blanda
<i>Myrceugenia glaucescens</i> (Myrtaceae)	baya	7.3 \pm 1.2	10	1.9 (1-5)	4.1 \pm 0.7	10	blanda
<i>Myrsine laetevirens</i> (Myrsinaceae)	drupa	5.3 \pm 0.3	20	1	4.1 \pm 0.2	20	firme
<i>Citharexylum montevidense</i> (Verbenaceae)	drupa	9.6 \pm 0.8	20	2	4.6 \pm 0.3	40	firme
<i>Rubus ulmifolius</i> (Rosaceae)	pluridrupa	12.3 \pm 2.9	20	20.8 (1-38)	2.2 \pm 0.1	30	blanda
<i>Ligustrum lucidum</i> (Oleaceae)	drupa	5.9 \pm 0.7	20	1.2 (1-2)	3.8 \pm 0.4	20	blanda
<i>Ligustrum sinense</i> (Oleaceae)	drupa	5.0 \pm 0.7	10	1	3.7 \pm 0.3	10	blanda
<i>Lonicera japonica</i> (Caprifoliaceae)	baya	6.0 \pm 0.8	10	6.7 (1-14)	2.2 \pm 0.2	10	blanda

Debajo de las plantas donde se alimentaban las aves se evaluó la existencia de deyecciones frescas, bolos de regurgitación, semillas limpias sin restos de pulpa (i.e., regurgitadas o descartadas, estas últimas muchas veces con algún resto) y partes de pericarpos de frutos. En particular para *Leptotila verreauxi* se inspeccionó el terreno debajo de los sitios de descanso o dormideros. El tiempo total de observación superó las 200 h y se examinaron más de 1500 muestras. Para complementar los datos morfológicos y el peso de las aves se consultó la colección de pieles del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (especímenes provenientes de la provincia de Buenos Aires).

El efecto del tamaño de la semilla sobre su destino se evaluó mediante un Análisis de

Correlación de Spearman entre el tamaño y la proporción de semillas regurgitadas (en las aves que son dispersoras legítimas de semillas: *Turdus rufiventris* y *Pitangus sulphuratus*), la proporción de semillas destruidas (en *Columba picazuro*, un predador de semillas) y la proporción de semillas descartadas (en *Stephanophorus diadematus*, un predador de pulpa) por los individuos cautivos. Como a *Thraupis sayaca* (también consumidor de pulpa) sólo se le suministraron frutos de dos especies de plantas, las cantidades de semillas descartadas vs. las ingeridas fueron comparadas con la Prueba de Chi-cuadrado. En las interacciones *Ocotea acutifolia*-*Turdus rufiventris* y *Citharexylum montevidense*-*Stephanophorus diadematus*, de particular interés por los comportamientos observados

Tabla 2. Longitud del pico (culmen), ancho de fauces (comisura rictal), peso y forma de ingestión de frutos de las principales aves frugívoras de la selva de Punta Lara. Se muestran los valores promedio \pm DE, con el número de muestra entre paréntesis.

Especie (familia)	Culmen (mm)	Fauces (mm)	Peso (g)	Forma de ingestión ^b
<i>Columba picazuro</i> (Columbidae)	18.6 \pm 1.7 (6)	14.2 \pm 1.6 (6)	269.0 \pm 57.8 (3)	FI
<i>Leptotila verreauxi</i> (Columbidae)	19.6 \pm 0.9 (6)	9.2 \pm 0.8 (6)	217.5 \pm 7.8 ^a (2)	FI
<i>Pitangus sulphuratus</i> (Tyrannidae)	31.0 \pm 1.4 (6)	17.7 \pm 2.0 (6)	66.5 \pm 2.8 (2)	FI
<i>Elaenia parvirostris</i> (Tyrannidae)	9.7 \pm 0.5 (6)	7.7 \pm 1.0 (6)	17.0 (1)	FI
<i>Turdus rufiventris</i> (Turdidae)	20.8 \pm 1.0 (6)	14.2 \pm 1.8 (6)	74.4 \pm 5.9 (6)	FI
<i>Turdus amaurochalinus</i> (Turdidae)	19.2 \pm 0.7 (6)	13.6 \pm 1.3 (6)	65.3 \pm 1.2 (3)	FI
<i>Stephanophorus diadematus</i> (Thraupidae)	11.2 \pm 1.0 (6)	10.7 \pm 1.0 (6)	37.6 \pm 1.3 (2)	PP
<i>Thraupis sayaca</i> (Thraupidae)	13.8 \pm 1.3 (6)	10.3 \pm 0.7 (6)	32.2 \pm 5.6 (3)	PP

^a Tomado de Fraga (1983).

^b FI: fruto íntegro, PP: fruto procesado en el pico.

en las aves (ver más adelante), se utilizó la Prueba de *t* de Student para dos muestras independientes para evaluar las diferencias entre las dimensiones de las diásporas y las de las fauces. Previamente se comprobó el ajuste de las variables a la distribución normal (Prueba de Kolmogorov-Smirnov) y la homogeneidad de las varianzas (Prueba de Bartlett).

RESULTADOS

Seis de las principales aves frugívoras de la selva de Punta Lara ingieren los frutos íntegros, mientras que otras dos los desintegran en el pico (Tabla 2). Las fauces de cuatro de las especies son lo suficientemente anchas como para ingerir diásporas de todas las plantas, mientras que las restantes tienen limitaciones en este sentido (Fig. 1). *Columba picazuro* es mucho más pesada que el resto de los integrantes del gremio, lo que podría dificultar su acceso a frutos ofrecidos en el extremo de ramas delgadas. *Leptotila verreauxi* también supera los 200 g pero, a diferencia de la anterior, nunca se la observó consumir frutos sobre las plantas.

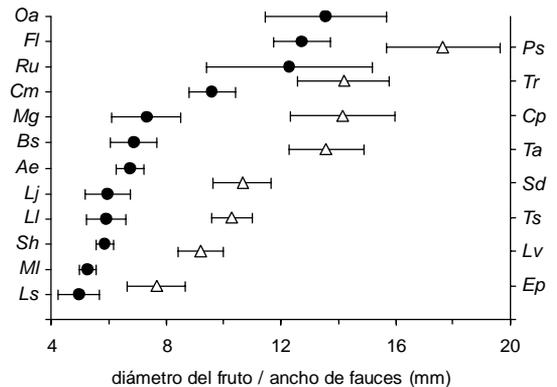


Figura 1. Comparación entre el diámetro del fruto de las plantas utilizadas en los experimentos (círculos negros) y el ancho de fauces de las principales aves frugívoras (triángulos blancos) de la selva de Punta Lara. Se muestran los valores promedio \pm DE. Oa: *Ocotea acutifolia*, Fl: *Ficus luschnathiana*, Ru: *Rubus ulmifolius*, Cm: *Citharexylum montevidense*, Mg: *Myrceugenia glaucescens*, Bs: *Blepharocalyx salicifolius*, Ae: *Allophylus edulis*, Lj: *Lonicera japonica*, Ll: *Ligustrum lucidum*, Sh: *Sapium haematospermum* (semilla arilada), Ml: *Myrsine laetevirens*, Ls: *Ligustrum sinense*, Ps: *Pitangus sulphuratus*, Tr: *Turdus rufiventris*, Cp: *Columba picazuro*, Ta: *Turdus amaurochalinus*, Sd: *Stephanophorus diadematus*, Ts: *Thraupis sayaca*, Lv: *Leptotila verreauxi*, Ep: *Elaenia parvirostris*.

Cuatro de las plantas poseen frutos de 10 mm o más, que no pueden ser ingeridos por frugívoros pequeños que tragan el fruto entero (e.g., *Elaenia parvirostris*; Fig. 1). En *Ficus* y *Rubus* las semillas son chicas y la pulpa blanda (Tabla 1), mientras que *Ocotea* y *Citharexylum* tienen semillas grandes y pulpa firme (en la última fuertemente adherida al endocarpo). En las tres primeras el tamaño del fruto restringiría el elenco de dispersores a aves de fauces grandes, mientras que *Citharexylum* podría interactuar con mayor número de especies, aunque las características mencionadas dificultarían la manipulación del fruto por parte de *Thraupis sayaca* y *Stephanophorus diadematus*, que despedazan o aplastan los frutos antes de ingerirlos (Tabla 2). El resto de las especies tiene diásporas suficientemente pequeñas como para ser consumidas por todos los frugívoros del área (Fig. 1).

Experimentación con aves cautivas

Turdus rufiventris.— Esta especie dispersa todas las semillas que ingiere, ya sea defecándolas o regurgitándolas (Tabla 3) entre los 10–30 min de la ingestión. Las semillas son regurgitadas aisladas y se halló una correlación positiva entre el tamaño de la semilla y la proporción de semillas regurgitadas (Correlación de Rangos de Spearman, $r_s = 0.95$, $P < 0.01$, $n = 12$).

Pitangus sulphuratus.— También dispersa todas las semillas ingeridas (Tabla 3), pero lo hace casi exclusivamente regurgitando bolos que incluyen los restos no digeridos del pericarpo. Las semillas son eliminadas a los 10–15 min de la ingestión del fruto y su tamaño influye en la vía de eliminación ($r_s = 0.71$, $P < 0.05$, $n = 8$), ya que solo aparecen en las deyecciones cuando son muy pequeñas (menores a 1–2 mm, como *Ficus* y *Lonicera*; Tabla 1).

Thraupis sayaca.— A diferencia de las anteriores (que tragan el fruto íntegro), esta especie desintegra el fruto en el pico para descartar las semillas. Las semillas que ingiere son dispersadas íntegras en las heces, donde comienzan a aparecer luego de transcurridos 10–20 min. De las dos especies que se le suministraron (Tabla 3), la de mayor tamaño de semilla (*Ligustrum lucidum*) resultó desfavorecida, con más descarte y menor dispersión ($\chi^2 = 38.28$, $P < 0.01$, $n = 203$).

Stephanophorus diadematus.— Su comportamiento es semejante al de *Thraupis sayaca* en la forma de manejar los frutos, el tratamiento que sufren las semillas y el tiempo en que permanecen en el tracto digestivo. Tomando el conjunto de las plantas que consumió (Tabla 3), el destino de las semillas no tuvo relación con su tamaño (i.e., no aumentó el descarte a mayor tamaño; $r_s = -0.03$, $P > 0.05$, $n = 6$). Este resultado es atribuible a que todas las semillas de *Myrsine* (que tienen el mayor diámetro) fueron defecadas, mientras que todas las de *Myrceugenia* (tan grandes como las anteriores; Tabla 1) y *Ligustrum sinense* (algo menores) fueron descartadas. A diferencia de las otras especies, en *Myrsine* la pulpa es firme y está fuertemente adherida al endocarpo, por lo que *Stephanophorus diadematus* ingiere el fruto entero. Si se excluye a *Myrsine* del análisis se observa una relación positiva entre el destino de la semilla y su tamaño ($r_s = 0.72$, $P > 0.10$, $n = 5$). Si bien esta tendencia no es significativa, concuerda con el patrón hallado en *Thraupis sayaca*, verificándose además que las dos semillas más pequeñas fueron menos descartadas (Tabla 3). Los frutos de *Citharexylum* no fueron ingeridos por *Stephanophorus diadematus* (Tabla 3), a pesar de que son algo menores que el ancho de sus fauces ($t_{24} = 2.62$, $P < 0.05$; Tablas 1 y 2). Estos frutos tienen características de pulpa similares a los de *Myrsine* pero mayor tamaño (Tabla 1) y caen del pico antes de que el ave consiga engullirlos. Al ofrecérsele *Rubus*, cuyos frutos pueden ser todavía más grandes pero poseen pulpa blanda, el ave consiguió tragar buena parte de cada fruto (Tabla 3).

Columba picazuro.— Al igual que *Turdus rufiventris* y *Pitangus sulphuratus* ingiere los frutos íntegros, pero es fundamentalmente un predador de semillas (las destruye) y su rutina de alimentación es muy diferente. Llena el buche comiendo mucho alimento de una vez y luego permanece largos períodos digiriendo, posada en una percha. Aunque no se midió el tiempo transcurrido, la presencia de heces con restos de los materiales suministrados siempre ocurrió con posterioridad al lapso controlado en cada experiencia (45 min, ver *Métodos*). Solo algunos carozos de *Citharexylum* aparecieron enteros en las deyecciones (Tabla 3). Son los de mayor tamaño entre las drupas ofrecidas ($r_s = -0.77$, $P > 0.05$, $n = 4$; Tabla 1), pero a la vez el endocarpo es mucho más duro y resistente

Tabla 3. Destino de las semillas (en porcentaje) y número total de frutos ingeridos (semillas en el caso de *Sapium haematospermum*) por parte de las distintas aves frugívoras de la selva de Punta Lara en condiciones experimentales. Las especies de plantas están ordenadas por tamaño decreciente de sus semillas. REG: regurgitadas, DEF: defecadas enteras, DSC: descartadas, DST: destruidas o defecadas deterioradas.

Especie	<i>Turdus rufiventris</i>			<i>Pitangus sulphuratus</i>			<i>Thraupis sayaca</i>			<i>Stephanophorus diadematus</i>			<i>Columba picazuro</i>		
	REG	DEF	n	REG	DEF	n	DSC	DEF	n	DSC	DEF	n	DST	DEF	n
<i>Ocotea acutifolia</i>	100	0	13												
<i>Sapium haematospermum</i>	100	0	54	100	0	15									
<i>Citharexylum montevidense</i>	100	0	12							- ^a	- ^a		84	16	30
<i>Allophylus edulis</i>	100	0	25												
<i>Myrsine laetevirens</i>	99.4	0.6	168							0	100	14	100	0	30
<i>Myrceugenia glaucescens</i>	72.4	27.6	16	100	0	15				100	0	18			
<i>Ligustrum lucidum</i>	77.0	23.0	890	100	0	120	82	18	91	94	6	252	100	0	728
<i>Ligustrum sinense</i>	91.6	8.4	503	100	0	46				100	0	450	100	0	306
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	45.0	55.0	356	100	0	15	38	62	31	48	52	278			
<i>Lonicera japonica</i>	0	100	30	98	2	18									
<i>Rubus ulmifolius</i>	0	100	15	100	0	13				68	32	12			
<i>Ficus luschnathiana</i>	0	100	15	75	25	15									

^a Los frutos se suministraron, pero no fueron ingeridos.

que en las otras especies (obs. pers.) que sufrieron una destrucción total de sus diásporas.

Observaciones de campo

La observación de individuos de *Turdus rufiventris* ($n = 25$) alimentándose en la selva en árboles de *Ocotea* permitió comprobar que muchos frutos se les caen al manipularlos y, entonces, que las semillas no son dispersadas (i.e., alejadas del árbol parental). Estos frutos se encuentran en el extremo de ramas delgadas y deben ser tomados principalmente en vuelo; tienen pulpa firme y una gran semilla y no hay diferencias importantes entre el tamaño de los frutos y el de las fauces ($t_{24} = 0.62$, $P > 0.05$; Tablas 1 y 2), todos factores que dificultarían la ingestión. En tres ocasiones se encontraron grupos de *Stephanophorus diadematus* ($n = 15$) que ingerían frutos enteros de *Myrsine* (de igual forma que lo hizo el individuo cautivo) y las deyecciones de un individuo de *Thraupis sayaca* capturado contenían semillas de esta especie. En *Blepharocalyx* ambas especies pueden descartar partes duras del pericarpo (= "cáscara"), además de las semillas, hecho no registrado en las pruebas de alimentación controlada. *Elaenia parvirostris* y *Turdus amaurochalinus* tienen comporta-

mientos similares a los representantes de sus respectivas familias que estuvieron cautivos (*Pitangus sulphuratus* y *Turdus rufiventris*, respectivamente). En particular para *Elaenia parvirostris*, las observaciones de individuos ($n = 37$) alimentándose en *Allophylus*, *Blepharocalyx* y *Myrsine*, y la inspección del terreno bajo las copas (ver Métodos), sugieren que dispersa las semillas fundamentalmente por regurgitación (tampoco se encontraron semillas en las heces de un individuo capturado) y que no las elimina agrupadas (como lo hace *Pitangus sulphuratus*) sino en forma individual. Las dos palomas que habitan la selva de Punta Lara tienen distinto comportamiento: *Columba picazuro* se alimenta en lo alto de los árboles fructificados e interactúa por lo menos con tres especies de plantas (Montaldo 2000), mientras que *Leptotila verreauxi* se alimenta en el suelo y al parecer solo ingiere frutos caídos de *Ligustrum*. Nunca se encontraron semillas en las deyecciones de *Leptotila verreauxi* ($n = 3$ posaderos, ver Métodos). Las deyecciones de *Columba picazuro* no pudieron ser analizadas en el terreno porque no se hallaron sitios de descanso. En Punta Lara esta especie visitaría los núcleos selváticos principalmente para alimentarse (obs. pers.), aunque también puede nidificar en ellos (Klimaitis y Moschione 1987).

DISCUSIÓN

En la selva de Punta Lara las especies de la familia Turdidae (*Turdus amaurochalinus* y *Turdus rufiventris*) son buenos vectores para la mayoría de las plantas ornitócoras, como ocurre con frecuencia en los hábitats templados (Herrera 2002). Son los principales dispersores de semillas del sistema y la forma de dispersión está condicionada por el tamaño de semilla (regurgitan las grandes y defecan las más pequeñas). Si bien es habitual que una proporción de las semillas ingeridas por *Turdus* spp. sea regurgitada debajo de la misma planta (Sallabanks 1992, obs. pers.) y que parte de los frutos arrancados caigan durante la manipulación (uno de cada cinco, Sallabanks 1992, 1993; 20–30%, Obeso y Fernández-Calvo 2002), en Punta Lara se comprobó que para ciertas especies de plantas (e.g., *Ocotea*) su eficiencia como dispersores sería menor, porque la pérdida de frutos puede ser muy elevada (aproximadamente 50%; Montaldo 2000) por un manejo deficiente del fruto atribuible a sus características y accesibilidad. A tal punto a *Turdus rufiventris* le resulta difícil el manejo de los frutos de *Ocotea*, que cuando los encuentra caídos en el suelo muchas veces intenta picar pedazos del pericarpo en lugar de consumirlos enteros (obs. pers.; ver también Rey y Gutiérrez 1996).

Las dos especies de Tyrannidae (*Pitangus sulphuratus* y *Elaenia parvirostris*) son también dispersores legítimos (sensu Snow 1971). La calidad como dispersor de *Pitangus sulphuratus* (omnívoro; e.g., Fitzpatrick 1980, Foster 1987) sería inferior porque regurgita la mayoría de las semillas agrupadas en bolos (lo mismo fue observado en Brasil; Sick 1986). Aunque hay especies de plantas que no se ven afectadas cuando sus semillas son dispersadas en grupos grandes (e.g., en heces de mamíferos; Campos y Ojeda 1997), en las plantas ornitócoras esta forma de liberación de semillas disminuye la germinación, influyendo también en los patrones espaciales de reclutamiento y similitud genética entre individuos vecinos (Herrera 1989, Barnea et al. 1992). La regurgitación de semillas solitarias que efectúa *Elaenia parvirostris* parece de mayor eficiencia demográfica. Coincidentemente, *Elaenia* es un género más frugívoro que *Pitangus* (Fitzpatrick 1980, Marini y Cavalcanti 1998) y una especie afín (*Elaenia albiceps*) tiene mucha importancia

para la dispersión de semillas en los bosques del sur de América del Sur (Willson et al. 1996, Aizen et al. 2002).

En cuanto a las especies de la familia Thraupidae, tanto *Thraupis sayaca* como *Stephanophorus diadematus* dispersaron semillas únicamente con las deyecciones y su calidad como dispersores varió según la especie de planta. Las semillas que descartan se verían perjudicadas porque su germinación y la supervivencia de las plántulas tienden a ser mayores lejos de la planta madre (Willson 1992, Herrera 2002), aunque esta norma no se cumple para todas las especies (Howe y Smallwood 1982). *Thraupis sayaca* es un buen dispersor de plantas con semillas pequeñas (Figueiredo et al. 1995) y el tamaño de la semilla influye sobre las posibilidades de dispersión, ya que cuanto mayores son aumenta la chance de descarte (Levey 1987, este trabajo). Sin embargo, otras características del fruto (e.g., pulpa firme y difícil de separar de la semilla) pueden contrarrestar dicho efecto y entonces los Thraupidae son capaces de dispersar semillas relativamente grandes, como ocurre con *Myrsine* en la selva de Punta Lara. Por su habilidad de aplastar el alimento, estas aves pueden consumir frutos más grandes que sus fauces (Levey 1987); por ejemplo, *Stephanophorus diadematus* consume *Rubus*. Pero si la pulpa no es blanda y las dimensiones del fruto y semilla se aproximan a las dimensiones de las fauces el fruto se torna difícil de manipular y tragar, requiere más tiempo de maniobra en el pico (Sallabanks 1993, obs. pers.) y el ave abandona el intento o se le cae accidentalmente, como ocurre con *Stephanophorus diadematus* y *Citharexylum*. Por ello, es de esperar que los Thraupidae no interactúen con plantas con diásporas difíciles de manipular (Levey 1987) y, de hecho, en la selva solo se vieron individuos de *Stephanophorus diadematus* ($n = 4$) clavando el pico en los frutos de *Citharexylum* (sin arrancarlos de la infrutescencia). Este hábito tendría como finalidad succionar el jugo (Moermond 1983), que presenta alto contenido de hidratos de carbono disponibles (Montaldo 2000).

Por último, las especies de Columbidae se comportaron fundamentalmente como predatoras de semillas, pero pueden dispersar a las que son duras o están protegidas por fuertes carozos, como hace *Columba picazuro* con *Citharexylum* en Punta Lara o *Columba palumbus* con

Prunus mahaleb (Jordano 1995). También las muy pequeñas podrían escapar a su poderoso sistema digestivo (Ziswiler y Farner 1972), porque en los frugívoros predadores que ingieren el fruto íntegro el tamaño de la semilla es crítico para determinar su destino (Santamaría y Franco 2000). Si bien no se le ofreció al individuo cautivo de *Columba picazuro*, éste sería el caso de *Ficus*, que fue incluido por Moermond y Denslow (1985) entre las semillas que atraviesan el tracto de palomas del género *Columba*.

Las observaciones realizadas confirman que el papel del ave frugívora (predador o dispersor) y su calidad como dispersora dependen de su morfología y comportamiento, y también de la forma de presentación y características de la diáspora con la que interactúa (Jordano 1992). De ellas, el principal factor determinante es el tamaño de la semilla (Levey 1987), pero en muchos casos influyen otros como la textura de la pulpa, su grado de adherencia a las semillas y la protección con que cuentan las mismas.

AGRADECIMIENTOS

A. Chiappe y G. G. Roitman colaboraron en las tareas de campo y Roitman también en el cuidado de las aves. P. Aguirre me facilitó el individuo de *Columba picazuro* que utilicé en los experimentos. D. Medan y J. J. Valla leyeron críticamente el manuscrito y sus opiniones ayudaron a mejorarlo. En el mismo sentido contribuyeron las sugerencias de L. Malizia y de J. P. Torretta. El aviario utilizado en los experimentos fue construido con fondos de un subsidio de la Universidad de Buenos Aires. Dedicó este trabajo a la memoria de mi padre, H. A. Montaldo, que en numerosas ocasiones me acompañó a la Reserva de Punta Lara.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AIZEN MA, VÁZQUEZ DP Y SMITH-RAMÍREZ C (2002) Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:79–97
- ARAGÓN R (2000) Especies exóticas como recursos para las aves en bosques secundarios de las Yungas. Pp: 21–35 en: GRAU HR Y ARAGÓN R (eds) *Ecología de árboles exóticos de las Yungas argentinas*. LIEY, Tucumán
- ARGEL DE OLIVEIRA MM Y FIGUEIREDO RA DE (1996) Aves que visitam uma figueira isolada em ambiente aberto, Espírito Santo, Brasil. *Iheringia* 80:127–134
- BARNEA A, YOM-TOV Y Y FRIEDMAN J (1992) Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica* 13:209–219
- CABRERA AL (1960) La selva marginal de Punta Lara. *Ciencia e Investigación* 16:439–446
- CABRERA AL (1976) Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1–85 en: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo 1*. ACME, Buenos Aires
- CABRERA AL Y DAWSON G (1944) La selva marginal de Punta Lara en la ribera argentina del Río de la Plata. *Revista del Museo de La Plata* 5:267–382
- CAMPOS CM Y OJEDA RA (1997) Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35:707–714
- FIGUEIREDO RA DE, MOTTA JUNIOR JC Y DA SILVA VASCONCELLOS LA (1995) Pollination, seed dispersal, seed germination and establishment of seedlings of *Ficus microcarpa*, Moraceae, in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 55:233–239
- FIGUEIREDO RA DE Y PERIN E (1995) Germination ecology of *Ficus luschnathiana* drupelets after bird and bat ingestion. *Acta Oecologica* 16:71–75
- FITZPATRICK JW (1980) Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82:43–57
- FOSTER MS (1987) Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *Condor* 89:566–580
- FRAGA RM (1983) Conducta vocal y reproducción de la Yerutí Común (*Leptotila verreauxi*) en Lobos, Buenos Aires. *Hornero* 12:89–94
- HERRERA CM (1984a) A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interactions in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54:1–23
- HERRERA CM (1984b) Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65:609–617
- HERRERA CM (1989) Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55:250–262
- HERRERA CM (2002) Seed dispersal by vertebrates. Pp. 185–208 en: HERRERA CM Y PELLMYR O (eds) *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford
- HOWE HF Y SMALLWOOD J (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201–228
- JORDANO P (1982) Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38:183–193
- JORDANO P (1987) Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* 129:125–189
- JORDANO P (1992) Fruits and frugivory. Pp. 105–156 en: FENNER M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI, Wallingford
- JORDANO P (1995) Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71:479–491
- KLIMAITIS JF Y MOSCHIONE F (1987) *Aves de la Reserva Integral de Selva Marginal de Punta Lara y sus alrededores*. Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia de Buenos Aires, Buenos Aires

- LEVEY DJ (1987) Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129:471–485
- MARINI MÂ Y CAVALCANTI RB (1998) Frugivory by *Elaenia* flycatchers. *Hornero* 15:47–50
- MEYER DE SCHAUENASSE (1982) *A guide to the birds of South America*. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Wynnewood
- MOERMOND TC (1983) Suction-drinking in tanagers (Thraupidae) and its relation to frugivory. *Ibis* 125:545–549
- MOERMOND TC Y DENSLOW JS (1985) Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs* 36:865–897
- MONTALDO NH (1993) Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de selva subtropical en la Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:75–85
- MONTALDO NH (2000) Éxito reproductivo de plantas ornitócoras en un relicto de selva subtropical en la Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 73:511–524
- NAROSKY T E YZURIETA D (2003) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Edición de Oro. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires
- OBESO JR Y FERNÁNDEZ-CALVO IC (2002) Fruit removal, pyrene dispersal, post-dispersal predation and seedling establishment of a bird-dispersed tree. *Plant Ecology* 165:223–233
- REY PJ Y GUTIÉRREZ JE (1996) Pecking of olives by frugivorous birds: a shift in feeding behaviour to overcome gape limitation. *Journal of Avian Biology* 27:327–333
- ROUGÈS M Y BLAKE JG (2001) Tasas de captura y dietas de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán. *Hornero* 16:7–15
- SALLABANKS R (1992) Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of hawthorn *Crataegus monogyna* (Rosaceae). *Oecologia* 91:96–304
- SALLABANKS R (1993) Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology* 74:1326–1336
- SANTAMARÍA M Y FRANCO AM (2000) Frugivory of Salvin's Curassow in a rainforest of the Colombian Amazon. *Wilson Bulletin* 112:473–481
- SICK H (1986) *Ornitología brasileira, uma introdução*. Vol. 2. Segunda Edición. Editora Universidade de Brasília, Brasília
- SNOW DW (1971) Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194–202
- VAN DER PIJL L (1982) *Principles of dispersal in higher plants*. Tercera Edición. Springer-Verlag, Berlín
- WHEELWRIGHT NT (1985) Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808–818
- WILLSON MF (1992) The ecology of seed dispersal. Pp. 61–85 en: FENNER M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CABI, Wallingford
- WILLSON MF, SMITH-RAMÍREZ C, SABAG C Y HERNÁNDEZ JF (1996) Mutualismos entre plantas y animales en bosques templados de Chile. Pp. 251–264 en: ARMESTO JJ, VILLAGRÁN C Y KALIN ARROYO M (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago
- ZISWILER V Y FARNER DS (1972) Digestion and the digestive system. Pp. 343–430 en: FARNER DS Y KING JR (eds) *Avian biology. Volume 2*. Academic Press, Nueva York

ÉXITO REPRODUCTIVO DEL TORDO RENEGRIDO (*MOLOTHRUS BONARIENSIS*) EN HOSPEDADORES DE DISTINTO TAMAÑO CORPORAL

VANINA D. FIORINI¹, ANDREA A. ASTIÉ¹, DIEGO T. TUERO¹ Y JUAN C. REBORDA^{1,2}

¹ Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Piso 4, Pabellón 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.

² reboreda@ege.fcen.uba.ar

RESUMEN.— Se analizaron los distintos componentes del éxito reproductivo del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) en tres hospedadores que difieren marcadamente en su tamaño corporal: la Ratona Común (*Troglodytes musculus*), el Zorzal Chalchalero (*Turdus amaurochalinus*) y la Calandria Grande (*Mimus saturninus*). Para cada hospedador se estimó la supervivencia de sus nidos y la supervivencia de huevos, el éxito de eclosión y la supervivencia de pichones del parásito en nidos exitosos. En nidos de *Troglodytes musculus* y *Mimus saturninus* se analizó la asociación entre el número de huevos presentes en el nido durante la incubación y el éxito de eclosión de los huevos del parásito, y entre el número de pichones del hospedador y la supervivencia de los pichones parásitos. La supervivencia y el éxito de eclosión de los huevos del parásito no difirieron entre hospedadores, pero la supervivencia de sus pichones fue menor en los nidos de *Turdus amaurochalinus*. El éxito de eclosión estuvo asociado negativamente al número de huevos en los nidos de *Troglodytes musculus* pero no en los de *Mimus saturninus*, mientras que la supervivencia de los pichones estuvo asociada negativamente con el número de pichones del hospedador en los nidos de *Mimus saturninus* pero no en los de *Troglodytes musculus*. Los resultados de este y de otros estudios muestran que no existe una clara asociación entre el éxito reproductivo de *Molothrus bonariensis* y el tamaño corporal del hospedador, y señalan la importancia de tener en cuenta otras características de la historia de vida del hospedador además de su tamaño corporal.

PALABRAS CLAVE: éxito reproductivo, *Molothrus bonariensis*, parasitismo de cría, Tordo Renegrado.

ABSTRACT. REPRODUCTIVE SUCCESS OF SHINY COWBIRD (*MOLOTHRUS BONARIENSIS*) IN HOSTS OF DIFFERENT BODY SIZE.— We analyzed different components of the reproductive success of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) in three hosts that differ remarkably in body size: the House Wren (*Troglodytes musculus*), the Creamy-bellied Thrush (*Turdus amaurochalinus*), and the Chalk-browed Mockingbird (*Mimus saturninus*). For each host we estimated nest survival, and parasite's egg survival, hatching success and chick survival in successful nests. In *Troglodytes musculus* and *Mimus saturninus* nests we also analyzed the association between number of eggs and hatching success of the parasite, and between number of host chicks and chick survival of the parasite. The survival and hatching success of parasite's eggs did not differ between hosts, but chick survival was lower in *Turdus amaurochalinus* nests. Hatching success was negatively associated with number of eggs in *Troglodytes musculus* nests but not in those of *Mimus saturninus*, while chick survival was negatively associated with number of host chicks in *Mimus saturninus* nests but not in those of *Troglodytes musculus*. These results, as well as the ones of other studies, show that there is no clear association between the reproductive success of *Molothrus bonariensis* and the body size of the host and point out the importance of considering other host life history traits in addition to body size.

KEY WORDS: brood parasitism, *Molothrus bonariensis*, reproductive success, Shiny Cowbird.

Recibido 14 enero 2005, aceptado 27 septiembre 2005

El Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) es un parásito de cría extremadamente generalista en cuanto a la selección de sus hospedadores. Los huevos de este parásito han sido encontrados en nidos de 243 especies y al menos 88 de ellas crían con éxito a sus picho-

nes (Friedmann y Kiff 1985, Ortega 1998, Lowther y Post 1999, Fraga 2002, Lowther 2004). Si bien existen numerosos trabajos que presentan datos sobre la frecuencia e intensidad de parasitismo de *Molothrus bonariensis*, y en muchos de ellos se analiza el impacto de

esta especie sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores (se pueden ver las revisiones de Ortega 1998 y Reboveda et al. 2003), muy pocos estudios tienen información detallada del éxito reproductivo del parásito. Conocer el éxito reproductivo de *Molothrus bonariensis* cuando parasita a sus principales hospedadores resulta necesario para poder entender la dinámica poblacional del parásito y, de esta forma, poder predecir el impacto que éste puede producir sobre las poblaciones de especies hospedadoras (May y Robinson 1985, Wiley et al. 1991, Trine et al. 1998, Ney-Nifle et al. 2005).

El éxito reproductivo de un parásito de cría depende principalmente de: (1) la supervivencia de los nidos del hospedador y (2) la supervivencia de los huevos, el éxito de eclosión y la supervivencia de los pichones parásitos en nidos exitosos (i.e., en nidos en donde no hubo predación ni fueron abandonados). La mayoría de los estudios que han analizado el éxito reproductivo de *Molothrus bonariensis* presenta información sobre la proporción de huevos puestos por el parásito que llegan al estadio de volantes (Ortega 1998). Estos trabajos no discriminan entre las pérdidas que son consecuencia de la predación o del abandono del nido del hospedador y aquellas que resultan de la destrucción o falla de eclosión de los huevos o de la muerte de los pichones parásitos en nidos exitosos (i.e., los que produjeron volantes del hospedador). Otra aproximación para estimar el éxito reproductivo del parásito ha sido la utilizada por Mason (1986a, 1986b). Este autor evaluó la calidad de una comunidad de hospedadores de *Molothrus bonariensis* a partir de la supervivencia de sus nidos, si los hospedadores rechazaban o no huevos del parásito y si presentaban una dieta apropiada para sus pichones (i.e., que incluya proteínas animales). A partir de este análisis, Mason concluyó que el éxito reproductivo de *Molothrus bonariensis* sería mayor en hospedadores de tamaño corporal mayor que el parásito (i.e., mayores de 45–50 g).

Uno de los inconvenientes de suponer que el éxito reproductivo del parásito es función de la supervivencia de los nidos del hospedador es que ésta puede modificarse como resultado de la transformación del ambiente (Robinson et al. 1995) o puede diferir marcadamente entre ambientes (Mermoz y Reboveda 1998). Por el contrario, la supervivencia de los

huevos, su éxito de eclosión y la supervivencia de los pichones del parásito dependen mayormente de las características del hospedador, por lo que sería de esperar que, para un determinado hospedador, estos componentes del éxito reproductivo del parásito no difieran mayormente entre ambientes. Por lo antes expuesto, al evaluar el éxito reproductivo del parásito cuando parasita un determinado hospedador resulta importante estimar en forma independiente la supervivencia de sus nidos y la supervivencia de huevos y pichones del parásito en nidos exitosos.

Existen distintos factores que pueden afectar la supervivencia de los huevos parásitos, su éxito de eclosión y la supervivencia de los pichones. En relación a la supervivencia de los huevos, las hembras de *Molothrus bonariensis* pican los huevos del hospedador y eventualmente los de otras hembras parásitas cuando visitan y parasitan los nidos (Hudson 1874, Höy y Ottow 1964). Este comportamiento, junto con el rechazo de huevos parásitos por parte de algunos hospedadores, sería la principal causa de pérdida de huevos de *Molothrus bonariensis* en nidos en donde no hubo predación ni abandono (Mermoz y Reboveda 2003). Por lo tanto, se espera que la supervivencia de los huevos del parásito esté asociada negativamente con la intensidad de parasitismo sobre el hospedador.

El éxito de eclosión de los huevos del parásito puede verse reducido por una mala sincronización del parasitismo con la puesta de huevos del hospedador (los huevos puestos cuando la incubación está avanzada no tendrían tiempo suficiente para completar su desarrollo; Fraga 1998) y por un corto período de incubación de los huevos del hospedador (los huevos parásitos tendrían una menor probabilidad de completar su desarrollo). El éxito de eclosión de los huevos del parásito también podría disminuir si los huevos del parásito y los del hospedador difieren en tamaño (Scott y Lemon 1996) o si el número de huevos en el nido es muy numeroso (Peer y Bollinger 1997).

La supervivencia de los pichones parásitos depende de que el alimento que entregan los hospedadores sea apropiado para el pichón parásito (Middleton 1991, Kozlovic et al. 1996). También puede influir que los pichones del hospedador tengan un mayor tamaño corporal o que éstos nazcan antes que los pichones

del parásito (Scott y Lemon 1996). Otro factor que podría afectar negativamente la supervivencia de los pichones parásitos es el número de pichones del hospedador con los que debe competir por alimento. Sin embargo, Kilner (2003) y Kilner et al. (2004) han planteado que la presencia de pichones del hospedador podría aumentar la tasa de entrega de alimento al nido por parte de los padres y, de esta forma, beneficiar al pichón parásito.

El objetivo de este trabajo es analizar la supervivencia y el éxito de eclosión de los huevos y la supervivencia de los pichones de *Molothrus bonariensis* en tres hospedadores que difieren marcadamente en su tamaño corporal (Tabla 1): la Ratona Común (*Troglodytes musculus*) (= *Troglodytes aedon musculus*; Brumfield y Capparella 1996), el Zorzal Chalchalero (*Turdus amaurochalinus*) y la Calandria Grande (*Mimus saturninus*). Para *Troglodytes musculus* y *Mimus saturninus* se analiza la asociación entre el número de huevos presentes en el nido durante la incubación y el éxito de eclosión de los huevos del parásito, y entre el número de pichones del hospedador y la supervivencia de los pichones parásitos. Además, se comparan los resultados con los de estudios previos del éxito reproductivo de *Molothrus bonariensis* parasitando otros hospedadores.

MÉTODOS

Sitios de estudio

Los estudios de *Troglodytes musculus* y *Mimus saturninus* se realizaron en la Reserva Privada de Flora y Fauna Autóctona "El Destino", ubicada en el partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires (35°08'S, 57°23'O). La recolección de datos para *Mimus saturninus* abarcó las temporadas reproductivas (octubre-enero) de 2002-2003 y 2003-2004, mientras que para *Troglodytes musculus* se realizó durante la temporada reproductiva 2003-2004. El estudio de *Turdus amaurochalinus* se realizó en el departamento de Guaymallén, provincia de Mendoza (32°51'S, 68°42'O), durante las temporadas reproductivas (octubre-diciembre) de 1999-2002.

Recolección de datos

Los datos de *Troglodytes musculus* se obtuvieron en nidos construidos en cajas-nido de ma-

dera. Las cajas-nido tenían dimensiones internas de 23 × 14 × 10 cm (altura, ancho y profundidad) y fueron colocadas en talas (*Celtis tala*) a una altura de 1.5-2.0 m antes del inicio de la temporada reproductiva (ver más detalles en Tuero 2004). Los datos de *Mimus saturninus* fueron obtenidos en nidos construidos en talas (*Celtis tala*), coronillos (*Scutia buxifolia*) y molles (*Schinus longifolius*) a una altura de 1.5-2.5 m. Los datos de *Turdus amaurochalinus* fueron obtenidos en nidos construidos principalmente en vides y olivos a una altura de 1.5-4.5 m (ver más detalles en Astié 2004). Los nidos de *Mimus saturninus* y *Turdus amaurochalinus* fueron ubicados a través de una búsqueda sistemática en sitios en los que individuos adultos de estas especies emitían cantos de alarma.

Los nidos de cada especie fueron revisados regularmente cada 1-3 días desde el momento en que fueron encontrados hasta que produjeron volantones o fueron abandonados o predados. En cada visita se registró el número de huevos o pichones del hospedador y del parásito. A medida que los huevos eran puestos fueron medidos con un calibre (error: ±0.1 mm) y rotulados con tinta indeleble para permitir su seguimiento individual. Los pichones fueron marcados con tinta indeleble en el tarso y a los 7-9 días de edad se les colocó una combinación única de anillos de colores en sus tarsos. Los pichones fueron pesados regularmente con una balanza digital portátil (error: 0.1 g) en el caso de *Troglodytes musculus* y con balanzas de resorte de 10 y 50 g (error: 0.1 y 0.5 g, respectivamente) en el caso de *Mimus saturninus* y *Turdus amaurochalinus*.

Análisis de datos

La frecuencia de parasitismo (proporción de nidos que recibieron al menos un huevo parásito) y su intensidad (número promedio de huevos parásitos por nido parasitado) se estimaron a partir de una muestra de nidos encontrados en construcción o puesta que completaron la puesta. Se utilizó este criterio ya que: (1) la mayoría de los eventos de parasitismo de *Molothrus bonariensis* ocurren durante la puesta del hospedador (Massoni y Rebores 1998, Mermoz y Rebores 1999), y (2) la inclusión de nidos en donde hubo predación o que fueron abandonados durante el estadio de puesta podría producir una subestimación de la frecuencia de parasitismo, ya

que estos nidos no sobrevivieron el tiempo suficiente como para ser parasitados.

Para estimar el tamaño de los huevos de cada hospedador se calculó la longitud y el ancho promedio de los huevos de cada nido y luego se promediaron estos valores (se consideraron a los nidos como datos independientes). En el caso de los huevos del parásito se consideró que cada huevo fue independiente, ya que no pudieron ser asignados a una hembra determinada.

El período de incubación del hospedador se estimó como el tiempo transcurrido desde la puesta del último huevo hasta la eclosión del último huevo (Nice 1954). Para estimar el período de incubación del parásito se siguió el siguiente criterio: (1) en los casos en los que el huevo fue puesto antes de la puesta del penúltimo huevo del hospedador, se estimó como el tiempo transcurrido desde la puesta del penúltimo huevo del hospedador (inicio de la incubación) hasta la eclosión del huevo del parásito (Briskie y Sealy 1990); y (2) en los casos en los que el huevo del parásito fue puesto luego de iniciada la incubación, se estimó como el tiempo transcurrido desde la puesta del huevo del parásito hasta su eclosión. El período de incubación de los hospedadores y del parásito se determinó a partir de una muestra de nidos que fueron visitados diariamente.

El porcentaje de parasitismo durante la puesta del hospedador se estimó como el cociente entre el número de huevos parásitos puestos durante este período y el número total de huevos puestos. Se consideró un período de puesta de cinco días para *Troglodytes musculus*, tres días para *Turdus amaurochalinus* y cuatro días para *Mimus saturninus*.

Para estimar la eficiencia reproductiva del parásito (proporción de huevos que llegan al estadio de volantón en nidos exitosos) se analizó la supervivencia de los huevos del parásito, su éxito de eclosión y la supervivencia de sus pichones en nidos exitosos (i.e., los que produjeron al menos un volantón del hospedador o del parásito). Para estimar el éxito reproductivo total del parásito se calculó el producto de la eficiencia reproductiva y la supervivencia de los nidos del hospedador. Este es un estimador de la proporción de huevos parásitos puestos en nidos del hospedador que llegan al estadio de volantones, incluyendo tanto los efectos de predación y abandono

de nidos como las pérdidas de huevos y pichones en nidos exitosos. La supervivencia de los nidos de cada hospedador se estimó como la proporción de nidos encontrados durante los estadios de construcción y puesta que produjeron al menos un volantón del hospedador o del parásito.

La supervivencia de huevos del parásito se estimó como el cociente entre el número de huevos del parásito que estaban presentes en el nido al final del período de incubación y el número de huevos parásitos puestos en el nido. Para el cálculo de esta variable se utilizaron los nidos encontrados en construcción y puesta que completaron la incubación. El éxito de eclosión se estimó como el cociente entre el número de huevos del parásito que eclosionaron y el número de huevos del parásito presentes en el nido al final del período de incubación. Para el cálculo de esta variable se utilizaron los nidos encontrados en construcción, puesta e incubación que completaron la incubación. La supervivencia de pichones del parásito se estimó como el cociente entre el número de pichones del parásito que abandonaron el nido exitosamente y el número de pichones parásitos que eclosionaron. Para el cálculo de esta variable se utilizaron los nidos encontrados en construcción, puesta e incubación que produjeron volantones. Se consideró que los pichones del parásito que se encontraban en el nido 1–2 días antes de la fecha en que los pichones del hospedador abandonaron el nido (12 días en *Turdus amaurochalinus* y *Mimus saturninus* y 15 días en *Troglodytes musculus*) fueron exitosos. En todos los casos observados estos pichones presentaban un desarrollo completo del plumaje y valores asintóticos de peso corporal.

Análisis del éxito reproductivo con diferentes hospedadores

Se compararon los distintos componentes del éxito reproductivo de *Molothrus bonariensis* cuando parasita diferentes hospedadores. Para ello se utilizaron los datos obtenidos en este estudio y datos de estudios previos realizados con *Agelaius thilius* (Massoni y Reboresda 1998, Massoni 2002), *Mimus saturninus* (Sackmann y Reboresda 2003), *Turdus rufiventris* (Lichtenstein 1998, Sackmann y Reboresda 2003) y *Pseudoleistes virescens* (Mermoz y Reboresda 2003). En todos los estudios la subespecie estudiada fue *Molothrus bonariensis*

Tabla 1. Eficiencia (Ef) y éxito reproductivo (Ex) de *Molothrus bonariensis* cuando parasita diferentes hospedadores. Para cada hospedador se indican el peso corporal (PC, en gramos) y la frecuencia (Fr) e intensidad (In) de parasitismo. Se muestran los siguientes componentes del éxito reproductivo del parásito: supervivencia de nidos (SN), supervivencia de huevos (SH), éxito de eclosión (EE) y supervivencia de pichones (SP). Además, se indica el peso de los pichones parásitos antes de abandonar el nido (PP). Para la supervivencia de huevos y de pichones, el éxito de eclosión y el peso de los pichones se muestran el promedio \pm EE, con el número de nidos utilizados para su cálculo entre paréntesis. Las variables están definidas en *Métodos, Análisis de datos*.

Hospedador	PC	Fr	In	SN	SH	EE	SP	PP	Ef	Ex
<i>Troglodytes musculus</i>	13	0.59	1.9	0.43	0.97 \pm 0.03 (31)	0.77 \pm 0.05 (30)	0.87 \pm 0.06 (19)	36.6 \pm 1.5 (9)	0.65	0.28
<i>Agelaius thilius</i> ^a	32	0.28	1.2	0.14	0.96 \pm 0.05 (23)	0.71 \pm 0.09 (21)	1.00 \pm 0.00 (7)	40.1 \pm 0.8 (7)	0.68	0.09
<i>Turdus amaurochalinus</i>	56	0.60	1.5	0.20	0.94 \pm 0.02 (74)	0.62 \pm 0.05 (82)	0.27 \pm 0.09 (22)	34.3 \pm 1.4 (2)	0.16	0.03
<i>Mimus saturninus</i> ^b	75	0.65	2.0	0.38 ^c	0.88 \pm 0.05 (24)	0.73 \pm 0.01 (11)	0.62 \pm 0.20 (7)	-	0.40	0.15
<i>Mimus saturninus</i>	75	0.76	2.3	0.16	0.92 \pm 0.03 (44)	0.72 \pm 0.05 (39)	0.79 \pm 0.10 (21)	37.1 \pm 2.8 (4)	0.52	0.08
<i>Turdus rufiventris</i> ^b	80	0.68	1.7	0.28 ^c	0.95 \pm 0.02 (25)	0.80 \pm 0.10 (10)	0.79 \pm 0.20 (7)	-	0.60	0.17
<i>Turdus rufiventris</i> ^c	80	0.49	1.5	0.57	-	0.63	0.31 \pm 0.10 ^f (16)	36.0 (4)	-	-
<i>Pseudoleistes virescens</i> ^d	80	0.68	2.2	0.13 ^e	0.76 \pm 0.06 (41)	0.82 \pm 0.04 (72)	0.89 \pm 0.04 (38)	41.3 \pm 0.6 (39)	0.55	0.07

^a Datos de Massoni y Reboreda (1998) y Massoni (2002).

^b Datos de Sackmann y Reboreda (2003).

^c Datos de Lichtenstein (1998).

^d Datos de Mermoz y Reboreda (2003).

^e Valores obtenidos usando el método de Mayfield (1975).

^f Nidos experimentales con un pichón del parásito y uno del hospedador y en los que los pichones del parásito nacieron entre un día antes y un día después que los pichones del hospedador (Lichtenstein 1998).

bonariensis (hembras: 40–45 g, machos: 50–55 g). Solo se tuvieron en cuenta estudios realizados en el área de distribución histórica de *Molothrus bonariensis* y en los que se pudo estimar en forma independiente la supervivencia de los nidos del hospedador y la supervivencia de huevos, éxito de eclosión y supervivencia de pichones parásitos en nidos exitosos. Para este último componente del éxito reproductivo sólo se tuvieron en cuenta estudios en los que fueron exitosos al menos seis nidos en los que nacieron pichones del parásito.

Análisis estadístico

Debido al reducido tamaño muestral de algunos grupos y a la falta de normalidad de los datos se utilizó estadística no paramétrica (Siegel y Castellan 1988). En el texto, los datos se presentan como promedios \pm EE.

RESULTADOS

Éxito reproductivo con distintos hospedadores

En la tabla 1 se presentan los datos de frecuencia e intensidad de parasitismo y de los distintos componentes del éxito reproductivo del parásito en nidos de *Troglodytes musculus*, *Turdus amaurochalinus* y *Mimus saturninus*. En la misma tabla se presentan datos similares para otras especies de hospedadores estudiadas previamente por otros autores.

La intensidad de parasitismo difirió significativamente entre los tres hospedadores estudiados, siendo mayor en *Mimus saturninus* que en *Turdus amaurochalinus* (Prueba de Kruskal-Wallis, $H = 12.4$, $P = 0.002$ y contrastes *a posteriori*, $P < 0.05$). Sin embargo, no se observaron diferencias entre hospedadores en la super-

Tabla 2. Parámetros reproductivos de los tres hospedadores estudiados y de *Molothrus bonariensis* en nidos de estos hospedadores. Para cada variable se muestran el promedio \pm EE y, entre paréntesis, el número de nidos (o huevos en el caso del tamaño de los huevos del parásito y del porcentaje de parasitismo) utilizados para su cálculo.

	<i>Troglodytes musculus</i>	<i>Turdus amaurochalinus</i>	<i>Mimus saturninus</i>
Tamaño de puesta del hospedador ^a	5.3 \pm 0.1 [5–6] (32)	3.1 \pm 0.1 [3–4] (35)	3.6 \pm 0.1 [3–5] (49)
Longitud de los huevos del hospedador (mm)	17.5 \pm 0.1 (74)	27.3 \pm 0.1 (78)	28.6 \pm 0.3 (13)
Ancho de los huevos del hospedador (mm)	13.1 \pm 0.4 (74)	19.8 \pm 0.1 (78)	20.4 \pm 0.2 (13)
Longitud de los huevos del parásito (mm)	23.8 \pm 0.1 (78)	22.8 \pm 0.1 (109)	23.2 \pm 0.5 (8)
Ancho de los huevos del parásito (mm)	19.1 \pm 0.1 (78)	18.4 \pm 0.1 (109)	18.4 \pm 0.3 (8)
Período de incubación del hospedador (días)	14.8 \pm 0.3 (11)	11.5 \pm 0.3 (12)	13.7 \pm 0.2 (10)
Período de incubación del parásito (días)	12.7 \pm 0.5 (13)	12.0 \pm 0.6 (3)	12.7 \pm 0.2 (9)
Parasitismo durante la puesta del hospedador (%)	54 (93)	79 (107)	74 (181)

^a Entre corchetes se indica el rango.

vivencia de los huevos del parásito ($H = 4.4$, $P = 0.11$). Tampoco se observaron diferencias entre hospedadores en el éxito de eclosión de los huevos del parásito ($H = 2.6$, $P = 0.27$).

El período de incubación de los huevos del parásito fue similar en los tres hospedadores, pero el porcentaje de eventos de parasitismo sincronizados con la puesta del hospedador fue menor en nidos de *Troglodytes musculus* que en los de *Turdus amaurochalinus* y *Mimus saturninus* (Prueba de contingencia, $\chi^2 = 12.3$, $P = 0.003$; Tabla 2). Sin embargo, si se tiene en cuenta que los huevos de *Molothrus bonariensis* tuvieron un período de incubación de dos días menos que los de *Troglodytes musculus* (Tabla 2), el 81% (75/93) de los huevos del parásito fue puesto de forma tal que su eclosión habría ocurrido con anterioridad o en forma simultánea a la eclosión del primer huevo del hospedador. Si se utiliza este criterio de sincronización del parasitismo, no se registraron diferencias significativas entre hospedadores ($\chi^2 = 1.6$, $P = 0.44$).

La supervivencia de los pichones parásitos fue significativamente menor en los nidos de *Turdus amaurochalinus* que en los de los otros dos hospedadores ($H = 21.9$, $P < 0.001$; contrastes *a posteriori*, $P < 0.05$).

Número de huevos y éxito de eclosión

Se analizó la asociación entre el número de huevos presentes en el nido durante el período de incubación y el éxito de eclosión de los huevos del parásito. Este análisis se realizó en *Troglodytes musculus* y *Mimus saturninus*, los hospedadores con tamaños corporales extremos. El número de huevos del hospedador presentes en el nido durante la incubación fue 4.0 ± 0.2 (rango: 2–6, $n = 30$) en *Troglodytes musculus*, y 2.3 ± 0.2 (rango: 0–4, $n = 39$) en *Mimus saturninus*. En ambas especies el éxito de eclosión de los huevos del parásito no estuvo asociado al número de huevos del hospedador (Correlación de Spearman; $r_s = 0.07$, $Z = 0.37$, $P = 0.71$, $n = 30$ para *Troglodytes musculus*; $r_s = 0.22$, $Z = 1.35$, $P = 0.18$, $n = 39$ para *Mimus saturninus*). Tampoco se observó una asociación significativa entre el número total de huevos presentes (i.e., hospedador más parásito) y el éxito de eclosión de los huevos del parásito en nidos de *Mimus saturninus* (número de huevos: 4.4 ± 0.2 , rango: 1–8, $r_s = -0.16$, $Z = -0.97$, $P = 0.32$, $n = 39$), pero esta asociación fue significativa en nidos de *Troglodytes musculus* (número de huevos: 5.8 ± 0.2 , rango: 3–8, $r_s = -0.36$, $Z = -1.94$, $P = 0.05$, $n = 30$).

Número de pichones y supervivencia

La supervivencia de los pichones del parásito no estuvo asociada al número de pichones de *Troglodytes musculus* ($r_s = 0.26$, $Z = 1.10$, $P = 0.29$, $n = 18$; Fig. 1A) ni al número total de pichones en el nido ($r_s = 0.05$, $Z = 0.19$, $P = 0.85$, $n = 18$). Por el contrario, en nidos de *Mimus saturninus* se observó una asociación negativa entre el número de pichones del hospedador y la supervivencia de los pichones del parásito ($r_s = -0.63$, $Z = -2.81$, $P = 0.005$, $n = 21$; Fig. 1B).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que la supervivencia de los huevos de *Molothrus bonariensis* fue similar en los tres hospedadores analizados. Esta ausencia de diferencias resulta llamativa, ya que los hospedadores estudiados tuvieron distintas intensidades de parasitismo y, como se mencionó más arriba, se espera que la supervivencia de los huevos del parásito esté asociada negativamente con la intensidad de parasitismo del hospedador. Si bien el número de especies analizadas es pequeño, nuestros resultados y los de estudios realizados en otros hospedadores (Tabla 1) no sustentan esta hipótesis. Una posible explicación para la ausencia de esta asociación es que la picadura afecte preferentemente a los huevos del hospedador. Esto fue observado previamente por Mermoz y Reboreda (1999) y podría deberse a que el mayor espesor de la cáscara de los huevos parásitos (Mermoz y Ornelas 2004) los haga más resistentes a las picaduras, o a que las hembras parásitas dirijan su comportamiento de picaduras preferentemente hacia los huevos del hospedador. Esto último se esperaría en el caso en que la hembra parásita ponga más de un huevo en el mismo nido, como ocurre en *Molothrus ater* (McLaren et al. 2003), ya que de esta forma sería menos probable que destruya sus propios huevos. En concordancia con esta idea, Soler et al. (1999) hallaron que *Clamator glandarius* no pica ni remueve los huevos del parásito presentes en el nido, y sugirieron que esto podría deberse a que las hembras de esta especie frecuentemente ponen dos huevos en el mismo nido.

En los tres hospedadores estudiados la mayoría de los huevos del parásito fueron puestos en forma sincrónica con los huevos del

hospedador. Además, la duración del período de incubación y el éxito de eclosión de los huevos de *Molothrus bonariensis* no difirió entre hospedadores. Payne (1977) planteó que en aquellos casos en que el huevo del parásito es de menor tamaño que el del hospedador no habría un buen contacto entre éste y el parche de incubación y, por lo tanto, disminuiría la eficiencia de incubación. Ese mismo argumento fue utilizado por Wiley (1985) para explicar el menor éxito de eclosión de los huevos de *Molothrus bonariensis* en nidos de *Quiscalus niger*. Sin embargo, Soler (1990) observó un alto éxito de eclosión de los huevos de *Clamator glandarius* en nidos de *Corvus corone* aun cuando los huevos de este hospedador duplican en volumen a los del parásito. Nuestros resultados son coincidentes con los de Soler (1990) e indican que la diferencia de tamaño entre los huevos del hospedador y de *Molothrus bonariensis* no afectaría en forma sig-

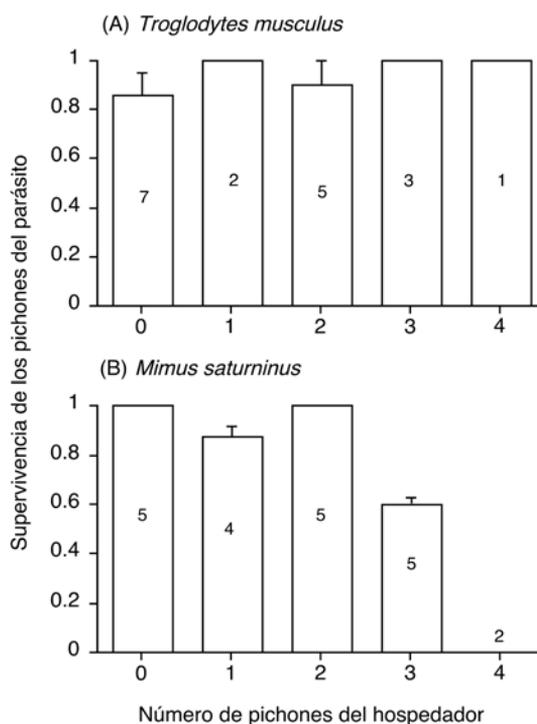


Figura 1. Supervivencia promedio (+ EE) de los pichones de *Molothrus bonariensis* en función del número de pichones que eclosionaron del hospedador cuando éste era *Troglodytes musculus* (A) y *Mimus saturninus* (B). Los números en las barras indican el número de nidos.

nificativa la eficiencia de incubación de estos últimos. El éxito de eclosión de los huevos de *Molothrus bonariensis* sólo se vio afectado por el número total de huevos presentes en el nido (hospedador más parásito) en el caso del hospedador más pequeño estudiado (*Troglodytes musculus*). Sin embargo, debido a que en esta especie la frecuencia de nidos con muchos huevos es baja, el éxito de eclosión promedio de los huevos del parásito no difirió con respecto al observado cuando parasitaba los otros hospedadores.

La supervivencia de los pichones de *Molothrus bonariensis* fue similar en los nidos de *Troglodytes musculus* y *Mimus saturninus* (hospedadores que tienen tamaños corporales considerablemente menor y mayor al del parásito, respectivamente), pero fue bastante menor en los nidos de *Turdus amaurochalinus* (de tamaño corporal levemente mayor al del parásito). La menor supervivencia de los pichones de *Molothrus bonariensis* en nidos de *Turdus amaurochalinus* se debió probablemente a que este hospedador presenta un conjunto de características que resultan particularmente desfavorables para el parásito (Astié 2004). Estas características son: (1) inicio de la incubación con la puesta del segundo huevo y período de incubación más corto que el del parásito (aun cuando el parasitismo esté sincronizado con la puesta del hospedador, los pichones del hospedador nacen antes o simultáneamente con los del parásito); (2) al nacer, los pichones del hospedador tienen un mayor tamaño corporal que los del parásito; y (3) con frecuencia ocurre reducción de la nidada, y ésta afecta al pichón de menor tamaño (que, en nidos parasitados, es el pichón parásito).

Los valores de supervivencia de los pichones de *Molothrus bonariensis* en nidos de *Turdus amaurochalinus* fueron los más bajos observados para esta especie en los hospedadores estudiados hasta ahora (Tabla 1). Los únicos valores similares fueron los observados por Lichtenstein (1998) en nidos de *Turdus rufiventris*. Esta autora postuló que el bajo éxito de *Molothrus bonariensis* en nidos de *Turdus rufiventris* se debería a que en esta especie hospedadora los padres discriminan activamente en la entrega de alimento entre sus pichones y los de *Molothrus bonariensis* (Lichtenstein 2001). En nuestro estudio no se analizó si los padres de *Turdus amaurochalinus*

discriminaban entre sus pichones y los del parásito. Sin embargo, teniendo en cuenta que en este hospedador el pichón parásito fue siempre el de menor tamaño en el nido y que sobrevivió solamente cuando estaba solo o con un pichón del hospedador (Astié 2004), resulta más parsimonioso atribuir la baja supervivencia a la asimetría en la competencia por alimento con los pichones del hospedador. Resultados similares fueron obtenidos por Soler (1990), quien observó que la supervivencia de los pichones de *Clamator glandarius* fue muy baja en un hospedador de mayor tamaño corporal (*Corvus corone*). Este autor atribuyó esta menor supervivencia a una competencia más intensa por alimento entre los pichones del parásito y los del hospedador, quienes tempranamente superaban en tamaño corporal a los del parásito. En forma semejante, la asociación negativa entre la supervivencia de los pichones del parásito y el número de pichones del hospedador en nidos de *Mimus saturninus* pero no en los de *Troglodytes musculus* indica que las diferencias de tamaño corporal entre los pichones del hospedador y del parásito son importantes bajo condiciones de alta competencia por alimento en el nido. Este resultado también muestra que el comportamiento de picadura de huevos de *Molothrus bonariensis* aumentaría la supervivencia de los pichones del parásito (y, por lo tanto, su éxito reproductivo) en hospedadores de mayor tamaño corporal.

En un estudio comparativo de distintos hospedadores de *Molothrus ater*, Kilner (2003) observó que los pichones parásitos tenían mayor probabilidad de sobrevivir cuando estaban en nidos de hospedadores de tamaño intermedio y compartían el nido con uno o dos pichones del hospedador. Esta autora postuló que estos resultados podrían deberse a que los pichones del hospedador ayudarían a aumentar la tasa de pedido de alimento. Sin embargo, es interesante resaltar que salvo en cuatro casos, todos los hospedadores con los que trabajaron eran de un tamaño corporal menor al del parásito.

Al comparar los resultados de los estudios en los que se analizó en forma independiente la supervivencia de los nidos del hospedador y la supervivencia de huevos, éxito de eclosión de huevos y supervivencia de pichones del parásito en nidos exitosos (Tabla 1), surge que la supervivencia de los nidos del hospeda-

dor explica la mayor parte de la variación en el éxito reproductivo de *Molothrus bonariensis*. Como se mencionó más arriba, la supervivencia de los nidos varía considerablemente entre ambientes, por lo que inferir el éxito reproductivo del parásito (y, por lo tanto, la calidad del hospedador) a partir de un único estudio puede llevar a conclusiones erróneas. De la tabla 1 surge también que la supervivencia y el éxito de eclosión de los huevos del parásito en los nidos de los hospedadores estudiados son similares (0.76–0.97 para la supervivencia de huevos y 0.62–0.82 para el éxito de eclosión) y que, a excepción de *Turdus amaurochalinus* y de uno de los estudio realizados en *Turdus rufiventris* (Lichtenstein 1998), la supervivencia de los pichones tampoco difiere mucho entre hospedadores (0.62–0.89). El peso asintótico de los pichones de *Molothrus bonariensis* que abandonaron exitosamente el nido de sus hospedadores tampoco muestra una clara asociación con el tamaño corporal del hospedador (Tabla 1).

Los resultados presentados en este trabajo, así como los de estudios previos (Lichtenstein 1998, Massoni y Reboreda 1998, Mermoz y Reboreda 2003, Sackman y Reboreda 2003), muestran que no existe una clara asociación entre el éxito reproductivo del parásito y el tamaño corporal del hospedador. Por el contrario, estos estudios muestran que el éxito reproductivo de *Molothrus bonariensis* es relativamente similar en hospedadores muy distintos y plantean la importancia de tener en cuenta otras características de la historia de vida del hospedador además de su tamaño corporal.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a dos revisores por las sugerencias realizadas a una versión previa del manuscrito. Durante la realización de este trabajo Andrea A. Astié y Vanina D. Fiorini fueron becarias de posgrado del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y Diego T. Tuero fue becario doctoral de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT). Juan C. Reboreda es miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET. Este trabajo fue financiado mediante un subsidio de Neotropical Grassland Conservancy otorgado a Vanina D. Fiorini y subsidios de la Universidad de Buenos Aires (X158) y de la ANPCyT (01-09237) otorgados a Juan C. Reboreda.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ASTIÉ AA (2004) *Interacciones entre el parásito de cría Molothrus bonariensis y uno de sus hospedadores, Turdus amaurochalinus*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- BRISKIE JV Y SEALY SG (1990) Evolution of short incubation periods in the parasitic cowbirds, *Molothrus* sp. *Auk* 107:789–794
- BRUMFIELD RT Y CAPPARELLA AP (1996) Genetic differentiation and taxonomy in the House Wren species group. *Condor* 98:547–556
- FRAGA RM (1998) Interactions of the parasitic screaming and shiny cowbirds (*Molothrus rufoaxillaris* and *M. bonariensis*) with a shared host, the bay-winged cowbird (*Molothrus badius*). Pp. 173–193 en: ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (eds) *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, Nueva York
- FRAGA RM (2002) Notes on new or rarely reported Shiny Cowbird hosts from Argentina. *Journal of Field Ornithology* 73:213–219
- FRIEDMANN H Y KIFF LF (1985) The parasitic cowbirds and their hosts. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology* 2:226–304
- HÖY G Y OTTOW J (1964) Biological and oological studies of the molothrine cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk* 81:186–203
- HUDSON WH (1874) Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Aires. *Proceedings of the Zoological Society* 11:153–174
- KILNER RM (2003) How selfish is a cowbird nestling? *Animal Behaviour* 66:569–576
- KILNER RM, MADDEN JR Y HAUBER ME (2004) Brood parasitic cowbird nestlings use host young to procure resources. *Science* 305:877–879
- KOZLOVIC DR, KNAPTON RW Y BARLOW JC (1996) Unsuitability of the House Finch as a host of the Brown-headed Cowbird. *Condor* 98:253–258
- LICHTENSTEIN G (1998) Parasitism by Shiny Cowbirds of Rufous-bellied Thrushes. *Condor* 100:680–687
- LICHTENSTEIN G (2001) Low success of shiny cowbird chicks parasitizing rufous-bellied thrushes: chick-chick competition or parental discrimination? *Animal Behaviour* 61:401–413
- LOWTHER PE (2004) *Molothrine cowbird host list*. Field Museum, Chicago (URL: <http://fm1.fieldmuseum.org/aa/Files/lowther/CBLlist.pdf>)
- LOWTHER PE Y POST W (1999) Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*). Pp. 1–24 en: POOLE A Y GILL F (eds) *The birds of North America*. Academy of Natural Sciences y American Ornithologists' Union, Philadelphia y Washington DC
- MASON P (1986a) Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*): I. The quality of different species as hosts. *Auk* 103:52–60
- MASON P (1986b) Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*): II. Host selection. *Auk* 103:61–69

- MASSONI V (2002) *Parasitismo de cría del Tordo Renegrado sobre el Varillero Ala Amarilla*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- MASSONI V Y REBOREDA JC (1998) Costs of brood parasitism and the lack of defenses on the Yellow-winged Blackbird-Shiny Cowbird system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42:273–280
- MAY RM Y ROBINSON SK (1985) Population dynamics of avian brood parasitism. *American Naturalist* 130:161–167
- MAYFIELD H (1975) Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87:456–466
- McLAREN CM, WOOLFENDEN BE, GIBBS HL Y SEALY SG (2003) Genetic and temporal patterns of multiple parasitism by Brown-headed Cowbirds (*Molothrus ater*) on Song Sparrows (*Melospiza melodia*). *Canadian Journal of Zoology* 81:281–286
- MERMOZ ME Y ORNELAS JF (2004) Phylogenetic analysis of life-history adaptations in parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology* 15:109–119
- MERMOZ ME Y REBOREDA JC (1998) Nesting success in Brown-and-yellow Marshbirds: effects of time of the breeding season, nest site and brood parasitism. *Auk* 115:871–878
- MERMOZ ME Y REBOREDA JC (1999) Egg laying behavior by Shiny Cowbirds parasitizing Brown-and-yellow Marshbirds. *Animal Behaviour* 58:873–882
- MERMOZ ME Y REBOREDA JC (2003) Reproductive success of Shiny Cowbird (*Molothrus bonariensis*) parasitizing the larger Brown-and-yellow Marshbird (*Pseudoleistes virescens*). *Auk* 120:1128–1139
- MIDDLETON ALA (1991) Failure of Brown-headed Cowbird parasitism in nests of the American Goldfinch. *Journal of Field Ornithology* 62:200–203
- NEY-NIFLE M, BERNSTEIN C, REBOREDA JC Y KACELNIK A (2005) Population dynamics and avian brood parasitism: persistence and invasions in a three species system. *Journal of Animal Ecology* 74:274–284
- NICE MM (1954) Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 56:173–197
- ORTEGA CP (1998) *Cowbirds and other brood parasites*. University of Arizona Press, Tucson
- PAYNE RB (1977) The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:1–28
- PEER BD Y BOLLINGER EK (1997) Explanations for the infrequent cowbird parasitism on Common Grackles. *Condor* 99:151–161
- REBOREDA JC, MERMOZ ME, MASSONI V, ASTIÉ AA Y RABUFFETTI FL (2003) Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (*Molothrus bonariensis*) sobre el éxito reproductivo de sus hospedadores. *Hornero* 18:77–88
- ROBINSON SK, THOMSON FR III, DONOVAN TM, WHITEHEAD DR Y FAABORG J (1995) Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267:1987–1990
- SACKMANN P Y REBOREDA JC (2003) A comparative study of Shiny Cowbird parasitism in two large hosts: Chalk-browed Mockingbird and Rufous-bellied Thrush. *Condor* 105:728–736
- SCOTT DM Y LEMON RE (1996) Differential reproductive success of Brown-headed Cowbirds with Northern Cardinals and three other hosts. *Condor* 98:259–271
- SIEGEL S Y CASTELLAN NJ (1988) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Segunda edición. McGraw-Hill, Singapur
- SOLER M (1990) Relationships between the Great spotted Cuckoo *Clamator glandarius* and its corvid hosts in a recently colonized area. *Ornis Scandinavica* 21:212–223
- SOLER M, SOLER JJ Y PÉREZ-CONTRERAS T (1999) The cost of host egg damage caused by a brood parasite: experiments on Great spotted Cuckoo (*Clamator glandarius*) and magpies (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:381–386
- TRINE CL, ROBINSON WD Y ROBINSON SK (1998) Consequences of Brown-headed Cowbird parasitism for host population dynamics. Pp. 273–295 en: ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (eds) *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, Nueva York
- TUERO DT (2004) *Impacto del parasitismo de cría del Tordo Renegrado (Molothrus bonariensis) sobre el éxito reproductivo de un hospedador de pequeño tamaño, la Ratona Común (Troglodytes aedon)*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- WILEY JW (1985) Shiny Cowbird *Molothrus bonariensis* parasitism in two avian communities in Puerto Rico. *Condor* 87:165–176
- WILEY JW, POST W Y CRUZ A (1991) Conservation of the Yellow-shouldered Blackbird *Agelaius xanthomus*, an endangered West Indian Species. *Biological Conservation* 55:119–138

THE TRINIDADE PETREL (*PTERODROMA ARMINJONIANA*) AT GOLFO SAN MATÍAS: A NEW SPECIES FOR ARGENTINA

CHRISTIAN SAVIGNY^{1,2,5}, GUILLERMO CAILLE¹, RAÚL GONZÁLEZ^{1,3} Y GUILLERMO HARRIS^{1,4}

¹ *Fundación Patagonia Natural. Marcos A. Zar 760, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina.*

² *Aves Argentinas. 25 de Mayo 749 2°6, C1002ABO Buenos Aires, Argentina.*

³ *Instituto de Biología Marina y Pesquera Alte. Storni. CC 104, 8520 San Antonio Oeste, Río Negro, Argentina.*

⁴ *Wildlife Conservation Society. 2300 Southern Boulevard, Bronx, New York, NY 10460, EEUU.*

⁵ *chris_savigny@yahoo.com.ar*

ABSTRACT.— As part of a survey of marine birds in the Southwest Atlantic, a field trip was made to Golfo San Matías, on the coast of southern Argentina, to accomplish a first evaluation of seabirds associated with the Argentine squid *Illex argentinus* fishery by jiggers. Between 7–21 July 2003, 20 species of seabirds belonging to 6 families were observed. On July 21, at 41°17'S, 64°36'W, a Trinidad Petrel (*Pterodroma arminjoniana*) was observed along with 100 *Thalassarche melanophris*, 200 *Larus dominicanus*, 10 *Macronectes giganteus*, 20 *Oceanites oceanicus* and 10 *Procellaria aequinoctialis*. We discuss some aspects of field identification, taxonomy and conservation. The data and circumstances of our record allows us to speculate that it is possible that vagrant birds, or maybe sub-observed regular visitors, may be associated with the squid fishery on the Argentine continental shelf.

KEY WORDS: *first record, Patagonia, Pterodroma arminjoniana, Southwest Atlantic, Trinidad Petrel.*

RESUMEN. EL PETREL DE TRINIDADE (*PTERODROMA ARMINJONIANA*) EN EL GOLFO SAN MATÍAS: UNA NUEVA ESPECIE PARA ARGENTINA.— Como parte de un proyecto de relevamiento de aves marinas en el Atlántico Sudoccidental, se realizó una campaña en el Golfo San Matías, en la costa austral de Argentina, con el objetivo de evaluar la interacción de aves con la flota potera que tiene como especie objetivo al calamar argentino *Illex argentinus*. Entre el 7 y el 21 de julio de 2003 se observaron 20 especies de aves marinas pertenecientes a 6 familias. El 21 de julio, en 41°17'S, 64°36'W, un Petrel de Trinidad (*Pterodroma arminjoniana*) fue observado junto a 100 *Thalassarche melanophris*, 200 *Larus dominicanus*, 10 *Macronectes giganteus*, 20 *Oceanites oceanicus* y 10 *Procellaria aequinoctialis*. Se discuten algunos aspectos referidos a la identificación en el campo, taxonomía y conservación. A partir de datos y circunstancias del registro, se especula sobre la posibilidad de que aves errantes o quizás visitantes regulares subobservadas, puedan asociarse con la pesquería del calamar sobre la Plataforma Continental Argentina.

PALABRAS CLAVE: *Atlántico Sudoccidental, Patagonia, Petrel de Trinidad, primer registro, Pterodroma arminjoniana.*

Received 5 January 2005, accepted 16 September 2005

As part of a survey of marine birds in the Southwest Atlantic carried out by Fundación Patagonia Natural, Wildlife Conservation Society, and Fisheries Observers Program of the Instituto de Biología Marina y Pesquera Alte. Storni, a field trip was made to Golfo San Matías, on the coast of southern Argentina, between 7–21 July 2003 aboard the fishing vessel "Victoria del Mar I". The objective was to accomplish a first evaluation of seabirds associated with the Argentine squid *Illex argentinus* fishery by jiggers in Golfo San Matías (Fig. 1).

Golfo San Matías is located between the northern Bonaerense and the southern Magellanic biogeographic regions. This situation determines the occurrence of species that belong to each of those regions. This semi-closed basin measures 19500 km² with maximum depths of around 200 m in the central zone. Its mouth, approximately 100 km across, extends from Punta Bermeja to Punta Norte, in Península Valdés, connecting the basin with the Argentine Sea in the Southwest Atlantic. Water masses penetrate from the Patagonian Coastal Current, producing a clockwise cur-

rent that exits the Golfo at the northern part of the mouth. The scarcity of rains, the lack of freshwater inputs, and the high evaporation rates that occur in the northern area of the Golfo produce higher salinity than that recorded in the southern zone. A thermohaline front inhibits mixing processes between these water masses. This difference determines the boundary between the above mentioned biogeographical regions.

Once aboard, fixed-ratio censuses of seabird and marine mammals were systematically done, associated with the fishing and in transit, plus detailed observations of offal foraging (heads, tentacles and entrails) discarded from the ship at sea around the clock.

On 21 July, at noon when returning to harbour at 41°17'S, 64°36'W (sunny, Beaufort: 3, 1013 hpa, water temperature: 11.4 °C), a *Trinidad Petrel* (*Pterodroma arminjoniana*) was observed. Smaller than *Procellaria aequinoctialis*, the petrel was all dark in coloration including bare parts such as bill and legs, with a faint blackish dorsal "M". The only discordant pigmentation was confined to white commas or windows in the primaries (ventral side only). The bird flew over a group of approximately 100 *Thalassarche melanophris*, 200 *Larus dominicanus*, 10 *Macronectes giganteus*, 20 *Oceanites oceanicus* and 10 *Procellaria aequinoctialis*. After a couple of glides it settled on the water 40–50 m from the ship and was observed in detail using 10×42 binoculars. The bill was short and heavy-built, typical of the genus *Pterodroma*, with a noticeable naricorn, thus eliminating the possibility of confusion with *Stercorarius* spp. or *Puffinus griseus*. The chromatic patterns of the primaries' shafts and webs also discarded two close species, *Pterodroma solandri* and *Pterodroma neglecta*. *Pterodroma solandri* is dark greyish-brown with whitish commas on underwing, head is darker and is grey-faced (whitish feathers around bill), and the tail is distinctively wedge shaped. *Pterodroma neglecta* has the above mentioned underwing commas, but primaries on upperwing show conspicuous white bases and shafts, and often has pale face. All morphs of *Pterodroma arminjoniana* lack white shafts on the upperwing, and the face is as dark as the rest of the head and body in the dark morph (Harrison 1987, 1989).

We concluded that the observed bird belongs to the subspecies *Pterodroma arminjoniana*



Figure 1. Location of the Golfo San Matías, the breeding islands (Trinidad, Pedro Segundo), and the known records of *Pterodroma arminjoniana* in the Southwest Atlantic.

arminjoniana, which breeds on the Trinidad–Satelite Islands (20°30'S, 29°19'W), 1140 km NE off Brazil, and Pedro Segundo of the Martin Vaz group (20°15'S, 28°55'W), distant 48 km of Trinidad (Silva 1995, BirdLife International 2004). A small population of *Pterodroma neglecta* has been recently discovered on Trinidad Island (Imber 2004). *Pterodroma arminjoniana* is polymorphic and most of the Trinidad birds were thought to be dark morph (Silva 1995), but Imber (2004) has recently stated that 59% ($n = 71$) are light morph. According to Carboneras (1992), the taxonomic status of this form and *Pterodroma arminjoniana heraldica* is uncertain, and while some authors still debate the validity of this subspecific split, others have proposed that both taxa be considered full species. In fact, a population of *Pterodroma arminjoniana heraldica*, which breeds at Pitcairn in the Pacific Ocean, was proposed as full species and named *Pterodroma atrata* by Brooke and Rowe (1996). We have chosen the taxonomic approach proposed by Sibley and Monroe (1990) and the Spanish common name "Petrel de Trinidad",

because it gives a good geographical reference. We suggest this name be used in future editions of checklists (e.g., Navas et al. 1991, Mazar Barnett and Pearman 2001). We have followed the works of Nunn et al. (1996), Burg and Croxall (2001), Penhallurick and Wink (2004), hence we use *Thalassarche* instead of *Diomedea* in the case of the Black-browed Albatross *T. melanophris*.

The only precedent in the Southwest Atlantic is an unpublished record of an intermediate morph bird, observed by B Curtis in October 1994 at circa 200 nautical miles SE of the Falklands Islands (Islas Malvinas; 54°01'S, 54°46'W; R Woods, pers. com.). There are no previous records of this petrel on the continental coast of South America, a fact that confirms its pelagic behaviour. The southern limit of its known range appears to be the Subtropical Convergence. The species has also been reported in the Eastern North Atlantic, and is regularly seen (May to September) off North Carolina, USA (Brinkley and Patteson 1998).

The adults of *Pterodroma arminjoniana* may be mostly sedentary, whereas immature birds could show a vagrant tendency (Harrison 1987, Carboneras 1992). According to Silva (1995), this bird rarely follows or approaches ships. Despite its pelagic behaviour, the presence of *Pterodroma* spp. close to the Argentinian coast has precedents, with records of *Pterodroma mollis*, *Pterodroma incerta* and *Pterodroma lessonii* within sight of shore (Orgeira 2001, C Savigny unpublished data). According to Carboneras (1992) and Silva (1995), *Pterodroma arminjoniana* feeds mostly on cephalopods (*Ommastrephes bartrami*, *Histiotheuthis* sp. and *Japetella diaphana*), flying fish, jellyfish (*Porpita* sp.) and pelagic hemiptera (*Halobates* sp.). Other *Pterodroma* species also feed on squid, at least in some seasons (Simons 1985, Imber et al. 1992, Klages and Cooper 1997). The data and circumstances of our record allows us to speculate that it is possible that vagrant birds, or maybe sub-observed regular visitors, may be associated with the squid fishery on the Argentine continental shelf.

According to BirdLife International (2004), *Pterodroma arminjoniana* is a "Vulnerable species", due to the introduction of exotic animals, mainly cattle, on the islands where it breeds, and threat of human disturbances on these islands continues to grow (e.g., with the con-

struction of airstrips). Future surveys in Golfo San Matías and the continental shelf should provide more data on the occurrence of this procellarid in the Argentine Sea and the Southwest Atlantic.

ACKNOWLEDGEMENTS

We want to thank Robin Woods for his kindness in sharing unpublished data, his interest in this record and the progress of the Survey of Marine Birds in the Southwest Atlantic project (SMBSA). To Fabio Olmos, Mark Pearman and Caio Carlos for their comments and help with references. To the officers and crew of the "Victoria del Mar I" for their comradeship and cooperation during this survey. The Project SMBSA was carried out with support from the British Embassy in Argentina.

LITERATURE CITED

- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004) *Threatened birds of the world 2004*. BirdLife International, Cambridge
- BRINKLEY ES AND PATTESON JB (1998) Gadfly petrels in the western North Atlantic. *Birding World* 11:341–354
- BROOKE M DE L AND ROWE G (1996) Behavioural and molecular evidence for specific status of light and dark morphs of the Herald Petrel *Pterodroma heraldica*. *Ibis* 138:420–432
- BURG TM AND CROXALL JP (2001) Global relationships amongst Black-browed and Grey-headed albatrosses: analysis of population structure using mitochondrial DNA and microsatellites. *Molecular Ecology* 10:2647–2660
- CARBONERAS C (1992) Family Procellariidae (Petrels and Shearwaters). Pp. 216–257 in: DEL HOYO J, ELLIOT A AND SARGATAL J (eds) *Handbook of the birds of the world. Volume 1. Ostrich to ducks*. Lynx Edicions, Barcelona
- HARRISON P (1987) *Seabirds of the world. A photographic guide*. Christopher Helm, Kent
- HARRISON P (1989) *Seabirds: an identification guide*. Revised edition. Christopher Helm and A & C Black, London
- IMBER MJ (2004) Kermadec petrels (*Pterodroma neglecta*) at Ilha da Trindade, South Atlantic Ocean and in the North Atlantic. *Notornis* 51:33–40
- IMBER MJ, CRUZ JB, GROVE JS, LAVENBERG RJ, SWIFT CC AND CRUZ F (1992) Feeding ecology of the Dark-rumped Petrel in the Galápagos islands. *Condor* 94:437–441
- KLAGES NTW AND COOPER J (1997) Diet of the Atlantic Petrel *Pterodroma incerta* during breeding at South Atlantic Gough Island. *Marine Ornithology* 25:13–16
- MAZAR BARNETT J AND PEARMAN M (2001) *Lista comentada de las aves argentinas – Annotated checklist of the birds of Argentina*. Lynx Edicions, Barcelona
- NAVAS JR, NAROSKY T, BÓ N AND CHEBEZ JC (1991) *Lista patrón de los nombres comunes de las aves argentinas*. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires

- NUNN GB, COOPER J, JOUVENTIN P, ROBERTSON CJR AND ROBERTSON GG (1996) Evolutionary relationships among extant albatrosses (Procellariiformes: Diomedidae) established from complete cytochrome-*b* gene sequences. *Auk* 113:784–801
- ORGEIRA JL (2001) Nuevos registros del Petrel Atlántico (*Pterodroma incerta*) en el océano Atlántico Sur y Antártida. *Ornitología Neotropical* 12:165–171
- PENHALLURICK J AND WINK M (2004) Analysis of the taxonomy and nomenclature of the Procellariiformes based on complete nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Emu* 104:125–127
- SIBLEY CG AND MONROE BL JR (1990) *Distribution and taxonomy of birds of the world*. Yale University Press, New Haven and London
- SILVA GL DA (1995) *Aspectos da biologia reprodutiva de Pterodroma arminjoniana (Giglioli and Salvadori, 1869) (Aves: Procellariidae) na Ilha da Trindade, Atlântico Sul*. MSc dissertation, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro
- SIMONS TR (1985) Biology and behavior of the endangered Hawaiian Dark-Rumped Petrel. *Condor* 87:229–245

LIBROS



REVISIÓN DE LIBROS

Hornero 20(2):187–188, 2005

LAS AVES NÓMADES DE LAS ZONAS ÁRIDAS DEL MUNDO

DEAN WRJ (2004) *Nomadic desert birds*. Springer, Berlín. 186 pp. ISBN 3-540-40393-0. Precio: € 117.65 (tapa dura)

Considerando la rigurosidad climática de los desiertos, se podría esperar que los ornitólogos interesados en el movimiento de las aves hayan dedicado muchos esfuerzos para estudiar sus patrones de desplazamiento en estos ecosistemas. Sin embargo, en el prefacio del libro el autor muestra un cuadro bastante desalentador. Luego de una exhaustiva revisión bibliográfica encontró muy pocos trabajos dedicados al estudio de las aves nómades en los desiertos del mundo. Quizás esta falta de trabajos llevó al autor a tener que considerar al comportamiento nómade en un sentido muy amplio. Así, en gran parte del libro incluyó como nómades a las aves que son consideradas en la literatura como vagabundas (“wander”) o que muestran marcadas diferencias en su densidad entre años. Esta clasificación de las aves nómades contrasta notablemente con la definición clásica, que las considera de ese tipo cuando muestran movimientos irregulares de extensión variable y no tienen un área específica de reproducción a nivel poblacional¹. Es importante tener en cuenta la clasificación que el autor utiliza, ya que de lo contrario se podrían criticar en demasía algunas conclusiones, por ejemplo cuando analiza la avifauna de los desiertos de América del Sur.

El libro puede dividirse en tres partes. Los primeros tres capítulos son una evaluación a escala global de las aves nómades, los tres siguientes están referidos a aspectos del comportamiento y el último capítulo se refiere a los problemas de conservación que enfrentan estas especies.

En la primera parte del libro encontramos que, en general, el mayor número de especies nómades está asociado con la disminución de la precipitación y con el incremento del coeficiente de variación de esa variable climática. Es decir, que estas aves tienden a predominar en las zonas más secas y con regímenes de precipitación muy variables. Otra diferencia es que hay más especies nómades en el Hemisferio Sur que en el Norte, aunque esto se debe fundamentalmente a que las mayores proporciones de aves nómades se encuentran en Australia y África. También es muy interesante la revisión sobre las aves desérticas en todos los continentes y hay que reconocer que el autor se tomó el trabajo de hacer una muy buena búsqueda bibliográfica. Así, para América del Sur incluyó la gran mayoría de los estudios sobre aves de desierto (incluso los trabajos publicados en español), aunque es justo señalar que tuvo algunas confusiones, por ejemplo cuando señala que el trabajo de Bucher² sobre *Zenaida auriculata* fue realizado en la catínga argentina...

La segunda parte del libro está dedicada a cuatro aspectos ecológicos de las aves nómades: uso de hábitat, dieta, comportamiento de alimentación y comportamiento de reproducción. Los estudios en los que se basa para estos capítulos son en gran medida el fruto del trabajo de investigación del autor y están centrados en la avifauna sudafricana. En general, las aves nómades son más abundantes en hábitats estructuralmente simples, tales como los pastizales y las estepas arbustivas, y suelen estar correlacionadas con el incremento en cobertura de las hierbas anuales, quizás porque la productividad de estas especies responde más rápido que la de las perennes a los pulsos de precipitación. Otro aspecto notable de las aves nómades son los cambios de

la densidad en una localidad. Por ejemplo, en el desierto de Kalahari, miles de aves pueden cambiar de sitio de un día para el otro y de la misma forma desaparecer por largos períodos de una localidad. En un sentido amplio estas aves se alimentan de recursos que también son "nómades" en espacio y tiempo, y por este motivo la mayoría de las especies serían granívoras o insectívoras. La forma en que las aves se guiarían para encontrar áreas con recursos abundantes es otro punto de gran interés. En general, se especula que las aves podrían moverse hacia grandes bancos de nubes que suelen ser visibles desde cientos de kilómetros. Estos bancos de nubes serían indicadores de precipitaciones y, por lo tanto, de potencial producción de alimento. Otras guías podrían estar asociadas con la disponibilidad de alimento y de materiales para nidificar. El autor señala que tres especies de alondras nómades de Africa (*Eremoptrix leucotis*, *Ammomanes grayi* y *Spizocorys conirostris*) utilizarían como guía las diásporas de algunos pastos (*Stipagrostis ciliata*, *Stipagrostis obtusa* y *Stipagrostis uniplumis*), las cuales son utilizadas en la construcción del nido. Estas diásporas son desplazadas por el viento y se acumulan en la base de los pastos o de otras obstrucciones formando montículos muy visibles. La presencia de los montículos indicaría que los pastos han producido semillas y, por lo tanto, que habría alta disponibilidad de alimento y de materiales para nidificar. Con respecto a la reproducción, las aves nómades en general construyen nidos muy simples o directamente incuban en el suelo; el tamaño de puesta suele ser muy pequeño y el tiempo para producir volantones muy corto. Todas estas características estarían relacionadas con la dependencia de las aves nómades de recursos bastante efímeros.

El último capítulo analiza los problemas de conservación de este grupo de aves. Un dato notable es que no hay especies nómades que sean clasificadas como amenazadas o en peligro³. El autor se pregunta si esto no se debería a que realmente no se conoce cuál es el tamaño poblacional de estas especies: cuando se las encuentra, por su carácter nómade,

muestran una alta abundancia. Sin embargo, señala que es muy poco lo que se conoce sobre la abundancia poblacional, el éxito reproductivo o la supervivencia de estas aves. Por ejemplo, un caso extremo de bajo éxito reproductivo sería el de *Cladorhynchus leucocephalus*, que habita en el centro de Australia, ya que las poblaciones no son muy abundantes y se reproduce sólo entre intervalos de varios años. Otro problema de gran importancia para estas aves, y muy difícil de resolver, es que por su comportamiento de movimiento (siguiendo los cambios en la abundancia de sus recursos) se hace muy difícil determinar áreas bajo regímenes de protección. Quizás la solución a este problema esté en concertar medidas conservacionistas en las áreas bajo explotación humana, que puedan generar condiciones básicas para el mantenimiento de las poblaciones de aves nómades en las zonas áridas.

A mi entender, este libro es de sumo valor para quienes están interesados en estudiar la ecología de las aves de desierto (ya sea que planeen trabajar con las nómades, migratorias o residentes). Pero también es excelente para aquellos interesados en conocer distintos aspectos de la biología de las aves, ya que encontrarán una muy buena revisión sobre el comportamiento nómade en este grupo de animales.

¹ BERTHOLD P (2001) *Bird migration: a general survey*. Segunda edición. Oxford University Press, Nueva York

² BUCHER EH (1982) Colonial breeding of the Eared Dove (*Zenaida auriculata*) in northeastern Brazil. *Biotropica* 14:255-261

³ COLLAR NJ, CROSBY MJ Y STATTERSFIELD AJ (1994) *Birds to watch 2. The world list of threatened birds*. BirdLife International, Cambridge

VÍCTOR R. CUETO

Grupo de Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes)
 Depto. Ecología, Genética y Evolución,
 Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,
 Universidad de Buenos Aires
 Piso 4, Pab. 2, Ciudad Universitaria
 C1428EHA Buenos Aires, Argentina
 vcuetto@ege.fcen.uba.ar

Hornero 20(2):189–190, 2005

AVES DEL MUNDO

DEL HOYO J, ELLIOTT A Y CHRISTIE D (2003) *Handbook of the birds of the world. Volume 8. Broadbills to tapaculos*. Lynx Edicions, Barcelona. 846 pp. ISBN 84-87334-50-4. Precio: € 199 (tapa dura)

Este volumen del *Handbook of the birds of the world* inaugura la cobertura del orden Passeriformes. Es un tomo particularmente útil para los interesados en la avifauna neotropical, ya que cubre una parte muy importante de la misma (nada menos que 623 especies).

El ensayo introductorio al volumen es una concisa historia de la clasificación de las aves, escrita por el australiano Murray Bruce. Resulta útil como referencia sucinta para un curso de ornitología. Siguen luego tres secciones dedicadas a tres familias poco o nada representadas en las Américas: Pittidae, Philepittidae y Eurylaimidae. Estas familias tienen especies muy coloridas y ver sus láminas y fotos proporciona un placer visual. Siguen todas las familias neotropicales, escritas por reconocidos expertos como Van Remsen, los Isler, T. Schulenberg y N. Krabbe. El único autor sudamericano es el brasileño A. Aleixo, responsable parcial de la familia Dendrocolaptidae. En lo que sigue me voy a referir principalmente a las familias neotropicales.

Como es ya norma, cada familia tratada tiene una sección introductoria general. En general, todas estas introducciones son extensas y excelentes. Sin embargo, una pobreza de información es evidente en las partes dedicadas a "interacciones con el hombre" (se salvan los furnáridos). En las páginas 397 y 697 se sugiere que aves tan oscuras e inconspicuas como los trepadores o los fornicáridos pueden no haber llamado la atención a los pobladores pre y post-colombinos. Puede haber algo de cierto, pero esta idea también esconde desidia o desinterés en el tema por los autores. Ni siquiera se dice que muchas de estas aves tienen nombres indígenas, por ejemplo Arapasú (de origen tupí-guaraní) o Chululú y Tovaca. En cambio, Remsen destaca que los habitantes post-colombinos de Argentina hemos hecho bastantes observaciones sobre los furnáridos (p. 214).

Los editores declaran en un prólogo al tomo que han procurado aumentar el volumen de información en las fichas que se presentan para cada especie (los "species accounts"). Esto se nota comparando este tomo con los anteriores. Una obvia medida de la información presentada por los distintos autores de cada familia es el tamaño de las fichas de especies. Resulta claro que las fichas de dendrocoláptidos son las más extensas y completas, mientras que las de Furnariidae y Rhinocryptidae son más breves. Las citas bibliográficas son casi exhaustivas, pero, como muchos críticos han señalado, no resulta fácil rastrear el origen de la información presentada. Tal vez al terminar la obra los editores puedan hacer una "edición académica", incorporando un sistema estandarizado de citas, para beneficio de profesionales y estudiantes.

Una novedad en este campo es la inclusión de citas de observaciones inéditas. Así, por ejemplo, mis escasas e impublcables observaciones sobre nidificación de *Drymornis bridgesii* en Córdoba, Argentina, figuran en la bibliografía como "manuscrito". Esto no será muy correcto académicamente, pero al menos estimula a que compartamos los datos sueltos que tenemos. Y, al igual que una "comunicación personal" al autor, ayuda a rastrear el origen de parte de la información, al menos de los datos inéditos de una persona.

Con la avalancha de descubrimientos sistemáticos, particularmente en el área molecular, este tomo quedó un tanto desactualizado ya al poco tiempo de salir. Un ejemplo es la familia Eurylaimidae, antes considerada exclusiva de los paleotrópicos (Asia y África). Datos recientes de ADN indican que existe una especie en América Central y del Sur. Se trata del pajarito bien llamado *Sapayoa aenigma*, ya que ningún taxónomo estaba seguro de lo que era; en el volumen 9 del *Handbook of the birds of the world* se lo trata con muchas dudas como a un píprido. El hallazgo tiene una connotación importante en biogeografía. Esta familia no evidencia gran capacidad de dispersión a través del mar y su distribución transcontinental

podría sugerir que es tan antigua como la ruptura del supercontinente de Gondwana.

Otro ejemplo más extremo de rápida desactualización se encuentra en los churrines del género *Scytalopus* (familia Rhinocryptidae), entre los que se han descrito recientemente varias especies nuevas. Para Argentina, por ejemplo, se citan solo tres especies en el libro, aunque ahora hay cuatro y una ha cambiado de nombre específico.

La presentación gráfica del tomo es siempre impecable y los mapas se han mejorado mucho. Las ilustraciones son muy completas,

abarcando incluso plumajes juveniles y varias subespecies. Se nota cierta calidad despereja en las láminas, ya que parece que no todos los dibujantes tuvieron experiencia de campo con las especies ilustradas.

En conjunto, no cabe duda de que esta obra es indispensable para los estudiosos de la avifauna del Neotrópico y que merece estar en toda biblioteca.

ROSENDO M. FRAGA

chfraga@yahoo.com

Hornero 20(2):190–191, 2005

LAS AVES DEL BOSQUE AUSTRAL SUDAMERICANO Y LAS CULTURAS ORIGINARIAS

ROZZI R Y COLABORADORES (2003) *Guía multi-étnica de aves de los bosques templados de Sudamérica Austral*. Fantástico Sur, Punta Arenas. 142 pp. + 2 CD. ISBN 956-8007-05-9. Precio: £ 32 (tapa dura)

Las aves han despertado siempre la admiración y encendido la imaginación de todas las culturas, y son frecuentes las leyendas e historias populares que las tienen como protagonistas. Testimonio de la percepción de las aves del bosque por dos culturas originarias sudamericanas (yagán y mapuche) es esta *Guía multi-étnica de aves* que he leído (y escuchado) con gran placer. Resulta del interés simultáneo en la etnografía ornitológica y la ecología que guía desde hace tiempo a Ricardo Rozzi, director general del texto. Conocía del interés de Ricardo por estos temas debido a un interesante simposio titulado "Etno-ornitología de los bosques templados de Sudamérica", coordinado por él y Francisca Massardo (también colaboradora en el libro) en el VII Congreso de Ornitología Neotropical que se realizó en Termas de Puyehue, Chile, en octubre de 2003. Ya en ese simposio se abordaron distintos aspectos de la relación de las culturas nativas con las aves y se presentaron los Veinte Poemas Alados del poeta mapuche Lorenzo Aillapán Cayuleo (también colaborador en el libro). Éste es un Hombre-Pájaro-Mapuche,

espíritu vacante de ave según la antigua cultura mapuche, y, como tal, puede comunicarse con las aves, aunque antes de hacerlo pide permiso a la Madre Naturaleza y a las aves para hablar de ellas y por ellas. Esta actitud de respeto y amor por la naturaleza, según interpreto después de haber leído la obra, se corresponde totalmente con el espíritu que guió a sus autores para escribirla.

El libro está organizado en una introducción, una sección biográfica y fichas correspondientes a 50 especies de aves que habitan los bosques templados del sur de Chile y Argentina. Además se incluyen dos discos compactos con grabaciones de vocalizaciones de dichas especies e historias yaganas y mapuches sobre 27 de ellas.

La introducción reseña la historia del trabajo colectivo y multidisciplinario (lo cual lo hace aún más interesante) acerca de la diversidad bio-cultural asociada a la avifauna de los bosques templados de América del Sur, dando los créditos correspondientes a cada colaborador en la obra. Luego hay una descripción de la región de los bosques templados de América del Sur (con fotos y mapas) y una interesante sinopsis de la diversidad cultural originaria de la región.

La sección biográfica narra sucintamente las historias de vida de dos abuelas de origen

yagán (Úrsula y Cristina Calderón) y del poeta Aillapán Cayuleo, el Hombre-Pájaro-Mapuche o Ññümche. Estas personas son fuente de las historias sobre las aves del bosque y sus narradoras en las grabaciones (junto con Cristina Zárraga).

El resto del libro está conformado por completas fichas de 50 especies de aves típicas de los bosques templados del sur de Chile y Argentina. Cada ficha está precedida por el nombre de la especie en yagán, mapudungun (lengua mapuche), español, inglés y, por último, el nombre científico. Sigue una descripción de la biología, hábitos y hábitat de cada especie (acompañadas de hermosas fotografías y mapas de distribución) y numerosas observaciones basadas en la visión ancestral de cada una de ellas. Finalmente se transcribe una historia sobre la especie (para 27 de las especies) de la cultura yagán o mapuche (solo en el caso del Zorzal Patagónico, *Turdus falcklandii*, existen historias de ambas culturas). En el caso de las historias correspondientes a la cultura mapuche, figura también la versión escrita en mapudungun.

Hay una completa lista bibliográfica seleccionada, separada por temas (general, sobre distribución geográfica de las aves, sobre ecología y conservación de los bosques y sobre etnografía y conservación biocultural). Sigue la dirección y filiación de los autores y los créditos fotográficos. Finalmente se incluyen índices de nombres de aves en yagán, en mapudungun, español, inglés y científicos. El libro muestra realmente haber sido cuidadosamente estructurado, con gran atención a los detalles, lo que resulta sumamente grato para el lector.

Los discos compactos contienen los nombres de las especies en los idiomas mencionados anteriormente y, luego, la parte más maravillosa de esta obra: las historias de cada ave narradas en español y en el idioma nativo correspondiente. Las historias mapuches son contadas por Aillapán, tanto en su versión española como mapudungun, y las yaganas por Cristina Zárraga y las abuelas Calderón. Estas dos últimas hacen también las versiones en lengua yagán. Las historias mapuches son, en su mayoría, descripciones muchas veces ingeniosas de las aves y de sus cantos. Me impresionó y divertió especialmente (y esto debe ser quizás un sesgo profesional, ya que esta especie se cuenta entre mis preferi-

das) la historia relativa a la Lechuza Bataraz Austral (*Strix rufipes*) o kong kong (mapudungun). Cuenta que el kong kong es un ave querida para los mapuches porque cuando algún ladrón se acerca con intenciones de robar algún animal doméstico, la lechuza avisa con vocalizaciones que imitan el cacareo, mugido, relincho o balido. Así, sirve como "alarma" para los pobladores. Cualquiera que esté familiarizado con el peculiar canto de esta lechuza y sus variantes, no puede menos que sonreírse ante el ingenio de la historia (que está, además, narrada con mucha gracia). ¡Realmente es así!

Las historias narradas por las señoras Calderón (lamentablemente una de ellas ya fallecida) son en gran parte recuerdos de historias que ellas oyeron de niñas contadas por sus abuelos. En muchos casos habían sido puestas a prueba por ellas mismas, porque tendían a ser desconfiadas, pero invariablemente comprobaban la sabiduría de sus mayores. Tienen la ternura de la tradición oral, realizada por la dulzura de sus voces y de la lengua yagán, que yo (como la mayoría de los lectores, supongo) nunca había escuchado antes.

Todas las historias se basan en una gran imaginación, pero también en una aguda observación y amor por las aves del bosque, lo que no es común en nuestra civilización occidental moderna. El único inconveniente que encontré fue que las narraciones orales están agrupadas según su origen (mapuche y yagán), mientras que en los textos escritos se sigue otro orden, lo cual dificulta un tanto el seguir el audio con la lectura de los textos.

Este libro es una verdadera joyita que adornará sin dudas la biblioteca de todo naturalista, observador de aves, ornitólogo profesional o amante de las aves y de la naturaleza en general. Seguramente este libro es difícil de conseguir en Argentina, como ocurre con muchos magníficos libros editados en Chile, pero recomiendo calurosamente su adquisición a todo aquel que esté interesado en estas maravillas emplumadas.

ANA TREJO

Centro Regional Bariloche,
Universidad Nacional del Comahue
8400 San Carlos de Bariloche
Río Negro, Argentina
strix@bariloche.com.ar

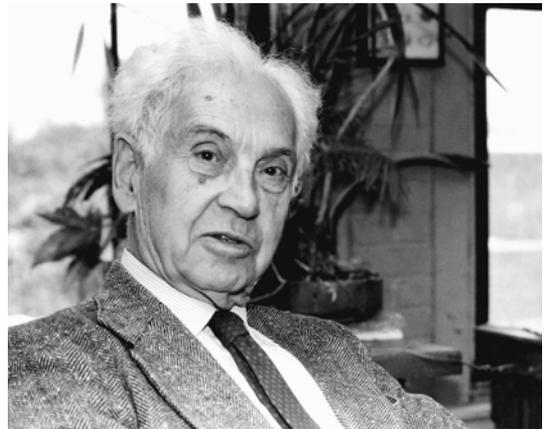
LIBROS DE RECIENTE APARICIÓN

- ALVARENGA H & BRETTAS E (2004) *Toucans of the Americas / Tucanos das Americas*. M Pontual Edicoes e Arte. 120 pp. £ 34.50 (tapa dura)
- DEL CASTILLO H & CLAY RP (2004) *Lista comentada de las aves de Paraguay / Annotated checklist of the birds of Paraguay*. Guyra Paraguay. 200 pp. £ 29.95 (rústica)
- CLARK H (ed) (2004) *The birds and mammals of Caithness. Robert Innes Shearer's contributions to the natural history of Caithness 1859–1867*. Hugh Clark. 258 pp. £ 22.95 (r)
- COOPER DS (2004) *Important bird areas of California*. Audubon California. 286 pp. £ 23.50 (r)
- COUZENS D (2005) *Identifying birds by behaviour*. Harper Collins. 256 pp. £ 16.99 (r)
- COUZENS D (2005) *Identifying British birds*. Harper Collins. 252 pp. £ 10.99 (r)
- CURRIE PJ, KOPPELHUS EB, SHUGAR MA & WRIGHT JL (eds) (2004) *Feathered dragons: studies on the transition from dinosaurs to birds*. Indiana University Press. 362 pp. US\$ 49.95 (d)
- DELIN H & SVENSSON L (2004) *Photographic guide to the birds of Britain and Europe*. Bounty Books. 288 pp. £ 7.99 (r)
- DEVELEY PF & ENDRIGO E (2004) *Guia de campo: aves da Grande Sao Paulo*. Editora Aves e Fotos. 296 pp. £ 43 (r)
- DUTTMAN H (2004) *Development of displays and secondary sexual traits in the Shelduck (Tadorna tadorna)*. Sierke Verlag. 298 pp. £ 39.95 (r)
- ELKINS N, REID J, BROWN A, ROBERTSON D & SMOUT AM (2003) *The Fife bird atlas*. Norman Elkins. 364 pp. £ 30 (d)
- VAN EMDEN HF & ROTHSCHILD M (eds) (2004) *Insect and bird interactions*. Intercept. 302 pp. US\$ 140 (d)
- GARGUIL P (2003) *Guide des oiseaux des Pyrénées*. Sud-Ouest. 56 pp. £ 43 (r)
- GRIMMETT R & INSKIPP T (2005) *Field guide to the birds of Southern India*. Christopher Helm. 240 pp. £ 24.99 (r)
- DEL HOYO J, ELLIOTT A Y CHRISTIE D (2003) *Handbook of the birds of the world. Volume 8. Broadbills to tapaculos*. Lynx Edicions. 846 pp. € 199 (d)
- KROODSMA D (2005) *The singing life of birds: the art and science of listening to birdsong*. Houghton Mifflin. 448 pp. US\$ 28 (d)
- LOW R (2003) *Fabulous feathers, remarkable birds*. Insignis. 370 pp. £ 16.50 (r)
- MANGELSEN TD & RAYNES B (2003) *Winter wings. Birds of the Northern Rockies*. Thomas Mangelsen. 110 pp. £ 23.50 (r)
- MOLLER A, FIEDLER W & BERTHOLD P (2004) *Birds and climate change*. Academic Press. 272 pp. US\$ 149.95 (d)
- DEL MORAL JC & MARTI R (2002) *El Alimoche Común en España y Portugal*. Sociedad Española de Ornitología. 176 pp. £ 25.50 (r)
- MUSGROVE AJ, LANGSTON RHW, BAKER H & WARD RM (eds) (2003) *Estuarine waterbirds at low tide. The WeBS Low Tide Counts 1992-93 to 1998-99*. Joint Nature Conservation Committee. 316 pp. £ 35 (r)
- ORBELL M (2003) *Birds of Aotearoa. A natural and cultural history*. Manaaki Whenua Press. 198 pp. £ 46.50 (r)
- PANOV EN (2005) *Wheatears of Palearctic: ecology, behaviour and evolution of the genus Oenanthe*. Pensoft. 440 pp. US\$ 58.80 (d)
- RASMUSSEN PC & ANDERTON JC (2005) *Birds of South Asia. The Ripley guide*. Smithsonian Institution y Lynx Edicions. 1062 pp (2 vol). US\$ 95 (d)
- VIDELER JJ (2005) *Avian flight*. Oxford University Press. 258 pp. US\$ 90 (d), £ 29.95 (r)
- WALLRAFF HG (2005) *Avian navigation: pigeon homing as a paradigm*. Springer. 170 pp. £ 77 (d)
- WALTERS M (2003) *A concise history of Ornithology*. Yale University Press. 256 pp. US\$ 32.50 (d)
- WILLIS EO & ONIKI Y (2003) *Aves do Estado de Sao Paulo*. Edwin Willis. 398 pp. £ 105 (d)

ERNST MAYR (1904–2005): LA SÍNTESIS DESDE LAS AVES

Tras una breve enfermedad, el pasado 3 de febrero murió Ernst Mayr, en Bedford (EEUU), con 100 años de edad. Los 80 años de carrera que lo transformaron en referente de la ornitología, sistemática, biogeografía, biología evolutiva e historia y filosofía de la biología pueden dividirse en tres períodos, asociados a tres grandes intereses profesionales: sistemática de aves y teoría sistemática (1923–1953), teoría evolutiva (1942–1974) e historia y filosofía de la biología (~1970–2005)^{1,2}. Como le gustaba alternar sus aportes, en el Museum of Comparative Zoology (MCZ, Universidad de Harvard, Boston) poseía tres oficinas con sendas bibliotecas: una sobre aves, otra sobre evolución y otra sobre historia de la biología. En un mismo día de trabajo pasaba por las tres, para evitar aburrirse y que alguna de ellas recibiera menos atención. Pero los monumentales aportes de Mayr nacieron de la ornitología y crecieron con su renombre como ornitólogo. Fueron las aves las que “descubrieron el velo” al joven lamarckiano Mayr y lo encaminaron hacia su mayor contribución: la teoría sintética de la evolución¹.

Ernst Walter Mayr nació en Kempten (Alemania) el 5 de julio de 1904, en el seno de una familia de clase media culta³. Hijo de un juez, pero ahijado, nieto, bisnieto y tataranieto de médicos, comenzó sus estudios siguiendo esta tradición. Sin embargo, los frecuentes paseos naturalistas de su niñez le aficionaron a la observación de aves y en 1923 avistó una pareja de *Netta rufina*, especie ausente por casi 80 años de las listas de aves bávaras. Exultante, con el manuscrito describiendo su hallazgo en una mano y una carta de presentación en la otra, Mayr visitó a Erwin Stresemann, joven sistemático encargado de ornitología del Museum für Naturkunde (Universidad de Berlín). Stresemann, impresionado por su entusiasmo, publicó el informe de Mayr⁴ y le ofreció incorporarse interinamente al museo.



Dos años después, con su licenciatura en medicina y alentado por Stresemann, Ernst ingresaba a zoología en la Universidad Humboldt (Berlín). Dieciséis meses después obtenía su doctorado, justo a tiempo para aceptar un cargo de asistente en el museo. La tesis fue un análisis biogeográfico de la ampliación hacia el norte de la distribución europea de *Serinus serinus*⁵. Ya en esta época Mayr conocía las ideas evolucionistas. Sostenía la necesidad de reemplazar el creacionismo de Otto Kleinschmidt por el análisis de las relaciones filogenéticas interespecíficas y mencionaba fenómenos de convergencia y tasas evolutivas⁶. Pero no apreciaba el estilo especulativo de los teóricos evolucionistas. Con todo, poco después, reconoció explícitamente la calidad necesariamente especulativa de la búsqueda de explicaciones histórico-evolutivas para las migraciones y defendió el papel de las conjeturas en la investigación científica: “sin hipótesis no podemos abrir camino”^{7,8}.

La estructura de las universidades alemanas de la época era rígidamente jerárquica y puesto que había un brillante académico —Bernard Rensch— que precedía a Mayr, Stresemann le aconsejó que buscara otros horizontes. Durante el Congreso Internacional de Zoología

(Budapest, 1927) Mayr se entrevistó con Walter Rothschild, ornitólogo poseedor de una importantísima colección de aves. Rothschild precisaba ejemplares de Nueva Guinea y buscaba un colector. La recomendación de Stresemann le convenció de que Mayr era el hombre indicado. Esta expedición acabó combinándose con otra a las Islas Salomón enviada por Leonard Sanford, ornitólogo del American Museum of Natural History (AMNH), y patrocinada por Harry Payne Whitney. Duró dos años y medio y fue la primera y la última para Mayr. Al regresar en 1931, como personalidad ascendiente de la ornitología, Rothschild lo quería como curador de su colección, pero el azar y la diligencia de Sanford lo llevaron a Nueva York como Investigador Asociado Visitante (pronto Curador Asociado y, finalmente, Curador Permanente) del AMNH. Otro tanto de azar y diligencia de Sanford llevaron la colección Rothschild al AMNH y Mayr pasó sus siguientes 22 años organizando y estudiando la colección Whitney-Rothschild de aves del Pacífico Sur, la más extensa del mundo. Esta tarea, aparentemente tediosa, abonó algunas de las ideas capitales de Mayr, en particular, la importancia de la variación individual en las poblaciones naturales¹. Sus publicaciones ornitológicas fueron novedosas: alejándose del tradicional artículo taxonómico, abarcaban biología básica, morfología y variaciones geográficas, desembocando en el terreno de la especiación y la evolución. Sus libros esenciales sobre el tema fueron publicados entonces: *List of New Guinea birds*⁹, *Birds of the Southwest Pacific*¹⁰ y *Birds of the Philippines*¹¹. Pero solo recientemente llegaría su obra cumbre en la materia, *Birds of Northern Melanesia. Speciation, ecology and biogeography*¹², publicada a la edad de 97 años.

De aquel período data también su primer gran aporte al campo evolutivo: *Systematics and the origin of species*¹³. Concebido bajo la influencia de la obra del genetista Theodosius Dobzhansky¹⁴, el libro excede la descripción de trayectorias evolutivas, habitual en los trabajos sistemáticos, e indaga los mecanismos de especiación, enfatizando el aspecto biogeográfico. Define las especies como “grupos de poblaciones naturales efectiva o potencialmente interfértiles, reproductivamente aislados de otros grupos semejantes” y propone el aislamiento geográfico como mecanismo de aislamiento biológico en la especiación alo-

pátrica, llenando una laguna de los modelos previos, basados mayormente en la genética. Junto a Dobzhansky y al paleontólogo George Gaylord Simpson, Mayr conformó el Círculo de Nueva York, pieza central en la construcción (conceptual e institucional) de la síntesis evolutiva. Como otros pocos biólogos, pensaban que los avances en genética, biogeografía, ecología y ciencia del comportamiento pronto permitirían una comprensión más profunda y rigurosa de la especiación, por lo que montaron una enérgica campaña impulsando los estudios evolutivos y fomentando un estilo particular de investigación, que implicaba reemplazar la búsqueda de meras generalizaciones empíricas por la de explicaciones que incluyesen mecanismos causales. Como paladín de la biología histórica, Mayr debía convencer a los sistemáticos de los estrechos lazos de su disciplina con el resto de la biología y al resto de los biólogos de la pertinencia de la biogeografía y las variaciones poblacionales geográficas para comprender la especiación. Para conseguirlo publicó sus ideas, fue cofundador (1937) y primer director de la revista *Evolution* (financiada por la American Philosophical Society) y participó activamente en la constitución de la Society for the Study of Evolution (1946)^{15,16}.

En 1953, Mayr aceptó el puesto de Profesor Alexander Agassiz de Zoología en el MCZ, que acabaría dirigiendo (1961–1970). Así dejó atrás el trabajo empírico, concentrándose en los problemas teóricos de la evolución y publicando su hipótesis sobre la mayor velocidad evolutiva en pequeñas poblaciones periféricas aisladas respecto de las poblaciones centrales¹⁷ —recogida por Eldredge y Gould en la teoría de los “equilibrios interrumpidos”¹⁸— y los libros *Animal species and evolution*¹⁹ y *Populations, species, and evolution*²⁰, entre otros trabajos. Con todo, nunca abandonaría la sistemática ni la ornitología: presidió la American Ornithologists’ Union (1957–1959) y el XIII Congreso Internacional de Ornitología en Ithaca (EEUU, 1962), publicó *Principles of systematic zoology*²¹, fue activo miembro de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (hasta 1979) y coautor de los ocho volúmenes que aún faltaban del *Check-list of the birds of the world* (1960–1986, especialmente aquellos sobre passeriformes).

Cercano el centenario de publicación de *On the origin of species*²², Mayr comenzó a publi-

car asiduamente en historia de la biología. Ya lo había hecho antes²³, pero ahora proseguía en este campo su agresiva promoción de la biología evolucionista histórica y organísmica. El hallazgo de la doble hélice en 1953 había provocado una fuerte concentración de prestigio, recursos y estudiantes en las ramas más "reduccionistas" de la biología, particularmente la exitosa biología molecular, y Mayr intentó cambiar esta situación²⁶. Con su proverbial empeño y estrategia fundó el *Journal of the History of Biology* (1967) y publicó extensamente sobre la historia del pensamiento evolutivo, alcanzando su cenit con *The growth of biological thought*²⁴, itodavía sin traducir al español! Se trata de una historia de los problemas que la biología ha intentado resolver y del desarrollo de los principios que conforman su marco conceptual. Explora las razones que permiten comprender cómo fueron posibles ciertos argumentos a lo largo de la historia de determinada controversia y es una herramienta al servicio de la biología del presente y su filosofía. Al inicio del libro Mayr expone los supuestos epistemológicos y metodológicos que deben guiar una historia de la biología y, contra la historiografía sociologista actualmente dominante, defiende el presentismo y las ventajas de su experiencia científica en el campo sobre el que escribe historia, lo que le ha valido diversas críticas²⁵⁻²⁸.

Buena parte del trabajo de Mayr sobre filosofía de la biología, analizando problemas como la teleología, la entidad de las especies, la naturaleza de las clasificaciones y el estatus científico de la biología, se halla en *Toward a new philosophy of biology*²⁹, *This is biology*³⁰, *What evolution is*³¹ y *What makes biology unique?*³². Recurrente en estas obras es la defensa de la autonomía de la biología y de una filosofía de la biología fundamentalmente diferente de la filosofía de la ciencia tradicional, tan centrada en la física. Para Mayr, la biología tiene problemas característicos, derivados de su condición de ciencia histórica con eventos contingentes: los métodos experimentales no siempre pueden aplicarse. Mayr profesaba un holismo moderado y emergentista: los organismos son totalidades irreductibles y, como tales, actúan sobre sus componentes; a la vez, las totalidades resultan de la interacción entre componentes, por lo que sin análisis no se las puede comprender³⁰. Atacó ferozmente el "pensamiento tipológico" (o "esencialista") que, a

diferencia del "pensamiento poblacional" inherente a la teoría evolutiva, no acepta ni comprende la "variabilidad" poblacional confirmada innumerables veces durante dos décadas en el AMNH. Además, como la biología rebasa el estudio de las "causas próximas" (fisiológicas y genéticas), pertinentes solo para responder preguntas del tipo "¿cómo?", es necesario investigar las "causas remotas" (ecológicas y evolutivas), que complementan nuestra comprensión de los fenómenos naturales y permiten responder las fundamentales preguntas encabezadas con "¿por qué?"³³. Estas "causas" son, pues, "explicaciones": la explicación de un fenómeno biológico exige tanto su explicación en términos fisiológicos y genéticos como ecológicos y evolutivos, algo que resulta ciertamente menos sorprendente hoy en día... gracias, en gran medida, a los denodados esfuerzos de Ernst Mayr.

Sus contribuciones, más de 700 artículos científicos (~250 vinculados directamente a la ornitología, incluyendo la descripción de 26 nuevas especies y 473 subespecies de aves³⁴) y 25 libros³⁵, fueron producto de su extraordinaria iniciativa, prodigiosa memoria, rigurosa autodisciplina, gran capacidad de aprendizaje y organización, y proverbial confianza en sí mismo ("No soy dogmático, isimplemente tengo razón!", bromeó una vez). Estos aportes le valieron múltiples distinciones, entre ellas la Leidy Medal (1946), la National Medal of Science (1970) y los tres premios cuya obtención conjunta es conocida como "la triple corona": el Balzan (1983), el Internacional de Biología (1994) y el Craaford (1999), cuyos cientos de miles de dólares donó a organizaciones tales como el MCZ y The Nature Conservancy³⁶. Además, recibió cerca de 20 doctorados honorarios de renombradas universidades y la George Sarton Medal (1986) por sus contribuciones a la historia de la biología²⁷. Todos estos premios son los galardones más importantes con los que la comunidad biológica internacional reconoce a sus hijos dilectos. Y no cabe duda de que Ernst Mayr fue uno de los más queridos.

AGRADECIMIENTOS.— Agradecemos a la Universidad de Harvard por proveer libremente la foto de Mayr y a J Molero por comentarios sobre una versión preliminar. RGS agradece a Fundación Carolina (España). Esta es la contribución N° 40 del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), IADIZA (CONICET) y FCEyN (UBA).

- ¹ BOCK WJ (2004) Ernst Mayr at 100: a life inside and outside of ornithology. *Auk* 121:637–651
- ² JUNKER T (1996) Factors shaping Ernst Mayr's concepts in the history of biology. *Journal of the History of Biology* 29:29–77
- ³ GREEN J Y RUSE M (1994) Special issue on Ernst Mayr at ninety. *Biology and Philosophy* 9:263–427
- ⁴ MAYR E (1923) Die Kolbenente (*Nyroca rufina*) auf dem Durchzuge in Sachsen. *Ornithologische Monatsberichte* 31:135–136
- ⁵ MAYR E (1926) Die Ausbreitung des Girlitz (*Serinus canaria serinus* L.). Ein Beitrag zur Tiergeographie. *Journal für Ornithologie* 74:571–671
- ⁶ BOCK WJ (1994) Ernst Mayr, naturalist. His contributions to systematics and evolution. *Biology and Philosophy* 9:267–327
- ⁷ MAYR E Y MEISE W (1930) Theoretisches zur Geschichte des Vogelzuges. *Der Vogelzug* 1:149–172
- ⁸ BEATTY J (1994) The proximate/ultimate distinction in the multiple careers of Ernst Mayr. *Biology and Philosophy* 9:333–356
- ⁹ MAYR E (1941) *List of New Guinea birds. A systematic and faunal list of the birds of New Guinea and adjacent islands*. American Museum of Natural History, Nueva York
- ¹⁰ MAYR E (1945) *Birds of the Southwest Pacific: a field guide to the birds of the area between Samoa, New Caledonia, and Micronesia*. Macmillan, Nueva York
- ¹¹ MAYR E Y DELACOUR J (1946) *Birds of the Philippines*. Macmillan, Nueva York
- ¹² MAYR E Y DIAMOND J (2001) *Birds of Northern Melanesia. Speciation, ecology and biogeography*. Oxford University Press, Nueva York
- ¹³ MAYR E (1942) *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, Nueva York
- ¹⁴ DOBZHANSKY T (1937) *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York
- ¹⁵ CAIN JA (1993) Common problems and cooperative solutions: organizational activities in evolutionary studies, 1936–1947. *Isis* 84:1–25
- ¹⁶ CAIN JA (1994) Ernst Mayr as community architect: launching the Society for the Study of Evolution and the journal *Evolution*. *Biology and Philosophy* 9:387–427
- ¹⁷ MAYR E (1954) Change of genetic environment and evolution. Pp. 157–180 en: HUXLEY J, HARDY AC Y FORD EB (eds) *Evolution as a process*. Allen & Unwin, Londres
- ¹⁸ ELDREDGE N Y GOULD SJ (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. Pp. 82–15 en: SCHOPF TJM (ed) *Models in paleobiology*. Freeman, San Francisco
- ¹⁹ MAYR E (1963) *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge
- ²⁰ MAYR E (1970) *Populations, species, and evolution*. Harvard University Press, Cambridge
- ²¹ MAYR E (1969) *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, Nueva York
- ²² DARWIN C (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, Londres
- ²³ MAYR E (1935) Bernard Altum and the territory theory. *Proceedings of the Linnean Society of New York* 45-46:24–38
- ²⁴ MAYR E (1982) *The growth of biological thought. Diversity, evolution, and inheritance*. Harvard University Press, Cambridge y Londres
- ²⁵ TATTERSALL I (1984) The good, the bad, and the synthesis. *American Anthropologist* 86:86–90
- ²⁶ MAYR E (1990) When is historiography wiggish? *Journal of the History of Ideas* 51:301–309
- ²⁷ BURKHARDT RW (1994) Ernst Mayr: Biologist-Historian. *Biology and Philosophy* 9:359–371
- ²⁸ BRUSH SG (1995) Scientists as historians. *Osiris, 2nd Series* 10:215–231
- ²⁹ MAYR E (1988) *Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist*. Harvard University Press, Cambridge
- ³⁰ MAYR E (1997) *This is biology: the science of the living world*. Harvard University Press, Cambridge
- ³¹ MAYR E (2001) *What evolution is*. Basic Books, Nueva York
- ³² MAYR E (2004) *What makes biology unique? Considerations on the autonomy of a scientific discipline*. Cambridge University Press, Nueva York
- ³³ MAYR E (1961) Cause and effect in biology: kinds of causes, predictability, and teleology are viewed by a practicing biologist. *Science* 134:1501–1506
- ³⁴ MAYR E (2004) Happy birthday: 80 years of watching the evolutionary scenery. *Science* 305:46–47
- ³⁵ HAFPER J (2005) Ernst Mayr — Bibliography. *Ornithological Monographs* 58:73–108
- ³⁶ BRADT S (2005) Ernst Mayr, giant among evolutionary biologists, dies at 100. *Harvard University Gazette*, 4 febrero 2005 (URL: <http://www.news.harvard.edu/gazette/daily/2005/02/04-mayr.html>)

RAFAEL GONZÁLEZ DEL SOLAR

ECODES, Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto.

Departament de Filosofia,

Universitat Autònoma de Barcelona.

Edifici B Campus de la UAB, Bellaterra (Cerdanyola del Vallés), 08193 Barcelona, España.

Rafael.GonzalezD@campus.uab.es

JAVIER LOPEZ DE CASENAVE

ECODES, Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto.

Depto. Ecología, Genética y Evolución, Fac. de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Piso 4, Pab. 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.

Hornero 20(2):197–198, 2005

GUNNAR HÖY (1901–1996)

Tuve oportunidad de conocer a Gunnar Höy en el año 1976 en el I Encuentro de Ornitología que se realizó en Vaquerías, en la provincia de Córdoba. Desde ese momento quedó sellada una noble amistad.

Höy nació en Noruega y llegó a Argentina en el año 1951, instalándose en Salta en 1954. Allí realizó actividades en el Museo de Ciencias Naturales; su principal tarea era coleccionar y acondicionar ejemplares de aves. Era un excelente taxidermista, y llegó a completar más de 300 especies. Gracias a su trabajo y por intermedio de sus relaciones el museo de Salta tomó un nivel internacional, estableciéndose contactos con especialistas de Chicago, Nueva York, Los Ángeles y Berlín, entre otros. Numerosos investigadores extranjeros lo visitaban, a los cuales Höy les brindaba no solo sus conocimientos sino también su amistad.

Su doble condición de dibujante y ornitólogo le permitió plasmar en el papel o en la tela extraordinarios dibujos y pinturas de aves. Dentro de la ornitología, su especialidad eran los nidos y los huevos, de los que llegó a formar dos grandes colecciones.

Durante más de 25 años Höy estudió la avifauna del noroeste argentino, siendo esta región donde principalmente desarrollaba sus actividades. No obstante, también realizó excursiones de investigación a La Pampa, Córdoba y Misiones. En el año 1972 fue colaborador en los estudios realizados por la National Geographic Society, la New York Zoological Society y el Museo de Ciencias Naturales de Salta sobre los flamencos del altiplano. Sus trabajos científicos fueron publicados en diversas revistas y en varios idiomas: inglés, alemán, francés y español.

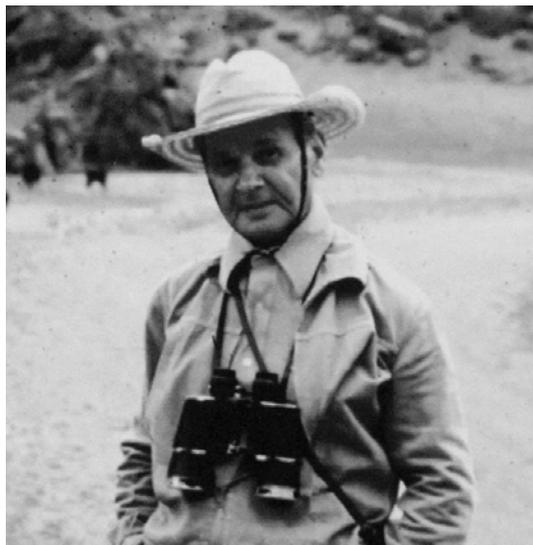
Don Gunnar era una muy buena persona y estaba siempre muy abierto para brindar sus conocimientos. Dejó para todos nosotros sus descubrimientos y sus consejos.

MARTÍN R. DE LA PEÑA

3 de febrero 1870

3080 Esperanza, Santa Fe, Argentina

martin@fca.unl.edu.ar



Algunas publicaciones de Gunnar Höy

- HÖY G Y OTTOW J (1964) Biological and oological studies of the molothrine cowbirds (Icteridae) of Argentina. *Auk* 81:186–203
- HÖY G (1965) Wiederentdeckung von *Asthenes sclateri* (Cabanis) in der Sierra de Córdoba. *Journal für Ornithologie* 106:204–207
- HÖY G (1967) The eggs and nesting of the Puna Plover. *Auk* 84:130–131
- HÖY G (1968) *Geositta rufipennis ottowi*, eine neue subspecies aus der Sierra de Córdoba. *Journal für Ornithologie* 109:228–229
- HÖY G (1968) Über brutbiologie und eier einiger vögel aus Nordwest-Argentinien. *Journal für Ornithologie* 109:425–433
- HÖY G (1969) Addendas a la avifauna salteña. *Hornero* 11:53–56
- HÖY G (1969) *Buteo albigula* Philippi erstmals in Argentinien gefunden. *Journal für Ornithologie* 110:314–317
- HÖY G (1971) Über brutbiologie und eier einiger vögel aus Nordwest-Argentinien II. *Journal für Ornithologie* 112:158–163
- HÖY G (1973) Sobre la taxonomía de *Asthenes sclateri* Cabanis (Aves, Furnariidae). *Physis, C* 32:219–221
- HÖY G (1973) Contribución a la avifauna argentina. *Physis, C* 32:222–223
- HÖY G (1975) Le nid et les oeufs de *Thripophaga punensis* (Berlepsch et Stolzmann) (Furnariidé). *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 45:189–191

Höy G (1976) Le nid et les oeufs de *Pseudoseisura gutturalis* (D'Orb. et Lafr.) (Furnariidé). *L'Oiseau et la Revue Française d'Ornithologie* 46:71-73

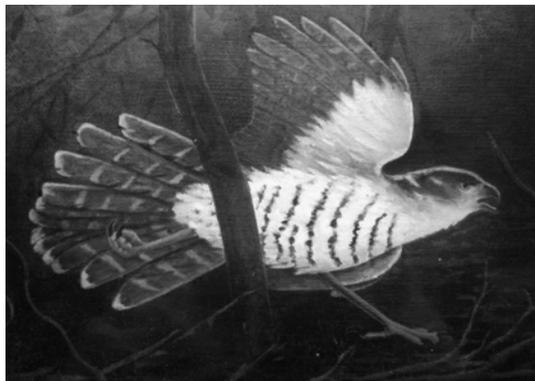
Höy G (1976) Notas nidobiológicas del noroeste argentino. *Physis, C* 35:205-209

Höy G (1978) *Sicalis flaveola königi* (Aves, Fringillidae), eine neue subspecies des safranfinken aus den Anden. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, A* 305:1-4

Höy G (1980) Nota sobre la nidobiología de la "Dormilona cenicienta" *Muscisaxicola cinerea argentina* Hellmayr (Aves, Tyrannidae). *Historia Natural* 1:180

Höy G (1980) Notas nidobiológicas del noroeste argentino. II. *Physis, C* 39:63-66

Höy G (1981) Un ave nueva para la Argentina, *Contopus virens* Linné (Aves, Tyrannidae). *Historia Natural* 2:43-44



Una ilustración del Halcón Montés Chico (*Micrastur ruficollis*), realizada por Gunnar Höy.

EL HORNERO
REVISTA DE ORNITOLOGÍA NEOTROPICAL



ÍNDICES

VOLUMEN 20

2005

CONTENIDOS

VOLUMEN 20 NÚMERO 1, AGOSTO 2005

Número especial: Ecología y conservación de las aves marinas del litoral marítimo argentino
Special issue: Ecology and conservation of seabirds of coastal Argentina

Editorial

Ecología y conservación de las aves marinas del litoral marítimo argentino
 PABLO YORIO, FLAVIO QUINTANA Y JAVIER LOPEZ DE CASENAVE 1–3

Artículos

- Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación
Penguins of coastal Argentina: population status and conservation
 ADRIÁN SCHIAVINI, PABLO YORIO, PATRICIA GANDINI, ANDREA RAYA REY Y P DEE BOERSMA . . . 5–23
- Estado poblacional, ecología y conservación del Petrel Gigante del Sur (*Macronectes giganteus*) en Argentina
Population status, ecology and conservation of the Southern Giant Petrel (Macronectes giganteus) in Argentina
 FLAVIO QUINTANA, ADRIÁN SCHIAVINI Y SOFÍA COPELLO 25–34
- Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación
Cormorants of the Patagonian coast: population status, ecology and conservation
 ESTEBAN FRERE, FLAVIO QUINTANA Y PATRICIA GANDINI 35–52
- Estado poblacional y de conservación de gaviotas que se reproducen en el litoral marítimo argentino
Population and conservation status of gulls breeding in coastal Argentina
 PABLO YORIO, MARCELO BERTELLOTTI Y PABLO GARCÍA BORBOROGLU 53–74
- Estado poblacional y de conservación de gaviotines y escúas que se reproducen en el litoral marítimo argentino
Population and conservation status of terns and skuas breeding in coastal Argentina
 PABLO YORIO 75–93
- Estado actual y conservación de aves pelágicas que utilizan la plataforma continental argentina como área de alimentación
Status and conservation of pelagic birds using the Argentinean continental shelf as a foraging area
 MARCO FAVERO Y MARÍA PATRICIA SILVA RODRÍGUEZ 95–110
- Ecología y conservación de aves marinas que utilizan el litoral bonaerense como área de invernada
Ecology and conservation of seabirds using the coasts of Buenos Aires Province as a wintering area
 MARÍA PATRICIA SILVA RODRÍGUEZ , MARCO FAVERO, MARÍA PAULA BERÓN, ROCÍO MARIANO-JELICICH Y LAURA MAUCO 111–130

VOLUMEN 20 NÚMERO 2, DICIEMBRE 2005

Artículos

- Dinámica estacional del ensamble de aves de un bosque norpatagónico de lenga (*Nothofagus pumilio*) y su relación con la disponibilidad de sustratos de alimentación
Seasonal dynamics of a bird assemblage in a North Patagonian lenga (Nothofagus pumilio) forest and its relationship with the availability of foraging substrates
 RODRIGO M. BECERRA SERIAL Y DORA GRIGERA 131–139
- Abundancia y diversidad de aves acuáticas en un humedal marino del Golfo San Jorge, Argentina
Abundance and diversity of waterbirds in a marine wetland of Golfo San Jorge, Argentina
 ALEJANDRO GATTO, FLAVIO QUINTANA, PABLO YORIO Y NORA LISNIZER 141–152

Avifauna invernal en ambientes de Chaco y Pantanal en Bahía Negra (norte de Paraguay) <i>Wintering avifauna of Chaco and Pantanal habitats in Bahía Negra (northern Paraguay)</i> J. MANUEL TIERNO DE FIGUEROA Y JOSÉ M. PADIAL	153–162
Aves frugívoras de un relicto de selva subtropical ribereña en Argentina: manipulación de frutos y destino de las semillas <i>Fruit-eating birds of a subtropical riparian forest relic in Argentina: fruit-handling methods and seed fate</i> NORBERTO H. MONTALDO	163–172
Éxito reproductivo del Tordo Renegrido (<i>Molothrus bonariensis</i>) en hospedadores de distinto tamaño corporal <i>Reproductive success of Shiny Cowbird (Molothrus bonariensis) in hosts of different body size</i> VANINA D. FIORINI, ANDREA A. ASTIÉ, DIEGO T. TUERO Y JUAN C. REBORDA	173–182
Comunicaciones	
The Trinidad Petrel (<i>Pterodroma arminjoniana</i>) at Golfo San Matías: a new species for Argentina <i>El Petrel de Trinidad (Pterodroma arminjoniana) en el Golfo San Matías: una nueva especie para Argentina</i> CHRISTIAN SAVIGNY, GUILLERMO CAILLE, RAÚL GONZÁLEZ Y GUILLERMO HARRIS	183–186
Libros	
Las aves nómades de las zonas áridas del mundo (DEAN: <i>Nomadic desert birds</i>) VÍCTOR R. CUETO	187–188
Aves del mundo (DEL HOYO ET AL.: <i>Handbook of the birds of the world. Volume 8. Broadbills to tapaculos</i>) ROSENDO M. FRAGA	189–190
Las aves del bosque austral sudamericano y las culturas originarias (ROZZI ET AL.: <i>Guía multi-étnica de aves de los bosques templados de Sudamérica Austral</i>) ANA TREJO	190–191
Libros de reciente aparición	192
Obituario	
Ernst Mayr (1904–2005): la síntesis desde las aves RAFAEL GONZÁLEZ DEL SOLAR Y JAVIER LOPEZ DE CASENAVE	193–196
Gunnar Höy (1901–1996) MARTÍN R. DE LA PEÑA	197–198
Índices del volumen	199–212

ÍNDICE TEMÁTICO

- Abandono de nido 9,50,80,88,124,174–176
- Abundancia 1,6,8,9,11,12,14,15,19,26–28,30–32,36–40, 42–47,50,54–58,60,61,63–65,67–70,76,78–90,96–106, 112,114–120,123,125,131–135,137,138,141–152, 153–162,164
- Alimentación 1–3,10,13,14,28,29,47–50,59,60,62,63, 66–69,81,83,84,88,89,95–110,112–114,116–125, 131–139,149–151,163–172,184
- Alimento 2,9,10,13,14,30,49,50,54,59,60,63,66–70,84, 88–90,96,97,102,104,105,113–116,118–123,125,132, 133,135,137,138,150,151,164,165,170,174,175,180
- Área de alimentación 14–16,19,26,29–31,47–50,60,66, 67,70,89,90,95–110,112,114,119,122–124,149,150
- Áreas protegidas 2,15,19,31,66,67,70,90,112,138,142, 151,154
- Asociaciones de alimentación 146
- Bahía Negra 153–162
- Bandada 48,120,121,125,159
- Bandada de alimentación 48,120,121
- Bandada mixta 48,159
- Biomasa 1,96,97,101,102,118,119,125
- Bosque andino patagónico 131–139
- Bosque chaqueño 153–162
- Buenos Aires (provincia) 111–130,163–172,173–182
- Caja nido 175
- Cambio climático 19,98,99
- Chaco 153–162
- Chubut (provincia) 141–152
- Cleptoparasitismo 59,66,68,69,84,89,116,117
- Clima 9,10,17,41,47,118,123,132,137
- Colisión 69
- Colonia de nidificación 6–12,14–19,26–28,30–32,35–47, 49,54,55–66,69,70,76–90,96–99,104,105,114–117, 149,150
- Colonización 6,12
- Competencia 11,16,68,69,89,102–105,115,175,180
- Comportamiento 1,16,29,31,38,47,48,50,63,66,69,80, 101,105,116,120,125,155,164–166,168–170,174,179
- Comportamiento de buceo 11,14,48,49
- Composición específica 132,133,135,142,145,150,151, 154,161
- Condición física 9,68,112
- Conservación 1–3,5–23,25–34,35–52,53–74,75–93, 95–110,111–130,131,138,142,149,151,154,161
- Contaminación 1,17–19,30,50,67,70,98,99,105
- “Creche” (véase Guardería)
- Crecimiento 29
- Cuidado parental 10,12
- Densidad 11,12,28,41,47,58,60,63,83,100,132–135,137, 138,154
- Deserción (véase Abandono de nido)
- Desplazamiento 10,11,13,14,31,90,122,149,185
- Dieta 10,11,13,14,16,19,27,29,31,36,48,49,59,62,63, 66–68,70,81,83,84,89,96,102,104,105,111–130,138,150, 174,185
- Dimorfismo sexual 28,29
- Dispersión 13,15,16,19,30,70,90,102,114
- Dispersión de semillas 163–172
- Disponibilidad de alimento 9,10,14,30,41,69,70,90,96, 97,102,112,123,124,132,137,138,149
- Disponibilidad de hábitat 96,115,131–139,160
- Disponibilidad de presa (véase disponibilidad de ali-
mento)
- Disponibilidad de recursos 132,149
- Distribución geográfica 1,6–12,15,26,27,30,36–40, 42–47,54,55,57,60–68,70,76–88,96,98–101,114–120, 185
- Diversidad 1,26,114,131–135,137,138,141–152,153–162, 164
- Eclosión 9,13,18,19,28,38,41,42,45–47,59,60,66,70,80,81, 83,84,89,150,174–180
- Edad 19,28,29,41,45,59,70,83,103,115,125,175
- Eficacia biológica 164
- El Destino (Reserva) 173–182
- El Niño 118
- Endemismo 132,138,144,161
- ENSO (véase El Niño)
- Equitatividad 133–135
- Escala 6,19,31,32,60,70,89,97,123
- Especialista 59,60,62,63,70,114,115,122
- “Especie paisaje” 31,32
- Especies exóticas 1,18,19,26,98,99,105,155,161,164,185
- Especies introducidas (véase Especies exóticas)
- Estacionalidad 59,90,97,118,120,131–139,149
- Estado poblacional 1–3,5–23,25–34,35–52,53–74,75–93, 95–110
- Estatus de residencia 133–135,137,138,149
- Estructura genética 60,76,89
- Éxito reproductivo 7,10,16,19,28,41,47,50,58,59,66–68, 70,80,89,173–182
- Extinción 38,104
- Fauces 164,167–170
- Frente oceanográfico 11,13,14,26,29,95–110,149,183, 184
- Frugivoría 163–172
- Frutos 163–172
- Generalista 13,58,59,114,115,117,122,173
- Gremio 138,142,167
- Guano 42,47,49,50
- Guardería 13,66
- Hábitat 6,7,12,13,18,19,26,27,36,38,41,58,62,63,69,70,81, 83,84,89,96,98–100,102,105,114,131–139,141,142,149, 154,155,160

- Heterogeneidad espacial 132,137,143,149
 Hibridación 38,85
 Historia de vida 112,181
 Huevos 5,9,12,13,15,16,18,28,29,36–38,41,42,45,47,50,59,66,67,69,80,81,83,84,88,89,124,149,173–181
 Humedales 141–152
 Incubación 5,9,11,13–16,29,37,41,42,49,59,60,66,68,80,81,83,84,174–176,178–180
 Intermareal 141–152
 Invernada 111–130
 Islas 12,18,19,41,96,185
 Isótopos estables 11
 Laridae 53–74,114–117
 Litoral marítimo argentino 1–3,5–23,25–34,35–52,53–74,75–93,95–110,111–130,184,185
 Malaspina (Caleta) 141–152
 Manejo 1–3,6,17,19,28,31,32,36,54,66,69,70,88,89,107,125,138,142,151
 Manipulación de frutos 163–172
 Mar Argentino 1–3,5–23,25–34,35–52,53–74,75–93,95–110,111–130
 Marea 120,143,144,149
 Mendoza (provincia) 173–182
 Metapoblaciones 19,60,70
 Microhábitat 58,138
 Migración 10,13,19,26,66,70,90,100,112,115,117–119,123,125,137,138,141,142,144,145,148–151
 Morfología 119,164–167,170
 Mortalidad 10,13,15–17,19,30,31,50,69,80,88,103–106,125,174
 Movimiento (véase Desplazamiento)
 Muda 13,125,141
 Mutualismo 164
 Nacimiento (véase eclosión)
 Nicho trófico 122,123,138
 Nidificación 1,2,5–7,12–14,16,18,19,26,28,29,35–38,40–42,46,47,50,55,58,60,62–66,68–70,76,77,80,81,83–85,88,89,116,117,119,141,169,173–181
 Nido 6,7,9,12,14,16,28,37,38,40–42,46,47,50,58,60,62,63,66,81,83,84,88,96,173–181
 Nivel trófico 113,120,121,124
 Oportunismo 13,14,16,59,69,89,114,122
 Ornitocoria 163–172
 Paisaje 31,32
 Pantanal 153–162
 Paraguay 153–162
 Parasitismo de cría (véase Parasitismo de nido)
 Parasitismo de nido 173–182
 Parásitos 18
 Parche 97,100,101,123
 Parque Nacional Nahuel Huapi 131–139
 Patagonia 5–23,25–34,35–52,141–152,183–186
 Período de incubación 9,37,41,42,59,60,66,68,80,83,84,174,176,178–180
 Período de puesta 7,9,12,19,36,37,41,42,176
 Pesca 1,15,16,19,26,30,31,49,50,59,67–70,88,89,97–99,102,103,105–107,114–118,124,125,142,150,183–185
 Peso corporal 28,41,63,119,125,166,167,175–177,181
 Phalacrocoracidae 35–52,120,121
 Pichones 9–11,13,14,16,18,28,29,41,45–47,49,50,59,66,67,69,80,81,83,84,88,89,102,104,150,173–181
 Plataforma continental argentina 1,2,14,19,25–34,95–110,183–186
 Plumas 104,105
 Poblaciones reproductivas (véase Tamaño poblacional)
 Predación 9,10,16,18,26,29,41,47,50,60,62,66,68–70,80,83,84,88–90,96–99,102,104–106,112,123–125,150,165,174–176
 Predador tope 96,97,102,104–106,125
 Presa (véase Alimento)
 Primer registro 183–186
 Procellariiformes 26,95–110
 Productividad 13,14,26,29,96,97,103,104,112,137,142,149
 Proporción de sexos 28
 Puesta 7,9,12,14,28,36,37,41,42,47,58–60,66,70,80,81,83,84,89,149,150,174–176,178–180
 Punta Lara (Reserva) 163–172
 Rarefacción 144,147,148
 Reclutamiento 19,70,112,170
 Reproducción 1,2,7,9,10,12,13,16–19,26–29,35–37,40,42,47,50,55–60,62–70,76,77,80,81,83–85,88–90,96,119,124,141,149,151,173–182
 Requerimientos de hábitat 6,7,12,19,27,41,58,62,63,69,70,81,83,84,89
 Requerimientos energéticos 50,69,119,125,150
 Río Negro (provincia) 131–139
 Riqueza de especies 133–135,137,142,144,147–151,159,161
 Robo de alimento (véase Cleptoparasitismo)
 Rynchopidae 119–120
 Salud 18,19,30,67,69,70
 San Matías (Golfo) 183–186
 Selección de hábitat 6,19,58,70,89,96
 Selección de hospedador 173
 Selva Paranaense 163–172
 Selva subtropical (véase Selva Paranaense)
 Sistema frontal (véase Frente oceanográfico)
 Sitio de descanso (véase Sitio de parada)
 Sitio de nidificación 6,7,13,38,58,63,69
 Sitio de parada 151
 Spheniscidae 5–23
 Stercorariidae 75–93
 Sternidae 75–93,117–119
 Superposición trófica 113,120,122
 Supervivencia 19,28,30,41,46,68,70,138,170,174–181
 Tala 154
 Tamaño corporal 28,29,101,150,173–182
 Tamaño de fruto 164,167–170
 Tamaño de grupo 154–159
 Tamaño de presa 102,116,117,119,123–125
 Tamaño de puesta 9,12,18,28,37,41,42,47,59,66,70,80,83,84,89,178
 Tamaño poblacional 1,6,8,9,11,12,14,15,19,26,27,30–32,36–40,42–47,50,54–57,60,61,63–68,70,76,78–89,96–99,101–106,114,115
 Tasa de incremento 57,59

Técnica de alimentación 60,114,119,122,123,165

Temporada no reproductiva 2,3,31,49,50,63,67,68,81,
84,97,100,101,103,104,111-130

Temporada reproductiva 6,7,11-14,19,29-31,48-50,59,
62,67,68,70,76,80,100,102,115,117-119,123,132,149,175

Territorio 69

Turismo 1,8,9,12,16,17,19,31,50,58,67,69,76,88,90,
123-125,142,151

Viaje de alimentación 11,13,14,29,47-49,96,100,104

ÍNDICE DE ORGANISMOS

- Accipiter bicolor* 156
Accipiter striatus 156
Adelomedon 115
Aeshna 113
Agelaioides badius 155,159,160
Agelaius ruficapillus 159
Agelaius thilius 176,177
Agonopsis chiloensis 13
 Albatros Cabeza Gris (véase *Diomedea chrysostoma*)
 Albatros Ceja Negra (véase *Diomedea melanophris*)
 Albatros Corona Blanca (véase *Diomedea cauta*)
 Albatros Errante (véase *Diomedea exulans*)
 Albatros Manto Claro (véase *Phoebetria palpebrata*)
 Albatros Oscuro (véase *Phoebetria fusca*)
 Albatros Pico Fino (véase *Diomedea chlororhynchos*)
 Albatros Real (véase *Diomedea epomophora*)
 Albatros Real del Sur (= Albatros Real; véase *Diomedea epomophora*)
 Albatros de Tristán (véase *Diomedea exulans*)
Amazona aestiva 157,160
Amblyramphus holosericeus 159
Ammomanes grayi 188
Anas specularioides 145–148
Anchoa marinii 113,118,121,124
Anhinga anhinga 156
Aphrastura spinicauda 134–138
Aptenodytes forsteri 101
Aptenodytes patagonica 5,14,15,19,100
Aramides cajanea 157
Aramus guarauna 157,160
Arctocephalus gazella 104
Ardea cocoi 145,147,156
Artemesia longinaris 10,113,118
Austroatherina 10

Balanus glandula 63
 Becasa de Mar (véase *Limosa haemastica*)
Belostoma 113
 Biguá (véase *Phalacrocorax olivaceus*)
Botaurus pinnatus 156,160
Brachidontes rodriguezi 114
Brevoortia aurea 113,119
Bubo virginianus 157
Bubulcus ibis 145,147,156
Busarellus nigricollis 156
Buteo magnirostris 156,159
Buteogallus meridionalis 156
Buteogallus urubitinga 156
Butorides striatus 156

Cacicus chrysopterus 159
Cacicus solitarius 159
Cairina moschata 156
Calidris alba 145–147

Calidris bairdii 144,149
Calidris fuscicollis 145–151
Calonectris diomedea 99,101
Campephilus leucopogon 158,161
Campephilus magellanicus 134–138
Campylorhamphus trochilirostris 158,161
Campylorhynchus turdinus 158
Capra hircus 18
Caprimulgus parvulus 161
Caprimulgus rufus 161
Carduelis barbata 134–137
Catharacta antarctica 76,85–87,89,90,100
Catharacta chilensis 16,76,85–87,89
Catharacta maccormicki 101
Cathartes aura 156,160
Cathartes burrovianus 156,160
 Cauquén Común (véase *Chloephaga picta*)
Celeus lugubris 158,161
Cervus elaphus 18
Ceryle torquata 157
Chaetophractus villosus 18
Charadrius collaris 157
Charadrius falklandicus 145,147
Chasmagnathus granulata 62,113,115
Chauna torquata 156
 Chimango (véase *Milvago chimango*)
Chionis alba 144,149
Chloephaga picta 145–147
Chloroceryle amazona 157
Chloroceryle americana 157
 Chorlito Doble Collar (véase *Charadrius falklandicus*)
 Chorlo Ártico (véase *Pluvialis squatarola*)
 Chorlo Pampa (véase *Pluvialis dominica*)
Ciconia maguari 156
Cinclodes fuscus 134–137
Circus buffoni 156
 Cisne Cuello Negro (véase *Cygnus melanocorypha*)
Cladorhynchus leucocephalus 188
Clamator glandarius 179,180
Colaptes campestris 158
Colaptes melanochloros 158
Colaptes pitius 134–137
Colorhamphus parvirostris 134
Columba cayennensis 157
Columba palumbus 170
Columba picazuro 157,164–171
Columbina picui 157
Columbina talpacoti 157
Coragyps atratus 156,160
Coridoras paleatus 113
 Cormorán Cuello Negro (véase *Phalacrocorax magellanicus*)
 Cormorán Gris (véase *Phalacrocorax gaimardi*)

- Cormorán Imperial (véase *Phalacrocorax atriceps*)
 Cormorán Real (véase *Phalacrocorax atriceps*)
Corvus corone 179,180
Coryphospingus cucullatus 155,159,160
 Coscoroba (véase *Coscoroba coscoroba*)
Coscoroba coscoroba 145–147,156,160
Crotophaga ani 157
Crypturellus undulatus 156
Cyanocompsa brissonii 159
Cyanocorax chrysops 158
Cyanocorax cyanomelas 158
Cyclarhis gujanensis 158
Cygnus melanocorypha 144,149
Cynoscion guatucupa 113,116,121,124
Cyrtograpsus altimanus 63
Cyrtograpsus angulatus 63,115

Daption capense 98,104
Daption capensis (= *Daption capense*)
Dendrocygna autumnalis 156
Dendrocygna bicolor 156
Dendrocygna viduata 156
Diomedea albatrus 105
Diomedea cauta 98,105
Diomedea chlororhynchos 98,104
Diomedea chrysostoma 98,101,106
Diomedea dabbenena (= *Diomedea exulans*)
Diomedea epomophora 98,104
Diomedea exulans 98,100,102–104,106
Diomedea melanophris 26,96,98,100–103,105,106,184
Dissostichus eleginoides 31,106
Donacobius atricapilla 158
Drymornis bridgesii 189

Egretta alba 145,147,156
Egretta thula 156
Elaenia albiceps 134–137,170
Elaenia parvirostris 164,167–170
Eleginops maclovinus 10,48
Engraulis anchoita 10,48,83,97,113,117,121,124
Enicognathus ferrugineus 134–138
Enteractopus megalocyathus 13
Eremoptrix leucotis 188
 Escúa Chilena (= Escúa Común; véase *Catharacta chilensis*)
 Escúa Común (véase *Catharacta chilensis*)
 Escúa Parda (véase *Catharacta antarctica*)
 Escúa Polar (véase *Catharacta maccormicki*)
 Espátula Rosada (véase *Platalea ajaja*)
Eubalaena australis 66
Eudypetes chrysocome 5,7,11–19,100
Eudypetes chrysolophus 100
Euphausia 13

Falco femoralis 157
Falco sparverius 157
Felis catus 18
 Flamenco Austral (véase *Phoenicopterus chilensis*)
Fluvicola albiventer 158
Fregatta grallaria 99,102
Fregatta tropica 99,101
Fulica 123

Fulmarus glacialis 98,104
Furnarius rufus 158,160

Gabianus 63
Galictis cuja 80
 Garcita Bueyera (véase *Bubulcus ibis*)
Garrodia nereis 26,99
 Garza Blanca (véase *Egretta alba*)
 Garza Mora (véase *Ardea cocoi*)
 Gaviota Austral (= Gaviota Gris; véase *Leucophaeus scoresbii*)
 Gaviota Cabeza Gris (= Gaviota Capucho Gris; véase *Larus cirrocephalus*)
 Gaviota Cangrejera (véase *Larus atlanticus*)
 Gaviota Capucho Café (véase *Larus maculipennis*)
 Gaviota Capucho Gris (véase *Larus cirrocephalus*)
 Gaviota Cocinera (véase *Larus dominicanus*)
 Gaviota Gris (véase *Leucophaeus scoresbii*)
 Gaviota de Olrog (= Gaviota Cangrejera; véase *Larus atlanticus*)
 Gaviotín Antártico (véase *Sterna vittata*)
 Gaviotín Ártico (véase *Sterna paradisaea*)
 Gaviotín Golondrina (véase *Sterna hirundo*)
 Gaviotín Lagunero (véase *Sterna trudeaui*)
 Gaviotín Pico Amarillo (véase *Thalasseus sandvicensis*)
 Gaviotín Pico Grueso (*Gelochelidon nilotica*)
 Gaviotín Real (véase *Thalasseus maximus*)
 Gaviotín Sudamericano (véase *Sterna hirundinacea*)
Gelochelidon nilotica 76
Genypterus blacodes 31,106
Geranospiza caerulescens 156
Gnorimopsar chopi 159
Gonatus antarcticus 13
 Guanay (véase *Phalacrocorax bougainvillii*)
Guira guira 157

Haematopus ater 145–148
Haematopus leucopodus 145,147,149
Haematopus palliatus 116,117,124,145–148
 Halcón Montés Chico (véase *Micrastur ruficollis*)
Halobaena caerulea 98
Halobates 185
Harpagifer bispinis 13
Herpetotheres cachinnans 157
Himantopus himantopus 157
Histiotheuthis 185
Hoplais malabaricus 48
Hydropsalis torquata 157
Hymenops perspicillatus 158

Icterus cayanensis 159
Illex 10
Illex argentinus 29,183

Jabiru mycteria 156
Jacana jacana 157
Japetella diaphana 185

Larus atlanticus 53,54,60–63,66,67,69–71,112,114–116,120,122,123,125,145–149,151
Larus cirrocephalus 53,116,117
Larus dominicanus 16,41,50,53–60,62,66–71,88,89,100,105,114,116,120–125,145–151,184

- Larus maculipennis* 53,116,117,122,125,145,147
Larus scoresbii (= *Leucophaeus scoresbii*)
Larus vetula (= *Larus dominicanus*)
 Lechuza Bataraz Austral (véase *Strix rufipes*)
Lepidocolaptes angustirostris 158
Leporinus obtusidens 48
Leptodon cayanensis 156
Leptotila verreauxi 157,159,166,167,169
Leucophaeus scoresbii 53,54,62–67,69,70,145,147
Limosa haemastica 145,147
Loligo 10
Loligo gahi 11
Loligo sanpaulensis 113
Loricaria anus 113
 Macá Común (véase *Rollandia rolland*)
 Macá Grande (véase *Podiceps major*)
 Macá Pico Grueso (véase *Podilymbus podiceps*)
Machetornis rixosa 158
Macrodon ancylodon 113,121
Macronectes giganteus 2,25–34,41,98,100,104,145–147, 149,184
Macronectes halli 98,104
Martialia hyadesi 13
Melanerpes candidus 158
Menticirrhus americanus 113
Merluccius hubbsi 10,48,68,88,97
Micrastur ruficollis 198
Micropogonias furnieri 113,115,121,124
Milvago chimachima 157
Milvago chimango 116
Mimus saturninus 175–180
Mimus triurus 158
Mirounga leonina 104
Molothrus ater 179,180
Molothrus bonariensis 159,173–182
Moroteuthis ingens 13
Mugil lisa 115
Munida 11
Muscisaxicola maclovianus 134
Myiarchus 158
Myiopsitta monachus 157,160
Mytilus 63
Mytilus platensis 115
Myxine 10
Nandayus nenday 157
Netta rufina 193
Netuma barbatus 113,121
Notomixine 10
Numenius phaeopus 144,145
Nycticorax nycticorax 156
Nyctidromus albicollis 157
Nyctiprogne leucopyga 161
Oceanites oceanicus 26,99,101,184
Octopus 10
Odonthestes 48,84
Odonthestes argentinensis 113,115,121,124
Odonthestes smitti 10
Ommastrephes bartrami 185
Ortalis canicollis 157
Oryctolagus cuniculus 18
 Ostrero Austral (véase *Haematopus leucopodus*)
 Ostrero Común (véase *Haematopus palliatus*)
 Ostrero Negro (véase *Haematopus ater*)
 Ostrero Pardo (= Ostrero Común; véase *Haematopus palliatus*)
Otaria flavescens 29,66
Pachyptila belcheri 26,98,102
Pachyptila desolata 98
Pachyptila turtur 26,98
Pachyptila vittata 98
Pachyramphus viridis 158
 Paíño Cara Blanca (véase *Pelagodroma marina*)
 Paíño Común (véase *Oceanites oceanicus*)
 Paíño Gris (véase *Garrodia nereis*)
 Paíño Vientre Blanco (véase *Fregetta grallaria*)
 Paíño Vientre Negro (véase *Fregetta tropica*)
 Paloma-antártica (véase *Chionis alba*)
Parabuteo unicinctus 156
Paralichthys 119
Paralonchurus brasiliensis 113,118,121,124
 Pardela Boreal (véase *Puffinus puffinus*)
 Pardela Cabeza Negra (véase *Puffinus gravis*)
 Pardela Capucho Negro (= Pardela Cabeza Negra; véase *Puffinus gravis*)
 Pardela Cenicienta (= Pardela Grande; véase *Calonectris diomedea*)
 Pardela Chica (véase *Puffinus assimilis*)
 Pardela Común (= Pardela Boreal; véase *Puffinus puffinus*)
 Pardela Grande (véase *Calonectris diomedea*)
 Pardela Negra (= Pardela Oscura; véase *Puffinus griseus*)
 Pardela Oscura (véase *Puffinus griseus*)
Paroaria capitata 159
Paroaria coronata 159,160
Parula pitiayumi 159
Passer domesticus 155,159
 Pato Crestón (véase *Anas specularoides*)
Peisos petrunkevitchi 10
Pelagodroma marina 99
Pelecanoides 26,101
Pelecanoides magellani 99
Pelecanoides urinatrix 26,99
 Petrel Alas Negras (= Cabeza Parda; véase *Pterodroma incerta*)
 Petrel de Antifaz (véase *Procellaria aequinoctialis*)
 Petrel Azulado (véase *Halobaena caerulea*)
 Petrel Ballena Chico (= Prion Pico Corto; véase *Pachyptila turtur*)
 Petrel Ballena de Pico Ancho (= Prion Pico Grande; véase *Pachyptila desolata*)
 Petrel Ballena de Pico Delgado (= Prion Pico Fino; véase *Pachyptila belcheri*)
 Petrel Ballena Pico de Pato (= Prion Pico Ancho; véase *Pachyptila vittata*)
 Petrel Barba Blanca (véase *Procellaria aequinoctialis*)
 Petrel Cabeza Blanca (véase *Pterodroma lessonii*)
 Petrel Cabeza Parda (véase *Pterodroma incerta*)
 Petrel Ceniciento (véase *Procellaria cinerea*)

- Petrel Collar Gris (véase *Pterodroma mollis*)
 Petrel Damero (véase *Daption capense*)
 Petrel Gigante Común (véase *Macronectes giganteus*)
 Petrel Gigante del Norte (= Petrel Gigante Oscuro; véase *Macronectes halli*)
 Petrel Gigante Oscuro (véase *Macronectes halli*)
 Petrel Gigante del Sur (= Petrel Gigante Común; véase *Macronectes giganteus*)
 Petrel Gris (= Petrel Ceniciento; véase *Procellaria cinerea*)
 Petrel Negro (= Petrel Barba Blanca; véase *Procellaria aequinoctialis*)
 Petrel Pardo (véase *Pterodroma macroptera*)
 Petrel Plateado (véase *Fulmarus glacialisoides*)
 Petrel de las Tormentas Gris (= Paño Gris; véase *Garrodia nereis*)
 Petrel de las Tormentas Ojeroso (= Paño Cara Blanca; véase *Pelagodroma marina*)
 Petrel de las Tormentas de Vientre Blanco (= Paño Vientre Blanco; véase *Fregatta grallaria*)
 Petrel de las Tormentas de Vientre Negro (= Paño Vientre Negro; véase *Fregatta tropica*)
 Petrel de las Tormentas de Wilson (= Paño Común; véase *Oceanites oceanicus*)
 Petrel de Trinidad (véase *Pterodroma arminjoniana*)
 Petrel Zambullidor Común (= Yúnco Común; véase *Pelecanoides urinatrix*)
 Petrel Zambullidor Magallánico (= Yúnco Magallánico; véase *Pelecanoides magellani*)
Phacellodomus rufifrons 158
Phaetusa simplex 157
Phalacrocorax atriceps 35,38-42,46-50,60,66,69,100,105,145,147
Phalacrocorax bougainvillii 35,37,38,50
Phalacrocorax gaimardi 35,46,47,49,50
Phalacrocorax magellanicus 35,40,42-50,145,147
Phalacrocorax olivaceus 35-38,48,50,69,116,120,145,147,156,159
Phoebetria fusca 98,102
Phoebetria palpebrata 98
Phoenicopterus chilensis 145-147,149
Phrygilus patagonicus 134-138
Phrygilus unicolor 134
Piaya cayana 157
Picoides lignarius 134-137
Picoides mixtus 158
Piculus chrysochloros 158,161
Pilherodius pileatus 156
Pimelodella gracilis 113,121,124
 Pingüino de Barbijo (véase *Pygoscelis antarctica*)
 Pingüino Emperador (véase *Aptenodytes forsteri*)
 Pingüino Frente Dorada (véase *Eudyptes chrysolophus*)
 Pingüino de Magallanes (= Pingüino Patagónico; véase *Spheniscus magellanicus*)
 Pingüino Papúa (= Pingüino de Vincha; véase *Pygoscelis papua*)
 Pingüino Patagónico (véase *Spheniscus magellanicus*)
 Pingüino Penacho Amarillo (véase *Eudyptes chrysocome*)
 Pingüino Rey (véase *Aptenodytes patagonica*)
 Pingüino de Vincha (véase *Pygoscelis papua*)
Pitangus sulphuratus 158-160,164-170
Platalea ajaja 144,149
Platyxanthus crenulatus 115
 Playerito Blanco (véase *Calidris alba*)
 Playerito Rababilla Blanca (véase *Calidris fuscicollis*)
 Playerito Unicolor (véase *Calidris bairdii*)
 Playero Trinador (véase *Numenius phaeopus*)
Pleoticus muelleri 15,29,50,113,117
Pluvialis dominica 145,147
Pluvialis squatarola 144,149
Podager nacunda 157,160
Podiceps major 123,145-148
Podilymbus podiceps 123
Polioptila dumicola 158
Polyborus plancus 134,157,159
Pomatomus saltatrix 113,119,121,124
Poospiza melanoleuca 159
Porpita 185
 Prion Pico Ancho (véase *Pachyptila vittata*)
 Prion Pico Corto (véase *Pachyptila turtur*)
 Prion Pico Fino (véase *Pachyptila belcheri*)
 Prion Pico Grande (véase *Pachyptila desolata*)
Procellaria aequinoctialis 26,99-104,106,184
Procellaria cinerea 99
Procellaria conspicillata (= *Procellaria aequinoctialis*)
Prochilodus platensis 48
Psarocolius decumanus 159
Pseudalopex culpaeus 41
Pseudoleistes virescens 176,177
Pterodroma arminjoniana 183-186
Pterodroma atrata (= *Pterodroma arminjoniana*)
Pterodroma incerta 98,101,102,104,185
Pterodroma lessonii 98,185
Pterodroma macroptera 98,101
Pterodroma mollis 98,101,104,185
Pterodroma neglecta 184
Pterodroma solandri 184
Pteroptochos tarnii 134-137
Puffinus assimilis 99,102
Puffinus gravis 26,99,104,105
Puffinus griseus 26,99,101,105,184
Puffinus puffinus 99
Puma concolor 41
Pygarrhichas albogularis 134-138
Pygoscelis antarctica 101
Pygoscelis papua 5,14,15,19,100
Pyrocephalus rubinus 158
 Quetro Cabeza Blanca (véase *Tachyeres leucocephalus*)
 Quetro Volador (véase *Tachyeres patachonicus*)
Quiscalus niger 179
Ramphastos toco 158
Ramphocelus carbo 159,161
Rattus norvegicus 18
Rattus rattus 18
 Rayador (véase *Rynchops niger*)
 Rayador Sudamericano (= Rayador; véase *Rynchops niger*)
Rhamdia quelen 124
Rhamdia sapo 113

- Rhea americana* 156
Rollandia rolland 123
Rostrhamus sociabilis 156,159
Rynchops niger 116,119–124,157

Salilota australis 13
Saltator aurantiirostris 159,161
Saltator coerulescens 159
Salteador Chico (véase *Stercorarius parasiticus*)
Salteador Cola Larga (= Salteador Coludo; véase *Stercorarius longicaudus*)
Salteador Coludo (véase *Stercorarius longicaudus*)
Salteador Grande (véase *Stercorarius pomarinus*)
Salteador Pomarino (= Salteador Grande; véase *Stercorarius pomarinus*)
Sapayoa aenigma 189
Scardafella squammata 157,161
Scelorchilus rubecula 134
Scytalopus 190
Scytalopus magellanicus 134–137
Sephanoides sephanioides 134
Serinus serinus 193
Sicalis luteola 159
Sorgentinia incisa 15,83,84,113,119,121,124
Sorubim lima 48
Spheniscus magellanicus 5–11,15–19,29,66,69,96,100,105,145,147
Spizocorys conirostris 188
Sporophila leucoptera 159
Sprattus fuegensis 10,49,84
Stephanophorus diadematus 164–170
Stercorarius 184
Stercorarius longicaudus 100,101
Stercorarius parasiticus 101
Stercorarius pomarinus 101
Sterna 83
Sterna eurygnatha (= *Thalasseus sandvicensis*)
Sterna hirundinacea 76–81,84,88,89,100,112,116–118,120,121,123,125,145,147,148
Sterna hirundo 100,101,112,116–118,120–125
Sterna paradisaea 101
Sterna trudeaui 76,116,118
Sterna sandvicensis (= *Thalasseus sandvicensis*)
Sterna vittata 101
Strix rufipes 191
Stromateus brasiliensis 84
Sturnella supercilialis 159
Syrigma sibilatrix 156

Tachycineta albiventer 158
Tachycineta leucorrhoea 158
Tachycineta meyeni 134–137
Tachyeres leucocephalus 144–149,151
Tachyeres patachonicus 144–148
Tachyphonus rufus 159
Tagelus plebeius 116
Taraba major 158
Thalassarche cauta (= *Diomedea cauta*)
Thalassarche chlororhynchus (= *Diomedea chlororhynchus*)
Thalassarche chrysostoma (= *Diomedea chrysostoma*)
Thalassarche melanophris (= *Diomedea melanophris*)
Thalasseus maximus 60,76,81–86,88–90,116,117,120–123,145,147
Thalasseus sandvicensis 60,76,77,81–85,88–90,116,117,120–122,145,147
Thamnophilus doliatus 158
Themisto gaudichaudii 13
Theristicus caerulescens 156
Theristicus caudatus 156
Thraupis sayaca 159,164–170
Thysanoessa gregaria 13
Tigrisoma lineatum 156
Trachurus lathami 121
Tringa 144,149
Tringa flavipes 157
Tringa solitaria 157
Trinidad Petrel (véase *Pterodroma arminjoniana*)
Troglodytes aedon (véase *Troglodytes musculus*)
Troglodytes musculus 134–137,175–180
Turdus amaurochalinus 158,167,169,170,175–178,180,181
Turdus falcklandii 134–137,191
Turdus rufiventris 158,164–170,176,177,180,181

Uca uruguayensis 115
Upucerthia dumetaria 134–137
Urophycis brasiliensis 113,121

Vanellus chilensis 157

Xiphocolaptes major 158,161
Xolmis irupero 158
Xolmis pyrope 134

Yunco Común (véase *Pelecanoides urinatrix*)
Yunco Magallánico (véase *Pelecanoides magellani*)

Zaedyus pichi 18
Zenaida auriculata 187
Zonotrichia capensis 159,160
Zorzal Patagónico (véase *Turdus falcklandii*)

ÍNDICE DE AUTORES

- Astíe AA 173–182
Becerra Serial RM 131–139
Berón MP 111–130
Bertellotti M 53–74
Boersma PD 5–23
Caille G 183–186
Copello S 25–34
Cueto VR 187–188
Favero M 95–110,111–130
Fiorini VD 173–182
Fraga RM 189–190
Frere E 35–52
Gandini P 5–23,35–52
García Borboroglu P 53–74
Gatto A 141–152
González R 183–186
González del Solar R 193–196
Grigera D 131–139
Harris G 183–186
Lisnizer N 141–152
Lopez de Casenave J 1–3,193–196
Mariano-Jelicich R 111–130
Mauco L 111–130
Montaldo NH 163–172
Padial JM 153–162
de la Peña MR 197–198
Quintana F 1–3,25–34,35–52,141–152
Raya Rey A 5–23
Reboreda JC 173–182
Savigny C 183–186
Schiavini A 5–23,25–34
Silva Rodríguez MP 95–110,111–130
Tierno de Figueroa JM 153–162
Trejo A 190–191
Tuero DT 173–182
Yorio P 1–3,5–23,53–74,75–93,141–152

REVISORES

El equipo editorial de *El Hornero* agradece a los colegas que han evaluado los manuscritos enviados a la revista. Su labor desinteresada permite mantener el rigor y la relevancia en los artículos publicados. Abajo está la lista completa de los revisores que actuaron en este volumen. Los asteriscos señalan a aquellos revisores que evaluaron más de un manuscrito.

Mariano Bernal
Marcelo Bertellotti
John G. Blake
Marc Bosch
Carles Carboneras
Martina Carrete
Rob Clay
Sofía Copello
Víctor R. Cueto
Marco Favero *
Betty Flores
Daniel García
Pablo García Borboroglu
Angélica González
Manuela González Forero
Floyd E. Hayes
Gabriela Lichtenstein

Juan Mazar Barnett
Fernando A. Milesi
Fábio Olmos
Mariano Ordano
Daniel Oro
Flavio Quintana *
Andrea Raya Rey
María Cristina Rodríguez Juárez
Adrián Schiavini
Roberto P. Schlatter
María Patricia Silva Rodríguez
Alejandro Simeone
Manuel Soler
Alberto Velando
Myriam Velázquez
Pablo Yorio *