

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL LORO
HABLADOR (*AMAZONA AESTIVA*) EN EL CHACO
ARGENTINO

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE
DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

POR

LIC. IGOR BERKUNSKY

DIRECTOR DE TESIS: JUAN CARLOS REBOREDA

LA PLATA, 2010

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL LORO HABLADOR (*AMAZONA AESTIVA*) EN EL CHACO ARGENTINO

RESUMEN - Durante cinco temporadas consecutivas (2002-2003 al 2006-2007) se monitorearon nidos de Loro Hablador dentro y en los alrededores del Parque Provincial Loro Hablador (Provincia del Chaco). Los loros utilizaron cavidades amplias y profundas, con buena capacidad de aislamiento térmico, de entradas elevadas y sobre árboles vivos y maduros. El tamaño de puesta fue 3,7 huevos y disminuyó conforme avanzó la temporada reproductiva. El número promedio de huevos por nido que completó la incubación fue 3,6 y el número de pichones que eclosionaron fue 2,7. Se observó reducción de nidada en casi el 20% de los nidos y ésta fue más frecuente en nidadas de tres y cuatro pichones. El tamaño de la nidada afectó positivamente el tiempo de permanencia de los pichones en el nido. Los pichones machos alcanzaron una mayor masa corporal máxima y masa al momento de abandonar el nido y mayor tamaño de cabeza, pico, tarso y tibia que los pichones hembras. El orden de eclosión no afectó la tasa de crecimiento ni el peso asintótico y sólo se observó un retraso en alcanzar el valor de masa asintótica para los pichones terceros en eclosionar. En promedio el número de pichones que abandonó exitosamente el nido fue 2,2. La supervivencia de los juveniles durante el primer mes de vida fue de 94%. Los machos adultos fueron en promedio mayores que las hembras para siete variables corporales. Estos resultados indican que el loro hablador es sexualmente dimórfico para la mayoría de las características de tamaño corporal y muestra dicromatismo sexual en la coloración del plumaje de la cabeza. La supervivencia de los nidos varió entre 27% y 67% según los años y el método empleado para estimarla. El 74% de los nidos encontrados antes del inicio de la puesta completó la incubación y el 49% produjo al menos un volantón. El análisis de los tiempos de supervivencia indicó que fracasaron más nidos durante la incubación y los primeros 10 días del período de pichones que durante el resto del período de crianza. Las tasas diarias de supervivencia diaria de los nidos oscilaron entre 98.5 y 99.5%, dependiendo del año. Los mejores modelos para explicar la supervivencia incluyeron como covariables importantes la edad del nido, la fecha de puesta, la altura y la inclinación del orificio de entrada. La fidelidad al sitio de nidificación por hembras anilladas fue de 68% y la reocupación de cavidades fue de 62%. Las características de las cavidades que mejor predijeron la reocupación fueron el espesor de la pared y la profundidad de la cavidad. La probabilidad de reocupación fue menor si el nido había fracasado el año previo que si había sido exitoso. En los departamentos de Almirante Brown y General Güemes, la deforestación y tala selectiva destruyeron por año casi 20.000 cavidades potenciales para el Loro Hablador. La extracción de pichones afectó en promedio 486 nidos por año. En los casos en que el orificio realizado para extraer los pichones fue correctamente reparado, la probabilidad de reutilización de la cavidad al año siguiente fue similar a la de cavidades sin extracción de pichones. Los nidos con extracción de pichones tuvieron una supervivencia posterior a la extracción menor los que nidos sin extracción (73% vs. 93%). Esta tesis es el primer trabajo sobre la ecología reproductiva del Loro Hablador en el Chaco seco Argentino. La información presentada constituye una contribución al estado del conocimiento de las estrategias reproductivas de los psitácidos. Además, esta información puede resultar relevante al momento de diseñar estrategias de manejo y conservación de esta especie.

BREEDING ECOLOGY OF THE BLUE FRONTED PARROT

(*AMAZONA AESTIVA*) IN THE ARGENTINEAN CHACO

ABSTRACT – I monitored Blue fronted Parrot nests during five consecutive breeding seasons (2002-2003 to 2006-2007) at Loro Hablador Provincial Park and neighboring areas (Chaco Province, Argentina). Parrots used cavities wide and deep in live and mature trees with high entrance holes. Clutch size was 3.7 eggs and it decreased along the breeding season. Number of eggs at the end of incubation was 3.6 and number of chicks hatched was 2.7. I observed brood reduction in 20% of the nests and it was more frequent in broods of three and four chicks. The length of the chick's period was positively associated with brood size. Male chicks reached a higher body mass and size than females. On average 2.2 chicks fledged per nest and young's survival during the first month was 94%. Adult males differ from adult females in seven morphometric variables and in the percentage of yellow plumage of the head, indicating that this species is sexually dimorphic and dichromatic. Nest survival varied between 27% and 67% depending of the year and method of estimation used. Seventy-four percent of the nests found during construction and early laying completed the incubation and 49% produced at least one fledgling. Most nests failed during the incubation and the first 10 days of the chick's period. Daily survival rates varied between 98.5% and 99.5%. The best models to explain survival included as covariables age of the nest, laying date, high and orientation of entrance hole. Nest site fidelity was 68% and cavity reoccupation was 62%. Cavity characteristics that best predicted reoccupation were deep and thick of the cavity wall. The probability of reoccupation was lower if the nest had failed the previous year than if it was successful. The number of cavities destroyed per year by deforestation and selective logging at Almirante Brown and General Güemes departments was 20,000 while chick's harvest affected 486 cavities per year and did not affect cavity reoccupation if the hole was correctly repaired. Harvested nests had a low survival than non-harvested nests (73% vs. 93%). The information presented in this thesis represents a contribution to the general knowledge of the reproductive strategies of parrots. In addition, this information could be relevant to develop management and conservation strategies for Blue-fronted Parrots.

AGRADECIMIENTOS

A Juan Carlos Reboreda, mi director, por conducirme y guiarme en mi formación. Agradezco enormemente su confianza, predisposición, atención, dedicación y consideración.

A aquellas personas que ofician u oficiaron de directores durante mi formación brindándome su apoyo, Graciela Canziani, Jorge Rabinovich, James Gilardi, John Blake y especialmente a Rosana M. Aramburu.

A los jurados Enrique Bucher, Carlos Darrieu y Pablo Yorio por las valiosas observaciones que contribuyeron a mejorar esta tesis.

A las instituciones. Al CONICET por las becas de Posgrado y a la CIC por las becas de iniciación y perfeccionamiento, sin las cuales esta tesis nunca habría llegado a término. A las Universidades por la educación pública y gratuita; y por brindarme lugar de trabajo: la División Vertebrados en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), el Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA) y el Instituto Multidisciplinario de Ecosistemas y Desarrollo Sustentable (UNCPBA)

El trabajo de campo fue muy intenso y me permitió conocer a mucha gente a la cual les estoy agradecido. Creo que cada una de estas personas merece una mención especial, pero no me alcanzarían las páginas de la tesis para expresar mi agradecimiento por lo tanto he decidido agruparlos. Mi agradecimiento a los vecinos del Parque por la ayuda y compañía que me brindaron durante cinco años de estadía en el monte, especialmente a Moncho y Chela Rojas, Clemente Mercado, y las familias de ambos, pero extensivo a Elpidio (Pollo), Alberto, La Familia Pérez, Chunca, y la familia Boeykens. Mi reconocimiento para aquellos fieles asistentes y compañeros del monte que nunca dudaron en acompañarme: Román Ruggera, Berenice Charpin, Joaquín Carreras,

Sarah Faegre, y Kelly Jones. A las segundas líneas, Luis Pagano, Chantal de la Fourniere, Ángel Nuevo González, Diego Nadalín, y Federico Ricciardi. A todos los voluntarios que no solo me ayudaron con el trabajo de campo, sino que aportaron dinero para hacer que este fuera posible: Maki Tagami, Nathan Briggs, Magalí Rohner, Jennifer Lang, Victoria Bland, Annie Cline, George Oláh, Marvin Friel, Julia Jenkins, Martiniano Corbetta, Cinthya Dabul, Zachary Holderby, Jason Sardell, y Genifer Lara. A otros colegas y compañeros de aventuras en el Chaco como Gerardo Marti, Leonardo Ceballos, Sebastian Poljak, Anahí Formoso, Sergio Seipke, Darío Podestá

A colegas y amigos con quienes discutimos resultados y compartimos enseñanzas, Federico Kacoliris, Walter Svagelj, Bettina Mahler, Hernán Povedano, Adrián Di Giacomo, Luciano Segura, Juan Ignacio Areta, Cecilia Kopuchian, Pablo Grilli, Cecilia de Mársico, Diego Tuero, Pablo Tubaro, Alicia de la Colina, Manuela Chomnalez, Vanina Fiorini, Carolina Fachinetti, Renato Caparroz y Pedro Blendinger. A todos los miembros del Laboratorio de Ecología y Comportamiento Animal de la FCEyN, UBA, por las enriquecedoras discusiones e intercambios de opinión.

A las ONG's que financiaron en parte mi trabajo de campo: The World Parrot Trust, The Amazona Society, Parrot People Fundación, The Birder's Exchange Program.

A la Dirección de Fauna, Parques y Ecología de la Provincia del Chaco, especialmente a Jorge Francia, Bruno Schwesig y Mario Cuevas, a la Dirección Provincial de Medio Ambiente y Recursos Naturales de la provincia de Jujuy, y a la Dirección de Fauna Silvestre de la Nación, por los permisos otorgados para trabajar en el Parque Provincial Loro Hablador, coleccionar y transportar muestras de ADN dentro y fuera del país.

A mis amigos Federico, Gonzalo y Hernán.

A mis padres que alimentaron mi interés por la naturaleza desde pequeño. A mis hermanos que siempre me apoyaron en cualquier empresa.

A Mika por brillar.

A Maru por todo, por ser y por estar siempre...

...si ella no fuera quien es, yo no sería quien soy.



CONTENIDO

RESUMEN	i
ABSTRACT.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
UNO - INTRODUCCIÓN	1
MARCO CONCEPTUAL	1
<i>La ecología reproductiva y el manejo de poblaciones.....</i>	<i>1</i>
<i>La situación de los psitácidos</i>	<i>3</i>
<i>La relevancia de la especie estudiada.....</i>	<i>4</i>
<i>Importancia y alcance de la tesis</i>	<i>4</i>
OBJETIVOS	5
ORDENAMIENTO DE LA TESIS.....	6
EL LORO HABLADOR.....	7
BÚSQUEDA Y MONITOREO DE NIDOS	15
DOS – SITIOS DE NIDIFICACIÓN.....	23
INTRODUCCIÓN	24
OBJETIVOS	25
MÉTODOS.....	26
ANÁLISIS.....	28
RESULTADOS.....	29
DISCUSIÓN	35
TRES – PUESTA, INCUBACIÓN Y CRÍA DE PICHONES	40
INTRODUCCIÓN	41

OBJETIVOS	42
MÉTODOS	43
ANÁLISIS	45
RESULTADOS	46
DISCUSIÓN	52
CUATRO – CRECIMIENTO, DESARROLLO Y DIMORFISMO SEXUAL.....	61
OBJETIVOS	64
MÉTODOS	64
ANÁLISIS	67
RESULTADOS	69
DISCUSIÓN	78
CINCO - ÉXITO DE NIDIFICACIÓN	86
INTRODUCCIÓN	87
OBJETIVOS	89
MÉTODOS	89
ANÁLISIS	90
RESULTADOS	93
DISCUSIÓN	100
SEIS – SITIOS DE NIDIFICACIÓN: CALIDAD Y FIDELIDAD	104
INTRODUCCIÓN	105
OBJETIVOS	106
MÉTODOS	107
ANÁLISIS	108
RESULTADOS	108
DISCUSIÓN	111
SIETE – CONSERVACIÓN DEL LORO HABLADOR	115
INTRODUCCIÓN	116
OBJETIVOS	118
MÉTODOS	118
RESULTADOS	122
DISCUSIÓN	125
OCHO – DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.....	131

UNO

INTRODUCCIÓN

MARCO CONCEPTUAL

La ecología reproductiva y el manejo de poblaciones

La ecología reproductiva estudia los procesos involucrados en el reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones. Este reclutamiento es consecuencia directa del esfuerzo reproductivo a nivel individual y que en conjunto se manifiesta como una propiedad emergente de la población (Berryman y Kindlman 2008). En el caso particular de las aves, los individuos deben alcanzar cierta condición reproductiva, encontrar un área apropiada de reproducción, elegir pareja con quien aparearse, producir huevos grandes y complejos que en la mayoría de los casos requieren de cuidados parentales y para casi todas las especies, cuidar de los pichones (Jamieson 2007). Todas estas etapas pueden ser manipuladas para influir en la dirección de cambio de la población en el tiempo (Sutherland y col. 2004).

El manejo de poblaciones abarca una amplia variedad de actividades, que van desde la conservación y recuperación de especies, hasta el control de plagas y especies invasoras, pasando por la extracción de individuos en poblaciones silvestres (Sinclair y col. 2006). En todos los casos, el eje fundamental es manipular los procesos demográficos, o su influencia en la trayectoria de la población, para lograr algún objetivo específico. En su forma más básica, esto significa alterar el número de juveniles que son reclutados en la población reproductiva, o cambiar la tasa de mortalidad de los

adultos (Sutherland 2000). A pesar de que los objetivos específicos del manejo pueden ser muy diferentes, el sistema biológico disponible para la manipulación es el mismo (Sinclair y col. 2006).

La construcción de modelos facilita la interpretación de la dinámica poblacional y constituye una herramienta importante de conservación porque los modelos pueden predecir el comportamiento de las poblaciones a lo largo del tiempo (Conroy y Carroll 2009). De hecho, los modelos demográficos son usados comúnmente para identificar problemas y tomar decisiones de manejo (Norris y Pain 2002, Sinclair y col. 2006). Los modelos demográficos usan estimaciones de parámetros relacionados a la mortalidad y a la fecundidad. Debido a que la mortalidad es un parámetro difícil de estimar, los modelos en aves generalmente se basan en datos de fecundidad y métodos indirectos para cuantificar la mortalidad (Sandercock y Beissinger 2002, Norris y Pain 2002, Clark y Martin 2007, Thomson y col. 2009). La validez de estos modelos depende de estimaciones precisas de los parámetros y de la exactitud con que estos parámetros representan el comportamiento de la especie a lo largo del tiempo (Beissinger y Westphal 1998, Thomson y col. 2009). Solo conociendo los parámetros reproductivos será posible estimar y predecir el máximo potencial de una población (van Dyke 2008).

Determinar los factores críticos que afectan el ciclo reproductivo es crucial para decidir cuales aspectos deben ser manejados, y en que nivel, para lograr un cierto tamaño poblacional (Pullin 2002). Para entender qué limita a las poblaciones de aves dentro del hábitat que estas ocupan, a menudo se distingue entre factores externos o ambientales que influyen sobre las poblaciones y características intrínsecas o demográficas que son afectadas por los factores externos (Newton 1998). Los factores limitantes externos incluyen a los recursos (alimento, sitios de nidificación, etc.), las especies competidoras y los enemigos naturales (predadores, enfermedades y parásitos). Cualquiera de estos factores puede ser considerado limitante si impide a la población crecer o causa su declinación. Una población en particular puede estar afectada por más de uno de estos factores, pero frecuentemente un factor tiene mayor importancia en un momento dado (Conroy y Carroll 2009). Las características intrínsecas (demográficas) incluyen las tasas de natalidad y mortalidad, inmigración y emigración y son los efectos netos donde media la influencia de los factores externos (Sutherland y col. 2004).

Ambos factores, extrínsecos e intrínsecos, pueden ser considerados como “causantes” de cambios poblacionales, el primero como causa última y el segundo como causa próxima (Newton

1998). Entonces, dentro de un hábitat adecuado, se puede decir que una población declina debido a una escasez de alimento (causa última) o debido a la mortalidad resultante (causa próxima).

Si vamos a entender qué determina el nivel promedio de las poblaciones, y porque este nivel varía en espacio y tiempo, debemos estudiar los factores externos. En nuestro intento de manejar poblaciones de aves, son los factores externos los que deben ser alterados antes de que cualquier cambio deseado en la población tenga lugar (Pullin 2002, Milner-Gulland y Rowcliffe 2007).

La situación de los psitácidos

Una elevada proporción de las especies de loros del mundo (36%) se encuentran listadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) como amenazadas o cercanas a la amenaza (IUCN 2010). Los principales problemas que enfrentan las poblaciones silvestres de loros son la pérdida de hábitat y la extracción de individuos de sus poblaciones para el mercado de mascotas, esta última actividad es la mayor en número dentro del tráfico de aves (Norris y Pain 2002, Carrete y Tella 2008). En algunos casos, el tráfico de aves silvestres puede exacerbar la pérdida de hábitat removiendo sitios de nidificación que pueden actuar como factores limitantes de las poblaciones de loros (BirdLife International, 2004, Gonzalez 2003). En algunas situaciones locales, otros factores pueden ser importantes, como la explotación para la obtención de plumas (e.g. Mack y Wright 1998, Herrera y Hennessey 2007), o la presencia de depredadores exóticos que fueron introducidos en islas (BirdLife International, 2004).

El tráfico de loros es una actividad que afecta el 55% de las especies de loros amenazadas y muchos estudios han identificado a la explotación de pichones, juveniles y/o adultos para el tráfico de mascotas como una de las amenazas a la estabilidad de las poblaciones silvestres de loros (Wright y col. 2001, Pain y col. 2006, Cooney y Jepson 2006).

La prohibición y la regulación han sido las dos vías más comunes para intentar disminuir el impacto del tráfico y los resultados han sido variables (Cooney y Jepson 2006). La prohibición a la importación en los principales países consumidores de mascotas (como los EEUU y Europa) tuvo mejores resultados que la prohibición a la exportación en países subdesarrollados, donde el comercio

ilegal se acrecentó (Snyder y col. 2000, Pain y col. 2006). La regulación ha mostrado resultados variables y ha permitido el desarrollo de planes de manejo para algunas especies (Rabinovich 2005).

La relevancia de la especie estudiada

Hasta el presente, la información biológica disponible acerca del Loro Hablador (*Amazona aestiva*), es escasa y no permite determinar cuáles son los principales factores que están limitando su reproducción (Fernandes Seixas y Mourao 2002). En la actualidad esta especie, al igual que la mayoría de las especies de loros Neotropicales, se enfrenta tanto a una acelerada transformación de su hábitat como a una explotación directa para el comercio de mascotas (Rabinovich 2005). La presión que ejercen las extracciones legal e ilegal justifica el desarrollo de una investigación comprensiva de su biología reproductiva.

Aspectos claves a resaltar sobre la especie estudiada:

- Pertenece al género más diverso de loros del Neotrópico.
- Este género tiene un 65% de las especies amenazadas.
- Existen vacíos importantes de información con respecto a los patrones básicos de su ecología reproductiva.
- Es una especie indicadora del estado de alteración del bosque chaqueño y podría actuar a modo de especie paraguas (e.g. su protección resultaría en la conservación del hábitat y de otras especies).
- Es una de las especies de aves silvestres más explotada de nuestro país y por ende una de las que más estudios necesita a fin de generar herramientas claras de manejo para su protección.

Importancia y alcance de la tesis

El estudio de los principales aspectos de la ecología reproductiva del Loro Hablador y los factores que la afectan permitirá aportar al conocimiento de las estrategias reproductivas de los psitácidos y al mismo tiempo establecer planes de manejo y conservación de esta especie. Este estudio

promoverá un desarrollo y una contribución sustancial al marco teórico de base para especies relacionadas.

Desde un punto de vista aplicado, se identificarán los principales requerimientos de nidificación y los efectos de disturbios antrópicos, como la deforestación y la extracción de pichones. Esto permitirá la elaboración de propuestas de manejo orientadas a la conservación del Loro Hablador y su hábitat.

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis es identificar y caracterizar los principales factores que afectan la reproducción de una población de Loro Hablador en el Parque Natural Provincial Loro Hablador y alrededores, en la provincia del Chaco. Algunos aspectos trascienden el marco geográfico y se extienden a otros sectores dentro del rango geográfico de la especie en Argentina.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Determinar la disponibilidad y características de las cavidades utilizadas para nidificar.
2. Determinar el tamaño de los huevos y nidadas, su variación lo largo y entre temporadas reproductivas, determinar el éxito de eclosión y las tasas de supervivencia de los pichones.
3. Describir el crecimiento y desarrollo de los pichones y determinar la presencia de dimorfismo sexual en juveniles y adultos.
4. Estimar y modelar el éxito de nidificación, evaluar las tasas de depredación de nidos y las especies depredadoras, determinar la tasa de abandono de nidos y sus posibles causas en las distintas etapas del ciclo de nidificación.
5. Analizar la reutilización de cavidades y si estas constituyen un recurso limitante durante la temporada reproductiva.
6. Determinar los efectos de la extracción comercial de pichones sobre la reutilización de cavidades y la probabilidad de éxito del nido o de los pichones remanentes. Analizar los

efectos relativos de la extracción de pichones y de la transformación del hábitat sobre las poblaciones de Loro Hablador.

ORDENAMIENTO DE LA TESIS

Este trabajo está organizado en ocho capítulos. En este primer capítulo de introducción se presenta el marco teórico y los objetivos generales de la tesis, la especie estudiada, el área de estudio y la metodología general. En el capítulo dos se caracterizan los sitios de nidificación del Loro Hablador, se evalúa la disponibilidad de alimento y cavidades y se describen las características de las cavidades utilizadas para nidificar. En el capítulo tres se describen los principales aspectos de la ecología reproductiva. En el capítulo cuatro se analiza el crecimiento de los pichones y el dimorfismo sexual. En el capítulo cinco se modela la supervivencia de los nidos. En el capítulo seis se analizan los patrones de reutilización de cavidades. En el capítulo siete se evalúa el impacto de las actividades antrópicas sobre la población de loros del impenetrable chaqueño. Por último, en el capítulo ocho se presentan las principales conclusiones.

EL LORO HABLADOR

Los loros (orden Psittaciformes) son un grupo distintivo y monofilético, con poca semejanza a cualquiera de los ordenes existentes (Smith 1975, van Tuinen y col. 2000) y recientemente propuesto como grupo hermano de los paseriformes (Hackett y col. 2008). El grupo se habría originado en el Eoceno temprano (Fig.1.1), aunque análisis más recientes encontraron evidencias de un origen y diversificación inicial en Gondwana durante el Cretácico (Wright y col. 2008). La característica más conspicua de los loros es tal vez su pico corto, curvo y redondeado. Otras características incluyen cabeza grande y ancha, lengua prensil, pie zigodáctilo y cera desnuda rodeando las narinas en la base de las mandíbulas (Forshaw 1989). El orden incluye unas 350 especies distribuidas mayormente cerca de los trópicos y concentradas en el hemisferio sur. Los loros se han destacado por su longevidad e inteligencia (Prestwich 1969, Pepperberg 1996, Brouwer y col. 2000, Emery 2006, Huber y Gajdon 2006). Si bien la información acerca de la longevidad de individuos en la naturaleza es escasa, en cautiverio algunas especies han superado los 80 años de vida (Munshi-South y Wilkinson 2006). La mayoría de las especies se alimenta de semillas y frutos y casi todas nidifican en huecos o cavidades en árboles que no excavan ellos mismos (del Hoyo y Elliot 1997). La gran mayoría de las especies son monógamas y aparentemente las parejas duran largos períodos, posiblemente de por vida (Forshaw 1989).

Los loros del género *Amazona* conforman un grupo de loros bien definido (Christidis y col. 1991). Son loros de tamaño medio (25 a 45 cm), sin dimorfismo sexual y en general de color verde con colores variables en la cabeza, alas y cola. Todas las especies tienen la habilidad de imitar la voz humana. El género *Amazona* es americano, de distribución tropical y presenta entre 28 y 31 especies según las diferentes opiniones taxonómicas (Martuscelli y Yamashita 1997, Eberhard y col. 2004, Russello y Amato 2004, Ribas y col. 2007). Algunas especies, como *Amazona ochrocephala*, muestran una alta variabilidad geográfica y en algún momento sus razas fueron consideradas especies diferentes (Albertani y col. 2000, Eberhard y col. 2004), pero estudios recientes conservan la figura de especie para los diferentes grupos geográficos (Ribas y col. 2007). Enkerlin-Hoeflich (1995) distingue dos grandes grupos de amazonas en términos ecológicos: los insulares y los continentales. El grupo de

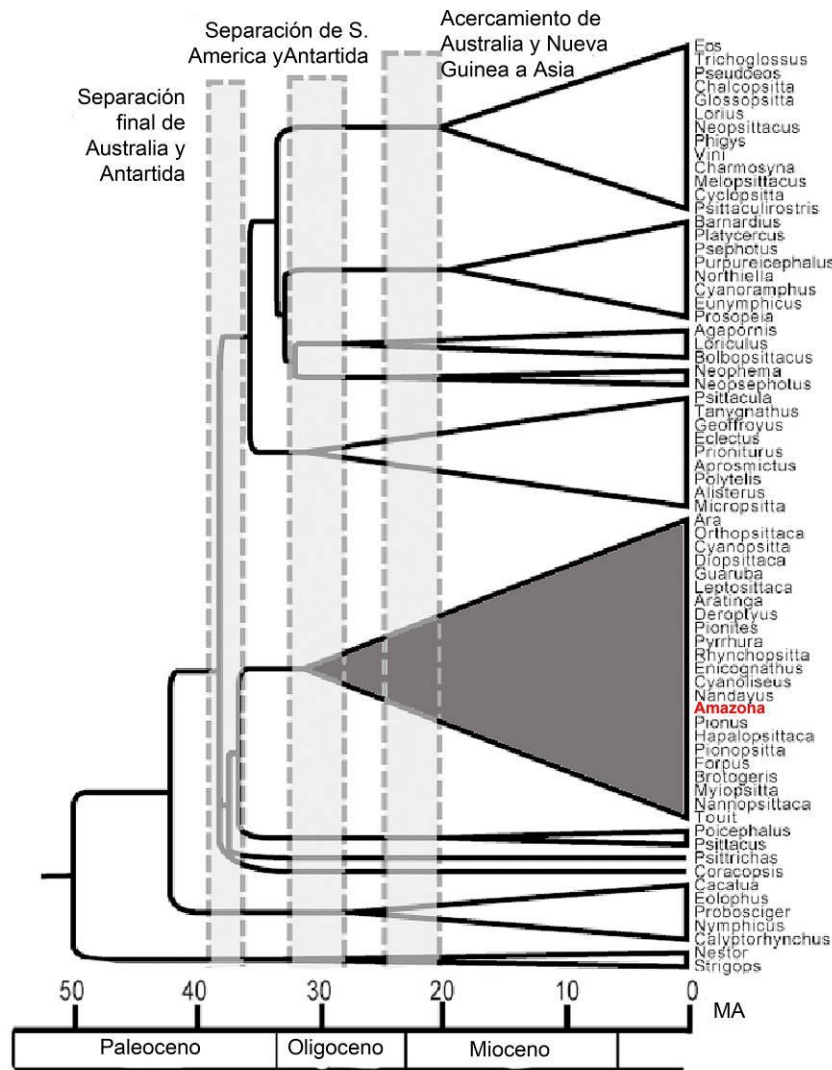


Figura 1.1. Cronograma con los puntos de divergencia entre géneros de loros. En gris aparecen los loros Neotropicales (Tribu Arini). Modificado de Wriqht y col. (2008).

los insulares abarca 9 especies que habitan exclusivamente islas del Caribe. En este grupo cada especie está generalmente circunscripta a una isla y no es común que se solapen más de dos especies de *Amazona* por isla. El grupo de los continentales abarca las restantes 20 especies y el solapamiento entre especies es mucho más común. A pesar de que se las denomina “continentales”, algunas especies del grupo presentan subespecies en islas del Caribe. En general, las especies y subespecies de *Amazona* que habitan islas son más sensibles a los problemas de destrucción de hábitat debido a su distribución restringida y todas enfrentan serios problemas de conservación, habiéndose extinguido ya dos especies: *A. violacea* en la isla de Guadalupe y *A. martinicana* en Martinica. Las especies

continentales en general tienen una distribución más amplia que las insulares. Sin embargo, la mitad de las especies presenta algún grado de amenaza. El estado de conservación de los Amazona es preocupante ya que el 65% de las especies está bajo alguna figura de amenaza: Tres especies cercanas a la amenaza (*A. dufresniana*, *A. leucocephala*, *A. tucumana*), 10 especies vulnerables (*A. agilis*, *A. arausiaca*, *A. barbadensis*, *A. brasiliensis*, *A. collaria*, *A. finschi*, *A. guildingii*, *A. pretrei*, *A. ventralis*, *A. versicolor*), 5 especies en peligro de extinción (*A. imperialis*, *A. oratrix*, *A. rhodocorytha*, *A. viridigenalis*, *A. vinacea*) y una especie críticamente amenazada (*A. vittata*) (IUCN, 2010).

El Loro Hablador (*Amazona aestiva*) es una especie continental con un amplio rango de distribución (aproximadamente 3.7 millones de km², Fig.1.2). Es un loro característico de la “diagonal de las formaciones abiertas”, corredor sudamericano de vegetación abierta de dirección sudoeste-noreste (Vanzolini 1974). En ambos extremos de este corredor la vegetación está dominada por bosques xéricos, denominados “Chaco” en el extremo sudoeste y “Caatinga” en el noreste. En el centro del corredor, en Brasil y Paraguay, el paisaje está dominado por un mosaico de sabanas y bosques abiertos denominado “Cerrado” (Ratter y col. 1997).

Se han reconocido dos subespecies de Loro Hablador: *A. aestiva aestiva*, cuya distribución está limitada a la porción noreste de Brasil y caracterizada por tener hombros rojos y patas verdes; y *A. aestiva xanthopterix*, con una distribución más amplia que se extiende desde el centro sur de Brasil, por Paraguay, este de Bolivia y norte de Argentina y que se caracteriza por tener hombros amarillos y rojos, y patas amarillas (Darrieu 1983). Estudios recientes encontraron una correspondencia entre grupos genéticos y subespecies (Caparroz y col. 2009). Las diferencias de plumaje entre subespecies no siempre son evidentes y al menos, en el caso de *A.aestiva xanthopterix*, su coloración exhibe grandes variaciones (Areta 2007). Algunos estudios genéticos sugieren que la taxonomía tradicional



Figura 1.2. Área de distribución del Loro Hablador (*Amazona aestiva*) modificado a partir de Forshaw (2006).
Fotografías de Darío Podestá

basada en las características del plumaje debería ser revisada (Ribas y col. 2007). Como ejemplo de ello, diferentes filogenias moleculares corroboraron que al menos una subespecie de *A. ochrocephala* forma parte de un grupo polifilético junto a *A. aestiva* (Eberhard y col. 2004, Russello y Amato 2004, Ribas y col. 2007, Caparroz y col. 2009).

A pesar de existir abundante información en forma de “literatura gris”, las publicaciones acerca del Loro Hablador en nuestro país han sido escasas. Existen algunos estudios sobre vocalizaciones y el estado de conservación de poblaciones relictuales (Fernandez Juricic y col. 1998a, Fernandez Juricic y col. 1998b, Fernandez Juricic y Martella 2000) y algunas notas sobre las características de los nidos (Sauad y col. 1991a, Sauad y col. 1991b, Quiroga 2007). La biología reproductiva ha sido descrita para la subespecie *A. aestiva aestiva* en Brasil (Fernandes Seixas y Mourao 2002, Fernandes Seixas y Mourao 2003).

El tamaño poblacional del Loro Hablador no ha sido estimado y su estado de conservación está considerado por la IUCN como de preocupación menor (Birdlife International 2010, IUCN 2010). En nuestro país el área de distribución de la especie ha disminuido progresivamente, principalmente en el noroeste y sur de la región Chaqueña argentina, donde ha quedado restringida a fragmentos boscosos más o menos dispersos (Bucher y col. 1992, Nores y Yzurieta 1994, Fernandez Juricic y col. 1998a). A su vez, los bosques que actualmente habita están siendo deteriorados por una continua extracción de madera para leña y postes y en menor medida por el sobrepastoreo que altera la estructura del sotobosque (Adamoli y col. 1990).

El otro factor que afecta negativamente a las poblaciones de Loro Hablador en Argentina es la extracción de pichones para el comercio de mascotas. Esta actividad alcanzó su mayor desarrollo durante la década de 1980, cuando más de medio millón de individuos fueron extraídos para ser vendidos en el mercado de mascotas (Goldfeder 1991, Rabinovich 2005). A pesar de las prohibiciones y regulaciones que surgieron durante la década de 1990, la extracción continúa siendo una actividad común en el norte argentino.

ÁREA DE ESTUDIO

La mayor parte de esta tesis fue realizada en el Parque Natural Provincial Loro Hablador y sus alrededores, en la provincia del Chaco (25° 26' S, 61° 52' W, 170 m snm; Fig. 1.3). El parque forma parte de la eco-región denominada “El Gran Chaco”, una dilatada llanura subtropical de bosques semiáridos que ocupa alrededor de 1.000.000 de km² y se extiende a través de Argentina (46%), Paraguay (32%), Bolivia (15%) y Brasil (7%, Zak y col. 2004).

El clima de la región es subtropical cálido y tiene un carácter continental marcado. La temperatura media anual es 21.9 °C. En el verano la temperatura máxima supera frecuentemente los 40 °C mientras que en invierno la temperatura mínima puede tomar valores inferiores a los 5 °C. En promedio hay 15 días con heladas por año.

El régimen pluviométrico es de tipo monzónico, con el 80% de las precipitaciones concentradas en los meses de verano (diciembre a marzo). La precipitación anual es de 692 mm en promedio y muestra una gran variación entre años (Fig. 1.4). Como ejemplo, se puede considerar que las lluvias extremas se separan entre un 37% y un 78% del promedio y si estos valores son tomados mensualmente, las variaciones pueden superar el 100%. La evapotranspiración potencial del área varía entre los 1100 y 1300 mm anuales haciendo que la región tenga un déficit hídrico que puede oscilar entre los 100 y 600 mm y que alcanza su máximo durante la primavera. Los vientos predominantes en la región son los del cuadrante Norte y Sur (Boletta y col. 1989).

El Chaco era una gran fosa que fue llenada con materiales transportados desde la sierra del oeste (Iriondo 1993). La mayoría de estos materiales (poco lavados y de origen volcánico) se depositaron en una región seca con drenaje impedido (Iriondo 1993, Alvarez y Lavado 1998). Por lo tanto,

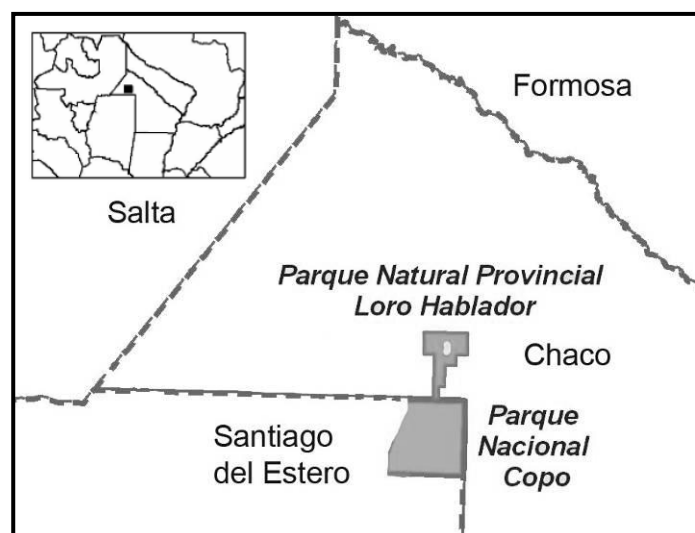


Figura 1.3. Localización del Parque Natural Provincial Loro Hablador.

prácticamente todos los suelos son illíticos (arcillas) y mólicos (neutros en todo el perfil). La deposición fue eólica en su mayoría, pero como la región está atravesada por ríos que cambian continuamente de lecho, el relieve ha sido remodelado por ellos y hay algunos suelos aluviales de origen lacustre, o formados en terrazas (Adamoli y col. 1990).

La unidad geomorfológica que sostiene el área del Parque Provincial se denomina llanura aluvial del Río Salado-Juramento. Esta unidad está caracterizada por un relieve plano con muy suave pendiente (menor al 0.04%) de dirección NW-SE. Los desplazamientos laterales del antiguo sistema fluvial Salado-Juramento generaron dos formas representativas principales, las llanuras de interfluvio y los paleocauces o vías de desagüe fósiles. Las primeras están caracterizadas por la presencia de bosques continuos, mientras que los paleocauces, actualmente colmatados, están cubiertos por vegetación herbácea (Adamoli y col. 1972). Desde el punto de vista biogeográfico, el P.P. Loro Hablador está situado en el centro del Chaco Semiárido, la más extensa de las tres subregiones que integran el Chaco seco (Cabrera y Willink 1982). Es en esta subregión donde el bosque chaqueño encuentra su mayor expresión por la continuidad y la extensión de la masa boscosa.

A nivel de comunidad, es posible distinguir en el P.P. Loro Hablador dos comunidades vegetales bien diferenciadas: el bosque de quebrachos o “quebrachal”, desarrollada sobre suelos maduros; y las sabanas de espartillo o aibe, extendidas a lo largo de los “caños” o paleocauces (Fig. 1.5). El bosque de quebrachos ha sido descrito extensamente en Morello y Adámoli (1974). Es un bosque medio-alto, de 15 a 18 m de altura en el que predominan el quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis lorentzii*) y el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) y aparecen en menor densidad el yuchán (*Ceiba insignis*), el molle negro (*Bumelia obtusifolium*) y en algunas regiones el palo santo (*Bulnesia sarmientoi*). Es en este estrato donde aparecen la mayoría de las cavidades utilizadas por el Loro Hablador. Estas se desarrollan sobre los troncos de árboles vivos donde las ramas fueron arrancadas, generalmente debido a la acción del viento. Cuando en este tipo de árboles una rama es arrancada, la cicatriz generada a partir del floema (tejido vivo) se limita a los bordes, quedando el centro de la madera expuesto al ataque de hongos e insectos. A diferencia de los bosques del hemisferio norte, la gran mayoría de las cavidades en el Chaco seco tienen este tipo de origen, siendo escasas las cavidades originadas por acción directa de pájaros carpinteros.

El segundo estrato arbóreo, de 8 a 12 m de altura, comprende al mistol (*Zizyphus mistol*), los algarrobos (*Prosopis* sp.), el guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), el palo cruz (*Tabebuia nodosa*), la sachapera (*Acanthosyris falcata*), la brea (*Cercidium praecox*) y otras especies arbóreas de menor altura que a menudo se confunden en el estrato arbustivo como la sombra de toro (*Jodinia rhombifolia*), los talas (*Celtis* sp.), el iscayante (*Mymozyganthus carinatus*), la tusca (*Acacia macrantha*), el teatín (*Acacia furcatispina*), y los garabatos (*Acacia praecox*, *Mimosa detinens*).

El estrato arbustivo está bien desarrollado y en la mayor parte del área constituye un dosel continuo. Son frecuentes: *Castela coccinea*, *Capparis retusa*, *Capparis tweediana*, *Capparis*

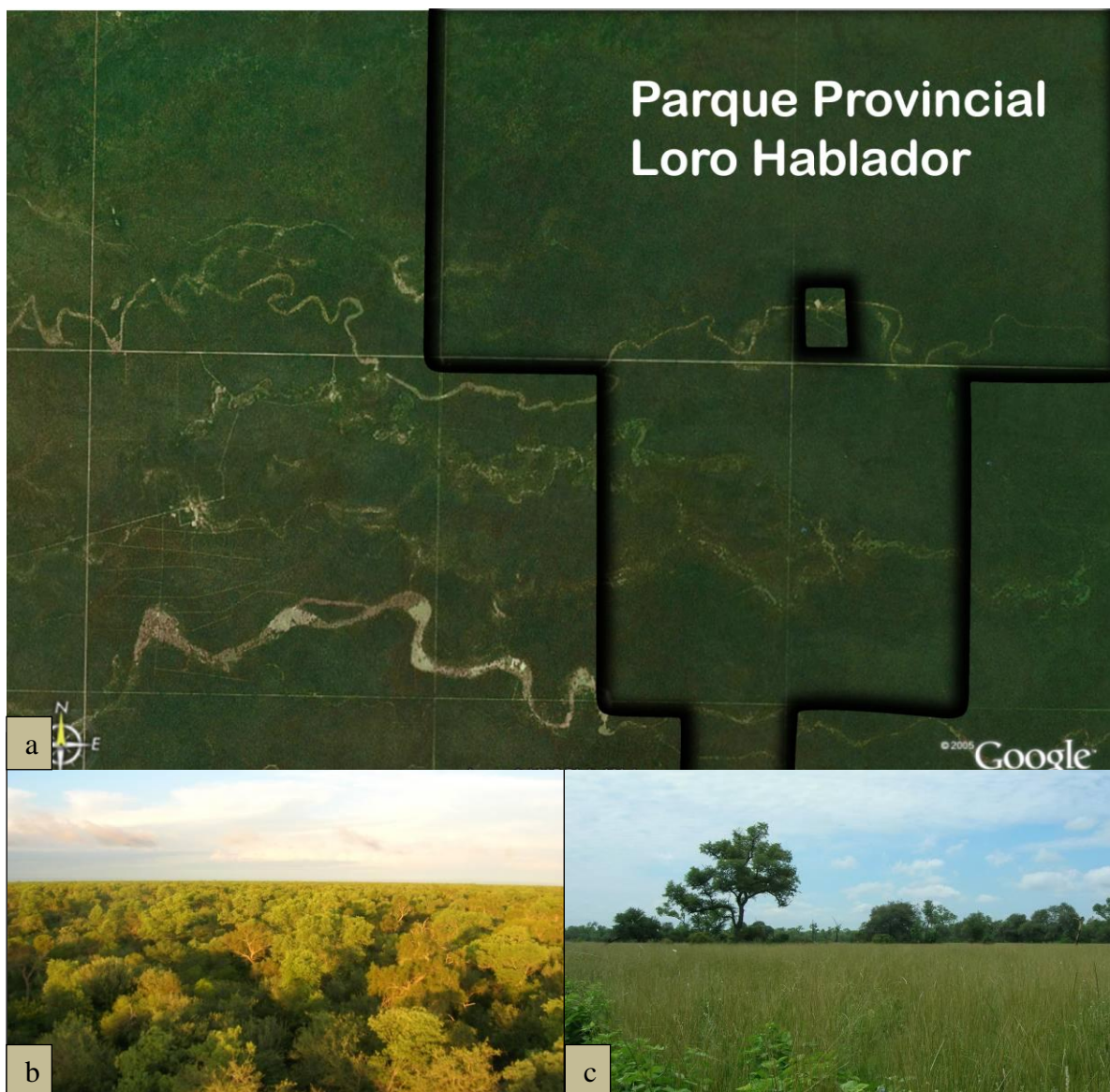


Figura 1.5. a) Imagen satelital del área de estudio donde pueden apreciarse los paleocauces de dirección oeste-este; b) vista del dosel del bosque y c) detalle de un aibal o paleocauce

salicifolia, *Capparis atamisquea*, *Capparis speciosa*, *Ruprechtia triflora*, *Bulnesia bonaeriensis*, *Schinus sp.* y *Bougainvillea sp.* Las cactáceas son escasas en el quebrachal virgen, y se hacen más abundantes en áreas con presión de ganado. Las más conspicuas son el quimil (*Opuntia quimilo*) y los cardones (*Stetsonia coryne* y *Cereus validus*).

Las formaciones de *Bromelia hieronymi* (chaguarales), aunque no muy extensas aparecen dominando el estrato herbáceo en algunas zonas. También son comunes algunas enredaderas (*Dolichandria*, *Piptecoctenium*), epífitas (*Cyrtopodium*, *Tillandsia*, *Usnea*) y parásitas (*Ligaria*).

Las sabanas de espartillo o aibe, localmente conocidas como “caños” o “aibales”, son pastizales abiertos dominados por *Elionurus muticus* (Poaceae). Aparecen árboles aislados, y sobre estos paleocauces suelen ser más frecuentes los yuchanes (*Ceiba insignis*) y los molles negros (*Bumelia obtusifolium*).

La fauna del P.P. Loro Hablador corresponde desde el punto de vista biogeográfico a la Provincia Chaqueña (Cabrera y Willink 1982) y muestra cierta afinidad biogeográfica con la Caatinga que se evidencia en las faunas de anuros (Lutz 1954), lagartos (Vanzolini y Heyer 1985) y aves (Short 1975). Este patrón biogeográfico ha sido explicado por los cambios climáticos ocurridos en Sudamérica en tiempos relativamente recientes, que determinaron grandes oscilaciones en los límites de todas las formaciones xéricas (Vuilleumier 1971, Bucher 1983). El Parque ha sido considerado como un área importante para la conservación de las aves (AICA, AR104; Di Giacomo 2005).

BÚSQUEDA Y MONITOREO DE NIDOS

Los datos de nidificación fueron colectados desde inicios de octubre hasta fines de febrero en cinco temporadas consecutivas (2002-2003 al 2006-2007). En cada temporada reproductiva se buscó intensivamente nidos de Loro Hablador dentro y en los alrededores del Parque Provincial Loro Hablador. La búsqueda de nidos comenzó en la última semana de septiembre (a excepción de la temporada reproductiva 2002-2003 en la que comenzó en la primer semana de diciembre) y se extendió hasta principios de febrero del año siguiente. Los nidos fueron encontrados en la mayoría de los casos observando el comportamiento de las parejas reproductivas (Martin y Geupel 1993). Después de localizar un nido potencial (un árbol con una cavidad y actividad por parte de los loros), se accedió al orificio de entrada usando equipo de escalada (Fig. 1.5a). Los nidos fueron marcados con placas plásticas numeradas, clavadas en el tronco principal. Para facilitar la inspección regular del contenido de los nidos, en la mayoría de los árboles se abrió un hueco cerca del fondo de la cavidad (Fig. 1.5b). El hueco fue cerrado utilizando tapas construidas en cemento (Fig. 1.5c).

En cada árbol-nido se registró la especie y el diámetro a la altura del pecho (DAP). Se registró la posición del fondo de la cavidad y del orificio de entrada a la misma, con respecto al orden de ramificación del árbol nido (ej.: tronco principal, ramificación de 1^{er} orden, 2^{do} orden). Para cada orificio de entrada se midió: 1) altura (desde el suelo hasta la base del orificio de entrada, precisión 1 cm); 2) diámetro mayor y menor (precisión 0.1 cm), orientación (en grados) y 3) inclinación del orificio de entrada con respecto a la vertical. Los valores de inclinación fueron asignados a cinco categorías, siendo -2= cercana a 0° (expuesta hacia el suelo), -1= cercana a 45°, 0= cercana a 90°, +1=cercana a 135°, y +2=cercana a 180° (expuesta hacia el cielo). A su vez, en cada cavidad se midió: 1) profundidad (desde la base del orificio de entrada hasta el fondo de la cavidad, precisión 0.1 cm), 2) diámetro de la cámara de cría (precisión 0.1 cm), y 3) espesor de la pared (estimado como la diferencia entre el diámetro externo e interno de la cavidad, precisión 0.1 cm). En algunas cavidades la profundidad fue medida en años sucesivos con el objetivo de determinar si esta cambiaba en forma significativa durante el estudio.



Figura 1.5. Detalle de la metodología para: a) subir a los árboles, b) abrir los huecos de inspección o caladuras y c) el sistema de tapas de cemento.

En algunas cavidades se capturó al individuo que estaba incubando siguiendo los procedimientos descritos por Stanback y Koenig (1994). Los individuos capturados fueron anillados con anillos numerados de metal de 90 mm de diámetro interior.

Los nidos fueron monitoreados regularmente hasta que los pichones abandonaron el nido o el nido fue abandonado o depredado. El intervalo promedio entre visitas fue de 4.84 días (6.2 en 2002-2003, 3.9 en 2003-2004, 3.3 en 2004-2005, 5.2 en 2005-2006 y 7.8 en 2006-2007). Una nidada fue considerada exitosa si produjo al menos un volantón. Esto fue confirmado por la presencia del pichón completamente emplumado presente en el nido en la última visita y a) nuevos volantones vistos u

oídos en los alrededores del nido, o b) nido no disturbado y en buena condición. La pérdida de nidadas atribuida a depredación fue confirmada usando alguno de los siguientes criterios: restos de huevo, pichón o adulto dentro del nido y nido vacío antes de la fecha probable de vuelo. Las nidadas que fracasaron (e.g. los padres no continuaron atendiendo el nido) conteniendo huevos o pichones fueron consideradas como abandonadas. Las causas de abandono fueron identificadas como: tormentas (ruptura o inundación de la cavidad), infertilidad (ninguno de los huevos eclosionó a pesar de haber transcurrido un período mayor al de incubación), muerte de los pichones y causa desconocida.

Los huevos fueron rotulados según el orden de puesta utilizando un marcador indeleble (Fig. 1.4a). Durante el período de eclosión de los huevos, los nidos fueron revisados cada 1-2 días (mayormente en forma diaria). El destino final de cada huevo se estableció según las siguientes categorías: a) exitoso, si sobrevivió intacto hasta la fecha estimada de eclosión, o b) no exitoso, si presentó roturas o si desapareció entre dos visitas consecutivas mientras el resto de la nidada permaneció intacta hasta la fecha estimada de eclosión. Para cada huevo presente en el nido al final de la incubación se registró si eclosionó o no. La mayoría de los huevos que no eclosionaron fueron dejados dentro del nido. En algunos casos, sin embargo, estos huevos fueron removidos y se examinó su contenido.

Los pichones recién nacidos fueron marcados con tinta indeleble en la cabeza (Fig. 1.6b) y aquellos que alcanzaron los 20 días de edad fueron anillados con anillos metálicos numerados de 90 mm de diámetro interior (Fig. 1.6c). Durante el período de crianza de pichones los nidos fueron revisados cada 3-5 días para determinar el destino de los pichones. El destino de cada pichón se estableció como a) exitoso, si logró volar del nido, o b) no exitoso, si el pichón murió o desapareció del nido entre dos visitas sucesivas luego de presentar signos evidentes de desnutrición (*i.e.* escaso o nulo aumento de peso entre dos visitas sucesivas, reducción de la masa muscular o menor tamaño corporal que lo esperado según la edad). Los pichones en apariencia saludables (*i.e.* bien nutridos y sin presencia de ectoparásitos) que desaparecieron del nido entre visitas sucesivas fueron considerados depredados.

Se tomaron muestras de sangre de los pichones y adultos capturados (20-50 μ l) por medio de una punción en la vena braqueal con una aguja 29G. La sangre fue colectada con un tubo capilar



Figura 1.6. Identificación de huevos y pichones con tinta indeleble (a) y (b) y con anillos metálicos numerados (c).

heparinizado, e inmediatamente mezclada con 0,5 ml de buffer de lisis (100mM Tris pH 8, 10 mM NaCl, 100mM EDTA, 2% SDS) y almacenada a temperatura ambiente hasta su análisis.

Se obtuvo el sexo de todos los individuos mediante amplificación de un intrón de tamaño diferente dentro del gen CHD (*Chromo-helicase-DNA binding protein*) de los cromosomas de las aves (Ellegren y col. 1996). El ADN fue extraído de las muestras de sangre utilizando un protocolo estándar y amplificado usando los *primers* F2 y R2 con una temperatura de *annealing* de 50°C (Quintana y col. 2003). Los productos de la PCR fueron separados en gel de agarosa al 2% y teñidos con bromuro de etilo. La presencia de una banda indica machos (ZZ), mientras que dos bandas indican hembras (ZH).

REFERENCIAS

- Adamoli, J., R. Neumann, A. D. Ratier De Colina, y J. Morello. 1972. El Chaco aluvional salteño. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 9:165-237.
- Adamoli, J., E. Sennhauser, J. M. Acero, y A. Rescia. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17:491-500.
- Albertani, F. B., P. Martuscelli, C. Yamashita, P. A. Otto, y A. Wantjal. 2000. Genetic variability estimates in the Marajó Yellow-crowned Amazon (*Amazona ochrocephala xantholaema*) (Psittacidae). *Ornitología Neotropical* 11:307-314.

- Alvarez, R., y R. S. Lavado. 1998. Climate, organic matter and clay content relationships in the Pampa and Chaco soils, Argentina. *Geoderma* 83:127-141.
- Areta, J. I. 2007. A green-shouldered variant of the Turquoise-fronted Amazon *Amazona aestiva* from the Sierra de Santa Bárbara, north-west Argentina. *Cotinga* 27:71-73.
- Beissinger, S. R., y M. I. Westphal. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62:821-841.
- Berryman, A. A., y P. Kindlman. 2008. Population systems. Springer Science + Business Media B.V., Pulman.
- BirdLife International. 2004. Threatened birds of the world 2004. CD-Rom. Cambridge.
- BirdLife International. 2009. Species factsheet: *Amazona aestiva*. Descargado de <http://www.birdlife.org> el 27 de mayo de 2010.
- Boletta, P. E., L. R. Acuña, M. L. De Moya, y Juárez. 1989. Análisis de las características de la Provincia de Santiago del Estero y comportamiento del tiempo durante la sequía de la campaña agrícola 1988/89. INTA-Universidad Nacional de Santiago del Estero, Santiago del Estero.
- Brouwer, K., M. L. Jones, C. E. King, y H. Schifter. 2000. Longevity records for Psittaciformes in captivity. *International Zoo Yearbook* 37:299-316.
- Bucher, E. H. 1983. Chaco and Caatinga: South American arid savannas, woodlands and thickets. En B. Huntley y B. Walker (eds.). *Ecology of Tropical Savannas*. Heidelberg: Springer-Verlag.
- Bucher, E. H., C. Saravia, S. Miglietta, y M. E. Zaccagnini. 1992. Status and management of the Blue-fronted Amazon parrot in Argentina. *PsittaScene* 4:3-6.
- Cabrera, A. L., y A. Willink. 1982. Biogeografía de América Latina. Serie Biología Monografía 13. OEA, Washington.
- Caparroz, R., G. H. F. Seixas, I. Berkunsky, y R. G. Collevatti. 2009. The role of demography and climatic events in shaping the phylogeography of *Amazona aestiva* (Psittaciformes, Aves) and definition of management units for conservation. *Diversity and Distributions* 15:459-468.
- Carrete, M., y J. L. Tella. 2008. Wild-bird trade and exotic invasions: a new link of conservation concern? *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:207-211.
- Christidis, L., D. D. Shaw, y R. Schodde. 1991. Chromosomal Evolution in Parrots Lorikeets and Cockatoos Aves Psittaciformes. *Hereditas Lund* 114:47-56.
- Clark, M. E., y T. E. Martin. 2007. Modeling tradeoffs in avian life history traits and consequences for population growth. *Ecological Modelling* 209:110-120.
- Conroy, M. J., y J. P. Carroll. 2009. Quantitative conservation of vertebrates. John Wiley and Sons, Oxford.
- Cooney, R., y P. Jepson. 2006. The international wild bird trade: what's wrong with blanket bans? *Oryx* 40:18-23.
- Darrieu, C. A. 1983. Revisión de las razas geográficas de *Amazona aestiva* (Linne), (Aves, Psittacidae). *Neotropica* 29:3-10.
- del Hoyo, J., y A. Elliot. 1997. Handbook of the Birds of the World: Sandgrouse to Cuckoos. Lynx, Barcelona.
- Di Giacomo, A. S. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. Temas de Naturaleza y Conservación ed. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Eberhard, J. R., E. Bermingham, y J. R. Eberhard. 2004. Phylogeny and biogeography of the *Amazona ochrocephala* (Aves: Psittacidae) complex. *Auk* 121:318-332.
- Ellegren, H., L. Gustafsson, y B. C. Sheldon. 1996. Sex ratio adjustment in relation to paternal attractiveness in a wild bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93:11723-11728.
- Emery, N. J. 2006. Cognitive ornithology: The evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361:23-43.
- Fernandes Seixas, G. H., y G. Mourao. 2003. Growth of nestlings of the Blue-fronted Parrot (*Amazona aestiva*) raised in the wild or in captivity. *Ornitologia Neotropical* 14:295-305.

- Fernandes Seixas, G. H., y G. D. Mourao. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Field Ornithology* 73:399-409.
- Fernandez Juricic, E., y M. B. Martella. 2000. Guttural calls of Blue-fronted Amazons: Structure, context, and their possible role in short range communication. *Wilson Bulletin* 112:35-43.
- Fernandez Juricic, E., M. B. Martella, y E. V. Alvarez. 1998a. Situación actual de la Amazona frentiazul (*Amazona aestiva*) en una reserva al límite sur de su distribución. *Ardeola* 45(1), 77-82.
- Fernandez Juricic, E., M. B. Martella, y E. V. Alvarez. 1998b. Vocalizations of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Chancaní reserve, Cordoba, Argentina. *Wilson Bulletin* 110:352-361.
- Forshaw, J. M. 1989. *Parrots of the World*. Landsdowne, Melbourne.
- Goldfeder, S. 1991. Exportaciones de Psittaciformes de La República Argentina (Período 1985/1989). Dirección Nacional de Fauna Silvestre, Buenos Aires.
- Gonzalez, J. A. 2003. Harvesting, local trade, and conservation of parrots in the Northeastern Peruvian Amazon. *Biological Conservation* 114:437-446.
- Hackett, S. J., R. T. Kimball, S. Reddy, R. C. K. Bowie, E. L. Braun, M. J. Braun, J. L. Chojnowski, W. A. Cox, K. L. Han, J. Harshman, C. J. Huddleston, B. D. Marks, K. J. Miglia, W. S. Moore, F. H. Sheldon, D. W. Steadman, C. C. Witt, y T. Yuri. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320:1763-1768.
- Herrera, M., y B. Hennessey. 2007. Quantifying the illegal parrot trade in Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, with emphasis on threatened species. *Bird Conservation International* 17:295-300.
- Huber, L., y G. K. Gajdon. 2006. Technical intelligence in animals: the kea model. *Animal Cognition* 9:295-305.
- Iriondo, M. 1993. Geomorphology and late Quaternary of the Chaco (South America). *Geomorphology* 7:289-303.
- IUCN. 2010. The IUCN Red List of threatened species. Descargado de <http://www.iucnredlist.org/> el 27 de Mayo de 2010.
- Jamieson, B. G. M. 2007. *Reproductive biology and phylogeny of birds. Part B*. Science Publisher, Jersey.
- Lutz, B. 1954. Anfibios anuros do Distrito Federal. *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz* 52:155-238.
- Mack, A. L., y D. D. Wright. 1998. Status and conservation of the threatened Vulturine Parrot, *Psittichas fulgidus*. *Bird Conservation International* 8:185-194.
- Martin, T. E., y G. R. Geupel. 1993. Nest-Monitoring Plots: Methods for Locating Nests and Monitoring Success. *Journal of Field Ornithology* 64:507-519.
- Martuscelli, P., y C. Yamashita. 1997. Rediscovery of the White-chicked Parrot *Amazona kawalli* (Grantsau and Camargo, 1989), with notes on its ecology, distribution and taxonomy. *Ararajuba* 5:97-113.
- Milner-Gulland, E. J., y J. M. Rowcliffe. 2007. *Conservation and sustainable use*. Oxford University Press, New York.
- Morello, J., y J. Adamoli. 1974. Las Grandes Unidades de Vegetación y Ambientes del Chaco Argentino. Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica 13. OEA, Washington.
- Munshi-South, J., y G. S. Wilkinson. 2006. Diet influences life span in parrots (Psittaciformes). *Auk* 123:108-118.
- Newton, I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London.
- Nores, M., y D. Yzurieta. 1994. The status of Argentine parrots. *Bird Conservation International* 4:313-328.
- Norris, K., y D. J. Pain. 2002. *Conserving Bird Biodiversity*. Cambridge University Press, New York.
- Pain, D. J., T. L. F. Martins, M. Boussekey, S. H. Diaz, C. T. Downs, J. M. M. Ekstrom, S. Garnett, J. D. Gilardi, D. McNiven, P. Primot, S. Rouys, M. Saoumoé, C. T. Symes, S. A. Tamungang, J. Theuerkauf, D. Villafuerte, L. Verfaillies, P. Widmann, y I. D. Widmann. 2006. Impact of protection on nest take and nesting success of parrots in Africa, Asia and Australasia. *Animal Conservation* 9:322-330.
- Pepperberg, I. M. 1996. Studies on communication and intelligence in grey parrots. *AAAS Annual Meeting and Science Innovation Exposition* 162:
- Prestwich, A. A. 1969. The Longevity of Parrots. *Avicultural Magazine* 75:198.
- Pullin, A. S. 2002. *Conservation Biology*. Cambridge University Press, New York.

- Quintana, F., G. Somoza, M. Uhart, C. Cassara, P. Gandini, y E. Frere. 2003. Sex determination of adult Rock Shags by molecular sexing and morphometric parameters. *Journal of Field Ornithology* 74:370-375.
- Quiroga, V. A. 2007. Disponibilidad de potenciales recursos de alimentación y nidificación para el Loro Hablador (*Amazona aestiva*) en tres unidades productivas y un Parque Provincial del Chaco Semi-árido argentino.
- Rabinovich, J. E. 2005. Parrots, precaution and Project Elé: Management in the face of multiple uncertainties. *En* B. Dickson, y R. Cooney (eds.), Biodiversity and the precautionary principle. Risk, uncertainty and Practice in Conservation and Sustainable Use. Earthscan, London.
- Ratter, J. A., J. F. Ribeiro, y S. Bridgewater. 1997. The Brazilian Cerrado: Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Annals of Botany* 80:223-230.
- Ribas, C. C., E. S. Tavares, C. Yoshihara, y C. Y. Miyaki. 2007. Phylogeny and biogeography of Yellow-headed and Blue-fronted Parrots (*Amazona ochrocephala* and *Amazona aestiva*) with special reference to the South American taxa. *Ibis* 149:564-574.
- Russello, M. A., y G. Amato. 2004. A molecular phylogeny of *Amazona*: Implications for Neotropical parrot biogeography, taxonomy, and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30:421-437.
- Sandercock, B. K., y S. R. Beissinger. 2002. Estimating rates of population change for a neotropical parrot with ratio, mark-recapture and matrix methods. *Journal of Applied Statistics* 29:589-607.
- Sauad, J. J., V. Nuñez, J. L. Garrido, S. Mosa, M. E. Cálzon, and Z. M. Chorolque. 1991a. Ambientes de nidificación del Loro Hablador *Amazona aestiva*. Salta, Argentina. III.-Características de los árboles-nido. Manejo de Fauna. Publicación Técnica 4. Universidad Nacional de Salta, Salta.
- Sauad, J. J., V. Nuñez, J. L. Garrido, S. Mosa, y Z. M. Chorolque. 1991b. Ambientes del Loro Hablador *Amazona aestiva*, Argentina. II. Densidad de nidos. Manejo de Fauna Publicación Técnica 5. Universidad Nacional de Salta, Salta.
- Short, L. L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 154:165-352.
- Sinclair, A. R. E., J. M. Fryxell, y G. Caughley. 2006. Wildlife ecology, conservation and management. Blackwell Publishing, Oxford.
- Smith, G. A. 1975. Systematics of Parrots. *Ibis* 117:18-68.
- Snyder, N. F. R., P. McGowan, J. Gilardi, y A. Grajal. 2000. Parrots Status Survey and Conservation Action Plan 2000-2004. IUCN, Gland Switzerland and Cambridge.
- Stanback, M. T., y W. D. Koenig. 1994. Techniques for capturing birds inside natural cavities. *Journal of Field Ornithology* 65:70-75.
- Sutherland, W. J. 2000. The conservation handbook. Research, management, and policy. Blackwell Science, Oxford.
- Sutherland, W. J., I. Newton, y R. E. Green. 2004. Bird ecology and conservation. Oxford University Press, New York.
- Thomson, D. L., E. G. Cooch, y M. J. Conroy. 2009. Modeling demographic process in marked populations. Springer Science+Business Media, New York.
- van Dyke, F. 2008. Conservation Biology. Springer Science and Business Media, Illinois.
- van Tuinen, M., C. G. Sibley, y S. B. Hedges. 2000. The early history of modern birds inferred from DNA sequence of nuclear and mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution* 17:451-457.
- Vanzolini, P. E. 1974. Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brazil (Sauria). *Papeis Avulsos Zool* 28:61-90.
- Vanzolini, P. E., y W. R. Heyer. 1985. The American herpetofauna and the interchange. *En* Stehli, F.G., y S. D. Webb (eds.) The Great American. Biotic Exchange. Plenum Press, New York.
- Vuilleumier, B. S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173:771-780.
- Wright, T. F., E. E. Schirtzinger, T. Matsumoto, J. R. Eberhard, G. R. Graves, J. J. Sanchez, S. Capelli, H. Müller, J. Scharpegge, G. K. Chambers, y R. C. Fleischer. 2008. A multilocus molecular phylogeny of the parrots

- (Psittaciformes): Support for a gondwanan origin during the cretaceous. *Molecular Biology and Evolution* 25:2141-2156.
- Wright, T. F., C. A. Toft, E. Enkerlin-Hoeflich, J. Gonzalez-Elizondo, M. Albornoz, A. Rodriguez-Ferraro, F. Rojas-Suarez, V. Sanz, A. Trujillo, S. R. Beissinger, V. Berovides, X. Galvez, A. T. Brice, K. Joyner, J. Eberhard, J. Gilardi, S. E. Koenig, S. Stoleson, P. Martuscelli, J. M. Meyers, K. Renton, A. M. Rodriguez, A. C. Sosa-Asanza, F. J. Vilella, y J. W. Wiley. 2001. Nest poaching in neotropical parrots. *Conservation Biology* 15:710-720.
- Zak, M. R., M. Cabido, y J. G. Hodgson. 2004. Do subtropical seasonal forest in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120:589-598.

Dos

SITIOS DE NIDIFICACIÓN

RESUMEN: La disponibilidad de alimento y cavidades de tamaño adecuado juega un rol principal en la dinámica de las poblaciones de loros. Debido a que algunas actividades humanas afectan la disponibilidad de alimento y cavidades resulta importante caracterizar la dieta del Loro Hablador y las cavidades elegidas para nidificar. Esto permitirá predecir la respuesta de los loros al cambio en el hábitat e identificar recursos clave para su protección. En este capítulo se calcula la densidad de las especies de árboles y arbustos que constituyen fuentes de alimento, se estima la densidad de cavidades naturales potencialmente utilizables, y se describen las características de las cavidades utilizadas para nidificar por el Loro Hablador en el Parque Natural Provincial Loro Hablador y sus alrededores. El Loro Hablador utilizó como alimento frutos de más del 70% de las especies leñosas disponibles. La densidad de cavidades potenciales para el Loro Hablador fue de 289 cavidades/km². Los loros utilizaron cavidades amplias y profundas, con buena capacidad de aislamiento térmico, de entradas elevadas y sobre árboles vivos y maduros. Aunque la mayor cantidad de nidos se encontraron en quebracho blanco, estos fueron utilizados en función de su disponibilidad.

INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de alimento puede potencialmente limitar las poblaciones de aves. Sin embargo, en algunas especies las densidades reproductivas se mantienen en un nivel menor al que la disponibilidad de alimento podría permitir debido a la escasez de otros recursos (Newton 1998). Un ejemplo de esto son las aves que requieren lugares especiales para nidificar, como cavidades en los árboles (Brawn y Balda 1988, Martin y Li 1992, Newton 1998, Wiley y col. 2004, Koenig 2008).

Entre los grupos de aves Neotropicales, los loros (Psittacidae) se destacan tanto en número de especies como en número de individuos y forman una proporción substancial de la biomasa de aves en bosques continuos (Russo y col. 2003). La mayoría de las especies de loros no defienden territorios y se alimentan en grandes áreas y pueden explotar tanto recursos alimenticios estables como efímeros (Renton 2001, Ragusa-Netto 2005, 2006, 2008). Esta movilidad y flexibilidad en la dieta les permite ajustarse a la marcada estacionalidad de los recursos alimenticios característica de los bosques secos (Renton 2001).

En bosques no disturbados la abundancia y diversidad de aves que nidifican en cavidades aumenta con la edad de los bosques (Haapanen 1965, Mannan y col. 1980). En bosques maduros, el número de cavidades disponibles alcanza un equilibrio cuando la tasa anual de formación de cavidades (por putrefacción de la madera, pájaros carpinteros o insectos) se aproxima a la tasa de pérdida (deterioro y caída de árboles, Sedgwick y Knopf 1992). La disponibilidad de cavidades limita las oportunidades de reproducirse en aquellas poblaciones de aves que no pueden excavar su propia cavidad (denominados excavadores secundarios, Newton 1998). Además estas poblaciones deben enfrentar limitaciones que surgen de la competencia con otras especies por sitios disponibles (Martin y col. 2004). Un ejemplo de lo anterior lo constituyen algunas especies de psitácidos en las que la adquisición y control de sitios de nidificación determina la oportunidad de reproducirse (Snyder y col. 1987).

El chaco seco es una de las principales áreas de nidificación del Loro Hablador. Esta región ofrece una gran variedad de frutos y semillas y una alta disponibilidad de cavidades. En el norte argentino el Loro Hablador consume flores, frutos y semillas de más de 70 especies vegetales (Banchs

y Moschione 1995, Quiroga 2007), 23 de las cuales se encuentran presentes en el Parque Provincial Loro Hablador (Povedano y col. 2001). Esta especie nidifica en cavidades de tamaños diversos en varias especies de árboles (Sauad y col. 1991a, Flombaum 1997). Hasta la fecha no se han realizado estudios que describan la dieta o las cavidades utilizadas en bosques prístinos o áreas protegidas. Los estudios de dieta realizados previamente no han evaluado la disponibilidad local y estacional de los recursos (Banchs y Moschione 1995) y los estudios que caracterizaron cavidades se han limitado a la descripción de solo ciertas características y en la mayoría de los casos no evaluaron la disponibilidad de las mismas (Sauad y col. 1991b, Fernandes Seixas y Mourao 2002). Estimar la densidad de cavidades con un tamaño de muestra razonable requiere de un importante esfuerzo de muestreo porque es necesario subir a cada árbol para evaluar las cavidades potenciales. Algunos autores propusieron estimar el tamaño de las cavidades sin subir a los árboles, a partir de medidas tomadas desde el suelo, sin embargo, la mayoría de las características de las cavidades o bien no correlacionan o bien tienen correlaciones débiles (Sauad y col. 1991a, Flombaum 1997).

Algunas actividades humanas como la ganadería y la tala selectiva, afectan la calidad del hábitat y pueden reducir la disponibilidad inmediata y/o futura de alimento y cavidades (Cockle y col. 2008). Por lo tanto, determinar las características de los recursos utilizados por el Loro Hablador en áreas no transformadas permitirá predecir la respuesta de esta especie al cambio en el hábitat e identificar los recursos clave para su protección.

OBJETIVOS

En este capítulo se examinarán los patrones de floración y fructificación de las especies leñosas del bosque, se identificarán las especies consumidas por el Loro Hablador y se estimará su abundancia. Además se estimará la densidad de cavidades naturales potencialmente utilizables y se describirán las características de las cavidades utilizadas para nidificar esta especie en el Parque Provincial Loro Hablador. Las características de las cavidades se compararán con las reportadas para otras áreas disturbadas del Chaco seco.

MÉTODOS

Disponibilidad de alimento

La metodología utilizada siguió los lineamientos básicos propuestos por Galetti (1993) y Symes (2003). Para estimar la disponibilidad de flores, frutos y semillas, se utilizaron transectas de fenología de la vegetación de 100 m de longitud y 6 m de ancho ($N_{2004} = 45$; $N_{2005} = 23$). Sólo fueron consideradas las especies leñosas (árboles y arbustos). Los individuos fueron considerados cuando al menos el 50% de la copa quedaba dentro de la faja determinada por la transecta. Las transectas fueron visitadas cada 15 días y en cada una de ellas se determinó el estado fenológico y la abundancia relativa de las estructuras utilizadas como alimento por los loros (flores, frutos y semillas, Renton 2001). La abundancia de flores y frutos fue asignada según una escala relativa de acuerdo al porcentaje de la capacidad total de cada feno-fase. Si un individuo tuvo menos del 5% de su capacidad se le asignó el valor de 0,1 individuo, si estuvo entre el 5 y el 25% de su capacidad, 0,5 individuo y si tuvo más del 25% de su capacidad fue considerado como un individuo. La abundancia de una feno-fase determinada representa la suma de los valores de abundancia. Con el fin de obtener una muestra representativa, las transectas fueron espaciadas regularmente sobre toda el área de estudio y recorridos cada 15 días entre septiembre y febrero durante las temporadas 2004-05 y 2005-06. Las especies fueron identificadas utilizando guías de campo (Demaio y col. 2002).

Para determinar los ítems explotados por el Loro Hablador durante el período 2002-2007 se obtuvieron 54 observaciones de loros alimentándose de manera no sistemática ni planificada. En cada observación se registró: a) la especie vegetal, b) el recurso alimenticio (flor o fruto) y c) la fecha y hora (Fig. 2.1).

La densidad de individuos para cada especie fue estimada de manera



Figura 2.1. Loro hablador consumiendo flores de Ucle (*Cereus validus*). Fotografía de Darío Podestá.

indirecta a partir del conteo de individuos con actividad reproductiva (flores y frutos). La densidad obtenida corresponde a la densidad mínima por lo que alguna especie podría estar subrepresentada si su período reproductivo ocurrió antes o después del período muestreado.

Disponibilidad de cavidades potenciales

La mayoría de las cavidades en los quebrachos y otras especies arbóreas del chaco se desarrollan sobre los troncos de árboles vivos donde las ramas fueron arrancadas, generalmente debido a la acción del viento (Fig. 2.2).



Figura 2.2 Cavidad-nido típica en quebracho colorado (*Schinopsis lorentzii*).

Durante la temporada 2004-05 se muestrearon 22 parcelas circulares de 20 m de radio (1.256,7m²), cubriendo en total una superficie de 2,76 ha. Las parcelas fueron ubicadas en forma sistemática (Mateucci y Colma 1982), separadas entre sí por 1000 m, y a más de 300 m de los caminos para reducir el efecto de borde. En cada una de las parcelas se determinaron y midieron las especies de todos los árboles mayores a 30 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) y se contabilizaron los individuos con cavidades potenciales para el Loro Hablador. Sólo se consideraron árboles a partir de este tamaño debido que no se han encontrado nidos en la zona en árboles con valores de DAP menores a 32 cm. Para cada especie arbórea se calculó la densidad, expresada en individuos por kilómetro cuadrado.

Características de las cavidades-nido

La medición de las características de las cavidades fue descrita en *Búsqueda y monitoreo de nidos* (capítulo Uno). Para caracterizar el microclima de las cavidades, durante enero de 2006 se colocaron sensores de temperatura y humedad (HOBO data loggers, Onset Computer Corporation, Pocasset, Massachusetts) en el fondo de 5 cavidades. Los dispositivos utilizados estaban equipados con sensores de temperatura y humedad internos y un sensor de temperatura externo lo que permitió registrar al mismo tiempo la temperatura dentro y fuera de la cavidad. Los dispositivos fueron programados para tomar lecturas de temperatura cada 15 minutos.

ANÁLISIS

La normalidad de los datos fue analizada mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y se presentan como media \pm E.E. (error estándar). Las pruebas estadísticas fueron a dos colas con un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$. En el caso de la variable orientación, se realizó la prueba de Rayleigh para verificar la distribución uniforme. Las variables morfométricas de las cavidades fueron correlacionadas entre sí mediante coeficientes de correlación de Pearson (r). Las características de las cavidades entre especies de árboles fueron comparadas mediante un ANOVA.

Para evaluar si existe independencia entre la frecuencia de ocurrencia de los quebrachos blanco y colorado en el bosque con respecto a la ocurrencia de los quebrachos blanco y colorado en la muestra de los nidos se utilizó una tabla de contingencia (2x2) con la corrección de continuidad de Yates (Zar 1996).

Los datos de temperatura ambiente fueron utilizados para interpretar los datos colectados dentro de las cavidades. Si bien las temperaturas registradas en los nidos vacíos no son las que experimentan los huevos o pichones cuando son incubados o empollados por los padres, el gradiente térmico entre el interior y exterior del nido debería estar correlacionado positivamente con el gasto potencial de energía de los padres al intentar regular la temperatura del contenido del nido.

RESULTADOS

Disponibilidad de alimento - De las 38 especies de leñosas citadas para el área de estudio se encontraron 30 (79%) en floración o fructificación. La figura 2.3 muestra la densidad promedio de las especies durante el período estudiado. El 81% (31/38) de las especies leñosas presentes en el área de estudio y el 73% (22/30) de las encontradas en las transectas, fueron utilizadas como alimento por el Loro Hablador. Se reconfirmó el uso de 11 especies y se encontraron 8 especies que no habían sido previamente citadas en la dieta de esta especie (Tabla 2.1). La mayor densidad de especies con frutos inmaduros ocurrió durante los meses de diciembre y enero (Fig. 2.4).

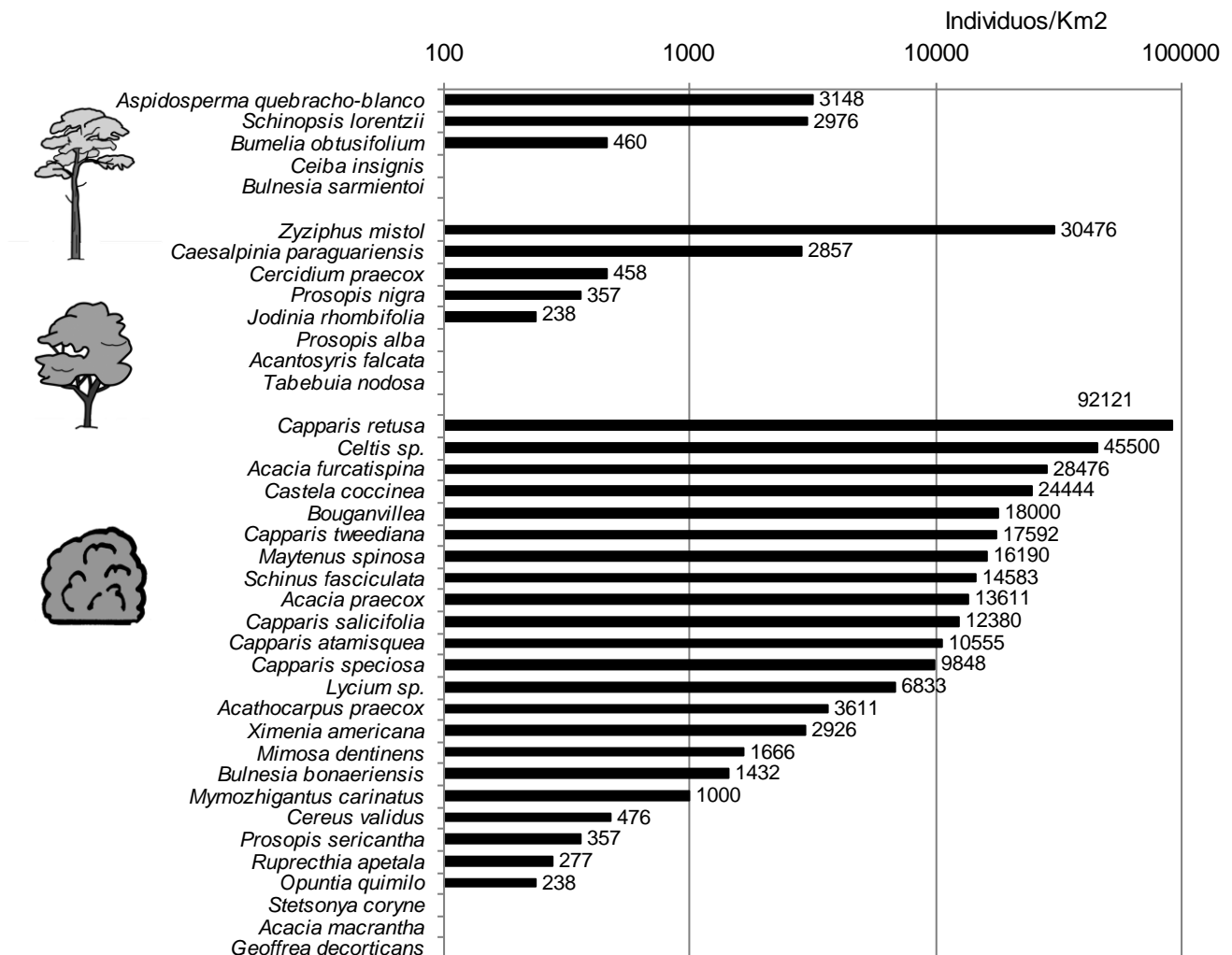





Figura 2.3. Densidad mínima de leñosas con actividad reproductiva (flores o frutos) por estrato, en el P. P. Loro Hablador durante el período 2004-2006. La escala es logarítmica.

Tabla 2.1. Especies vegetales consumidas por el Loro Hablador en el Chaco Seco. La lista incluye especies citadas previamente (Banchs y Moschione 1995, Quiroga 2007) cuya presencia fue confirmada en el P.P. Loro Hablador y especies utilizadas en este estudio.

Estrato leñoso	Especie	Nombre Común	Parte Consumida	Estudios previos	Este estudio	
1º est, arbóreo	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Quebracho blanco	Fruto	✓	✓	
		<i>Bulnesia sarmientoi</i>	Palo santo	Hoja/Semilla	✓	
		<i>Bumelia obtusifolium</i>	Molle Negro	Fruto/Semilla		✓
		<i>Ceiba insignis</i>	Yuchán	Semilla	✓	
		<i>Schinopsis lorentzii</i>	Quebracho colorado	Semilla	✓	✓
2º est. Arbóreo	<i>Acanthosyris falcata</i>	Sacha Pera	Fruto	✓		
		<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	Guayacán	Fruto/Semilla	✓	✓
		<i>Cercidium praecox</i>	Brea	Semilla	✓	
		<i>Prosopis alba</i>	Algarrobo blanco	Fruto/Semilla	✓	
		<i>Prosopis nigra</i>	Algarrobo negro	Fruto/Semilla	✓	✓
		<i>Tabebuia nodosa</i>	Palo Cruz	Flor	✓	
		<i>Zyziphus mistol</i>	Mistol	Fruto/Semilla	✓	✓
Arboles peq. y	<i>Acacia aroma</i>	Tusca	Fruto/Semilla	✓		
Arbustos		<i>Acacia furcatispina</i>	Teatín	Semilla		✓
		<i>Acacia praecox</i>	Garabato	Semilla		✓
		<i>Achatocarpus praecox</i>	Palo tinta	Fruto/Semilla		✓
		<i>Bougainvillea</i>		Semilla	✓	✓
		<i>Capparis retusa</i>	Sacha poroto	Flor/Semilla	✓	✓
		<i>Capparis salicifolia</i>	Sacha sandia	Flor/Semilla	✓	✓
		<i>Capparis speciosa</i>	Bola verde	Flor/Fruto	✓	✓
		<i>Capparis tweediana</i>	Sacha membrillo	Flor/Fruto	✓	
		<i>Castela coccinea</i>	Mistol de zorro	Fruto/Semilla	✓	
		<i>Celtis sp.</i>	Tala - Talilla	Fruto/Semilla	✓	✓
		<i>Cereus validus</i>	Ucle	Tronco/Fruto	✓	✓
		<i>Geoffrea decorticans</i>	Chañar	Fruto	✓	
		<i>Mimosa detinens</i>	Garabato	Semilla		✓
		<i>Opuntia quimilo</i>	Quimil	Fruto	✓	
		<i>Prosopis sericantha</i>		Fruto/Semilla		✓
		<i>Ruprechtia apetala</i>	Duraznillo	Semilla		✓
		<i>Stetsonia coryne</i>	Cardón	Fruto	✓	
		<i>Ximenia americana</i>	Pata	Fruto/Semilla		✓

Disponibilidad de cavidades

Las especies presentes en el estrato arbóreo fueron el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) y el quebracho colorado (*Schinopsis lorentzii*). La densidad total de individuos con DAP mayor a 30 cm (el estrato arbóreo que podría alojar cavidades para el Loro Hablador), fue de 3.440 individuos/km². La densidad de cavidades de quebracho blanco (2.430 ± 1.220 ind/km²) fue más del doble que la de quebracho colorado (1.010 ± 560 ind/km²). El 14.7% de los árboles fueron árboles muertos. Se encontraron 8 individuos con cavidades potenciales para el Loro Hablador (8% de los arboles totales) resultando en una densidad de 289 cavidades/km².

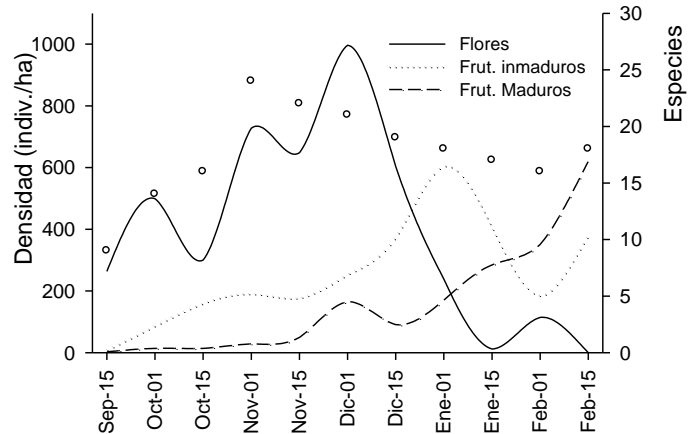


Figura 2.4. Fenología promedio de las 30 especies vegetales monitoreadas durante los periodos 2004-05 y 2005-06. Densidad (Líneas) y número de especies (puntos)

Características de las cavidades-nido

Se encontraron 130 cavidades-nido, de las cuales 88 fueron monitoreadas. Algunas cavidades fueron utilizadas en más de una oportunidad (39 en 2002, 24 en 2003, 25 en 2004, 23 en 2005 y 19 en 2006). No fue posible medir todas las variables en todas las cavidades.

Tabla 2.2. Frecuencia de árboles utilizados para nidificar por el Loro Hablador durante 5 temporadas reproductivas (2002 al 2006) en los bosques del Parque Provincial Loro Hablador y sus alrededores. Algunos árboles fueron usados varios años.

Familia	Nombre científico	Nombre vulgar	N
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	Quebracho blanco	72
Anacardiaceae	<i>Schinopsis lorentzii</i>	Quebracho colorado	14
Bombacaceae	<i>Ceiba insignis</i>	Yuchán	1
Sapotaceae	<i>Bumelia obtusifolia</i>	Molle negro	1

De las cuatro especies de árboles que el Loro Hablador utilizó para nidificar, los quebrachos fueron las más frecuentes (Tabla 2.2).

Ambas especies de quebrachos se utilizaron en la misma proporción en que estaban disponibles, pero se observó una tendencia a utilizar menos el quebracho colorado ($\chi^2=3,54, P=0,06$). El 79% de los árboles estaban vivos. En todos los casos se trató de árboles maduros siendo el promedio de DAP para todos los nidos de 49.9 ± 0.8 cm ($N = 130$, Rango = 31 - 76, Tabla 2.3; Fig. 2.5a).

En la mayoría de los casos el fondo de las cavidades se encontró dentro del tronco principal (93%), mientras que el orificio de entrada a las mismas se ubicó tanto sobre el tronco principal (54%) como en ramas secundarias (43%). Los orificios de entrada no mostraron una orientación preferencial (Prueba de Rayleigh $\chi^2 = 0,00, P > 0,05$) y en el 45% de los casos la inclinación fue nula (Fig. 2.6).

Aunque en algunas cavidades la profundidad disminuyó debido a la acumulación de trozos de corteza y ramas, en promedio la

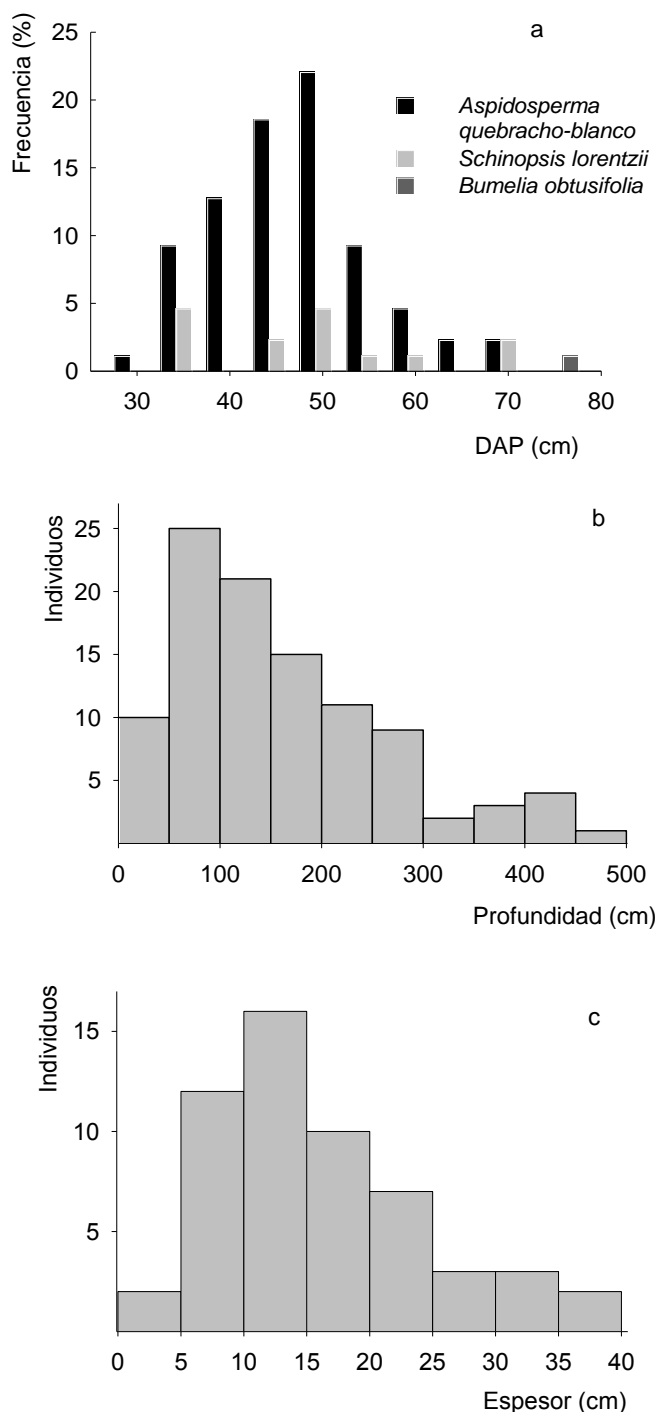


Figura 2.5. (a) Tamaños de los árboles nido expresado como diámetro a la altura del pecho (DAP, $N = 130$). (b) profundidad ($N = 130$) y (c) espesor de las paredes ($N = 104$) de las cavidades utilizadas para nidificar por el loro hablador en los bosques del P.P. Loro Hablador y sus alrededores.

profundidad de las cavidades aumentó a razón de 5.4 ± 1.2 cm/año ($N = 42$). Las dimensiones de los orificios de entrada y las cavidades están resumidas en la tabla 2.3 y la distribución de frecuencias de los valores de profundidad y espesor de las paredes en las figuras 2.5b y 2.5c respectivamente.

Las cavidades en ambas especies de quebrachos tuvieron dimensiones parecidas. Las cavidades en quebracho colorado fueron levemente más altas ($6,99 \pm 0,52$ m vs. $5,93 \pm 11,50$ m; $N_{QC} = 14$, $N_{QB} = 110$; $t = 2,85$ $P < 0,01$) y de pared más delgada ($7,73 \pm 0,99$ cm QC vs. $15,17 \pm 0,75$ cm QB; $N_{QC} = 12$, $N_{QB} = 91$; $t = -3,51$ $P < 0,01$) que las cavidades en quebracho blanco.

El DAP estuvo correlacionado positivamente con la altura del orificio de entrada (Coeficiente de correlación de Pearson: $r = 0,204$, $P < 0,05$), el espesor de la pared ($r = 0,42$, $P < 0,01$) y el diámetro de la cámara de cría ($r = 0,37$, $P < 0,01$). La profundidad

Figura 2.7. (a) Registro de la temperatura ambiente externa (línea sólida) y las temperaturas dentro de 5 cavidades (líneas discontinuas) y (b) registro de humedad relativa dentro de una cavidad en un árbol muerto (línea sólida) y en 4 cavidades en árboles vivos (líneas discontinuas); durante un período de 3 días en el mes de enero de 2006. En todos los casos se trató de cavidades utilizadas para nidificar por el loro hablador.

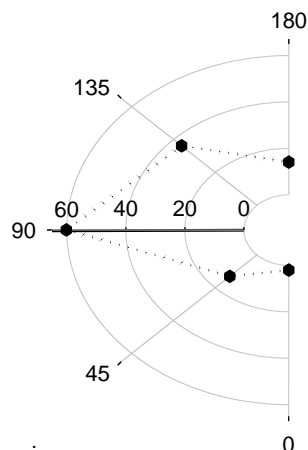


Figura 2.6. Inclinación de los orificios de entrada ($N = 74$) en las cavidades utilizadas para nidificar por el loro hablador en los bosques del P.P. Loro Hablador y sus alrededores. Los valores 0 y 180 corresponden a cavidades cuyo orificio de entrada está dirigido hacia el suelo y hacia el cielo, respectivamente.

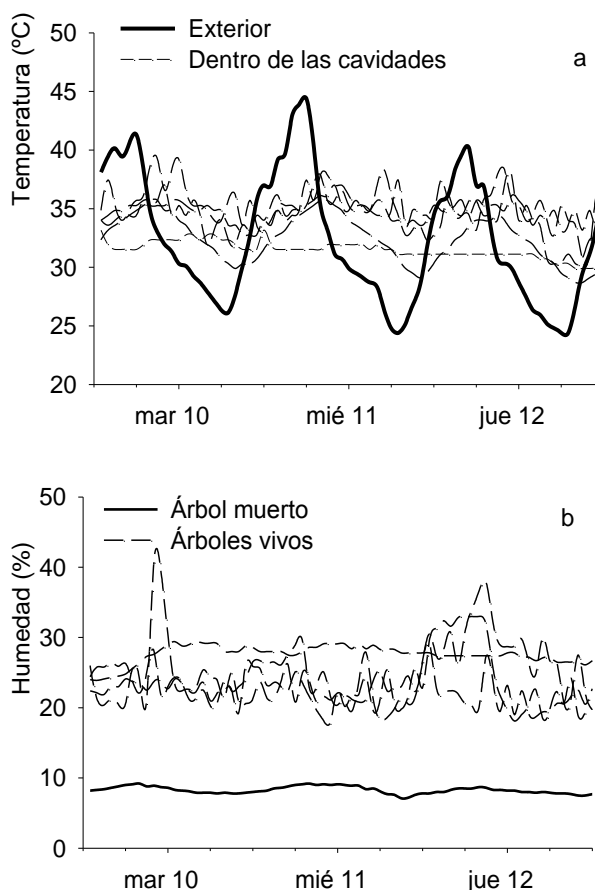


Tabla 2.3. Características de las cavidades utilizadas para nidificar por el Loro Hablador en los bosques del Parque Provincial Loro Hablador (a, este capítulo), otros bosques en áreas no protegidas de las provincias del Chaco (b y c, Quiroga y Schneider 2006), de Salta (Sauad y col. 1991a), de Formosa (Flombaum 1997) y en el pantanal brasileiro (Fernandes Seixas y Mourao 2002). Valores como media \pm desvío estándar.

Provincia	CHACO SECO					PANTANAL
	Chaco ^a	Chaco ^b	Chaco ^c	Salta	Formosa	Mato Grosso
Árbol						
Número de especies	4 (98)	4 (104)	4 (110)	8 (205)	6 (32)	17 (94)
Quebracho blanco	73%	85%	85%	33%	70%	-
Árboles vivos	79%	85%	93%	94%	87%	53%
DAP	50,0 \pm 9,2 (31-76, 130)	49 \pm s/d (32- 103, 94)	52 \pm s/d (32- 120, 106)	39,0 \pm 10,9 (11-101, 205)	51,0 \pm 18,4 (28-110, 34)	42,1 \pm 19,4 (16-104, 93)
Cavidad						
Profundidad (m)	1,64 \pm 1,03 0,02 – 4,50 (130)	s/d	s/d	2,20 \pm 1,94 (0,2 – 11,3, 205)	1,20 \pm 1,52 (s/d, 34)	1,52 \pm 1,33 (0,13-6, 91)
Diámetro de la cámara (cm)	21,8 \pm 6,0 12 – 57,0 (121)	s/d	s/d	21,4 \pm 9,6 (8,5 - 36, 205)	21 \pm 6,7 (s/d, 34)	19,5 \pm 6,1 (8-40, 91)
Espesor de la pared (cm)	14,3 \pm 7,2 2 – 38 (104)	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d
Orificio de entrada						
Altura (m)	6,1 \pm 1,33 2,9 – 10 (125)	5,5 \pm s/d (1,9-10,1, 99)	4,9 \pm s/d (1,8-7,9, 93)	4,9 \pm 2,23 (1,55 – 20, 205)	5,70 \pm 1,20 (s/d, 34)	5,1 \pm 2,0 (1,3-12; 90)
Diámetro mayor (cm)	18,0 \pm 15,6 6 – 145 (117)	13 \pm s/d (65)	13 \pm s/d (77)	13,3 \pm 5, 9 (8,0 - 50, 205) ^c	17 \pm 8,9 (s/d, 34)	27,7 \pm 41,0 (6-200; 83)
Diámetro menor (cm)	9,0 \pm 6,8 4 – 20 (116)	8 \pm s/d (66)	8 \pm s/d (77)		9,0 \pm 4,4 (34)	12,7 \pm 5,9 (4,5-30; 92)

^a Parque Natural Provincial Loro Hablador.

^b Área cercana al P.P. Loro Hablador con asentamientos más recientes y uso menos intensivo del bosque.

^c Área con asentamientos de más de 60 años y mayor uso del bosque.

^d Solo se presenta un valor promedio para los diámetros del orificio de entrada

correlacionó positivamente con el diámetro de la cámara de cría ($r = 0,33$, $P < 0,01$). Los diámetros mayor y menor del orificio de entrada estuvieron correlacionados entre sí ($r = 0,45$, $P < 0,01$). El diámetro mayor mostró mayor variabilidad (CV = 54%) que el diámetro menor (CV = 35%).

Todas las cavidades moderaron los cambios de temperatura con respecto a la temperatura ambiente reduciendo la amplitud térmica de la cavidad (Fig. 2.7a). Las cavidades en los árboles vivos tuvieron una humedad mayor que las del árbol muerto (Fig. 2.7b).

En la tabla 2.3 se comparan las características de los sitios utilizados para nidificar por el Loro Hablador en este trabajo con los presentados para otras regiones del norte argentino y en el estado de Mato Grosso do Sul, en Brasil.

DISCUSIÓN

Al igual que en la mayoría de los bosques Neotropicales (Frankie y col. 1974, Marco y Páez 2002), en el P. P. Loro Hablador la floración masiva ocurrió a fines de la estación seca y comienzos de la estación húmeda y fue seguida por la producción de frutos. No todas las especies leñosas estuvieron representadas en las transectas de fenología como consecuencia de su baja densidad poblacional.

Los loros utilizaron la mayoría de las especies presentes en el P.P. Loro Hablador. Algunas de las especies citadas en estudios previos que analizaron la dieta a lo largo del año (Moschione y Banchs 1995) no fueron confirmadas mediante observaciones, a pesar de mostrar una elevada abundancia (ej. *Castela coccinea*, *Capparis tweediana*). Asimismo, especies mencionadas en otros estudios como las más consumidas (*Prosopis alba* y *Bulnesia sarmientoi*, Banchs y Moschione 1995) estuvieron prácticamente ausentes en el área de estudio. Debido a que el estudio fue realizado durante la temporada reproductiva, se observó mayormente el uso de frutos y semillas.

El área que ocupa el Parque Provincial Loro Hablador nunca ha sido explotada con fines forestales (Povedano y col. 2001, Quiroga y Schneider 2006). La densidad encontrada de 35 árboles con DAP mayor a 30cm/ha fue similar a la reportada para el Parque Nacional Copo (Tálamo y Caziani 2003). La densidad de quebracho blanco fue casi dos veces y media mayor que la de quebracho colorado, situación semejante a la del P.N. Copo, donde la relación es 5:1 (Tálamo y Caziani 2003). A

diferencia de estos sitios, en los bosques donde el quebracho colorado es extraído con fines comerciales, esta relación puede ser de hasta 10:1 (Flombaum 1997).

La densidad de cavidades potenciales para el Loro Hablador (289 cavidades/km²) en el P.P. Loro Hablador fue similar a la reportada por Flombaum (1997) para bosques no maderados del centro de Formosa (278 a 296 cavidades/km²). No todas las cavidades potenciales poseen la misma calidad en cuanto a sitios de nidificación. La calidad de una cavidad potencial depende de diferentes variables y condiciones y el número de cavidades de buena calidad suele ser entre uno y dos órdenes de magnitud menor que el número de cavidades disponibles (Murphy y col. 2003). Flombaum (1997) encontró 5 cavidades potenciales para nidos de Loro Hablador después de muestrear intensivamente 1,07 ha de bosque, mientras que en este estudio se encontraron 8 cavidades potenciales en 2,7 ha de bosque relevado. El bajo número de cavidades potenciales halladas en ambos estudios sugiere que el método de censo de parcela podría no ser el más adecuado para estimar densidad de cavidades.

Se encontraron correlaciones débiles entre algunas variables morfométricas fáciles de medir desde el suelo (e.g. DAP) y las características de las cavidades. Este resultado no apoyaría la idea de estimar el tamaño de las cavidades a partir de medidas tomadas desde el suelo y sin subir a los árboles (Sauad y col. 1991a, Flombaum 1997).

Los loros utilizaron cavidades amplias y profundas, con presumiblemente buena capacidad de aislamiento térmico, de entradas elevadas y sobre árboles vivos y maduros. La baja frecuencia de nidos en algunas especies como el yuchán (*Ceiba insignis*) y el molle negro (*Bumelia obtusifolia*) podría deberse a que estas especies aparecen en bajas densidades o pocos individuos logran el porte suficiente como para albergar cavidades de buen tamaño. Los quebrachos fueron ocupados en la misma proporción que estuvieron disponibles, aunque se observó una tendencia en el quebracho colorado a ser utilizado en menor proporción a su disponibilidad. Al igual que en otros trabajos sobre nidificación del Loro Hablador en el norte argentino (Tabla 2.3), la mayor cantidad de nidos se encontraron en quebracho blanco. Esto podría deberse a que: 1) los quebrachos colorados tienen menor capacidad de ahuecarse debido a sus defensas químicas y mayor densidad de la madera que el quebracho blanco (1.1-1.3 g/cm³ vs. 0.8-0.9 g/cm³, Tálamo y Caziani 2003), 2) que las cavidades en quebrachos blancos son mejores sitios de nidificación para los loros (en este trabajo se encontraron

algunas diferencias en las características de las cavidades); o 3) que los nidos en quebracho blanco son más fáciles de detectar debido a que la menor presencia de follaje deja el tronco más descubierto, facilitando la observación. Las conclusiones acerca del aislamiento están basadas en un tamaño muestral pequeño y por lo tanto deben tomarse con cautela.

La velocidad con la que se profundiza una cavidad sería baja si la comparamos con lo que ocurre en sitios húmedos (Cockle y col. 2008), pero está dentro de los rangos observados en bosques tropicales secos (Lindenmayer y col. 2000, Martin y col. 2004, Downs y Symes 2004). Suponiendo una tasa constante, una cavidad de profundidad media (1,66 m) demoraría alrededor de 30 años en formarse. En el chaco seco, los procesos de formación y deterioro natural de cavidades serían lentos, permitiendo a las cavidades permanecer en el sistema por varios años, pero con una baja tasa de reposición.

Todas las cavidades moderaron los cambios de temperatura con respecto a la temperatura ambiente, reduciendo la amplitud térmica. Las cavidades en los árboles vivos mantuvieron una humedad mayor que la cavidad en el árbol muerto. Debido al bajo número de cavidades con sensores de temperatura y humedad, no fue posible analizar la relación entre las dimensiones de las cavidades y su efecto moderador.

Las características de las cavidades-nido en el P.P. Loro Hablador fueron bastante semejantes a las reportadas para otras áreas de la provincia del Chaco donde el paisaje es similar, pero con distinta historia de uso del bosque (Quiroga 2007). En este capítulo se encontró un mayor porcentaje de cavidades-nido en árboles muertos y un mayor porcentaje en quebrachos colorados que en los estudios de Sauad (1991a), Flombaum (1997) y Quiroga (2007). Además las cavidades-nido del parque fueron en promedio, levemente más altas y con orificios de entrada algo mayores que las reportadas por Quiroga (2007) y Sauad y col. (1991a, Tabla 2.3). Estas observaciones son congruentes con que los loros prefieren cavidades más altas si estas están disponibles y en consecuencia, hablan de un mejor estado de conservación del bosque en el área del parque. Los loros utilizaron cavidades profundas de más de un metro en promedio y con entradas situadas entre 5 a 6 metros del suelo en todos los estudios (Tabla 2.3). El diámetro menor del orificio de entrada fue la variable con el menor coeficiente de variación y prácticamente no varió entre los estudios realizados en el Chaco (Tabla 2.3).

La reutilización y competencia por el uso de cavidades es analizada en el capítulo cinco. Los resultados de este trabajo reflejan la disponibilidad de alimento durante la temporada reproductiva y la disponibilidad de cavidades potenciales, así como las características de aquellas utilizadas por el Loro Hablador para nidificar en un área protegida y en óptimo estado de conservación. Estas características podrían utilizarse como parámetro para evaluar la calidad de otras áreas como sitios de nidificación del Loro Hablador.

REFERENCIAS

- Banchs, R. A., y F. N. Moschione. 1995. Proyecto Elé: Informe etapa 94-95. Dirección de Fauna Silvestre - Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires.
- Brawn, J. D., y R. P. Balda. 1988. Population biology of cavity nesters in Northern Arizona: Do nest sites limit breeding densities? *Condor* 90:61-71.
- Cockle, K., K. Martin, y K. Wiebe. 2008. Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic Forest, Argentina. *Ornitología Neotropical* 19:269-278.
- Demaio, P., U. O. Karlin, y M. Medina. 2002. Árboles Nativos del Centro de Argentina. L.O.L.A, Buenos Aires.
- Downs, C. T., y C. T. Symes. 2004. Snag dynamics and forest structure in Afromontane forests in KwaZulu-Natal, South Africa: Implications for the conservation of cavity-nesting avifauna. *South African Journal of Botany* 70:265-276.
- Fernandes Seixas, G. H., y G. D. Mourao. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Field Ornithology* 73:399-409.
- Flombaum, P. 1997. Caracterización de los nidos del Loro Hablador (*Amazona aestiva*), del bosque chaqueño y de los procesos relacionados con el hábitat de nidificación de este excavador secundario, en Formosa, Argentina. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Frankie, G. W., H. G. Baker, y P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62:881-919.
- Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-Headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Biotropica* 25:419-425.
- Haapanen, A. 1965. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession I. *Annales Zoologici Fennici* 2:153-196.
- Koenig, S. E. 2008. Black-billed Parrot (*Amazon agilis*) population viability assessment (PVA): A science-based prediction for policy makers. *Ornitología Neotropical* 19:135-149.
- Lindenmayer, D. B., R. B. Cunningham, M. L. Pope, P. Gibbons, y C. F. Donnelly. 2000. Cavity sizes and types in Australian eucalypts from wet and dry forest types - a simple of rule of thumb for estimating size and number of cavities. *Forest Ecology and Management* 137:139-150.
- Mannan, R. W., E. C. Meslow, y H. M. Wight. 1980. Use of snags by birds in Douglas-fir forest, Western Oregon. *Journal of Wildlife Management* 33:787-797.
- Marco, D. E., y S. A. Páez. 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a Dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments* 1-16.
- Martin, K., K. E. H. Aitken, y K. L. Wiebe. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106:5-19.
- Martin, T. E., y P. Li. 1992. Life history traits of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73:579-592.

- Mateucci, S. D., y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Series Monograficas N° 22. OEA, Washington.
- Moschione, F. N., and R. A. Banchs. 1995. Alimentación del Loro Hablador (*Amazona aestiva*) en el norte argentino. Dirección de Fauna Silvestre, Buenos Aires.
- Murphy, S., S. Legge, y R. Heinsohn. 2003. The breeding biology of palm cockatoos (*Probosciger aterrimus*): a case of a slow life history. *Journal of Zoology* 261:327-339.
- Newton, I. 1998. Population Limitation in Birds. Academic Press, London.
- Povedano, H., I. Berkunsky, y F. Kacoliris. 2001. Documento Base para la discusión del Plan de Manejo de la Reserva Provincial Loro Hablador. Dirección de Fauna Silvestre, Buenos Aires.
- Quiroga, V. A. 2007. Disponibilidad de potenciales recursos de alimentación y nidificación para el Loro Hablador (*Amazona aestiva*) en tres unidades productivas y un Parque Provincial del Chaco Semi-árido argentino. Dirección de Fauna Silvestre, Buenos Aires.
- Quiroga, V. A., y C. F. Schneider. 2006. Caracterización de nidos de Loro Hablador (*Amazona aestiva*; Psittacidae) en dos sitios del Impenetrable del Chaco Semiárido argentino. Dirección de Fauna Silvestre, Buenos Aires.
- Ragusa-Netto, J. 2005. Extensive consumption of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. (Bignoniaceae) nectar by parrots in a Tecoma savanna in the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian journal of biology* 65:339-344.
- Ragusa-Netto, J. 2006. Dry fruits and the abundance of the Blue-and-Yellow Macaw (*Ara ararauna*) at a Cerrado remnant in central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 17:491-500.
- Ragusa-Netto, J. 2008. Yellow-chevroned Parakeet (*Brotogeris chiriri*) abundance and canopy foraging at a dry forest in western Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43:99-105.
- Renton, K. 2001. Lilac-crowned Parrot diet and food resource availability: Resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103:62-69.
- Russo, S., S. Robinson, y J. Terborgh. 2003. Size-Abundance Relationships in an Amazonian Bird Community: Implications for the Energetic Equivalence Rule. *The American Naturalist* 161:267-283.
- Sauad, J. J., V. Nuñez, J. L. Garrido, S. Mosa, M. E. Cálzon, y Z. M. Chorolque. 1991a. Ambientes de nidificación del Loro Hablador *Amazona aestiva*. Salta, Argentina. III.-Características de los árboles-nido. Manejo de Fauna. Publicación.Técnica. 4. Universidad Nacional de Salta, Salta.
- Sauad, J. J., V. Nuñez, J. L. Garrido, S. Mosa, y Z. M. Chorolque. 1991b. Ambientes del Loro Hablador *Amazona aestiva*, Argentina. II. Densidad de nidos. Manejo de Fauna. Publicación.Técnica. 5. Universidad Nacional de Salta, Salta..
- Sedgwick, J. A., y F. L. Knopf. 1992. Cavity turnover and equilibrium cavity densities in a cottonwood bottomland. *Journal of Wildlife Management* 56:477-484.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, y C. B. Kepler. 1987. The Parrots of Luquillo Natural History and Conservation of the Puerto Rican Parrot. The western foundation of vertebrate zoology, Los Angeles.
- Symes, C. T., y M. R. Perrin. 2003. Feeding biology of the Greyheaded Parrot, *Poicephalus fuscicollis suahelicus* (Reichenow), in Northern Province, South Africa. *Emu* 103:49-58.
- Táلامo, A., y S. M. Caziani. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 184:79-92.
- Wiley, J. W., R. Gnam, S. E. Koenig, A. Dornelly, X. Galvez, P. E. Bradley, T. H. White, M. P. Zamore, P. R. Reillo, y D. Anthony. 2004. Status and conservation of the family Psittacidae in the West Indies. *Journal of Caribbean Ornithology* 17:94-154.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey.

TRES

PUESTA, INCUBACIÓN Y CRÍA DE PICHONES

RESUMEN: En este capítulo se analizan y describen diferentes aspectos de la ecología reproductiva del Loro Hablador en el P.P. Loro Hablador y sus alrededores a partir de intentos de nidificación exitosos observados durante cinco temporadas reproductivas consecutivas (2002 al 2006). Se caracterizó la cronología y el tamaño de la puesta de huevos, describiendo la variación en el número de huevos y pichones por nido en relación a la etapa del ciclo reproductivo y al año. Se evaluó la relación entre la fecha de reproducción y el tamaño de puesta. Se estimó la supervivencia de huevos, su éxito de eclosión y la supervivencia de pichones. Se determinó el momento y magnitud de la reducción de nidada y se analizó el efecto del tamaño de la nidada y el orden de eclosión sobre el tiempo de permanencia de los pichones en el nido. No se observaron variaciones entre años en el tamaño de puesta, duración del período de incubación y tiempo de permanencia de los pichones en el nido. El tamaño de puesta fue $3,7 \pm 0,10$ huevos y el tamaño de puesta más frecuente fue de 4 huevos (50% de las puestas). El tamaño de puesta disminuyó conforme avanzó la temporada reproductiva. El número promedio de huevos por nido que completaron la incubación fue $3,6 \pm 0,1$ (Supervivencia de huevos: 98%) y eclosionaron $2,7 \pm 0,1$ pichones por nido (éxito de eclosión: 73%). El 19% de los nidos perdió uno o más pichones (reducción de nidada). La edad de los pichones al momento de la reducción de nidada fue de $9,8 \pm 2,1$ días y fue mucho más común en nidos donde eclosionaron cuatro pichones. En promedio $2,2 \pm 0,11$ pichones lograron abandonar exitosamente el nido (supervivencia de pichones 88%). El tamaño de la nidada afectó positivamente el tiempo de permanencia de los pichones en el nido. La supervivencia de los volantones durante el primer mes de vida fue de 94%.

INTRODUCCIÓN

Los modelos de dinámica poblacional son importantes herramientas para la conservación porque permiten predecir el comportamiento de las poblaciones en el tiempo (Sutherland 2000). Los modelos demográficos comúnmente utilizados para tomar decisiones de manejo se construyen generalmente a partir de estimaciones de las tasas de mortalidad y natalidad o fecundidad (Beissinger y Westphal 1998). Debido a que el primer parámetro es más difícil de estimar (Beissinger y McCullough 2002), estos modelos suelen estar basados en datos de fecundidad y frecuentemente utilizan métodos indirectos para cuantificar la mortalidad (Conroy y Carroll 2009). La validez de estos modelos depende de la exactitud y precisión en la estimación de estos parámetros (Beissinger y Westphal 1998). El conocimiento de los parámetros reproductivos y la productividad de la población constituye información particularmente relevante para especies explotadas comercialmente o en peligro de extinción ya que sólo conociendo estos parámetros es posible estimar y predecir con exactitud el potencial máximo de crecimiento y recuperación de una población (Sutherland 2000).

La familia Psittacidae es una de las familias con mayor proporción de especies amenazadas, con más de un tercio de sus especies incluida en alguna categoría de riesgo (Snyder y col. 2000, IUCN 2010). Además la mayoría de las especies tuvo o tiene una historia de explotación de sus poblaciones silvestres para el mercado de mascotas (Forshaw 1989, Guix y col. 1997, Jarry 2004). La información reproductiva de estas especies es fundamental para desarrollar tanto programas de recuperación como de aprovechamiento (Snyder y col. 2000, Beissinger 2001). Sin embargo, en muy pocas especies de loros se han generado modelos poblacionales a partir de tablas de vida con datos de productividad anual y supervivencia (Saunders 1986, Smith y Saunders 1986, Rowley y Chapman 1991). Esto se debe a que para la mayoría de las especies de loros la información disponible es muy limitada.

Si bien existen varios estudios a campo sobre la biología reproductiva de loros Neotropicales, en particular del género *Amazona*, pocos de estos estudios han sido conducidos en áreas protegidas o en las que no se extraigan pichones (Snyder y col. 1987, Gnam y Rockwell 1991, Enkerlin-Hoeflich 1995, Martuscelli 1995, Koenig 2001, Fernandes Seixas y Mourao 2002, Renton y Salinas-Melgoza

2004, Sanz y Rodríguez-Ferraro 2006). Sólo 5 de 23 estudios con loros Neotropicales no ha reportado pérdidas de nidos por cazadores furtivos (Wright y col. 2001).

La reducción de nidada es común en muchas especies de psitácidos (Stoleson y Beissinger 1997a), si bien ha sido poco documentada en el género *Amazona* (Renton y Salinas-Melgoza 2004). La eclosión asincrónica de los pichones crea una asimetría inicial en el tamaño dentro de la nidada confiriendo ventajas competitivas a aquellas crías que eclosionan en primer término (Forbes 1993). La hipótesis más aceptada para explicar la reducción de nidada en loros ha sido la del “huevo de reaseguro” que postula que la puesta de un huevo extra sería adaptativa ante la eventual falla o pérdida de alguna de las crías principales (Lamey y col. 1996).

La estimación de la mortalidad es una de las áreas claves y poco estudiadas en la conservación de los loros (Snyder y col. 2000). Los estudios de mortalidad están típicamente limitados a las etapas de nidificación debido a las dificultades de seguir individuos adultos. En particular, la supervivencia durante el periodo entre el abandono del nido y la independencia del pichón ha sido muy poco estudiada a pesar de ser una variable central para esclarecer la relación entre la cantidad de volantones que abandonan el nido y la cantidad de adultos que son reclutados en la población (Beissinger y Bucher 1992).

OBJETIVOS

En este capítulo se presentarán algunos aspectos de la biología reproductiva del Loro Hablador y se evaluarán los distintos componentes que afectan su éxito reproductivo. Los objetivos particulares son: 1) caracterizar la cronología y el tamaño de puesta, 2) evaluar el efecto de la fecha de reproducción sobre el tamaño de la puesta, 3) estimar el éxito de eclosión y la supervivencia de huevos y pichones, 4) caracterizar la reducción de nidada, determinando el momento y magnitud de la misma y 5) analizar el efecto del tamaño de la nidada y el orden de eclosión sobre el tiempo de permanencia de los pichones en el nido.

MÉTODOS

Entre los años 2002 y 2006 se monitorearon 157 nidos, 82 de ellos desde el inicio de la puesta. El número de nidos varió entre años con un rango de 16 nidos en 2006 a 24 nidos en 2005 (*Ver capítulo Dos* para detalles del número de nidos monitoreado por año).

Se asignó a cada nido una fecha de inicio correspondiente a la fecha de puesta del primer huevo. En los nidos encontrados antes o durante la etapa de puesta la fecha se determinó directamente. En los nidos encontrados en incubación o en etapa de pichones la fecha de inicio se determinó por cuenta regresiva a partir de la fecha de eclosión del primer huevo, considerando un periodo de incubación promedio de 28 días que comienza con la puesta del segundo huevo (Forshaw 1989). Los nidos en los que no fue posible estimar la fecha de inicio (por ejemplo, nidos que fueron encontrados y fracasaron durante la incubación) fueron excluidos del análisis. Debido a que la distribución de la fecha de puesta difirió entre años, ésta fue estandarizada para cada año considerando la desviación respecto de la mediana de la fecha de puesta y dividiendo el resultado por el desvío estándar. La extensión del período de puesta fue estimada como el número de días comprendidos entre el inicio de la primer y última puesta en la temporada.

Para cada huevo y pichón se estimó la duración del período de: a) incubación, como la diferencia en días entre la fecha de puesta y eclosión; y b) crianza, como la diferencia en días entre la fecha de eclosión y de abandono exitoso del nido. En el caso de las nidadas, se consideró la fecha de puesta y eclosión del último huevo como el período de incubación de la nidada (Nice 1954) y la fecha de eclosión y de abandono exitoso del nido del primer pichón como el período de crianza de la nidada. En 2003 y 2004 se midieron y pesaron huevos de 37 nidadas. Para evitar pseudo-replicación la masa y el tamaño de los huevos se calculó promediando las medias de cada nido.

El número de huevos o pichones en cada nido fue cuantificado en cuatro momentos del ciclo reproductivo: a) al finalizar la puesta (tamaño de puesta), b) al final del período de incubación (huevos al momento de la eclosión), c) inmediatamente después de la eclosión (pichones eclosionados), y d) antes de que los pichones abandonasen exitosamente el nido (volantones). Para cada nido se estimó la supervivencia de huevos, como la proporción de huevos puestos que completaron el período de

incubación; el éxito de eclosión, como la proporción de huevos al momento de la eclosión que produjeron pichones; y la supervivencia de pichones, como la proporción de pichones eclosionados que lograron abandonar exitosamente el nido (volantones).

Las pérdidas totales de nidada se analizarán en el capítulo de supervivencia de nidos (capítulo Cinco) y permitirán estimar el éxito de nidificación. Cuando ocurrieron pérdidas parciales, se registró la causa más probable como: tormentas, depredación (huevos o pichones desaparecidos, o restos de huevos o pichones en el interior de la cavidad) y muerte por causas



Figura 3.1. Pichón de Loro Hablador con radio collar.

desconocidas. En este último caso se distinguió entre inviabilidad de los huevos (huevos que no eclosionaron entre una semana a 10 días después de la fecha esperada de eclosión) y pichones muertos dentro del nido sin ningún signo externo que permita determinar la causa de muerte.

La mayoría de los huevos que no eclosionaron fueron dejados dentro del nido. En algunos casos, sin embargo, estos huevos fueron removidos y se examinó su contenido. Se obtuvo una estimación aproximada de la fertilidad como la proporción de huevos no eclosionados sin contenido embrionario visible (Smith y Saunders 1986). Esta medida es aproximada porque otras causas, además de la infertilidad, pueden afectar la probabilidad de eclosión.

Se utilizaron radio-collares para estimar la supervivencia de los volantones (Fig. 3.1). Debido a la limitada duración de las baterías en los collares, solo se estimó la supervivencia para el primer mes fuera del nido. En diciembre de 2006, se colocaron radio-collares a 18 pichones provenientes de 8 nidos (dos nidos con sólo un pichón, dos nidos con dos pichones y cuatro nidos con tres pichones). El equipo de telemetría utilizado fue construido por Telenax®. Se utilizó un receptor TX-TLNX con antenas Yagi de tres elementos y collares TX-203C de 13,5 g de peso, aproximadamente el 4% del

peso de un loro juvenil. Cada collar fue programado con una frecuencia única entre 149,9 y 150 MHz y estuvo equipado con sensores de movimiento. El sensor emite un doble bip después de 4 h de inactividad. La vida de la batería especificada por los constructores es de 3,5 a 6,5 meses. El rango de recepción fue de 1 a 3,5 km cuando la antena de recepción estaba en el suelo y de 3 a 6 km cuando la antena se ubicaba en una torre de 18 m de altura. El rango de recepción estuvo afectado por la altura a la que los loros se encontraban. Si el individuo estaba a una altura de 8 o más metros (típicamente durante el forrajeo en árboles altos) el rango fue de 3,5 km, mientras que si los loros estaban a menos de 4 m de altura el rango era de 1-2 km.

Entre el 10 de enero y el 28 de abril de 2007 se determinó diariamente la localización de los volantones dentro del Parque y sus alrededores. Se buscó la señal desde los puntos de acceso en caminos y senderos, desde los árboles nido y desde una torre de 18 m de altura. Las búsquedas diarias estuvieron limitadas a un radio de 7 km alrededor de la torre. Las aves fueron seguidas hasta su desaparición del área de estudio, o hasta que la batería falló. Cuando se detectó una señal de mortalidad (doble bip después de 4 h de inactividad), se localizó el ave y se determinó la causa de muerte. Se consideró que un ave dejó el área de estudio si desapareció sola o con sus hermanos y no apareció en búsquedas subsecuentes. Para estimar la supervivencia de los volantones se calculó el porcentaje de volantones que sobrevivieron durante el primer mes fuera del nido.

ANÁLISIS

La estadística descriptiva representa promedios \pm ES. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con un nivel de significancia de 0,05. Se utilizó ANOVA para examinar las diferencias anuales entre los parámetros reproductivos. En el caso de la duración de los períodos en días se utilizó estadística no paramétrica (Kruskal-Wallis) debido a que la variable días no cumplió los supuestos del ANOVA. Se utilizaron modelos lineales generalizados de efectos fijos (de aquí en más, MLG) con familia de distribución de errores Poisson y función de enlace “log” para analizar el efecto del año, la fecha de puesta estandarizada y su interacción sobre el tamaño de puesta; y para analizar el efecto del

año, el tamaño de nidada y el orden de eclosión y su interacción sobre la duración del período de crianza.

Se utilizó regresión logística para evaluar si el tamaño de la nidada y la fecha de inicio de puesta estuvieron asociados con la reducción de nidada.

La razón de sexos se expresó como el número de machos dividido el total de individuos y fue calculada solo para aquellas nidadas donde se identificó el sexo de todos sus integrantes. Se calculó una razón de sexos primaria con los pichones que eclosionaron y una razón de sexos secundaria con los pichones que abandonaron exitosamente

el nido. Se utilizaron pruebas de *t* a dos colas

para examinar alejamientos desde la unidad

del porcentaje medio de machos por camada.

Se utilizaron pruebas de bondad de ajuste

para examinar alejamientos de la razón de

sexos de 1:1 para la población de pichones. Se

analizó la interacción entre el orden de

eclosión y la razón de sexos en nidadas de

dos y de tres pichones. Para examinar

alejamientos desde el valor esperado para

cada sexo se utilizó prueba exacta de Fisher

(en nidadas de dos pichones) y en nidadas de

tres pichones prueba de bondad de ajuste.

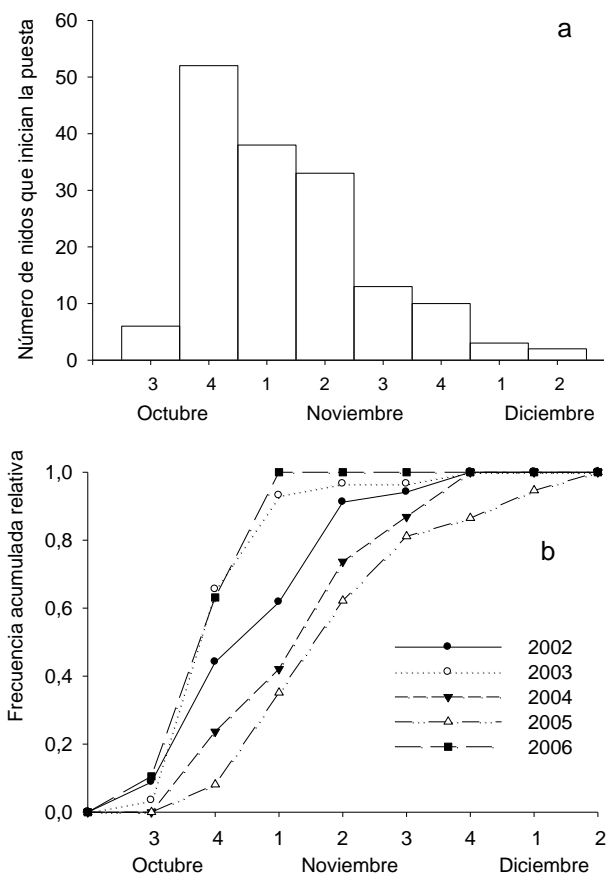


Figura 3.2. Distribución temporal del inicio de la puesta del Loro Hablador en el P.P. Loro Hablador durante los años 2002-2006. a) Número de nidos que inician la puesta a lo largo de la temporada.; b) Frecuencia acumulada relativa de nidos que inician la puesta cada año a lo largo de la temporada reproductiva expresado en semanas.

RESULTADOS

La puesta de los huevos se inició entre mediados de octubre y principios de noviembre (Fig. 3.2a). El día de puesta del

primer huevo de la temporada reproductiva fue el 15, 20, 23, 22 y 20 de octubre, para los años 2002, 2003, 2004, 2005 y 2006 (Fig. 3.2b). La mediana de la fecha de puesta fue 29 de octubre, 30 de octubre, 7 de noviembre, 9 de noviembre y 26 de octubre, para los años 2002, 2003, 2004, 2005 y 2006 y la extensión del período de puesta fue 47, 44, 39, 51 y 18 días para los años 2002, 2003, 2004, 2005 y 2006.

El tamaño de puesta fue $3,68 \pm 0,10$ huevos ($N = 82$), con un rango de uno a seis huevos (Tabla 3.1). El tamaño de puesta modal fue de cuatro huevos (50% de las puestas) y junto con las puestas de tres huevos representaron el 80% (66/82) de los nidos. No se registraron segundas puestas reemplazando a puestas perdidas en incubación media o tardía, o reemplazando a nidadas donde todos los pichones murieron. En un solo caso se registró una segunda puesta en la misma cavidad como

Tabla 3.1. Valores anuales y totales de distintos parámetros reproductivos del Loro Hablador en el Chaco seco, Argentina, 2002-2006.

Año	Tamaño de puesta	Huevos al momento de la eclosión ^a	Pichones eclosionados	Volantones
	Media \pm E.E. (rango), <i>n</i>	Media \pm E.E. (rango), <i>n</i>	Media \pm E.E. (rango), <i>n</i>	Media \pm E.E. (rango), <i>n</i>
2002	s/d	s/d	$2,20 \pm 0,20$ (2-3), 5	$2,25 \pm 0,66$ (1-3), 20
2003 ^a	$3,82 \pm 0,19$ (2-6), 22	$4,00 \pm 0,21$ (3-6), 17	$2,88 \pm 0,24$ (1-5), 17	$2,36 \pm 0,20$ (1-3), 11
2004	$3,45 \pm 0,17$ (2-5), 20	$3,19 \pm 0,23$ (1-5), 16	$2,53 \pm 0,29$ (1-4), 15	$2,00 \pm 0,31$ (1-3), 7
2005	$3,71 \pm 0,24$ (1-6), 24	$3,45 \pm 0,19$ (1-5), 22	$2,56 \pm 0,26$ (1-4), 18	$2,00 \pm 0,42$ (1-4), 8
2006	$3,75 \pm 0,19$ (2-5), 16	$3,56 \pm 0,26$ (1-5), 16	$2,93 \pm 0,27$ (1-5), 15	$2,43 \pm 0,30$ (1-3), 7
2002-2006	$3,68 \pm 0,10$ (1-6) 82	$3,55 \pm 0,11$ (1-6) 71	$2,69 \pm 0,12$ (1-5) 70	$2,23 \pm 0,11$ (1-4), 53

consecuencia de la falla en el primer intento, pero no se tiene certeza de que se tratara de la misma hembra ya que la hembra de esa cavidad no fue identificada.

El tamaño de puesta varió con la fecha de reproducción (MLG: Fecha de puesta estandarizada $Wald \chi^2 = 6,37, P < 0,05; N=82$), disminuyendo conforme avanzó la temporada reproductiva (Coeficiente del modelo de regresión lineal: $\beta = -0,218 \pm 0,091$; Fig. 3.3). El tamaño de puesta no difirió entre años (MLG: Año $Wald \chi^2 = 4,14, P > 0,05, N=82$).

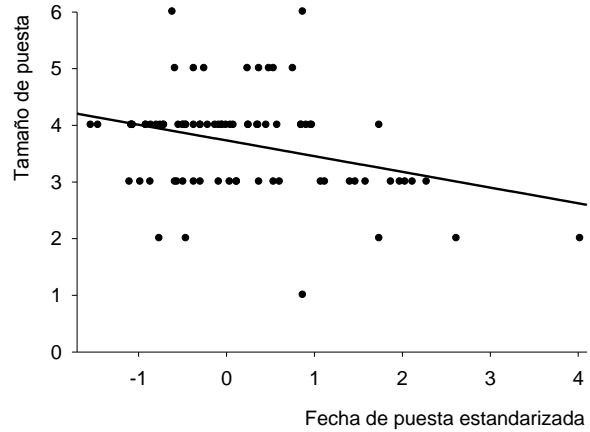


Figura 3.3. Tamaño de puesta del Loro Hablador en relación a la fecha de puesta estandarizada para las temporadas 2003, 2004, 2005 y 2006. Se observó una asociación negativa entre tamaño de puesta y fecha de puesta.

Al igual que en la mayoría de las especies de loros, los huevos fueron blancos. La masa del huevo fue de $17,2 \pm 0,3$ g (rango 13,5-20,7 g; Fig. 3.4a), la longitud $37,8 \pm 0,3$ mm (rango 33,6 – 42,4 mm.) y el ancho $29,3 \pm 0,1$ mm (rango 27,7 – 30,7 mm; Fig. 3.4b).

El período de incubación fue de $28,4 \pm 2,1$ días y no varió entre años (Kruskal Wallis: $\chi^2 = 5,83, P > 0,05$). La incubación comenzó entre la puesta del primer y el segundo huevo, y fue realizada exclusivamente por la hembra. Durante la puesta e incubación, las hembras pasaron la mayor parte del tiempo dentro del nido o posadas cerca de la apertura de la cavidad. Los machos no fueron encontrados nunca dentro de la cavidad, aunque permanecieron en los alrededores de la misma.

La supervivencia de los huevos durante el período de incubación fue de $97,8 \pm 1,1\%$ ($N = 69$ nidos). El número promedio de huevos por nido que completaron el período de incubación fue $3,55 \pm 0,96$ huevos (rango: 1-6; $N = 69$) variando anualmente entre 3,2 y 4,0 huevos por nido (Tabla 3.1). La principal causas de pérdida de huevos fue la depredación parcial (1%, $N = 2$).

El éxito de eclosión fue $73,0 \pm 3,0\%$ ($N = 66$) y no estuvo asociado al tamaño de puesta (Coef. Correlación Pearson $r = 0,01 P > 0,05$). Las fallas en la eclosión fueron la mayor causa de pérdida de huevos. En el 31% de los nidos eclosionaron todos los huevos, pero en algunos nidos un huevo (39%),

dos huevos (22%) o tres huevos (7 %) fallaron en la eclosión. La fertilidad promedio fue $0,73 \pm 0,24$. Sólo 3 de 17 (17%) de los huevos que no eclosionaron y fueron removidos contenían un embrión parcialmente desarrollado.

La fecha promedio de eclosión del primer pichón fue el 3 de diciembre (rango: 26 de noviembre en 2006 - 11 de diciembre en 2004). Los pichones eclosionaron entre el 13 de noviembre y el 9 de enero ($N = 66$ nidos). La eclosión fue asincrónica con un intervalo promedio de $1,7 \pm 0,16$ días entre el primer y segundo pichón (rango: 0-5 días, $N = 40$ nidos), y $2,9 \pm 0,36$ días entre el segundo y tercer pichón (rango: 0-8 días, $N = 24$ nidos).

La supervivencia de pichones fue $88,5 \pm 3,9\%$ ($N = 32$). Casi la cuarta parte de las nidadas exitosas (7 de 32) perdieron al menos un pichón. Casi todas las pérdidas parciales fueron por reducción de nidada (e.g. muerte por desnutrición del último pichón que eclosionó). La única excepción fue un caso donde el pichón murió a los 59 días de edad como consecuencia de la caída del árbol-nido después de que su hermano abandonara exitosamente el nido. La reducción de nidada estuvo asociada positivamente con el tamaño de la nidada (Coeficiente de la regresión logística, $b = 3,1 \pm 1,2$) y con la fecha de puesta ($b = 1,64 \pm 0,7$; $\chi^2 = 16,23$, $P < 0,05$). Se observó reducción de nidada en el 19% de las nidadas donde voló al menos un pichón (6 de 32 nidadas). En tres casos se perdió un pichón, en un caso dos, y en dos casos tres. La reducción de nidada ocurrió en promedio a los $9,8 \pm 2,1$ días de edad del pichón ($N = 11$ pichones) y fue mucho más común en nidos donde

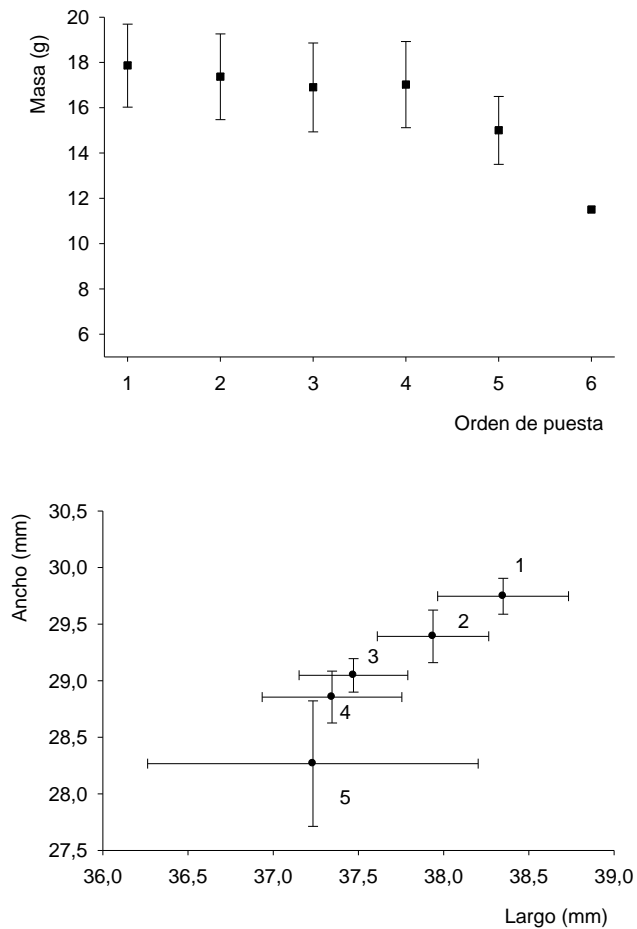


Figura 3.4. Masa (a) y largo y ancho (b) de los huevos del Loro Hablador ($N_1 = 30$; $N_2 = 32$; $N_3 = 29$; $N_4 = 21$; $N_5 = 3$ y $N_6 = 1$; años 2003 y 2004).

eclosionaron cuatro pichones (83% de las nidadas con reducción) que en nidos donde eclosionaron tres pichones (7% de las nidadas con reducción). La reducción ocurrió en nidos de 3 o más pichones, antes de que estos alcanzaran los 22 días de edad, y estuvo ausente en nidadas donde eclosionaron uno o dos pichones (Fig. 3.5).

La duración del período de crianza promedio fue de $60,6 \pm 0,4$ días y no varió entre años (Kruskal Wallis: $\chi^2 = 8,78$, $P > 0,05$, $N = 58$). El intervalo promedio entre el abandono del nido por parte de los volantones fue de $2,5 \pm 0,3$ días entre el primero y el segundo (*número de casos* = 45), y de $3,1 \pm 0,6$ días entre el segundo y el tercero (*número de casos* = 23). La fecha de media de abandono fue el 28 de enero (rango: 21 enero en 2007 y 6 de febrero en 2005). El tamaño de la nidada afectó positivamente la duración del período de crianza de los pichones (MLG: Tamaño de nidada $Wald \chi^2 =$

$9,07$, $P < 0,01$; interacción tamaño de nidada x rango del pichón $Wald \chi^2 = 9,49$, $P < 0,05$; Fig. 3.6).

Ninguno de las variables relacionadas al tamaño de la nidada varió con los años (ANOVA: Huevos puestos, $F = 0,98$, $P > 0,05$; Huevos al final de la incubación, $F = 0,98$, $P > 0,05$; Pichones eclosionados, $F = 0,98$, $P > 0,05$; Volantones por nido, $F = 0,73$, $P > 0,05$; Tabla 3.1).

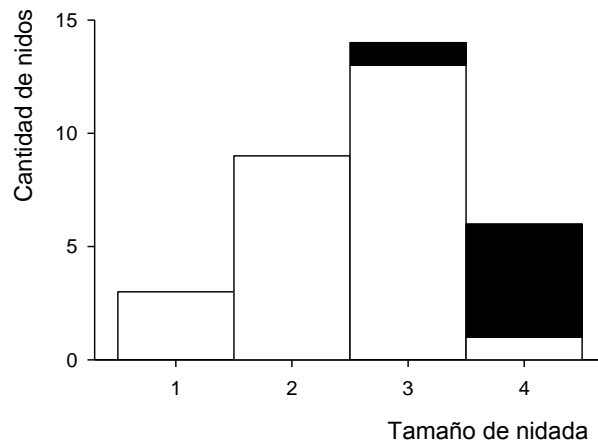


Figura 3.5. Tamaño de las nidadas de Loro Hablador expresado en número de pichones eclosionados. En negro, la proporción de nidos afectados por la reducción de nidada. Se encontró una asociación positiva entre el tamaño de nidada y la reducción de nidada.

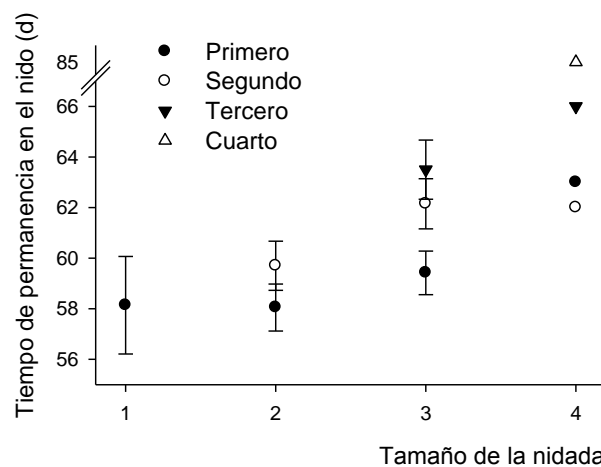


Figura 3.6. Duración del período de crianza para pichones de Loro Hablador.

La supervivencia de los volantones durante el primer mes de vida fue de $94,4 \pm 5,5\%$. De los 18 volantones (correspondientes a 8 familias) equipados con radio collares que abandonaron el nido, sólo uno fue hallado depredado 11 días después de abandonar el nido y a una distancia de un kilómetro. Por el análisis de las marcas en las plumas y los restos, el depredador podría ser un ave rapaz.

Quince de los 17 volantones sobrevivientes (seis de las ocho familias) dejaron el área de estudio (10 km. de radio) entre 16 y 37 días después de abandonar el nido ($27,3 \pm 7,3$ días) y no pudieron ser relocalizados. Los otros dos volantones, ambos provenientes de nidadas de un solo pichón, permanecieron en el área de estudio por 86 y 87 días. Durante el primer mes posterior al abandono del nido los juveniles permanecieron dentro de un área de radio de 5 km con centro en sus árboles nido. Por lo general, los hermanos permanecieron juntos después de dejar el nido y a menudo se los encontró junto a juveniles de otras parejas reproductivas del área. Cada familia parece abandonar el área como una unidad separada. En ningún caso dos grupos familiares desaparecieron el mismo día y todos los juveniles de cada grupo desaparecieron el mismo día.

La razón primaria de sexos considerando todos los pichones de todas las nidadas de manera conjunta fue de 60% machos (60 de 100 pichones), y representó un alejamiento significativo de la unidad ($\chi^2 = 4.00$, $P = 0,05$); mientras que la razón primaria de sexos promedio por nidada fue de $58,2 \pm 33,9\%$ machos ($N = 37$ nidadas) y no representó un alejamiento significativo de la razón primaria de

Tabla 3.2. Razones de sexos primaria (a) y secundaria (b), expresadas como porcentaje de pichones macho por orden de eclosión y por nidada (* $P < 0,05$).

a) Nidada (N)	Orden eclosión			
	1	2	3	4
1 (5)	60%			
2 (9)	44%	44%		
3 (15)	40%	73%	60%	
4 (8)	75%	63%	75%	75%
Total (38)	51%	63%	65%	75%

b) Nidada (N)	Orden eclosión		
	1	2	3
1 (5)	60%		
2 (6)	50%	50%	
3 (17)	41%	82%*	65%
Total (29)	50%	71%*	63%

sexos ($t=1,46$, $P > 0,05$). Considerando el orden de eclosión, tampoco fue significativa la razón de sexos primaria para ninguno de los órdenes de eclosión (Tabla 3.2a).

La razón secundaria de sexos considerando todos los pichones de todas las nidadas de manera conjunta fue de 61% machos (43 de 70 pichones) y representó un alejamiento significativo de la unidad ($\chi^2=3,66$, $P = 0,05$); mientras que la razón secundaria de sexos promedio por nidada fue de $59,2 \pm 36.7\%$ machos ($N = 28$ nidadas) y no representó un alejamiento de la razón secundaria de sexos esperada ($t = 1,33$, $P > 0,05$). Considerando el orden de eclosión, fue significativa la razón de sexos secundaria solo para el segundo pichón (74% machos, $\chi^2=5,26$, $P = 0,02$, Tabla 3.2b).

DISCUSIÓN

El inicio de la temporada reproductiva del Loro Hablador estuvo bastante sincronizado entre las distintas parejas, retrasándose o adelantándose hasta un máximo de un par de semanas entre años. Es interesante observar que el inicio es abrupto y la mayoría de las puestas se concentran en las primeras dos semanas (la mediana se alcanza en una o dos semanas, según el año). Como no se encontraron evidencias de que las parejas de Loro Hablador tengan una puesta de reemplazo después de un fracaso de nidada, las nidadas tardías podrían ser el resultado de parejas inexpertas o hembras con inferior condición física.

El inicio de la puesta podría estar determinado por la extrema estacionalidad del clima y de la disponibilidad de recursos del bosque chaqueño. Los pichones eclosionaron a principios de diciembre, con alguna variación entre años. Esta fecha coincide con el pico de floración de árboles y arbustos y con un aumento en la disponibilidad de frutos (ver capítulo Uno) lo que indica que parejas reproductivas harían coincidir la crianza de los pichones con la alta disponibilidad de frutos. En tal sentido, la demora en el inicio de la puesta podría resultar en problemas para atender las demandas energéticas de la cría de pichones.

Tabla 3.3. Parámetros reproductivos para especies de loros del género *Amazona*.

Especie	Tamaño de puesta (rango, M)	% de eclosión (M)	Volantones por nido exitoso (rango, M)	Referencia
<i>A. aestiva aestiva</i>	2,54 (1-6, 95)	67	1,92 (1-4, 50)	(Fernandes Seixas y Mourao 2002)
<i>A. aestiva xanthopteryx</i>	3,68 (1-6, 82)	73	2,23 (1-4, 53)	Este trabajo
<i>A. agilis</i>	3,1 (s/d, 20)	85 (37)	2,1 (s/d, 28)	(Koenig 2001)
<i>A. autmualis</i>	2,7 (1-4)			(Enkerlin-Hoeflich 1995)
<i>A. barbadensis</i>	3,4 (1-5, 322)	80 (289)	2,95 (1-5, 113)	(Sanz y Rodríguez-Ferraro 2006)
<i>A. barbadensis</i>	2,2 (1-4, 29)			(Rodríguez-Ferraro y Sanz 2007)
<i>A. brasiliensis</i>	3,6 (3-4)	63		(Martuscelli 1995)
<i>A. collaria</i>	3,0 (s/d, 3)	66 (2)	2,0 (2, 2)	(Koenig 2001)
<i>A. finschi</i>	2,6 (2-4, 60)	90 (50)	2,27 (1-3, 29)	(Renton y Salinas-Melgoza 2004)
<i>A. leucocephala</i>	3,6 (2-5)	51		(Gnam y Rockwell 1991)
<i>A. ochrocephala</i>	3,08 (2-4, 63)	90-95 (63)		(Rodríguez Castillo y Eberhard 2006)
<i>A. oratrix</i>	2,6 (2-3)			(Enkerlin-Hoeflich 1995)
<i>A. ventralis</i>	2,8 (2-4, 34)	100 (85)	2,7 (27)	(Snyder y col. 1987)
<i>A. viridigenalis</i>	3,4 (2-5)			(Enkerlin-Hoeflich 1995)
<i>A. vittata</i>	3,0 (2-4, 18)	71-86 (65)	2,2 (17)	(Snyder y col. 1987, Beissinger y col. 2008)

En la mayoría de las especies de *Amazona* el período de inicio de la puesta varía entre 3 y 5 semanas, pero pocos trabajos describen la distribución de frecuencias del inicio de puestas (ver Snyder y col. 1987, Gnam y Rockwell 1991, Enkerlin-Hoeflich 1995). Especies de *Amazona* en bosques

tropicales secos muestran una mayor sincronía y concentran el inicio de la puesta en períodos de 2 a 3 semanas (Renton y Salinas-Melgoza 1999), mientras que especies de *Amazona* insulares típicamente tienen un inicio más extendido (Koenig 2001).

El tamaño de puesta del Loro Hablador en el Chaco (3,7 huevos) fue de casi el doble que el reportado para la subespecie *A. a. aestiva* en Brasil (Fernandes Seixas y Mourao 2002), y representa el valor más alto encontrado para el género (Tabla 3.3). La supervivencia de huevos fue alta. Esta observación ha sido documentada para casi todas las especies del género y probablemente sea consecuencia del patrón de incubación (Renton y Salinas-Melgoza 1999, Koenig 2001, Sanz y Rodríguez-Ferraro 2006). Las hembras sólo interrumpen la incubación dos veces al día, por la mañana temprano y en la tarde, y nunca se alejan demasiado del nido (Renton y Salinas-Melgoza 1999, Koenig 2001). Los machos aprovisionan de alimento a la hembra durante todo el período de incubación y las primeras semanas de la etapa de crianza de los pichones (Wilson y col. 1995, Renton y Salinas-Melgoza 1999, Koenig 2001).

Las fallas en la eclosión fueron responsables de la mayor parte de las pérdidas. Este resultado fue similar al encontrado para *A. vittata* en Puerto Rico donde las fallas en la eclosión constituyen la principal restricción en el éxito reproductivo, y están asociadas al nivel de consanguinidad de las parejas (Beissinger y col. 2008). El valor del éxito de eclosión (73%) fue menor que los valores reportados para varias especies de *Amazona* (Tabla 3.3), e incluso menor que valores reportados para especies australianas de Psitacidos (77% a 91% (Smith y Saunders 1986b, Snyder y col. 1987, Rowley y Chapman 1991, Sanz y Rodríguez-Ferraro 2006). Las fallas en la eclosión se originan por infertilidad o muerte del embrión (Jamieson 2007). En el caso del Loro Hablador, menos del 20%



Figura 3.7. Huevo no eclosionado con embrión desarrollado.

de los huevos que no eclosionaron y fueron removidos contenían un embrión parcialmente desarrollado (Fig. 3.7). Como los huevos fueron examinados mediante un análisis visual, sin la ayuda de elementos ópticos, aquellos casos donde los embriones pudieran haber muerto a temprana edad podrían estar siendo sub-observados.

La principal causa de pérdida de pichones fue la reducción de nidada y esta estuvo asociada positivamente con número de pichones que eclosionaron y con la fecha de puesta. La reducción se observó principalmente en nidadas de cuatro pichones y fue más frecuente en nidos tardíos. En la mayoría de los casos el último pichón en eclosionar no sobrevivió, pero en varios casos la reducción de nidada afectó a más de un pichón. Se han reportado análisis de reducción de nidadas en *Amazona finschii* donde los últimos pichones de nidadas de cuatro y en ocasiones de nidadas de tres mueren entre los 6 y 8 días después de eclosionar (Renton y Salinas-Melgoza 2004a). También se ha reportado reducción de nidada en otros loros Neotropicales (Stoleson y Beissinger 1997b, Masello y Quillfeldt 2002). En el loro barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) la mortalidad durante el período de crianza de pichones suele ser mayor para el cuarto y quinto pichón, aunque no se aclara si ocurre tempranamente (Masello y Quillfeldt 2002).

La depredación parcial no resultó ser un factor importante de pérdida de huevos o pichones. La principal razón es probablemente que la depredación suele afectar a la nidada completa (Ricklefs 1969). Los eventos de depredación parcial podrían ser escasos debido a que la mayoría de los depredadores del Loro Hablador consumen la nidada completa. Durante el estudio se registró un evento de depredación parcial en un nido no incluido en este estudio en el que un Halconcito Gris (*Spizaiptherix circumncinctus*) fue observado removiendo un pichón vivo de 45 días de edad desde dentro de la cavidad. Un análisis más detallado acerca de la mortalidad se realizará en el capítulo IV cuando se analicen las causas de fracaso de los nidos. La supervivencia de pichones es un parámetro difícil de comparar debido a que pocos estudios a campo han logrado evitar la presencia de cazadores furtivos (Wright y col. 2001).

Los parásitos (ectoparásitos y parásitos intestinales) pueden afectar la supervivencia de pichones, especialmente en aquellas especies que reutilizan cavidades cada año (Ricklefs 1969). En este estudio no se observaron pérdidas parciales vinculadas a la acción de parásitos. El número de

ectoparásitos hallados en los pichones de Loro Hablador fue mínimo y solo se registraron un par de especies de piojos (*Ischnocera: Paragoniocotes*) y ácaros (*Psitticimex*) sobre los pichones; y un par de especies de vinchucas (*Triatominae*) en los nidos activos (Berkunsky y col. 2005, Ceballos y col. 2009). Aunque no se encontraron casos de infección por larvas de



Figura 3.8. Nido con pichones y presencia de material verde (hojas de quebracho blanco).

Philornis o especies semejantes en nidos de Loro Hablador, si se encontraron, en la misma área de estudio, dos nidos de Calancate común (*Aratinga acuticaudata*) con todos los pichones infestados por larvas del tipo *Philornis*. Estos parásitos causan un daño importante en pichones de otras especies como *Amazona vittata* (Snyder y col. 1987) y *Amazona finschi* (Renton 2002). La presencia de hojas verdes de árboles en algunos nidos de Loro Hablador (Fig. 3.8) podría reducir la presencia de ciertos ectoparásitos por efecto de compuestos secundarios presentes en las hojas (Bucher 1988, Aramburú y col. 2002).

El tiempo de permanencia en el nido se vio afectado por el tamaño de la nidada y el número de competidores en el nido. Los primeros individuos en eclosionar en nidadas de uno o dos pichones abandonaron el nido más tempranamente que los primeros individuos en eclosionar en nidadas de 3 o 4 pichones. La asincronía en la eclosión entre pichones fue similar a la asincronía al momento de abandonar el nido.

Los volantones de Loro Hablador mostraron un patrón de movimientos limitado durante las primeras dos a cinco semanas antes de abandonar el área de estudio y no sufrieron una gran mortalidad durante este período. En muchos Psittasciformes las primeras dos a ocho semanas después de abandonar el nido están caracterizadas por una movilidad limitada (Snyder y col. 1987, Lindsey y col. 1991, Smith y Moore 1992, Myers y Vaughan 2004, Salinas-Melgoza y Renton 2007). Durante esta etapa los volantones generalmente permanecen en sitios seguros junto a sus hermanos y a volantones de otros grupos reproductivos mientras los adultos se alimentan en los alrededores (Snyder y col.

1987, Wilson y col. 1995, Renton y Salinas-Melgoza 1999). Los volantones de algunas especies son vulnerables a la depredación durante esta etapa, en la que sus habilidades de vuelo son pobres (Snyder y col. 1987). El 95% de la mortalidad durante el primer año en volantones de *Amazona finschi* (68 individuos, 8 años de estudio) estuvo concentrada en las primeras seis semanas posteriores a abandonar el nido (Salinas-Melgoza y Renton 2007).

La supervivencia de volantones de Loro Hablador encontrada en este estudio fue mayor que las estimaciones de supervivencia de otros psitaciformes en periodos de tiempo comparables. El 75% de los volantones de *Amazona finschi* sobrevivió durante las primeras cuatro semanas (Salinas-Melgoza y Renton 2007), mientras que el 86,7% de los volantones de *Amazona vittata* (15 individuos, 3 años de estudio) sobrevivió un periodo de tiempo comparable (Lindsey y col. 1994). En especies australianas se hallaron tasas del 82,9% y el 80% durante el primer mes después de abandonar el nido en *Cacatua pastinator* (164 individuos, 6 años de estudio) y *Cacatua leadbeateri* (155 individuos, 6 años de estudio) respectivamente (Smith y Rowley 1995). Sin embargo, estudios de largo plazo también encontraron diferencias significativas en las tasas de supervivencia entre años. Por ejemplo las tasa de supervivencia para el primer mes de *Cacatua pastinator* y *Cacatua leadbeateri* variaron entre 55,6% ($N = 18$) y 93,1% ($N = 29$) y entre 54,5% ($N = 11$) y 93,3% ($N = 30$), respectivamente en un periodo de seis años (Smith y Rowley 1995). Por lo tanto, aunque la diferencia en supervivencia para el primer mes entre el Loro Hablador y otras especies de psitácidos aparente ser significativa, se necesitan más datos sobre la supervivencia de volantones antes de sacar conclusiones al respecto.

Durante este estudio, el 75% (6 de 8 nidadas) de las familias con radio-collares desaparecieron del área de estudio durante febrero. Estos datos son consistentes con las observaciones donde cada año la mayoría de los Loros Habladores del parque y sus alrededores parecen abandonar sus áreas de cría entre febrero y marzo. La confirmación de que estos loros hacen migraciones discretas y de gran distancia como las de *Amazona farinosa*, en lugar de movimientos nomádicos, más típicos del género, requiere de estudios futuros.

Existen algunas evidencias que indican que los loros podrían manipular la proporción de sexos de las nidadas. Por ejemplo, en la naturaleza, la razón de sexos del Kakapo está fuertemente sesgada hacia los machos (Trewick Steven 1997). En este trabajo, se encontraron pocas evidencias de que la

razón de sexos de las nidadas silvestres de Loro Hablador se aleje de la igualdad. Sin embargo en nidadas de tres o cuatro pichones, se observó una tendencia (no significativa) hacia una mayor proporción de machos en los últimos pichones en eclosionar. South y Wrigth (2002) describieron la razón de sexos de pichones silvestres de *Amazona auropalliata* en Centroamérica y a pesar de que las nidadas no difirieron de la razón 1:1, también observaron una tendencia similar con mayor número de machos en pichones últimos en eclosionar.

REFERENCIAS

- Aramburú, R. M., A. C. Cicchino, y E. H. Bucher. 2002. Material vegetal fresco en cámaras de cría de la Cotorra Argentina *Myiopsitta monachus* (Psittacidae). *Ornitologia Neotropical* 13:433-436.
- Beissinger, S. R. 2001. Trade of live wild birds: potentials, principles and practices of sustainable use. *En: Reynolds, J.D., Mace, G.M., Redford, K. H., y J.G. Robinson (ed). Conservation of Exploited Species. Cambridge University Press, Cambridge. 182–202.*
- Beissinger, S. R., y E. H. Bucher. 1992. Sustainable harvesting of parrots for conservation. *New World Parrots in Crisis: Solutions from Conservation Biology* 73-115.
- Beissinger, S. R., y D. R. McCullough. 2002. *Population viability analysis. University of Chicago Press, Chicago.*
- Beissinger, S. R., y M. I. Westphal. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62:821-841.
- Beissinger, S. R., J. Wunderle, J. M. Meyers, B. E. Saether, y S. Engen. 2008. Anatomy of a bottleneck: Diagnosing factors limiting population growth in the puerto rican parrot. *Ecological Monographs* 78:185-203.
- Berkunsky, I., A. Formoso, y R. Aramburú. 2005. Ectoparasitic load of blue-fronted Parrot (*Amazona aestiva*, Psittacidae) nestlings. *Ornitologia Neotropical* 16:573-578.
- Bucher, E. H. 1988. Do birds use biological control against nest parasites? *Parasitology Today* 4:1-3.
- Ceballos, L. A., R. V. Piccinali, I. Berkunsky, U. Kitron, y R. E. Gürtler. 2009. First finding of melanic sylvatic *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) colonies in the Argentine Chaco. *Journal of Medical Entomology* 46:1195-1202.
- Conroy, M. J., y J. P. Carroll. 2009. *Quantitative conservation of vertebrates. John Wiley and Sons, Oxford.*
- Enkerlin-Hoeflich, E. 1995. *Comparative ecology and reproductive biology of three species of Amazona Parrots in Northeastern Mexico. PhD Thesis, Texas A&M University, Texas.*
- Fernandes Seixas, G. H., y G. D. Mourao. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Field Ornithology* 73:399-409.
- Forbes, L. S. 1993. Avian brood reduction and parent-offspring "conflict". *American Naturalist* 142:82-117.
- Forshaw, J. M. 1989. *Parrots of the World. Landsdowne, Melbourne, Australia.*
- Gnam, R., y R. F. Rockwell. 1991. Reproductive potential and output of the Bahama Parrot *Amazona leucocephala bahamensis*. *Ibis* 133:400-405.
- Guix, J. C., L. Jover, y X. Ruiz. 1997. Muestreo del comercio de psitácidos neotropicales en la ciudad de Barcelona, España: 1991 - 1996. *Ararajuba* 5: 159-167.
- Jamieson, B. G. M. 2007. *Reproductive biology and phylogeny of birds. Part B. Science Publisher, Jersey.*
- Jarry, G. 2004. Trade and traffic of birds. *Bulletin de la Societe Zoologique de France* 129:103-110.

- Koenig, S. E. 2001. The breeding biology of Black-billed Parrot *Amazona agilis* and Yellow-billed Parrot *Amazona collaria* in Cockpit Country, Jamaica. *Bird Conservation International* 11:205-225.
- Lamey, T. C., R. M. Evans, y J. D. Hunt. 1996. Insurance reproductive value and facultative brood reduction. *Oikos* 77:285-290.
- Lindsey, G. D., W. J. Arendt, y J. Kalina. 1994. Survival and Causes of Mortality in Juvenile Puerto-Rican Parrots. *Journal of Field Ornithology* 65:76-82.
- Lindsey, G. D., W. J. Arendt, J. Kalina, y G. W. Pendleton. 1991. Home Range and Movements of Juvenile Puerto Rican Parrots. *Journal of Wildlife Management* 55:318-322.
- Martuscelli, P. 1995. Ecology and conservation of the Red-tailed Amazon *Amazona brasiliensis* in south-eastern Brazil. *Bird Conservation International* 5:405-420.
- Masello, J. F., y P. Quillfeldt. 2002. Chick growth and breeding success of the Burrowing Parrot. *Condor* 104:574-586.
- Myers, M. C., y C. Vaughan. 2004. Movement and behavior of Scarlet Macaws (*Ara macao*) during the post-fledging dependence period: Implications for in situ versus ex situ management. *Biological Conservation* 118:411-420.
- Nice, M. M. 1954. Problems of incubation periods in North American birds. *Condor* 56:173-197.
- Renton, K. 2002. Influence of environmental variability on the growth of Lilac-crowned Parrot nestlings. *Ibis* 144:331-339.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. *Wilson Bulletin* 111:488-493.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 2004. Climatic variability, nest predation, and reproductive output of Lilac-crowned Parrots (*Amazona finschi*) in tropical dry forest of western Mexico. *Auk* 121:1214-1225.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1-48.
- Rodríguez Castillo, A. M., y J. R. Eberhard. 2006. Reproductive behavior of the Yellow-crowned parrot (*Amazona ochrocephala*) in Western Panama. *Wilson Journal of Ornithology* 118:225-236.
- Rodríguez-Ferraro, A., y V. Sanz. 2007. Natural history and population status of the Yellow-shouldered Parrot on La Blanquilla Island, Venezuela. *Wilson Journal of Ornithology* 119:602-609.
- Rowley, I., y G. Chapman. 1991. The breeding biology, food, social organization, demography and conservation of the Major Mitchell or Pink Cockatoo, *Cacatua leadbeateri*, on the margin of the Western Australian wheatbelt. *Australian Journal of Zoology* 39:211-261.
- Salinas-Melgoza, A., y K. Renton. 2007. Postfledging survival and development of juvenile Lilac-crowned Parrots. *Journal of Wildlife Management* 71:43-50.
- Sanz, V., y A. Rodríguez-Ferraro. 2006. Reproductive parameters and productivity of the Yellow-shouldered Parrot on Margarita Island, Venezuela: A long-term study. *Condor* 108:178-192.
- Saunders, D. A. 1986. Breeding season, nesting success and nestling growth in Carnaby's Cockatoo, *Calyptorhynchus funereus latirostris*, over 16 years at Coomallo Creek, and a method for assessing the viability of populations in other areas. *Australian Wildlife Research* 13:261-273.
- Smith, G. T., y L. A. Moore. 1992. Patterns of movement in the Western Long-billed Corella *Cacatua pastinator* in the south-west of Western Australia. *Emu* 92:19-27.
- Smith, G. T., y I. C. Rowley. 1995. Survival of adult and nestling Western Long-billed Corellas, *Cacatua pastinator*, and Major Mitchell Cockatoos, *C.leadbeateri*, in the wheatbelt of Western Australia. *Wildlife Research* 22:155-162.
- Smith, G. T., y D. A. Saunders. 1986. Clutch Size and Productivity in 3 Sympatric Species of Cockatoo (Psittaciformes) in the Southwest of Western-Australia. *Australian Wildlife Research* 13:275-285.
- Snyder, N. F. R., P. McGowan, J. Gilardi, y A. Grajal. 2000. Parrots Status Survey and Conservation Action Plan 2000-2004. IUCN, Gland Switzerland and Cambridge, UK.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, y C. B. Kepler. 1987. The Parrots of Luquillo Natural History and Conservation of the Puerto Rican Parrot. The western foundation of vertebrate zoology, Los Angeles.
- South, J. M., y T. F. Wright. 2002. Nestling sex ratios in the Yellow-naped Amazon: No evidence for adaptive modification. *Condor* 104:437-440.

- Stoleson, S. H., y S. R. Beissinger. 1997a. Hatching asynchrony in parrots: Boon or bane for sustainable use? *En* J. R. Clemmons y R. Buchholz (eds.), *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stoleson, S. H., y S. R. Beissinger. 1997b. Hatching asynchrony, brood reduction, and food limitation in a Neotropical parrot. *Ecological Monographs* 67:131-154.
- Sutherland, W. J. 2000. *The conservation handbook. Research, management, and policy*. Blackwell Science, Oxford.
- Trewick Steven, A. 1997. On the skewed sex ratio of the Kakapo *Strigops habroptilous*: Sexual and natural selection in opposition? *Ibis* 139:652-663.
- Wilson, K. A., R. Field, y M. H. Wilson. 1995. Successful nesting behavior of Puerto Rican Parrots. *Wilson Bulletin* 107:518-529.
- Wright, T. F., C. A. Toft, E. Enkerlin-Hoeflich, J. Gonzalez-Elizondo, M. Albornoz, A. Rodriguez-Ferraro, F. Rojas-Suarez, V. Sanz, A. Trujillo, S. R. Beissinger, V. Berovides, X. Galvez, A. T. Brice, K. Joyner, J. Eberhard, J. Gilardi, S. E. Koenig, S. Stoleson, P. Martuscelli, J. M. Meyers, K. Renton, A. M. Rodriguez, A. C. Sosa-Asanza, F. J. Vilella, y J. W. Wiley. 2001. Nest poaching in neotropical parrots. *Conservation Biology* 15:710-720.

CUATRO

CRECIMIENTO, DESARROLLO Y DIMORFISMO SEXUAL

RESUMEN: La eclosión asincrónica de los pichones es una característica común a muchas aves altriciales y generalmente reduce el crecimiento y a menudo la supervivencia de los últimos pichones en eclosionar. El sexo de los individuos, en aquellas especies en las que los sexos tienen diferentes habilidades competitivas, también pueden jugar un rol clave en los patrones de crecimiento de los pichones. En este capítulo se desarrolla el primer análisis cuantitativo del dimorfismo sexual en un loro Neotropical. Se analiza el crecimiento y dimorfismo sexual en pichones y la variabilidad entre y dentro de cada sexo en adultos. Además se realiza un análisis de discriminante para obtener funciones que permitan predecir el sexo de individuos adultos de esta especie. Se analizaron siete variables morfométricas en pichones y siete variables morfométricas y una variable de coloración del plumaje en adultos. En promedio los pichones machos alcanzaron una mayor masa corporal máxima y masa al momento de abandonar el nido y mayor tamaño de cabeza, pico, tarso y tibia que los pichones hembras. No se detectaron diferencias sexuales en el tamaño al momento de la eclosión, tasa de crecimiento, longitud máxima del ala y de la cola y disminución de la masa corporal antes de abandonar el nido. El orden de eclosión no afectó la tasa de crecimiento ni el peso asintótico y sólo se observó un retraso en alcanzar el valor de masa asintótica para los pichones terceros en eclosionar. Los machos adultos fueron en promedio mayores que las hembras para todas las variables. La profundidad del pico fue la variable más exacta para determinar el sexo, clasificando correctamente el 80% de los individuos. La función discriminante clasificó correctamente el 85% de los individuos. Estos resultados indican que el loro hablador es sexualmente dimórfico para la mayoría de las características de tamaño corporal y muestra dicromatismo sexual en la coloración del plumaje de la cabeza.

INTRODUCCIÓN

En la mayoría de las especies de aves, los pichones eclosionan secuencialmente, lo que resulta en una jerarquía en edad y tamaño dentro de la nidada (Jamieson 2007). La asincronía en la eclosión puede variar desde casi un día en algunos paseriformes hasta entre varios días y algunas semanas en algunas especies de lechuzas y loros (Beissinger y Waltman 1991). El posible valor adaptativo de la eclosión asincrónica ha sido objeto de numerosos estudios y actualmente continúa siendo un tema de debate (Krebs 1999, Bogdanova y Nager 2008, Palestis 2009, Kim y col. 2010). Producir una jerarquía de tamaños dentro de la nidada podría promover una mayor eficiencia de alimentación por parte de los padres (Hussell 1972, Hahn 1981), facilitar la reducción de nidada cuando los recursos son limitados (Lack 1947, Lack 1968), o ser la consecuencia no seleccionada de limitaciones en el comportamiento de incubación (Clark y Wilson 1981).

A pesar de la variedad de hipótesis para explicar la eclosión asincrónica, sus consecuencias son marcadamente similares en todas las especies. La eclosión asincrónica está asociada con un crecimiento reducido y una menor supervivencia del último pichón que eclosiona (Wiebe 1996, Ostreiher 1997), incluso en especies con intervalos de eclosión breves (Stouffer y Power 1990). Los patrones de eclosión son controlados por los padres mediante la decisión de cuando iniciar la incubación (Magrath 1992). Sin embargo las jerarquías en tamaño dentro de la nidada están a menudo reforzadas por como ocurre la distribución de alimento después de la eclosión (Budden y Beissinger 2009). En la mayoría de las especies, el acceso a la comida está determinado por una jerarquía de dominancia, generalmente asociada positivamente el tamaño corporal (Kacelnik y col. 1995). Por lo tanto, la menor tasa de crecimiento de los últimos pichones en eclosionar es probablemente la consecuencia de su menor habilidad competitiva en las interacciones por alimento con sus hermanos. Por otra parte, diferencias sexuales en las tasas de crecimiento y en el tamaño corporal de los pichones también podrían resultar en diferencias sexuales en la probabilidad de sobrevivir durante el estadio de pichones (Cameron-MacMillan y col. 2007).

Los loros presentan predominantemente patrones de eclosión asincrónica y existe una variación considerable en el grado de eclosión asincrónica tanto dentro como entre especies (Stoleson y Beissinger 1997). El crecimiento de pichones de loros ha sido descrito para algunas especies

Neotropicales (Snyder y col. 1987, Navarro y Bucher 1990, Waltman y Beissinger 1992, Renton 2002, Masello y Quillfeldt 2002) y para varias especies Paleotropicales (Saunders 1982, Saunders 1986, Rowley 1990, Rowley y Chapman 1991, Smith 1991, Krebs 1999, Krebs y col. 1999, Farrimond y col. 2006, Taylor y Perrin 2008). Algunos de estos estudios discriminaron el crecimiento en función del orden de eclosión de los pichones pero pocos analizaron las diferencias sexuales en los patrones de crecimiento (Krebs 1999).

En la mayoría de los psitácidos es muy difícil determinar el sexo a partir de las medidas corporales o de los patrones de coloración. El dimorfismo en tamaño solo ha sido descrito en cuatro géneros paleo-tropicales de loros (Forshaw 1989). Las diferencias sexuales en coloración del plumaje son también más comunes en loros del Viejo Mundo (65% de 184 especies) que en loros del Nuevo Mundo (13% de 148 especies). En este último grupo se ha reportado dicromatismo sexual en los periquitos de los géneros *Forpus*, y *Touit* y en un par de cotorras (*Bolborhynchus lineola*, *Psilopsiagon aurifrons*). En todos estos casos las hembras son generalmente más pálidas y carecen de algunas de las marcas características de los machos (Forshaw 1989).

Las especies del género *Amazona* son consideradas monomórficas (Bosch y Wedde 1981, Forshaw 1989, Santos y col. 2006) y las posibles diferencias sexuales no han sido cuantificadas de una manera útil para poder utilizarlas a campo. Por lo tanto, los métodos más comunes para determinar el sexo en este grupo han sido la laparoscopia o las técnicas moleculares que involucran el análisis de porciones de ADN (Miyaki y col. 1997, Miyaki y col. 1998). La posibilidad de determinar el sexo usando medidas simples puede mejorar nuestra capacidad para estudiar movimientos y comportamientos sexo-específicos a campo (Budden y Beissinger 2004). Los métodos que involucran análisis de funciones discriminante con medidas morfométricas han demostrado ser exitosos para sexar varias especies de aves monocromáticas (Donohue y Dufty Jr 2006, Svagelj y Quintana 2007, Reynolds y col. 2008). La utilidad de las medidas corporales como predictores del sexo mejora cuando se incrementa el dimorfismo en tamaño y cuando disminuye la variabilidad entre sexos (Weidinger y van Franeker 1998, Fletcher y Hamer 2003). En los psitácidos, los análisis con funciones discriminante basados en medidas corporales han sido utilizados con éxito en solo un par de especies de loros paleotropicales (Bond y col. 1991, Butler y Gosler 2004).

OBJETIVOS

En este capítulo se desarrollará el primer análisis cuantitativo del dimorfismo sexual en un loro Neotropical. Se analizará el crecimiento y dimorfismo sexual en la masa corporal y en seis variables morfométricas en pichones y se analizará la variabilidad entre y dentro de cada sexo para siete medidas corporales y una medida de coloración del plumaje en adultos. Además se realizará un análisis de discriminante para obtener funciones que permitan predecir el sexo de individuos adultos de esta especie. Debido a que el dimorfismo sexual está comúnmente asociado con diferencias en alimentación y con el comportamiento social de los sexos (Snyder y Wiley 1976), demostrar su presencia en el Loro Hablador alentará futuros estudios de estos aspectos de su biología. Además, existen beneficios prácticos al poder determinar a campo el sexo de las aves en estudios de ecología y comportamiento social.

MÉTODOS

Los pichones utilizados para este estudio corresponden a nidos hallados en el Parque Provincial Loro Hablador y áreas vecinas durante las temporadas reproductivas 2002 a 2006. Cada pichón fue marcado con tinta indeleble en la cabeza inmediatamente después de la eclosión y fue anillado con anillos metálicos cerrados numerados a los 20 días de edad. Los pichones fueron medidos en promedio cada 4 días, aunque las visitas fueron más frecuentes durante los primeros 15 días posteriores a la eclosión. Todas las medidas fueron tomadas al pie del árbol nido para minimizar el tiempo de manipulación y el estrés potencial en los pichones. En promedio el tiempo en bajar, medir y volver a subir los pichones fue de 10 minutos y no se observó ningún efecto por la manipulación (ver capítulo Cinco).

En cada visita se tomaron las siguientes medidas: 1) masa corporal; 2) longitud de la cabeza, desde el borde externo del pico hasta el arco posterior formado por la unión pareto-supraoccipital, 3) profundidad máxima del pico, 4) longitud de la tibia, 5) longitud el tarso desde el centro de la unión medio-tarsal hasta el extremo distal del tarso-metatarso, 6) longitud del arco del ala desde la superficie anterior de la unión radio-carpal hasta el extremo de la primaria más larga, o el extremo del ala si aun

no hubiera plumas y 7) longitud de la pluma media de la cola. Para medir la masa corporal se utilizó una balanza de resorte con una precisión de ± 1.0 g; para las medidas de longitud de cabeza, profundidad del pico, y longitud de tibia y tarso se utilizó un calibre tipo Vernier (± 0.1 mm); mientras que para medir la longitud del ala y la pluma media de la cola se utilizó una cinta métrica (± 1.0 mm). Todas las medidas simétricas fueron tomadas sobre el lado izquierdo del individuo. Las medidas colectadas son las más comunes en estudios a campo con psitácidos (Masello y Quillfeldt 2003). Para una descripción más detallada de las medidas corporales realizadas ver Winker (1998).

Crecimiento – Los análisis de crecimiento se realizaron con pichones que sobrevivieron hasta abandonar exitosamente el nido. Debido a que no todas las variables fueron medidas en todas las ocasiones, el tamaño de la muestra puede variar dependiendo de la variable utilizada. Las longitudes de la tibia y del tarso proveen una medida del tamaño del esqueleto, mientras que la longitud de estructuras que involucran el plumaje, como el arco del ala y la longitud de la cola, son indicadores de la edad de los pichones (Ricklefs 1973). La masa de los pichones es una medida más variable debido a la variación en el contenido del buche y estómago; sin embargo, provee una medida compuesta del tamaño del pichón y su condición. Las longitudes de cabeza y pico son caracteres dimórficos en algunas especies de loros (Moorhouse y col. 1999).

Las curvas de crecimiento fueron calculadas para cada pichón solo en aquellos casos en los que hubo al menos cinco mediciones. Se utilizó el programa CurvExpert® para ajustar, mediante el método de cuadrados mínimos, las variables morfométricas al modelo de crecimiento logístico:

$$(VM = \frac{A}{1 + e^{-K(t-t_0)}})$$

donde A es el valor asintótico de la curva, K es la constante de crecimiento de la ecuación logística y t_0 es el punto de inflexión o la edad del máximo crecimiento (Ricklefs 1967).

La mayoría de los pichones de Loro Hablador alcanzaron una masa máxima 20 días antes de abandonar el nido y subsecuentemente disminuyeron la masa, con grandes fluctuaciones hasta el momento de abandonar el nido (ver resultados). Este patrón de recesión de la masa corporal antes de abandonar el nido es común en algunos pichones de aves (Ricklefs 1968). Para mejorar el ajuste, las

curvas de crecimiento fueron modeladas hasta alcanzar el valor máximo (hasta los 40 días de edad del pichón) y no fue modelada la recesión en masa posterior a esta edad.

Como el punto de inflexión (t_0) y la tasa constante (k) son dependientes del valor de la asíntota (Ricklefs 1973), esto hace difícil interpretar estas medidas en pichones de diferentes tamaños y tiene entonces un significado biológico limitado. Por lo tanto el punto de inflexión y las tasas constantes no fueron incluidos en los análisis. En lugar de ello, se calculó la tasa de crecimiento promedio sobre la porción lineal de la curva de crecimiento, medida no dependiente de las masas inicial y final del pichón. La tasa de crecimiento sólo fue estimada para la masa corporal y para la cuerda del ala. Los valores al nacer y los máximos o finales alcanzados se corresponden con valores observados y no con valores estimados. Además, se calculó el tiempo medio del crecimiento para todos los pichones y discriminado entre machos y hembras. Las medias de los parámetros entre sexos fueron comparadas utilizando ANOVA.

Adultos - Durante Julio de 2005 se capturaron 202 loros adultos en la Sierra de Santa Bárbara y áreas vecinas (23°30'S, 64°35'W) en la provincia de Jujuy, Argentina. Las capturas fueron realizadas con redes de niebla y trampas de lazo y estuvieron dirigidas por cazadores pertenecientes al Proyecto Elé (Banchs y Moschione 2006). Todos los loros capturados tenían por lo menos un año de edad (las aves de menos de un año presentan un iris pardo grisáceo, mientras que las de más de un año tienen un iris naranja (Forshaw 1989).

Para cada individuo se tomaron las siguientes medidas corporales: 1) profundidad máxima del pico, 2) ancho máximo del pico, 3) longitud de la cabeza desde el borde externo del pico hasta el arco posterior formado por la unión pareto-supraoccipital, 4) ancho máximo de la cabeza entre los extremos de los escamosos izquierdo y derecho, 5) longitud de la tibia, 6) longitud el tarso desde el centro de la unión medio tarsal hasta el extremo distal del tarso-metatarso y 7) masa corporal. Para las mediciones de pico, cabeza, tibia y tarso se utilizó un calibre tipo Vernier (± 0.1 mm) mientras que para la masa corporal se utilizó una balanza de resorte (± 5.0 g). Todas las medidas simétricas fueron tomadas sobre el lado izquierdo del individuo.

Se tomó una fotografía del lado izquierdo de la cabeza de cada adulto con una cámara digital de 5 mega-píxeles de resolución. Las fotografías fueron tomadas sin flash y fueron guardadas en formato JPEG. Se utilizó el programa Adobe Photoshop ® para delimitar el contorno de la cabeza y determinar el porcentaje de la superficie total cubierto por plumaje amarillo. El porcentaje de plumaje amarillo se calculó como el número de píxeles con color amarillo sobre el número total de píxeles en la cabeza.

ANÁLISIS

Crecimiento – Para analizar las diferencias entre pichones según el orden de eclosión en la nidada se utilizó un diseño de medidas repetidas. Debido a que los modelos de cuadrados medios no permiten datos no balanceados dentro de los diseños de medidas repetidas, se analizaron las diferencias en crecimiento en los diferentes tamaños de puesta con un modelo mixto incorporando efectos fijos y aleatorios (REML, restricted maximum likelihood, GENSTAT 5 Committee 1993). Se utilizaron doce variables descriptoras del crecimiento de los pichones y el tamaño al momento de abandonar el nido como variables respuesta en modelos separados: 1) edad al momento del abandono del nido, 2) edad al momento de alcanzar la masa máxima, 3) masa máxima alcanzada, y 4) masa al momento de abandonar el nido, 5) tasa lineal del incremento de la masa; 6) longitud máxima del ala, 7) longitud máxima de la cabeza, 8) longitud máxima de la cola, 9) longitud máxima del pico, 10) longitud máxima del tarso, 11) longitud máxima de la tibia, y 12) tasa lineal de crecimiento del ala. El nido fue incluido como término aleatorio en todos los modelos mixtos. El modelo fue ajustado incluyendo los efectos principales de las siguientes variables explicatorias: a) sexo, b) orden de eclosión, c) tamaño de la nidada, d) fecha de puesta del primer huevo, e) año, y de dos interacciones: f) sexo \times orden de eclosión y g) tamaño de camada \times orden de eclosión. En el caso del orden de eclosión sólo se consideraron los tres primeros pichones en eclosionar debido a que el tamaño de muestra para pichones de orden 4 fue muy bajo ($N = 2$).

Dimorfismo en adultos - Se utilizó un ANOVA de una vía para determinar cómo la morfología externa variaba con el sexo. Todas las variables mostraron una distribución normal (pruebas de Lilliefors; n.s.). Para cada variable se calculó el índice de dimorfismo sexual: $IDS = (\bar{X}_m - \bar{X}_h) / \bar{X}_h \times 100$ (Weidinger y van Franeker 1998), donde \bar{X}_m y \bar{X}_h son valores medios de machos y hembras respectivamente. También se calculó el coeficiente de variación ($CV = SD / \bar{X} \times 100$) de cada sexo (Fletcher y Hamer 2003) para indicar el grado de variabilidad de cada carácter dentro del sexo. Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para analizar si machos y hembras mostraban algún grado de agrupamiento en el espacio multidimensional de las variables.

Los adultos de cada sexo fueron divididos aleatoriamente en dos grupos, uno para proveer valores a la función discriminante y el otro para testear la exactitud de ésta. Para obtener la función discriminante se utilizaron mediciones de 88 loros (44 machos y 44 hembras). Se evaluó el ajuste de cada variable por si sola como discriminante (análisis discriminante univariado). También se aplicó análisis de discriminante para obtener la combinación de caracteres (función discriminante) que mejor distingue los sexos (Tabachnick y Fidell 1996, Phillips y Furness 1997). Se construyeron dos funciones discriminantes, una incluyendo variables morfométricas y la otra incluyendo las variables morfométricas y el porcentaje de plumaje amarillo. Para cada análisis de discriminante se calculó el valor de corte asociado (Phillips y Furness 1997). Los valores de corte son aquellos valores de discriminante correspondientes a una probabilidad posterior de 0,5 para cada grupo. Los valores de corte se obtuvieron mediante un ajuste de los datos (cada valor discriminante y su probabilidad asociada de pertenecer a un sexo) a curvas logísticas (Phillips y Furness 1997).

Si los análisis de discriminante son validados con la misma muestra con que son generados, las tasas de clasificación correcta son sobreestimadas (Tabachnick y Fidell 1996). Para evitar esto se realizó un proceso de validación cruzada y se clasificó una nueva muestra de 114 loros (70 machos y 44 hembras) capturados en el mismo sitio. Se presentan los valores de corte y las funciones discriminantes obtenidas. También se reporta el nivel de significancia (valor de P), Lambda de Wilk y el porcentaje de individuos correctamente clasificados para cada sexo y para todas las aves juntas.

RESULTADOS

Desarrollo de los pichones

La mayor parte del crecimiento de los pichones ocurre durante el primer mes de vida, mientras que durante el segundo mes el desarrollo consiste principalmente en el crecimiento de las plumas. A continuación se describen brevemente los principales cambios observados durante las primeras semanas del desarrollo.

1º semana - Los pichones nacen con los párpados fusionados y un plumón blanco, poco denso, que sólo cubre algunas partes del dorso y la cabeza. Algunos pichones conservan restos del saco vitelino por 2 - 4 días. El pico y las patas aún no están pigmentados y presentan un color rosa pálido (Fig. 4.1).

2º semana- El pichón ya puede levantar la cabeza y mantener una postura más erguida. El pico y las patas comienzan a adquirir un color gris oscuro. Aparece un nuevo plumón más denso y de color grisáceo que en menos de una semana cubre la mayor parte del cuerpo (Fig. 4.1).

3º semana - Los ojos están completamente abiertos y el diamante del pico ha desaparecido. Las primarias y secundarias comienzan a emerger como cánulas, aunque aun no es posible apreciar su coloración. Las patas ya adquieren el color gris característico y las uñas están bien conformadas y pigmentadas (Fig. 4.1).

4º semana - El pico aún conserva la comisura blanca. Aparecen cánulas en el resto del cuerpo y las plumas de las alas tienen más de la mitad de sus cánulas ya abiertas y muestran su color verde, rojo y amarillo. Se distingue el color turquesa de la frente y aparecen las cánulas de la cola (Fig. 4.1).

5º semana – La cabeza está cubierta por cánulas. El plumaje empieza a cubrir las patas, los flancos y el vientre. Las cánulas de la cola están desarrolladas y algunas empiezan a abrirse. Hacia el final de esta semana los flancos también se cubren de plumas. Los pichones ya pueden trepar por las paredes de la cavidad.



Figura 4.1. Fotografías de pichones de loro hablador en diferentes momentos del desarrollo.

6° y 7° semana - La cabeza ya está casi totalmente emplumada (la nuca tarda un poco más que la frente). El plumaje está bastante desarrollado, aunque aún falta que aparezcan las plumas en algunas regiones del dorso, cuello y vientre (Fig. 4.1).

8^o y 9^o semana - El plumaje está prácticamente completo. Un examen detallado permite observar restos de cánulas en la base de las primarias y secundarias. Aún conservan plumón en los flancos y en la rabadilla y el buche continúa desnudo. En la cabeza, quedan algunas cánulas en la zona del oído. Empiezan a abandonar el nido, en general cuando las primarias alcanzan los 19 cm (Fig. 4.1).

Crecimiento de los pichones y tamaño al momento de abandonar el nido

La figura 4.2 presenta las curvas de crecimiento para pichones macho y hembra. El sexo fue la única variable que explicó de manera consistente la variación en el tamaño de los pichones al momento de abandonar el nido (MLG: Cabeza $P < 0,05$; Alto de pico $P < 0,01$; Tarso $P < 0,05$; Tibia $P < 0,001$; Masa $P < 0,01$) y en la masa corporal máxima alcanzada ($P < 0,01$). Los machos de loro hablador tuvieron en promedio mayor masa corporal (masa corporal máxima y masa al momento de abandonar el nido) y mayor tamaño (cabeza, pico, tarso, y tibia) que las hembras (Tabla 4.1). Los machos permanecieron en el nido en promedio 2 días más que las hembras (Hembras: $58,4 \pm 0,7$ d, $N = 23$, Machos: $60,5 \pm 1,0$ d, $N = 38$; $F = 5,7$ $P < 0,05$). El sexo no explicó la variación en las medidas relacionadas al crecimiento de las plumas (longitud de la cuerda del ala $F = 2,2$ $P > 0,05$ y longitud de la cola $F = 2,3$ $P > 0,05$). Tampoco se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento en masa ($F = 2,3$ $P > 0,05$) o en longitud del ala ($F = 0,3$ $P > 0,05$) para machos y hembras.

El orden de eclosión para los pichones que eclosionaron 1^o, 2^o y 3^o no explicó las diferencias generales en tamaño o crecimiento en los modelos mixtos y ninguna de las variables fue significativamente menor para los pichones terceros en eclosionar. El único pichón 4^o en eclosionar que logró abandonar exitosamente el nido tuvo valores asintóticos menores que los pichones que eclosionaron 1^o, 2^o y 3^o (Tabla 4.1). No hubo interacciones entre el orden de eclosión y el sexo en los modelos mixtos para ninguna de las variables morfométricas (rango de valores de P : 0,12 - 0,95). Los patrones de variación anual y estacional tampoco afectaron de manera consistente ni el crecimiento ni el tamaño de los pichones (rango de valores de P : 0,10 - 0,78).

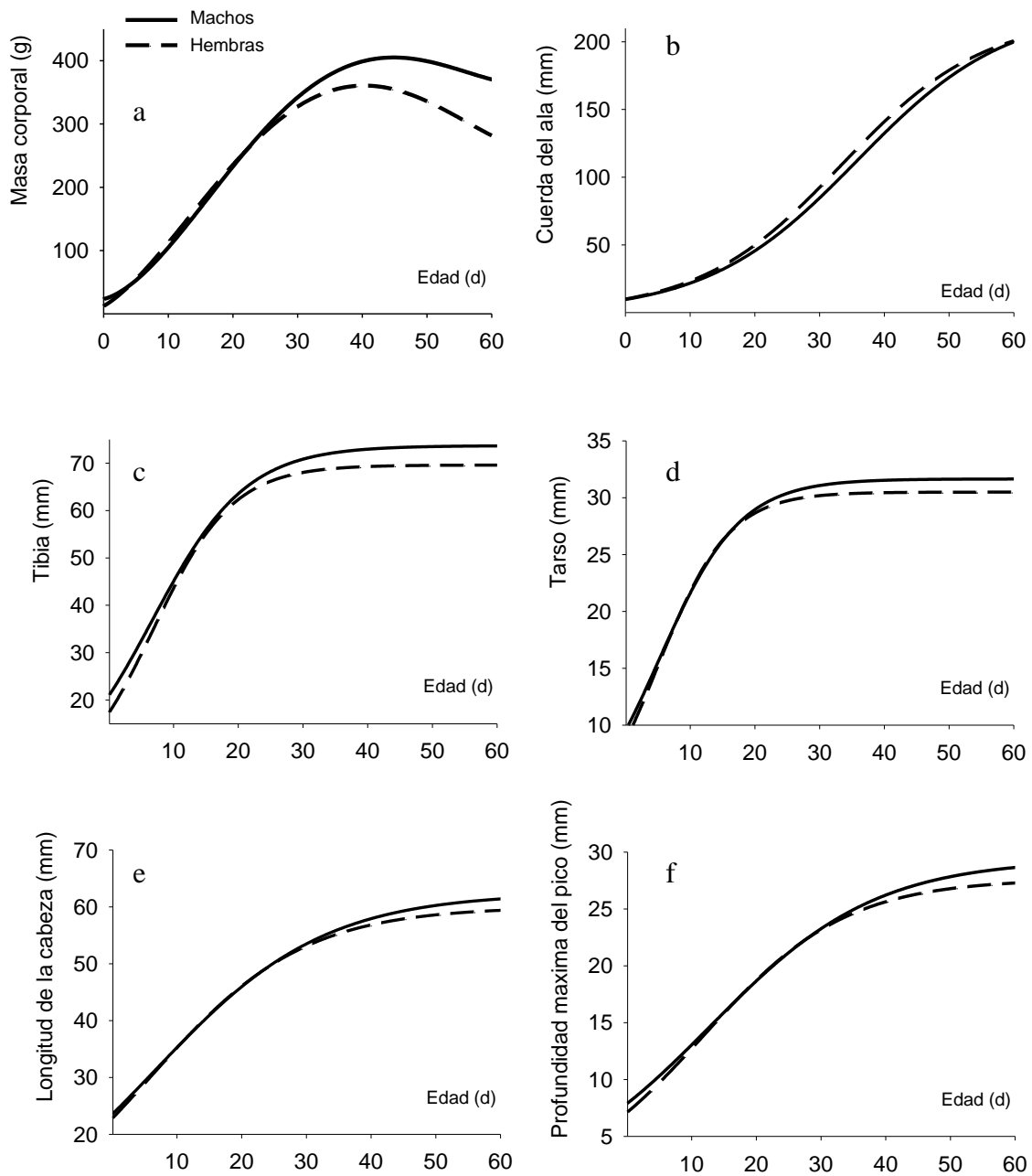


Figura 4.2. Curvas de crecimiento de pichones macho (línea sólida) y hembra (línea discontinua) del Loro Hablador para la masa corporal (a), longitud de la cuerda del ala (b), longitud de la tibia (c), longitud del tarso (d), longitud de la cabeza (e) y profundidad máxima del pico (f).

Al momento de la eclosión los pichones de Loro Hablador pesaron $12,1 \pm 1,5$ g ($N = 22$ pichones). Durante las primeras 4 semanas de vida se observó un rápido aumento en la masa corporal alcanzando un valor máximo de 412 ± 5 g ($N = 79$) a los $40,0 \pm 1,1$ días de edad (rango 29-53 días, N

= 36 pichones). La reducción de masa corporal al momento de abandonar el nido alcanzó en promedio el 15% del peso máximo alcanzado y no presentó diferencias significativas entre sexos (machos 15.2%, hembras 14.7%, $F = 0,027$, $P > 0,05$), u orden de eclosión (primero 16.4%, segundo 17.4% y tercero 11.0%; $F = 2,02$. $P > 0,05$).

Dimorfismo en adultos

Los machos fueron en promedio mayores que las hembras en todas las medidas corporales y tuvieron mayor porcentaje de plumaje amarillo en la cabeza que las hembras ($P < 0,001$ para todos los análisis, Tabla 4.2). Las medidas que mostraron niveles más elevados de dimorfismo sexual fueron el plumaje

Tabla 4.1. Comparación de las variables de crecimiento para pichones de Loro Hablador agrupadas por sexo y por orden de eclosión. El promedio general excluye los valores correspondientes al cuarto pichón. A excepción de este último caso, el orden de eclosión no afectó significativamente ninguna medida corporal.

Los datos se presentan como: Media \pm E.E. (N). * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$

Variable de crecimiento		Primer pichón	Segundo pichón	Tercer pichón	Cuarto pichón	General
a) Machos						
Masa corporal	Eclosión	16,0 \pm 1,5 (3)	16,75 \pm 1,1 (6)	14,4 \pm 1,4 (5)	12,5 \pm 2,0 (3)	15,7 \pm 0,8 (14)
	Edad Máx	39,2 \pm 2,6 (6)	38,8 \pm 2,8 (6)	41,6 \pm 2,5 (7)	63 (1)	40,0 \pm 1,4 (19)
	Máxima	428,5 \pm 15,9 (6)	437,0 \pm 14,1 (6)	407,1 \pm 11,0 (7)	295 (1)	423,3 \pm 8,0 (19) *
	Pre-vuelo	372,6 \pm 15,0 (7)	374,4 \pm 14,2 (7)	371,0 \pm 11,2 (9)	273 (1)	372,52 \pm 7,3 (23) **
Cuerda del ala	Tasa (g/d)	14,0 \pm 0,9 (9)	14,3 \pm 1,4 (9)	11,3 \pm 0,6 (7)	5,5 (1)	13,3 \pm 0,6 (25)
	Eclosión	11,7 \pm 0,7 (4)	13,0 \pm 0,4 (7)	11,8 \pm 0,4 (5)	11,4 \pm 0,6 (3)	12,3 \pm 0,3 (169)
	Pre-vuelo	202 \pm 4,9 (7)	203 \pm 5,1 (8)	197 \pm 3,0 (11)	190 (1)	200 \pm 2,4 (26)
Cabeza	Tasa (mm/d)	4,5 \pm 0,2 (7)	4,3 \pm 0,2 (7)	4,6 \pm 0,2 (5)	3,2 (1)	4,4 \pm 0,1 (19)
	Eclosión	23,1 \pm 1,0 (4)	21,8 \pm 2,0 (7)	23,0 \pm 0,7 (5)	22,1 \pm 0,8 (3)	22,5 \pm 0,9 (16)
Alto de pico	Pre-vuelo	60,9 \pm 0,6 (7)	60,3 \pm 0,5 (8)	59,8 \pm 0,5 (12)	55,6 (1)	60,2 \pm 0,3 (27) *
	Eclosión	7,8 \pm 0,5 (4)	10,0 \pm 2,6 (7)	7,9 \pm 0,4 (5)	8,0 \pm 0,6 (3)	8,8 \pm 1,1 (16)
Tarso	Pre-vuelo	29,0 \pm 0,3 (7)	28,1 \pm 0,4 (8)	27,5 \pm 0,4 (12)	26,5 (1)	28,1 \pm 0,2 (27) *
	Eclosión	9,4 \pm 0,5 (4)	10,1 \pm 0,4 (7)	10,0 \pm 0,6 (5)	9,2 \pm 0,9 (3)	10,4 \pm 0,7 (8)
Tibia	Pre-vuelo	31,9 \pm 0,8 (7)	30,1 \pm 0,7 (8)	30,1 \pm 0,4 (12)	27,6 (1)	31,0 \pm 0,3 (27) **
	Eclosión	24,2 (1)	21,3 \pm 1,0 (4)	18,8 \pm 1,8 (2)	18,2 \pm 0,7 (3)	21,1 \pm 3,8 (5)
	Pre-vuelo	72,3 \pm 1,0 (3)	72,8 \pm 0,6 (5)	72,8 \pm 1,0 (4)	66,1 (1)	72,7 \pm 0,4 (12) **

Tabla 4.1.(continuación).

Variable de crecimiento		Primer pichón	Segundo pichón	Tercer pichón	Cuarto pichón	General
b) Hembras						
Masa corporal	Eclósión	10,5 ± 6,0 (3)	12,5 ± 10,0 (2)	11,4 ± 3,1 (5)		11,3 ± 2,8 (10)
	Edad Máx	37,8 ± 2,2 (7)	40,2 ± 2,7 (5)	43,0 ± 3,9 (5)		40,1 ± 1,6 (17)
	Máxima	400,1 ± 17,6 (7)	361,4 ± 16,2 (5)	404,2 ± 24,3 (5)		389,9 ± 11,5 (17) [*]
	Pre-vuelo	324,4 ± 14,8 (5)	315,7 ± 12,5 (4)	352,8 ± 9,6 (5)		332,1 ± 8 (14) **
Cuerda del ala	Tasa lineal	12,9 ± 0,9 (9)	10,7 ± 0,3 (5)	12,5 ± 1,7 (5)	7,1 (1)	12,2 ± 0,6 (19)
	Eclósión	13,7 ± 1,8 (3)	12,7 ± 0,7 (2)	12,6 ± 0,4 (5)		12,9 ± 0,5 (10)
	Pre-vuelo	197,8 ± 4,7 (5)	192,7 ± 2,8 (4)	191,2 ± 7,6 (4)		194,2 ± 2,9 (13)
Cabeza	Tasa lineal	4,23 ± 0,19 (6)	4,49 ± 0,11 (4)	4,15 ± 0,44 (4)		4,28 ± 0,14 (14)
	Eclósión	25,9 ± 2,6 (3)	23,2 ± 1,7 (2)	20,5 ± 3,1 (5)		22,6 ± 1,8 (10)
Alto de pico	Pre-vuelo	58,3 ± 0,8 (6)	57,5 ± 1,2 (4)	59,9 ± 1,1 (4)		58,5 ± 0,6 (14) *
	Eclósión	8,8 ± 1,1 (4)	9,1 ± 1,3 (3)	11,6 ± 3,0 (6)		10,2 ± 1,5 (13)
Tarso	Pre-vuelo	27,1 ± 0,5 (6)	26,7 ± 0,5 (4)	26,7 ± 0,5 (4)		27,0 ± 0,3 (14) *
	Eclósión	11,3 ± 1,2 (4)	10,0 ± 0,6 (3)	9,9 ± 0,6 (6)		10,4 ± 0,5 (13)
Tibia	Pre-vuelo	29,0 ± 0,5 (5)	28,9 ± 0,4 (4)	29,7 ± 0,9 (4)		29,2 ± 0,4 (13) **
	Eclósión	20,4 ± 4,8 (4)	15,6 ± 6,6 (2)	16,9 ± 2,4 (4)		18,0 ± 2,3 (10)
	Pre-vuelo	69,4 ± 0,9 (5)	68,5 ± 3,5 (2)	69,9 ± 1,0 (5)	70,0 (1)	69,5 ± 0,6 (13) **

amarillo en la cabeza y la masa corporal, mientras que la medida menos dimórfica fue la longitud de la cabeza. Sin embargo, el porcentaje de amarillo y la masa corporal mostraron una elevada variación dentro de cada sexo. Las medidas que mostraron la menor variación intrasexo fueron la longitud de la cabeza y la profundidad del pico (Tabla 4.2).

El análisis de componentes principales de la matriz de correlación de las medidas morfométricas y la de color indica que el primer componente principal (PC1) fue un buen eje para explicar el tamaño del cuerpo (52% de la variación original en la matriz, Tabla 4.3). El segundo componente principal (PC2) estuvo correlacionado con el plumaje amarillo (Tabla 4.3). Juntos, los dos primeros vectores explicaron el 63% de la variación total. La figura 4.3 muestra el PC2 graficado con el PC1 para machos y hembras de Loro Hablador; se puede observar una variación considerable a lo largo del eje de tamaño corporal, siendo los machos mayores que las hembras.

Tabla 4.2. Medidas de tamaño corporal y coloración del plumaje de machos y hembras adultos (media \pm SD, tamaño de la muestra, y rango), coeficientes de variación (CV) y dimorfismo sexual en tamaño (DST) de 202 Loros Habladores silvestres (*Amazona aestiva xanthopteryx*) capturados en el norte de Argentina. Todas las medidas están en mm, excepto la masa corporal (g) y el plumaje amarillo en la cabeza (%). Todas las variables difirieron entre sexos (ver el texto; ANOVA de una vía, $P < 0,001$ para todos los análisis).

Variable corporal	Machos (N=114)	Hembras (N=88)	CV machos (%)	CV hembras (%)	DST (%)
Masa	431 \pm 46 (330 - 645)	386 \pm 40 (295 - 555)	10,3	10,6	12%
Longitud de la cabeza	61,6 \pm 1,9 (57 - 65)	58,4 \pm 2,4 (53 - 63,5)	2,9	4,1	5%
Ancho de la cabeza	30,8 \pm 1,5 (27,5 - 35)	28,9 \pm 1,5 (25 - 32)	4,8	5,1	7%
Profundidad del pico	31,5 \pm 1,0 (29,0 - 35,0)	29,4 \pm 1,2 (26,0 - 32,0)	3,3	4,3	7%
Ancho del pico	17,5 \pm 0,8 (16,0 - 19,5)	16,4 \pm 0,9 (14,0 - 19,0)	4,4	5,8	7%
Longitud del tarso	30,4 \pm 1,3 (28,0 - 34,0)	28,6 \pm 1,4 (25,0 - 32,0)	4,1	5,2	6%
Longitud de la tibia	72,8 \pm 2,6 (64,0 - 79,0)	68,7 \pm 2,8 (62,0 - 74,0)	3,7	4,2	6%
Plumaje amarillo	26,1 \pm 14,7 (0 - 67)	15,9 \pm 13,4 (0 - 58)	49	85	64%

Todas las medidas predijeron significativamente el sexo de los loros ($P < 0,0001$ para todos los análisis, Tabla 4.4). La profundidad del pico fue la variable más exacta para indicar el sexo y clasificar correctamente 80% de los loros (Tabla 4.4). Los loros con profundidad de pico mayor a 30,3 mm (valor de corte) fueron clasificados como machos mientras que aquellos con valores menores fueron clasificados como hembras. El ancho del pico (valor de corte = 16,9 mm) y la longitud de la tibia (valor de corte = 70,7 mm) fueron también predictores del sexo, clasificando correctamente el 79% de los individuos (Tabla 4.4). La masa corporal y el porcentaje de amarillo en la cabeza tuvieron un poder discriminatorio menor (Tabla 4.4, Fig.4.4) Para todas las variables individuales, la validación cruzada proveyó clasificaciones levemente diferentes que el análisis de discriminante, con una

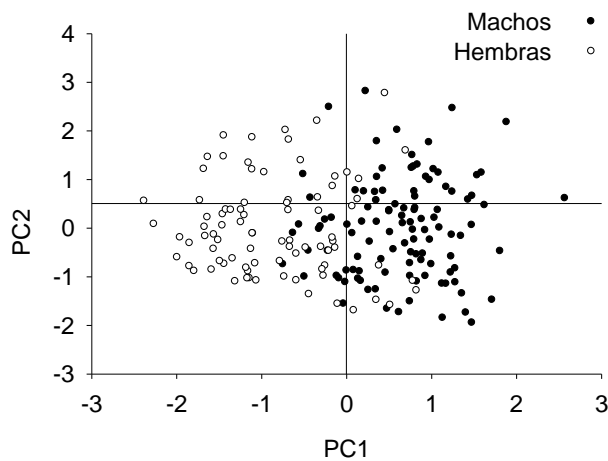


Figura 4.3. Posición de los individuos en el espacio de los dos primeros componentes derivados del análisis de componentes principales (PCA) de las seis variables morfométricas más la variable de coloración del plumaje medidas en 202 Loros Habladores silvestres adultos.

disminución de la exactitud para la masa corporal, el porcentaje de amarillo, el ancho de la cabeza y el ancho del pico (Tabla 4.4).

Se construyeron dos funciones significativas usando un análisis de discriminante por pasos hacia adelante. El primer análisis se hizo con todas las variables morfométricas y resultó en una función

discriminante que incluyó la profundidad del pico, la longitud de la tibia y el ancho de la cabeza como variables discriminatorias ($P < 0,0001$). La función resultante fue: $DF_1 = (\text{profundidad del pico} \times 0,40) + (\text{longitud de la tibia} \times 0,18) + (\text{ancho de la cabeza} \times 0,24) - 34,00$, y clasificó correctamente el 85% de los individuos. Un segundo análisis con todas las variables morfométricas más la variable de coloración del plumaje (porcentaje de plumaje amarillo en la cabeza) resultó en una función discriminante levemente mejor: $DF_2 = (\text{profundidad del pico} \times 0,39) + (\text{longitud de la tibia} \times 0,16) + (\text{ancho de la cabeza} \times 0,28) + (\text{porcentaje de amarillo} \times 2,73) - 31,64$. Esta función asignó

Tabla 4.3. Carga de cada variable en los componentes principales (PC1, PC2 y PC3) para un análisis de componentes principales (PCA) extraído de una matriz de correlación de seis medidas morfométricas (todas menos la masa corporal) mas una medida de coloración del plumaje en 202 loros habladores silvestres (*Amazona aestiva xanthopteryx*) capturados en el norte de Argentina.

Característica	Eje del componente principal		
	PC1	PC2	PC3
Masa corporal	0,72	0,13	-0,41
Longitud de la cabeza	0,80	-0,12	-0,17
Ancho de la cabeza	0,71	-0,05	-0,45
Profundidad del pico	0,78	-0,12	-0,20
Ancho del pico	0,76	-0,13	0,38
Longitud del tarso	0,75	-0,24	-0,40
Longitud de la tibia	0,78	0,04	-0,05
Plumaje Amarillo	0,44	0,87	0,04
<i>Eigen</i> valor	4,19	0,89	0,75
% de la varianza explicado	52	11	9

Tabla 4.4. Exactitud en el sexado de Loros Habladores (como porcentaje de individuos correctamente clasificados) utilizando cada variable de manera individual y dos funciones discriminante (DF). La muestra original incluida en el análisis de discriminante fue de 88 loros mientras que la muestra para validación cruzada fue de 114 loros (ver detalles en el texto). Todos los análisis de discriminante fueron significativos ($P < 0,0001$). DF₁: función discriminante incluyendo longitud de la tibia, profundidad del pico y ancho de la cabeza. DF₂: función discriminante incluyendo longitud de la tibia, profundidad del pico, ancho de la cabeza y porcentaje de plumaje amarillo en la cabeza.

	Lambda de Wilk	Valor de F	Muestra original			Muestra para validación		
			Machos (N=44)	Hembras (N=44)	Total (N=88)	Machos (N=70)	Hembras (N=44)	Total (N=114)
Masa corporal	0,755	$F_{1,87} = 28,2$	65	80	73	68	66	67
Longitud de la cabeza	0,662	$F_{1,87} = 44,4$	86	69	77	90	61	79
Ancho de la cabeza	0,654	$F_{1,87} = 46,0$	77	76	76	78	64	73
Profundidad del pico	0,595	$F_{1,87} = 59,1$	86	76	80	90	82	87
Ancho del pico	0,746	$F_{1,87} = 29,5$	87	71	79	84	57	73
Longitud del tarso	0,758	$F_{1,87} = 27,8$	73	71	72	82	75	79
Longitud de la tibia	0,592	$F_{1,87} = 59,8$	84	73	79	87	70	80
Plumaje Amarillo	0,810	$F_{1,87} = 20,1$	67	76	72	62	55	59
DF ₁	0,442	$F_{3,84} = 35,8$	89	82	85	89	84	86
DF ₂	0,403	$F_{4,83} = 30,6$	88	87	87	91	78	86

correctamente el sexo en el 87,5% de los loros adultos (Tabla 4.4), clasificando erróneamente solo cinco machos y ocho hembras (Fig. 4.4). El proceso de validación cruzada proveyó una clasificación similar a la producida por la función discriminante (Tabla 4.4), con el 86% de los loros correctamente clasificados por sexo en ambas funciones.



Figura 4.4. Valores de porcentaje de amarillo en la cabeza, *bajo* (izquierda), *intermedio* (centro) y *elevado* (derecha); para hembras (línea superior) y machos (línea inferior) de Loros Habladores adultos (*Amazona aestiva xanthopteryx*) capturados en el norte de Argentina.

DISCUSIÓN

Crecimiento de los pichones

El dimorfismo sexual en el Loro Hablador se hizo evidente durante el crecimiento de los pichones y se manifestó en los adultos. El Loro Hablador presentó un crecimiento diferencial por sexos. En promedio los machos lograron una mayor masa corporal (masa corporal máxima y masa al momento de abandonar el nido) y mayor tamaño de cabeza, pico, tarso, y tibia que las hembras. Machos y hembras no mostraron diferencias en tamaño al momento de la eclosión, ni en las tasas de crecimiento. Tampoco se encontraron diferencias sexuales en los máximos alcanzados en las longitudes del ala ni de la cola ni en la disminución de la masa corporal antes de abandonar el nido.

El orden de eclosión (al menos para los tres primeros pichones en eclosionar) no afectó la tasa de crecimiento ni el peso asintótico y sólo se observó un retraso en alcanzar el valor de masa asintótica para los pichones terceros en eclosionar. Estos datos indican que la asincronía entre los primeros tres pichones en eclosionar no tendría un efecto posterior en el tamaño final alcanzado. Sin embargo, este

análisis del crecimiento no incluyó a todos los integrantes originales de la nidada, debido a que los pichones que eclosionaron en cuarto lugar y los pichones no exitosos no fueron considerados. La mayoría de las nidadas con cuatro pichones experimentó una reducción de nidada (ver capítulo Tres), por lo tanto el efecto del orden de eclosión sobre el crecimiento del último pichón estaría enmascarado. La asincronía en la eclosión en otras especies de psitácidos resulta en un menor crecimiento asociado a una mayor mortalidad de los últimos pichones en eclosionar (Hirald y col. 1990, Rowley y Chapman 1991, Smith 1991, Stoleson y Beissinger 1997). Estudios similares en especies Neotropicales encontraron una fuerte relación entre el orden de eclosión y la mayoría de las variables morfométricas. En estos estudios se observó que los primeros pichones en eclosionar fueron más grandes y pesados y la supervivencia de los últimos pichones fue menor que la de sus hermanos mayores (Masello y Quillfeldt 2002, Renton y Salinas-Melgoza 2004). Algunas especies de loros mantienen un elevado control sobre la entrega de alimento a los pichones, distribuyendo el alimento de manera preferencial a los pichones últimos en eclosionar, excepto cuando la nidada completa está hambrienta, en este último caso cambian a favor de los pichones primeros en eclosionar (Krebs y Magrath 2000). Este patrón es consistente con la estrategia adaptativa de la reducción de nidada cuando el alimento es escaso. El costo de la asincronía en el loro hablador podría ser bajo, en términos de éxito reproductivo, y la alimentación selectiva por parte de los padres podría incrementar el crecimiento de los últimos pichones en eclosionar (Krebs 1999).

La masa corporal de los pichones de loro hablador alcanza un máximo a los 40 días de edad y posteriormente experimenta una reducción del 15%. El fenómeno de pérdida de masa corporal de los pichones antes de abandonar el nido ha sido previamente descrito en aves marinas (Alcidae, Procellariidae, Hydrobatidae, Gray y Hamer 2001, Mauck y Ricklefs 2005, Deguchi y Watanuki 2005), golondrinas (Zach y Mayoh 1982, de Ayala y col. 2006) y vencejos (Ricklefs 1968). La pérdida de masa en Psittaciformes también ha sido observada en algunas cacatúas (Saunders 1982, Saunders 1986a, Smith 1991b, Masello y Quillfeldt 2002b), la cotorra común (*Myiopsitta monachus*, (Navarro y Bucher 1990, Aramburú 1995), *Amazona viridigenalis* (Enkerlin-Hoeflich 1995), *Rhynchopsitta pachyrhyncha* (Enkerlin-Hoeflich y col. 1999) y *Cyanoliseus patagonus* (Masello y Quillfeldt 2002a), pero en general ha sido poco discutida. Esta disminución ha sido atribuida a la pérdida de humedad de

las plumas, las altas demandas de energía que se requieren en el momento del rápido crecimiento de las plumas, períodos de inanición y disminución del tamaño de los órganos digestivos (Ricklefs 1968). Algunos autores (Morbey y col. 1999) sugieren que el comportamiento de entrega de alimento por parte de los padres y la decisión de los pichones de abandonar el nido interactúan causando la pérdida de peso. Para entender mejor la variación en el crecimiento de los pichones será necesario examinar las diferencias en las tasas de crecimiento bajo diferentes condiciones ambientales así como diferencias en la entrega de alimento de los padres.

Dimorfismo en adultos

Los loros habladores adultos fueron sexualmente dimórficos para la mayoría de las medidas corporales y sexualmente dicromáticos para el color del plumaje de la cabeza. Los machos fueron, en promedio, más grandes, más pesados y con mayor porcentaje de amarillo en la cabeza que las hembras, y estas diferencias se evidenciaron desde la etapa de pichones. Aunque el porcentaje de plumaje amarillo y la masa corporal mostraron las mayores diferencias sexuales, la profundidad del pico fue la variable más precisa para distinguir entre machos y hembras adultas ya que tuvo el coeficiente de variación más bajo dentro del sexo.

Se encontró una función discriminante con una combinación de medidas morfológicas que fue un predictor más exacto y preciso que cada variable en forma separada. Considerando la exactitud de los resultados obtenidos al asignar el sexo usando una función discriminante basada en caracteres morfológicos, este método podría ser una manera más segura, rápida y menos costosa que las técnicas de laparoscopia o genéticas. Sin embargo, estas últimas técnicas todavía deberían ser usadas en aquellos casos donde los valores discriminantes son muy cercanos a los valores de corte. Estudios futuros deberán evaluar el error del observador y la repetibilidad de las medidas.

El dimorfismo sexual en los Psittaciformes ha sido descrito en unas pocas especies (Bond y col. 1991, Moorhouse y col. 1999, Masello y Quillfeldt 2003, Masello y col. 2004). Los resultados de esos estudios indicaron que las diferencias sexuales fueron más marcadas en tamaño de pico que en tamaño corporal (Bond y col. 1991). De manera similar, en este trabajo se encontró que la profundidad del pico fue la variable más exacta para sexar esta especie, clasificando correctamente el 80% de los

individuos. El dimorfismo en tamaño de pico está fuertemente vinculado al forrajeo. Esto podría ser importante debido a que la mayor parte del año estas aves se mueven y viajan juntas en parejas, por lo tanto podrían estar explotando recursos levemente diferentes.

También se ha encontrado diferencias en coloración, con machos mostrando parches de color amarillo más grandes en el plumaje de la cabeza. Este resultado apoya la idea de que los machos del género *Amazona* tienen una mayor extensión del color no-verde (por lo general rojo, amarillo, blanco o azul) sobre la frente y lados de la cabeza (Low 2005). Sin embargo, el elevado coeficiente de variación entre machos (49%) y hembras (85%) sugiere que otros factores además de las diferencias sexuales estarían actuando en la extensión del color amarillo en la cabeza. Por ejemplo, Forshaw (1989) menciona que los individuos inmaduros tienen reducido el plumaje azul y el amarillo de la cabeza. Es posible entonces que la edad de los individuos explique algo de la variabilidad dentro de cada sexo en el plumaje amarillo que se observó. Un estudio previo en el loro hablador (Santos y col. 2006) encontró evidencias de dicromatismo sexual en la región ultravioleta del espectro en tres zonas del cuerpo (la frente, el extremo de las alas y el álula). Sin embargo, estos autores no hallaron diferencias sexuales en el color del plumaje dentro de la región visible del espectro (400-700 nm). La importancia del hallazgo de esta tesis es que la variación en tamaño del parche de plumaje amarillo en la cabeza puede ser fácilmente percibido en la región visible del espectro.

Los estudios de dimorfismo sexual pueden servir como una evaluación inicial acerca de la fuerza de la selección sexual y permitirían identificar caracteres que estén sujetos a selección (Badyaev y Martin 2000). Se ha propuesto que los ornamentos en las aves son una señal para beneficios directos (buenos padres) o indirectos (buenos genes) para sus parejas (Blomqvist y col. 2002). Los parches de plumaje han mostrado ser buenas señales de calidad individual independientemente de cómo la coloración es adquirida (revisiones en (Hill y McGraw 2006). Se ha encontrado que los parches de plumaje con colores basados en composición estructural (Griffith y col. 1999, Keyser y Hill 2000, Siefferman y Hill 2005) o en pigmentos como los carotenoides (Hill y McGraw 2006), melaninas (Siefferman y Hill 2005) e incluso psitacofulvinas (Masello y col. 2004), sólo presentes en loros; correlacionan con la calidad individual. En este trabajo se encontró que el parche amarillo de en la cabeza de los Loros Habladores es proporcionalmente más grande en machos,

y por lo tanto, este parche de plumaje podría actuar como un potencial ornamento sexual. La preferencia de las hembras por parejas grandes con un parche facial más conspicuo podría también ser una posible explicación de algunas de las diferencias sexuales que se documentaron en este trabajo.

Este estudio demostró que los Loros Habladores son sexualmente dimórficos para la mayoría de las características de tamaño corporal y por lo tanto pueden ser sexados mediante variables morfológicas fáciles de obtener a campo. No se dispone de evidencia para confirmar si el tamaño corporal y/o el tamaño del parche amarillo están siendo usados por conspecíficos para reconocer el sexo o calidad de un individuo. Es necesario generar más información acerca de la variación en éxito reproductivo para dilucidar como la selección modela la morfología y el plumaje de esta especie de loro.

REFERENCIAS

- Aramburú, R. M. 1995. Ciclo anual de muda, peso corporal y gónadas en la Cotorra común (*Myiopsitta monachus monachus*). Ornitología Neotropical 6:81-85.
- Badyaev, A. V., y T. E. Martin. 2000. Sexual dimorphism in relation to current selection in the House Finch. Evolution 54:987-997.
- Banchs, R. A., y F. N. Moschione. 2006. Proyecto Elé. En M. L. Bolkovic, y D. Ramadori (eds.), Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires.
- Beissinger, S. R., y J. R. Waltman. 1991. Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a Neotropical parrot. Auk 108:863-871.
- Blomqvist, D., M. Andersson, C. Küpper, I. C. Cuthill, J. Kis, R. B. Lanctot, B. K. Sandercock, T. Székely, J. Wallander, y B. Kempenaers. 2002. Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. Nature 419:613-615.
- Bogdanova, M. I., y R. G. Nager. 2008. Sex-specific costs of hatching last: An experimental study on herring gulls (*Larus argentatus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 62:1533-1541.
- Bond, A. B., K. J. Wilson, y J. Diamond. 1991. Sexual dimorphism in the Kea (*Nestor nobilis*). Emu 91:12-19.
- Bosch, K., y U. Wedde. 1981. Encyclopedia of Amazon Parrots. T. F. H. Publications, Neptune, New Jersey.
- Budden, A. E., y S. R. Beissinger. 2004. Against the odds? Nestling sex ratio variation in Green-rumped Parrotlets. Behavioral Ecology 15:607-613.
- Budden, A. E., y S. R. Beissinger. 2009. Resource allocation varies with parental sex and brood size in the asynchronously hatching Green-rumped Parrotlet (*Forpus passerinus*). Behavioral Ecology and Sociobiology 63:637-647.
- Butler, C. J., y A. Gosler. 2004. Sexing and ageing Rose-ringed Parakeets *Psittacula krameri* in Britain. Ringing and Migration 22:7-12.
- Cameron-MacMillan, M. L., C. J. Walsh, S. I. Wilhelm, y A. E. Storey. 2007. Male chicks are more costly to rear than females in a monogamous seabird, the Common Murre. Behavioral Ecology 18:81-85.

- Clark, A. B., y D. S. Wilson. 1981. Avian breeding adaptations: Hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *The Quarterly Review of Biology* 56:253-277.
- de Ayala, R., R. Martinelli, y N. Saino. 2006. Vitamin E supplementation enhances growth and condition of nestling Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:619-630.
- Deguchi, T., y Y. Watanuki. 2005. Prefledging mass recession and timing of fledging in Rhinoceros Auklets *Cerorhinca monocerata*. *Ibis* 147:217-220.
- Donohue, K. C., y A. M. Duffy Jr. 2006. Sex determination of Red tailed Hawks (*Buteo jamaicensis calurus*) using DNA analysis and morphometrics. *Journal of Field Ornithology* 77:74-79.
- Enkerlin-Hoeflich, E. 1995. Comparative ecology and reproductive biology of three species of *Amazona* Parrots in Northeastern Mexico. PhD Thesis, Texas A&M University.
- Enkerlin-Hoeflich, E. C., J. M. Packard, y J. J. Gonzalez-Elizondo. 1999. Safe field techniques for nest inspections and nestling crop sampling of parrots. *Journal of Field Ornithology* 70:8-17.
- Farrimond, M., G. P. Elliott, y M. N. Clout. 2006. Growth and fledging of Kakapo. *Notornis* 53:112-115.
- Fletcher, K. L., y K. C. Hamer. 2003. Sexing terns using biometrics: the advantage of within-pair comparisons. *Bird Study* 50:78-83.
- Forshaw, J. M. 1989. *Parrots of the World*. Landsdowne, Melbourne.
- Gray, C. M., y K. C. Hamer. 2001. Prefledging mass recession in Manx Shearwaters: Parental desertion or nestling anorexia? *Animal Behaviour* 62:705-709.
- Griffith, S. C., I. P. F. Owens, y T. Burke. 1999. Female choice and annual reproductive success favour less-ornamented male House Sparrows. *Proceedings - Royal Society of London, B* 266:765-770.
- Hahn, D. C. 1981. Asynchronous hatching in the Laughing Gull: Cutting losses and reducing rivalry. *Animal Behaviour* 29:421-427.
- Hill, G. E., y K. J. McGraw. 2006. *Bird Coloration. Vol. II: Function and Evolution*. Harvard University Press, Harvard.
- Hiraldo, F., J. P. Veiga, y M. Manéz. 1990. Growth of nestling Black Kites *Milvus migrans*: effects of hatching order, weather and season. *Journal of Zoology* 222:197-214.
- Hussell, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in Arctic passerines. *Ecological Monographs* 42:317-364.
- Jamieson, B. G. M. 2007. *Reproductive biology and phylogeny of birds. Part B*. Science Publisher, Jersey.
- Kacelnik, A., P. A. Cotton, L. Stirling, y J. Wright. 1995. Food allocation among nestling starlings: Sibling competition and the scope of parental choice. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 259:259-263.
- Keyser, A. J., y G. E. Hill. 2000. Structurally based plumage coloration is an honest signal of quality in male Blue Grosbeaks. *Behavioral Ecology* 11:202-209.
- Kim, M., R. W. Furness, y R. G. Nager. 2010. Hatching asynchrony is constrained by parental nest attendance during laying. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, (on line).
- Krebs, E. A. 1999. Last but not least: nestling growth and survival in asynchronously hatching Crimson Rosellas. *Journal of Animal Ecology* 68:266-281.
- Krebs, E. A., R. B. Cunningham, y C. F. Donnelly. 1999. Complex patterns of food allocation an asynchronously hatching broods of Crimson Rosellas. *Animal Behaviour* 57:753-763.
- Krebs, E. A., y R. Magrath. 2000. Food allocation in Crimson Rosella broods: parents differ in their responses to chick hunger. *Animal Behaviour* 59:739-751.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89:302-352.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for Breeding in Birds*. Methuen & Co., Ltd., London.
- Low, R. 2005. *Amazon Parrots: Aviculture, Trade and Conservation*. Insignis Publications, Mansfield, Notts.
- Magrath, R. D. 1992. Roles of egg mass and incubation pattern in establishment of hatching hierarchies in the Blackbird (*Turdus merula*). *Auk* 109:474-487.

- Masello, J. F., M. L. Pagnossin, T. Lubjuhn, y P. Quillfeldt. 2004. Ornamental non-carotenoid red feathers of wild Burrowing Parrots. *Ecological Research* 19:421-432.
- Masello, J. F., y P. Quillfeldt. 2002. Chick growth and breeding success of the Burrowing Parrot. *Condor* 104:574-586.
- Masello, J. F., y P. Quillfeldt. 2003. Body size, body condition and ornamental feathers of Burrowing Parrots: Variation between years and sexes, assortative mating and influences on breeding success. *Emu* 103:149-161.
- Mauck, R. A., y R. E. Ricklefs. 2005. Control of fledging age in Leach's Storm-Petrel, *Oceanodroma leucorhoa*: Chick development and pre fledging mass loss. *Functional Ecology* 19:73-80.
- Miyaki, C. Y., J. M. B. Duarte, R. Caparroz, L. V. Nunes Aduato, y A. Wajntal. 1997. Sex identification of South American parrots (Psittacidae, Aves) using the human minisatellite probe 33.15. *Auk* 114:516-520.
- Miyaki, C. Y., R. Griffiths, K. Orr, L. A. Nahum, S. L. Pereira, y A. Wajntal. 1998. Sex identification of parrots, toucans, and curassows by PCR: Perspectives for wild and captive population studies. *Zoo Biology* 17:415-423.
- Moorhouse, R. J., M. J. Sibley, B. D. Lloyd, y T. C. Greene. 1999. Sexual dimorphism in the North Island Kaka *Nestor meridionalis septentrionalis*: selection for enhanced male provisioning ability? *Ibis* 141:644-651.
- Morbey, Y. E., R. C. Ydenberg, H. A. Knechtel, y A. Harfenist. 1999. Parental provisioning, nestling departure decisions and pre fledging mass recession in Cassin's auklets. *Animal Behaviour* 57:873-881.
- Navarro, J. L., y E. H. Bucher. 1990. Growth of Monk Parakeets. *Wilson Bulletin* 102:520-525.
- Ostreiher, R. 1997. Food division in the Arabian babbler nest: Adult choice or nestling competition? *Behavioral Ecology* 8:233-238.
- Palestis, B. G. 2009. Fluctuating asymmetry in Common Tern (*Sterna hirundo*) chicks varies with hatching order and clutch size. *Auk* 126:815-822.
- Phillips, R. A., y R. W. Furness. 1997. Predicting the sex of Parasitic Jaegers by discriminant analysis. *Waterbirds* 20:14-23.
- Renton, K. 2002. Influence of environmental variability on the growth of Lilac-crowned Parrot nestlings. *Ibis* 144:331-339.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 2004. Climatic variability, nest predation, and reproductive output of Lilac-crowned Parrots (*Amazona finschi*) in tropical dry forest of western Mexico. *Auk* 121:1214-1225.
- Reynolds, S. J., G. R. Martin, L. L. Wallace, C. P. Weam, y B. J. Hughes. 2008. Sexing sooty terns on Ascension Island from morphometric measurements. *Journal of Zoology* 274:2-8.
- Ricklefs, R. E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48:978-983.
- Ricklefs, R. E. 1968. Weight recession in nestling birds. *Auk* 85:30-35.
- Ricklefs, R. E. 1973. Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis* 115:177-201.
- Rowley, I. 1990. Behavioural ecology of the Galah *Eolophus roseicapillus* in the wheatbelt of Western Australia. Surrey Beatty & Sons in association with CSIRO, Division of Wildlife and Ecology and the Royal Australasian Ornithologists Union, Sydney.
- Rowley, I., y G. Chapman. 1991. The breeding biology, food, social organization, demography and conservation of the Major Mitchell or Pink Cockatoo, *Cacatua leadbeateri*, on the margin of the Western Australian wheatbelt. *Australian Journal of Zoology* 39:211-261.
- Santos, S. I. C. O., B. Elward, y J. T. Lumeij. 2006. Sexual dichromatism in the Blue-fronted Amazon parrot (*Amazona aestiva*) revealed by multiple-angle spectrometry. *Journal of Avian Medicine and Surgery* 20:8-14.
- Saunders, D. A. 1982. The breeding behaviour and biology of the short-billed form of the White-tailed Black Cockatoo *Calyptorhynchus funereus*. *Ibis* 124:422-455.
- Saunders, D. A. 1986. Breeding season, nesting success and nestling growth in Carnaby's Cockatoo, *Calyptorhynchus funereus latirostris*, over 16 years at Coomallo Creek, and a method for assessing the viability of populations in other areas. *Australian Wildlife Research* 13:261-273.
- Siefferman, L., y G. E. Hill. 2005. UV-blue structural coloration and competition for nestboxes in male eastern bluebirds. *Animal Behaviour* 69:67-72.

- Smith, G. T. 1991. Breeding ecology of the western Long-billed Corella, *Cacatua pastinator pastinator*. *Wildlife Research* 18:91-110.
- Snyder, N. F., y J. W. Wiley. 1976. Sexual size dimorphism in hawks and owls of North America. *Ornithological Monographs* 20:1-96.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, y C. B. Kepler. 1987. The Parrots of Luquillo Natural History and Conservation of the Puerto Rican Parrot. The western foundation of vertebrate zoology, Los Angeles.
- Stoleson, S. H., y S. R. Beissinger. 1997. Hatching asynchrony, brood reduction, and food limitation in a Neotropical parrot. *Ecological Monographs* 67:131-154.
- Stouffer, P. C., y H. W. Power. 1990. Density effects on asynchronous hatching and brood reduction in European Starlings. *Auk* 107:359-366.
- Svagej, W. S., y F. Quintana. 2007. Sexual size dimorphism and sex determination by morphometric measurements in breeding imperial shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds* 30:97-102.
- Tabachnick, B. G., y L. S. Fidell. 1996. *Using Multivariate Statistics*. Harper Collins Publishers, New York.
- Taylor, S., y M. R. Perrin. 2008. Adaptive hatching hypotheses do not explain asynchronous hatching in Brown-headed Parrots *Poicephalus cryptoxanthus*. *Ostrich* 79:205-209.
- Waltman, J. R., y S. R. Beissinger. 1992. Breeding-Behavior of the Green-Rumped Parrotlet. *Wilson Bulletin* 104:65-84.
- Weidinger, K., y J. A. van Franeker. 1998. Applicability of external measurements for sexing of the Cape Petrel *Daption capense* at withinpair, within-population and between-population scales. *Journal of Zoology* 245:473-482.
- Wiebe, K. L. 1996. The insurance-egg hypothesis and extra reproductive value of last-laid eggs in clutches of American Kestrels. *Auk* 113:258-261.
- Winker, K. 1998. Suggestions for measuring external characters of birds. *Ornitologia Neotropical* 9:23-30.
- Zach, R., y K. R. Mayoh. 1982. Weight and feather growth of nestling Tree Swallows (*Iridoprocne bicolor*). *Canadian Journal of Zoology* 60:1080-1090.

CINCO

ÉXITO DE NIDIFICACIÓN

RESUMEN: En este capítulo se estima la supervivencia de nidos y se modela la tasa diaria de supervivencia (TDS) de nidos en una población de Loro Hablador en la provincia del Chaco. Mediante el uso de MARK se compararon los efectos relativos de la edad del nido, fecha en que se inicio la puesta y características físicas de las cavidades-nido, sobre la tasa de supervivencia del nido. Se modeló una tasa diaria de supervivencia (TDS) para todos los nidos observados y una TDS para un conjunto reducido que incluyó sólo los nidos exitosos y aquellos que fracasaron debido a la depredación (tasa diaria de supervivencia a la depredación, TDSd). La supervivencia de nidos fluctuó entre 27% y 67% según los años y el método para estimarla. El 74% de los nidos encontrados antes del inicio de la puesta completó la incubación y el 49% produjo al menos un volantón. El análisis de los tiempos de supervivencia indicó que fracasaron más nidos durante la incubación y los primeros 10 días del período de pichones que durante el resto del período de crianza. Las tasas diarias de supervivencia oscilaron entre 98.5 y 99.5%, dependiendo del año. Los mejores modelos para explicar la TDS incluyeron, como covariables importantes, la edad del nido, la fecha de puesta, la altura y la inclinación del orificio de entrada. La TDS aumentó con la edad del nido. La depredación fue la principal causa de fracaso de las nidadas y la mayoría de las evidencias indica depredación por serpientes. La TDSd fue alta durante la incubación, disminuyó durante la eclosión y con pichones de 1-10 días de edad, y se incrementó durante el resto del estadio de pichones. No se encontraron efectos ni de año, ni de la actividad del investigador.

INTRODUCCIÓN

La depredación de huevos y pichones ha sido identificada como la principal causa de mortalidad de nidos en la mayoría de las especies de aves (Ricklefs 1969, Martin 1993) por lo que limita la producción de juveniles (Lack 1968, Martin 1995). Las tasas de depredación de nidos varían entre especies, dependiendo en gran parte de la ubicación o del tipo de nido (Lack 1968). Las pérdidas suelen ser mayores en especies que construyen nidos sobre el suelo, algo menores en especies que construyen nidos abiertos sobre arbustos o árboles y menores aun en especies que usan sitios más protegidos, como cavidades en árboles o acantilados (Martin y Li 1992, Newton 1998). Además los nidos más bajos en árboles o acantilados tienden a tener mayores tasas de depredación que los nidos altos (Knutson y col. 2004).

Las tasas de supervivencia de nidos en aves que utilizan cavidades para nidificar suelen ser mayores al 60% (Martin y Li 1992). Los loros no son una excepción y la mayoría de las especies tienen tasas de supervivencia similares (Saunders 1982, Rowley 1990, Smith 1991, Rowley y Chapman 1991, Robinet y Salas 1999, Masello y Quillfeldt 2002, Monterrubio y col. 2002, Fernandes Seixas y Mourão 2002). En la mayoría de las especies de loros se ha identificado a la depredación como la principal causa de fracaso de los nidos y a las serpientes como el principal depredador natural (Koenig 2001, Renton y Salinas-Melgoza 2004, Sanz y Rodriguez-Ferraro 2006).

Es generalmente aceptado que ciertas características de las cavidades podrían facilitar la localización y el ingreso de los depredadores (Murphy y col. 2003). Para reducir el riesgo de depredación por serpientes algunas especies de loros utilizarían árboles aislados o de difícil acceso (Koenig y col. 2007). Los loros que nidifican en cavidades nuevas o sobre sustratos alternativos (termiteros, bromelias, etc.) tienen mayor supervivencia y mayor duración del período de pichones, que los nidos sobre cavidades más antiguas (Brightsmith 2005). El Loro Barranquero (*Cyanoliseus patagonus*), que nidifica en colonias donde no hay evidencias de depredación por serpientes, tiene la mayor supervivencia de nidos registrada para loros en la naturaleza e incluso un período de crianza 11 días mayor del predicho según su tamaño corporal (Masello y Quillfeldt 2002).

El Loro Hablador usa cavidades de características variables (ver capítulo Dos) y la depredación parecería ser uno de los principales riesgos para la supervivencia de sus nidos (Fernandes Seixas y Mourao 2002). Sin embargo, su importancia como causa de mortalidad a lo largo del ciclo de nidificación no ha sido investigada aún. Tampoco, se ha analizado en detalle cuales de las características de las cavidades podrían actuar de manera indirecta reduciendo la probabilidad de depredación.

La supervivencia de nidos, definida como la probabilidad de que un nido produzca al menos un volantón, es un parámetro fundamental del éxito reproductivo de las aves. La estimación de la probabilidad de supervivencia se ha perfeccionado desde la utilización de un estimador aparente de supervivencia (calculado como el cociente entre el número de nidos exitosos y el total de nidos que iniciaron la puesta, Johnson y Shaffer 1990) hasta el uso de modelos lineales generalizados (Rotella 2007). El estimador aparente requiere encontrar todos los nidos en los estadios de construcción o puesta (caso contrario se sobreestimaría la supervivencia). El estimador de supervivencia diaria, propuesto por Mayfield (1975), logró relajar ese supuesto y permite considerar nidos encontrados en diferentes edades ya que corrige por el tiempo de exposición que ha tenido el nido. Sin embargo, la supervivencia de los nidos puede estar relacionada con diferentes variables, como las características de los sitios de nidificación (Martin y Li 1992), el hábitat y la cobertura vegetal (Howlett y Stutchbury 1997), o la edad del nido y el momento de la temporada reproductiva (Grant y col. 2005). El estimador aparente como el método de Mayfield estiman tasas de supervivencia constantes por lo que no permiten modelar la supervivencia incluyendo covariables dependientes del tiempo, y en caso de contrastar más una variable es necesario hacer múltiples comparaciones, con los problemas estadísticos que ello conlleva.

En los últimos años se han desarrollado métodos analíticos que permiten modelar la tasa de supervivencia diaria de los nidos en función de variables categóricas y continuas (Dinsmore y col. 2002, Rotella y col. 2004, Shaffer 2004). Estos métodos, que combinan modelos lineales generalizados con teoría de la información para la selección de modelos, no requieren asumir una tasa de supervivencia diaria constante a lo largo del periodo de observación, ni establecer con exactitud cuándo se produjo el fracaso del nido. Además permiten construir y evaluar modelos alternativos

incorporando simultáneamente distintas variables explicativas (Dinsmore y col. 2002, Rotella y col. 2004, Shaffer 2004).

La mayoría de los estudios en loros Neotropicales utilizaron la proporción de nidos exitosos para describir la supervivencia de nidos (estimador aparente) y sólo algunos estimaron la supervivencia por el método de Mayfield (Fernandes Seixas y Mourao 2002, Renton y Salinas-Melgoza 2004). Además, en la mayoría de los casos las poblaciones estudiadas estuvieron expuestas a la extracción de pichones (Wright y col. 2001), lo cual pudo haber afectado la supervivencia de los nidos. Esta variable no ha sido estimada para las poblaciones de Loro Hablador en La Argentina. Además, ningún estudio previo en loros ha modelado las tasas diarias de supervivencia utilizando modelos logísticos de exposición. En este capítulo se aplica este tipo de análisis al estudio de la supervivencia de los nidos de Loro Hablador en el P.P. Loro Hablador.

OBJETIVOS

En este capítulo se estimará la supervivencia de los nidos, se describirá el tiempo de supervivencia y se modelará la supervivencia diaria para una población de Loros Habladores. Además se examinará la variación en la supervivencia entre años, a lo largo de la temporada reproductiva y en relación a la edad del nido. Se examinará la relación entre la supervivencia de los nidos y las características de las cavidades.

MÉTODOS

Se monitorearon 30 nidos en 2002, 30 en 2003, 39 en 2004, 37 en 2005, y 21 en 2006, sumando un total de 157 nidos y 6024 días de exposición. La mitad de los nidos (82 de 157) fueron encontrados antes o durante la puesta, y el resto durante la incubación ($N = 16$) o el período de pichones ($N = 59$). Los nidos fueron monitoreados regularmente desde la fecha de encuentro hasta que los pichones abandonaran el nido o éste fue depredado o abandonado (ver capítulo Uno). Una nidada fue considerada exitosa si al menos produjo un volantón. Esto fue confirmado por los siguientes criterios: 1) nido con pichón en buenas condiciones en anteúltima visita y nido no disturbado y en

buena condición en la última visita, y/o 2) pichón completamente emplumado presente en el nido en la última visita y nuevos volantones vistos u oídos en los alrededores del nido posteriormente a ésta. La pérdida de nidos atribuida a depredación fue confirmada usando alguno de los siguientes criterios: restos de huevo/s, pichón/es o del adulto dentro del nido o nido vacío antes de la fecha estimada de abandono del nido por parte de los pichones. Los nidos que fracasaron conteniendo huevos o pichones fueron considerados como abandonados. Las causas de abandono fueron identificadas como: tormentas (inundación de la cavidad o ruptura del tronco o la rama en la que se encontraba la cavidad), infertilidad (ninguno de los huevos eclosionó), muerte de los pichones y causa desconocida.

En todos los casos se registró la fecha de encuentro del nido, la fecha en que el nido fue visto activo por última vez y la fecha de la última visita (en la que se constató el destino del nido). Para aquellos nidos que no fueron encontrados en el momento de la puesta, se estimó la fecha de inicio en base al momento de eclosión de los pichones o al estado de desarrollo de estos (ver capítulo Cuatro).

ANÁLISIS

Estimador aparente y análisis de supervivencia – Para el cálculo del estimador aparente de supervivencia y para los análisis de tiempo de supervivencia se utilizaron 82 nidos encontrados durante la puesta. El estimador aparente de éxito se calculó como la razón entre los nidos exitosos y los nidos iniciados (Johnson y Shaffer 1990). Para describir el tiempo de supervivencia se construyó una curva de supervivencia de Kaplan-Meier y se calcularon las tasas de riesgo (Lee y Wenyu Wang 2000). El método de Kaplan-Meier utiliza la proporción de nidos activos para cada día del estadío del nido y construye una función de supervivencia. Las curvas de supervivencia permiten identificar en que momento de la edad del nido ocurren los fracasos. El riesgo representa la probabilidad de fracasar en un intervalo de tiempo pequeño ($t + dt$), dado que la nidada sobrevivió hasta el tiempo t . En este caso se utilizaron intervalos de un día de duración. Los tiempos de supervivencia en nidos exitosos fueron censurados en el último día que fueron observados con pichones. Para los nidos que fracasaron, se estimó la fecha de fracaso como el punto medio entre la última vez que el nido fue visto activo y la fecha en que el fracaso fue observado.

Modelado de las tasas diarias de supervivencia (TDS)- El éxito reproductivo de todas los nidos ($N = 157$) fue estimado usando el módulo de supervivencia de nidos del programa MARK (White y Burnham 1999). Se excluyeron del análisis los nidos en los que la fecha de encuentro fue también la última vez que el nido fue visto activo (ver Dinsmore y col. 2002).

La supervivencia de los nidos fue estimada considerando un período de nidificación (tiempo de exposición) de 88 días (2 días de puesta más 28 días de incubación más 58 días de pichones, ver capítulo Tres para detalles). La puesta modal es de cuatro huevos, la diferencia entre el primer y segundo huevo es de un día aproximadamente y como la incubación se inicia con el segundo huevo, se consideraron dos días como duración de la puesta sin incubación. En el caso de la duración del período de crianza, se consideró la edad promedio en que el primer volantón abandona el nido.

La duración de la temporada reproductiva fue de 117 días y se estimó como la diferencia entre la fecha de inicio del primer nido de la temporada más temprana y la fecha de finalización del último nido de la temporada más tardía. Todas las fechas se relativizaron a la fecha de inicio más temprana de las temporadas reproductivas analizadas (1 de octubre).

Se estimaron dos tasas de supervivencia diaria. Una tasa de supervivencia diaria global o general que incluyó a todos los nidos ($N = 157$) y una tasa de supervivencia parcial que consideró un subgrupo de estos nidos ($N = 126$). Debido a que los procesos involucrados en el fracaso de los nidos son diferentes (depredación, abandono, etc.; ver métodos generales en el capítulo Uno para las definiciones), se modeló la supervivencia para la principal causa de fracaso (depredación). Para ello se trabajó con un sub-grupo de nidos exitosos a la depredación o que fracasaron por depredación ($N = 126$), excluyéndose del análisis los nidos que fracasaron por otras causas. A esta última tasa de supervivencia se la denominó tasa de supervivencia diaria a la depredación.

Las covariables consideradas en los modelos fueron la temporada (año), la fecha de puesta del primer huevo, la edad del nido (días transcurridos desde la puesta del primer huevo) y las características de las cavidades (ver capítulo Dos). Para evaluar un posible efecto de la actividad del investigador, se incluyó como covariable los días en que el nido fue visitado. Los modelos que consideran el día de la temporada, la edad del nido y el efecto de las visitas fueron construidos siguiendo a Rotella (2005).

Se utilizó el módulo de supervivencia de nidos del programa MARK 5.1 (White y Burnham 1999) para modelar la TSD de los nidos de Loro Hablador en función de las covariables de interés. La relación entre las covariables y la TSD en el día i de observación está dada por la función logística:

$$\frac{\exp(\beta_0 + \sum_j \beta_j X_{ji})}{1 + \exp(\beta_0 + \sum_j \beta_j X_{ji})}$$

donde los X_{ji} ($j = 1, 2, \dots, J$) son valores para J covariables en el día i y los β_j son los coeficientes a ser estimados a partir de los datos (Rotella y col. 2004). Siguiendo la sugerencia de Dinsmore y col. (2002), las covariables no fueron estandarizadas y se utilizó el valor medio en aquellos lugares donde existían celdas vacías.

Con el programa MARK se construyeron modelos incorporando combinaciones de las covariables individuales y se compararon con modelos de hipótesis nula de supervivencia constante. Se utilizaron las opciones por defecto de seno (para los modelos de supervivencia constante), o la función de enlace *logit* (para los modelos que incorporaron covariables) y estimación de la segunda parte de la varianza. Se obtuvieron estimaciones para modelos específicos usando los parámetros beta siguiendo a Dinsmore y col. (2002) y a Rotella (2005).

Para evaluar el soporte de los distintos modelos se usó un enfoque basado en el criterio de información de Akaike (AIC). El valor AIC de un modelo es un estimador de la pérdida de información al usar dicho modelo como aproximación de la realidad o “verdad” (desconocida, pero existente en teoría) que dio origen al conjunto de datos (Burnham y Anderson 2004). Por lo tanto, cuanto menor es el valor de AIC (menor pérdida de información) mejor es el modelo. El programa MARK provee los valores de AIC corregidos para tamaños muestrales pequeños (AICc) para cada modelo junto con dos parámetros que permiten comparar el soporte relativo de los distintos modelos: 1) la diferencia entre el AIC de cada modelo y el modelo de mayor soporte ($\Delta AICc$) y 2) el peso de Akaike de cada modelo (w_i). Cuanto mayor es el valor $\Delta AICc$, menos plausible es que el modelo sea la mejor aproximación entre los modelos en competencia (Dinsmore y col. 2002, Burnham y Anderson 2004). Una regla práctica es que los modelos con $\Delta AICc \leq 2,00$ tienen buen soporte, aquellos en los que $4,00 \leq \Delta AICc \leq 7,00$ tienen considerablemente menos soporte y los que tienen $\Delta AICc > 10,00$ no tienen soporte de los datos (Burhan y Anderson 2004). El valor w_i de cada modelo es interpretado

como la probabilidad de que el modelo i sea el mejor para los datos y es condicional tanto a los datos como al conjunto de modelos elegidos *a priori* (Burnham y Anderson 2004). Debido a que el MARK no dispone de un test de bondad de ajuste con Bootstrap para los datos de supervivencia, no se puede calcular un valor de \hat{c} para cuantificar la sobre-dispersión.

La lógica para construir y seleccionar los modelos fue la siguiente: primero se estimó el modelo general que asume tasa de supervivencia diaria (TSD) constante en el tiempo y entre los nidos ($S_{(.)}$); después se construyeron modelos de TSD constante incorporando de a una covariable por vez (año, variables asociadas a la cavidad) y modelos con tasa de supervivencia variable en el tiempo para incorporar el efecto de la edad del nido y la temporada (de manera lineal y cuadrática). Los modelos con menor soporte que el modelo nulo fueron descartados como potenciales candidatos. De los modelos restantes se seleccionaron el o los modelos con mayor soporte ($\Delta AICc < 2,00$) para construir modelos aditivos. Cuando dos o más modelos cumplieron este criterio se combinaron las covariables de estos modelos en modelos aditivos. Cuando sólo un modelo cumplió el criterio, se intentó mejorar el ajuste incorporando covariables con algún efecto sobre la tasa de supervivencia de los nidos.

RESULTADOS

Estimador aparente y análisis de supervivencia - El 74% de los nidos encontrados antes del inicio de la puesta (61/82) completó la incubación y el 49% ($N = 40/82$) produjo al menos un volantón (Fig. 5.1). El número de nidos que sobrevivió declinó a una tasa mayor durante la incubación y los primeros días del período de

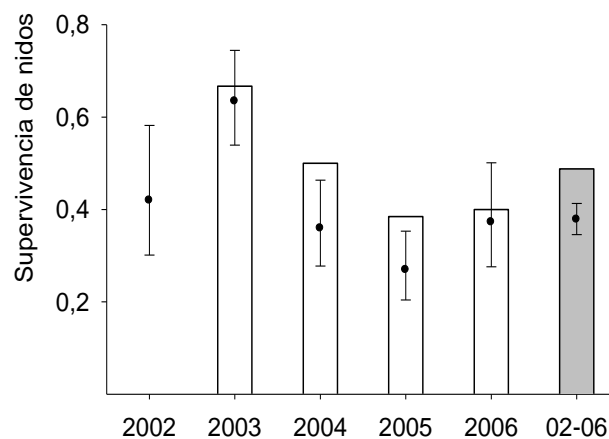


Figura. 5.1. Supervivencia de nidos de Loro Hablador por año y para el período. Valores obtenidos utilizando el estimador aparente (barras, $N = 82$ nidos) y la tasa diaria de supervivencia obtenida con MARK (puntos, $N = 157$ nidos). Para el 2002 no se pudo calcular el estimador aparente porque todos los nidos se encontraron avanzada la incubación.

pichones que durante el resto del período de pichones (Fig. 5.2). Las tasas de fracaso fueron levemente mayores que el promedio hacia el final del período de incubación y alrededor de la eclosión.

Tasas diarias de supervivencia (TDS)- Las tasas diarias de supervivencia oscilaron entre 98,5 y 99,5%, dependiendo del año. La TDS total combinando los 5 años fue de 98,9% (Tabla 5.1). La probabilidad acumulada de supervivencia de nidos fue de 0,387 lo que indica que en el 39% de los nidos voló al menos un pichón (Fig. 5.1).

Los modelos que incorporaron los efectos de la edad del nido y el día de la temporada ajustaron mejor que aquellos que no incorporaron ni edad ni temporada ($\Delta AICc < 2,00$, Tabla 5.2). La inclinación del orificio de entrada fue el único atributo de las cavidades que mejoró el ajuste mostrando una disminución progresiva de la supervivencia en aquellas cavidades cuyo orificio de entrada se orientaba hacia el cielo ($\beta_{Inclinación} = -0,339$).

El modelo que presentó el menor valor de AIC fue el que incluyó como covariables la edad del nido, el día de la temporada y la inclinación del orificio de entrada (Tabla 5.3). Este modelo difirió marginalmente del modelo que consideró sólo la edad del nido y el día de la temporada ($S_{día + edad}$; Test de razón de verosimilitud: $\chi^2 = 3,7$, $P = 0,05$; Tabla 5.2). El modelo presentó pendientes negativas para el día de la temporada ($\beta_{día} = -0,044$) indicando una disminución de la supervivencia hacia el fin de la temporada, y para el orificio de entrada de la cavidad ($\beta_{inclinación} = -0,276$), indicando

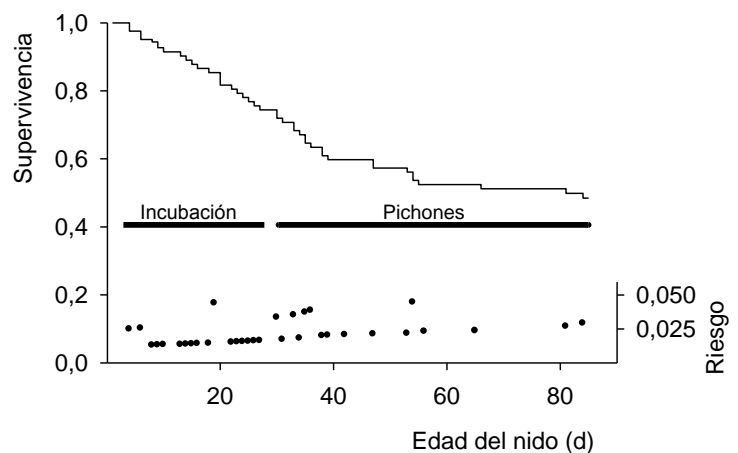


Figura 5.2. Curva de supervivencia de Kaplan-Meier para nidos de Loro Hablador. La curva está basada en 82 nidos que fueron monitoreados desde el momento en que la puesta estuvo completa. La tasa diaria de riesgo (círculos sólidos) muestra que hay mayor riesgo durante la incubación y los primeros días del período de pichones.

Tabla 5.1. Tasas diarias de supervivencia para nidos de Loro Hablador estimadas según los estimadores del programa MARK. TSD Media \pm E.E. por año y para los años combinados, intervalo de confianza para el 95%.

Año	TSD \pm E.S.	Intervalo	Días de exposición	Número de nidos
2002	0,990 \pm 0,004	0,979 – 0,995	685	30
2003	0,995 \pm 0,002	0,989 – 0,997	1491	30
2004	0,988 \pm 0,003	0,980 – 0,993	1327	39
2005	0,985 \pm 0,003	0,977 – 0,990	1488	37
2006	0,989 \pm 0,003	0,981 – 0,994	1033	21
Promedio	0,989 \pm 0,001	0,986 – 0,991	6024	157

una disminución de la supervivencia en aquellas cavidades cuyo orificio de entrada se inclina hacia el cielo; y una pendiente positiva para la edad del nido ($\beta_{\text{edad}} = 0,044$), indicando un incremento de la supervivencia con la edad del nido. No hubo apoyo ($\Delta\text{AICc} > \Delta\text{AICc}$ para el modelo nulo), ni para los modelos que contemplaban año y efectos del día de visita (Tabla 5.2).

La depredación fue responsable del 50% ($N = 66$) de los fracasos. Las causas de abandono en importancia decreciente fueron: abandono por pichones muertos en el nido (23%, $N = 66$), abandono por causa desconocida (12%, $N = 66$), abandono por tormentas (11%, $N = 66$) y abandono por infertilidad (5%, $N = 66$). La muerte de todos los pichones de una camada fue la segunda causa de fracaso de nidos después de la depredación. En este caso se encontraron pichones muertos dentro de la cavidad sin signos de inanición (buches con alimento) ni de depredación (sin marcas de dientes).

Tabla 5.2. Resultados de la selección de modelos para estimar la supervivencia de nidos en Loro Hablador. Los modelos están en orden creciente de acuerdo a los valores de ΔAIC_c . La cantidad de parámetros del modelo (K), el desvío del modelo (D), la diferencia entre el valor de AIC_c para el modelo actual y el modelo con el menor valor de AIC_c (ΔAIC_c) y el peso del modelo (w_i).

Modelo ^a	K	Dev	ΔAIC_c	w_i
S (día + edad + inclinación)	4	499,5	0,0	0,702
S (día + edad)	3	503,2	1,7	0,297
S (inclinación)	2	519,3	15,8	0,000
S (edad ²)	2	522,4	18,9	0,000
S (DAP)	2	522,5	19,0	0,000
S (.)	1	524,6	19,2	0,000
S (Año)	5	516,8	19,3	0,000
S (Observador)	2	523,6	20,1	0,000

a La supervivencia de nidos fue modelada con la incorporación de co-variables y comparada con el modelo nulo de supervivencia constante S (.).

b El menor valor de AIC_c fue de 221,9

Tabla 5.3. Coeficientes beta (± 1 E.E.) e intervalos de confianza del 95% (IC) estimados para los parámetros del modelos de supervivencia de nidos de Loro Hablador con mayor soporte de los datos.

Modelo	Parámetros	Coeficientes	I.C.	
			Inferior	Superior
S (día + edad + inclinación)	Constante (β_0)	5,383 \pm 0,373	4,652	6,114
	Día de la temporada	-0,044 \pm 0,009	-0,063	-0,024
	Edad	0,044 \pm 0,009	0,026	0,063
	Inclinación del orificio de entrada de la cavidad	-0,276 \pm 0,144	-0,560	0,007

Tabla 5.4. Tasas diarias de supervivencia a la depredación para nidos de Loro Hablador estimadas según los estimadores del programa MARK. TDSd Media \pm E.E. por año y para los años combinados, intervalo de confianza para el 95%.

Año	TDSd \pm E.S.	Intervalo	Días de exposición	Número de nidos
2002	0.995 \pm 0.003	0.986 - 0.998	652	26
2003	0.998 \pm 0.001	0.991 - 0.999	1432	25
2004	0.991 \pm 0.003	0.981 - 0.995	1202	34
2005	0.990 \pm 0.004	0.979 - 0.995	1122	24
2006	0.993 \pm 0.002	0.984 - 0.997	921	17
Promedio	0.993 \pm 0.001	0.991 - 0.996	5329	126

Tasas diarias de supervivencia a la depredación (TDSd) - Las tasas diarias de supervivencia a la depredación TDSd fueron similares entre años y la TDSd total, combinando los 5 años de datos, fue de 99,4% (Tabla 5.4).

Al igual que en el modelo de supervivencia general, los modelos de TDSd que incorporaron los efectos de la edad del nido y del día de la temporada ajustaron mejor que aquellos que no incorporaron ni la edad ni el día de la temporada (Δ AICc <2,00, Tabla 5.5). La incorporación de

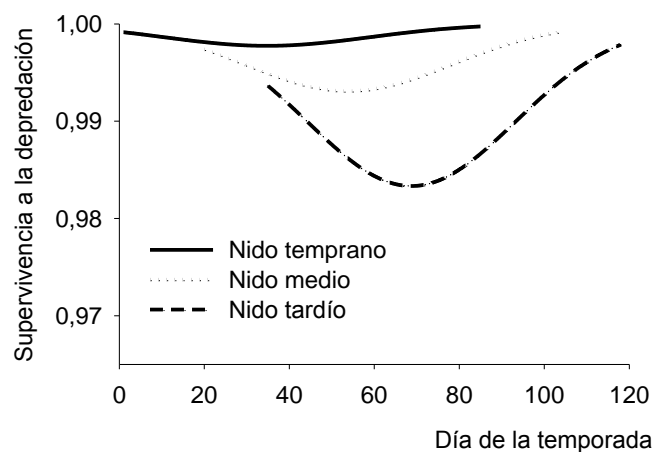


Figura. 5.3. Tasas diarias de supervivencia a la depredación estimadas para 3 nidos de Loro Hablador. Las líneas representan las TDSd usando los parámetros estimados a partir del modelo con el mejor ajuste incorporando día de la temporada y edad para una altura e inclinación del orificio de entrada promedios.

la inclinación del orificio de entrada y de la altura de la cavidad tuvo un efecto significativo en la mejora del modelo. El modelo que presentó el menor valor de AIC incluyó como covariables a la edad del nido, el día de la temporada y la inclinación y altura del orificio de entrada (Tabla 5.5, Fig. 5.3). Este modelo difirió marginalmente del modelo que considero sólo la edad del nido, el día de la temporada y la inclinación ($S_{\text{día} + \text{edad} + \text{inclinación}}$; Test de razón de verosimilitud: $\chi^2 = 3,7$, $P = 0,055$, Tabla 5.5). El modelo presentó pendientes negativas para el día de la temporada ($\beta_{\text{día}} = -0,059$), indicando una disminución de la supervivencia hacia el fin de la temporada, y para el orificio de entrada de la cavidad ($\beta_{\text{inclinación}} = -0,679$), indicando una disminución progresiva de la supervivencia en aquellas cavidades cuyo orificio de entrada se inclinaba hacia el cielo. La pendiente fue positiva para la altura del orificio de entrada ($\beta_{\text{altura}} = 0,004$), indicando una mayor supervivencia en los orificios más altos. En el caso de la edad del nido ($\beta_{\text{edad}} = 0,001$), se observó una disminución en la supervivencia hacia el fin del estadio de incubación y durante los primeros días del estadio de pichones. No hubo apoyo ($\Delta\text{AICc} > \Delta\text{AICc}$ para el modelo nulo) y para los modelos que



Figura 5.4. Culebra verde (*Phylodrias baroni*) consumiendo un pichón. Nótese que los tres pichones están muertos.

contemplaban efectos del año y del investigador (Tabla 5.5).

Aunque la identidad de los depredadores sólo pudo ser confirmada en forma directa en unos pocos casos (4/33), la mayoría de las evidencias indica depredación por serpientes. La evidencia directa incluye la captura de boa arco-iris (*Epichrates cenchria alvarezii*), boa de las vizcacheras (*Boa constrictor occidentalis*), y culebra verde (*Philodryas baroni*, Fig. 5.4) comiendo pichones dentro de las cavidades-nido.

Tabla 5.5. Resultados de la selección de modelos para estimar la supervivencia a la depredación de nidos en Loro Hablador. Los modelos están en orden creciente de acuerdo a los valores de ΔAIC_c . La cantidad de parámetros del modelo (K), el desvío del modelo (D), la diferencia entre el valor de AICc para el modelo actual y el modelo con el menor valor de AICc (ΔAIC_c) y el peso del modelo (w_i).

Modelo	K	Dev	ΔAIC_c	w_i
S _(día + edad² + altura + inclinación)	5	180,5	0,00	0,66
S _(día + edad² + inclinación)	4	184,2	1,7	0,28
S _(día + edad² + altura)	4	188,5	6,0	0,03
S _(día + edad²)	3	191,1	6,6	0,02
S _(día + edad)	3	194,8	10,3	0,00
S _(inclinación del orificio de entrada)	2	204,9	18,3	0,00
S _(altura del orificio de entrada)	2	209,8	23,3	0,00
S _(.)	1	214,4	25,9	0,00
S _(año)	5	207,8	27,3	0,00
S _(observador)	2	214,2	27,6	0,00

^a Supervivencia de nidos fue modelada con la incorporación de co-variables y comparada con el modelo nulo de supervivencia constante S_(.).

^b El menor valor de AICc fue de 296,5.

DISCUSIÓN

La supervivencia de nidos calculada con el estimador aparente fue levemente mayor que la estimada por el MARK para todos los años y para el período (49% vs 39%). Estos valores fueron a su vez menores que el reportado para la subespecie *A. aestiva aestiva* (61%, (Fernandes Seixas y Mourao 2002). El mayor número de fracasos ocurrió durante la incubación y los primeros días del período de pichones. Esta observación estuvo reflejada en las curvas de supervivencia de Kaplan Meier y en los modelos de supervivencia del MARK.

Los resultados de este estudio muestran que la variación en las tasas de supervivencia de nidos de Loro Hablador puede ser explicada por varios factores que actúan en forma independiente. Se identificaron tres factores principales tanto para la tasa diaria de supervivencia como para la tasa diaria de supervivencia a la depredación. Estos factores fueron: la edad del nido, el día de la temporada en que se inició la puesta y la exposición del orificio de entrada. En el caso de la TDSd, también se observó un efecto de la altura del nido.

Este estudio es el primero en modelar la TDS en loros y sus resultados son consistentes con otros estudios recientes en rapaces, paseriformes y aves playeras en los que se encontró una variación en las TDS con la edad del nido y a lo largo de la temporada reproductiva (Nur y col. 2004, Jehle y col. 2004, Shaffer 2004, Peak y col. 2004, Lloyd y Martin 2005, Brown y Collopy 2008). Como en otros estudios en paseriformes y en algunas rapaces, la TDS de nidos de Loro Hablador disminuyó durante la eclosión y en las etapas tempranas del período de pichones (Nur 2004, Grant y col. 2005, Brown y Collopy 2008). Esto podría deberse a que el comportamiento de los padres cambia durante la eclosión de los pichones (Grant y col. 2005, Brown y Collopy 2008) y este cambio de comportamiento provee de nuevas pistas a los depredadores que atacan huevos, pichones o incluso adultos. Durante el período de pichones, algunos loros del género *Amazona* reducen la cantidad de visitas diarias de alimentación al nido de tres (durante las primeras dos semanas) a dos (durante el resto del período, Koenig 2001). Si bien en este estudio no se midió la frecuencia de entrega de alimento a lo largo del estadio de pichones, de ocurrir una reducción similar a la observada en otras especies de *Amazona*, esta podría ser responsable de la mayor TDS observada al final del estadio de pichones.

La supervivencia diaria de los nidos de Loro Hablador aumentó con la edad del nido. Sin embargo, la edad del nido puede confundirse (covariar) con la variación temporal (nidos más tardíos tienen menor supervivencia) o con la heterogeneidad individual (individuos de menor calidad se reproducen más tardíamente). La variación temporal en la supervivencia de nidos no resultaría un problema ya que este estudio cubrió toda la temporada con muestras adecuadas a diferentes edades. En cambio, la heterogeneidad individual no fue incluida en los modelos. Si la supervivencia de los nidos depende fuertemente de la calidad individual de los padres, entonces sería más apropiado utilizar modelos mixtos o modelos con efectos aleatorios que permiten incorporar la heterogeneidad individual (Burnham y Rexstad 1993, Natarajan y McCulloch 1999, Link y col. 2002). Algunos autores en cambio consideran que la heterogeneidad puede no ser un problema serio (Klett y Johnson 1982). Para los resultados obtenidos en este capítulo no es posible asegurar que el efecto de la edad observado fue exclusivo de la edad del nido o en realidad reflejó una combinación de edad y heterogeneidad individual.

La falta de efectos significativos del año en cualquiera de los modelos sugiere que los resultados obtenidos tienen cierta generalidad y no son el resultado de factores locales. Tampoco se observó un efecto significativo del observador (día de visita) por lo que el número y frecuencia de visitas a los nidos no tendrían un efecto sobre la supervivencia de estos.

Algunas características de las cavidades nido estuvieron asociadas a las tasas diarias de supervivencia (TDS y TDSd). La altura e inclinación del orificio de entrada podrían ser indicadores razonables de calidad de los sitios de nidificación y podrían ser pistas para la selección de sitios de nidificación por parte de los loros. La altura del orificio de entrada estuvo asociada positivamente con la supervivencia a la depredación. Esta situación es común en sitios donde predominan depredadores terrestres (Martin y Li 1992, Weatherhead y Blouin-Demers 2004). La inclinación del hueco de entrada no ha sido reportada como una característica asociada a la supervivencia. Una posible explicación a esta correlación podría ser que dado que las serpientes serían los principales depredadores, podrían tener más dificultades en alcanzar cavidades más altas y/o aquellas cuyo orificio de entrada se encuentra inclinado hacia abajo.

REFERENCIAS

- Brightsmith, D. J. 2005. Competition, predation and nest niche shifts among tropical cavity nesters: Ecological evidence. *Journal of Avian Biology* 36:74-83.
- Brown, J. L., y M. W. Collopy. 2008. Nest-site characteristics affect daily nest-survival rates of Northern Aplomado Falcons (*Falco femoralis septentrionalis*). *Auk* 125:105-112.
- Burnham, K. P., y E. A. Rexstad. 1993. Modeling heterogeneity in survival rates of banded waterfowl. *Biometrics* 49:1194-1208.
- Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* 33:261-304.
- Dinsmore, S. J., G. C. White, y F. L. Knopf. 2002. Advanced techniques for modeling avian nest survival. *Ecology* 83:3476-3488.
- Fernandes Seixas, G. H., y G. D. Mourao. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Field Ornithology* 73:399-409.
- Grant, T. A., T. L. Shaffer, E. M. Madden, y P. J. Pietz. 2005. Time-specific variation in passerine nest survival: New insights into old questions. *Auk* 122:661-672.
- Howlett, J. S., y B. J. M. Stutchbury. 1997. Within-season dispersal, nest-site modification, and predation in renesting hooded warblers. *Wilson Bulletin* 109:643-649.
- Jehle, G., A. A. Yackel Adams, J. A. Savidge, y S. K. Skagen. 2004. Nest survival estimation: A review of alternatives to the Mayfield estimator. *Condor* 106:472-484.
- Johnson, D. H., y T. L. Shaffer. 1990. Estimating nest success: When Mayfield wins. *Auk* 107: 595-600.
- Klett, A. T., y D. H. Johnson. 1982. Variability in nest survival rates and implications to nesting studies. *Auk* 99: 77-87
- Knutson, M. G., G. J. Niemi, W. E. Newton, y M. A. Friberg. 2004. Avian nest success in midwestern forests fragmented by agriculture. *Condor* 106:116-130.
- Koenig, S. E. 2001. The breeding biology of Black-billed Parrot *Amazona agilis* and Yellow-billed Parrot *Amazona collaria* in Cockpit Country, Jamaica. *Bird Conservation International* 11:205-225.
- Koenig, S. E., J. Wunderle, y E. C. Enkerlin-Hoeflich. 2007. Vines and canopy contact: A route for snake predation on parrot nests. *Bird Conservation International* 17:79-91.
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen & Co., London.
- Lee, E. T., y J. Wenyu Wang. 2000. Statistical methods for survival data analysis. John Wiley & Son, New Jersey.
- Link, W. A., E. G. Cooch, y E. Cam. 2002. Model-based estimation of individual fitness. *Journal of Applied Statistics* 29:207-224.
- Lloyd, J. D., y T. E. Martin. 2005. Reproductive success of Chestnut-collared Longspurs in native and exotic grassland. *Condor* 107:363-374.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *American Naturalist* 141:897-913.
- Martin, T. E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65:101-127.
- Martin, T. E., y P. Li. 1992. Life history traits of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73:579-592.
- Masello, J. F., y P. Quillfeldt. 2002. Chick growth and breeding success of the Burrowing parrot. *Condor* 104:574-586.
- Mayfield, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87: 456-466.
- Monterrubio, T., E. Enkerlin-Hoeflich, y R. B. Hamilton. 2002. Productivity and nesting success of Thick-billed Parrots. *Condor* 104:788-794.
- Murphy, S., S. Legge, y R. Heinsohn. 2003. The breeding biology of palm cockatoos (*Probosciger aterrimus*): a case of a slow life history. *Journal of Zoology* 261:327-339.

- Natarajan, R., y C. F. McCulloch. 1999. Modeling heterogeneity in nest survival data. *Biometrics* 55: 553-559.
- Newton, I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London.
- Nur, N., A. L. Holmes, y G. R. Geupel. 2004. Use of survival time analysis to analyze nesting success in birds: an example using loggerhead shrikes. *Condor* 106:457-471.
- Peak, R. G., F. R. Thompson III, y T. L. Shaffer. 2004. Factors affecting songbird nest survival in riparian forests in a midwestern agricultural landscape. *Auk* 121:726-737.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 2004. Climatic variability, nest predation, and reproductive output of Lilac-crowned Parrots (*Amazona finschi*) in tropical dry forest of western Mexico. *Auk* 121:1214-1225.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9:1-48.
- Robinet, O., y M. Salas. 1999. Reproductive biology of the endangered Ouvea Parakeet *Eunymphicus cornutus uvaensis*. *Ibis* 141:660-669.
- Rotella, J. 2005. Nest survival models. *En: Cooch, E. y G. White (eds.) Program MARK: a gentle introduction*. 5th edition, <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Rotella, J. 2007. Modeling nest-survival data: Recent improvements and future directions. *Studies in Avian Biology* 34: 145-148.
- Rotella, J. J., S. J. Dinsmore, y T. L. Shaffer. 2004. Modeling nest-survival data: A comparison of recently developed methods that can be implemented in MARK and SAS. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:187-205.
- Rowley, I. 1990. Behavioural ecology of the Galah *Eolophus roseicapillus* in the wheatbelt of Western Australia. Surrey Beatty & Sons in association with CSIRO, Division of Wildlife and Ecology and the Royal Australasian Ornithologists Union, Sydney.
- Rowley, I., y G. Chapman. 1991. The breeding biology, food, social organization, demography and conservation of the Major Mitchell or Pink Cockatoo, *Cacatua leadbeateri*, on the margin of the Western Australian wheatbelt. *Australian Journal of Zoology* 39:211-261.
- Sanz, V., y A. Rodríguez-Ferraro. 2006. Reproductive parameters and productivity of the Yellow-shouldered Parrot on Margarita Island, Venezuela: A long-term study. *Condor* 108:178-192.
- Saunders, D. A. 1982. The breeding behaviour and biology of the Short-billed form of the White-tailed Black Cockatoo *Calyptorhynchus funereus*. *Ibis* 124:422-455.
- Shaffer, T. L. 2004. A unified approach to analyzing nest success. *Auk* 121:526-540.
- Smith, G. T. 1991. Breeding Ecology of the Western Long-Billed Corella, *Cacatua pastinator pastinator*. *Wildlife Research* 18:91-110.
- Weatherhead, P. J., y G. Blouin-Demers. 2004. Understanding avian nest predation: Why ornithologists should study snakes. *Journal of Avian Biology* 35:185-190.
- White, G. C., y K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-139.
- Wright, T. F., C. A. Toft, E. Enkerlin-Hoeflich, J. Gonzalez-Elizondo, M. Albornoz, A. Rodriguez-Ferraro, F. Rojas-Suarez, V. Sanz, A. Trujillo, S. R. Beissinger, V. Berovides, X. Galvez, A. T. Brice, K. Joyner, J. Eberhard, J. Gilardi, S. E. Koenig, S. Stoleson, P. Martuscelli, J. M. Meyers, K. Renton, A. M. Rodriguez, A. C. Sosa-Asanza, F. J. Vilella, y J. W. Wiley. 2001. Nest poaching in neotropical parrots. *Conservation Biology* 15:710-720.

SEIS

SITIOS DE NIDIFICACIÓN: CALIDAD Y FIDELIDAD

RESUMEN:

En este capítulo se estima la fidelidad a los sitios de nidificación y la proporción de cavidades que fueron utilizadas y reutilizadas para nidificar por individuos anillados y no anillados de Loro Hablador en el P.P. Loro Hablador y alrededores. Además, se analiza si el éxito reproductivo y la reutilización de cavidades estuvieron asociados a las características de las mismas. Para determinar la calidad de cada cavidad-nido se combinó la información de reocupación de y de éxito de nidificación. La fidelidad al sitio de nidificación por hembras anilladas fue de 68%. La reocupación de cavidades en años consecutivos por loros anillados y no anillados fue de 55%, mientras que saltando uno y dos años fue de 7% y 3% respectivamente. Considerando años consecutivos y no consecutivos la reocupación por individuos anillados y no anillados fue de 62%. Las características de las cavidades que mejor predijeron la reocupación fueron el espesor de la pared y la profundidad de la cavidad. Las características de las cavidades que mejor predijeron el éxito fueron el diámetro a la altura del pecho, el espesor de la pared y la altura del orificio de entrada. La probabilidad de reocupación fue menor si el nido había fracasado el año previo que si había sido exitoso.

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de aves que no pueden excavar sus propias cavidades para nidificar se encuentran a menudo limitadas por la disponibilidad de cavidades adecuadas (Brawn y Balda 1988, Martin y Li 1992, Newton 1998). Las cavidades utilizadas para nidificar están asociadas con beneficios directos hacia las parejas reproductivas debido a que proveen un ambiente seguro donde criar a los pichones. Por lo tanto, sería esperable que la pareja le preste mucha atención a las características de las cavidades. La calidad de las cavidades como sitios de nidificación depende de las características de la cavidad (Whitford y Williams 2002, Gibbons y col. 2002). Aunque este tema ha sido poco explorado en loros, existen ejemplos claros en otros grupos de aves. En petreles, el éxito de eclosión de los huevos es mayor en las cavidades más resguardadas (Ramos y col. 1997). Las golondrinas muestran una preferencia a la orientación del orificio de entrada cuando esta influye en el microclima de la cavidad (Ardia y col. 2006). En algunos paseriformes, la probabilidad de ocupación de cavidades se ve afectada positivamente por la altura de los árboles y de las cavidades (Saab y col. 2004).

Existen diferentes formas de evaluar la calidad de las cavidades. En numerosos trabajos se ha evaluado la calidad de la cavidad en función del éxito reproductivo (Aitken y col. 2002, Martin y col. 2004). Sin embargo, el éxito de nidificación depende de diversos factores, muchos de ellos no necesariamente vinculados con la calidad de las cavidades. Otra forma de evaluar la calidad de una cavidad es teniendo en cuenta la proporción de temporadas reproductivas en que fue usada durante el periodo de observación (Severinghaus 2007). La frecuencia con que una cavidad es utilizada depende de diversos factores incluyendo la disponibilidad de nuevas cavidades, el grado de competencia por cavidades, la fidelidad al sitio de nidificación y la calidad de las cavidades (Ingold 1991). Si la disponibilidad de cavidades es baja, la frecuencia de reutilización tiende a aumentar (Aitken y Martin 2004, Wiebe y col. 2007). La calidad de las cavidades incluso puede variar de un año a otro (Aitken y Martin 2004). Algunas especies de aves muestran bajas frecuencias de reutilización probablemente debido a la mayor mortalidad y carga parasitaria de las cavidades viejas con respecto a las nuevas (Sonerud 1989, Miller 2002, Mazgajski 2007). En todos los casos las características de las cavidades

interactúan con la calidad de las parejas y el patrón puede no ser muy claro ya que parejas inexpertas pueden utilizar sitios de baja calidad. Independientemente de la disponibilidad de cavidades y de la calidad de las parejas, es esperable que la frecuencia de reutilización de una cavidad esté directamente relacionada a sus características, donde las mejores cavidades tendrán mayor probabilidad de ocupación y reocupación.

En loros Neotropicales, la frecuencia de utilización de cavidades es variable. Algunas especies muestran una baja probabilidad de reutilización (Enkerlin-Hoeflich 1995, Renton y Salinas-Melgoza 1999), incluso algunas especies evitarían reocupar cavidades antiguas donde la tasa de depredación es mayor que en cavidades más recientes (Brightsmith 2005). En contraste, otros estudios reportaron altas tasas de reutilización de cavidades en asociación con una baja disponibilidad de las mismas (White Jr y col. 2005, Sanz y Rodriguez-Ferraro 2006). La mayoría de estos estudios fueron realizados con individuos sin anillar y por lo tanto no fue posible determinar si las cavidades fueron reutilizadas por el mismo o por diferentes individuos. Los pocos estudios realizados con individuos anillados encontraron que las altas tasas de reutilización de cavidades estuvieron asociadas con una alta fidelidad al sitio de nidificación (Snyder y col. 1987, Waltman y Beissinger 1992).

El Loro Hablador utiliza una amplia variedad de especies de árboles en su rango de distribución y las cavidades utilizadas han sido descritas para el Chaco Seco y el Pantanal (ver Capítulo Dos). Sólo un estudio previo estimó la reutilización de cavidades por parte del Loro Hablador (Fernandes Seixas y Mourao 2002). Sin embargo, en este estudio no se trabajó con individuos marcados ni se analizó la calidad de las cavidades en función del éxito reproductivo o la probabilidad de reocupación de las mismas.

OBJETIVOS

En este capítulo se estimará la fidelidad a los sitios de nidificación y la proporción de cavidades utilizadas y reutilizadas por individuos anillados y no anillados de Loro Hablador en el P.P. Loro Hablador y alrededores. Además, se analizará si el éxito reproductivo y la reutilización están

asociados a las características de las cavidades. Finalmente se compararán los datos de reutilización de cavidades por parte del Loro Hablador con los obtenidos en otras especies del género Amazona.



Figura 6.1. Hembra de loro hablador incubando. Nótese el anillo metálico en la pata derecha.

MÉTODOS

La metodología para determinar las características de las cavidades fue descrita en los capítulos I y II. Además, en este estudio se capturaron 20 loros adultos dentro de las cavidades-nido, a los cuales se les extrajo una muestra de sangre para determinar el sexo genéticamente. Todos los individuos capturados fueron identificados con anillos metálicos numerados (Fig. 6.1).

Se utilizó el término de reocupación para aquellos casos en los que una cavidad fue utilizada en más de una temporada reproductiva. Debido a que la mayoría de los loros de la población estudiada no estaban anillados no siempre fue posible determinar si la cavidad fue reutilizada o no por el mismo individuo. Se utilizó el término “fidelidad al sitio de nidificación” para aquellos casos en los que la cavidad fue reutilizada por al menos por uno de los miembros de la pareja (generalmente la hembra) que la había ocupado en años anteriores. Se consideró que una cavidad fue utilizada sólo si se inició un evento de puesta. En cada temporada reproductiva se registró si las cavidades utilizadas en los años previos estaban disponibles o no. Algunas cavidades no estuvieron disponibles debido a roturas de ramas o caídas de árboles. Se determinó la frecuencia de reocupación en años consecutivos como el número de cavidades con puesta en el año n , dividido por el número de cavidades con puesta en el año $n-1$ que estaba disponible en el año n . Del mismo modo se estimó la frecuencia de reocupación cada dos años como el número de cavidades con puesta en el año $n-2$ y sin puesta en el año $n-1$, dividido por el número de cavidades con puesta en el año $n-2$ y sin puesta en el año $n-1$ que estaba disponible en el año n .

El porcentaje de reocupación de cavidades por parte del Loro Hablador fue comparado con el de otras nueve especies del género *Amazona* de la región Neotropical y del Caribe.

ANÁLISIS

Se utilizó una regresión logística por pasos hacia atrás para evaluar cuales características de las cavidades estuvieron asociadas con la reocupación o el éxito de los nidos y se utilizó una tabla de contingencia para evaluar si la reocupación fue mayor en nidos exitosos que en nidos fracasados. Como algunas cavidades fueron reutilizadas en más de una oportunidad, para evitar pseudo-réplicas se utilizó un criterio de selección de datos sistemático para elegir una sub-muestra de nidos. De este modo las cavidades individuales fueron incluidas solo una vez en el análisis.

Con las variables de las cavidades que resultaron asociadas a reocupación y a éxito de nidificación se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA). Para este análisis solo se consideró la reocupación por Loro Hablador, y no la efectuada por otras especies. En relación al éxito de nidificación se distinguió entre a) no exitosa, b) exitosa en menos de la mitad de sus intentos y c) exitosa la mitad o más de sus intentos; y en relación a la reocupación se distinguió entre 1) cavidades alguna vez reocupadas (sin importar el número de veces que fuera reocupada) y 2) cavidades nunca reocupadas.

RESULTADOS

Todos los individuos capturados en el nido durante la incubación ($N = 20$) fueron hembras. Una hembra anillada fue depredada dentro de la cavidad durante la misma temporada reproductiva en la que fue capturada. Doce de las 19 hembras remanentes (63%) reutilizaron la misma cavidad al año siguiente y una hembra no la reutilizó al año siguiente pero si lo hizo dos años después. Combinando estos datos, la fidelidad al sitio de nidificación por hembras anilladas fue de 68% (13/19 hembras). Durante el período de estudio no se observó a ninguna de las hembras anilladas usando una cavidad diferente a la que usaron en años previos.

La reocupación de cavidades en años consecutivos por loros anillados y no anillados fue de 55% (83/150 casos), mientras que saltando uno y dos años fue de 7% (8/119 casos) y 3% (2/77 casos), respectivamente. La reocupación por individuos anillados y no anillados en años consecutivos y no consecutivos fue de 62% (93/150 casos).

Para analizar cuáles de las seis características de las cavidades (ver tabla 6.1) estuvieron asociadas con la probabilidad de reocupación, se realizó una regresión logística por pasos hacia atrás con las características de las cavidades como variables independientes y la reocupación de las mismas como la variable dependiente (0-1). Las características de las cavidades que mejor predijeron la reocupación fueron: el espesor de la pared (-2 log verosimilitud = 11,1, $P < 0,001$) y la profundidad de la cavidad (-2 log verosimilitud = 4,4, $P < 0,05$), mientras que el diámetro menor del orificio de entrada mostró una tendencia (-2 log verosimilitud = 3,6, $P = 0,06$).

También se analizaron las características de las cavidades

Tabla 6.1. Contribución de cada variable a los componentes (PC1, PC2 and PC3) en el Análisis de Componentes Principales (PCA) de 59 cavidades de Loro hablador.

Característica	Componente Principal		
	PC1	PC2	PC3
DAP	0,769	-0,209	0,514
Profundidad	0,294	0,700	-0,141
Diámetro interno cámara	0,580	0,519	0,223
Espesor de la pared	0,679	-0,412	-0,291
Altura del orificio	-0,371	0,123	0,937
Diámetro menor del orificio	-,035	0,561	-0,227
<i>Eigen</i> -valor	1,61	1,30	1,10
% de varianza explicado	26,9	21,7	18,3

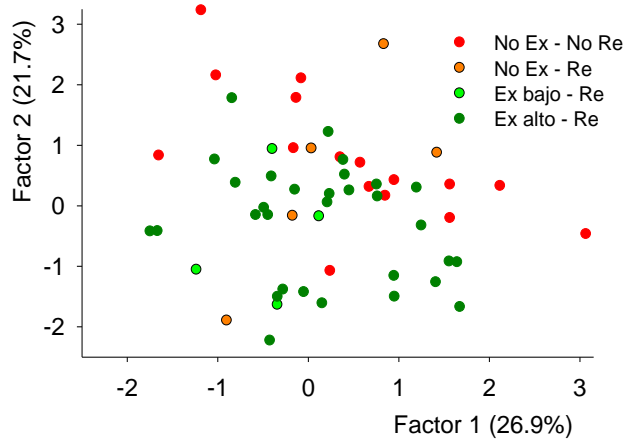


Figura 6.2. Análisis de los Componentes Principales (PCA) de 59 cavidades utilizadas para renidificar por el Loro Hablador en los bosques del P.P Loro Hablador y sus alrededores. No Ex = No exitoso; No Re = no reutilizada; Ex = exitosa; Re = reutilizada.

Tabla 6.2. Reocupación de cavidades en loros del género *Amazona*. El porcentaje de reocupación fue calculado siguiendo el mismo criterio utilizado en este trabajo (ver métodos). La cantidad de cavidades está indicada entre paréntesis.

Especies	País	Tipo de habitat	Tipo de cavidad	% de reocupación (N)
<i>Amazona aestiva</i> ¹	Brasil	Sabana	Árbol	38 (78)
<i>Amazona aestiva</i> ²	Argentina	Bosque seco deciduo	Árbol	62 (98)
<i>Amazona agilis</i> ³	Jamaica	Selva	Árbol	41 (17)
<i>Amazona autmunalis</i> ⁴	México	Bosque semi-deciduo	Árbol	11 (19)
<i>Amazona collaria</i> ³	Jamaica	Selva	Árbol	13 (8)
<i>Amazona finschi</i> ⁵	México	Bosque seco deciduo	Árbol	7 (54)
<i>Amazona oratrix</i> ⁴	México	Bosque semi-deciduo	Árbol	35 (23)
<i>Amazona ochrocephala</i> ⁶	Panamá	Bosque seco tropical	Árbol	74 (19)
<i>Amazona viridigenalis</i> ⁴	México	Bosque semi-deciduo	Árbol	2 (14)
<i>Amazona vittata</i> ⁷	Puerto Rico	Selva	Árbol / Caja-nido	Alta

¹Fernandes-Seixas & Mourao 2002, ² Este estudio, ³Koenig 2001, ⁴Enkerlin-Hoeflich 1995,

⁵Renton & Salinas-Melgoza 1999, ⁶Rodriguez Castillo & Eberhard 2006, ⁷White *et al.* 2005.

asociadas con el éxito de nidificación utilizando el éxito/fracaso del nido como la variable dependiente (0-1). Las características de las cavidades que mejor predijeron el éxito de nidificación fueron: DAP (-2 log verosimilitud = 9,9, $P < 0,01$), espesor de la pared (-2 log verosimilitud = 5,3, $P < 0,05$), y altura del orificio de entrada (-2 log verosimilitud = 4,3, $P < 0,05$). Finalmente se encontró que la probabilidad de reocupación fue menor si el nido había fracasado el año previo que si había sido exitoso (nidos fracasados: 17/33, nidos exitosos: 65/82, $\chi^2 = 7,6$, $P < 0,01$). La Tabla 6.2 muestra tasas de reocupación de cavidades para loros del género *Amazona*.

El análisis de componentes principales de la matriz de correlación de las características de las cavidades asociadas a éxito y reocupación indicó que el primer componente (PC1) estuvo asociado con el tamaño de los árboles (DAP) y explicó un 27% de la varianza total (Tabla 6.1, Fig. 6.2). El

segundo componente principal correlacionó con la profundidad y el diámetro menor del orificio de entrada de la cavidad. Los dos ejes juntos explicaron el 49% de la variación total.

En 12 oportunidades las cavidades fueron reutilizadas por especies diferentes, tres por el Caburé Chico (*Glaucidium brasilianum*), dos por el Alicucu Común (*Otus choliba*), cuatro por el Trepador Gigante (*Xiphocolaptes major*), dos por el Chinchero Chico (*Lepidocolaptes angustirostris*), y una por el Calancate Común (*Aratinga acuticaudata*). En uno de estos casos, el Loro Hablador expulsó a la otra especie (Alicucu Común) que estaba nidificando dentro de la cavidad. En los otros casos no observamos ninguna interacción agonística entre los loros y las especies que reocuparon las cavidades.

DISCUSIÓN

Si bien algunos estudios examinaron la reocupación de cavidades en especies del género *Amazona* (Tabla 6.2), ninguno de ellos fue realizado con individuos anillados y por lo tanto pudo determinar si las cavidades fueron reutilizadas por los mismo individuos. El 68% de las hembras anilladas usaron la misma cavidad uno o dos años después. Este valor fue similar al porcentaje de cavidades reutilizadas por individuos anillados y no anillados (63%). Los pocos estudios realizados con individuos anillados en otros géneros de loros encontraron elevadas tasas de fidelidad al sitio de nidificación asociadas a elevadas tasas de reocupación (Snyder y col. 1987, Waltman y Beissinger 1992). La tasa de reocupación observada en este trabajo fue mayor que la observada para Loros Habladores en las sabanas del Pantanal (38% Fernandes Seixas y Mourao 2002). Esta diferencia puede deberse a la rápida disminución de la calidad de las cavidades del Pantanal, donde un tercio de las mismas estuvieron en palmeras muertas (Fernandes Seixas y Mourao 2002) que duran poco tiempo. Considerando las otras especies de *Amazona*, sólo *Amazona ochrocephala panamensis* muestra tasas de reocupación similares a las de este trabajo (Rodríguez Castillo y Eberhard 2006). La tasa de reocupación de las otras especies de *Amazona* varió desde 7%, en *Amazona finschi* (Renton y Salinas-Melgoza 1999) a 41% en *Amazona agilis* (Koenig 2001).

Se ha propuesto que la reocupación de cavidades puede incrementar la probabilidad de depredación de nidos o la carga de ectoparásitos en pichones (Miller 2002, Mazgajski 2007). Por lo tanto, elevadas tasas de reocupación de cavidades son consideradas por algunos investigadores como evidencia indirecta de una baja disponibilidad de cavidades (Aitken y Martin 2004). Estudios previos en loros han reportado competencia por cavidades entre conespecíficos (Heinsohn y col. 2003), o con otras especies que utilizan cavidades para nidificar (Snyder y col. 1987, Prestes y col. 1997). Sin embargo, en este estudio sólo se observó una interacción interespecífica (expulsión del Alicucú) y no se observaron casos de competencia conspecífica (ej. interacciones agonísticas entre parejas de Loros Habladores). Además, en nuestro estudio el 45% de las cavidades disponibles en un año dado no fueron utilizadas por los Loros Habladores. Por lo tanto es poco probable que las elevadas tasas de reocupación sean el resultado de una baja disponibilidad de cavidades. A pesar de que no se encontraron evidencias claras de competencia, dado que las altas tasas de deforestación y de tala selectiva en el Chaco Seco son elevadas (ver Capítulo Siete), en el futuro cercano podría ocurrir una escasez de cavidades que resultase en una mayor competencia intra e interespecífica y en el uso de cavidades de menor calidad.

Se encontró que la probabilidad de reocupación de cavidades fue mayor si el nido fue exitoso en la temporada reproductiva anterior y que algunas características de las cavidades (el espesor de la pared, la profundidad de la cavidad y el diámetro menor del orificio de entrada) estuvieron asociadas con la probabilidad de reocupación. Cavidades más profundas con paredes más gruesas pueden reducir las fluctuaciones de temperatura (Aitken y Martin 2004). Estos resultados indican que los Loros Habladores tienden a reocupar cavidades con características asociadas a una alta probabilidad de éxito reproductivo, como ocurre en otras especies que nidifican en cavidades (Mitrus y ko 2004).

Los resultados de este capítulo muestran que en un área bien conservada del Chaco Seco el Loro Hablador tiene una elevada tasa de reocupación de cavidades. Estas elevadas tasas de reocupación parecen ser el resultado de la fidelidad al sitio de nidificación por la pareja reproductiva y estaría reflejando las preferencias por cavidades con características asociadas a éxito reproductivo.

REFERENCIAS

- Aitken, K. E. H., y K. Martin. 2004. Nest cavity availability and selection in aspen-conifer groves in a grassland landscape. *Canadian Journal of Forest Research* 34:2099-2109.
- Aitken, K. E. H., K. L. Wiebe, y K. Martin. 2002. Nest-site reuse patterns for a cavity-nesting bird community in interior British Columbia. *Auk* 119:391-402.
- Ardia, D. R., J. H. rez, y E. D. Clotfelter. 2006. Nest box orientation affects internal temperature and nest site selection by Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology* 77:339-344.
- Brawn, J. D., y R. P. Balda. 1988. Population biology of cavity nesters in Northern Arizona: Do nest sites limit breeding densities? *Condor* 90:61-71.
- Brightsmith, D. J. 2005. Competition, predation and nest niche shifts among tropical cavity nesters: Ecological evidence. *Journal of Avian Biology* 36:74-83.
- Enkerlin-Hoeflich, E. 1995. Comparative ecology and reproductive biology of three species of *Amazona* Parrots in Northeastern Mexico. Ph.D. Thesis. Texas A&M University, Texas.
- Fernandes Seixas, G. H., y G. D. Mourao. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Field Ornithology* 73:399-409.
- Gibbons, P., D. B. Lindenmayer, S. C. Barry, y M. T. Tanton. 2002. Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management. *Biological Conservation* 103:1-12.
- Heinsohn, R., S. Murphy, y S. Legge. 2003. Overlap and competition for nest holes among Eclectus Parrots, Palm Cockatoos and Sulphur-crested Cockatoos. *Australian Journal of Zoology* 51:81-94.
- Ingold, D. J. 1991. Nest-site fidelity in Red-headed and Red-bellied woodpeckers. *Wilson Bulletin* 103:118-122.
- Koenig, S. E. 2001. The breeding biology of Black-billed Parrot *Amazona agilis* and Yellow-billed Parrot *Amazona collaria* in Cockpit Country, Jamaica. *Bird Conservation International* 11:205-225.
- Martin, K., K. E. H. Aitken, y K. L. Wiebe. 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: Nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106:5-19.
- Martin, T. E., y P. Li. 1992. Life history traits of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology* 73:579-592.
- Mazgajski, T. D. 2007. Effect of old nest material on nest site selection and breeding parameters in secondary hole nesters - A review. *Acta Ornithologica* 42:1-14.
- Miller, K. E. 2002. Nesting success of the Great crested Flycatcher in nest boxes and in tree cavities: are nest boxes safer from nest predation? *Wilson Bulletin* 114:179-185.
- Mitrus, C., y B. ko. 2004. Natural nest sites of the Red-breasted Flycatcher *Ficedula parva* in a primeval forest. *Acta Ornithologica* 39:53-57.
- Newton, I. 1998. *Population Limitation in Birds*. Academic Press, London.
- Prestes, N. P., J. Martinez, P. A. Meyrer, L. H. Hansen, y M. de Negri Xavier. 1997. Nest characteristics of the Red-spectacled Amazon *Amazona pretrei* Temminck, 1830 (Psittacidae). *Ararajuba* 5:151-158.
- Ramos, J. A., L. R. Monteiro, E. Sola, y Z. Moniz. 1997. Characteristics and competition for nest cavities in burrowing procellariiformes. *Condor* 99:634-641.
- Renton, K., y A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behavior of the lilac-crowned parrot. *Wilson Bulletin* 111:488-493.
- Rodríguez Castillo, A. M., y J. R. Eberhard. 2006. Reproductive behavior of the Yellow-crowned Parrot (*Amazona ochrocephala*) in Western Panama. *The Wilson Journal of Ornithology* 118:225-236.
- Saab, V. A., J. Dudley, y W. L. Thompson. 2004. Factors influencing occupancy of nest cavities in recently burned forests. *Condor* 106:20-36.
- Sanz, V., y A. Rodriguez-Ferraro. 2006. Reproductive parameters and productivity of the Yellow-shouldered Parrot on Margarita Island, Venezuela: A long-term study. *Condor* 108:178-192.

- Severinghaus, L. L. 2007. Cavity dynamics and breeding success of the Lanyu Scops Owl (*Otus elegans*). *Journal of Ornithology* 148:
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, y C. B. Kepler. 1987. *The Parrots of Luquillo Natural History and Conservation of the Puerto Rican Parrot. The western foundation of vertebrate zoology*, Los Angeles.
- Sonerud, G. A. 1989. Reduced predation by pine martens on nests of Tengmalm's Owl in relocated boxes. *Animal Behaviour* 37:332-334.
- Waltman, J. R., y S. R. Beissinger. 1992. Breeding-behavior of the Green-Rumped Parrotlet. *Wilson Bulletin* 104:65-84.
- White Jr, T. H., W. Abreu-González, M. Toledo-González, y P. Torres-Báez. 2005. Artificial nest cavities for *Amazona* parrots. *Wildlife Society Bulletin* 33:756-760.
- Whitford, K. R., y M. R. Williams. 2002. Hollows in jarrah (*Eucalyptus marginata*) and marri (*Corymbia calophylla*) trees - II. Selecting trees to retain for hollow dependent fauna. *Forest Ecology and Management* 160:215-232.
- Wiebe, K. L., W. D. Koenig, y K. Martin. 2007. Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds. *Annales Zoologici Fennici* 44:209-217.

SIETE

CONSERVACIÓN DEL LORO HABLADOR

RESUMEN:

Las principales causas de la declinación de las poblaciones de Loro Hablador son la destrucción del hábitat y la explotación directa para el comercio de aves silvestres. La deforestación y la tala selectiva resultan en la pérdida de hábitat de alimentación y nidificación y la extracción de pichones reduce el número de individuos que se reclutan en la población y puede reducir el número de cavidades disponibles para la nidificación. Se evaluaron las principales amenazas que enfrenta el Loro Hablador en la región del Impenetrable chaqueño. Se estimó la pérdida de cavidades como resultado de la deforestación, la tala selectiva y la extracción de pichones; se analizó si la extracción de pichones y la reparación de las cavidades afectan la probabilidad de reutilización de las mismas y se estimó si la extracción de pichones afecta la supervivencia de los nidos y la duración del periodo de crianza. La deforestación y tala selectiva destruyeron por año casi 20.000 cavidades potenciales para el Loro Hablador en los departamentos de Almirante Brown y General Güemes. La extracción de pichones afectó en promedio 486 nidos por año y en los casos en que la cavidad fue correctamente reparada no afectó su probabilidad de reutilización al año siguiente. La mayoría de las nidadas sujetas a extracción tenían tres (68%) o dos (23%) pichones y se extrajeron todos menos un pichón. En promedio se extrajeron 1,6 pichones por nido cuando estos tenían 40 días de edad. En el 83% de los casos el pichón que se dejó en el nido fue el más joven. La razón de sexos secundaria global para las nidadas cosechadas fue de 0,61 y no fue diferente a la razón secundaria de sexos para las nidadas no cosechadas. Los nidos con extracción de pichones tuvieron una supervivencia posterior a la extracción menor los que no tuvieron extracción (73% vs 93%).

INTRODUCCIÓN

Las principales causas de la declinación de las poblaciones de loros son la destrucción del hábitat y la explotación directa para el comercio de aves silvestres (Snyder y col. 2000, Birdlife International 2008). El Loro Hablador enfrenta ambos problemas en toda su área de distribución (Bucher et al 1992, Nores y Yzurieta 1994, Fernandes Seixas y Mourao 2002). La deforestación resulta en la pérdida de hábitat de alimentación y nidificación. Además, la tala selectiva para la producción de madera, postes, leña o carbón extrae los individuos de mayor porte (Tálamo y Caziani 2003), que son los que alojan las cavidades para la nidificación de esta especie (capítulo Dos).

En la actualidad el Chaco es considerado como una de las eco-regiones de Latinoamérica y el Caribe con mayor prioridad de conservación (Dinerstein y col. 1995, Gasparri y Grau 2009). Su escasa representatividad dentro del sistema de áreas protegidas sumado a su transformación acelerada por el avance de la frontera agropecuaria y la extracción de madera explican en buena parte la fragilidad de esta eco-región (Bucher y Huszar 1999, Manghi y col. 2004, Zak y col. 2008). Esta situación se acentúa aún más en el Chaco semiárido, considerado como el sector más característico dentro de la región (Karlin y col. 1994). Las tasas de deforestación actuales en esta región varían entre el 0.9% y el 5% anual (Zak y col. 2004, Boletta y col. 2006, Gasparri y Grau 2009). En la última década la principal causas de deforestación fue la expansión del cultivo de soja (Grau y col. 2008, Zak y col. 2008).

En los últimos 60 años la provincia del Chaco perdió el 42% de sus bosques nativos (Ministerio de la Producción 2006). Los remanentes más importantes de bosque chaqueño están en la región del Impenetrable (Departamentos de Almirante Brown y General Güemes, Dirección de Bosques 2007b), pero incluso allí la actividad maderera fue y sigue siendo intensa (Grau y col. 2008). Los bosques explotados tienen árboles más pequeños que los bosques primarios (Tálamo y Caziani 2003) y carecen de árboles maduros en los que se encuentran las cavidades utilizadas por el Loro Hablador (ver Capítulo Dos). En la región del Impenetrable la principal fuente de ingreso de las comunidades locales proviene de la tala selectiva y en menor grado de la cría de ganado (Bucher y Huszar 1999, Barbarán 2003). Incluso algunas actividades de subsistencia podrían ser importantes causas potenciales de pérdida de hábitat de nidificación para el Loro Hablador ya que implican el

cortar árboles o destruir cavidades (ej. construcción de corrales, cosecha de miel, extracción de pichones de loros y cotorras, Banchs y Moschione 1995, Bucher y Huszar 1999, Noss y Cuéllar 2001).

La extracción de pichones para el comercio de mascotas es una actividad que ocurre en toda el área de distribución del Loro Hablador (Noss y Cuéllar 2001, Fernandes Seixas y Mourao 2003, Deem y col. 2005, Carrara y col. 2007) y que afecta a sus poblaciones de dos maneras diferentes. La extracción de pichones disminuye significativamente la productividad y es la principal causa de declinación poblacional en varias especies de *Amazona* (Snyder y col. 2000, Wright y col. 2001, Rodríguez Castillo y Eberhard 2006, Rodríguez-Ferraro y Sanz 2007). Además, los métodos utilizados para extraer pichones suelen destruir o alterar las cavidades-nido. Los dos métodos más utilizados son derribar el árbol nido o perforar el fondo de la cavidad (Banchs y Moschione 1995, Gonzalez 2003, Rodríguez Castillo y Eberhard 2006). Este último método también podría resultar en la pérdida de la cavidad si el orificio generado no es reparado adecuadamente.

En el período más intenso de comercialización del Loro Hablador (segunda mitad de la década del 80), el mercado de exportación en Argentina promediaba 62.000 ejemplares al año (Goldfeder 1991). En la actualidad la extracción no está permitida pero se estima que cada año son extraídos ilegalmente al menos 8.200 individuos para abastecer el mercado interno. Esta cantidad sería relativamente independiente de las fluctuaciones que pueda tener el mercado de exportación (Banchs y Moschione 1995).

Durante más de diez años (1998-2009) la Secretaria de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación llevó adelante un proyecto de uso del Loro Hablador (denominado Proyecto Elé) que extrajo 20.000 pichones y 5.400 adultos silvestres en las provincias de Santiago del Estero, Jujuy, Salta, Formosa y Chaco (Rabinovich 2005, Dirección de Fauna 2010). El principal argumento para justificar la extracción fue el de aprovechar los pichones que morirían debido a la reducción de nidada que ocurre normalmente en especies de psitácidos en general y en esta especie en particular (Stoleson y Beissinger 1997). El modelo propuesto por Beissinger y Bucher (1992) para la extracción sustentable de loros fue utilizado para diseñar los aspectos de manejo, mientras que el número de pichones a extraer, al menos para la región del Impenetrable, fue estimado aplicando el principio cautelar en modelos poblacionales logísticos (Rabinovich 2004, Rabinovich 2005). Para minimizar el impacto

sobre las cavidades, el proyecto prohíbe la tala de árboles-nido y la mayor parte de la extracción de los pichones se realiza mediante la perforación de las cavidades a la altura de la base. En la mayoría de los casos, el orificio de la perforación es tapado con maderas y barro. Además, la norma de extracción habilita a cosechar en cada nido todos los pichones excepto uno y los pichones deben tener al menos 35-40 días de edad (Banchs y Moschione 2006).

La prohibición a las importaciones de aves silvestres que estableció la Unión Europea en noviembre de 2005, redujo considerablemente las exportaciones de Loro Hablador y como consecuencia de esto la cantidad de ejemplares colectados legalmente disminuyó rápidamente. En la actualidad, prácticamente no se están extrayendo pichones en el marco del Programa Elé. Sin embargo, esta situación podría revertirse en el caso de una reapertura de los mercados que importaban loros o por la aparición de nuevos mercados. Por lo tanto resulta importante estudiar si esta práctica tiene efectos negativos mas allá de la extracción de pichones *per se* (ej. menor supervivencia del nido o menor probabilidad de reutilización de la cavidad al año siguiente).

OBJETIVOS

El objetivo de este capítulo es evaluar las principales amenazas que enfrenta el Loro Hablador en el Impenetrable chaqueño. Los objetivos particulares son: 1) estimar la pérdida de cavidades como resultado de la deforestación, la tala selectiva y la extracción de pichones; 2) analizar si la extracción de pichones y la incorrecta reparación de las cavidades afectan la probabilidad de reutilización de las mismas por parte del Loro Hablador y 3) estimar si la extracción de pichones afecta la supervivencia de los nidos y la duración del periodo de crianza.

MÉTODOS

Área de estudio – Se estimó el número de cavidades perdidas por deforestación, tala selectiva y extracción legal de pichones para los departamentos de Almirante Brown y General Güemes, provincia del Chaco. Estos departamentos forman parte del Impenetrable, una de las porciones mejor conservadas del Chaco Seco (Manghi y col. 2004, Zak y col. 2004, Dirección de Bosques 2007b) y

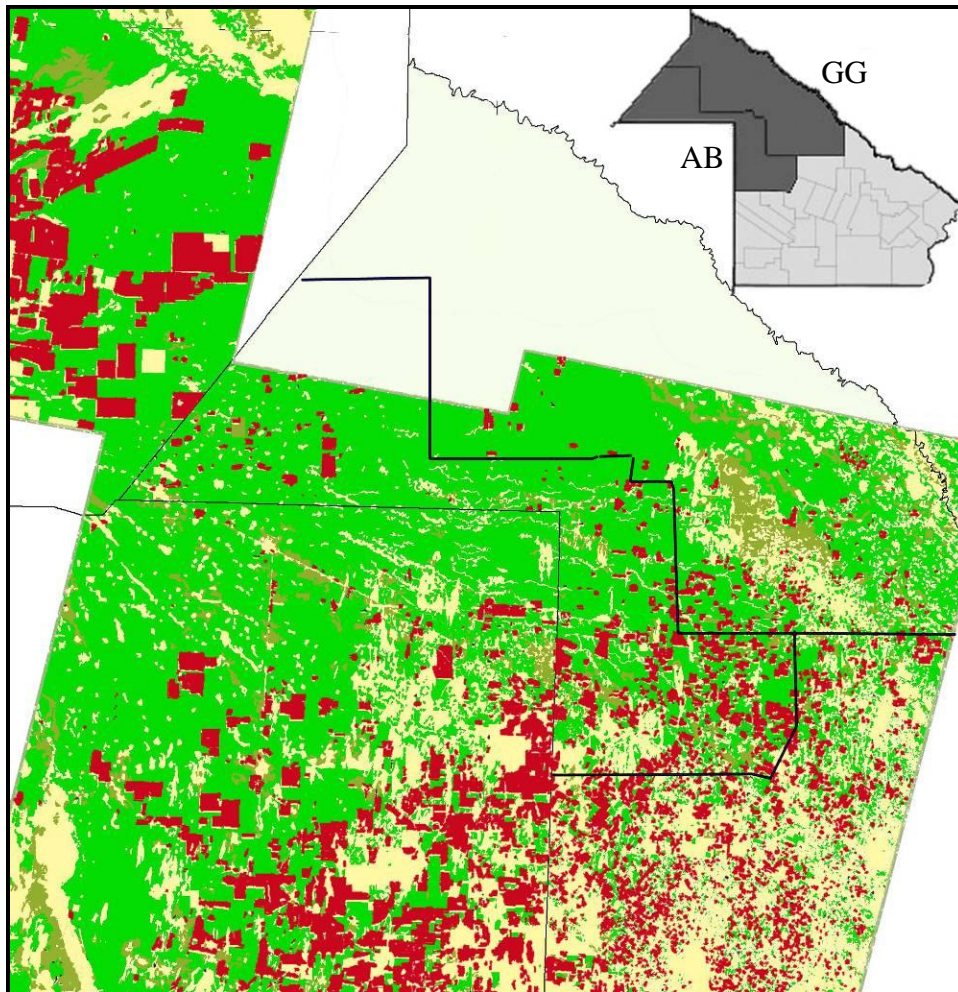


Figura 7.1. Bosque chaqueño en el norte argentino (verde) y pérdida de bosque a causa de la deforestación durante el período 1998 – 2008 (rojo). Nótese la extensión de las superficies deforestadas en las provincias de Salta y Santiago del Estero (Dirección de Bosques 2010). AB: Departamento de Almirante Brown; GG: Departamento de General Güemes.

constituyen uno de los principales sitios de nidificación del Loro Hablador (Banchs y Moschione 1995).

Pérdida y degradación de hábitat –La superficie deforestada fue estimada en base a los datos oficiales de la provincia del Chaco para los departamentos mencionados durante el período 2000-2005 (Manghi y col. 2004, Ministerio de la Producción 2006). Para mantener una estimación



Figura 7.2. a) Quebracho blanco derribado para extraer pichones de Loro Hablador. Esta técnica de extracción es la más comúnmente utilizada en la colecta ilegal. b) colecta en el marco del Proyecto Elé en la que se extraen los pichones mediante el calado de la cavidad. c) Diferentes métodos utilizados por los colectores para reparar las caladuras: c1 barro, c2 madera y c3 chaguar (centro de *Bromelia hieronymi*). d) Al año siguiente la mayoría de las caladuras estuvo destapada.

conservativa, se consideró que las áreas deforestadas sostenían una densidad de: a) 144 cavidades potenciales/km² (la mitad del valor reportado para el Parque Provincial Loro Hablador, 289 cavidades/km², ver capítulo Dos); y b) un nido/km², valor reportado para el área de extracción en estos departamentos (Rabinovich 2004).

Para estimar el número de árboles derribados por tala selectiva, se utilizaron los valores declarados por la provincia del Chaco para los departamentos Almirante Brown y General Güemes durante el período 2002-2007 (Dirección de Bosques 2003, 2005, 2006a, 2006b, 2009, 2010). Las estadísticas forestales presentan la información detallada del número de toneladas para cada especie maderable y para cada departamento. Se descontaron las toneladas provenientes de deforestación y el resto se expresó en número de individuos mediante las siguientes conversiones: un árbol promedio tiene un volumen de 0.33 m³ para el Q. colorado (0.79 m³/tn) y de 0.192 m³ para el Q. blanco (1.01 m³/tn, Williams y col. 2001). Los árboles derribados por tala selectiva tienen un DAP mínimo de 30 cm. Para mantener una estimación conservativa se consideró que de los árboles derribados, el 4% alojaban una cavidad potencial para el Loro Hablador y el 0,4% alojaba un nido de Loro Hablador. Estos valores son la mitad de los reportados para el parque, donde el 8% de los árboles de más de 30 cm de DAP tuvieron cavidades potenciales para el Loro Hablador (capítulo Dos).

El número de cavidades-nido afectadas por la extracción legal de pichones en estos departamentos fue calculado dividiendo el número de pichones extraídos en la provincia del Chaco (Dirección de Fauna Silvestre 2002, 2003, 2004, Banchs y col. 2005) por el promedio de pichones por nido reportado (2,05 pichones/nido, Banchs y col. 2005). Todos los loros extraídos por el proyecto Elé provinieron de los departamentos Almirante Brown y General Güemes.

Extracción de pichones silvestres –Se trabajó con dos grupos de nidos: a) sujetos a extracción de acuerdo con las normas de aprovechamiento para ejemplares provenientes del medio silvestre establecidas en el Anexo II de la Resolución N° 494/2006 de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, ubicados en los alrededores del P.P. Loro Hablador; y b) sin extracción, ubicados en el P.P. Loro Hablador. La norma para la extracción de pichones prohíbe talar los árboles para acceder al nido y permite perforar un orificio cercano al fondo de la cavidad (denominado caladura) para poder

acceder al contenido del nido. Este hueco debe ser tapado, pero no se especifica con que materiales. Se distinguieron dos tipos de nidos de acuerdo a cómo estaba tapada la caladura: 1) *nidos no reparados correctamente* (caladura cerrada utilizando trozos de madera y barro); y 2) *nidos reparados correctamente* (caladura cerrada con tapas construidas con cemento, moldeadas a la medida de cada nido y fijadas con alambre al árbol-nido).

En los nidos sujetos a extracción se estimó la reutilización de cavidades siguiendo la metodología del capítulo Seis. Se utilizaron tablas de contingencia con corrección para analizar la probabilidad de reutilización en: a) nidos no cosechados vs. cosechados, y b) nidos correctamente reparados y no correctamente reparados.

Los pichones son cosechados a los 40 días de edad (Dirección de Fauna Silvestre 2004) y la norma establece que se pueden extraer todos los pichones de la nidada a excepción de uno. En general suele quedar el pichón más joven (obs. personal). Para ambos grupos de nidos (con y sin cosecha) se estimó la supervivencia y el tiempo de permanencia de los pichones en el nido para el período comprendido entre los 40 días de edad del primer pichón y hasta que al menos un pichón abandonó exitosamente el nido.

RESULTADOS

Deforestación y tala selectiva—En los departamentos de Almirante Brown y General Güemes, la deforestación destruyó en promedio entre 17.040 y 130.056 cavidades por año dependiendo de la fuente considerada (Tabla 7.1). Los valores de deforestación anual

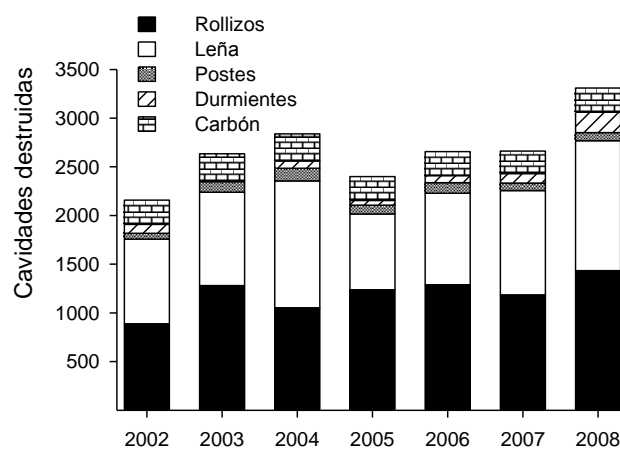


Figura 7.1. Número estimado de cavidades potenciales para el Loro Hablador perdidas a causa de la tala selectiva de acuerdo al tipo de producto forestal en los Departamentos Almirante Brown y General Güemes durante el período 2002-2008 (Fuente: Estadísticas oficiales Dirección Nacional de Bosques).

Tabla 7.1. Valores de deforestación para el área de estudio según (a) Mapa forestal de la provincia del Chaco (Manghi y col. 2004), y (b) Inventario forestal 2005 (Ministerio de la Producción 2006).

	Superficie deforestada (km ²)	Tasa anual	Cavidades / año
2002-2004 ^a			
Almirante Brown	285	0,93%	13.680
General Güemes	70	0,18%	3.360
Total	355	0,50%	17.040
2000-2005 ^b			
Almirante Brown	1.155	3,70%	27.720
General Güemes	4.264	8,37%	102.336
Total	5.419	6,59%	130.056

variaron entre 0,5% y 6,6% según los autores y los períodos considerados (Tabla 7.1). Por otra parte, entre 2002 y 2008, la tala selectiva de quebrachos removió 18.660 cavidades, con un promedio de 2.666 cavidades/año (Fig. 7.1). La extracción de leña y rollizos fueron las principales actividades responsables de tala selectiva.

Extracción de pichones silvestres – En ambos departamentos, entre 1997 y 2009, el proyecto Elé extrajo 12,982 pichones afectando 6,319 cavidades-nidos (Fig. 7.2). El número de cavidades-nido

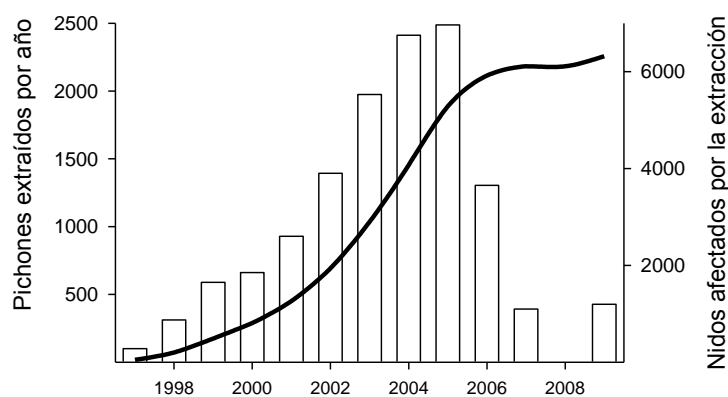


Figura 7.2. Número de pichones de Loro Hablador extraídos legalmente durante el período 1997-2009 (barras) y frecuencia acumulada de cavidades-nido afectadas por la extracción de estos pichones (línea). Los datos son para los Departamentos Almirante Brown y General Güemes. (Fuente: Dirección de Fauna Silvestre 2002, 2003, 2004, Banchs y col. 2005).

afectadas fue aumentando hasta alcanzar un máximo de 2.500 nidos en 2005. Ya en 2006, los valores disminuyeron a causa del cierre a la importación en la Comunidad Europea. En promedio fueron afectadas 486 cavidades / año.

En los alrededores del parque se extrajeron pichones en 95 nidos. En la mayoría de las cavidades donde la extracción no fue supervisada (54 casos) se utilizó barro y/o tacos de madera para reparar las caladuras. Estas reparaciones no duraron mucho tiempo y el 96% de estas cavidades estuvo destapado la temporada siguiente. Las cavidades correctamente reparadas (cosechadas y no cosechadas) llegaron todas tapadas a la siguiente temporada y mostraron mayor probabilidad de reutilización que las que no fueron correctamente reparadas después de las extracción de pichones (correctamente reparadas: 66/84, incorrectamente reparadas: 2/54, $\chi^2 = 70,8$, $P < 0,001$).

La extracción de pichones en nidos donde la caladura u orificio fue correctamente reparada no afectó su probabilidad de reutilización al año siguiente (nidos no cosechados: 30/43, nidos cosechados: 36/41, $\chi^2 = 3,05$, $P > 0,05$).

Las nidadas con extracción de pichones tuvieron una supervivencia posterior a la extracción del 73% (30/41), mientras que la supervivencia de nidadas sin extracción a partir de los 40 días de edad fue del 93% (58/64; $\chi^2 = 5,2$, $P < 0,05$; Fig. 7.3). La principal causa de fracaso en ambos grupos de nidadas fue la depredación (70%). No hubo diferencias en la duración del ciclo de nidificación en nidos sin extracción ($87,7 \pm 0,9$ d, $N = 57$) y con extracción ($90,7 \pm 1,3$ d, $N = 32$; $F = 3,69$, $P = 0,06$).

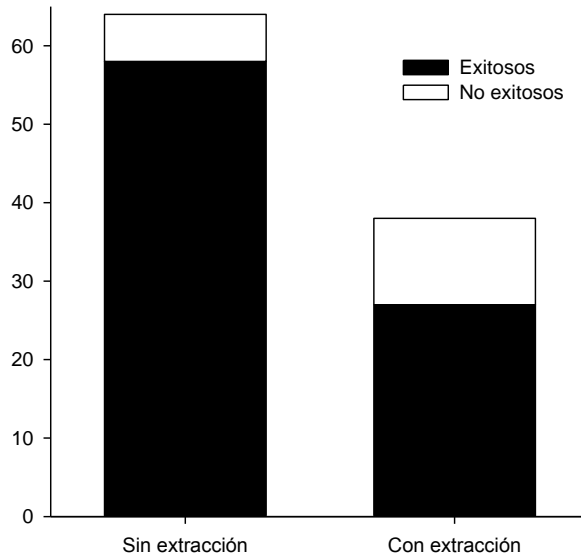


Figura 7.3. Supervivencia de nidos de Loro

Hablador estimada para el período que va desde los 40 días de edad del pichón hasta que al menos uno de los pichones abandona la nidada.

La mayoría de las nidadas sujetas a extracción tuvieron tres (68%) o dos (23%) pichones ($N = 38$ nidadas). La proporción de nidadas con cuatro pichones que alcanzaron la edad en la que estos pudieron ser extraídos fue de menos del 7% (4 de 40 en nidos con extracción y dos de 58 en nidos sin extracción). En promedio se extrajeron $1,6 \pm 0,08$ ($N = 40$) pichones por nido. En el 83% de los casos el pichón dejado en el nido fue el más joven. Los pichones fueron extraídos en promedio a los $39,9 \pm 0,8$ días de edad (Rango: 25-55 d, $N = 70$). Los últimos pichones en eclosionar, que quedaron en el nido después de la extracción, abandonaron el nido al mismo tiempo ($60 \pm 1,0$ d, $N = 23$) que los últimos pichones en eclosionar en nidadas sin extracción ($62 \pm 1,1$ días, $N = 26$; $F = 3,53$, $P < 0,05$).

La razón de sexos secundaria global para las nidadas cosechadas fue de 0,61 (12 machos en 20 pichones) y no fue diferente a la razón secundaria de sexos para las nidadas no cosechadas (0,60; 44 machos en 72 pichones).

DISCUSIÓN

Las estimaciones más conservativas mostraron que en los departamentos de Almirante Brown y General Güemes, la deforestación y la tala selectiva destruyeron cerca de 20,000 cavidades por año. Las tasas de deforestación reportadas variaron casi en un orden de magnitud. Las tasas más altas se asemejaron a las tasas reportadas para el Chaco Seco a nivel regional en un período anterior (5%, para el período 1992-1999, Boletta y col. 2006). Las diferencias en las estimaciones de las tasas de deforestación podrían ser consecuencia de diferentes clasificaciones de las unidades boscosas (Montenegro y col. 2005). Con independencia de la tasa de deforestación anual considerada, la deforestación fue por lejos la principal causa de pérdida de cavidades potenciales. El impacto de la degradación del hábitat es probablemente mayor ya que una práctica que se ha expandido en los últimos años (y no es considerada como deforestación) es la remoción del estrato arbustivo para la implantación de pasturas (Zak y col. 2008). Esta técnica remueve todos los arbustos y árboles de porte medio que constituyen la principal fuente de alimento para el Loro Hablador (ver capítulo Uno) y sólo deja en pie árboles del estrato superior como los quebrachos (Costanza y Neuman 1997, Abril y Bucher 2001).

El número de cavidades afectado por la tala selectiva esta probablemente subestimado ya que los datos de las estadísticas forestales están basados en las guías emitidas por las autoridades forestales provinciales y no tienen en cuenta la tala no declarada (Dirección de Bosques 2007a). Además, parte de la producción forestal del departamento de Almirante Brown no es declarada en la Provincia del Chaco ya que es transportada y declarada en la provincia de Santiago del Estero (Dirección de Bosques 2010).

El número de nidos afectado por la extracción de pichones probablemente también está subestimado. Esta observación se desprende al comparar el promedio de pichones extraídos por nido utilizado en este capítulo (1,6 pichones) con el número reportado en el Proyecto Elé (2,05 pichones, Banchs y col. 2005). Esta diferencia podría deberse a que no son declarados todos los nidos encontrados o a que se sacan todos los pichones, por lo que el número de nidos afectados podría ser mayor. Además, desde 1992 existe un significativo comercio ilegal y se desconoce su magnitud (Banchs y col. 2005).

La extracción de pichones *per se* no afectó la reutilización de las cavidades al año siguiente, pero la modalidad con que fueron reparadas las cavidades si lo hizo. En toda la región no existe el hábito de hacer una reparación elaborada de la cavidad luego de la extracción (Banchs y Moschione 1995). A pesar de los esfuerzos de los colectores por reparar las caladuras, los materiales utilizados (madera y barro) no son duraderos. Teniendo en cuenta la probabilidad de reutilización, las cavidades perforadas (caladas) resultaron ser equivalentes a cavidades destruidas.

La extracción ocurrió a los 40 días de edad, momento en que los pichones alcanzaron su máxima masa corporal (ver capítulo Cuatro). Los pichones han sido históricamente cosechados al momento en que alcanzan su máxima masa corporal y esto se debe principalmente a razones de vinculadas con el manejo de los mismos (e.g. mayor capacidad para afrontar períodos de ayuno o malnutrición). El argumento de aprovechar los pichones que normalmente morirían debido a la reducción de nidada (Stoleson y Beissinger 1997) no se aplicaría en este caso, ya que la reducción de nidada ocurre por lo general antes de los 20 días de edad de los pichones. A pesar de que no se evidenció un cambio en la razón de sexos secundaria global para las nidadas cosechadas, la extracción

sistemática de los primeros pichones de cada nidada, podría generar un sesgo en la razón secundaria de sexos de los volantones ya que los primeros pichones tienden a ser hembras (ver capítulo Cuatro).

La supervivencia en nidadas con extracción fue menor que en nidadas sin extracción. Al remover los primeros pichones y dejar el pichón más joven de la nidada es esperable entonces que el nido tenga mayor tiempo de exposición. Sin embargo esto no fue observado y la duración del período de crianza de pichones para nidadas con extracción no fue significativamente mayor que para nidadas sin extracción. Las diferencias en supervivencia podrían estar relacionadas a cambios en la comunidad de depredadores o diferencias de detectabilidad entre los nidos dentro y fuera del parque. También es posible que la actividad de la extracción en si misma haga el nido más conspicuo.

Una recomendación que se desprende de este estudio es que en aquellas nidadas en las que se extraen pichones se deje el pichón más grande en lugar del más chico. Esto no sólo evitaría sesgar la razón de sexos de los volantones sino que además podría aumentar la supervivencia de la nidada gracias a dos características de aquellos pichones que eclosionan primero: a) tienen una supervivencia más alta y b) vuelan antes, reduciendo el tiempo de exposición del nido (ver capítulo Dos).

El tamaño poblacional del Loro Hablador en la Argentina ha declinado en los últimos 50 años debido a la degradación y sustitución de hábitat y al comercio de mascotas (Bucher y Martella 1988, Banchs y Moschione 1995, Bucher 1997). La mayor parte de los bosques de transición entre el Chaco y las Yungas, fueron reemplazados por cultivos de caña de azúcar, cítricos, y soja. El bosque chaqueño, el principal sitio de nidificación, es explotado desde hace más de un siglo en forma extractiva y en la actualidad los bosques remanentes están empobrecidos y en malas condiciones sanitarias (Saravia Toledo y Del Castillo 1988). En la última década y gracias a la implementación de sistemas de riego y cultivos transgénicos (principalmente soja y algodón, resistentes a los controles químicos y a la sequía) la frontera agrícola avanzó sobre el bosque chaqueño (Fig. 7.1).

En Argentina, el Loro Hablador fue el ave con mayor presión de extracción para el mercado de mascotas (más de medio millón de individuos en los últimos 25 años, Goldfeder 1991, Rabinovich 2005, Dirección de Fauna Silvestre 2010). A este impacto se le debe agregar la destrucción sistemática y sostenida de cavidades-nido producto de la modalidad de extracción de pichones (Goldfeder 1991,

Rabinovich 2005). Podría existir un retraso en la caída de la abundancia de la especie debido en parte a la longevidad de los adultos que podría enmascarar la falta de reclutamiento (Bucher 1997). Aunque en la actualidad este comercio se ve restringido por normas específicas de manejo, sigue siendo la especie con mayor interés de comercialización, con un importante comercio interno (Banchs y Moschione 1995).

A pesar de que en la Argentina el Loro Hablador aún mantiene poblaciones relativamente abundantes y un área de distribución extensa, las actuales tasas de deforestación y tala selectiva y la extracción de pichones sin una reparación apropiada de las cavidades podría afectar seriamente la reproducción de esta especie.

REFERENCIAS

- Abril, A., y E. H. Bucher. 2001. Overgrazing and soil carbon dynamics in the western Chaco of Argentina. *Applied Soil Ecology* 16:243-249.
- Banchs, R. A., y F. N. Moschione. 1995. Proyecto Elé: Informe etapa 94-95. Dirección de Fauna Silvestre - Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires.
- Banchs, R. A., y F. N. Moschione. 2006. Proyecto Elé. En M. L. Bolkovic, y D. Ramadori [eds.], Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires.
- Banchs, R. A., F. N. Moschione, y I. Barrios. 2005. Informe campañas de verano de control de la extracción de pichones. Temporada 2004-2005. Dirección de Fauna Silvestre - Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires.
- Barbarán, F. R. 2003. Factibilidad de caza de subsistencia, comercial y deportiva en el Chaco semiárido de la Provincia de Salta, Argentina. *Revista Venezolana de Sociología y Antropología* 13:89-117.
- Beissinger, S. R., y E. H. Bucher. 1992. Can parrots be conserved through sustainable harvesting? *Bioscience* 42:164-173.
- BirdLife International (2008) State of the world's birds: indicators for our changing world. Birdlife, Cambridge.
- Boletta, P. E., A. C. Ravelo, A. M. Planchuelo, y M. Grilli. 2006. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 228:108-114.
- Bucher, E. H. 1997. Situación actual y prioridades para la conservación del loro hablador (*Amazona aestiva*) en la Argentina. *Naturaleza & Conservación* 2:23.
- Bucher, E. H., Saravia, C., Miglietta, S., y M.E.Zaccagnini. 1992. Status and management of the Blue-fronted Amazon parrot in Argentina. *Psittascene* 4:3-6.
- Bucher, E. H., y P. C. Huszar. 1999. Sustainable management of the Gran Chaco of South America: Ecological promise and economic constraints. *Journal of Environmental Management* 57: 99-108.
- Bucher, E. H., y M. B. Martella. 1988. Preliminary report on the current status of *Amazona aestiva* in the Western Chaco, Argentina. *Parrotletter* 1:9-10.
- Carrara, L. A., L. D. P. Faria, F. Q. Do Amaral, y M. Rodrigues. 2007. Eucaliptus as a roosting site for the Turquoise-fronted Parrot *Amazona aestiva* and the Yellow-faced Parrot *Salvatoria xanthops*. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15:135-138.

- Costanza, V., y C. E. Neuman. 1997. Managing cattle grazing under degraded forests: An optimal control approach. *Ecological Economics* 21:123-139.
- Deem, S. L., A. J. Noss, R. L. Cuéllar, y W. B. Karesh. 2005. Health evaluation of free-ranging and captive Blue-fronted Amazon parrots (*Amazona aestiva*) in the Gran Chaco, Bolivia. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 36:598-605.
- Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder, y G. Ledec. 1995. A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Wildlife Fund, The World Bank, Washington DC.
- Dirección de Bosques. 2003. Anuario de Estadística Forestal especies nativas 2002. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Dirección de Bosques. 2005. Anuario de Estadística Forestal especies nativas 2003. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Dirección de Bosques. 2006a. Anuario de Estadística Forestal especies nativas 2004. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Dirección de Bosques. 2006b. Anuario de Estadística Forestal especies nativas 2005. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Dirección de Bosques. 2007a. Informe sobre deforestación en Argentina. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Dirección de Bosques. 2007b. Monitoreo de Bosque nativo. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Dirección de Bosques. 2009. Anuario de Estadística Forestal especies nativas 2007. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Dirección de Bosques. 2010. Anuario de Estadística Forestal especies nativas 2008. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Dirección de Fauna Silvestre. 2002. Informe campaña de extracción de pichones temporada 2001-2002. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires.
- Dirección de Fauna Silvestre. 2003. Informe campañas de verano de control de extracción de pichones. Temporada 2002-2003. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires.
- Dirección de Fauna Silvestre. 2004. Informe campañas de verano de control de extracción de pichones. Temporada 2003-2004. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires.
- Dirección de Fauna Silvestre. 2010. Proyecto Elé. Descargado de <http://www.ambiente.gov.ar/?idseccion=53> el 7 de junio de 2010.
- Fernandes Seixas, G. H., y G. Mourao. 2003. Growth of nestlings of the Blue-fronted Parrot (*Amazona aestiva*) raised in the wild or in captivity. *Ornitología Neotropical* 14:295-305.
- Fernandes Seixas, G. H., y G. D. Mourao. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Field Ornithology* 73:399-409.
- Gasparri, N. I., y H. R. Grau. 2009. Deforestation and fragmentation of Chaco dry forest in NW Argentina (1972-2007). *Forest Ecology and Management* 258:913-921.
- Goldfeder, S. 1991. Exportaciones de Psittaciformes de la república Argentina (Período 1985/1989). Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires, Argentina.
- Gonzalez, J. A. 2003. Harvesting, local trade, and conservation of parrots in the Northeastern Peruvian Amazon. *Biological Conservation* 114:437-446.
- Grau, H. R., N. I. Gasparri, y T. M. Aide. 2008. Balancing food production and nature conservation in the Neotropical dry forests of northern Argentina. *Global Change Biology* 14:985-997.
- Manghi, E., M. Strada, C. Montenegro, J. Bono, M. G. Parmuchi, and I. Gasparri. 2004. Mapa forestal. Provincia del Chaco. Actualización 2004.

- Ministerio de la Producción. 2006. Inventario forestal 2005: Provincia de Chaco. Gobierno de la Provincia de Chaco, Resistencia.
- Montenegro, C., J. Bono, G. Parmuchi, M. Strada, E. Manghi, y I. Gasparri. 2005. La Deforestación y Degradación de los Bosques Nativos. *IDIA XXI*:276-279.
- Nores, M., y D. Yzurieta. 1994. The status of Argentine parrots. *Bird Conservation International* 4:313-328.
- Noss, A. J., y R. L. Cuéllar. 2001. Community attitudes towards wildlife management in the Bolivian Chaco. *Oryx* 35:292-300.
- Rabinovich, J. E. 2004. Modelling the sustainable use of the Blue-fronted Parrot (*Amazona aestiva*) in the Dry Chaco Region of Argentina. Buenos Aires. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ciudad de Buenos Aires.
- Rabinovich, J. E. 2005. Parrots, precaution and Project Elé: Management in the face of multiple uncertainties, p. 173-188. *En* B. Dickson, y R. Cooney [eds.], *Biodiversity and the precautionary principle. Risk, uncertainty and Practice in Conservation and Sustainable Use*. Earthscan, London.
- Rodríguez Castillo, A. M., y J. R. Eberhard. 2006. Reproductive behavior of the Yellow-crowned Parrot (*Amazona ochrocephala*) in Western Panama. *Wilson Journal of Ornithology* 118:225-236.
- Rodríguez-Ferraro, A., y V. Sanz. 2007. Natural history and population status of the Yellow-shouldered Parrot on La Blanquilla Island, Venezuela. *Wilson Journal of Ornithology* 119:602-609.
- Snyder, N. F. R., P. McGowan, J. Gilardi, y A. Grajal. 2000. Parrots Status Survey and Conservation Action Plan 2000-2004. IUCN, Gland Switzerland and Cambridge, UK.
- Stoleson, S. H., y S. R. Beissinger. 1997. Hatching asynchrony in parrots: Boon or bane for sustainable use?, p. 157-180. *En* J. R. Clemmons, y R. Buchholz [eds.], *Behavioral Approaches to Conservation in the Wild*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tálamo, A., y S. M. Caziani. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 184:79-92.
- Williams, R. S., R. Miller, y J. Gangstad. 2001. Characteristics of ten tropical hardwoods from certified forests in Bolivia part 1 weathering characteristics and dimensional change. *Wood and Fiber Science* 33:618-626.
- Wright, T. F., C. A. Toft, E. Enkerlin-Hoeflich, J. Gonzalez-Elizondo, M. Albornoz, A. Rodriguez-Ferraro, F. Rojas-Suarez, V. Sanz, A. Trujillo, S. R. Beissinger, V. Berovides, X. Galvez, A. T. Brice, K. Joyner, J. Eberhard, J. Gilardi, S. E. Koenig, S. Stoleson, P. Martuscelli, J. M. Meyers, K. Renton, A. M. Rodriguez, A. C. Sosa-Asanza, F. J. Vilella, y J. W. Wiley. 2001. Nest poaching in neotropical parrots. *Conservation Biology* 15:710-720.
- Zak, M. R., M. Cabido, D. Cáceres, y S. Díaz. 2008. What drives accelerated land cover change in central Argentina? Synergistic consequences of climatic, socioeconomic, and technological factors. *Environmental Management* 42:181-189.
- Zak, M. R., M. Cabido, y J. G. Hodgson. 2004. Do subtropical seasonal forest in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120:589-598.

OCHO

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Poco se conoce acerca de la ecología reproductiva del Loro Hablador. El objetivo de esta Tesis fue evaluar los procesos ecológicos involucrados en el reclutamiento de nuevos individuos en una población de Loro Hablador en el Chaco seco de Argentina y determinar los factores críticos que los afectan. A partir de la información generada será posible desarrollar modelos para la conservación y el manejo de las poblaciones de esta especie.

Este trabajo provee información sobre la disponibilidad de alimento durante la temporada reproductiva, la disponibilidad de cavidades potenciales y las características de las cavidades utilizadas por el Loro Hablador para nidificar en un área protegida en buen estado de conservación. Estas características podrían utilizarse como parámetro para evaluar la calidad de otras áreas como sitios de nidificación del Loro Hablador. El bosque del Parque Provincial Loro Hablador no mostró evidencias de deterioro por tala selectiva o sobrepastoreo y tuvo una presumiblemente buena disponibilidad de sitios de alimentación y de nidificación. El Loro Hablador consumió frutos y semillas de más del 70% de las especies leñosas disponibles en el parque y nidificó en casi todas las especies del primer estrato arbóreo (árboles más grandes). Esto muestra que el Loro Hablador utiliza una amplia variedad de los recursos disponibles.

Los loros utilizaron cavidades amplias y profundas, con presumiblemente buena capacidad de aislamiento térmico, de entradas elevadas y sobre árboles vivos y maduros. Algunas características de las cavidades, como el diámetro a la altura del pecho, el espesor de la pared y la altura e inclinación del orificio de entrada, estuvieron asociadas con la supervivencia a la depredación. Otras, como el espesor de la pared, la profundidad de la cavidad y el diámetro menor del orificio de entrada estuvieron asociadas con la probabilidad de reocupación. Estas características

podrían ser indicadores razonables de la calidad de los sitios de nidificación y podrían ser pistas para la selección de sitios de nidificación por parte de los loros.

La fidelidad a las cavidades por hembras anilladas fue de 68% y la reocupación por individuos anillados y no anillados fue de 62%. Además, se encontró que la probabilidad de reocupación de cavidades fue mayor si el nido había sido exitoso en la temporada reproductiva anterior que si había fracasado. Estos resultados indican que los Loros Habladores tienden a reocupar cavidades con características asociadas a una alta probabilidad de éxito reproductivo.

El inicio de la temporada reproductiva del Loro Hablador estuvo bastante sincronizado entre las distintas parejas, retrasándose o adelantándose sólo un par de semanas entre años. El inicio fue abrupto y la mayoría de las puestas se concentraron en las primeras dos semanas de la temporada reproductiva, generalmente a fines de octubre. El inicio de la puesta parece estar determinado por la disponibilidad de recursos del bosque chaqueño que está asociada a la extrema estacionalidad del clima. La fecha de eclosión de los pichones (principios de diciembre, con alguna variación entre años) coincidió con el pico de floración de árboles y arbustos y con un aumento en la disponibilidad de frutos lo que indica que las parejas reproductivas harían coincidir la crianza de los pichones con la alta disponibilidad de alimento. En tal sentido, demoras en el inicio de la puesta como resultado de una mayor dificultad para encontrar cavidades podrían resultar en problemas para atender las demandas energéticas de la cría de pichones.

El tamaño de puesta del Loro Hablador en el Chaco fue de 3,7 huevos, el más alto encontrado para el género y casi el doble del reportado para la subespecie *A. a. aestiva* en Brasil. El tamaño de puesta más frecuente fue de 4 huevos (50% de las puestas). El tamaño de puesta disminuyó conforme avanzó la temporada reproductiva. Esta última observación sumada a que no se encontraron evidencias de que las parejas de Loro Hablador tengan una puesta de reemplazo después del fracaso de la nidada, sugieren que las nidadas tardías podrían ser el resultado de parejas inexpertas o hembras de inferior condición física.

Las fallas en la eclosión (aproximadamente el 27% de los huevos) fueron responsables de la mayor parte de las pérdidas, siendo la principal limitante del éxito reproductivo de las parejas de Loro Hablador luego de la depredación de nidos. El éxito de eclosión fue uno de los valores más

bajos encontrados en Psittaciformes. Menos del 20% de los huevos que no eclosionaron contenían un embrión parcialmente desarrollado lo que indica que las fallas podrían ser producto de la infertilidad o muerte muy temprana del embrión.

La supervivencia de huevos (98%) y pichones (88%) fueron altas. El número promedio de huevos por nido que completaron la incubación fue 3,6 y en promedio abandonaron exitosamente el nido 2,2 pichones. La principal causa de pérdida de pichones fue la reducción de nidada y esta estuvo asociada positivamente con el número de pichones que eclosionaron y con la fecha de puesta. El 19% de los nidos perdió uno o más pichones, la edad de los pichones al momento de la reducción de nidada fue 10 días y la reducción fue más frecuente en nidos tardíos y en nidos donde eclosionaron cuatro pichones. Después de la reducción, no se observó un efecto del orden de eclosión sobre la tasa de crecimiento o en el peso asintótico que alcanzaron los pichones y sólo se observó un retraso en alcanzar el valor de masa asintótica para los pichones que eclosionaron en tercer lugar. Esto podría deberse a que, como sucede en otras especies de psitácidos, la pareja reproductiva entrega alimento de manera preferencial a los pichones últimos en eclosionar.

El tamaño de la nidada afectó positivamente el tiempo de permanencia de los pichones en el nido. Los primeros individuos en eclosionar en nidadas de uno o dos pichones abandonaron el nido más tempranamente que los primeros individuos en eclosionar en nidadas de 3 o 4 pichones. La asincronía en la eclosión entre pichones fue similar a la asincronía al momento de abandonar el nido.

La depredación parcial no resultó ser un factor importante de pérdida de huevos o pichones. Los eventos de depredación parcial podrían ser escasos debido a que la mayoría de los depredadores del Loro Hablador consumen la nidada completa. No se observaron pérdidas parciales vinculadas a la acción de ectoparásitos. Una posibilidad a explorar en futuros estudios es que presencia de hojas verdes de árboles en nidos de Loro Hablador reduzca la prevalencia de ciertos ectoparásitos por efecto de compuestos secundarios presentes en las hojas.

La supervivencia de los volantones durante el primer mes de vida fue de 94%. Los volantones de Loro Hablador mostraron un patrón de movimientos limitado durante las primeras dos a cinco semanas y no sufrieron una gran mortalidad durante este período. La supervivencia de volantones de Loro Hablador encontrada en este estudio fue mayor que las estimaciones de

supervivencia de otros psitaciformes en periodos de tiempo comparables. Durante este estudio, el 75% de las familias con radio-collares desaparecieron del área de estudio durante febrero. Estos datos son consistentes con las observaciones donde cada año la mayoría de los Loros Habladores del parque y sus alrededores parecen abandonar sus áreas de cría entre febrero y marzo. La confirmación de que estos loros hacen migraciones discretas y de gran distancia, en lugar de movimientos nomádicos, más típicos del género, requiere de estudios más detallados.

Existen algunas evidencias que indican que los loros podrían manipular la proporción de sexos de las nidadas. En este trabajo, no se encontraron evidencias claras de que la razón de sexos de las nidadas silvestres de Loro Hablador se aleje de la igualdad. Sin embargo en nidadas de tres o cuatro pichones, se observó una tendencia hacia una mayor proporción de machos en los últimos pichones en eclosionar.

Hasta este trabajo el Loro Hablador era considerado una especie monomórfica. Este estudio demostró que esta especie es sexualmente dimórfica para la mayoría de las variables morfométricas y de color estudiadas y por lo tanto pueden ser sexados mediante mediciones fáciles de obtener a campo. El dimorfismo sexual en el Loro Hablador se hizo evidente durante el crecimiento de los pichones. En promedio los pichones machos alcanzaron una mayor masa corporal máxima, masa corporal al momento de abandonar el nido y mayor tamaño de cabeza, pico, tarso y tibia que los pichones hembras. No se detectaron diferencias sexuales en el tamaño al momento de la eclosión, tasa de crecimiento, longitud máxima del ala y de la cola y disminución de la masa corporal antes de abandonar el nido. Los loros habladores adultos fueron sexualmente dimórficos para la mayoría de las medidas corporales y sexualmente dicromáticos para el color del plumaje de la cabeza. Los machos fueron, en promedio, más grandes, más pesados y con mayor porcentaje de amarillo en la cabeza que las hembras. Si bien el porcentaje de plumaje amarillo en la cabeza y la masa corporal mostraron las mayores diferencias sexuales, la profundidad del pico fue la variable más precisa para distinguir entre machos y hembras adultas ya que tuvo el coeficiente de variación más bajo dentro del sexo. Se encontró una función discriminante que, con una combinación de medidas morfológicas, clasificó correctamente el 85% de los individuos y fue un predictor más exacto y preciso que cada variable en forma separada. Considerando la exactitud de los resultados obtenidos al asignar el sexo

usando una función discriminante basada en caracteres morfológicos, este método podría ser una manera más rápida y menos costosa que las técnicas de laparoscopia o genéticas. Sin embargo, estas últimas técnicas todavía deberían ser usadas en aquellos casos donde los valores discriminantes son muy cercanos a los valores de corte.

Se encontró que la profundidad del pico fue la variable más exacta para sexar esta especie, clasificando correctamente el 80% de los individuos. El dimorfismo en tamaño de pico está fuertemente vinculado al forrajeo. Esto podría ser importante debido a que la mayor parte del año estas aves se mueven y viajan juntas en parejas, por lo tanto podrían estar explotando recursos levemente diferentes. También se encontró que los machos tenían parches de color amarillo más grandes en el plumaje de la cabeza. Este resultado apoya la idea de que los machos del género *Amazona* tienen una mayor extensión del color no-verde (por lo general rojo, amarillo, blanco o azul) sobre la frente y lados de la cabeza. Sin embargo, el elevado coeficiente de variación entre machos (49%) y hembras (85%) sugiere que otros factores además de las diferencias sexuales estarían actuando en la extensión del color amarillo en la cabeza. Es posible entonces que la edad de los individuos explique parte de la variabilidad en el plumaje amarillo dentro de cada sexo. El parche amarillo de en la cabeza de los Loros Habladores es proporcionalmente más grande en machos. No se dispone de evidencias que indiquen si el tamaño corporal y/o del parche amarillo están siendo usados por conspecíficos para reconocer el sexo o calidad de un individuo. Futuros estudios acerca de la selección de machos por parte de las hembras y la variación en el éxito reproductivo podrían ayudar a dilucidar si la selección sexual ha modelado la morfología y el plumaje de esta especie de loro.

La supervivencia de nidos varió entre 27% y 67% según los años y el método para estimarla mientras que las tasas diarias de supervivencia oscilaron entre 98.5 y 99.5% dependiendo del año. El 74% de los nidos encontrados antes del inicio de la puesta completó la incubación y el 49% produjo al menos un volantón. El análisis de los tiempos de supervivencia indicó que fracasaron más nidos durante la incubación y los primeros 10 días del período de pichones que durante el resto del período de crianza. Los resultados de este estudio muestran que la variación en las tasas de supervivencia de nidos de Loro Hablador puede ser explicada por varios factores que actúan en forma independiente.

Los mejores modelos para explicar la TDS incluyeron, como covariables importantes la edad del nido, la fecha de puesta, la altura y la inclinación del orificio de entrada.

La depredación fue la principal causa de fracaso de las nidadas y la mayoría de las evidencias indica depredación por serpientes. La supervivencia a la depredación disminuyó durante la eclosión y con pichones de 1-10 días de edad, y se incrementó durante el resto del estadio de pichones. Esto podría deberse a que el comportamiento de los padres cambia durante la eclosión de los pichones y este cambio de comportamiento provee de nuevas pistas a los depredadores. Durante el período de pichones, algunos loros del género *Amazona* reducen la cantidad de visitas diarias de alimentación al nido de tres (durante las primeras dos semanas) a dos (durante el resto del período). Si bien en este estudio no se midió la frecuencia de entrega de alimento a lo largo del estadio de pichones, de ocurrir una reducción similar a la observada en otras especies de *Amazona*, esta podría ser responsable de la mayor TDS observada al final del estadio de pichones. La falta de efectos significativos del año en cualquiera de los modelos sugiere que los resultados obtenidos tienen cierta generalidad y no son el resultado de factores locales. Tampoco se observó un efecto significativo del observador (día de visita) por lo que el número y frecuencia de visitas a los nidos no tendrían un efecto sobre la supervivencia de estos.

Las estimaciones más conservativas indican que la deforestación y la tala selectiva destruyeron cerca de 20,000 cavidades potenciales por año en los departamentos de Almirante Brown y General Güemes. La deforestación fue por lejos la principal causa de pérdida de cavidades potenciales. Los procesos de formación y deterioro natural de cavidades en el chaco seco son lentos por lo que las cavidades tienen una baja tasa de reposición. Si bien en áreas bien conservadas, como el P.P. Loro Hablador, el número de cavidades no parecería ser limitante (289 cavidades/km²), esta situación podría ser diferente en áreas con mayor historia de tala selectiva y sobrepastoreo, donde la disponibilidad de árboles ahuecables (*i.e* de DAPs mayores a 30 cm) sería menor. Las características de las cavidades-nido en el P.P. Loro Hablador fueron bastante semejantes a las reportadas para otras áreas, de los departamentos General Güemes y Almirante Brown, donde el paisaje es similar, pero con mayor historia de uso del bosque (principalmente tala selectiva y sobrepastoreo). La tala selectiva remueve árboles grandes, y proporcionalmente mayor número de quebrachos colorados. Si

se comparan los resultados con otros estudios, en el parque el porcentaje de cavidades-nido en árboles muertos y en quebrachos colorados fue mayor; y esto podría ser consecuencia de una mayor disponibilidad de ambos. Además las cavidades-nido fueron levemente más altas y con orificios de entrada algo mayores que las reportadas por otros autores para el bosque chaqueño. Estas observaciones son congruentes con que los loros prefieren cavidades más altas si estas están disponibles y en consecuencia, hablan de un mejor estado de conservación del bosque en el área del parque.

La extracción de pichones *per se* no afectó la reutilización de las cavidades al año siguiente, pero la modalidad con que las cavidades fueron reparadas si lo hizo. En toda la región no existe el hábito de hacer reparaciones elaboradas de las cavidades. Teniendo en cuenta su probabilidad de reutilización las cavidades perforadas (caladas) resultaron ser equivalentes a cavidades destruidas.

La mayoría de las nidadas sujetas a extracción tuvieron tres (68%) o dos (23%) pichones, y en promedio se extrajeron 1,6 pichones por nido. La extracción ocurrió a los 40 días de edad, momento en que los pichones alcanzaron su máxima masa corporal. El argumento de aprovechar los pichones que normalmente morirían debido a la reducción de nidada no se aplicaría en este caso, ya que la reducción de nidada ocurre por lo general antes de los 20 días de edad de los pichones.

En el 83% de los casos el pichón dejado en el nido fue el más joven. La razón de sexos secundaria global para las nidadas cosechadas fue de 0,61 y no fue diferente a la razón secundaria de sexos para las nidadas no cosechadas. Sin embargo la extracción sistemática de los primeros pichones de cada nidada, podría generar un sesgo en la razón secundaria de sexos de los volantones ya que los pichones que eclosionan en tercer o cuarto lugar tienen mayor probabilidad de ser machos.

La duración del período de crianza de pichones fue similar para nidadas con y sin extracción. Sin embargo, las nidadas con extracción de pichones tuvieron una supervivencia menor que las nidadas sin extracción. Este resultado requiere ser estudiado con mayor profundidad ya que las diferencias observadas podrían deberse a diferencias entre sitios (diferencias entre detectabilidad de cavidades o abundancia de predadores) o ser consecuencia de la extracción *per se* (aumento de la detectabilidad del nido como consecuencia de la extracción).

La alta fidelidad de las hembras a las cavidades utilizadas previamente y la elevada reocupación de cavidades son resultados que deberían ser tenidos en cuenta en futuros programas de manejo extractivo de la especie. Si las cavidades se mantienen en buen estado, esto es sin alterar los orificios de entrada y con un buen sistema de cierre de las caladuras, las hembras reutilizarían la misma cavidad cada año. Además, sería posible mejorar algunas características del árbol para reducir la probabilidad de acceso al nido por parte de depredadores. Por ejemplo, podrían podarse las ramas que se encuentran en contacto con árboles vecinos y/o colocar anillos de metal en el tronco principal para evitar que las serpientes (el principal depredador) puedan acceder a la cavidad. Dado que los nidos exitosos tienen mayor probabilidad de ser reocupados estas cavidades “más seguras” resultarían en una fuente adicional de pichones que permitiría compensar en parte la actividad extractiva. Además, en aquellos nidos en los que se realiza la extracción de pichones sería recomendable dejar en el nido el pichón más grande. Esto resultaría en una mayor supervivencia de la nidada ya que los pichones que eclosionan primero tienen una supervivencia más alta y abandonarían el nido antes, reduciendo el tiempo de exposición del nido.

Esta tesis constituye el primer trabajo sobre la ecología reproductiva del Loro Hablador en el Chaco seco Argentino y es el estudio más completo realizado hasta el presente en esta especie. La información obtenida ha permitido contestar algunas de las preguntas que fueron planteadas inicialmente. Al mismo tiempo, parte de esta información puede resultar relevante al momento de diseñar estrategias de manejo y conservación de esta especie. Por último, este estudio ha identificado varias preguntas de interés acerca de la biología reproductiva de esta especie que podrán ser abordadas en futuros estudios.