

EL HORNERO

REVISTA DE ORNITOLOGÍA NEOTROPICAL



Establecida en 1917
ISSN 0073-3407

VOLUMEN 21

2006

PUBLICADA POR AVES ARGENTINAS/ASOCIACIÓN ORNITOLÓGICA DEL PLATA

BUENOS AIRES, ARGENTINA

Editor

JAVIER LOPEZ DE CASENAVE
Universidad de Buenos Aires

Asistente del Editor

FERNANDO A. MILESI
Universidad de Buenos Aires

Comité Editorial

P. DEE BOERSMA
University of Washington

MANUEL NORES
Universidad Nacional de Córdoba

VÍCTOR R. CUETO
Universidad de Buenos Aires

JUAN CARLOS REBORDA
Universidad de Buenos Aires

MARIO DÍAZ
Universidad de Castilla-La Mancha

CARLA RESTREPO
University of Puerto Rico

ROSENDO FRAGA
CICyTTP - Diamante

PABLO TUBARO
Museo Argentino de Cs. Naturales B. Rivadavia

PATRICIA GANDINI
Universidad Nacional de la Patagonia Austral

FRANCOIS VUILLEUMIER
American Museum of Natural History

FABIÁN JAKSIC
Universidad Católica de Chile

PABLO YORIO
Centro Nacional Patagónico



Hornero 21(1):1–13, 2006

ESCALAS EN ECOLOGÍA: SU IMPORTANCIA PARA EL ESTUDIO DE LA SELECCIÓN DE HÁBITAT EN AVES

VÍCTOR R. CUETO

Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (ECODES), Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEyN, Universidad de Buenos Aires. Pab. 2, Piso 4, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina. vcueto@ege.fcen.uba.ar

RESUMEN.— En este trabajo discuto sobre qué entendemos por escala en ecología y cómo las dimensiones espaciales de nuestro estudio pueden influir en los patrones que observamos y en nuestras conclusiones sobre los procesos que los producen. Analizo la importancia de establecer la escala espacial de nuestros estudios cuando intentamos evaluar la selección de hábitat por las aves, discutiendo los métodos y conclusiones de un trabajo a múltiples escalas sobre la relación entre la vegetación y las aves. Concluyo que comprender la importancia de establecer la escala de nuestro trabajo no solo permite una mejor planificación del proyecto de investigación, sino que facilita la interpretación de los resultados obtenidos y mejora el potencial para encontrar explicaciones a nuestro problema de estudio.

PALABRAS CLAVE: *definición de escala, dominios de la escala, estudios a múltiples escalas, extensión, grano, selección de hábitat, tipos de escala.*

ABSTRACT. SCALE IN ECOLOGY: ITS IMPORTANCE FOR THE STUDY OF AVIAN HABITAT SELECTION.— I discuss about the meaning of scale in ecology, and how spatial dimensions of our study influence observed patterns and conclusions about processes producing them. I analyze the importance of establishing the spatial scale in our studies when we evaluate avian habitat selection, and I discuss methods and conclusions of a multiple-scale investigation on bird-vegetation relationships. I conclude that understanding the importance of scale in our investigations allows a better planning of the research project, facilitates the interpretation of the obtained results, and improves the potential to find explanations for the problem under study.

KEY WORDS: *extent, grain, habitat selection, multiscale studies, scale definition, scale domains, scale types.*

El interés de los ecólogos por el efecto de la escala en sus trabajos de investigación ha aumentado notablemente en los últimos tiempos. Antes de la década de 1980 en pocos trabajos se mencionaba explícitamente la escala del estudio, pero desde mediados de esa década se produjo un rápido incremento en las publicaciones que tienen en cuenta los problemas de la escala¹. Por ejemplo, Kareiva y Andersen² revisaron 100 experimentos de campo en trabajos de ecología de comunidades y encontraron que la mitad de ellos fueron realizados en parcelas de menos de 1 m de diámetro, a pesar de que había considera-

bles diferencias en el tamaño y los tipos de organismos estudiados. Además, la literatura ecológica de décadas pasadas está llena de estudios en los cuales se colectaban datos a escala de una hectárea o menos y se extrapolaban las conclusiones a escalas mucho más amplias (incluso a todo el planeta). El resultado de tales extrapolaciones puede o no ser válido, pero es razonable reconocer que es posible que frente a esos cambios de escala las fuentes de error y variación involucradas se modifiquen o que cambien las relaciones con los factores ambientales³. En gran medida la indiferencia de los ecólogos por el pro-

blema de la escala en sus estudios podría haberse debido a los siguientes motivos⁴: (1) la teoría ecológica fue desarrollada sin tenerla en cuenta, y por lo tanto se puede aplicar en cualquier ámbito espacio-temporal; (2) los fenómenos con los que suelen trabajar los ecólogos son intuitivamente familiares y probablemente los perciben y estudian desde escalas antropocéntricas que concuerdan con su propia experiencia; y (3) existe una tradición de uso de cuadrantes y parcelas de un tamaño particular simplemente porque fueron los usados previamente por otros investigadores.

Los patrones y los procesos ecológicos que los producen son dependientes de la escala espacial y temporal sobre la cual son observados⁴. Sin embargo, no se puede decir que un proceso esté restringido a una escala particular, sino que existen escalas de tiempo y espacio en las cuales un proceso resulta relevante o prevalece sobre otros¹. Por ejemplo, la hipótesis que propone que los procesos de especiación y extinción pueden haber contribuido a generar patrones observados a escala biogeográfica no puede extrapolarse a los patrones a escala local, y por lo tanto es poco apropiada como su explicación. De la misma forma, la sugerencia que la competencia interespecífica es importante en la determinación del patrón de uso de hábitat puede ser más relevante a escala local que a escala biogeográfica^{5,6}. Una solución al problema de identificar y compatibilizar la escala de los patrones y los procesos es diseñar estudios que incluyan un análisis de escalas múltiples⁷.

Las características del hábitat tienen influencias importantes sobre las aves. Por ejemplo, la estructura y la composición florística de la vegetación pueden determinar, entre otros aspectos, la distribución y abundancia del alimento, la disponibilidad de perchas para cantar, de cobertura contra predadores y de sitios para nidificar⁸. Considerando este papel del hábitat para las aves, muchos investigadores han estudiado cómo las especies lo utilizan y qué procesos podrían dar cuenta del patrón de selección de hábitat observado (e.g., interacciones competitivas, respuestas específicas de las especies⁹). Sin embargo, para comenzar a entender esta relación proceso-patrón se necesita establecer primero el grado de variabilidad espacio-temporal de aquellos patrones. Por ejemplo, en bosques deciduos del noreste de Estados Unidos se encontró que

Empidonax minimus influía negativamente sobre el uso de hábitat de *Setophaga ruticilla*¹⁰. Sin embargo, estas especies estaban positivamente asociadas a escala regional¹¹. A partir de ello se interpretó que los factores que guían la selección de hábitat a gran escala (e.g., formaciones boscosas con diferentes características estructurales de la vegetación) se imponen en este caso a los efectos locales de la competencia interespecífica. En estos bosques también se encontró que el número de parejas reproductivas de *Dendroica caerulescens* estaba positivamente relacionado con la densidad de arbustos cuando se comparaban las características del hábitat entre distintas parcelas de bosque, pero un análisis a escala del territorio de los individuos indicó que esta variable no tiene incidencia en la selección de los territorios dentro de cada parcela¹². Por su parte, en las estepas arbustivas de América del Norte, las aves responden a las características estructurales del hábitat a escala biogeográfica, pero a escala regional estas asociaciones desaparecen y es más importante la composición florística del hábitat, mientras que a escala local no hay similitudes con los patrones observados a las escalas mayores¹³⁻¹⁵.

En este trabajo trataré de mostrar la importancia de la escala de estudio en las investigaciones ecológicas, particularmente en la evaluación de la selección de hábitat en aves. Mi análisis está lejos de ser una revisión exhaustiva; lo que intenta es plantear el tema y estimular su discusión, en especial durante las etapas de planificación de un proyecto de investigación. Mis comentarios estarán enfocados principalmente sobre los aspectos espaciales de la escala del estudio, incluyendo ejemplos concretos de mis investigaciones sobre la relación entre la vegetación y las aves. Sin embargo, los mismos pueden ser igualmente aplicados a los aspectos temporales de la escala de un trabajo de investigación.

¿QUÉ ENTENDEMOS POR ESCALA?

Por "escala" nos referimos a las dimensiones espaciales y temporales de las entidades o fenómenos que observamos, lo que involucra (al menos implícitamente) mediciones y unidades de medición. Los objetos o eventos pueden ser caracterizados y diferenciados por sus escalas, como cuando hablamos del tamaño de un objeto o de la frecuencia de ocurrencia

de un evento. Por regla general, deberíamos usar el término escala cuando somos capaces de asignar o identificar las dimensiones y unidades de medición de nuestro "objeto" de estudio (i.e., el ámbito en el cual realizamos las observaciones).

Lamentablemente, como sucede con otros términos en ecología, muy a menudo en la literatura el término escala es utilizado erróneamente, confundiéndolo con el término "nivel" y viceversa¹⁶. Es común encontrar referencias donde se indica que se trabajó "a escala poblacional" o, inversamente, "a nivel de paisaje", lo que lleva a la pérdida de precisión de ambos términos y a que no se sepa con certeza de qué se está hablando cuando se los utiliza. Teniendo en cuenta que uno de los objetivos de la ciencia es la precisión, deberíamos ser cuidadosos en el uso de la terminología; vale la pena, entonces, aclarar las diferencias entre los dos conceptos. Por nivel

nos referimos a los estados de organización de un sistema que se ordena en forma jerárquica. Los niveles de organización clásicos para los ecólogos son individuo, población, comunidad y ecosistema, aunque existen otras posibilidades¹⁶. Los niveles de organización, aunque suelen estar asociados, no necesariamente dependen de la escala espacio-temporal de los objetos o eventos bajo estudio¹⁷. Por ejemplo, a nivel poblacional podemos medir las tasas de natalidad y mortalidad desde escalas espacio-temporales de milímetros y minutos (e.g., bacterias en un medio de cultivo) hasta hectáreas y años (e.g., aves en bosques tropicales). A pesar de las grandes diferencias de escala, el nivel involucrado es el mismo.

¿CÓMO EXPRESAMOS LA ESCALA ESPACIO-TEMPORAL EN ECOLOGÍA?

La escala espacio-temporal de observación en un estudio ecológico tiene dos componentes: la extensión y el grano¹⁸. Desde una perspectiva espacial, la extensión es el área total donde realizamos las observaciones durante un estudio (Fig. 1); este componente de la escala muchas veces es erróneamente considerado como la "escala del trabajo". El grano es el área (o tamaño) de nuestra unidad de observación (Fig. 1), el cual suele coincidir con la unidad de muestreo de los estadísticos. Podemos tomar como ejemplo a un investigador que está interesado en conocer la abundancia de las aves que habitan un algarrobal en el desierto del Monte y prepara el siguiente protocolo de estudio: contar aves en 20 parcelas circulares de 35 m de radio durante 10 min, ubicadas al azar y separadas como mínimo por 250 m, en un área rectangular de 40 ha, una vez por semana durante la época reproductiva (octubre-febrero). El grano de las observaciones es el tamaño de las parcelas circulares y el tiempo de conteo, mientras que la extensión está dada por el número total de parcelas circulares, la separación entre éstas, el tamaño del área rectangular y el número total de semanas que abarcarán las observaciones. La extensión y el grano definen los límites superior e inferior de resolución de un estudio, respectivamente. Toda inferencia acerca de un sistema escala-dependiente está restringida por la extensión y el grano de la investigación. No se puede extrapolar más allá de la extensión sin aceptar el supuesto de uni-

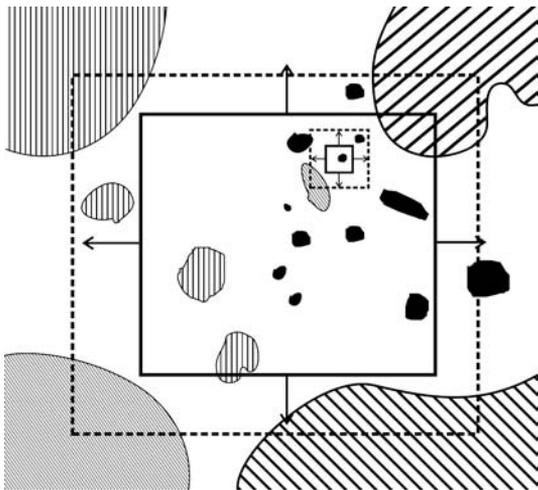


Figura 1. Representación del grano (cuadrado pequeño, línea entera) y la extensión (cuadrado grande, línea entera) de un estudio en un paisaje con diferentes parches de hábitat. Cuando se aumenta la extensión del estudio (indicado por las flechas en el cuadrado grande) se incorporan nuevos parches de hábitat que no estaban presentes en el área de estudio original. Cuando se incrementa el tamaño del grano (indicado por las flechas en el cuadrado pequeño) algunos parches pequeños de hábitats que originalmente podían ser diferenciados, ahora son incluidos dentro de la misma muestra y las diferencias entre ellos son promediadas. Modificado a partir de Wiens⁴.

formidad del patrón bajo estudio (i.e., que la observación o la conclusión son independientes de la escala), un supuesto que muy a menudo no se cumple en los sistemas ecológicos, ni se puede detectar ningún elemento del patrón por debajo del grano.

Cuando cambiamos la escala de medición de una variable, también modificamos la varianza de esa variable. La naturaleza del cambio depende de si modificamos el grano o la extensión de la escala⁴. Manteniendo la extensión constante, un incremento del grano generalmente producirá una disminución de la varianza. Mac Nally y Quinn¹⁹ presentan un ejemplo de cambios en la variabilidad de la densidad poblacional de *Acanthiza lineata* al modificar el grano espacial de sus observaciones. La variabilidad fue evaluada usando la desviación estándar del promedio entre muestreos sucesivos. Analizaron mediante transectas la densidad de esta especie con tres granos espaciales: 15 ha, 30 ha y 45 ha. Los conteos usando la transecta de 15 ha tuvieron una variabilidad entre muestreos de 0.47 in-

dividuos/ha, pero a medida que incrementaron el grano la variabilidad se fue reduciendo (30 ha: 0.32 individuos/ha; 45 ha: 0.25 individuos/ha), indicando una dependencia entre la escala de observación (grano) y la variabilidad de las mediciones. La densidad promedio de *Acanthiza lineata*, por el contrario, mostró pocos cambios con los tres granos utilizados (0.84, 0.73 y 0.72 individuos/ha, respectivamente). Es interesante notar que esta reducción en la variabilidad de las observaciones no se debió al incremento del número de transectas, sino al aumento del tamaño de la transecta, sugiriendo que el consejo usual de los estadísticos de "incrementar el número de muestras para reducir la variabilidad en la estimación de un parámetro" no es la única solución. Al mismo tiempo, dada esta dependencia entre la escala y la variabilidad de las mediciones, es de suma importancia indicar el grano y la extensión que se usaron para tomar las mediciones en un estudio.

EFFECTO DE LA ESCALA SOBRE EL GRADO DE APERTURA DE LOS SISTEMAS ECOLÓGICOS

Uno de los problemas más complejos que enfrentan los ecólogos es que los sistemas que estudian son en gran medida abiertos. Podemos considerar que un sistema ecológico es cerrado cuando la tasa de transferencia entre sistemas adyacentes se aproxima a cero o cuando las diferencias en los procesos entre ellos son tan grandes que sus dinámicas están efectivamente desacopladas. En cambio, un sistema es abierto cuando la tasa de transferencia es relativamente alta y las dinámicas de los elementos están acopladas entre sí en algún grado⁴. Podemos establecer grados de apertura de los sistemas ecológicos a partir de considerar explícitamente la escala de observación. Consideremos un estudio hipotético sobre la dinámica poblacional de *Crypturellus tataupa* en islas del Paraná Medio que contienen un mosaico de hábitats (Fig. 2). La dinámica poblacional a escala de hábitat puede ser influenciada por la dispersión de individuos entre los parches de una isla y, por lo tanto, el sistema es abierto a esa escala. A una escala más amplia, por el contrario, la migración entre islas puede ser nula y el sistema, para la población de *Crypturellus tataupa* de una isla, resulta cerrado. Sin embargo, el sistema debería ser considerado nuevamente abierto si

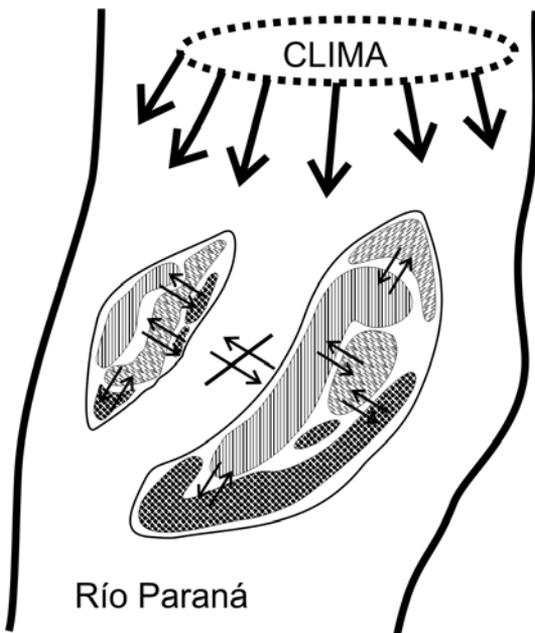


Figura 2. Un ejemplo de la relación entre la escala del estudio y el grado de apertura del sistema ecológico (ver detalles en el texto). Los pares de flechas indican la posibilidad de dispersión de los individuos entre parches de hábitat y entre islas.

Tabla 1. Características generales de los atributos ecológicos y de las posibilidades de investigación que pueden depender de la escala de análisis (modificado a partir de Wiens⁴).

	Escala pequeña	Escala grande
Atributos ecológicos		
Tasa de cambio de los procesos	rápida	lenta
Capacidad del sistema para seguir/ajustarse a pequeñas variaciones ambientales	alta	baja
Potencial para cambiar el grado de apertura de los sistemas	alto	bajo
Efecto de la movilidad de los individuos sobre los patrones	alto	bajo
Tipo de heterogeneidad que se puede detectar	manchones, parches	tipo de paisajes
Factores que pueden influir sobre la distribución de las especies	distribución de los recursos/hábitats, tolerancia fisiológica	barreras, capacidad dispersiva
Posibilidades de investigación		
Detalle o resolución	alto	bajo
Calidad de muestreo	alta	baja
Efecto del error de muestreo	alto	bajo
Manipulación experimental	posible	difícil
Replicación	posible	difícil
Rigor empírico	alto	bajo
Potencial para derivar patrones generales	bajo	alto
Potencial para formular modelos mecanísticos	alto	bajo
Potencial para la prueba de hipótesis	alto	bajo
Tipo de mediciones	cuantitativas	cualitativas
Duración de los estudios	corta	larga

en el estudio se está evaluando el efecto de las fluctuaciones climáticas sobre la dinámica de las poblaciones que habitan todas las islas del Paraná Medio.

Conocer el grado de apertura de los sistemas es de suma importancia para incrementar la probabilidad de que las mediciones efectuadas a una determinada escala revelen los mecanismos ecológicos que están operando. Por ejemplo, la diversidad de especies en una comunidad local puede estar determinada no solo por factores locales (e.g., heterogeneidad de hábitats, disponibilidad de recursos, abundancia de competidores), sino también por las tasas de especiación y extinción que operan a escala biogeográfica²⁰. Los cambios en el tamaño de una población a escala local pueden reflejar alteraciones del hábitat a escala regional o incluso eventos en otras partes de la distribución geográfica de la especie²¹.

IMPORTANCIA DE LA ESCALA PARA DETECTAR PATRONES E INFERIR PROCESOS

Las características que podemos observar de un sistema ecológico pueden diferir si utiliza-

mos una escala pequeña o grande, y el tipo de escala elegida determinará en gran medida la forma en que podemos estudiar el sistema (Tabla 1). Los estudios a escala pequeña son más útiles para evaluar en mayor detalle los mecanismos subyacentes, mientras que a grandes escalas es más probable encontrar patrones generales. La posibilidad de realizar experimentos replicados aumenta cuando reducimos la escala de la investigación. El potencial para cometer varios tipos de errores es menor a escalas grandes (aunque tal vez aumente el riesgo de enfatizar asociaciones espurias), pero a su vez se reduce la posibilidad de incrementar el esfuerzo de muestreo.

La escala de un estudio determina el rango de posibilidades para detectar patrones y procesos, por lo que si estudiamos un sistema en una escala inapropiada podemos cometer el error de identificar patrones que, en realidad, son artefactos del análisis. Por ejemplo, un investigador encuentra que dos especies de aves granívoras del mismo género difieren en la longitud del pico en simpatria pero no en alopatria, y concluye que dicho patrón es evidencia de desplazamiento de caracteres debi-

do a la competencia interespecífica en el área de simpatría. Sin embargo, el patrón en la longitud del pico podría estar relacionado con una variación clinal en el peso de las dos especies (i.e., una respuesta alométrica) y, por lo tanto, el patrón observado podría ser un ejemplo de falso desplazamiento de caracteres²². El investigador no detectó el cambio clinal debido a que la extensión de su trabajo no abarcó el rango completo de variación del rasgo morfológico considerado. Para el tipo de conclusión que quería alcanzar necesitaba un trabajo de una escala (extensión) mayor y, por lo tanto, realizó un muestreo incompleto. Quizás el mayor riesgo de seleccionar una escala inapropiada es que, como solemos ser muy ingeniosos, es probable que desarrollemos explicaciones para los datos obtenidos y creamos que comprendemos el funcionamiento del sistema, cuando en realidad solo hemos colectado un conjunto de datos que no permiten analizar confiablemente el problema que estamos tratando de estudiar⁴.

ELECCIÓN DE LA ESCALA APROPIADA

Como se señaló anteriormente, una elección equivocada de la escala de estudio puede llevarnos a cometer errores de interpretación. La aproximación que se utiliza más frecuentemente para evaluar fenómenos a varias escalas es la selección arbitraria de varios puntos sobre el continuo de escalas posibles. Wiens et al.²³ reconocen cuatro escalas espaciales de utilidad general en las investigaciones ecológicas (Fig. 3): (1) escala biogeográfica: es un área suficientemente grande como para incluir diferentes climas, formaciones vegetales y ensambles de especies; (2) escala regional: una superficie que contiene muchos tipos de hábitats o poblaciones que pueden o no estar unidas por dispersión; (3) escala local: manchones de hábitat ocupados por muchos individuos de diferentes especies; y (4) escala del individuo: espacio ocupado por un individuo durante un período relevante de tiempo.

El problema de estas escalas es que están basadas en nuestra percepción particular de la naturaleza y pueden no ser las más relevantes para un caracol, una lagartija o un ave. Al estudiar distintos tipos de organismos se condiciona la escala de la investigación, aún cuando sean similares en algún aspecto particular. Por ejemplo, un escarabajo carroñero no

se relaciona con su ambiente a la misma escala que un ave rapaz carroñera, aunque compartan el tipo de alimento. Estas diferencias entre organismos pueden ser vistas en términos de lo que Addicott et al.²⁴ denominaron

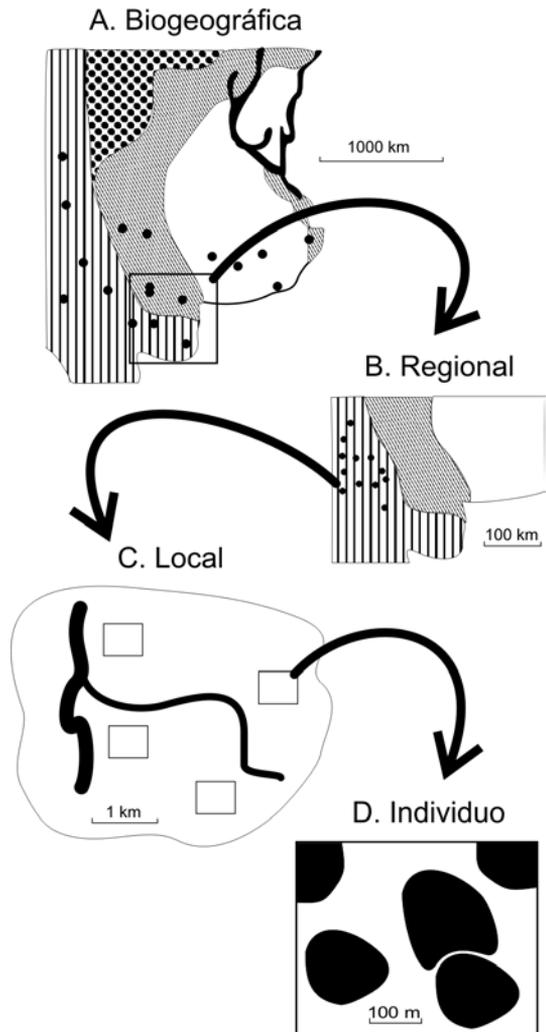


Figura 3. Ejemplos de estudios a las escalas espaciales generalmente utilizadas en las investigaciones ecológicas. (A) Biogeográfica. Se estudian patrones con muestras localizadas en sitios dispersos que abarcan varias provincias fitogeográficas (e.g., Monte, Espinal, Pampa). (B) Regional. El muestreo abarca 12 sitios de estudio en la porción austral del desierto del Monte. (C) Local. Las muestras son parcelas de 10 ha que permiten un análisis comparativo en un sitio de estudio. (D) Individuo. El muestreo está concentrado en el área de los territorios ocupados por individuos de una especie (zonas negras) y en las porciones no ocupadas, dentro de una parcela de estudio.

vecindario ecológico ("ecological neighbourhood"), es decir áreas que son determinadas en función de un proceso ecológico, un período de tiempo o la capacidad de movilidad o actividad del organismo particular bajo estudio. Así, para un individuo de *Parula pitiayumi* que habita un bosque de *Celtis tala* el vecindario ecológico de sus desplazamientos durante toda su vida probablemente será de unos pocos kilómetros cuadrados, mientras que para un individuo de *Geranoaetus melanoleucus* involucrará un área de cientos de kilómetros cuadrados. Algunos autores han propuesto usar relaciones alométricas para generar funciones de escalamiento para organismos de diferentes tamaños^{1,25}. Sobre esta base, por ejemplo, el área de actividad (i.e., el vecindario ecológico) para un ave de 20 g sería del orden de 4 ha, mientras que para una de 200 g debería ser de aproximadamente 90 ha. La elección de la escala de estudio también depende en gran medida de las preguntas que buscamos responder con nuestra investigación. Los ecólogos de comportamiento, de poblaciones y de comunidades pueden compartir su interés en analizar la relación entre los recursos y sus consumidores, pero sus objetivos particulares los conducirán a trabajar en distintas escalas.

Como se desprende de los párrafos precedentes, no hay una receta sencilla para seleccionar la escala apropiada de un estudio. Sin embargo, hay dos factores significativos que guían esa selección. El primero es tener bien en claro cuál es la pregunta que deseamos responder con nuestro protocolo de investigación. El segundo es conocer la historia natural del sistema que vamos a estudiar. Si bien en ecología existe una fuerte tendencia a trabajar experimentalmente, todavía siguen siendo necesarios los trabajos basados en la observación de la historia natural de las especies, los cuales, con un buen diseño de muestreo, aportan las bases empíricas para proponer hipótesis que se pueden poner a prueba subsecuentemente con un protocolo experimental²⁶.

DOMINIO DE LAS ESCALAS

Si la interpretación de los sistemas ecológicos dependiera de la escala en forma continua (i.e., si cada cambio en la escala promoviera una modificación de los patrones y procesos),

entonces sería muy difícil encontrar alguna generalización, ya que el rango de extrapolación de los estudios quedaría muy limitado. En cambio, si el gradiente de escalas no es continuo, entonces podrían existir "dominios" de las escalas, que son rangos o "porciones" del gradiente de escalas en los que el patrón o proceso no cambia significativamente⁴. Los dominios estarían separados por zonas de transición donde los patrones o procesos pasan de ser controlados por un grupo de factores a ser controlados por otros, de manera similar a los cambios de fase en los sistemas físicos⁴. El dominio de una escala, siempre para un determinado patrón o proceso, definiría los límites dentro de los cuales es posible una generalización. Los descubrimientos a una escala particular pueden ser extrapolados a otras escalas dentro del dominio, pero la extensión de las conclusiones cruzando las zonas de transición sería peligroso⁴. Las mediciones realizadas en dominios distintos no deberían ser comparadas directamente, pues las asociaciones entre variables dentro de un dominio podrían desaparecer o cambiar de signo cuando la escala es extendida más allá del mismo. Las explicaciones de un patrón derivadas de estudios mecanísticos a escala pequeña diferirán dependiendo de si nosotros hemos ampliado la escala dentro del mismo dominio, entre dominios o cruzado varios de ellos.

Nuevamente surge la utilidad de la perspectiva de múltiples escalas, en este caso como una forma de identificar dominios a lo largo de un continuo de escalas. Los estudios ecológicos deberían ser realizados a varias escalas, con cambios en el grano y la extensión, independientes uno del otro. Esta aproximación provee una mejor resolución a los problemas de dominio y ayuda a incrementar el grado de generalidad de los patrones observados y de sus determinantes.

ENFOQUES A MÚLTIPLES ESCALAS: UN EJEMPLO

Las aves muestran una estrecha relación con las características estructurales y florísticas de la vegetación cuando seleccionan el hábitat donde residen, pero la importancia de esos componentes puede depender de la escala del estudio (e.g., véanse los tres casos mencionados en la parte introductoria de este trabajo).

Por este motivo, se analizó la relación entre la vegetación y las aves utilizando un enfoque de múltiples escalas²⁷. El trabajo fue realizado en tres escalas espaciales: biogeográfica, local y del individuo (ver Fig. 3).

A escala biogeográfica se analizó la influencia del clima y de la disponibilidad de estratos de vegetación sobre la riqueza de especies de aves passeriformes en la provincia de Buenos Aires²⁸. A escala local se estudió la respuesta del ensamble de aves que habitan los bosques de *Celtis tala* (talares) de la provincia de Buenos Aires a las alteraciones de la estructura y composición florística de la vegetación²⁹. Finalmente, a escala del individuo se evaluó la selección de microhábitats de alimentación por las aves en los talares³⁰. La descripción detallada de los métodos utilizados para analizar la relación entre la vegetación y las aves se puede encontrar en los trabajos originales. A continuación se describirán sucintamente, haciendo énfasis en la extensión y el grano de cada uno de los análisis.

Para realizar el trabajo a escala biogeográfica se subdividió la superficie de la provincia de Buenos Aires en 146 cuadrados de 50 km de lado. La extensión fue la superficie cubierta por los 146 cuadrados (aproximadamente 350000 km²), mientras que el grano fue la superficie de cada cuadrado (aproximadamente 2500 km²). En cada cuadrado se evaluó la presencia de las especies de aves passeriformes (obteniéndose la riqueza específica), el número de estratos de vegetación característico (derivado del tipo de vegetación predominante) y los valores de 13 variables relacionadas con la precipitación y la temperatura. La matriz de datos climáticos fue sometida a un Análisis de Componentes Principales, obteniéndose dos componentes (nuevas variables) que sintetizaron la mayor parte de la variación climática en la provincia. Las relaciones entre el clima, los estratos de vegetación y la riqueza de aves fueron evaluadas mediante Análisis de Correlación Simple y Parcial. Por su parte, a escala local se estudiaron las diferencias en los ensambles de aves que habitan talares con diferente estructura y composición florística de la Reserva El Destino (Partido de Magdalena). Los talares se encuentran ubicados sobre cordones de conchilla paralelos o subparalelos a la costa del Río de la Plata. Estos cordones se originaron por de-

pósitos marinos como consecuencia de ingresiones del mar durante el Cuaternario, los cuales determinaron elevaciones de 1–2 m sobre el nivel de las áreas adyacentes. Esta característica topográfica conformó un paisaje de isletas de bosques de tamaño variable (entre 1–30 ha). En la reserva se encuentran talares que han sido protegidos de la explotación forestal y ganadera desde 1920 y otros que han sido explotados por tala selectiva hasta 1960 y que actualmente continúan siendo utilizados para la actividad ganadera (principalmente como refugio). Estos últimos se han regenerado principalmente a partir del rebrote de los tocones y, en la actualidad, presentan menor cobertura en el dosel y en los estratos bajos con respecto a los talares protegidos. Además, varias especies de árboles sufrieron una marcada disminución en su cobertura (especialmente *Celtis tala*, *Jodina rhombifolia* y *Sambucus australis*). Para evaluar los ensambles de aves se seleccionaron cuatro áreas de aproximadamente 15000 m² (dos en cada tipo de talar). En cada área se establecieron al azar tres parcelas circulares de 1963 m² cada una (el radio de cada parcela fue de 25 m), separadas entre sí por no menos de 150 m. La extensión del estudio fue de una superficie aproximada de 60000 m² e incluía las 12 parcelas circulares, mientras que el grano era la superficie de una parcela circular (1963 m²). En cada parcela se contó el número de individuos de cada especie registrada, obteniéndose así la densidad de cada una. Finalmente, a escala del individuo se evaluó el comportamiento de alimentación y la selección de microhábitats de alimentación por las aves en el talar protegido de la Reserva El Destino. Para obtener los datos de comportamiento se recorrieron dos áreas de 15000 m² en forma sistemática. Cada vez que un ave era observada alimentándose, se registraba la maniobra de alimentación empleada, el sustrato donde encontraba el alimento, la altura a la que capturaba su presa y la especie de planta en la que la encontraba. En este caso la extensión del trabajo fue de aproximadamente 30000 m² (las dos áreas establecidas en el talar protegido) y el grano era el sitio donde el ave capturaba su alimento (un área menor a 1 m²).

El análisis biogeográfico sugirió que la riqueza de especies de aves passeriformes está asociada a la disponibilidad de estratos de ve-

getación (Fig. 4). A esta escala, la estructura de la vegetación es más importante que el clima en la determinación de los patrones de distribución geográfica de las aves.

A escala local, tanto la estructura de la vegetación como la composición florística influyen en el uso de hábitat. Las aves insectívoras responden a las diferencias en estructura de la vegetación (Fig. 5A), siendo menos abundantes en los bosques con una menor disponibilidad de follaje en altura (Fig. 6). Las frugívoro-insectívoras, por su parte, responden más a la composición florística del bosque (Fig. 5B), porque son menos abundantes en los sitios que presentan una menor abundancia y riqueza de especies de plantas productoras de frutos (e.g., *Celtis tala*, *Jodina*

rhombifolia, *Sambucus australis*; Fig. 7) solo durante la primavera y el verano, precisamente la época de mayor oferta de frutos en los talares.

Dos de las especies insectívoras estudiadas a escala del individuo son recolectoras de presas en el follaje (*Parula pitiayumi* y *Polioptila dumicola*), mientras que la otra se alimenta mediante el revoloteo (*Serpophaga subcristata*). Las dos primeras seleccionan el estrato superior del bosque para alimentarse, mientras *Serpophaga subcristata* se alimenta en todos los estratos (Fig. 8). *Elaenia parvirostris*, una especie frugívoro-insectívora, se alimenta principalmente mediante la caza por revoloteo y también captura su alimento en todos los estratos del bosque (Fig. 8). Estos resultados su-

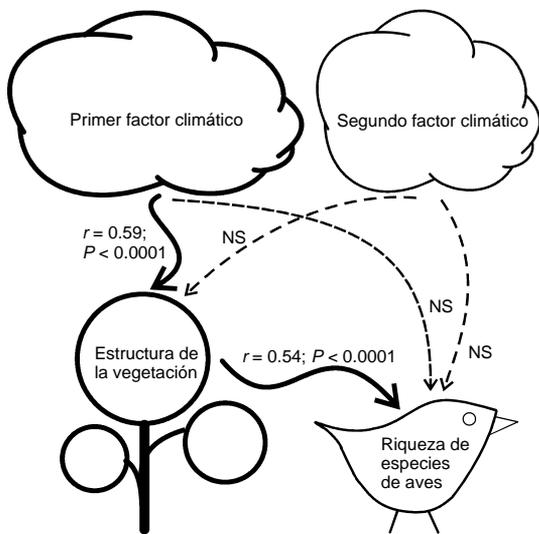


Figura 4. Esquema de la relación entre las variables que influyen sobre la riqueza de especies de aves passeriformes en la provincia de Buenos Aires. La estructura de la vegetación está estimada a partir del número de estratos de los tipos de vegetación dominantes en la provincia. El primer factor climático está asociado a un gradiente NE-SO generado por un aumento de la precipitación y la humedad relativa y una disminución de la amplitud térmica y del número de heladas hacia el NE. El segundo factor climático está relacionado con un gradiente SE-NO determinado por un aumento de las temperaturas de enero y de la amplitud térmica hacia el NO. Se muestran los valores de las correlaciones parciales estadísticamente significativas entre variables (líneas llenas). Para más detalles ver Cueto y Lopez de Casenave²⁸. NS: no significativo.

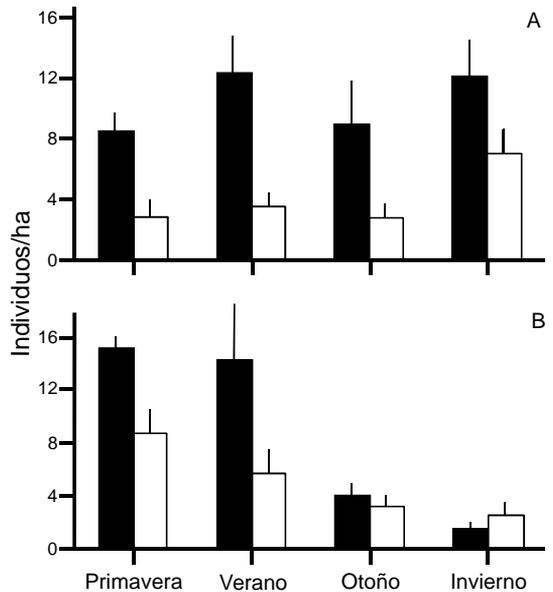


Figura 5. Densidad estacional promedio (+ EE), en ind/ha, de aves insectívoras (A) y frugívoro-insectívoras (B) que habitan los talares protegidos (barras negras) y explotados (barras blancas) de la Reserva El Destino, Magdalena, Buenos Aires. Las densidades de las aves insectívoras y frugívoro-insectívoras fueron estadísticamente mayores en los talares protegidos que en los explotados (ANOVA de 2 Factores con Medidas Repetidas en un Factor, Efecto Principal Tipo de Talar; $F = 32$; $gl = 1,10$; $P < 0.01$ y $F = 5.5$; $gl = 1,10$; $P < 0.05$). Para más detalles ver Cueto y Lopez de Casenave²⁹.

gieren que a escala del individuo la estructura de la vegetación no debería afectar de la misma manera a las cuatro especies. *Serpophaga subcristata* y *Elaenia parvirostris* no seleccionan estratos de vegetación para alimentarse y, por lo tanto, no deberían sufrir una disminución en la oferta de sitios de alimentación cuando se simplifica la estructura del bosque. Este resultado se refleja parcialmente a escala local cuando se analizó la respuesta poblacional de estas especies. *Parula pitiayumi* y *Polioptila dumicola* fueron menos abundantes en los bosques con menor oferta de microhábitats de alimentación (los talares explotados), mientras que *Serpophaga subcristata* no mostró marcadas variaciones en su densidad entre ambos tipos de bosques (Tabla 2). En cambio, para

Elaenia parvirostris la respuesta poblacional no fue la esperada en función de su selección de microhábitats: aunque no selecciona microhábitats a escala del individuo, sus densidades difieren entre tipos de bosque a escala local (Tabla 2). Esta diferencia se debería, como ya se indicó, a la disminución en la abundancia o a la falta de especies productoras de frutos en los talares explotados (ver Fig. 7).

Los resultados de los análisis a escalas mayores reflejaron solo parcialmente los obtenidos a escala del individuo, quizás porque los últimos enfatizan los aspectos más relacionados con la percepción ambiental de los factores últimos de la selección de hábitat de las aves, ya que están asociados con la adquisición de sus recursos alimenticios y con sus

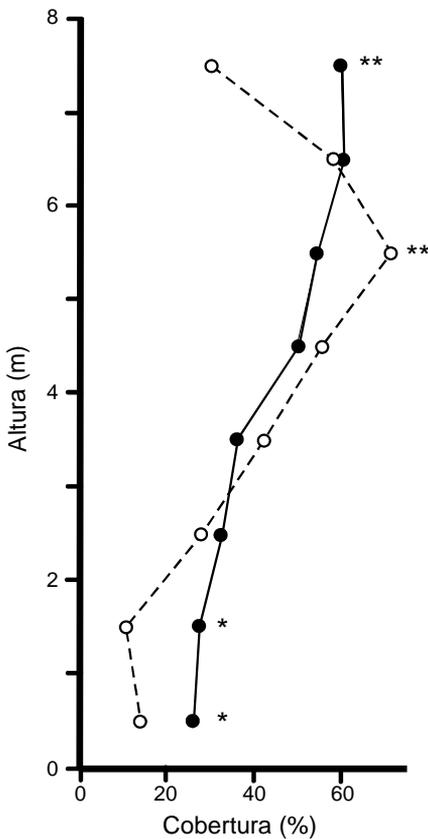


Figura 6. Perfil de cobertura de follaje en altura en los talares protegidos (puntos negros) y explotados (puntos blancos) de la Reserva El Destino, Magdalena, Buenos Aires. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los dos tipos de talar (Prueba de *t* a dos colas; *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, $n = 8$).

Tabla 2. Densidad promedio anual (\pm DE) de cuatro especies de aves que habitan los talares protegidos y explotados de la Reserva El Destino, Magdalena, Buenos Aires.

	Talares protegidos	Talares explotados
<i>Serpophaga subcristata</i>	0.42 \pm 0.33	0.32 \pm 0.40
<i>Elaenia parvirostris</i>	7.00 \pm 1.27	2.02 \pm 1.30
<i>Polioptila dumicola</i>	1.06 \pm 1.17	0.64 \pm 0.35
<i>Parula pitiayumi</i>	3.50 \pm 0.57	1.96 \pm 0.97

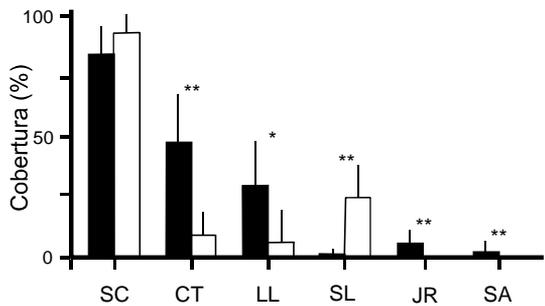


Figura 7. Cobertura promedio (\pm DE) de las especies de árboles en los talares protegidos (barras negras) y explotados (barras blancas) de la Reserva El Destino, Magdalena, Buenos Aires. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los dos tipos de talar (Prueba de *t* a dos colas o Prueba de Mann-Whitney; *: $P < 0.05$, **: $P < 0.001$, $n = 8$). SC: *Scutia buxifolia*, CT: *Celtis tala*, LL: *Ligustrum lucidum*, SL: *Schinus longifolius*, JR: *Jodina rhombifolia*, SA: *Sambucus australis*.

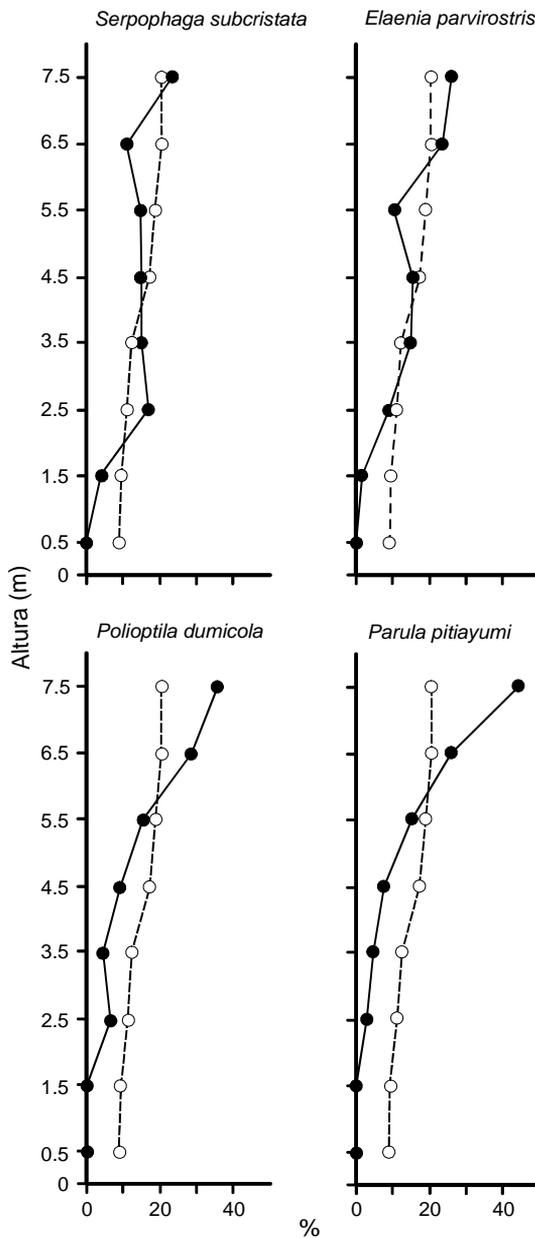


Figura 8. Distribución vertical de las actividades de alimentación de cuatro especies de aves que habitan los talares protegidos de la Reserva El Destino, Magdalena, Buenos Aires. Los datos son porcentajes de observaciones a distintas alturas (puntos negros) y se muestra también la disponibilidad de follaje en altura (puntos blancos). Existen diferencias estadísticamente significativas entre la disponibilidad de follaje y la distribución vertical de la actividad de alimentación para *Polioptila dumicola* y *Parula pitiayumi* ($\chi^2 = 38.4$, $gl = 4$, $n = 45$, $P < 0.005$ y $\chi^2 = 38.4$, $gl = 6$, $n = 66$, $P < 0.0001$, respectivamente). Para más detalles ver Cueto y Lopez de Casenave³⁰.

condicionamientos comportamentales y morfológicos. A escala del individuo, la estructura de la vegetación y la composición florística son dos características que estarían asociadas con la obtención del alimento (el que actuaría como factor último) y que servirían como guías para la selección del hábitat (i.e., como factores próximos). Sin embargo, cuando se analizan los resultados a mayores escalas no todas las especies responden de la manera predicha por los estudios a escala del individuo, enfatizándose la importancia de otros factores que afectan la selección de hábitat por las aves. Por ejemplo, analicemos qué sucede con las cuatro especies en las tres escalas. Una revisión de su distribución geográfica en la provincia de Buenos Aires muestra que las cuatro son muy frecuentes en las zonas costeras³¹, coincidiendo muy bien con la distribución de los bosques costeros (i.e., selva en galería y talares). Así, a escala biogeográfica las características estructurales del paisaje restringen la presencia de estas especies (i.e., donde no hay hábitats boscosos no están presentes), aunque a medida que reducimos la escala la respuesta es diferente. Para algunas especies, a escala local y del individuo sólo es importante que se encuentren presentes estructuras arbóreas (*Serpophaga subcristata*), mientras que para otras hay otros factores, como la disponibilidad de distintos estratos de vegetación (*Parula pitiayumi* y *Polioptila dumicola*) o la presencia de árboles con frutos (*Elaenia parvirostris*) que determinan su uso del hábitat. Sin un enfoque a múltiples escalas estas diferencias no podrían ser detectadas y, por lo tanto, la extrapolación de los patrones determinados a una escala podría llevar a conclusiones erróneas cuando se los aplica a otras escalas.

CONCLUSIÓN

En este trabajo intenté reflexionar sobre la importancia de los aspectos metodológicos de la escala en los estudios ecológicos. Si bien se expusieron los problemas espaciales de la escala, también es importante tener en cuenta los temporales²³. Por ejemplo, nuestra capacidad para determinar qué factores influyen en la selección de hábitat por las aves depende de si el estudio involucra la época reproductiva o todo el año, ya que es probable que los requerimientos de uso de hábitat sean dis-

tintos durante el período de nidificación y durante el invierno. Comprender la importancia de establecer la escala espacio-temporal de nuestro trabajo no solo permitirá una mejor planificación de nuestro proyecto de investigación (tanto conceptual como logística), sino que facilitará la interpretación de los datos obtenidos y mejorará la posibilidad de desarrollar explicaciones acerca de nuestro problema de estudio.

AGRADECIMIENTOS

A Javier Lopez de Casenave por su amistad y por compartir más de 10 años en la búsqueda de entender cómo se organizan los ensambles de aves. También le agradezco por su energía en las largas jornadas en el campo, las charlas sobre las aves de los talares y por haber insistido para que escribiera este trabajo. A John A. Wiens, quien no creo que haya leído alguna vez mis "trabajos", porque mi lectura de los suyos ha contribuido enormemente a mi formación como científico. A Luis Marone mi agradecimiento es por los mismos motivos que al Dr. Wiens, pero su caso es aún más meritorio porque él sí ha sufrido la lectura de mis manuscritos (incluido éste...). A Fernando Milesi y a un revisor anónimo por sus sugerencias y comentarios para mejorar el manuscrito. También agradezco a los alumnos de los cursos 2004 y 2005 de Ecología de Comunidades y Ecosistemas (FCEyN, UBA) por las estimulantes discusiones cuando analizábamos el problema de la escala en ecología. Casi todo mi trabajo de investigación sobre selección de hábitat fue en gran medida "auto-financiado"; sin embargo, en los últimos tiempos debo agradecer a CONICET y ANPCyT (actualmente a través del PICT 01-12199) de Argentina por el financiamiento recibido. Esta es la contribución N° 48 del Grupo de Investigación en Ecología de Comunidades de Desierto (Ecodes), de IADIZA (CONICET) y FCEyN (UBA).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ¹ SCHNEIDER DC (1994) *Quantitative ecology: spatial and temporal scaling*. Academic Press, San Diego
- ² KAREIVA P Y ANDERSEN M (1988) Spatial aspects of species interactions: the weeding of models and experiments. Pp. 38–54 en: HASTINGS A (ed) *Community ecology*. Springer-Verlag, Nueva York
- ³ PETERSON DL Y PARKER VT (1998) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, Nueva York
- ⁴ WIENS JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385–397
- ⁵ WIENS JA (1983) Avian community ecology: an iconoclastic view. Pp. 355–403 en: BRUSH AH Y CLARK GA (eds) *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge

- ⁶ WIENS JA (1986) Spatial and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. Pp. 154–172 en: DIAMOND J Y CASE TJ (eds) *Community ecology*. Harper & Row, Nueva York
- ⁷ KOTLIAR NB Y WIENS JA (1990) Multiple scales of patchiness and patch-structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253–260
- ⁸ CODY ML (1985) *Habitat selection in birds*. Academic Press, Nueva York
- ⁹ WIENS JA (1989) *The ecology of bird communities*. Cambridge University Press, Cambridge
- ¹⁰ SHERRY TW Y HOLMES RT (1988) Habitat selection by breeding American Redstarts in response to a dominant competitor, the Least Flycatcher. *Auk* 105:350–364
- ¹¹ HOLMES RT Y SHERRY TW (1988) Assessing population trends of New Hampshire forest birds: local vs. regional patterns. *Auk* 105:756–768
- ¹² STEELE BB (1992) Habitat selection by breeding black-throated blue warblers at two spatial scales. *Ornis Scandinavica* 23:33–42
- ¹³ ROTENBERRY JT Y WIENS JA (1980) Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61:1228–1250
- ¹⁴ WIENS JA Y ROTENBERRY JT (1981) Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monographs* 51:21–41
- ¹⁵ WIENS JA, ROTENBERRY JT Y VAN HORNE B (1987) Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos* 48:132–147
- ¹⁶ O'NEILL RVO Y KING AW (1998) Homage to St. Michel; or, why are there so many books on scale? Pp. 3–15 en: PETERSON DL Y PARKER VT (eds) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, Nueva York
- ¹⁷ ALLEN TFH (1998) The landscape "level" is dead: persuading the family to take it off the respirator. Pp. 35–54 en: PETERSON DL Y PARKER VT (eds) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, Nueva York
- ¹⁸ ALLEN TFH Y STARR TB (1982) *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago
- ¹⁹ MAC NALLY R Y QUINN GP (1998) Symposium introduction: the importance of scale in ecology. *Australian Journal of Ecology* 23:1–7
- ²⁰ RICKLEFS RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167–171
- ²¹ MARRA PP, HOBSON KA Y HOLMES RT (1998) Linking winter and summer events in a migratory bird using stable-carbon isotopes. *Science* 282:1884–1886
- ²² GRANT PR (1975) The classical case of character displacement. *Evolutionary Biology* 8:237–337

- ²³ WIENS JA, ADDICOTT JF, CASE T Y DIAMOND J (1986) The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. Pp. 145–153 en: DIAMOND J Y CASE TJ (eds) *Community ecology*. Harper & Row, Nueva York
- ²⁴ ADDICOTT JF, AHO JM, ANTOLIN MF, PADILLA DK, RICHARDSON JS Y SOLUK DA (1987) Ecological neighbourhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49:340–346
- ²⁵ SCHNEIDER DC (1998) Applied scaling theory. Pp. 253–269 en: PETERSON DL Y PARKER VT (eds) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, Nueva York
- ²⁶ MARONE L, LOPEZ DE CASENAVE J Y CUETO VR (2001) Historia natural local y ciencia ecológica universal: los sistemas semillas-granívoros en desiertos de Sudamérica y Norteamérica. Pp. 678–679 en: PRIMACK R, ROZZI R, FEINSINGER P, DIRZO R Y MASSARDO F (eds) *Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México DF
- ²⁷ CUETO VR (1996) *Relación entre los ensambles de aves y la estructura de la vegetación. Un análisis a tres escalas espaciales*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- ²⁸ CUETO VR Y LOPEZ DE CASENAVE J (1999) Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography* 26:487–492
- ²⁹ 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
- ³⁰ CUETO VR Y LOPEZ DE CASENAVE J (2002) Foraging behavior and microhabitat use of birds inhabiting coastal woodlands in eastcentral Argentina. *Wilson Bulletin* 114:342–348
- ³¹ NAROSKY T Y DI GIACOMO AG (1993) *Las aves de la Provincia de Buenos Aires: distribución y status*. Asociación Ornitológica del Plata, Vázquez Mazzini y L.O.L.A., Buenos Aires



RECONSTRUCCIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS DE HISTORIA DE VIDA EN LOS ANCESTROS DE LOS TORDOS: UN ANÁLISIS DE LAS ADAPTACIONES AL PARASITISMO DE CRÍA

E. MANUELA PUJOL^{1,2} Y MYRIAM E. MERMOZ¹

¹ *Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal, Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Piso 4, Pab. 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.*

² *elianamanuela@yahoo.com.ar*

RESUMEN.— Los tordos parásitos de cría ponen sus huevos en los nidos de otras especies (hospederos), dependiendo de ellos para su reproducción. Se ha propuesto que los tordos habrían modificado ciertas características de historia de vida como adaptaciones para desarrollar este comportamiento. Específicamente, poseerían menor peso del huevo, menor período de incubación, mayor grosor de la cáscara del huevo, mayor tasa de crecimiento de los pichones y menor peso de los pichones cuando abandonan el nido. Un análisis reciente utilizando contrastes independientes filogenéticos encontró que los valores observados de estas características en los tordos solo difieren de los valores predichos para las especies no parásitas en el grosor de la cáscara del huevo. En este trabajo reanalizamos si estas características son potenciales adaptaciones al parasitismo de cría en los tordos a partir de la reconstrucción de ancestros bajo dos modelos de evolución de caracteres. Al comparar los valores ancestrales reconstruidos a partir de los tordos con los obtenidos a partir de las especies no parásitas, solo encontramos diferencias en el grosor de la cáscara del huevo. Esto demuestra que ambas técnicas (la reconstrucción de ancestros y los contrastes independientes filogenéticos) son consistentes, por lo cual el hecho de que solo el mayor grosor de la cáscara del huevo puede ser una adaptación potencial es un resultado muy robusto.

PALABRAS CLAVE: *adaptación, crecimiento de pichones, grosor de la cáscara del huevo, período de incubación, peso del huevo, reconstrucción de ancestros, tordos.*

ABSTRACT. RECONSTRUCTION OF ANCESTRAL STATES OF LIFE-HISTORY TRAITS IN COWBIRDS: AN ANALYSIS OF ADAPTATIONS TO BROOD PARASITISM.— Parasitic cowbirds lay their eggs in the nest of other species, the host, depending on the host's parental care for their successful reproduction. It has been suggested that cowbirds modified some life-history traits as adaptations to brood parasitism. Specifically, they would have developed small-sized eggs with thicker eggshells, would have shortened their incubation periods, and would have accelerated nestling growth. A previous analysis with independent phylogenetic contrasts found that observed values of those life-history traits in parasitic cowbirds only differ from the predicted ones by their non-parasitic relatives in their thicker eggshell. In this work, we reanalyzed these traits as potential adaptations to brood parasitism in cowbirds by reconstructing ancestral values under two models of character evolution. By comparing the ancestors reconstructed from the parasitic cowbirds with those reconstructed from their non-parasitic relatives, we only found differences in eggshell thickness. This demonstrates that both techniques (ancestor reconstruction and independent phylogenetic contrasts) are consistent, and that the increase in eggshell thickness as a potential adaptation to brood parasitism is a robust result.

KEY WORDS: *adaptation, ancestor reconstruction, cowbirds, eggshell thickness, egg weight, incubation period, nestling growth.*

Recibido 23 mayo 2005, aceptado 30 diciembre 2005

El parasitismo de cría es una estrategia reproductiva en la cual las especies parásitas ponen sus huevos en los nidos de otras especies, los hospederos, quienes realizan el cuidado parental. En las aves, esta estrategia evolu-

cionó independientemente un total de siete veces en las familias y subfamilias Cuculinae (dos veces), Neomorphinae, Anatidae, Indicatoridae, Ploceidae e Icteridae (Lanyon 1992, Aragón et al. 1999). En esta relación, las

especies parásitas dependen completamente de las hospederas para su reproducción y supervivencia (Rothstein 1990). Debido a esta dependencia, algunos autores han propuesto que ciertas características presentes en los parásitos de cría habrían surgido como adaptaciones a esta estrategia reproductiva. Por ejemplo, en los Cuculinae las hembras son territoriales, pueden preñar un huevo del hospedero al mismo tiempo que lo parasitan, sus huevos son miméticos con los del hospedero y poseen períodos cortos de incubación (Payne 1973, 1977, Davies y Brooke 1989). En la mayoría de las especies, incluso, los pichones, al nacer, expulsan a otros huevos o pichones presentes en el nido (Payne 1973, Davies 2000). En todos los Indicatoridae y Neomorphinae los pichones parásitos matan a los demás pichones (Rothstein y Robinson 1998). En cambio, los pichones del género *Vidua* (Ploceidae) no son agresivos, aunque poseen marcas en el interior del pico muy similares a las de los pichones de sus hospederos, lo que podría favorecer su aceptación por parte de los padres (Friedmann 1960, Payne et al. 2000). En particular, las cinco especies de tordos parásitos de la familia Icteridae (Fig. 1) no poseen prácticamente ninguna de las características asociadas al parasitismo encontradas en los otros grupos. Sus hembras no son territoriales, sus pichones no son agresivos y ni sus huevos ni sus pichones son miméticos mientras están en el nido (sensu Grim 2005; Friedmann 1929, Smith 1968, Carter 1986, Fraga 1998), con la excepción de los volantones de *Molothrus rufoaxillaris* (Fraga 1998). Sin embargo, algunos autores sugirieron que los tordos parásitos habrían desarrollado adaptaciones menos evidentes, como por ejemplo huevos pequeños, de bajo contenido energético, de cáscara más gruesa y con cortos períodos de incubación (Rahn et al. 1988, Kattan 1995, Strausberger 1998). Además, se ha sugerido que los pichones tendrían un desarrollo acelerado en el nido (Ortega y Cruz 1992, Kattan 1996). El huevo pequeño sería energéticamente menos costoso, permitiendo que las hembras de tordo pongan muchos huevos en una misma temporada reproductiva, y, al mismo tiempo, facilitaría una rápida eclosión (Kattan 1995, Strausberger 1998). El período de incubación corto permitiría que los pichones de tordo eclosionen antes que los de sus hospederos (Rothstein y Robinson 1998).

Asimismo, el desarrollo acelerado de los pichones de tordo les permitiría competir eficientemente por el cuidado parental con los de sus hospederos (Ortega y Cruz 1992, Kattan 1996). Finalmente, un mayor grosor de la cáscara del huevo dificultaría su rechazo por parte de hospederos de pico corto, que deben picarlos para poder manipularlos (Rohwer y Spaw 1988).

En un sentido evolutivo estricto, una adaptación es aquella característica cuya evolución fue favorecida por selección natural para cumplir la función que tiene actualmente y que, además, le confiere una ventaja a los individuos que la poseen (Gould y Vbra 1982, citado en Reeve y Sherman 1993). La primera aproximación para evaluar adaptaciones suele ser algún tipo de comparación entre las especies de interés y las especies más cercana-

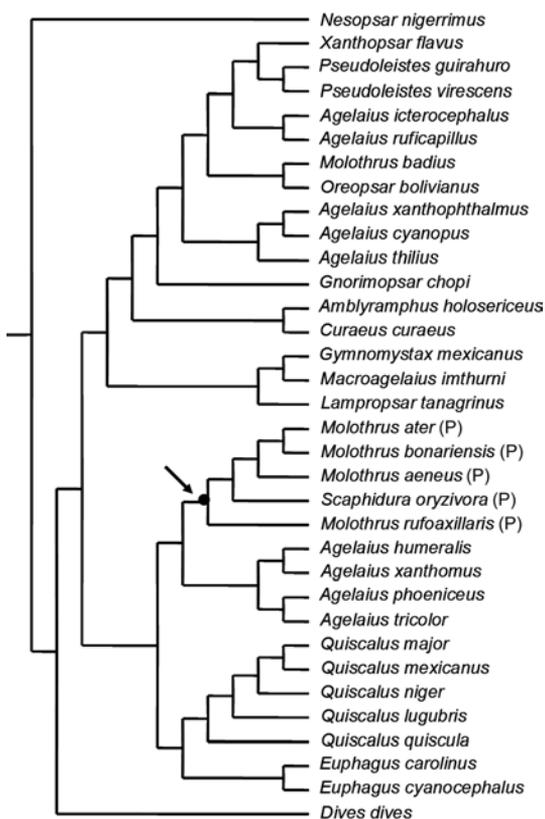


Figura 1. Árbol filogenético del grupo de los "Quiscalus y afines", basado en Johnson y Lanyon (1999), utilizado en el análisis. En el árbol se indican las cinco especies de tordos parásitos (P). El punto señalado por la flecha representa el ancestro que se intenta reconstruir.

mente emparentadas. Sin embargo, este tipo de análisis no es correcto, ya que las especies no pueden ser consideradas estadísticamente independientes debido a las relaciones jerárquicas ancestro-descendiente que existen entre ellas (Felsenstein 1985). Por ello, es necesario incorporar en el análisis la información filogenética y una hipótesis del modelo de evolución de los caracteres de interés (Felsenstein 1985, Rezende y Garland 2003, Garland et al. 2005). La incorporación de la información filogenética y del modelo evolutivo aumentan tanto la calidad como el número de análisis, ya que existen tanto los llamados análisis de correlaciones como los análisis de inferencia, los cuales serían imposibles de realizar de no contarse con dicha información (Garland et al. 2005). Diversas aproximaciones, popularmente conocidas como métodos comparativos filogenéticos, han sido propuestas para realizar estos análisis. Entre ellas se pueden mencionar el análisis correlacional (el más frecuente), los contrastes independientes filogenéticos (Felsenstein 1985) y la reconstrucción de ancestros, que es un tipo de análisis de inferencia (Maddison 1991). Este tipo de análisis era difícil de desarrollar en el caso de los tordos parásitos, porque hace relativamente poco tiempo que se obtuvo un árbol filogenético de los "*Quiscalus* y afines" (Johnson y Lanyon 1999), el grupo al que pertenecen. Recientemente, Mermoz y Ornelas (2004) pusieron a prueba la existencia de adaptaciones al parasitismo de cría en los tordos utilizando una extensión de los contrastes independientes. Sobre la base de este análisis de correlación, concluyeron que solo el mayor grosor de la cáscara del huevo podía ser considerado como una adaptación potencial. Los métodos de reconstrucción de ancestros son una herramienta importante para la inferencia evolutiva, que es difícil de poner a prueba empíricamente debido a que el estado ancestral del carácter muy pocas veces es conocido con certeza (Oakley y Cunningham 2000). En consecuencia, en este trabajo nos proponemos utilizar la metodología de reconstrucción de ancestros, con sus correspondientes intervalos de confianza (Schluter et al. 1997), para poner a prueba la existencia de adaptaciones en los tordos parásitos. Específicamente, evaluamos si los tordos parásitos desarrollaron huevos más pequeños y de corto período de incubación, según la

hipótesis de Kattan (1995) y Strausberger (1998), y con cáscara más gruesa, según lo sugerido por Rahn et al. (1988), en comparación con las especies no parásitas del grupo de los "*Quiscalus* y afines". En forma similar, evaluamos si las especies parásitas desarrollaron pichones con crecimiento acelerado en el nido respecto a las especies no parásitas (Ortega y Cruz 1992, Kattan 1996). Finalmente, comparamos nuestros resultados con los obtenidos en el trabajo previo de Mermoz y Ornelas (2004). Dentro del método comparativo, se ha sugerido que cuando diversas aproximaciones llevan a la misma conclusión los resultados obtenidos se robustecen (Garland y Adolph 1994). Para evaluar si ambas técnicas (reconstrucción de ancestros y contrastes independientes filogenéticos) son consistentes en sus resultados, analizamos el peso ancestral de la hembra. Para que los resultados sean robustos, esperamos encontrar que las especies parásitas hayan desarrollado un peso de sus hembras menor que el de las especies no parásitas.

MÉTODOS

Los caracteres analizados fueron el peso corporal de la hembra, el peso del huevo, el grosor de la cáscara del huevo, el período de incubación y el desarrollo de los pichones en el nido. Se ha sugerido que un desarrollo acelerado podría obtenerse de dos formas: cuando la tasa de crecimiento es alta o cuando el peso de los pichones al abandonar el nido es menor al esperado en función del peso del adulto (Kattan 1996). En consecuencia, estimamos tanto la tasa de crecimiento como el peso al abandonar el nido. Obtuvimos la información para todos los caracteres principalmente del trabajo de Mermoz y Ornelas (2004). En la tabla 1 se muestran los valores correspondientes. Durante el análisis los datos fueron transformados logarítmicamente para homogeneizar las varianzas.

Los tordos parásitos son un grupo monofilético de cinco especies incluidas dentro del grupo de los "*Quiscalus* y afines" de la familia Icteridae (Fig. 1). El árbol filogenético utilizado para este grupo está basado en las secuencias de los genes mitocondriales citocromo-b y ND2 (Johnson y Lanyon 1999).

Para la reconstrucción de ancestros, con sus respectivos intervalos de confianza, utiliza-

Tabla 1. Valores de los caracteres de historia de vida de las especies del grupo de los “*Quiscalus* y afines” utilizados en el análisis. La información fue obtenida a partir de Mermoz y Ornelas (2004), excepto el peso corporal de la hembra de *Pseudoleistes guirahuro*, que fue obtenido de Fraga y Di Giacomo (2004). La nomenclatura sigue a Johnson y Lanyon (1999). PC: peso corporal de la hembra (en g), PH: peso del huevo (en g), GCH: grosor de la cáscara del huevo (en μ), PI: período de incubación (en días), K: tasa de crecimiento (en días^{-1}), A: peso al abandonar el nido (en g).

	PC	PH	GCH	PI	K	A
<i>Agelaius cyanopus</i>	32.0	3.35	0.092			
<i>Agelaius humeralis</i>	34.4	3.25	0.086			24.7
<i>Agelaius icterocephalus</i>	26.6	3.10	0.088	10.5		19.0
<i>Agelaius phoeniceus</i>	41.5	3.95	0.090	12.1	0.583	30.4
<i>Agelaius ruficapillus</i>	32.0	3.50	0.098			
<i>Agelaius thilius</i>	30.0	3.51	0.100	12.4	0.600	20.0
<i>Agelaius tricolor</i>	49.2	3.82	0.085	11.9		
<i>Agelaius xanthomus</i>	38.4	3.49	0.083	12.5		
<i>Amblyramphus holosericeus</i>	75.5	4.53	0.102	14.0	0.417	46.7
<i>Curaeus curaeus</i>	90.0	6.88	0.123			
<i>Dives dives</i>	90.8	6.09	0.094			
<i>Euphagus carolinus</i>	55.2	4.62	0.100			
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	57.1	4.55	0.097	12.8	0.479	44.7
<i>Gnorimopsar chopi</i>	79.5	5.02	0.097	14.5		
<i>Gymnomystax mexicanus</i>	93.0	5.51		19.0		
<i>Molothrus badius</i>	43.7	4.10	0.127	13.1	0.485	34.9
<i>Pseudoleistes guirahuro</i>	81.9	4.65	0.130			
<i>Pseudoleistes virescens</i>	64.0	4.70	0.130	13.9	0.500	54.5
<i>Quiscalus lugubris</i>	54.8	4.90	0.100	12.0		
<i>Quiscalus major</i>	100.0	8.00	0.137	13.1	0.393	65.6
<i>Quiscalus mexicanus</i>	107.0	7.80	0.128	13.3	0.454	73.5
<i>Quiscalus niger</i>	61.7	5.81	0.121			
<i>Quiscalus quiscula</i>	100.0	6.90	0.125	13.2	0.499	64.1
<i>Xanthopsar flavus</i>	43.0	3.35	0.097	12.5		
<i>Molothrus aeneus</i>	57.4	4.15	0.125	11.0	0.472	38.0
<i>Molothrus ater</i>	37.6	3.22	0.115	11.9	0.508	35.2
<i>Molothrus bonariensis</i>	45.6	4.30	0.135	11.8	0.581	43.5
<i>Molothrus rufaxillaris</i>	48.9	3.64	0.134	12.0	0.503	47.1
<i>Scaphidura oryzivora</i>	162.0	10.59	0.197			

mos el programa PDTREE (Garland et al. 1999, Garland e Ives 2000), el cual reconstruye por parsimonia del cuadrado de los cambios (Maddison 1991). Reconstruimos el valor del nodo ancestral de los tordos parásitos (Fig. 1) para cada uno de los caracteres. Por un lado, lo reconstruimos a partir del grupo de los tordos parásitos, y, por otro lado, a partir de las especies no parásitas del grupo de los “*Quiscalus* y afines”. Usamos dos modelos de evolución de caracteres continuos: el Modelo Browniano (Felsenstein 1985) y el Modelo Browniano Especiacional (Martins y Garland 1991). Bajo el Modelo Browniano los cambios en el estado del carácter ocurren continuamente, mientras que bajo el otro modelo los

cambios ocurren solo luego de un evento de especiación. Ambos modelos fueron corregidos según Björklund (1997), quien sugiere prolongar las ramas de la filogenia que pierden especies en el análisis por falta de información en los caracteres. Bajo el Modelo Browniano Especiacional la corrección de Björklund (1997) prolonga las ramas en una unidad por cada especie perdida, mientras que bajo el Modelo Browniano la corrección suma la longitud de la rama de cada especie perdida a la rama que queda. Esto último fue posible aplicando primero los modelos evolutivos y luego eliminando las especies para las cuales se carecía de información (Mermoz y Ornelas 2004). Las longitudes de rama utili-

zadas en el análisis bajo el Modelo Browniano fueron obtenidas de Mermoz y Ornelas (2004).

La estimación del nodo del ancestro de los tordos parásitos a partir de las especies no parásitas del grupo de los "Quiscalus y afines" (un nodo interno) no es óptima, es decir que el valor no minimiza la suma de cuadrados de los cambios en toda la filogenia (Garland et al. 1999). Para optimizarla debimos re-enraizar el árbol en dicho nodo. La estimación óptima de ancestros realizada por el programa PDTREE se basa en el supuesto de que los valores de todos ellos siguen una distribución normal con el número de nodos como grados de libertad. De esta suposición surge la generación de los errores estándar y de los intervalos de confianza correspondientes (Schluter et al. 1997). Usando esta información, comparamos los valores del nodo ancestral obtenidos a partir de los tordos parásitos con el obtenido a partir de los "Quiscalus y afines" mediante de una Prueba de *t* de Student con Varianzas Desiguales (Zar 1996). En esta

prueba utilizamos la cantidad de nodos como tamaño de muestra y los grados de libertad fueron calculados según Zar (1996) (ver Pujol 2005). En Pujol (2005), los árboles comparados tenían 136 y 34 especies, mientras que nuestros árboles están formados por un máximo de 29 y 5 especies (Fig. 1 y Tabla 1). En consecuencia, los grados de libertad de la prueba en algunos casos se redujeron demasiado por la falta de información de las especies. Por dicho motivo, también mostramos la comparación convencional de los intervalos de confianza (e.g., Garland et al. 1997, 1999, Schluter et al. 1997).

RESULTADOS

Los análisis realizados bajo ambos modelos de evolución de caracteres (Modelo Browniano y Modelo Browniano Especiacional) mostraron resultados similares; por esta razón, mostramos solo los resultados obtenidos bajo el Modelo Browniano.

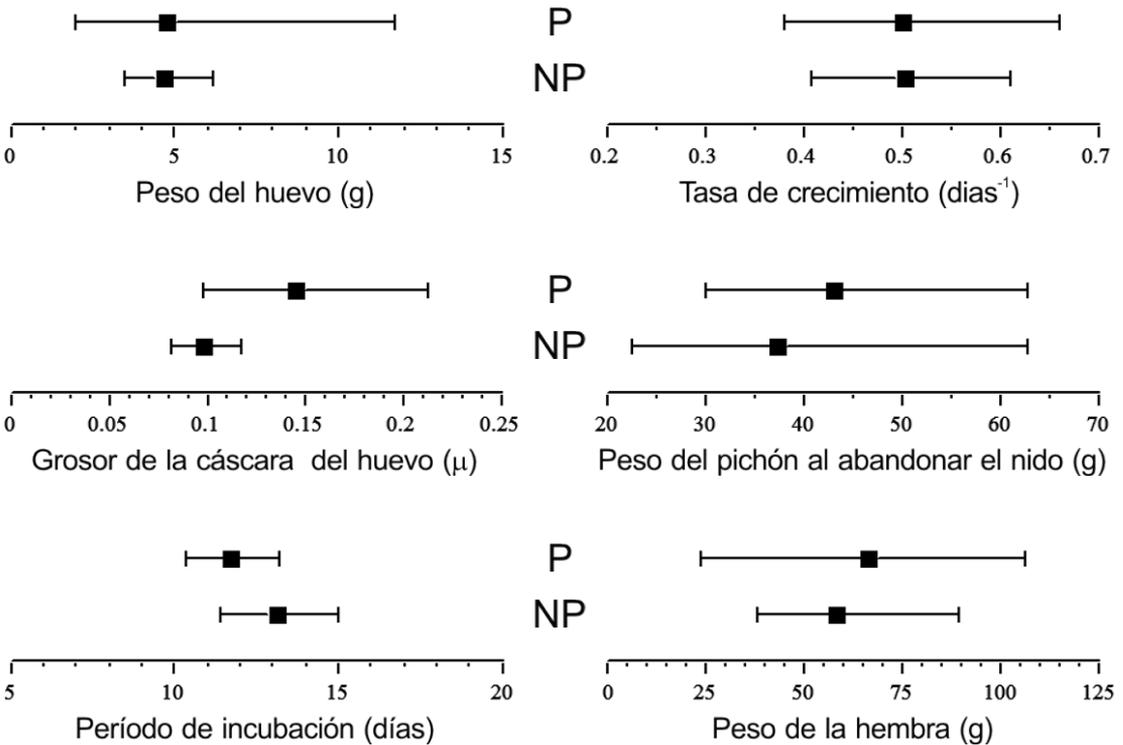


Figura 2. Valores ancestrales promedio (e intervalos de confianza del 95%) para cada uno de los caracteres de historia de vida analizados, reconstruidos a partir del grupo de los tordos parásitos (P) y a partir de las especies no parásitas del grupo de los "Quiscalus y afines" (NP) bajo el modelo de evolución de caracteres browniano.

Tabla 2. Intervalos de confianza del 95% de los valores ancestrales de cada uno de los caracteres de historia de vida analizados, reconstruidos a partir del grupo de los tordos parásitos y a partir de las especies no parásitas del grupo de los "*Quiscalus* y afines" bajo el modelo de evolución de caracteres browniano. Los intervalos se muestran conservando la transformación logarítmica.

	No Parásitos	Parásitos
Peso corporal de la hembra (g)	(1.58, 1.95)	(1.37, 2.27)
Peso del huevo (g)	(0.54, 0.79)	(0.30, 1.07)
Grosor de la cáscara del huevo (μ)	(-1.08, -0.93)	(-1.01, -0.67)
Período de incubación (días)	(1.05, 1.1)	(1.02, 1.12)
Tasa de crecimiento (días ⁻¹)	(-0.38, -0.21)	(-0.42, -0.18)
Peso al abandonar el nido (g)	(1.35, 1.78)	(1.48, 1.79)

No encontramos diferencias entre el valor del peso del huevo para el ancestro reconstruido a partir de las especies parásitas y el del ancestro reconstruido desde las especies no parásitas ($t = 1$, $gl = 4$, $P > 0.05$; Fig. 2). El intervalo de confianza generado a partir de los tordos parásitos y el generado a partir de las especies no parásitas se superpusieron totalmente, mostrando que no hay diferencias en los valores reconstruidos a partir de cada grupo (Tabla 2). Lo mismo se observó al comparar el período de incubación: el valor reconstruido del ancestro a partir de las especies parásitas y a partir de las especies no parásitas no difirieron ($t = 1$, $gl = 13$, $P > 0.05$; Fig. 2), tendencia que se verificó al examinar la superposición de sus respectivos intervalos de confianza (Tabla 2). Finalmente, el valor del grosor de la cáscara del huevo fue mayor cuando se lo reconstruyó a partir de las especies parásitas que de las no parásitas ($t = 2$, $gl = 5$, $P < 0.01$; Fig. 2). Los intervalos de confianza generados en ambos casos no se superpusieron (Tabla 2).

El valor de la tasa de crecimiento de los pichones en el nido no difirió cuando fue reconstruido a partir de las especies parásitas o de las no parásitas ($t = 1$, $gl = 5$, $P > 0.05$; Fig. 2). En forma similar, el valor ancestral del peso de los pichones al abandonar el nido reconstruido a partir de las especies parásitas no difirió del reconstruido a partir de las especies no parásitas ($t = 1$, $gl = 10$, $P > 0.05$; Fig. 2). Para ambos caracteres, los intervalos de confianza generados a partir de los parásitos y los no parásitos se superpusieron totalmente, mostrando que no hay diferencias en los valores reconstruidos a partir de cada grupo (Tabla 2).

Finalmente, encontramos que el valor de peso corporal de la hembra reconstruido a partir de los tordos parásitos no difirió significativamente del reconstruido a partir de las especies no parásitas ($t = 1$, $gl = 5$, $P > 0.05$; Fig. 2). Además, los correspondientes intervalos de confianza se superpusieron totalmente, mostrando que no hay diferencias en los valores reconstruidos a partir de cada grupo (Tabla 2).

DISCUSIÓN

La estimación del estado ancestral de un carácter y de su variación puede ser utilizada para evaluar cambios evolutivos en el estado del carácter, para evaluar si el ancestro difiere de sus descendientes y para evaluar la confianza de dicha estimación (Garland et al. 1999, Martins 1999). Al igual que otras aproximaciones basadas en el método comparativo, la reconstrucción de ancestros depende fuertemente de las relaciones evolutivas de las especies involucradas en el análisis (Felsenstein 1985, Martins y Garland 1991, Garland et al. 1999). Un análisis molecular de la especie *Hypopyrrhus pyrohypogaster*, también basado en la secuencia de los genes citocromo-b y ND2, sugirió que esta especie pertenece al grupo de los "*Quiscalus* y afines", incorporándose al clado de *Gymnomystax mexicanus* y *Lamprosar tanagrinus* (Cadena et al. 2004). Sin embargo, dicho resultado se basa en el análisis de solo 16 de las especies utilizadas por Johnson y Lanyon (1999). Como no podemos asegurar que dicha incorporación se mantuviera al repetir el análisis con todas las especies, preferimos no modificar aquí nuestra hipótesis filogenética. Asimismo, Martins (1999) demos-

tró por medio de simulaciones que la estimación del estado ancestral del carácter es precisa solo bajo el modelo de evolución de caracteres browniano (una aproximación a la evolución por deriva genética). De nuestro análisis podemos concluir que también bajo el Modelo Browniano Especiacion (en el cual los cambios evolutivos están asociados a eventos de especiación) la estimación del estado ancestral del carácter es precisa. El mismo trabajo de Martins (1999) mostró que la estimación del error estándar estaría subestimada aún suponiendo un modelo browniano de evolución de caracteres. Además, la estimación tanto del error estándar como del intervalo de confianza depende del número de especies en la filogenia, de la señal filogenética del carácter, de la topología del árbol y del modelo de evolución de caracteres (Schluter et al. 1997, Garland et al. 1999, 2005), por lo cual estos autores sugieren que dicha estimación no es precisa. Sin embargo, los intervalos de confianza obtenidos en nuestro análisis no son demasiado amplios (Tabla 2), sugiriendo que la amplitud sería más atribuible al tamaño de la muestra pequeño (Garland et al. 2005) que a la subestimación del error estándar. Finalmente, tanto el análisis estadístico que proponemos (Prueba de *t* de Student) como el análisis convencional (superposición de los intervalos de confianza) muestran los mismos resultados, lo que indicaría que nuestra propuesta puede ser utilizada como método alternativo.

Utilizando la técnica de reconstrucción de ancestros, encontramos que el ancestro de los tordos parásitos reconstruido desde las especies parásitas solo difiere del ancestro reconstruido a partir de las especies no parásitas del grupo de los "*Quiscalus* y afines" en el grosor de la cáscara del huevo. Este resultado coincide con el obtenido por Mermoz y Ornelas (2004), quienes encontraron que los tordos parásitos poseen cáscaras de huevo más gruesas que lo esperado considerando a las especies no parásitas del grupo y su posición en el árbol filogenético. Además, el hecho de obtener el mismo resultado usando diferentes aproximaciones del método comparativo (un análisis de correlaciones y un análisis de inferencia) y dos modelos de evolución de caracteres hace que éste sea robusto (Garland et al. 1999, Martins 1999). Estos resultados evidencian que la reconstrucción de ancestros es una técnica estadísticamente consistente con la

utilización de contrastes independientes para poner a prueba hipótesis adaptativas. El mayor grosor de la cáscara del huevo puede ser considerado entonces una potencial adaptación al parasitismo de cría en los tordos, mientras que las demás características relacionadas con el huevo (peso del huevo y período de incubación) y con el desarrollo de los pichones (tasa de crecimiento y peso al abandonar el nido) no lo serían.

Nuestros resultados, al igual que los de Mermoz y Ornelas (2004), muestran que los tordos habrían desarrollado una cáscara del huevo más gruesa. Se han propuesto tres hipótesis para explicar la ventaja adaptativa de un mayor grosor de la cáscara del huevo en los tordos parásitos. Una de ellas está asociada al costo para las especies hospedadoras de rechazar los huevos del parásito (Rahn et al. 1988, Rohwer y Spaw 1988). En los hospedadores se observan dos mecanismos de rechazo de los huevos del parásito: la manipulación sin previo daño de los huevos y la picadura de los huevos antes de sacarlos del nido (Rothstein 1990). En las especies que deben picarlo, un mayor grosor de la cáscara del huevo implicaría que fuera más costoso rechazar los huevos parásitos que aceptarlos (Rohwer y Spaw 1988). Sin embargo, solo tres especies hospedadoras, todas ellas de *Molothrus ater*, pican los huevos antes de sacarlos del nido (Rohwer y Spaw 1988, Sealy y Neudorf 1995), mientras que la mayoría de los hospedadores manipulan los huevos sin dañarlos (Mason 1986, Rothstein 1990, Mermoz 1996, Fraga 1998). Por tal motivo, no se espera que esta característica sea ventajosa para las cinco especies de tordos parásitos (Mermoz y Ornelas 2004). La segunda hipótesis está asociada a que todas las hembras de especies parásitas del género *Molothrus* pican huevos en los nidos que parasitan (Friedmann 1929, Carter 1986, Fraga 1998). El mayor grosor de la cáscara del huevo lo protegería de las picaduras de conoespecíficos en los nidos parasitados por más de una hembra (Hudson 1874, Brooker y Brooker 1991, Mermoz y Ornelas 2004). El parasitismo por más de una hembra es una estrategia muy frecuente, al menos en *Molothrus bonariensis* y *Molothrus rufoaxillaris* (Fraga 1998, Mermoz y Rebores 1999). Finalmente, la última hipótesis propone que la dureza de la cáscara del huevo parásito lo protegería de golpes accidentales producidos por el in-

cremento en el número de huevos en el nido de hospederos que no los rechazan (Weatherhead 1991).

El hecho de que los tordos parásitos posean tan pocas características que puedan ser consideradas potenciales adaptaciones sigue resultando paradójico. Esto es más llamativo cuando se las compara con las numerosas adaptaciones descritas en otros grupos parásitos, como poseer pichones tempranamente agresivos (e.g., Indicatoridae, Neomorphinae, Cuculinae), huevos (e.g., Cuculinae) o pichones (e.g., *Vidua*) miméticos, o hembras territoriales que parasitan con una muy alta eficiencia (e.g., Cuculinae) (ver la revisión de Rothstein y Robinson 1998). No podemos descartar que, por ejemplo, la rápida puesta del huevo (Sealy et al. 1995) o el mayor desarrollo de las estructuras cerebrales relacionadas con la memoria espacial (Clayton et al. 1997) sean adaptaciones potenciales, pero no existe hasta el momento suficiente información en otros "Quiscalus y afines" no parásitos como para ponerlas a prueba. Hasta que sean posibles más análisis de potenciales adaptaciones no podrá confirmarse si este bajo número de adaptaciones al parasitismo en tordos es o no real.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Gustavo J. Fernández y a tres revisores anónimos por sus enriquecedores comentarios a versiones previas de este manuscrito. Este estudio fue realizado con el apoyo de los subsidios del "Programa Cuauhtémoc" (México) y de la Universidad de Buenos Aires (Programación 2004–2007 UBACyT # X007: "Evaluación del efecto del riesgo de depredación sobre el comportamiento reproductivo de aves Passeriformes").

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ARAGÓN S, MOLLER AP, SOLER JJ Y SOLER M (1999) Molecular phylogeny of cuckoos supports a polyphyletic origin of brood parasitism. *Journal of Evolutionary Biology* 12:495–506
- BJÖRKLUND M (1997) Are "comparative methods" always necessary? *Oikos* 80:607–612
- BROOKER LC Y BROOKER MG (1991) Eggshell strength in cuckoos and cowbirds. *Ibis* 133:406–413
- CADENA CD, CUERVO AM Y LANYON SM (2004) Phylogenetic relationships of the red-bellied grackle (Icteridae: *Hyppyrhus pyrohypogaster*) inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Condor* 106:664–671
- CARTER MD (1986) The parasitic behavior of the bronzed cowbird in south Texas. *Condor* 88:11–25
- CLAYTON NS, REBORDA JC Y KACELNIK A (1997) Seasonal change of hippocampus volume in parasitic cowbirds. *Behavioral Processes* 41:237–243
- DAVIES NB (2000) *Cuckoo, cowbirds and other cheats*. Academic Press, Londres
- DAVIES NB Y BROOKE LC (1989) An experimental study of co-evolution between the cuckoo, *Cuculus canarus* and its host. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *Journal of Animal Ecology* 58:225–236
- FELSENSTEIN J (1985) Phylogenies and the comparative data. *American Naturalist* 125:1–15
- 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 Y DI GIACOMO A (2004) Cooperative breeding of the yellow-rumped marshbird (Icteridae) in Argentina and Paraguay. *Condor* 106:671–673
- FRIEDMANN H (1929) *The cowbirds, a study in the biology of the social parasitism*. CC Thomas, Springfield
- FRIEDMANN H (1960) The parasitic weaverbirds. *United States National Museum Bulletin* 223:1–196
- GARLAND JR T Y ADOLPH SC (1994) Why not to do two species comparative studies: limitations on inferring adaptations. *Physiological Zoology* 67:797–828
- GARLAND JR T, BENNETT A Y REZENDE EL (2005) Phylogenetic approaches in comparative physiology. *Journal of Experimental Biology* 208:3015–3035
- GARLAND JR T E IVES AR (2000) Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equation in phylogenetic comparative methods. *American Naturalist* 155:346–364
- GARLAND JR T, MARTIN KML Y DÍAZ-URIARTE R (1997) Reconstructing ancestral trait values using squared-change parsimony: plasma osmolarity at the origin of amniotes. Pp. 425–501 en: SUMIDA SS Y MARTIN KLM (eds) *Amniote origins: completing the transition to land*. Academic Press, San Diego
- GARLAND JR T, MIDFORD PE E IVES AR (1999) An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method for confidence intervals on ancestral states. *American Zoology* 39:374–388
- GOULD SJ Y VBRA ES (1982) Exaptation — a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8:4–15
- GRIM T (2005) Mimicry vs. similarity: which resemblances between brood parasites and their hosts are mimetic and which are not? *Biological Journal of the Linnean Society* 84:69–78
- HUDSON WH (1874) Notes on the procreant instincts of the three species of *Molothrus* found in Buenos Ayres. *Proceedings of the Zoological Society of London* 9:153–174
- JOHNSON KP Y LANYON SM (1999) Molecular systematics of the grackles and allies, and effect of additional sequence (Cyt b and ND2). *Auk* 116:759–768

- KATTAN GH (1995) Mechanism of short incubation period in brood parasitic cowbirds. *Auk* 112:335–342
- KATTAN GH (1996) Growth and provisioning of shiny cowbirds and house wren host nestling. *Journal of Field Ornithology* 67:434–441
- LANYON SM (1992) Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 225:77–79
- MADDISON WP (1991) Squared-changed parsimony reconstruction of ancestral states for continuous-valued character on a phylogenetic tree. *Systematic Zoology* 40:304–314
- MARTINS EP (1999) Estimation of ancestral states of continuous character: a computer simulation study. *Systematic Biology* 48:642–650
- MARTINS EP Y GARLAND JR T (1991) Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous character: a simulation study. *Evolution* 45:534–557
- MASON P (1986) Brood parasitism in a host generalist, the Shiny Cowbird: I. The quality of different species as hosts. *Auk* 103:52–60
- MERMOZ ME (1996) *Interacciones entre el tordo renegrido Molothrus bonariensis y el pecho amarillo Pseudoleistes virescens: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- MERMOZ ME Y ORNELAS JF (2004) Phylogenetic analysis of life-history adaptations in parasitic cowbirds. *Behavioral Ecology* 15:109–119
- MERMOZ ME Y REBORDA JC (1999) Egg laying behaviour by shiny cowbirds parasitizing brown-and-yellow marshbirds. *Animal Behaviour* 58:873–882
- OAKLEY TH Y CUNNINGHAM CW (2000) Independent contrasts succeed where ancestor reconstruction fails in known bacteriophage phylogeny. *Evolution* 54:397–405
- ORTEGA CP Y CRUZ A (1992) Differential growth patterns of nestling brown-headed cowbirds and yellow-headed blackbirds. *Auk* 109:368–376
- PAYNE RB (1973) Individual laying histories and the clutch size and numbers of eggs of parasitic cuckoos. *Condor* 75:414–438
- PAYNE RB (1977) The ecology of brood parasitism in birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:1–28
- PAYNE RB, PAYNE LL Y WOODS JL (2000) Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behaviour* 59:69–81
- PUJOL EM (2005) *Evolución de las características de historia de vida en el grupo que dio origen a los tordos parásitos (Aves: Icteridae)*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- RAHN H, CURRAN-EVERET L Y BOOTH DT (1988) Egg-shell differences between parasitic and nonparasitic Icteridae. *Condor* 90:962–964
- REEVE HK Y SHERMAN PW (1993) Adaptation and the goals of evolutionary research. *Quarterly Review of Biology* 68:1–31
- REZENDE EL Y GARLAND JR T (2003) Comparaciones interespecíficas y métodos estadísticos filogenéticos. Pp. 79–98 en: BOZINOVIC F (ed) *Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudio en animales*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago
- ROHWER S Y SPAW CD (1988) Evolutionary lag versus bill-size constraints: a comparative study of the acceptance of cowbirds eggs by old hosts. *Evolutionary Ecology* 2:27–36
- ROTHSTEIN SI (1990) A model system for coevolution: avian brood parasitism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:481–508
- ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (1998) The evolution and ecology of avian brood parasitism: an overview. Pp. 3–58 en: ROTHSTEIN SI Y ROBINSON SK (eds) *Parasitic birds and their hosts: studies in coevolution*. Oxford University Press, Oxford
- SCHLUTER D, PRICE T, MOORES AO Y LUDWIG D (1997) Likelihood of ancestor state in adaptive radiation. *Evolution* 51:1649–1711
- SEALY G Y NEUDORF DL (1995) Male northern orioles eject cowbird eggs: implications for the evolution of rejection behavior. *Condor* 97:369–375
- SEALY G, NEUDORF DL Y HILL DP (1995) Rapid laying by brown-headed cowbirds *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis* 137:76–84
- SMITH NG (1968) The advantage of being parasitized. *Nature* 219:690–694
- STRAUSBERGER BM (1998) Temperature, egg mass, and incubation time: a comparison of brown-headed cowbirds and red-winged blackbirds. *Auk* 115:863–850
- WEATHERHEAD PJ (1991) The adaptive value of thick-shelled eggs for brown-headed cowbirds. *Auk* 108:196–198
- ZAR JH (1996) *Biostatistical analysis*. Tercera edición. Prentice Hall, Upper Saddle River



ENSAMBLES DE AVES EN CALLES ARBOLADAS DE TRES CIUDADES COSTERAS DEL SUDESTE DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES, ARGENTINA

CARLOS M. LEVEAU¹ Y LUCAS M. LEVEAU^{1,2}

¹ *Alte. Brown 2420 1°A, 7600 Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.*

² *lucasleveau@yahoo.com.ar*

RESUMEN.— Se analizaron los ensambles de aves mediante conteos en sitios con similar estructura del hábitat en tres ciudades costeras del sudeste de la provincia de Buenos Aires con diferente grado de desarrollo urbano, basado en el número de habitantes: Mar del Plata (500 000 habitantes), Necochea (80 000 habitantes) y Miramar (20 000 habitantes). Los muestreos fueron realizados en transectas fijas de 100×50 m sobre calles arboladas con casas unidas. De las variables medidas para cada transecta en las tres ciudades, el nivel de tránsito (acompañado por el número de personas) y la distancia mínima a áreas rurales fueron mayores en Mar del Plata, mientras que la cobertura de césped fue mayor en Miramar. La riqueza total y la abundancia total de aves no variaron entre ciudades, mientras que la riqueza y abundancia de aves no asociadas a la presencia del hombre fueron mayores en Miramar. El índice de similitud entre ciudades fue mayor entre Miramar y Necochea, intermedio entre Necochea y Mar del Plata y menor entre Miramar y Mar del Plata. De las especies registradas en más del 10% de los muestreos, *Columba livia* y *Zonotrichia capensis* tuvieron abundancias similares entre las ciudades, *Passer domesticus* y *Zenaida auriculata* fueron más abundantes en Mar del Plata y Necochea, y *Furnarius rufus* y *Mimus saturninus* fueron más abundantes en Miramar. Los resultados obtenidos indican que los ensambles analizados en las tres ciudades relevadas fueron influenciados por factores que actúan a escala local y regional.

PALABRAS CLAVE: *abundancia, biogeografía, escala regional, perturbación humana, riqueza, urbanización.*

ABSTRACT. BIRD ASSEMBLAGES IN WOODED STREETS ALONG THREE COASTAL CITIES IN SOUTHEASTERN BUENOS AIRES PROVINCE, ARGENTINA.— We analyzed bird assemblages by counts in sites with similar habitat structure in cities with different degree of urban development based on number of inhabitants: Mar del Plata (500 000 inhabitants), Necochea (80 000 inhabitants), and Miramar (20 000 inhabitants). Bird sampling was conducted on 100×50 m strip-transects along afforested streets surrounded by united houses. Out of the variables measured in each transect at the three cities, traffic level (along with number of people) and minimum distance to rural areas were higher in Mar del Plata, whereas lawn cover was higher in Miramar. Total species richness and bird abundance per transect did not vary among cities, whereas richness and abundance of birds not associated with human presence were higher in Miramar. The similarity index was higher between Miramar and Necochea, intermediate between Necochea and Mar del Plata, and lower between Miramar and Mar del Plata. Out of those bird species recorded in more than 10% of samplings, *Columba livia* and *Zonotrichia capensis* had similar abundances among cities, *Passer domesticus* and *Zenaida auriculata* were more abundant in Mar del Plata and Necochea, and *Furnarius rufus* and *Mimus saturninus* were more abundant in Miramar. Our results show that the bird assemblages analyzed in these three cities were influenced by local and regional factors.

KEY WORDS: *abundance, biogeography, human disturbance, regional scale, richness, urbanization.*

Recibido 1 abril 2005, aceptado 28 julio 2006

Durante las últimas décadas se ha evidenciado en Argentina un incremento en el número de habitantes en aglomeraciones de tipo intermedio (entre 50 000–1 000 000 habitantes). Esta tendencia de urbanización provoca un inevitable avance de las áreas urbanas sobre

los ambientes naturales y seminaturales, llevando al uso de la tierra a un estado irreversible (Morello et al. 2000). Este proceso hace más que importante el conocimiento de los efectos de la urbanización sobre los ecosistemas naturales.

A escala local se ha demostrado que a medida que aumenta el nivel de urbanización, la riqueza de especies disminuye marcadamente (Huhtalo y Järvinen 1977, Blair 1996, 2001, Clergeau et al. 1998, Reynaud y Thioulouse 2000, Leveau y Leveau 2004). Además, estudios llevados a cabo a escala continental indican que en las áreas más urbanizadas las comunidades de aves son similares entre diferentes ciudades, produciéndose una homogenización de la biota (Clergeau et al. 1998, 2001, Blair 2001). Sin embargo, a escala regional se han realizado pocos estudios con resultados divergentes respecto a la fuerza homogeneizadora de la urbanización (Clergeau et al. 2001, Jokimäki y Kaisanlahti-Jokimäki 2003).

Hasta el momento, en la Región Neotropical no se han llevado a cabo estudios que analicen el impacto de la urbanización sobre las comunidades de aves a una escala regional, estudiando varias ciudades con diferente número de habitantes. El objetivo de este trabajo es determinar qué factores influyen sobre los ensambles de aves en calles arboladas de tres ciudades costeras de la provincia de Buenos Aires (Argentina) con marcadas diferencias en su número de habitantes.

MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en tres ciudades costeras del sudeste de la provincia de Buenos Aires con diferente grado de desarrollo urbano, basado en el número de habitantes: Mar del Plata (38°00'S, 57°33'O; 500 000 habitantes), Necochea (38°34'S, 58°45'O; 80 000 habitantes) y Miramar (38°13'S, 57°52'O; 20 000 habitantes). La temperatura promedio anual en estas ciudades ronda los 14 °C y las precipitaciones anuales alcanzan los 920 mm. En un marco regional, las tres ciudades se encuentran en las Pampas del Sur, caracterizadas por la presencia de cultivos, pasturas, pastizales naturales y arboledas (Viglizzo et al. 2001).

Conteos de aves

Entre los meses de noviembre de 2004 y enero de 2005 se recorrieron, en cada ciudad, transectas fijas de una visita, de 100 m de largo y 50 m de ancho (0.5 ha), separadas entre sí por 100 m, entre las 07:00 y las 10:00 h, durante los días de fin de semana. En total se ubicaron 45 transectas, 15 en cada ciudad. Varios estudios realizados en el Hemisferio

Tabla 1. Valores promedio \pm DE (con el rango entre paréntesis) de las variables de hábitat medidas en tres ciudades costeras del sudeste de la provincia de Buenos Aires. DMEV: distancia mínima a espacios verdes iguales o mayores a 4 ha; DMAR: distancia mínima a áreas rurales.

Variables	
Cobertura de árboles (%)	16.16 \pm 11.27 (0–45)
Cobertura de arbustos (%)	2.04 \pm 2.93 (0–13)
Cobertura de césped (%)	8.00 \pm 10.36 (0–40)
Cobertura de edificios (%)	41.38 \pm 9.12 (10–50)
Riqueza de especies de árboles	3.62 \pm 1.56 (0–7)
Número de árboles	6.13 \pm 2.11 (0–11)
>5 m de altura	1.93 \pm 1.91 (0–6)
<5 m de altura	4.20 \pm 2.67 (0–10)
Vehículos/min	4.31 \pm 3.44 (0–14)
Personas/min	3.16 \pm 2.33 (0–10)
DMEV (m)	350.56 \pm 180.42 (10–667)
DMAR (m)	2920.69 \pm 2204.64 (938–6300)

Norte durante la época invernal mostraron una baja variación temporal en la riqueza y la abundancia de aves entre años y dentro del mismo invierno (Jokimäki y Suhonen 1998, Jokimäki y Kaisanlahti-Jokimäki 2003). En el centro urbano de Mar del Plata se detectó una baja variación temporal entre tres primaveras consecutivas en la riqueza y la abundancia de aves (un Coeficiente de Variación de 3% y 4%, respectivamente; Leveau y Leveau, datos no publicados), sugiriendo que los conteos de única visita pueden dar un panorama bastante representativo de las comunidades de aves en ambientes urbanos (Jokimäki y Kaisanlahti-Jokimäki 2003). Los relevamientos se realizaron en barrios ubicados alrededor del centro histórico de cada ciudad, en calles arboladas (dominadas por especies exóticas como *Platanus* sp., *Ulmus* sp. y *Populus* sp.) con casas unidas y sin edificios. Se registraron todas las especies de aves vistas o escuchadas a lo largo de la transecta, excepto aquellas que volaban alto sin actividad de caza, como *Milvago chimango* o las golondrinas.

Variables ambientales

Durante octubre y noviembre de 2005 se midió en cada transecta la estructura del hábitat, el grado de perturbación humana, la distancia mínima a espacios verdes iguales o mayores a 4 ha y la distancia mínima a áreas rurales (Tabla 1). La estructura del hábitat fue

medida en un cuadrado de 20×20 m por transecta, ubicado sobre la vereda y en el centro de la misma. Las variables medidas fueron: cobertura (en porcentaje) de árboles, arbustos, césped y edificios, estimadas visualmente; número de árboles; número de árboles mayores a 5 m de altura; número de árboles menores a 5 m de altura y riqueza de especies de árboles. El grado de perturbación humana fue estimado contando la cantidad de vehículos (automóviles y motocicletas) y de personas (caminando o en bicicleta) que pasaban por cada transecta por minuto, entre las 08:00 y las 10:00 h en días de semana. La distancia a espacios verdes y áreas rurales fue medida utilizando mapas de las ciudades.

Análisis estadístico

Para determinar las diferencias entre las ciudades atribuibles a las variables ambientales, se utilizó un Análisis de Función Discriminante. Las variables significativas fueron seleccionadas mediante procedimientos de "selección hacia adelante", con un valor F de entrada de 3.5. Los resultados del análisis fueron interpretados considerando la significación de la función discriminante, la significación de las variables que quedaron finalmente dentro del modelo y la exactitud de la clasificación de los casos (transectas) dentro de los grupos (ciudades).

Se analizó la riqueza de especies y la abundancia considerando a todas las especies registradas, y la riqueza y abundancia de aquellas especies no asociadas a la presencia del hombre (i.e., excluyendo a *Columba livia*, *Zenaida auriculata* y *Passer domesticus*) por transecta. Las diferencias de estos parámetros entre ciudades fueron analizadas mediante ANOVA, debido a que se cumplieron los supuestos de normalidad de los datos y homogeneidad de varianzas (Zar 1999). Para comparar la abundancia de las especies observadas en más del 10% de los muestreos entre las ciudades, se realizó ANOVA (cuando se cumplieron los supuestos) o bien la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Zar 1999).

Para determinar el grado de similitud entre los ensambles de aves de las tres ciudades se calculó el índice cuantitativo de similitud de Sørensen: $C_N = 2jN / (aN + bN)$, donde aN es el número total de individuos en la muestra A, bN es el número total de individuos en la muestra B y jN es la suma de la más baja de las dos abundancias registradas para aquellas

especies encontradas en las dos muestras que se comparan (Jokimäki y Kaisanlahti-Jokimäki 2003). Este índice varía entre 0 (similitud nula) y 1 (similitud completa).

RESULTADOS

De acuerdo al Análisis de Función Discriminante, tres variables variaron significativamente entre ciudades (Wilks' Lambda = 0.004; $F = 201.31$; $gl = 6, 80$; $P < 0.001$): la distancia mínima a áreas rurales, la cobertura de césped y el número de vehículos/min (tránsito). La distancia mínima a áreas rurales y el tránsito fueron mayores en Mar del Plata, mientras que la cobertura de césped fue mayor en Miramar (Fig. 1). El número de personas/min estuvo positivamente correlacionado con el

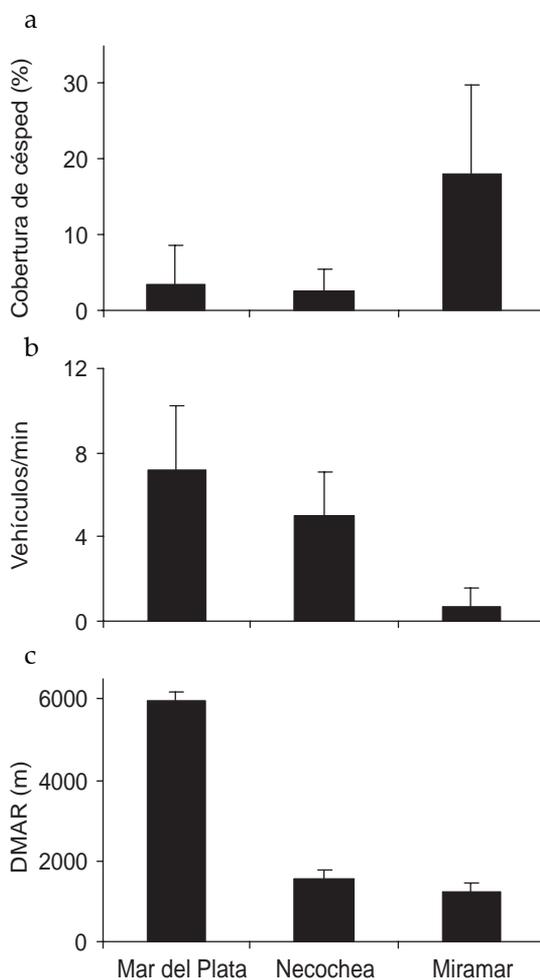


Figura 1. Valores promedio + DE de cobertura de césped (a), número de vehículos/min (b) y distancia mínima a áreas rurales (c) en tres ciudades costeras del sudeste de la provincia de Buenos Aires.

Tabla 2. Abundancia promedio \pm DE (en ind./0.5 ha) de las especies registradas en tres ciudades costeras del sudeste de la provincia de Buenos Aires. Para las especies registradas en más de un 10% de los muestreos se muestran los resultados de las pruebas de ANOVA (*F*) o Kruskal-Wallis (*H*). *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ns: no significativo.

Especies	Mar del Plata	Necochea	Miramar	<i>F</i> o <i>H</i>
<i>Columba livia</i>	0.53 \pm 0.83	0.33 \pm 0.72	0.87 \pm 1.46	1.42 ns
<i>Columba picazuro</i>	0.20 \pm 0.56		0.07 \pm 0.26	
<i>Zenaida auriculata</i>	2.33 \pm 2.44	1.80 \pm 1.42	0.47 \pm 0.74	4.88 **
<i>Furnarius rufus</i>	0.07 \pm 0.26		0.47 \pm 0.83	5.97 *
<i>Serpophaga subcristata</i>			0.07 \pm 0.26	
<i>Tyrannus melancholicus</i>		0.07 \pm 0.26	0.20 \pm 0.77	
<i>Pitangus sulphuratus</i>		0.07 \pm 0.26		
<i>Turdus rufiventris</i>			0.13 \pm 0.52	
<i>Mimus saturninus</i>	0.13 \pm 0.35		0.60 \pm 0.99	6.65 *
<i>Troglodytes musculus</i>	0.33 \pm 0.62	0.13 \pm 0.35	0.33 \pm 0.49	
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	0.07 \pm 0.26			
<i>Progne chalybea</i>			0.07 \pm 0.26	
<i>Passer domesticus</i>	7.40 \pm 0.26	3.73 \pm 2.15	3.67 \pm 2.38	5.06 **
<i>Carduelis chloris</i>		0.07 \pm 0.26	0.13 \pm 0.35	
<i>Zonotrichia capensis</i>		0.20 \pm 0.41	0.20 \pm 0.41	3.39 ns
<i>Agelaioides badius</i>			0.13 \pm 0.52	
<i>Molothrus bonariensis</i>	0.13 \pm 0.52			
Total de especies	9	8	14	

tránsito ($r = 0.49$, $t = 3.67$, $n = 45$, $P < 0.001$). A partir de la función discriminante, el 100% de los casos fue correctamente clasificado.

En total se registraron 17 especies de aves (Tabla 2). En Miramar se registraron 14 especies, mientras que en Necochea y Mar del Plata se registraron 8 y 9 especies, respectivamente. En términos de abundancia, tanto en Mar del Plata como en Necochea, *Passer domesticus* y *Zenaida auriculata* dominaron conjuntamente los registros en un 87.0 y 86.5%, respectivamente. En Miramar las especies dominantes fueron *Passer domesticus*, con un 49.5%, y *Columba livia*, con un 11.7%.

La riqueza total de especies (número de especies por transecta) y la abundancia total no variaron significativamente entre las tres ciudades (riqueza: $F = 1.52$; $gl = 2, 42$; $P > 0.05$; abundancia: $F = 2.97$; $gl = 2, 42$; $P > 0.05$; Fig. 2). Por el contrario, la riqueza y la abundancia de especies no asociadas al hombre variaron entre ciudades, siendo mayores en Miramar (riqueza: $F = 7.68$; $gl = 2, 42$; $P < 0.01$; abundancia: $F = 10.10$; $gl = 2, 42$; $P < 0.001$; Fig. 3).

De las seis especies registradas en más del 10% de los muestreos, cuatro tuvieron dife-

rencias significativas en sus abundancias entre las ciudades (Tabla 2). *Zenaida auriculata* fue más abundante en Mar del Plata y Necochea, *Passer domesticus* fue más abundante en Mar del Plata, y *Furnarius rufus* y *Mimus saturninus* fueron más abundantes en Miramar. *Columba livia* y *Zonotrichia capensis* no mostraron diferencias en sus abundancias entre ciudades.

El valor del índice de similitud C_N entre Miramar y Necochea fue el más alto (0.72); entre Necochea y Mar del Plata fue intermedio (0.68) y entre Miramar y Mar del Plata fue el más bajo (0.56).

DISCUSIÓN

La riqueza total de especies y la abundancia total por transecta no variaron entre ciudades, posiblemente respondiendo a la similitud estructural de las mismas. Aunque la cobertura de césped fue mayor en Miramar, no pareció afectar el número total de especies por transecta. Sin embargo, la riqueza y abundancia de las especies no asociadas al hombre fueron más abundantes en Miramar, la ciudad con menor tránsito, menor distancia mínima a áreas rurales y mayor cobertura de césped.

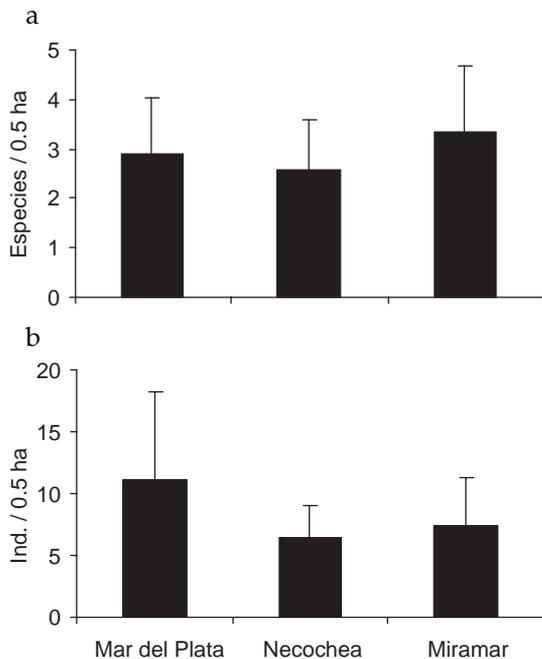


Figura 2. Riqueza (a) y abundancia (b) promedio (+ DE) de especies de aves en tres ciudades costeras del sudeste de la provincia de Buenos Aires.

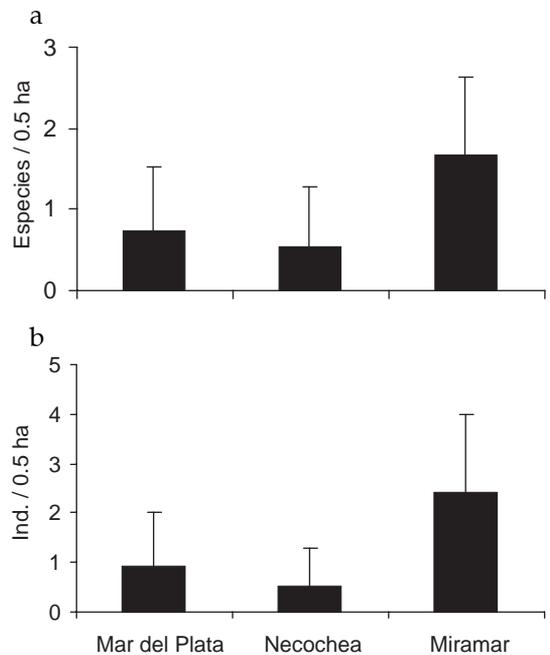


Figura 3. Riqueza (a) y abundancia (b) promedio (+ DE) de especies de aves no asociadas al hombre en tres ciudades costeras del sudeste de la provincia de Buenos Aires.

Debido a que la distancia mínima a áreas rurales puede interpretarse como una medida de aislamiento con respecto al conjunto regional de especies, es evidente que la riqueza de especies no asociadas al hombre fue afectada por factores que actúan tanto a escala local como regional (Fernández-Juricic 2000a). La mayor cobertura de césped en Miramar puede beneficiar la presencia de especies que buscan alimento en la vegetación herbácea. El nivel de perturbación humana, caracterizado por altos niveles de tránsito vehicular y número de personas, puede afectar negativamente la riqueza de aves (Fernández-Juricic 2000b). Además, el número total de especies registrado en Miramar fue un 64% mayor con respecto a las otras dos ciudades. Es evidente que otros factores a escala de paisaje o regional pueden estar influyendo sobre este fenómeno. Sin embargo, este estudio se realizó en solo tres ciudades, por lo que las especulaciones inherentes al número total de especies registradas en cada ciudad a tales escalas de estudio son riesgosas. Esfuerzos tendientes a ampliar el número de ciudades relevadas permitirán evaluar patrones de una forma más adecuada.

A nivel de especie, *Zenaida auriculata* y *Passer domesticus* fueron más abundantes en Mar del Plata y Necochea. Estas especies están asociadas a la presencia de seres humanos, beneficiándose por el suministro directo o indirecto de alimento. De este modo, la mayor abundancia de estas especies en Mar del Plata y Necochea puede estar relacionada con una mayor presencia de personas. Por su parte, *Mimus saturninus* y *Furnarius rufus* fueron más abundantes en Miramar, la ciudad con mayor cobertura de césped, menor tránsito y menor distancia mínima a áreas rurales. Debido a que estas dos especies buscan su alimento en parches de césped corto, la cobertura de césped puede ser la principal variable explicando su mayor abundancia en Miramar. Además, un elevado nivel de tránsito acompañado con un mayor número de personas y la distancia a las áreas rurales pueden ser factores importantes para limitar la presencia de estas especies en Necochea y Mar del Plata (Reijnen et al. 1997, Fernández-Juricic 2000a, 2000b, Fernández-Juricic y Tellería 2000). Sin embargo, no se conocen estudios sobre el impacto de la perturbación humana sobre *Mimus saturninus* y *Furnarius rufus*.

El nivel de similitud entre los ensambles analizados fue mayor para Miramar y Necochea. Sin embargo, debido al diseño del estudio no se pudo establecer si los índices de similitud fueron significativamente diferentes entre sí. Las tres ciudades estuvieron dominadas por tres especies: *Columba livia*, *Zenaida auriculata* y *Passer domesticus*. Dos de estas especies (*Columba livia* y *Passer domesticus*) son exóticas nativas de Eurasia, omnívoras, y se encuentran en otras ciudades del mundo (Clergeau et al. 2001, Jokimäki y Kaisanlahti-Jokimäki 2003). Por su parte, *Zenaida auriculata* es una especie granívora abundante en la región (Narosky y Di Giacomo 1993).

Más allá de las limitaciones de este estudio, los resultados indican que la presencia de ciertas especies de aves está relacionada tanto a factores locales como regionales (Fernández-Juricic 2000a). De esta forma, para áreas urbanas ubicadas en una misma región es difícil asegurar que la urbanización actúa como una fuerza homogeneizadora de las comunidades de aves (Jokimäki y Kaisanlahti-Jokimäki 2003). Sitios con el mismo nivel de urbanización pueden tener diferentes niveles de perturbación humana y aislamiento del conjunto regional de especies, los cuales pueden afectar la presencia de ciertas especies que poseen bajo grado de dispersión o que son sensibles a la presencia de humanos o al ruido vehicular (Reijnen et al. 1997, Fernández-Juricic 2000b). Por lo tanto, es necesario planificar nuevos estudios a escala regional para analizar los ensambles de aves en áreas urbanas con similar estructura para ciudades con diferente grado de desarrollo urbano.

AGRADECIMIENTOS

Los aportes de tres revisores anónimos y del editor mejoraron radicalmente el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BLAIR RB (1996) Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6:506–519
- BLAIR RB (2001) Creating a homogeneous avifauna. Pp. 459–486 en: MARZLUFF JM, BOWMAN R Y DONNELLY R (eds) *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Kluwer Academic, Nueva York.
- CLERGEAU P, JOKIMÄKI J Y SAVARD JPL (2001) Are urban bird communities influenced by the bird diversity of adjacent landscapes? *Journal of Applied Ecology* 38:1122–1134
- CLERGEAU P, SAVARD JPL, MENNECHEZ G Y FALARDEAU G (1998) Bird abundance and diversity along an urban-rural gradient: a comparative study between two cities on different continents. *Condor* 100:413–425
- FERNÁNDEZ-JURICIC E (2000a) Bird community composition patterns in urban parks of Madrid: the role of age, size and isolation. *Ecological Research* 15:373–383
- FERNÁNDEZ-JURICIC E (2000b) Local and regional effects of pedestrian on forest birds in a fragmented landscape. *Condor* 102:247–255
- FERNÁNDEZ-JURICIC E Y TELLERÍA JL (2000) Effects of human disturbance on blackbirds *Turdus merula* spatial and temporal feeding patterns in urban parks of Madrid, Spain. *Bird Study* 47:13–21
- HUHTALO H Y JÄRVINEN D (1977) Quantitative composition of the urban bird community in Tornio, Northern Finland. *Bird Study* 24:179–185
- JOKIMÄKI J Y KAISANLAHTI-JOKIMÄKI ML (2003) Spatial similarity of urban bird communities: a multiscale approach. *Journal of Biogeography* 30:1183–1193
- JOKIMÄKI J Y SUHONEN J (1998) Distribution and habitat selection of wintering birds in urban environments. *Landscape and Urban Planning* 39:253–263
- LEVEAU LM Y LEVEAU CM (2004) Comunidades de aves en un gradiente urbano de la ciudad de Mar del Plata, Argentina. *Hornero* 19:13–21
- MORELLO J, BUZAI GD, BAXENDALE CA, MATTEUCCI SD, RODRIGUEZ AF, GODAGNONE RE Y CASAS RR (2000) Urbanización y consumo de tierra fértil. *Ciencia Hoy* 55:50–61
- NAROSKY T Y DI GIACOMO AG (1993) *Las aves de la Provincia de Buenos Aires: distribución y estatus*. Asociación Ornitológica del Plata, Vázquez Mazzini y L.O.L.A., Buenos Aires
- REIJNEN R, FOPPEN R Y VEENBAAS G (1997) Disturbance by traffic of breeding birds: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. *Biodiversity and Conservation* 6:567–581
- REYNAUD RA Y THIOULOUSE J (2000) Identification of birds as ecological markers along a Neotropical urban-rural gradient (Cayenne, French Guiana), using co-inertia analysis. *Journal of Environmental Management* 59:121–140
- VIGLIZZO EF, LERTORA F, PORDOMINGO AJ, BERNARDOS JN, ROBERTO ZE, DEL VALLE H (2001) Ecological lessons and applications for one century of low external-input in the Pampas of Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83:65–81
- ZAR JH (1999) *Biostatistical analysis*. Cuarta edición. Prentice Hall, Upper Saddle River

DIETA DEL ÁGUILA MORA (*GERANOÆTUS MELANOLEUCUS*) EN UNA TRANSECTA OESTE–ESTE EN EL ECOTONO NORPATAGÓNICO

ANA TREJO^{1,2}, MARCELO KUN¹ Y SUSANA SEIJAS¹

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

² *strix@bariloche.com.ar*

RESUMEN.— Se estudió la dieta del Águila Mora (*Geranoaetus melanoleucus*) durante la estación reproductiva 2002-2003 en cinco localidades situadas en una transecta oeste–este en el ecotono entre los bosques subantárticos y la estepa patagónica, en la zona andina de la provincia de Río Negro, Argentina. Esta región se caracteriza por presentar un ambiente muy heterogéneo determinado por un gradiente decreciente de precipitación oeste–este. Se identificaron 525 presas en 271 egagrópilas colectadas bajo perchas o nidos. La composición de la dieta (considerando la muestra total) fue: 51% de roedores (la mayoría de ellos roedores sigmodontinos nativos, de menos de 200 g de peso), 25% de lagomorfos, 3% de otros mamíferos, 8% de aves, 1% de reptiles y 12% de artrópodos. Estos resultados contrastan con el resto de los estudios realizados tanto en Chile como en Argentina, en los cuales se encontró que los lagomorfos predominan en la dieta y la proporción de roedores sigmodontinos es mucho menor. Analizando la dieta de las distintas localidades, las más occidentales (más húmedas) presentaron dietas dominadas por roedores y las más orientales (más áridas) por lagomorfos. Se atribuyen estas diferencias a la abundancia de roedores sigmodontinos en los ambientes más húmedos debido a la heterogeneidad del hábitat, y al carácter oportunista del Águila Mora al alimentarse.

PALABRAS CLAVE: *Águila Mora, dieta, Geranoaetus melanoleucus, gradiente oeste–este, Patagonia, roedores nativos.*

ABSTRACT. DIET OF BLACK-CHESTED BUZZARD-EAGLE (*GERANOÆTUS MELANOLEUCUS*) IN A WEST–EAST TRANSECT IN THE ECOTONE OF NORTHERN PATAGONIA.— The diet of Black-chested Buzzard-Eagle (*Geranoaetus melanoleucus*) was studied during 2002-2003 breeding season in five sites located on a west–east transect in the ecotone between the subantarctic forests and the Patagonian steppe, in Andean Río Negro Province, Argentina. This area is characterized by a heterogeneous habitat determined by a west–east decreasing precipitation gradient. We identified 525 preys from 271 pellets collected under perches or nests. Prey composition (considering the total sample) was: 51% rodents (mostly native sigmodontine rodents under 200 g), 25% lagomorphs, 3% other mammals, 8% birds, 1% reptiles, and 12% arthropods. Our results contrast with those of the rest of the studies on this bird made both in Chile and Argentina, where lagomorphs predominate in the diet and sigmodontine rodents made up a lesser proportion. Analyzing the diet from different localities, the western (more humid) sites presented rodent-dominated diets, whereas the eastern (more arid) ones presented lagomorph-dominated diets. We attribute these differences to the abundance of sigmodontine rodents in the more humid sites due to habitat heterogeneity, and to the eagle's opportunistic feeding behaviour.

KEY WORDS: *Black-chested Buzzard-Eagle, diet, Geranoaetus melanoleucus, native rodents, Patagonia, west-east gradient.*

Recibido 22 mayo 2005, aceptado 31 julio 2006

El Águila Mora (*Geranoaetus melanoleucus*) es un accipítrido de amplia distribución en América del Sur. Se distribuye a lo largo de la Cordillera de los Andes desde Venezuela hasta Tierra del Fuego, y desde el sur y el este de Brasil hasta Paraguay, este de Argentina (hasta

Buenos Aires) y Uruguay (del Hoyo et al. 1994). A pesar de ser un ave relativamente común en la Patagonia, su dieta ha sido poco estudiada en Argentina (ver referencias en Pardiñas y Cirignoli 2002). Los estudios realizados hasta la fecha (tanto en Chile como en

Argentina) muestran al Águila Mora como un depredador versátil con un espectro bastante amplio de presas (roedores, lagomorfos introducidos, aves, reptiles e insectos), aunque la dieta varía bastante entre localidades (Schlatter et al. 1980, Massoia 1988, Jiménez y Jaksic 1989, 1990). Las principales diferencias radican en las proporciones consumidas de lagomorfos exóticos (liebres y conejos) y roedores nativos. En algunos sitios, tanto de Chile como de Argentina, es notable el consumo de lagomorfos con un decrecimiento proporcional de los roedores nativos (Iriarte et al. 1990, Pavez et al. 1992, Hiraldo et al. 1995). Pavez et al. (1992) mostraron que el Águila Mora reemplazó en su dieta a los roedores nativos por los conejos en Chile central desde la introducción de estos últimos en el sur de América del Sur desde mediados del siglo XVIII (Howard y Amaya 1975). Es posible que una situación similar ocurra en la mayor parte de la Patagonia (tanto argentina como chilena), donde hasta el momento se ha detectado un predominio de lagomorfos en la dieta (Iriarte et al. 1990, Hiraldo et al. 1995).

Debido a que la distribución de las especies presa (sobre todo de los pequeños mamíferos) está fuertemente asociada a las características de la vegetación (Pearson 1995), se decidió estudiar la dieta del Águila Mora en una región del noroeste patagónico caracterizada por su gran heterogeneidad ambiental, como es el ecotono entre los bosques subantárticos y la estepa patagónica (Pearson 1995, Schlichter y Laclau 1998). Los objetivos de este estudio son: (1) analizar la dieta de esta rapaz en distintas localidades del ecotono, y (2) examinar si las variaciones en la dieta entre las distintas localidades se corresponden con un gradiente de precipitaciones oeste-este, el cual, en líneas generales, determina el tipo de vegetación existente.

ÁREA DE ESTUDIO

La región patagónica andina de Argentina al sur del paralelo 39°S muestra un distintivo gradiente oeste-este de precipitación (desde más de 3000 mm hasta unos 100 mm de precipitación anual en unos pocos kilómetros), lo que a su vez determina un marcado gradiente de vegetación. Los bosques subantárticos dominados por especies del género *Nothofagus* cubren las laderas de las montañas al oeste (1000–3000 mm de precipitación), mientras

que al este los reemplaza la estepa árida patagónica compuesta por gramíneas y arbustos, donde la precipitación promedio anual llega a solo 100 mm (Cabrera 1976, Mazzarino et al. 1998). Entre los 40–42°S, en el ecotono entre los bosques y la estepa (500–1000 mm), el ambiente es muy heterogéneo. Pearson (1995) describió en esta zona, desde la perspectiva de los roedores, ocho ambientes que se encuentran dispuestos a modo de mosaico, dependiendo en gran parte del gradiente de precipitación (aunque también de otros factores; e.g., topografía, vientos): bosque (principalmente de ciprés de la cordillera *Austrocedrus chilensis* acompañado por maitén *Maytenus boaria*, laura *Schinus patagonicus* y radial *Lomatia hirsuta*), matorral (arbustos de más de 1 m de altura, incluidos árboles bajos como el chacay *Chacaya trinervis* o el ñire *Nothofagus antarctica*), estepa arbustiva (arbustos dispersos de menos de 1 m de altura en una matriz de pastizal con abundante suelo desnudo), coironal (pastizales puros de *Festuca palllescens* y *Stipa* spp.), hierbas densas (en lugares húmedos), pastizal cespitoso o "turf" (vegetación densa que usualmente crece en los bordes de mallines y cuerpos de agua), pedreros (sitios rocosos con refugio para los roedores) y peladares (sitios no vegetados con pocos o ningún refugio para los roedores). Cada uno de estos ambientes presenta una composición particular de micromamíferos, tanto cualitativa como cuantitativa, lo que hace a esta región única por su diversidad y abundancia (Pearson 1995). El clima en la franja del ecotono es templado-frío (8 °C de temperatura promedio anual), con una precipitación altamente estacional concentrada en invierno (Paruelo et al. 1998) y fuertes vientos del oeste.

MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó durante la estación reproductiva (Hiraldo et al. 1995), desde septiembre de 2002 a febrero de 2003 en un área de aproximadamente 28000 km² (40°11'–41°44'S, 70°39'–71°10'O) localizada en el ecotono entre los bosques de *Nothofagus* y la estepa patagónica, en la provincia de Río Negro, noroeste de la Patagonia.

Se recogieron egagrópilas en cinco localidades situadas aproximadamente a lo largo de una transecta (150 km de longitud) oeste-este, tratando de considerar las áreas más boscosas donde es posible encontrar territorios de águila

las e incluyendo algunas localidades mucho más áridas (ver Fig. 1). Si bien el área del ecotono es realmente un mosaico, un supuesto de este trabajo fue que el nivel de aridez se correspondía de algún modo con las variaciones climáticas y topográficas oeste-este. Las localidades representan distintas agrupaciones de los ambientes reconocidos por Pearson (1995) y cada una correspondía a un único territorio de águilas. Las egagrópilas se colectaron bajo nidos o perchas conocidos de Águila Mora. Todas las egagrópilas se analizaron usando técnicas estándar (Marti 1987). Los restos óseos y los dientes de pequeños mamíferos se identificaron mediante el uso de claves (Pearson 1995). Otros restos (plumas y huesos de aves, escamas de reptiles, exoesqueletos de artrópodos) se identificaron por comparación con colecciones de referencia. El pelo de los mamíferos se identificó a partir de los tipos medulares y los patrones de escamas siguiendo la clave de Chehébar y Martín (1989), haciendo un promedio de cuatro preparados por egagrópila. Cada especie hallada en una egagrópila fue considerada como un ítem presa a menos que hubiera clara evidencia de la presencia de más de un individuo (e.g., mandíbulas adicionales, patas).

Para analizar las variaciones de la dieta entre las localidades se usó un Análisis de Correspondencia aplicado a una matriz de datos que incluía los porcentajes que representaba cada presa sobre el total de presas en cada localidad. Se consideraron las siguientes categorías de presas: roedores, lagomorfos, artrópodos y otras presas. Si bien la base de datos no es muy grande, el tipo de análisis elegido no presenta restricciones en cuanto al número de casos (Johnson y Wichern 1998).

RESULTADOS

Se identificaron 525 presas en 271 egagrópilas. La dieta del Águila Mora estuvo dominada por roedores y lagomorfos, seguidos por otros mamíferos, aves, reptiles y artrópodos (Tabla 1). Es interesante notar el consumo de varios individuos de huroncito patagónico (*Lyncodon patagonicus*), una especie poco conocida y rara en su área de distribución (Prevosti y Pardiñas 2001). Detalles del material encontrado de esta especie se encuentran en Teta et al. (en prensa). La única evidencia cierta de consumo de carroña fue el caso de

ovejas (*Ovis aries*) halladas en las egagrópilas de una de las localidades. Entre los lagomorfos se encontraron tanto individuos juveniles como adultos, aunque no se puede saber con certeza si en este último caso se trataba de animales cazados por las aves o consumidos como carroña. Dado que en algunas localidades podría haber poblaciones de conejos (*Oryctolagus cuniculus*) y que éstos son imposibles de diferenciar de las liebres (*Lepus europaeus*) en base a los patrones medulares o de escamas de sus pelos (que fue el principal método de identificación con este grupo), en adelante este tipo de presas será referido como "lagomorfos".

El gráfico bidimensional de la figura 1 (resultado del Análisis de Correspondencia) se ajustó bien a los datos, ya que los ejes generados representan el 95.91% de la varianza total. El eje 1 (68.54% de la varianza total) separó a los lagomorfos en la parte positiva y a los roedores en la parte negativa. El eje 2 (27.37% de la varianza total) separó principalmente a los artrópodos en la parte negativa del resto de las presas en la parte positiva. La representación

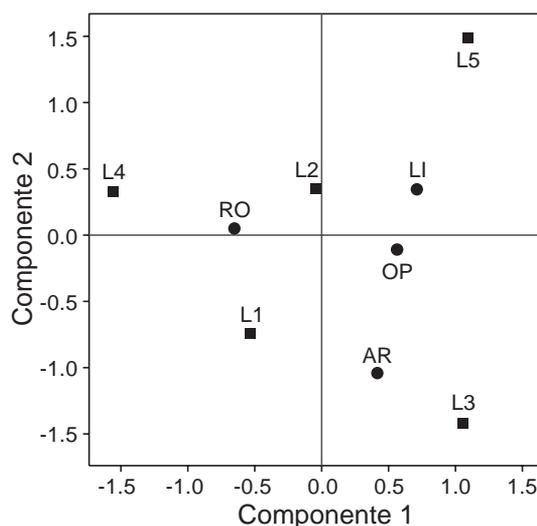


Figura 1. Variación de la dieta del Águila Mora (*Geranoaetus melanoleucus*) entre localidades en el ecotono entre el bosque y la estepa en el noroeste de la Patagonia, obtenida a partir de un Análisis de Correspondencia. El número de cada localidad corresponde aproximadamente a su disposición en el gradiente oeste-este. L1: El Desafío (41°18'S, 71°05'O), L2: San Ramón (41°03'S, 70°59'O), L3: San Pedro (40°54'S, 70°42'O), L4: Collón Curá (40°11'S, 70°39'O), L5: La Juanita (41°44'S, 69°32'O). RO: roedores, LI: lagomorfos, AR: artrópodos, OP: otras presas.

Tabla 1. Dieta del Águila Mora (*Geranoaetus melanoleucus*) en cinco localidades del ecotono entre el bosque y la estepa en el noroeste de la Patagonia. Los valores corresponden al porcentaje del número total de presas. →

de las localidades y categorías de presas en el plano segrega claramente a las localidades en donde predominan los roedores en la dieta de aquellas en donde predominan los lagomorfos. Se observa también que las dietas dominadas por lagomorfos suelen ser las que presentan mayor proporción de otras presas (mamíferos no lagomorfos ni roedores, aves y reptiles). En líneas generales, las localidades en donde predominan los roedores en la dieta son las que se encuentran más al oeste, mientras que aquellas en donde la dieta presenta mayor proporción de lagomorfos son las que se encuentran más al este, sugiriendo una relación con el gradiente de humedad y, por consiguiente, con la heterogeneidad ambiental. Es necesario tener en cuenta también que el bajo número de presas obtenidas en algunas localidades puede estar introduciendo un sesgo en la proporción observada de presas.

DISCUSIÓN

Las categorías de presas consumidas por el Águila Mora reportadas en este estudio son similares a las obtenidas en estudios previos (Pavez et al. 1992, Hiraldo et al. 1995). Sin embargo, existen diferencias en la importancia relativa de roedores y lagomorfos (considerando la muestra total), mostrando una relación inversa con respecto a los resultados obtenidos en los estudios anteriores, en los cuales la proporción de lagomorfos es de aproximadamente 45% de las presas en Chile central (Pavez et al. 1992) y casi el 60% en la estepa gramínea-arbustiva de la Precordillera de Neuquén (Hiraldo et al. 1995), y la de roedores el 34% en Chile y el 19% en Neuquén. Estas diferencias se explican cuando se observan las presas consumidas en las distintas localidades, ya que hay sitios dominados por lagomorfos y otros dominados por roedores sigmodontinos. Si se tiene en cuenta la ubicación de las localidades sobre la transecta oeste-este, se observa que la composición de la dieta varía aproximadamente de acuerdo al grado de humedad y, por consiguiente, con las variaciones correspondientes en la complejidad de la vegetación. Sin embargo, por tratarse de un mosaico ambiental (y también por el bajo número

de presas en algunas localidades), la correspondencia no es exacta.

Es notable el alto consumo de roedores sigmodontinos de tamaño pequeño a intermedio en algunas localidades del área de estudio. En todos los sitios en donde ha sido estudiada su dieta, el Águila Mora ha mostrado una preferencia por presas de peso superior a los 200 g, como lagomorfos (liebres y conejos) y, en el caso de los roedores, *Abrocoma bennetti* (rata chinchilla) y *Octodon degu* (degu) (Schlatter et al. 1980). Jaksic y Marti (1984) propusieron que un depredador puede consumir presas de pequeño tamaño (roedores e incluso artrópodos) cuando éstas son extremadamente abundantes o vulnerables. Lamentablemente, no se dispone de datos cuantitativos actuales de la abundancia de roedores y lagomorfos en las localidades donde se estudió la dieta, lo que impide la estimación de la selección de presas. Las únicas estimaciones disponibles corresponden al trabajo de Pearson (1995), quien muestreó en los ambientes antes mencionados en el ecotono y encontró una notable diversidad y abundancia de roedores que atribuyó a la heterogeneidad de los hábitats y a la fusión en esta área de una fauna típica de bosque con otra típica de la estepa patagónica. Los resultados de este trabajo hacen pensar que en el ambiente heterogéneo del ecotono, donde coexisten en pocos metros de distancia ambientes áridos y boscosos, estepas gramíneas, bosques en galería y promontorios rocosos, la oferta de roedores sigmodontinos es muy amplia. Si bien en toda el área existen numerosas liebres (y quizás en algunos sitios también conejos, como ya se mencionó), es posible que su consumo decrezca debido a la facilidad de captura de una variedad de roedores sigmodontinos de pequeño tamaño.

Este trabajo confirma la versatilidad del Águila Mora y su gran plasticidad y oportunismo, tal como observaron Jiménez y Jaksic (1990). La abundante fauna de roedores sigmodontinos que caracteriza al ecotono entre los bosques subantárticos y la estepa patagónica seguramente constituye un recurso fácil de obtener para las águilas. Es necesario tener en cuenta que antes de la introducción de los

Presa	Localidad					Total
	El Desafío	San Ramón	San Pedro	Collón Curá	La Juanita	
Mamíferos	79.3	78.1	62.2	97.9	96.6	79.0
Mamíferos no roedores						
<i>Thylamys</i> sp.					3.4	0.2
<i>Zaedyus pichi</i>			2.7		3.4	0.6
<i>Lyncodon patagonicus</i>	0.6		4.1			0.8
Lagomorpha	15.1	28.4	35.1		75.9	25.4
<i>Ovis aries</i>			6.8			1.0
Roedores	63.6	49.7	20.3	97.6	13.9	52.0
<i>Abrothrix longipilis</i>	4.4	0.5		12.5		2.7
<i>Abrothrix olivaceus</i>	6.9					2.5
<i>Chelemys macronyx</i>	3.8					0.1
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>		0.5				0.2
<i>Eligmodontia morgani</i>	9.4	8.4		14.6		7.6
<i>Euneomys</i> sp.	2.5					0.8
<i>Loxodontomys micropus</i>	5.0	6.5				4.2
<i>Phyllotis xanthopygus</i>				6.3		0.6
<i>Reithrodon auritus</i>	11.3	20.9	1.4	41.7	3.4	16.2
<i>Microcavia australis</i>				2.1		0.2
<i>Ctenomys haigi</i>	13.2	4.7	8.1	8.3	10.3	8.4
No identificados	6.9	7.9	4.1	10.4		6.9
Aves	1.3	16.3	2.7	2.1		7.6
Podicipedidae		0.9				0.4
Anatidae		1.4				0.6
<i>Callipepla californica</i>		2.3				1.2
<i>Vanellus chilensis</i>	0.6		1.4			0.2
<i>Zenaida auriculata</i>		0.5				0.2
Psittacidae	0.6					0.2
<i>Colaptes pitius</i>		0.5				0.2
<i>Pterotochos tarnii</i>		0.5				0.2
Tyrannidae				2.1		0.2
<i>Phrygilus</i> sp.		0.5	1.4			0.4
<i>Sturnella loyca</i>		0.9				0.4
Passeriformes no identificados		2.3				1.0
No identificados		6.5				2.7
Reptiles		0.5	4.1		3.4	1.0
Lacertilia			2.7		3.4	0.6
Ophidia		0.5	1.4			0.4
Artrópodos	19.5	5.1	31.1			12.4
Aranae	0.6					0.2
<i>Epipedenota</i> sp.	5.0	1.9				2.3
<i>Nyctelia rotundipennis</i>	6.9	1.9				2.9
<i>Plathestes</i> sp.		0.9				0.4
<i>Nyctopetus</i> sp.	1.9		1.4			0.8
<i>Emmalodera</i> sp.	0.6					0.2
<i>Cylydrorhinus</i> spp.			1.4			0.2
<i>Ryephenes</i> sp.	0.6					0.2
<i>Cnemalobus</i> sp.	1.3		1.4			0.6
<i>Barypus</i> sp.	0.6	0.5				0.4
<i>Sericoides</i> sp.			1.4			0.2
<i>Aulacopalpus</i> sp.	0.6					0.2
<i>Bolborhinum</i> sp.	0.6					0.2
<i>Brachysternus</i> sp.	0.6					0.2
<i>Apterocaulus</i> sp.			1.4			0.2
Coleoptera			1.4			0.2
<i>Pappipapus</i> sp.			10.8			1.5
Noctuidae			8.1			1.1
Lepidoptera no identificados			2.7			0.4
Cicadidae			1.4			0.2
Número de ítems	159	215	74	48	29	525

lagomorfos exóticos el Águila Mora era una depredadora de roedores nativos (Pavez et al. 1992). Este mismo fenómeno de alto consumo de roedores sigmodontinos en el ecotono ha sido observado en otra rapaz relativamente versátil, el Tucúquere (*Bubo magellanicus*), que también consume una alta proporción de roedores sigmodontinos y menos lagomorfos que en otras partes de su distribución, donde el consumo de los últimos es mayor (Trejo y Grigera 1998, Teta et al. 2001, Trejo et al. 2005). Una inferencia del presente estudio es que el análisis de la dieta de un depredador versátil (como el Águila Mora) debe tener en cuenta la heterogeneidad ambiental y que se debe tener precaución con las generalizaciones que puede sugerir la muestra total.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Mercedes Sahores por la colección de las egagrópilas y a los encargados de las estancias por permitirnos trabajar en sus propiedades. Francisco Prevosti identificó los restos óseos de *Lyncodon patagonicus*. Los comentarios hechos por tres revisores anónimos realmente mejoraron mucho el enfoque y, esperamos, la calidad de este trabajo. Este trabajo fue financiado en parte por el Proyecto B124 (Universidad Nacional del Comahue).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- CABRERA AL (1976) Regiones fitogeográficas argentinas. Pp. 1–85 en: *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo 1*. ACME, Buenos Aires
- CHEHÉBAR C Y MARTIN S (1989) Guía para el reconocimiento de los pelos de los mamíferos de la Patagonia. *Doñana, Acta Vertebrata* 6:247–291
- HIRALDO F, DONÁZAR JA, CEBALLOS O, TRAVAINI A, BUSTAMANTE J Y FUNES M (1995) Breeding biology of a Grey Eagle-buzzard population in Patagonia. *Wilson Bulletin* 107:675–685
- HOWARD WE Y AMAYA JN (1975) European rabbit invades western Argentina. *Journal of Wildlife Management* 39:757–761
- DEL HOYO J, ELLIOTT A Y SARGATAL J (1994) *Handbook of the birds of the world. Volume 2. New World vultures to guineafowl*. Lynx Edicions, Barcelona
- IRIARTE JA, FRANKLIN WL Y JOHNSON WE (1990) Diets of sympatric raptors in southern Chile. *Journal of Raptor Research* 24:41–46
- JAKSIC FM Y MARTI CD (1984) Comparative food habits of *Bubo* owls in Mediterranean-type ecosystems. *Condor* 86:288–296
- JIMÉNEZ JE Y JAKSIC FM (1989) Behavioral ecology of Grey Eagle-buzzards, *Geranoaetus melanoleucus*, in central Chile. *Condor* 91:913–921
- JIMÉNEZ JE Y JAKSIC FM (1990) Historia natural del águila *Geranoaetus melanoleucus*: una revisión. *Hornero* 13:97–110
- JOHNSON RA Y WICHERN DW (1998) *Applied multivariate statistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River
- MARTI CD (1987) Raptor food habits studies. Pp. 57–80 en: MILLSAP BA, KLINE KW Y BIRD DM (eds) *Raptor management techniques manual*. National Wildlife Federation, Washington DC
- MASSOIA E (1988) Pequeños mamíferos depredados por *Geranoaetus melanoleucus* en el Paraje Confluencia, departamento Collón Cura, provincia de Neuquén. *Boletín Científico APRONA* 2:23–31
- MAZZARINO MJ, BERTILLER M, SCHLICHTER T Y GOBBI M (1998) Nutrient cycling in Patagonia ecosystems. *Ecología Austral* 8:167–181
- PARDIÑAS UFJ Y CIRIGNOLI S (2002) Bibliografía comentada sobre los análisis de egagrópilas de aves rapaces en Argentina. *Ornitología Neotropical* 13:31–59
- PARUELO JM, BELTRÁN A, JOBBÁGY E, SALA OE Y GOLLUSCIO RA (1998) The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8:85–101
- PAVEZ E, GONZÁLEZ CA Y JIMÉNEZ JE (1992) Diet shifts of Black-chested Eagles (*Geranoaetus melanoleucus*) from native prey to European rabbits in Chile. *Journal of Raptor Research* 26:27–32
- PEARSON OP (1995) Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanín National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotropical* 2:99–148
- PREVOSTI FJ Y PARDIÑAS UFJ (2001) Variaciones coriológicas de *Lyncodon patagonicus* (Carnivora, Mustelidae) durante el cuaternario. *Mastozoología Neotropical* 8:21–39
- SCHLATTER RP, YÁÑEZ JL Y JAKSIC FM (1980) Food-niche relationships between Chilean Eagles and Red-backed Buzzards in central Chile. *Auk* 97:897–898
- SCHLICHTER T Y LACLAU P (1998) Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral* 8:285–296
- TETA P, PANTI C, ANDRADE A Y PÉREZ A (2001) Amplitud y composición de la dieta de *Bubo virginianus* (Aves: Strigiformes: Strigidae) en la Patagonia noroccidental argentina. *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 72:125–132
- TETA P, PREVOSTI FJ Y TREJO A (en prensa) Raptor predation and new locality records for the poorly known Patagonian weasel (*Lyncodon patagonicus*) (Carnivora: Mustelidae). *Mammalia*
- TREJO A Y GRIGERA D (1998) Food habits of the Great Horned Owl (*Bubo virginianus*) in a Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Raptor Research* 32:306–311
- TREJO A, KUN M, SAHORES M Y SEIJAS S (2005) Diet overlap and prey size of two owls in the forest-steppe ecotone of southern Argentina. *Ornitología Neotropical* 16:539–546

EL MARACANÁ LOMO ROJO (*PRIMOLIUS MARACANA*) EN ARGENTINA: ¿DE PLAGA A LA EXTINCIÓN EN 50 AÑOS?

ALEJANDRO BODRATI^{1,3}, KRISTINA COCKLE¹, JUAN IGNACIO ARETA^{1,2},
GABRIEL CAPUZZI¹ Y RODRIGO FARIÑA¹

¹ Proyecto Selva de Pino Paraná, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Depto. de Ciencias Naturales y Antropología, CEBBAD, Universidad Maimónides. Valentín Virasoro 732, C1405BDB Buenos Aires, Argentina.

² CICyTTP-CONICET. Materi y España, 3105 Diamante, Entre Ríos, Argentina.

³ alebodrati@yahoo.com.ar

RESUMEN.— Los loros son a menudo considerados plagas agrícolas; sin embargo, difieren de otras especies plaga por ser estrategas K (larga vida y baja tasa reproductiva). Estas especies no se recuperarían fácilmente del control letal que a menudo se implementa para evitar daños a los cultivos. El Maracaná Lomo Rojo (*Primolius maracana*) está virtualmente extinto en Argentina y aunque la retracción ambiental de su hábitat ha sido señalada como la principal causa de su desaparición, no logra explicarla satisfactoriamente. Basados en 779 días de trabajo de campo, encuestas a pobladores locales y en la biología del Maracaná Lomo Rojo, concluimos que una de las causas fundamentales de su desaparición en Argentina podría haber sido el control letal por parte de productores.

PALABRAS CLAVE: agricultura, Argentina, control letal, extinción, loro, Misiones, plaga, *Primolius maracana*.

ABSTRACT. THE BLUE-WINGED MACAW (*PRIMOLIUS MARACANA*) IN ARGENTINA: FROM PEST TO EXTINCTION IN 50 YEARS?— Parrots are often considered crop pests; however, they differ from other pest species because they are K strategists (long lifespan, low fecundity). Such species are unlikely to recover easily from lethal control, which is often used to reduce their damage to crops. The Blue-winged Macaw (*Primolius maracana*) is virtually extinct in Argentina, and although habitat loss has been cited as the principal cause of its disappearance, this is not a sufficient explanation. Based on 779 days of field work, interviews with local farmers, and the biology of the Blue-winged Macaw, we conclude that one of the fundamental causes of its disappearance from Argentina may have been lethal control by farmers.

KEY WORDS: agriculture, Argentina, extinction, lethal control, Misiones, parrot, pest, *Primolius maracana*.

Recibido 21 diciembre 2005, aceptado 30 agosto 2006

El hombre siempre ha tenido conflictos con animales plaga que compiten con él por la comida; los loros no son excepción y, como llegan a los campos en grandes y ruidosos grupos, su impacto en los cultivos se suele exagerar (Bucher 1992, Sick 1993, Collar 1997). En el caso de los loros neotropicales, el conflicto ocurre con mayor frecuencia en las fronteras agrícolas (Bucher 1992). Este conflicto data, por lo menos, desde épocas incaicas (Bucher 1992), aunque es posible que el desarrollo de cultivos de maíz alcanzado por los grupos preincaicos de Olmecas, Toltecas y Chavin de Huantar haya ocasionado también conflictos de considerable magnitud con varios loros. Pero existe una diferencia importante entre los

loros y otras especies plaga. Como destaca Bucher (1992), mientras la mayoría de los organismos y aves plaga tienen una estrategia r de historia de vida (corta vida y alta tasa reproductiva), los loros son caracterizados como especies de estrategia K (larga vida y baja tasa reproductiva): tardan varios años en llegar a la madurez reproductiva, nidifican una sola vez por año y dependen de sitios especiales para nidificar, generalmente huecos en árboles, cuya disponibilidad limita la reproducción de muchas especies de aves (Bucher 1992, Newton 1994, Murphy et al. 2003). Debido a la baja tasa reproductiva de los loros, Bucher (1992) advierte que si se usa control letal para reducir su daño a los cultivos podría resultar

muy difícil que sus poblaciones se recuperen. En la mayoría de las especies de aves, el control letal resulta inadecuado para proteger los cultivos porque causa una mortalidad menor a la mortalidad natural de la especie y el control letal sólo reemplaza a otras causas de mortalidad como la falta de alimento (O'Connor y Shrubbs 1986). Pero los loros, y especialmente los de mayor tamaño (Collar 1997), tienen muy baja mortalidad natural y el control letal podría llegar a tener un impacto importante.

El Maracaná Lomo Rojo (*Primolius maracana*; seguimos aquí el criterio taxonómico de Penhallurick 2001, quien mostró que este nombre genérico posee prioridad sobre *Propyrrhura*) es uno de los grandes loros de Argentina. Su distribución histórica incluía el noreste, centro y sudeste de Brasil, el este de Paraguay y el noreste de Argentina (Collar 1997), con registros en la mayor parte de la provincia de Misiones y un registro para el norte de Corrientes (Navas y Bó 1988, Chebez 1992, 1996, Nores e Yzurieta 1994). A nivel internacional, esta especie está considerada Cercana a la Amenaza, aunque en los últimos años ha cambiado varias veces de categoría (BirdLife International 2004). En el estado de Paraná, en Brasil, se lo considera En Peligro (Straube et al. 2005), mientras que en Rio Grande do Sul y Santa Catarina estaría extinto (Belton 1984, Chebez 1994, Bencke et al. 2003). En Misiones, este maracaná parece haber sido relativamente numeroso hasta la década de 1950 (Chebez 1992, 1994, Collar 1997), pero aparentemente declinó drásticamente durante la década de 1970 (Ridgely 1981). Fraga (1997) lo considera En Peligro Crítico en Argentina, mientras que Nores e Yzurieta (1994) y Collar (1997) lo consideran probablemente extinto en el país.

¿Por qué el Maracaná Lomo Rojo habría desaparecido en Argentina? Hay acuerdo general en que la principal amenaza contra la especie es la deforestación (Ridgely 1981, Collar y Juniper 1992, BirdLife International 2004, Straube et al. 2005). Sin embargo, como señalan Bencke et al. (2003), la pérdida de bosque no explica su paradójica desaparición en Argentina, donde aún queda el 50% de la extensión original del Bosque Atlántico. Chebez (1990) y Bencke et al. (2003) sugirieron que los hábitos gregarios de esta especie podrían haber facilitado su persecución por

parte del hombre. Nuestro objetivo en este trabajo es establecer la situación poblacional actual del Maracaná Lomo Rojo en Argentina y evaluar, en base a entrevistas, trabajo de campo y datos de la biología de esta especie, los factores que lo habrían llevado a su actual estado.

MÉTODOS

Compilamos registros históricos del Maracaná Lomo Rojo en Argentina, basados en (1) bibliografía, (2) especímenes que revisamos en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, el Museo de la Plata, el Instituto Miguel Lillo y el Museo Antonio Serrano, y (3) consultas al Field Museum of Natural History, al Carnegie Museum of Natural History y al American Museum of Natural History (EEUU).

Buscamos al Maracaná Lomo Rojo en Misiones durante 779 días de trabajo de campo, entre 1997 y 2005, en sitios que cubren la mayor parte de la provincia, principalmente en el este y el centro-norte, donde aún queda la mayor parte del bosque natural (Fig. 1).

Entre 2001 y 2005 entrevistamos a más de 100 familias de pobladores en toda el área estudiada, especialmente en la zona entre San Pedro y Tobuna (140 000 ha), uno de los últimos lugares donde la especie fue colectada en Argentina, con el fin de obtener información histórica y reciente sobre la relación de los pobladores con diferentes especies de loros. Empezábamos las entrevistas preguntando a los pobladores cuántos y cuáles loros conocían, y luego se les pedía que identificaran a las especies en guías de aves (Narosky e Yzurieta 1987, Canevari et al. 1991).

RESULTADOS

Estatus del Maracaná Lomo Rojo en Argentina

Entre 1912 y 1959, el Maracaná Lomo Rojo fue colectado en localidades que cubrían la mayor parte de la provincia de Misiones (Tabla 1, Fig. 1). La mayor parte de los registros provienen del lado oeste de la provincia, en la cuenca del Paraná, la zona más visitada por los ornitólogos en aquellos tiempos. Comentarios de varios autores sugieren que era una especie que se observaba bastante comúnmente. En 1935, F Kruse la observaba habitualmente alimentándose en paraísos

(*Melia azedarach*; árboles exóticos plantados) de la zona de Montecarlo (Chebez 1992). En la década de 1950, WH Partridge la observaba "en grandes bandadas" en los paraísos de las calles de Puerto Bemberg (hoy Puerto Libertad) (Chebez 1990) y Eckelberry (1965) la registraba diariamente en las cataratas del Iguazú.

A partir de 1970 existen pocos registros del Maracaná Lomo Rojo en Argentina (Tabla 1, Fig. 1). Chebez (1992) mencionó un espécimen proveniente de Colonia Lanusse, colectado en la década de 1970. Éste sería el último espécimen colectado en Argentina. M de la Peña observó a la especie en Puerto Iguazú en 1973 (Saibene et al. 1996), pero Ridgely (1981) no la registró durante dos largas visitas al Parque Nacional Iguazú en 1977 y 1980. F Kruse mencionó haber visto a dos parejas volando alto cerca de Montecarlo en diciembre de 1984 y enero de 1985 (Chebez 1992). Chebez (1992) señaló que fotografió accidentalmente un grupo de seis individuos en el Barrero Palacio, en la baja cuenca del Arroyo Urugua-í, en febrero de 1980. Existe una cita dudosa de 1990 en el Arroyo Piray Miní (departamento Eldorado; H Chaves en Chebez 1994) e I Roesler (com. pers.) reportó una probable observación de tres individuos en el Parque Provincial Moconá en julio de 1999. Sin embargo, este último registro resulta con reservas, incluso para el propio observador (I Roesler, com. pers.). Por lo tanto, en los últimos 20 años ningún observador ha conseguido confirmar un registro de esta especie.

Nosotros no detectamos al Maracaná Lomo Rojo durante nuestras campañas en Misiones, aunque algunos de los entrevistados aún recordaban a la especie. Estas personas le asignaban el nombre en portugués, de origen brasileño, de "maracaná do oído branco". Recordaban a este loro por su mayor tamaño y su cara blanca, separándolo del Calancate Ala Roja (*Aratinga leucophthalmus*), al cual también se le da el nombre de "maracaná" en la mayor parte de Misiones. Además, estas personas reconocieron en las ilustraciones al resto de las especies de loros presentes en la zona. Los pobladores que reconocieron al Maracaná Lomo Rojo eran de edad avanzada y habían vivido en Tobuna durante alrededor de 30 años o más tiempo. Todos destacaron que hace más de 20 años que no ven a la especie.

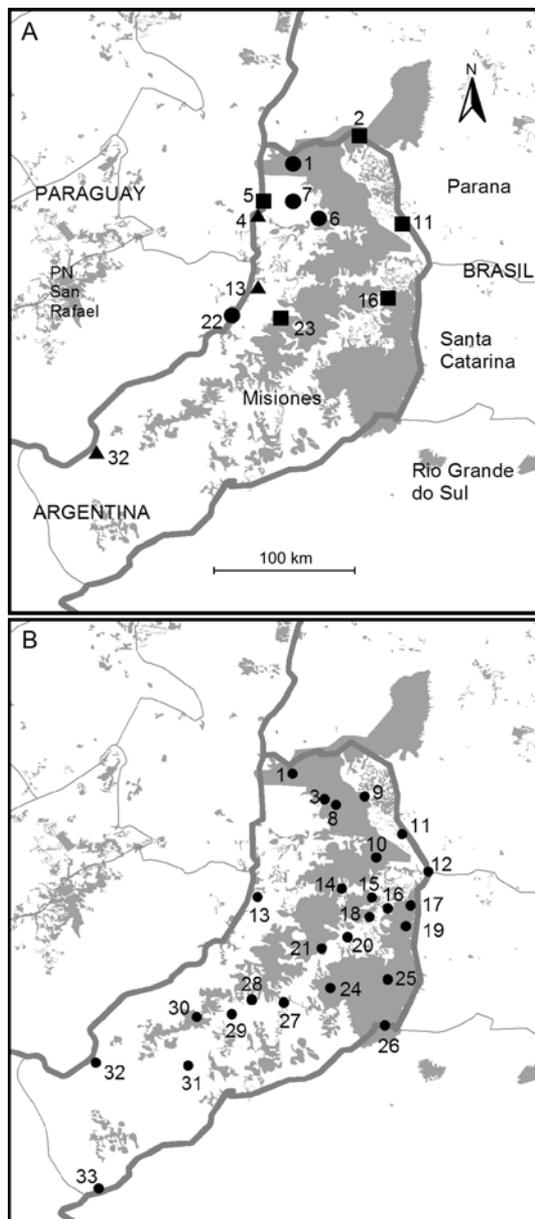


Figura 1. Mapa de la provincia de Misiones y países limítrofes mostrando la cobertura actual de bosque nativo (en gris) tomada a partir de imágenes Landsat 5 TM de 2004-2005. Las líneas gruesas corresponden a los límites entre países y las delgadas a las divisiones estatales, departamentales o provinciales. Los números de las localidades son los mismos que los de la tabla 1. (A) Localidades con registros concretos de Maracaná Lomo Rojo (*Primolius maracana*), exceptuando Manantiales (provincia de Corrientes). Los símbolos corresponden al último año en que la especie fue registrada (triángulos: antes de 1939, cuadrados: entre 1940 y 1969, círculos: entre 1970 y 1985). (B) Localidades visitadas durante la realización de este estudio en las cuales no se encontró al Maracaná Lomo Rojo.

Tabla 1. Registros concretos de Maracaná Lomo Rojo en Argentina y localidades visitadas durante la realización de este estudio en las cuales no se encontró al Maracaná Lomo Rojo. Todas las localidades están en la provincia de Misiones, exceptuando Manantiales (provincia de Corrientes). Los números de las localidades son los mismos que los de la figura 1. →

Relación con el hombre

Los pobladores que reconocieron al Maracaná Lomo Rojo lo recordaban como el más nocivo y detestado de todos los loros. Según sus comentarios, los maracanaes bajaban en grandes bandadas para comer el maíz de las plantas y la sal que la gente dejaba sobre el piso para el ganado. Los pobladores sostuvieron que mataban a estos loros de toda forma que podían: con veneno, con trampas (aripucas) y con armas de fuego. Un hombre nos contó que con su hermano disparaban a los loros con sus rifles hasta agotar los cartuchos. Otro hombre estimaba que había matado unos 1000 individuos a lo largo de varios años en Tobuna. Finalmente, otro señaló que capturaba hasta 30 individuos al mismo tiempo en una aripuca grande y luego los comía en guiso para aprovechar la carne. Chebez (1987) detalló una persecución con métodos similares, también en Misiones, sobre el Loro Vinoso (*Amazona vinacea*).

DISCUSIÓN

Si bien el Maracaná Lomo Rojo nunca fue declarado oficialmente plaga en sentido jurídico ni biológico, los pobladores actuaron como si la especie fuera una plaga para sus cultivos. Aparentemente debido a este accionar, en menos de 50 años el Maracaná Lomo Rojo ha pasado, en Argentina, de ser considerado "plaga" por los pobladores a estar virtualmente extinto. En los últimos 20 años se conocen para esta especie solo dos citas con dudas, y si bien es posible que se produzcan nuevos registros en el futuro, no existiría una población viable, por lo cual acordamos con Collar (1997) y Nores e Yzurieta (1994) que, en Argentina, el Maracaná Lomo Rojo está virtualmente extinto.

Para explicar la desaparición de esta especie en Argentina es importante comparar su situación en Misiones y en Paraguay. En Misiones queda el 50% de la extensión original del Bosque Atlántico, en muchos fragmentos parcialmente conectados y en dos grandes blo-

ques (mayores a 250 000 ha). En Paraguay, por el contrario, queda menos del 10% de la extensión original de este bosque y ningún fragmento supera las 70 000 ha; sin embargo, allí hemos observado al Maracaná Lomo Rojo en fragmentos degradados de bosque en los departamentos de Canindeyú, Concepción, Amambay y San Pedro, en el norte del país, donde incluso lo observamos nidificando (A Bodrati, obs. pers.). El único registro reciente cercano a Misiones en Paraguay es de Parque Nacional San Rafael (26°25'S, 55°40'O; Fig. 1), donde la especie fue observada por R Fraga en octubre de 2001 y donde fue reportado por pobladores locales (Esquivel et al. en prensa). No tiene registros en otros sitios de Paraguay próximos a Misiones, a pesar de que existen extensos relevamientos (Guyra Paraguay 2004, 2005). Aunque la deforestación habría perjudicado al Maracaná Lomo Rojo, no parece explicar, por sí sola, la extinción de la especie en Argentina.

Nuestros resultados destacan el importante impacto que puede haber tenido el control letal sobre el Maracaná Lomo Rojo en Argentina. Como señala Bucher (1992), una especie como ésta, de estrategia K, con baja tasa reproductiva, no podría recuperarse fácilmente del control letal como el llevado a cabo en las grandes matanzas en la zona de Tobuna-San Pedro y en otros sectores de la provincia. Además, esto pudo verse amplificado por ocurrir a lo largo de uno de los límites de la distribución de la especie, donde las densidades serían menores (Newton 2003). Factores como la mansedumbre, señalada por Partridge (en Chebez 1990), y el hábito gregario en sitios de alimentación (Chebez 1990) habrían facilitado extinciones locales. Si los cultivos, los árboles ornamentales y la ganadería atraían a los maracanaes, como señalaron algunos pobladores, Partridge (en Chebez 1990) y Kruse (en Chebez 1992), entonces los ambientes humanos podrían haber funcionado como una "trampa ecológica" para los individuos de la especie, atrayéndolos a lugares en donde la gente los mataba. Este fenómeno puede ocu-

Localidad	Coordenadas	Nro. individuos o especímenes	Fecha	Fuente ^c
1 Iguazú	25°41'S,54°26'O	7	1900–1917	FMNH, MACN (Orfila 1936, Chebez 1992), IML
		“Diariamente”	1959	Eckelberry (1965)
		?	1973	M de la Peña en Saibene et al. (1996)
		-	1997–2003	Este estudio
2 Alto Iguazú y km 60	25°31'S,54°03'O ^b	5	1948–1951	MACN (Navas y Bó 1988), MP (Chebez 1992)
3 Establecimiento San Jorge	25°50'S,54°15'O	-	2004	Este estudio
4 Puerto Segundo	25°59'S,54°38'O	3	1917	FMNH, IML
5 Puerto Bemberg y Arroyo Urugua-í km 10 ^a	25°54'S,54°36'O	14 (“grandes bandadas”)	1949–1958	WH Partridge en Chebez (1990), AMNH, MACN (Navas y Bó 1988, Chebez 1992)
6 Colonia Lanusse	26°00'S,54°17'O	1	década de 1970	Chebez (1992)
7 Alto Urugua-í	25°54'S 54°26'O ^b	6 (juntos)	1980	Chebez (1992)
8 PP Urugua-í, Seccional Uruzú	25°52'S,54°11'O	-	2004–2005	Este estudio
9 PP Urugua-í, Seccional 101	25°49'S,54°01'O	-	2005	Este estudio
10 PP Urugua-í, rincón sudoeste	26°10'S,53°57'O	-	2005	Este estudio
11 San Antonio	26°02'S,53°48'O	2	1946	IML
		-	2004	Este estudio
12 Bernardo de Irigoyen	26°15'S,53°39'O	-	2001–2004	Este estudio
13 Eldorado	26°24'S,54°38'O	4	1932	MACN (Navas y Bó 1988)
		-	2002	Este estudio
14 Pozo Azul	26°21'S,54°09'O	-	2004	Este estudio
15 Establecimiento La Alegría	26°27'S,53°58'O	-	2003–2004	Este estudio
16 Tobuna	26°28'S,53°53'O	17	1952–1959	MACN (Navas y Bó 1988), Nores e Yzurieta (1994)
		-	2003–2005	Este estudio
17 PP El Piñalito	26°27'S,53°45'O	-	2003–2004	Este estudio
18 PP Cruce Caballero	26°31'S,53°58'O	-	1997–2005	Este estudio
19 Forestal Belga y Salto Cisnandes	26°30'S,53°45'O	-	2003	Este estudio
20 San Pedro	26°38'S,54°07'O	-	1997–2005	Este estudio
21 Reserva Privada Yaguaroundí	26°42'S,54°16'O	-	2004	Este estudio
22 Montecarlo	26°34'S,54°47'O	1	1925	MAS
		“Habitualmente”	1935	F Kruse en Chebez (1992)
		1	1956	IML (Nores e Yzurieta 1994)
		4 (2 parejas)	1984–85	F Kruse en Chebez (1992)
23 Arroyo Tigre	26°35'S,54°30'O	1	1947	IML (Nores e Yzurieta 1994)
24 Área Experimental Guaraní	26°56'S,54°13'O	-	2004–2005	Este estudio
25 PP Esmeralda	26°53'S,53°53'O	-	2001–2005	Este estudio
26 PP Moconá	27°09'S,53°54'O	-	2005	Este estudio
27 San Vicente	27°01'S,54°29'O	-	2003–2005	Este estudio
28 Dos de Mayo	27°00'S,54°40'O	-	2002–2005	Este estudio
29 Aristóbulo del Valle	27°05'S,54°47'O	-	2002	Este estudio
30 Valle del Cuña Pirú	27°06'S,54°59'O	-	1998–2005	Este estudio
31 Campo Viera	27°23'S,55°02'O	-	2001–2003	Este estudio
32 Santa Ana - Campo San Juan	27°23'S,55°34'O	1	1912	MACN (Orfila 1936, Chebez 1992)
		-	2005	Este estudio
33 Barra Concepción	28°06'S,55°33'O	-	2003–2004	Este estudio
34 Manantiales	27°57'S,58°08'O	1	?	JR Contreras en Nores e Yzurieta (1994)

^a Puerto Bemberg = Puerto Libertad.^b Estimado.^c FMNH: Field Museum of Natural History, MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales, IML: Instituto Miguel Lillo, MP: Museo de la Patagonia, AMNH: American Museum of Natural History, MAS: Museo Antonio Serrano.

rrir en paisajes que están en rápida transición, cuando una especie, paradójicamente, percibe como bueno a un hábitat que en realidad es malo (Battin 2004).

En aves sociales y relativamente poco especializadas ecológicamente como el Maracaná Lomo Rojo, el período de aprendizaje de los volantones es largo e importante para su supervivencia (Collar 1997). El control letal crearía un "hueco cultural", ya que al eliminar de forma no selectiva tanto a individuos en etapas tempranas de aprendizaje como a aquellos capaces de enseñarles, genera individuos que no pueden acceder a la experiencia de sus padres o de los individuos mayores del grupo. Es posible, por lo tanto, que el Maracaná Lomo Rojo necesite de un número crítico de individuos para sobrevivir y también una cierta proporción entre individuos en aprendizaje e individuos maduros y experimentados. Si este número crítico o proporción crítica de individuos cae por debajo de un cierto umbral, la población se podría tornar inestable y extinguirse. Si este mecanismo de funcionamiento es cierto, entonces una población aparentemente viable podría estar en realidad ya condenada a la extinción a mediano o largo plazo. Por todo esto, para evaluar el estado poblacional de la especie es necesario no solo evaluar la cantidad de individuos que conforman una población, sino también sus cualidades.

Otros factores asociados a la desaparición de la especie son difíciles de evaluar. La eliminación de los árboles emergentes, para la industria maderera argentina, puede haber perjudicado la tasa de reproducción de la especie al eliminar árboles con huecos para nidificar. También podría haber contribuido la pérdida de la dinámica con poblaciones del sur de Brasil y Paraguay, al no permitir la recolonización a partir de poblaciones viables.

Al parecer, es demasiado tarde para revertir la situación del Maracaná Lomo Rojo en nuestro país. Sin embargo, su historia debería servirnos como advertencia para otras potenciales "especies plaga" agrícolas. En la zona de San Pedro y Tobuna se sigue persiguiendo, con armas de fuego y otros métodos, al Loro Maitaca (*Pionus maximiliani*) y al Calancate Ala Roja (*Aratinga leucophthalmus*), especies que ahora son localmente escasas. Por el contrario, su abundancia no parece haber cambiado notablemente en otros sectores de Misiones

donde no son perseguidos. En las fronteras agrícolas, lejos de los conservacionistas, de los gobiernos y de los técnicos agrónomos, y careciendo de apoyo técnico y de educación ambiental, la gente busca sus propias soluciones a los conflictos con la fauna. La historia del Maracaná Lomo Rojo nos enseña que para conservar a las especies de la selva es necesario buscar soluciones para la gente. Por falta de atención e interés, parece que hemos perdido el último loro grande de la selva misionera. Con apoyo para un manejo diferente de los cultivos de los pequeños productores posiblemente se habría evitado la pérdida de este espectacular loro.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente a todas las familias que entrevistamos y visitamos; sus aportes forman la base de esta nota y su hospitalidad posibilitó el trabajo de campo. Agradecemos los aportes de N. Fariña, M. Debarba, M. Ruiz Blanco, L. Forte, R. Fraga, T. Perkins, S. Vila Moret, P. Grilli, A. Giacchino, J. C. Chebez, S. Rogers, P. Sweet y T. Trombone. Por el apoyo logístico y permiso para trabajar en el campo agradecemos al Ministerio de Ecología de Misiones, la Universidad Nacional de Misiones, la Delegación Regional Noreste Argentino de la Administración de Parques Nacionales, Alto Paraná S.A., Fundación Vida Silvestre Argentina, Asociación Amigos de Yaguaroundí y Colonizadora Misionera S.A.I.C. Las imágenes LandSat fueron provistas por la CONAE a través de su convenio con la Fundación Félix de Azara. El trabajo fue financiado en parte por un Rufford Small Grant for Nature Conservation de The Rufford Whitley Laing Foundation, un Flagship Species Grant de Fauna & Flora International y DEFRA, un Bergstrom Memorial Research Grant de The Association of Field Ornithologists, y donaciones de equipos de Idea Wild, The Birders' Exchange y Optics for the Tropics.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BATTIN J (2004) When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18:1482–1491
- BELTON W (1984) Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 1. Rheidae through Furnariidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178:369–636
- BENCKE GA, FONTANA CS, MAURICIO GN y MÄHLER JFK JR (2003) Aves. Pp. 189–479 en: FONTANA CS, BENCKE GA y REIS RE (eds) *Livro vermelho da fauna ameaçada de extinção no Rio Grande do Sul*. Edipucrs, Porto Alegre
- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004) *Threatened birds of the world 2004*. BirdLife International, Cambridge

- BUCHER EH (1992) Neotropical parrots as agricultural pests. Pp. 73–115 en: BEISSINGER SR Y SNYDER NFR (eds) *New world parrots in crisis. Solutions from conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington DC
- CANEVARI M, CANEVARI P, CARRIZO G, HARRIS G, RODRÍGUEZ MATA J Y STRANECK R (1991) *Nueva guía de las aves argentinas. Tomo 1*. Fundación Acindar, Buenos Aires
- CHEBEZ JC (1987) Una nota esperanzada. *En Peligro de Extinción* 1:2–7
- CHEBEZ JC (1990) Los manuscritos de William Henry Partridge. Primera parte, aves misioneras 1. *Nuestras Aves* 22:21–24
- CHEBEZ JC (1992) Notas sobre algunas aves poco conocidas o amenazadas de Misiones (Argentina). *Boletín Científico APRONA* 21:12–30
- CHEBEZ JC (1994) *Los que se van. Especies argentinas en peligro*. Editorial Albatros, Buenos Aires
- CHEBEZ JC (1996) Aves. Pp. 109–179 en: CHEBEZ JC (ed) *Fauna misionera. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los vertebrados de la provincia de Misiones (Argentina)*. L.O.L.A., Buenos Aires
- COLLAR NJ (1997) Family Psittacidae (parrots). Pp. 280–477 en: DEL HOYO J, ELLIOT A Y SARGATAL J (eds) *Handbook of the birds of the world. Volume 4. Sandgrouse to cuckoos*. Lynx Edicions, Barcelona
- COLLAR NJ Y JUNIPER AT (1992) Dimensions and causes of the parrot conservation crisis. Pp. 1–24 en: BEISSINGER SR Y SNYDER NFR (eds) *New World parrots in crisis. Solutions from conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington DC
- ECKELBERRY DR (1965) A note on the parrots of North-eastern Argentina. *Wilson Bulletin* 77:111
- ESQUIVEL A, VELÁZQUEZ MC, BODRATI A, FRAGA R, DEL CASTILLO H, KLAVINS J, CLAY RP, MADROÑO A Y PERIS SJ (en prensa) Status of the avifauna of San Rafael National Park, one of the last strongholds of the Atlantic forest in Paraguay. *Bird Conservation International*
- FRAGA RM (1997) Sección Aves. Pp. 157–219 en: GARCÍA FERNÁNDEZ JJ, OJEDA RA, FRAGA RM, DÍAZ GB Y BAIGÚN RJ (eds) *Libro rojo de mamíferos y aves amenazados de la Argentina*. FUCEMA, Buenos Aires
- GUYRA PARAGUAY (2004) *Lista comentada de las aves de Paraguay. Annotated checklist of the birds of Paraguay*. Guyra Paraguay, Asunción
- GUYRA PARAGUAY (2005) *Atlas de las aves de Paraguay*. Guyra Paraguay, Asunción
- MURPHY S, LEGGE S Y HEINSOHN R (2003) The breeding biology of palm cockatoos (*Probosciger aterrimus*): a case of a slow life history. *Journal of Zoology* 261:327–339
- NAROSKY T E Y ZURIETA D (1987) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires
- NAVAS J Y BÓN (1988) Aves nuevas o poco conocidas de Misiones, Argentina II. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 12:1–9
- NEWTON I (1994) The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biological Conservation* 70:265–276
- NEWTON I (2003) *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press, Londres
- NORES M E Y ZURIETA D (1994) The status of Argentine parrots. *Bird Conservation International* 4:313–328
- O'CONNOR R Y SHRUBB M (1986) *Farming and birds*. Cambridge University Press, Cambridge
- ORFILA RN (1936) Los psittaciformes argentinos. *Hornero* 7:1–21
- PENHALLURICK J (2001) *Primolius* Bonaparte, 1857 has priority over *Propyrrhura* Ribeiro, 1920. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 121:38–39
- RIDGELY RS (1981) The current distribution and status of mainland Neotropical parrots. Pp. 233–384 en: PASQUIER RF (ed) *Conservation of New World parrots*. Smithsonian Institution Press, Washington DC
- SAIBENE CA, CASTELINO MA, REY NR, HERRERA J Y CALO J (1996) *Inventario de las aves del Parque Nacional Iguazú, Misiones, Argentina*. L.O.L.A., Buenos Aires
- SICK H (1993) *Birds in Brazil: a natural history*. Princeton University Press, Princeton
- STRAUBE FC, URBEN-FILHO A Y KAJIWARA D (2005) Aves. Pp. 143–496 en: MIKICH SB Y BERNILS RS (eds) *Livro vermelho da fauna ameaçada no estado do Paraná*. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba



REVIEW OF RECORDS AND NOTES ON KING PENGUIN (*APTENODYTES PATAGONICUS*) AND ROCKHOPPER PENGUIN (*EUDYPTES CHRYSOCOME*) IN BRAZIL

VIVIANE BARQUETE^{1,3}, LEANDRO BUGONI¹, RODOLFO P. SILVA-FILHO² AND ANDRÉA C. ADORNES²

¹ Fundação Universidade Federal do Rio Grande (FURG), Depto. de Ciências Morfobiológicas,
Lab. Ictioparasitologia. CP 474, CEP 96201-900 Rio Grande/RS, Brazil.

² Centro de Recuperação de Animais Marinhos, Museu Oceanográfico Prof. Eliézer de Carvalho Rios,
Fundação Universidade Federal do Rio Grande (GRAM – MO, FURG).

³ vibarquete@yahoo.com.br

ABSTRACT.— A review of previous findings and new records of King Penguin (*Aptenodytes patagonicus*) and Rockhopper Penguin (*Eudyptes chrysocome*) on the Brazilian coast is presented. In total there are six records of the King Penguin and ten records of the Rockhopper Penguin. Juvenile and adults of both species were found stranded mostly on Rio Grande do Sul coast, southern Brazil. Records of King Penguins are restricted to the summer season, while records of Rockhopper Penguins are mostly during winter. Rockhopper Penguin appears to displace more regularly to the Subtropical Convergence area, while King Penguins appear to be vagrant in Brazil, following the Malvinas Current.

KEY WORDS: *Aptenodytes patagonicus*, *Brazilian coast*, *Eudyptes chrysocome*, *penguins*, *records*.

RESUMEN. REVISIÓN DE REGISTROS Y NOTAS DE PINGÜINO REY (*APTENODYTES PATAGONICUS*) Y PINGÜINO PENACHO AMARILLO (*EUDYPTES CHRYSOCOME*) EN BRASIL.— En este estudio se presenta una revisión de hallazgos previos y nuevos registros del Pingüino Rey (*Aptenodytes patagonicus*) y del Pingüino Penacho Amarillo (*Eudyptes chrysocome*) en la costa de Brasil. En total se registraron seis individuos de Pingüino Rey y diez de Pingüino de Penacho Amarillo. Tanto juveniles como adultos de las dos especies fueron encontrados en las playas, especialmente en Rio Grande do Sul, sur de Brasil. Los registros de Pingüino Rey están restringidos al verano, mientras que los de Pingüino de Penacho Amarillo ocurrieron en su mayoría en invierno. Aparentemente, la presencia del Pingüino de Penacho Amarillo es más regular en la zona de la Convergencia Subtropical, mientras que el Pingüino Rey es visitante ocasional para la costa de Brasil, siguiendo la Corriente de Malvinas.

PALABRAS CLAVE: *Aptenodytes patagonicus*, *costa de Brasil*, *Eudyptes chrysocome*, *pingüinos*, *registros*.

Received 16 September 2005, accepted 30 December 2005

King Penguin (*Aptenodytes patagonicus*) and Rockhopper Penguin (*Eudyptes chrysocome*) have a Sub-Antarctic circumpolar distribution, breeding in several Sub-Antarctic islands (Harrison 1985), with rare records in subtropical waters. Rockhopper Penguins are considered Vulnerable in the IUCN Red List, because it is inferred that the population has decreased by at least 30% over the last 30 years based on declines of several sites and a variety of threats (BirdLife International 2004). In this study we present new data and a review of all Brazilian records from 1979 until 2005 (Tables 1 and 2).

The northernmost record for the King Penguin in Brazil and the only one outside Rio

Grande do Sul (southernmost Brazilian state) was a female found alive in Rio de Janeiro in January 1995 (Pacheco et al. 1995). This bird is currently in the Museu Nacional do Rio de Janeiro. Another two live juvenile birds were photographed in Arroio do Sal Beach, in 1995 (Roman and Soto, unpublished data). In addition, two other King Penguins were found 40 km north of the Uruguayan border in Hermenegildo Beach, in January 2003. One was a live immature male (Soto et al., unpublished data), which died after 24 days at the Centro de Recuperação de Animais Marinhos (Rio Grande, Rio Grande do Sul), and the other was dead, in advanced decomposition.

Table 1. Records of King Penguin (*Aptenodytes patagonicus*) on the Brazilian coast.

Locality	Coordinates	Date	Record ^a	Reference
1 Saquarema Beach, Rio de Janeiro	22°56'S, 42°30'W	5 January 1995	MNRJ 43371 skin	Pacheco et al. (1995)
2 Arroio do Sal, Rio Grande do Sul	29°28'S	18 March 1995	MOVI 05485-6 photo	Roman and Soto, unpublished data
3 Arroio do Sal, Rio Grande do Sul	29°28'S	18 March 1995	MOVI 05485-6 photo	Roman and Soto, unpublished data
4 Hermenegildo Beach, Rio Grande do Sul	33°36'S	3 January 2003	MOVI 37391 photo	Soto et al., unpublished data
5 Hermenegildo Beach, Rio Grande do Sul	33°36'S	January 2003	visual	This study
6 Tavares, Rio Grande do Sul	31°17'S, 50°57'W	December 2003	photo	Mohr (2004)

^a MNRJ: Museu Nacional do Rio de Janeiro, MOVI: Museu Oceanográfico do Vale do Itajaí.

Measurements are shown in Table 3. Finally, another King Penguin (a live adult) was photographed in Tavares, Rio Grande do Sul, in 2003 (Mohr 2004).

The Rockhopper Penguin is known in Brazil based only on records from Rio Grande do Sul. The first one was found alive on an unknown date in Cassino Beach, which died in 1956 (Belton 1994, Mascarenhas et al. 2004), now exposed at the Museu da Universidade Federal de Pelotas. Other two were also found,

one dead adult in 1980, between Mostardas and Quintão Beaches, and one individual dead in Cassino Beach, in 1981 (Belton 1994). Furthermore, another two birds were observed at sea in winter, one in 1979 and the other in 1982 (Vooren et al. 1982).

New records of Rockhopper Penguin presented in this study are two stranded, dead individuals in Cassino Beach, one juvenile in 1982 and one adult in 1984. The measurements are presented in Table 3. In addition, one dead

Table 2. Records of Rockhopper Penguin (*Eudyptes chrysocome*) on the Brazilian coast. All localities are from Rio Grande do Sul state.

Locality	Date	Record ^a	Reference
A Cassino Beach	1956	UFPel skin	Belton (1994), Mascarenhas et al. (2004)
B Adjacent coast of Cassino Beach	Winter 1979	visual	Vooren et al. (1982)
C Between Mostardas and Quintão Beaches	August 1980	MCN 612 skin	Silva in Belton (1994)
D Cassino Beach	6 June 1981	visual	Silva in Belton (1994)
E Adjacent coast of Cassino Beach	Winter 1982	visual	Vooren et al. (1982)
F Cassino Beach	21 August 1982	CA FURG 00319 skull	This study
G Cassino Beach	2 August 1984	CA FURG 00205 skin	This study
H Cassino Beach	Winter 1995	photo	This study
I Cassino Beach	29 January 2003	photo	This study
J Mostardas Beach	February 2005	photo	Mohr, unpublished data

^a UFPel: Museu de Ciências Carlos Ritter, Universidade Federal de Pelotas; MCN: Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; CA FURG: Coleção de Aves da Fundação Universidade Federal do Rio Grande.

Table 3. Measurements of individuals of King Penguin (*Aptenodytes patagonicus*) and Rockhopper Penguin (*Eudyptes chrysocome*) recorded on the Brazilian coast. Numbers and letters are the same as in tables 1 and 2.

Species	Body mass (kg)	Flipper length (mm)	Foot length (mm)	Bill length (mm)	Bill depth (mm)	Total length (mm)
5 <i>Aptenodytes patagonicus</i>	18.80	272	90	91	30	730
F <i>Eudyptes chrysocome</i>	-	-	-	41	-	-
G <i>Eudyptes chrysocome</i>	-	132	-	47	-	-
I <i>Eudyptes chrysocome</i>	2.66	131	106	46	17	-
J <i>Eudyptes chrysocome</i>	2.17	125	100	41	16	-

oiled adult was photographed in Cassino Beach in the winter of 1995, but no further details are known for this specimen. Furthermore, another bird was found in Cassino Beach in 2003. This bird, a live immature, was molting when arrived, and was released at sea in June 2004, weighing 2.6 kg. Besides, another one (a live, female adult) was found in Mostardas Beach in 2005 (Mohr, unpublished data). Measurements of these birds are presented in Table 3.

In addition to these records mentioned here, there is a record of a flock of 11 Macaroni Penguins (*Eudyptes chrysolophus*) at sea, near Uruguayan border (Sick 1997). Furthermore, stranded juvenile Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) are quite common along the southern Brazilian coast during winter and spring up to Rio de Janeiro, with scattered records to Alagoas (Belton 1994, Sick 1997).

According to Harrison (1985), fledglings depart from colonies from November to April, depending on hatching period. Most individuals of King Penguin recorded on the Brazilian coast were juveniles or non-breeders, which usually wander more extensively than adults, as in other seabirds (Bourne 1967). Breeding King Penguins from Malvinas Islands perform large foraging trips north of 39°S (Pütz 2002).

Two Rockhopper Penguins were recorded in the breeding period (December and January; Harrison 1985) and are probably non-breeders. On the contrary, both juvenile and adult Rockhopper Penguins were recorded in winter (June-August). This species is a regular visitor in Uruguayan waters during winter

(Escalante 1970, Aspiroz 2003), and displaces northward along the Patagonian continental shelf up to 39°S during winter months (Pütz et al. 2002).

All penguin species arrive in Brazil following the cold waters of the Malvinas Current, which commonly reach around 28°S, sometimes extending to 23°S (Campos et al. 1996), what could explain most records from Rio Grande do Sul. The Brazilian Shelf is extensively used as a foraging area by Sub-Antarctic seabirds, such as Black-browed (*Diomedea melanophris*) and Yellow-nosed (*Diomedea chlororhynchos*) Albatrosses and Southern Giant-Petrels (*Macronectes giganteus*) (Neves and Olmos 1997) breeding in the Malvinas, South Georgia, Gough and other Antarctic and Sub-Antarctic islands (Harrison 1985). The penguins recorded in Brazilian waters breed in the same islands, and probably use southern Brazilian waters as feeding grounds. The Rockhopper Penguin appears to be a regular visitor in the Subtropical Convergence area, while King Penguins appear to be vagrant in Brazil, moving north along the Malvinas Current.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Luis Fábio Silveira (MZ-USP), Carolus Maria Vooren (FURG) and Glayson Bencke (MCN-FZB-RS), for providing us information on museum specimens.

LITERATURE CITED

- ASPIROZ AB (2003) *Aves del Uruguay. Lista e introducción a su biología y conservación*. Aves Uruguay-GUPECA, Montevideo
- BELTON W (1994) *Aves do Rio Grande do Sul: distribuição e biologia*. Unisinos, São Leopoldo

- BIRDLIFE INTERNATIONAL (2004) *Threatened birds of the world 2004*. BirdLife International, Cambridge
- BOURNE WRP (1967) Long distance vagrancy in the petrels. *Ibis* 109:141–167
- CAMPOS EJD, LORENZZETTI JA, STEVENSON MR, STECH JL AND SOUZA RB (1996) Penetration of waters from the Brazil-Malvinas Confluence Region along the South American continental shelf up to 23°S. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 68:49–58
- ESCALANTE R (1970) *Aves marinas del Río de la Plata y aguas vecinas del Océano Atlántico*. Barreiro y Ramos, Montevideo
- HARRISON P (1985) *Seabirds, an identification guide*. Houghton Mifflin, Boston
- MASCARENHAS CS, COIMBRA MAA AND DORNELLES JEF (2004) O acervo ornitológico. Pp. 12–42 in: DORNELLES JEF (ed) *Guia da biodiversidade do acervo do Museu de Ciências Carlos Ritter*. Editora da UFPEL, Pelotas
- MOHR LV (2004) Novo registro de pingüim-rei *Aptenodytes patagonicus* para o Brasil. *Ararajuba* 12:78–79
- NEVES T AND OLMOS F (1997) Albatross mortality in fisheries off the coast of Brazil. Pp. 214–219 in: ROBERTSON G AND GALES R (eds) *Albatross biology and conservation*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton
- PACHECO JF, RAMOS V AND FEDULLO LP (1995) *Aptenodytes patagonicus*, primeiro registro no Brasil. *Atualidades Ornitológicas* 64:4
- PÜTZ K (2002) Spatial and temporal variability in the foraging areas of breeding King Penguins. *Condor* 104:528–538
- PÜTZ K, INGHAM RJ, SMITH JG AND LÜTHI BH (2002) Winter dispersal of Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome* from the Falkland Islands and its implications for conservation. *Marine Ecology Progress Series* 240:273–284
- SICK H (1997) *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro
- VOOREN CM, BRANDÃO GAL, FILIPPINIA, FERREIRA WS AND PEDRAS GJ (1982) Shore and seabird of south Brazil. *Atlântica* 5:127

CONFIRMACIÓN DE LA PRESENCIA DEL PICAFLOR TIJERETA (*EUPETOMENA MACROURA*) EN ARGENTINA

JUAN CARLOS CHEBEZ¹, RODRIGO CASTILLO², ROBERTO GÜLLER³ Y CARLOS FERRARI⁴

¹ Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", Universidad Maimónides.
Valentin Virasoro 732, C1405BDB Buenos Aires, Argentina.

² Fray Luis Beltrán 150, 3370 Puerto Iguazú, Misiones, Argentina.

³ Blanco Encalada 5033 5°B, C1431CDM Buenos Aires, Argentina. rmguller@uolsinectis.com.ar

⁴ Matheu 2151 1°B, 1249 Buenos Aires, Argentina.

RESUMEN.— Se confirma con grabaciones de video y fotografías la presencia del Picaflor Tijereta (*Eupetomena macroura*) en la provincia de Misiones, Argentina, en donde su presencia había sido reportada en base a un registro visual.

PALABRAS CLAVE: *Argentina, Eupetomena macroura, Misiones, picaflor.*

ABSTRACT. CONFIRMATION OF THE PRESENCE OF THE SWALLOW-TAILED HUMMINGBIRD (*EUPETOMENA MACROURA*) IN ARGENTINA.— The presence of the Swallow-tailed Hummingbird (*Eupetomena macroura*) has been confirmed in the province of Misiones, Argentina, with photographs and video. Previously its presence had only been recorded by one observation.

KEY WORDS: *Argentina, Eupetomena macroura, hummingbird, Misiones.*

Recibido 8 septiembre 2005, aceptado 30 marzo 2006

El Picaflor Tijereta, *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1788) fue citado para Argentina por Saibene et al. (1996) con el siguiente comentario: "Rara. Visitante ocasional. Un ejemplar macho observado por H. Povedano (in litt.) el 22 de julio de 1993 en la Secc. Timbó. Es el primer registro de la Argentina". Esto motivó su mención por Chebez (1996), Chebez et al. (1998), de la Peña (1999), Narosky et al. (2002) y Narosky e Yzurieta (2003), siempre en base al mismo registro. Mazar Barnett y Pearman (2001), teniendo en cuenta que no existía documentación de la especie, la listan como hipotética para la avifauna argentina.

El 10 de enero de 2005, uno de los autores (RC) comenzó a ver en el Jardín de los Picaflor, en Puerto Iguazú (departamento Iguazú, provincia de Misiones), un individuo presuntamente macho joven de esta especie, al que pudo grabar en video y fotografiar, siendo con posterioridad fotografiado por otros observadores de aves. El individuo permaneció rondando los bebederos hasta el 10 de julio de 2005. Durante ese lapso fue avisado por experimentados observadores que corroboraron la determinación.

Esta especie de picaflor se distingue por su tamaño, llegando a los 15–18 cm de longitud total, correspondiendo a la cola unos 7–9 cm y siendo el colibrí más grande del noreste argentino, aventajado en el país solo por el Picaflor Gigante (*Patagona gigas*) y el Picaflor Cometa (*Sappho sparganura*). La cola azul, larga y bien furcada, es un rasgo distintivo peculiar. El pico es negro, largo y ligeramente curvo. Las alas también son negras, la cabeza y el pecho son azul oscuro y el dorso y el vientre verde brillante. La única especie confundible es el Picaflor Corona Violácea (*Thalurania glaucopis*), que, además de ser más pequeño, posee la cola azul furcada pero nunca en la magnitud de esta especie.

La subespecie nominotípica cuenta con registros en los estados brasileños desde "el extremo sur de Bahía por la faja atlántica hasta Río Grande do Sul, inclusive Mato Grosso do Sul, Mato Grosso; Pará, Minas Gerais y Goiás" (Ruschi 1982). Esta subespecie a la que asignamos tentativamente nuestro registro es citada por Schuchmann (1999) para las Guayanas, norte, centro y sudeste de Brasil desde Amapá y Pará, Mato Grosso, Goiás y Minas Gerais a

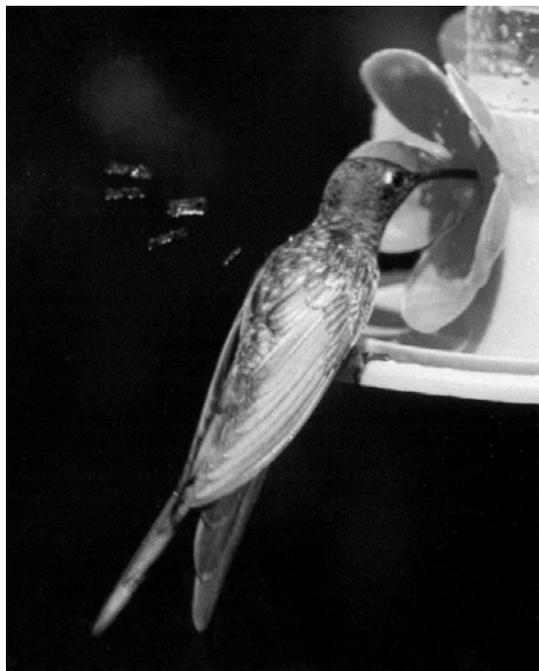


Figura 1. Picaflor Tijereta (*Eupetomena macroura*) en Puerto Iguazú, Misiones, Argentina. Foto: R Castillo.

Sao Paulo y Paraguay. En Sao Paulo se cita una subespecie peculiar costera, *Eupetomena macroura cyanoviridis*, en la Serra do Mar (Grantsau 1988). En Paraguay fue confirmada su presencia por Hayes (1995) y Guyra Paraguay (2004). En los estados de Brasil vecinos a Misiones cuenta con registros en Paraná (Scherer-Neto y Straube 1995) y con tres registros en el oriente del estado de Santa Catarina (Piraí, Joinville y Blumenau; Rosário 1996), considerándose rara. En Río Grande do Sul cuenta con dos registros del nordeste, de 1956 y 1976, en Porto Alegre y en Sapucaia do Sul, respectivamente (Belton 1994). En Brasil la distribución de esta subespecie es mayormente atlántica o paranaense y del Cerrado, siendo común en claros o bordes de la selva, jardines y capueras, acostumbrando posarse en cables (Sick 1985, Souza 1998).

En cuanto al uso del género monoespecífico *Eupetomena* Gould, 1849-61 para la especie, seguimos el criterio conservador adoptado por Remsen et al. (2005), a pesar de que Schuchmann (1999) la incluyó en el género *Campylopterus* Swainson, 1827 junto con otras tres especies, basándose en similitudes del canto y la morfología alar, que no fueron a nuestro entender claramente demostradas.

Queda confirmada así la presencia del género y la especie en la Argentina y en la provincia de Misiones, y se publican las primeras fotografías de la especie obtenidas en nuestro país (Fig. 1 y 2).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Norberto Bolzón por su colaboración desinteresada, la familia Castillo por su permanente atención, Germán Pugnali, Alejandro Bodrati, Mark Pearman y Pedro Cristóbal Doiny Cabré por su colaboración; Guillermo Gil y Jacques Vieillard por facilitarnos valiosa bibliografía y a Rosendo Fraga por sus comentarios siempre oportunos. A Rosemary Scofield y Alec Earnshaw por las traducciones. A Silvia Vitale por facilitar material fotográfico.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BELTON W (1994) *Aves do Rio Grande do Sul: distribuição e biologia*. Unisinos, San Leopoldo
- CHEBEZ JC (1996) *Fauna misionera. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los vertebrados de la provincia de Misiones (Argentina)*. L.O.L.A., Buenos Aires
- CHEBEZ JC, DI GIACOMO A, REY N Y BABARSKAS M (1998) *Las aves de los parques nacionales de la Argentina*. L.O.L.A., Buenos Aires
- GRANTSAU R (1988) *Os beija-flores do Brasil*. Editora Expressão e Cultura, Río de Janeiro
- GUYRA PARAGUAY (2004) *Lista comentada de las aves de Paraguay*. Guyra Paraguay, Asunción



Figura 2. Picaflor Tijereta (*Eupetomena macroura*) en Puerto Iguazú, Misiones, Argentina. Foto: S Vitale.

- HAYES F (1995) *Status, distribution and biogeography of the birds of Paraguay*. American Birding Association, Nueva York
- MAZAR BARNETT J Y PEARMAN M (2001) *Lista comentada de las aves argentinas – Annotated checklist of the birds of Argentina*. Lynx Edicions, Barcelona
- NAROSKY T, CHEBEZ JC E YZURIETA D (2002) *Guía para la identificación de las aves de Iguazú*. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires
- NAROSKY T E YZURIETA D (2003) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Edición de oro*. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires
- DE LA PEÑA M (1999) *Aves argentinas. Lista y distribución*. L.O.L.A., Buenos Aires
- REMSEN JV JR, JARAMILLO A, NORES M, PACHECO JF, ROBBINS MB, SCHULENBERG TS, STILES FG, DA SILVA JMC, STOTZ DF Y ZIMMER KJ (2005) *A classification of the bird species of South America*. American Ornithologists' Union. URL: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>
- ROSÁRIO LA (1996) *As aves en Santa Catarina. Distribuição geografica e meio ambiente*. FATMA, Florianópolis
- RUSCHI A (1982) *Beija-flores do estado do Espírito Santo*. Editora Rios, San Pablo
- SAIBENE C, CASTELINO M, REY N, HERRERA J Y CALO J (1996) *Inventario de las aves del Parque Nacional Iguazú, Misiones, Argentina*. L.O.L.A., Buenos Aires
- SCHERER-NETO P Y STRAUBE FC (1995) *Aves do Paraná: historia, lista anotada e bibliografia*. Edición de los autores, Curitiba
- SCHUCHMANN KL (1999) Family Trochilidae (hummingbirds). Pp. 468–680 en: DEL HOYO J, ELLIOT A Y SARGATAL J (eds) *Handbook of the birds of the world. Volume 5. Barn-owls to hummingbirds*. Lynx Edicions, Barcelona
- SICK H (1985) *Ornitología brasileira. Uma introdução*. Editora Universidade de Brasilia, Brasilia
- SOUZA D (1998) *Todas as aves do Brasil. Guía de campo para identificação*. Editora Dall, Salvador



LIBROS



REVISIÓN DE LIBROS

Hornero 21(1):53–56, 2006

UN PEQUEÑO EN PELIGRO: ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LA MOSQUETA DE LOS SAUCES

SOGGE MK, KUS BE, SFERRA SJ & WHITFIELD MJ (eds) (2003) *Ecology and conservation of the Willow Flycatcher*. Studies in Avian Biology 26. Cooper Ornithological Society, Camarillo. 210 pp. ISBN: 1-891276-36-0. Precio: US\$ 18 (rústica)

Los estudios realizados sobre las especies en peligro, amenazadas, vulnerables o bajo cualquier estatus de conservación son una herramienta eficaz para la protección de las mismas. Esto se ve reflejado en este libro, pero quizás lo que más asombre al lector es que se trata de una especie (*Empidonax traillii*) casi desconocida para el público del Hemisferio Norte (lugar en donde habita) y que ha sido declarada en peligro en 1980 por el US Fish and Wildlife Service. Posiblemente por ello los editores comienzan el libro con una explicación sobre el por qué de este volumen (Prefacio) y realizan una descripción pormenorizada de la especie (Introducción), haciendo hincapié, por un lado, en su aspecto (pequeño tamaño, plumaje poco colorido, canto no melodioso), y, por otro, en los lugares que habita (ambientes ribereños con vegetación arbustiva densa y “buggy habitats”), poco visitados por la gente. El libro está dividido en tres secciones (cada una de ellas con sus respectivas introducciones) y tiene un total de 23 artículos.

La primera sección corresponde a la distribución y al estatus de conservación, y posee seis artículos, de los cuales los cuatro primeros tratan solamente los aspectos referidos a la subespecie del suroeste (*Empidonax traillii extimus*) y los dos restantes se refieren a la especie (*Empidonax traillii*) en Alberta (Canadá) y en América Central. En el primer artículo, Sogge et al. describen y analizan la evolución de los sitios y territorios de nidificación observados desde 1993 a 2001 en los estados del sudoeste de los Estados Unidos. Los autores

se basan en publicaciones y reportes inéditos realizados por agencias gubernamentales, naturalistas e investigadores, por lo que lo que se desarrolla en este artículo “debe ser interpretado en el contexto de datos de origen muy variado”. Los autores analizan los cambios sufridos por esta subespecie en ese período y, si bien encuentran una mayor cantidad de sitios y territorios en 2001, los atribuyen a un esfuerzo mayor de muestreo más que a un aumento poblacional. Las densidades más altas se encuentran en ambientes bajos (0–800 msnm) y dominados por sauces; esta subespecie se encuentra en peligro por los cambios producidos por el hombre en el paisaje. Los siguientes tres artículos correspondientes a la subespecie están enfocados exclusivamente en los estados de California y Arizona. Tanto Kus et al. como Paradzick y Woodward estudiaron el éxito reproductivo en hábitats ribereños, ente 1993 y 2001, con datos propios y de agencias de conservación tanto estatales como privadas. Hacen hincapié en los variados disturbios que este tipo de hábitat ha sufrido en los últimos años, los cuales van desde obras para el control de inundaciones, pasando por tierras ganadas para la agricultura, hasta urbanizaciones. Al igual que Sogge et al., encuentran una mayor cantidad de sitios ocupados, lo que también atribuyen a un mayor esfuerzo de búsqueda. Kus et al. plantean, además, que la distribución de la subespecie en California puede responder a un sistema metapoblacional, debido a que hay poblaciones pequeñas persistentes a lo largo de varios años. Por lo tanto, el futuro de la subespecie dependería del esfuerzo que se realice para comprender los procesos que mantienen a las poblaciones existentes. Por su parte, Paradzick y Woodward indican que Arizona es el estado con mayor cantidad de poblaciones de la subespecie y que, a su vez, el 71% de las poblaciones conocidas se

encuentra en solo dos localidades, mientras que 11 pequeñas poblaciones se distribuyen en el resto del Estado. Farmer et al., en el siguiente artículo, analizan una población ubicada en el río Santa Ynez (California), una de las más grandes de este estado. Desarrollan un estudio sobre la nidificación de esta especie en base a 17 nidos y encuentran que solo el 35% de los mismos tuvo éxito, que los restantes fueron predados (24%) o abandonados (41%) y que, de estos últimos, un 12% fueron parasitados. Kulba y McGillivray realizan un estudio de las poblaciones de *Empidonax traillii* ubicadas en Alberta (Canadá), utilizando datos de museo y "playback". Estos autores encuentran que las poblaciones están concentradas en los ambientes ribereños dominados por sauces y poco perturbados. Lyn et al. evalúan los hábitats que ocupó esta especie durante el invierno en El Salvador, Panamá y Costa Rica, entre 1998 y 2000. Estos hábitats están cercanos a campos en donde se desarrollan actividades agrícolas y a una altura sobre el nivel del mar de aproximadamente 250 m. En este artículo, los autores muestran fotografías de los sitios en donde encontraron a la mosqueta.

La segunda sección (nueve artículos) trata sobre aspectos de ecología y comportamiento, y tal como dicen los autores de la Introducción a esta sección (Whitfield et al.), la misma es muy amplia, incluyendo una descripción de los hábitats de nidificación, de la ecología reproductiva, una estimación de los tamaños poblacionales, del comportamiento y de los hábitos alimentarios. King y King, en el primer artículo de esta sección, analizan los sitios de nidificación (e.g., altura del nido, tipo de sustrato, altura del árbol soporte) y las causas de las pérdidas de nidada en el norte de California. Los autores encuentran un éxito reproductivo mayor que para otros sitios del mismo estado, pero sugieren la necesidad de estudios más amplios en esta zona, que involucren demografía, productividad, supervivencia y fidelidad al sitio de nidificación. Bombay et al. analizan la selección de hábitat en Sierra Nevada (California), evaluando diferentes variables del mismo mediante regresiones logísticas y múltiples. Encuentran que *Empidonax traillii* selecciona para nidificar las praderas ribereñas con gran abundancia de arbustos y con poca o nula perturbación. En el tercer artículo, Altman et al. analizan los si-

tios de nidificación y los tipos de hábitat de la subespecie *Empidonax traillii brewsteri* en el estado de Oregon. Sus estudios se basan en 147 nidos localizados sobre 17 especies de plantas, pero la mayoría de ellos están en bosques de coníferas de sucesión temprana, con abundante sotobosque. El éxito reproductivo fue de los más altos registrados de las tres subespecies de la Mosqueta de los Sauces. Sin embargo, los autores señalan que el continuo proceso de fragmentación del área pondría a esta especie en riesgo. Allison et al. describen las características de los sitios de nidificación de la subespecie del sur en dos áreas de Arizona; la localización, los componentes estructurales y la composición florística de la vegetación son las variables que caracterizan a estos sitios. Esta subespecie prefiere para nidificar los lugares en donde hay una alta densidad de follaje. En el quinto artículo, Stoleson y Finch analizan los microhábitats que utiliza esta subespecie para nidificar en Nuevo México y, al igual que en el artículo anterior, encuentran que prefiere los hábitats cerrados, con follaje denso y cercanos al agua, aunque registran una mayor altura de nidificación. Drost et al. analizan la dieta de la subespecie del sur en California a partir de restos de presas obtenidos de las heces de los individuos capturados con redes. La dieta varió significativamente entre años y entre las edades, no así entre sexos; los dípteros e himenópteros fueron las presas más abundantes. Según los autores, el amplio rango de presas de invertebrados y la variedad de métodos de captura hacen que esta subespecie tenga una flexibilidad dietaria que le permite adaptarse a los cambios. Sin embargo, aclaran que como este estudio se realizó en un área protegida esta plasticidad podría ser muy diferente en ambientes modificados. Ralph y Hollingen analizan el uso conjunto del área en el noroeste de California por parte de dos especies de *Empidonax* (*Empidonax traillii* y *Empidonax difficilis*). Los autores demuestran que ambas especies, aunque parecidas morfológicamente y con el mismo tipo de alimentación, difieren en el hábitat que ocupan (una utiliza tierras altas y anegadas y la otra zonas costeras) y en la dinámica poblacional. Davison y Allison realizan un análisis sobre el comportamiento monógamo y poligínico de la subespecie del sur en Arizona, encontrando que cerca de la mitad de las hembras se aparean con machos

poligínicos. Ambos sistemas de apareamiento mostraron una productividad anual similar, y la posibilidad de que una hembra produzca un volantón por estación fue independiente del sistema de apareamiento. Los autores sugieren que se encaren estudios de largo plazo que puedan evidenciar efectos más sutiles del sistema de apareamiento y el éxito de productivo de esta subespecie. En el último artículo de la sección, Yard y Brown estudian las características del canto de esta subespecie, también en Arizona, tratando de establecer diferencias diarias y estacionales, así como entre sexos, mediante la técnica animal-focal. Machos y hembras cantan mientras están en vuelo y raramente cantan juntos. La tasa más alta de canto corresponde a las hembras, lo cual tiene una implicancia muy importante por tratarse de una especie en peligro, y a que su identificación se realiza a partir del canto.

En la tercera sección se tratan temas relacionados con el manejo, la conservación y las necesidades de investigaciones futuras. En la Introducción, a cargo de Sferra et al., se plantea que el objetivo primario de este libro es proveer la información necesaria que puede ser útil para conservar esta especie y, en particular, la subespecie del sur. Los artículos apuntan a la restauración de los hábitats, el manejo de las especies parásitas de nidada, la contaminación de los ambientes y las diferentes técnicas de estudio. Boucher et al. muestran cómo, a partir de la restauración de los ambientes ribereños (tanto por el manejo como por los procesos naturales) para reducir los efectos de la erosión en el sur de Nuevo México, se favoreció a la subespecie generando nuevos hábitats de nidificación. En el artículo, los autores muestran fotos muy clarificadoras de estos procesos. Sechrist y Ahlers, Tisdale y Knigth y Rothstein et al. analizan los efectos y las pautas de manejo de *Molothrus ater* (especie parásita de nidada). Los dos primeros artículos estudian los movimientos y el área de acción mediante radiotelemetría (Sechrist y Ahlers) y las densidades del tordo (Tisdale y Knigth) en ambientes ribereños de Nuevo México, en sitios con y sin ganado. En ninguno de los dos artículos se muestran evidencias de que exista una relación entre la actividad ganadera y la presión del parasitismo. Sin embargo, concluyen que deberían realizarse más estudios y tratar de establecer un umbral de asociación tordo-

ganadería en diferentes tipos de hábitats. Rothstein et al., por su parte, realizan un análisis más global del parasitismo de cría por parte de *Molothrus ater*, basándose en publicaciones anteriores. Coinciden en que el parasitismo sobre *Empidonax traillii extimus* es muy variable (10–50%), llegando a producir la pérdida completa de la nidada. Sin embargo, señalan que no es claro si es que el parasitismo produce una declinación importante en los tamaños poblacionales de la subespecie o si los cambios sufridos en el hábitat son los que la han puesto en riesgo. El artículo que trata los problemas de contaminación de los humedales de Arizona (Mora et al.) está enfocado en estudios realizados en insectos, que son potenciales presas de la mosqueta, y en otras especies de aves que se encuentran en hábitats similares. El objetivo de este trabajo fue determinar si los contaminantes ambientales están ligados a las deformaciones observadas en *Empidonax traillii extimus*. Los autores encuentran que el DDE y los PCBs son los principales organoclorados que afectan a los huevos de las aves en esta región. Sin embargo, no pudieron determinar si son los causantes de las deformaciones observadas en la mosqueta del sur. Sook et al. analizan el protocolo de censado que se ha llevado a cabo con esta especie, en particular mediante la identificación por canto, en una pequeña parcela. La identificación del suave "whitt" que emiten las parejas nidificantes parecería ser un buen método para la determinación de las densidades. No obstante, los autores recomiendan realizar más muestreos, especialmente en otros hábitats, para confirmar que el mismo sea una buena herramienta. El artículo siguiente, escrito por Haas y Hargrove, trata sobre las lesiones producidas por la utilización de los anillos plásticos de colores, que si bien son de gran utilidad para diferentes estudios, causan un impacto sobre esta especie. Proponen algunas modificaciones a los anillos comerciales (tanto en tamaño como en materiales a utilizar) para evitar las lesiones. El último artículo (Paxton et al.) trata sobre la utilización de radiotelemetría para la determinación del área de acción, las áreas de uso y los patrones de movimiento. Para ello, los autores trabajan con cuatro individuos con radiotransmisores, detectando movimientos hasta 2.5 km; tres de los cuatro individuos fueron detectados en 30 sitios diferentes. Por

ello, concluyen que la utilización de esta técnica es viable para realizar investigaciones sobre esta especie.

En líneas generales, esta publicación, que *a priori* parecería tener muchos artículos distribuidos en pocas páginas, resulta muy interesante desde el punto de vista de la importancia que se le brinda a una especie en peligro, en particular si se considera que la misma es casi desconocida por el común de la gente. Si bien esta mosqueta no se encuentra en nuestro territorio, alguna vez fue mencionada con el nombre de Mosqueta Boreal^{1,2} (en realidad se trataba de *Empidonax alnorum*³). Sería muy deseable imitar el esfuerzo realizado por los editores para especies de aves amenazadas en Argentina, como por ejemplo el Cardenal Amarillo (*Gubernatrix cristata*), considerado vulnerable⁴ y del cual no se conoce aún su área de distribución actual ni los efectos sobre su población de la fragmentación, la pérdida

de hábitat y el parasitismo, a pesar de ser una especie carismática.

¹ DUNNING JS (1982) *South American land birds*. Harrowood Books, Pensilvania

² NAROSKY T E YZURIETA D (1987) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires

³ NAROSKY T E YZURIETA D (2003) *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Edición de oro. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires

⁴ GARCÍA FERNÁNDEZ JJ, OJEDA R, FRAGA R, DÍAZ G Y BAIGÚN R (1997) *Libro Rojo. Mamíferos y aves amenazados de la Argentina*. FUCEMA, SAREM, AOP y APN, Buenos Aires

RAMÓN ALBERTO SOSA

Dpto. de Recursos Naturales,
Fac. de Cs. Exactas y Naturales,
Universidad Nacional de La Pampa
rasosa@exactas.unlpam.edu.ar

Hornero 21(1):56–57, 2006

UNA NUEVA LISTA DE AVES PARA CHILE

MARIN M (2004) *Lista comentada de las aves de Chile / Annotated checklist of the birds of Chile*. Lynx Edicions, Barcelona. 144 pp. ISBN 84-87334-59-8. Precio: € 11.75 (rústica)

El autor de esta nueva lista de aves comentada para Chile, Manuel Marín, es Investigador Asociado del Museo Nacional de Historia Natural de Los Angeles, EE.UU. Si bien tradicionalmente los ornitólogos chilenos, agrupados en la Unión de Ornitólogos de Chile (UNORCH), se han guiado por la *Lista patrón de las aves chilenas*¹, Marín nos cuenta que el propósito de su nueva lista comentada, bilingüe (español-inglés), es proveer un registro lo más completo posible de las especies de aves que habitan en Chile y sus territorios oceánicos, sin incluir las que habitan el Territorio Antártico Chileno. Para cumplir este objetivo, el autor realizó extensos viajes por todo

el país, hizo un análisis detallado de la información publicada, examinó especímenes de museo y fotografías disponibles, para así poder dilucidar varios registros que podrían ser controvertidos o dudosos. Por lo tanto, su lista "lo más completa posible" se basa únicamente en registros para los cuales existe evidencia física y que está, además, disponible tanto para observadores de aves como para ornitólogos profesionales. Como se verá más adelante, un criterio conservador como este debería traducirse necesariamente en la disminución de la biodiversidad de aves ya documentada para Chile (conozco países que están haciendo lo contrario para aumentar su biodiversidad y así conseguir fondos y apoyo para proyectos de conservación).

La lista comentada de Marín incluye una introducción, una breve descripción de siete Zonas de Vida del país (Desierto Tropical,

Andina y Puna, Mediterránea, Valdiviana, Austral, Patagónica, Oceánica), una clave de los símbolos utilizados, un par de mapas (con las regiones administrativas del país y las zonas de vida ya mencionadas, respectivamente), la lista de las aves de Chile propiamente dicha (438 especies; en las páginas 24–52, casi un quinto del texto total) y, lo que la hace realmente una lista comentada valiosa y actualizada, una descripción de especies hipotéticas (34 especies sin evidencia física de su registro), especies raras (83), especies erróneamente citadas (10), cambios taxonómicos y nomenclatura, especies endémicas (11) y cuasi-endémicas (6), y especies introducidas (9, de las cuales 4 son de estatus incierto). Esta sección se extiende entre las páginas 53–119, lo que representa casi la mitad del texto total. Finaliza su trabajo con 273 referencias. Para aquellos que desean profundizar más sobre la literatura científica sobre aves chilenas se sugiere visitar la página de Internet mantenida por Enrique Silva-Arangui². El contenido de la lista incluye también agradecimientos, abreviaturas y un índice.

De esta lista destaca la alta rareza (83/438 = 18.9%) de la biodiversidad de la avifauna al lado oeste de la Cordillera de los Andes, así como su bajo nivel de endemismo geopolítico (11/438 = 2.5%). Tal como se

predijo anteriormente, la lista de Marín (438 especies) reduce en 21 la lista patrón anterior¹ (459 especies). Estos últimos autores desglosaban las especies de aves chilenas en 296 residentes, 10 endémicas (contra 11 en la lista actual de Marín), 66 visitantes, 83 accidentales (igual a las raras de Marín) y 4 introducidas (contra las 9 de Marín). Gran parte de las diferencias estarían explicadas, entonces, por las 6 cuasi-endémicas y las 9 introducidas de la lista de Marín.

En síntesis, si la biodiversidad de un país se reparte en sus componentes de variedad y rareza, pese a sus diferencias, las dos listas apoyan el carácter único y aislado de las 459 o 438 especies de aves de Chile continental e insular.

¹ ARAYA B, BERNAL M, SCHLATTER R Y SALLABERRY M (1995) *Lista patrón de las aves chilenas*. Tercera edición. Editorial Universitaria, Santiago

² SILVA-ARANGUIZ E (2006) *Recopilación de la literatura ornitológica chilena desde 1801 hasta 2006*. URL: <http://www.bio.puc.cl/auco/artic01/ornito01.htm>

JAIME R. RAU

Laboratorio de Ecología,
Departamento de Ciencias Básicas & Programa IBAM,
Universidad de Los Lagos. Casilla 933, Osorno, Chile.

jrau@ulagos.cl

LIBROS DE RECIENTE APARICIÓN

- ALDERFER J (2005) *National Geographic complete birds of North America*. Random House. 664 pp. £ 26.95 (tapa dura)
- ALFADHEL AF (2005) *Birds of Kuwait. A portrait*. 306 pp. £ 29.95 (d)
- BACKHOUSE F (2005) *Woodpeckers of North America*. Firefly Books. 232 pp. £ 30.50 (d)
- BARAL HS & INSKIPP C (2005) *Important bird areas in Nepal. Key sites for conservation*. Bird Conservation Nepal. 242 pp. £ 25 (rústica)
- BENITO-ESPINAL E & HAUTCASTEL P (2005) *Les oiseaux des Antilles et leur nid. Petites et Grandes Antilles*. PLB Editions. 320 pp. € 45
- BOYLA K & ESTRADA A (eds) (2005) *Areas importantes para la conservacion de las aves en los Andes tropicales*. BirdLife Ecuador. 770 pp. £ 30 (d)
- BROTONS L, HERRANDO S, ESTRADA J, PEDROCCHI V (2005) *Atles dels ocells nidificants de Catalunya 1999–2002*. Lynx Edicions. 640 pp. € 50 (d)
- BRUSH T (2005) *Nesting birds of a tropical frontier. The Lower Rio Grande Valley of Texas*. Texas A&M University Press. 246 pp. £ 17.50 (r)
- BULLIGER B & KENNEDY G (2005) *Birds of New York State*. Lone Pine. 384 pp. £ 22.50 (r)
- BURROWS R & HAAS F (2005) *Birds of Pennsylvania*. Lone Pine. 352 pp. £ 22.50 (r)
- CALVERT M (2005) *Reed warblers at Rostherne Mere. Working today for nature tomorrow*. English Nature. 144 pp. £ 10 (r)
- CANNINGS R, AVERSA T & OPPERMAN H (2005) *Birds of Southwestern British Columbia*. Heritage House. 432 pp. £ 14.99 (r)
- CARMEN WJ (2004) *Noncooperative breeding in the California Scrub-Jay*. Cooper Ornithological Society. US\$ 15 (r)
- CARO T (2005) *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press. 592 pp. US\$ 95 (d), US\$ 38 (r)
- CARSWELL M, POMEROY D, REYNOLDS J & TUSHABE H (2005) *The bird atlas of Uganda*. British Ornithologists' Club. 552 pp. £ 55 (d)
- ENDERSON J (2005) *Peregrine falcon. Stories of the blue meanie*. University of Texas Press. 254 pp. £ 49 (d), £ 14.95 (r)
- GORDON J (ed) (2004) *Birdlife Cyprus annual report 2003*. BirdLife Cyprus. 140 pp. £ 16.50 (r)
- DEL HOYO J, ELLIOTT A Y CHRISTIE D (2004) *Handbook of the birds of the world. Volume 9. Cotingas to pipits and wagtails*. Lynx Edicions. 864 pp. € 199 (d)
- DEL HOYO J, ELLIOTT A Y CHRISTIE D (2005) *Handbook of the birds of the world. Volume 10. Cuckoo-shrikes to thrushes*. Lynx Edicions. 896 pp. € 199 (d)
- ISENMANN P (ed) (2004) *Les oiseaux de Camargue et leurs habitats. Une histoire de cinquante ans 1954–2004*. Buchet Chastel. 300 pp. £ 27.50 (r)
- JACKSON JA (2004) *In search of the Ivory-billed Woodpecker*. Smithsonian Institution Press. 294 pp. £ 13.95 (d)
- JENKS DG (2004) *A history of Devonshire ornithology. A review of the literature, events and personalities from prehistoric times to the end of the Twentieth Century*. Isabelline Books. 478 pp. £ 58 (d)
- JOHNSTONE RE & STORR GM (2004) *Handbook to the birds of Western Australia, volume 2*. Western Australian Museum. 530 pp. £ 75 (d)
- JONES PH & WHALLEY P (2004) *Birds of Anglesey*. Menter Mon. 612 pp. £ 49.99 (d), £ 24.99 (r)
- KAPLAN G (2004) *Australian Magpie. Biology and behaviour of an unusual songbird*. CSIRO. 208 pp. £ 20.95 (r)
- LAINER H (2004) *Birds of Goa. A reference book*. 244 pp. £ 38.50 (d), £ 22.50 (r)
- LEGE S (2004) *Kookaburra. King of the bush*. CSIRO. 144 pp. £ 19.95 (r)
- LOCKWOOD MW & FREEMAN B (2004) *The TOS handbook of Texas birds*. Texas A&M University Press. 360 pp. £ 35.50 (d), £ 16.50 (r)
- MARIN M (2004) *Lista comentada de las aves de Chile / Annotated checklist of the birds of Chile*. Lynx Edicions. 144 pp. € 11.75 (r)
- MARLER PR & SLABBEKOORN H (2004) *Nature's music. The science of birdsong*. Academic Press. 514 pp. + CD. £ 49.95 (d)
- MAVOR RA, PARSONS M, HEUBECK M & SCHMITT S (2004) *Seabird numbers and breeding success in Britain and Ireland, 2003*. Joint Nature Conservation Committee. 100 pp. £ 10 (r)
- MAVOR RA, PARSONS M, HEUBECK M & SCHMITT S (2005) *Seabird numbers and breeding success in Britain and Ireland, 2004*. Joint Nature Conservation Committee. 104 pp. £ 10 (r)
- MCCULLOCH N (2004) *A guide to the birds of St Helena and Ascension Island*. RSPB. 92 pp. £ 18.95 (r)
- MICHEV T, PROFIROV L & DIMITROV M (2005) *Waterbirds of Bourgas wetlands. Results and evaluation of the Monthly Waterbird Monitoring 1996–2002*. Pensoft. 160 pp. £ 35.95 (r)
- MORCOMBE M (2004) *Field guide to Australian birds: complete compact edition*. Steve Parish. 384 pp. £ 29.95 (r)

- MUIR LAWS J (2005) *Sierra birds. A Hiker's guide*. Heyday Books. 64 pp. £ 8.50 (r)
- NAISBITT R & HOLZ P (2004) *Captive raptor management and rehabilitation*. Hancock House. 173 pp. £ 25.95 (d)
- PATRIKKEEV M (2004) *The birds of Azerbaijan*. Pensoft. 380 pp. £ 60.95 (d)
- PAYNE RB (2005) *The cuckoos. Cuculidae*. Oxford University Press. 618 pp. £ 95 (d)
- RALPH CJ & DUNN EH (eds) (2004) *Monitoring bird populations using mist nets*. Cooper Ornithological Society. 212 pp. US\$ 23 (r)
- REINKING DL (ed) (2004) *Oklahoma breeding bird atlas*. University of Oklahoma Press. 528 pp. £ 68 (d), £ 35.50 (r)
- SAAB VA & POWELL DW (eds) (2005) *Fire and avian ecology in North America*. Cooper Ornithological Society. US\$ 18 (r)
- SALE R & POTAPOV E (2005) *The Gyrfalcon*. T & AD Poyser. 288 pp. £ 35 (d)
- SAMARPAN A (2006) *A photographic guide to the birds of India. Including Nepal, Sri Lanka, Bhutan, Pakistan and Bangladesh*. Wisdom Tree. 160 pp. £ 12.95 (r)
- TERRASSE J-F (2005) *Gypaete barbu. Description, moeurs, observation, reintroduction, mythologie*. Delachaux et Niestle. 208 pp. £ 32.50 (r)
- THOMASSEN H & HUTCHINGS K (2004) *Birds of the Raincoast. Habits and habitat*. Harbour Publishing. 222 pp. £ 34.50 (r)
- WEI DLZ & MUNDKUR T (2004) *Numbers and distribution of waterbirds in the Asia-Pacific Region. Results of the Asian Waterbird Census: 1997–2001*. Wetlands International. 178 pp. £ 15 (r)
- WEST S (2004) *Where the birds are in Northeast Spain*. 269 pp. £ 19.99 (r)

