

¿CÓMO REPRODUCIRSE EXITOSAMENTE EN UN AMBIENTE CAMBIANTE? BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL LORO BARRANQUERO (*CYANOLISEUS PATAGONUS*) EN EL NORESTE DE LA PATAGONIA

JUAN F. MASELLO^{1,2} Y PETRA QUILLFELDT¹

¹ *Department of Animal Ecology & Systematics, Justus-Liebig Universität Gießen, Heinrich-Buff-Ring 38, D-35392 Giessen, Alemania.*

² *juan.f.masello@bio.uni-giessen.de*

RESUMEN.— Durante más de 14 años se ha estudiado la biología reproductiva de una población de Loro Barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) en el noreste de la Patagonia, Argentina. En este trabajo se revisan los resultados obtenidos en temas tales como nidificación en colonias, predación, selección de ambientes de nidificación y dieta de individuos adultos y sus pichones durante la temporada reproductiva. Se revisa también la información sobre desplazamientos tanto en la temporada reproductiva como a lo largo del año, las estimaciones de abundancia y la estructura genética de las distintas poblaciones de la especie. El rol ecológico de la especie en la región del Monte se discute en detalle. Se enfatizan los estudios llevados a cabo sobre las relaciones entre el éxito reproductivo, la condición corporal de los individuos, el estrés fisiológico y las condiciones ambientales durante la temporada reproductiva, particularmente aquellas generadas por las fases de El Niño y La Niña del fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur. Finalmente, se presentan brevemente las líneas de investigación actualmente en desarrollo en Argentina, incluyendo el estudio de los pigmentos que colorean las plumas (psittacofulvinas), la aparente ausencia de hemoparásitos, la gran abundancia de ectoparásitos, la inmunidad innata de la especie y los patrones de dispersión.

PALABRAS CLAVE: *abundancia, condición corporal, desplazamiento, El Niño-Oscilación del Sur, éxito reproductivo, La Niña, rol ecológico.*

ABSTRACT. HOW TO REPRODUCE SUCCESSFULLY IN A CHANGING ENVIRONMENT? BREEDING BIOLOGY OF THE BURROWING PARROT *CYANOLISEUS PATAGONUS* IN NORTHEASTERN PATAGONIA.— During more than 14 years, detailed studies have been carried out on the breeding biology of a population of Burrowing Parrot (*Cyanoliseus patagonus*) in north-eastern Patagonia, Argentina. Here, we review results of these studies on colonial nesting, predation, breeding habitat selection, and the diet of adults and nestlings during the breeding season. We also review information about movements during the breeding season and along the year, abundance estimates and the genetic structure of different populations of this species. The ecological role of the Burrowing Parrot in the Monte region is here discussed in detail. We emphasise those studies on the relationships of breeding success, individual body condition, physiological stress, and environmental conditions during the breeding season, particularly those related to El Niño and La Niña phases of the El Niño Southern Oscillation. Finally, we discuss research lines under development in Argentina, including the study of feather pigments (psittacofulvins), the apparent absence of hemoparasites, the high numbers of ectoparasites, the apparent strong innate immunity in this species, and the species' dispersion patterns.

KEY WORDS: *abundance, body condition, breeding success, ecological role, El Niño Southern Oscillation, La Niña, movement.*

Recibido 28 octubre 2010, aceptado 14 junio 2011

El Loro Barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) es un psittaciforme neotropical distribuido principalmente en Argentina y Chile (Darrieu 1980, Bucher y Rinaldi 1986, Rojas Martínez 2008, Di Iorio et al. 2010, Masello et al. 2011;

Fig. 1), que llega ocasionalmente a Uruguay (Bucher y Rodríguez 1986). En Argentina se distribuye por regiones con climas áridos a semiáridos, con precipitaciones anuales por debajo de los 600 mm y con temperaturas

anuales promedio por sobre los 8 °C (Tambussi et al. 2007). Allí, las colonias más grandes de la especie están principalmente asociadas a la Provincia Fitogeográfica del Monte (véase Fig. S1 en Masello et al. 2011). Algunas poblaciones argentinas se encuentran asociadas, en bajos números, a la Estepa Patagónica, el Espinal, la Pampa y el Chaco Seco (Cabrera 1971, Masello et al. 2011). El Monte es una estepa arbustiva (Cabrera 1971) que se extiende desde el noroeste de Argentina hasta la Patagonia y que está caracterizada por una alta biodiversidad (e.g., Roig-Juñent et al. 2001). Este ecosistema se encuentra en peligro en la actualidad, con una tasa promedio anual de pérdida de biomasa de 3.7% (Pezzola et al. 2004). A modo de comparación, esta tasa es 10 veces más alta que la pérdida que experimentan en promedio las selvas tropicales del mundo (Balmford et al. 2003). En Chile, las poblaciones del Loro Tricahue (la subespecie *Cyanoliseus patagonus bloxami*) se distribuyen por el centro del país, principalmente asociadas a la ecorregión del Matorral, adaptado a las condiciones generalmente secas de las zonas de clima tipo mediterráneo (Darrieu 1980, Badano et al. 2005, López et al. 2006, Rojas Martínez 2008).

Han sido propuestas cuatro subespecies de Loro Barranquero, tres de las cuales están presentes en Argentina: *Cyanoliseus patagonus patagonus* en el sur, *Cyanoliseus patagonus andinus* en el noroeste y *Cyanoliseus patagonus conlara* en el centro (Darrieu 1980, Nores e Yzurieta 1983, Bucher y Rinaldi 1986, Di Iorio et al. 2010, Masello et al. 2011; Fig. 1). La subespecie *Cyanoliseus patagonus bloxami* se distribuye por el centro de Chile, principalmente en ambientes cordilleranos (Darrieu 1980, Rojas Martínez 2008; Fig. 1). Las subespecies *Cyanoliseus patagonus andinus*, *Cyanoliseus patagonus patagonus* y *Cyanoliseus patagonus bloxami* se distinguen claramente por características de su morfología, mientras que Darrieu (1980), Bucher y Rinaldi (1986) y Masello et al. (2011) consideran que *Cyanoliseus patagonus conlara* es un híbrido entre *Cyanoliseus patagonus patagonus* y *Cyanoliseus patagonus andinus*.

El Loro Barranquero ha sufrido una clara retracción en su área de distribución desde principios del siglo XIX (Fig. 1), particularmente en Chile, en la Región Pampeana, en Córdoba y en el sur de la Patagonia (Gibson 1879, 1880, White 1882, Barrows 1884, Lane y

Sclater 1897, Dabbene 1910, Hudson 1923, Pereyra 1923, Wetmore 1926, Stone 1927, Castellanos 1932, Barros 1934, Bucher y Rinaldi 1986, Di Iorio et al. 2010, Grilli et al. 2012). Esta retracción se debe a un conjunto de factores: (1) la intensa captura para el mercado de mascotas (Masello et al. 2006b, Rojas Martínez 2008, Grilli et al. 2012), (2) la rápida pérdida y degradación de su hábitat natural a consecuencia de profundos cambios en el uso de la tierra (Pezzola et al. 2004, Rojas Martínez 2008), y (3) la persecución que sufre al ser injustificadamente considerada plaga de la agricultura (Dabbene 1935, Failla et al. 2008, Rojas Martínez 2008, Grilli et al. 2012). Debido a esta presión humana, pero también a sus requerimientos específicos de sitios de nidificación, la distribución actual del Loro Barranquero es fragmentada y su abundancia altamente variable (Bucher y Rinaldi 1986, Masello et al. 2011).

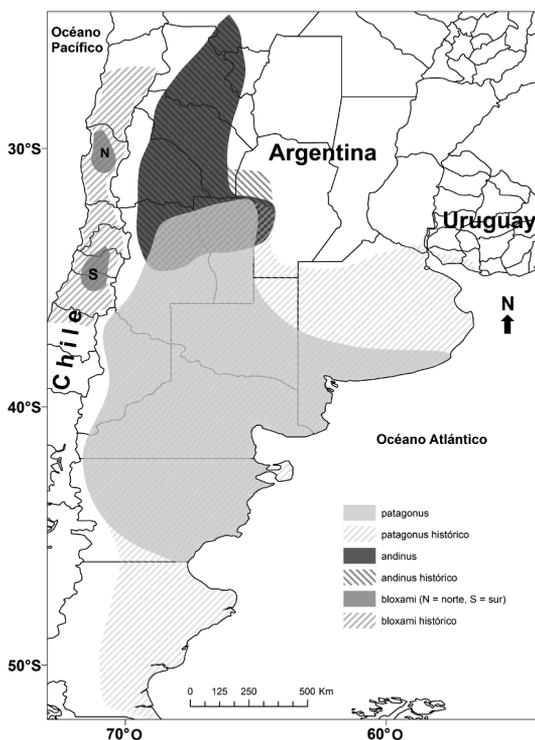


Figura 1. Distribución histórica y actual de las subespecies de Loro Barranquero (Loro Tricahue en Chile) *Cyanoliseus patagonus patagonus*, *Cyanoliseus patagonus andinus* y *Cyanoliseus patagonus bloxami*. Para la clasificación de las subespecies morfológicas se siguió a Darrieu (1980).

COLONIAS Y NIDOS

El Loro Barranquero normalmente nidifica en acantilados y barrancas, tanto de arenisca como de tierra, cuya altura es, por lo general, mayor a los 4 m. Curiosamente, se han detectado también grupos pequeños de Loro Barranquero nidificando en paredes de jágüeles, en derrumbes de minas (como en la mina de Sierra Grande, provincia de Río Negro) y en edificios de campo abandonados, particularmente de adobe (Masello y Quillfeldt 2005a). En los acantilados y barrancas el Loro Barranquero excava sus nidos formando colonias de tamaño variable (e.g., Voitzuk 1975, Masello et al. 2001, 2006b, 2011, Rojas Martínez 2008). El nido es excavado en las capas más blandas de los acantilados (Leonardi y Oporto 1983, Masello et al. 2006b). Las parejas usan nidos excavados en años previos, los cuales son alargados en cada temporada, participando incluso los pichones en esta tarea (Masello y Quillfeldt 2003, Masello et al. 2006b). Cada nido es ocupado por una sola pareja y sus pichones de la temporada (Masello y Quillfeldt 2002, 2003, 2004a).

Los nidos tienen forma de cilindro deprimido en su eje vertical. Muchos nidos son rectilíneos y aproximadamente perpendiculares a la pared del acantilado, pero también son comunes nidos que forman un ángulo con respecto a la pared del acantilado y nidos con forma de "J", correspondiendo la parte superior de la "J" a la entrada del nido (Masello et al. 2006b). En ocasiones los nidos están conectados formándose estructuras más complejas (e.g., nidos con dos entradas que conducen a una sola cámara de incubación o nidos separados que comparten una sola entrada; Leonardi y Oporto 1983, Masello et al. 2006b). En este caso habitualmente solo una de las cámaras se encuentra ocupada. Las entradas son típicamente elípticas siendo el eje horizontal el mayor (Masello et al. 2006b). La profundidad de los nidos varía entre 60 cm y más de 3.5 m, pero la mayoría tiene una profundidad de alrededor de 1.5 m (Masello et al. 2006b).

Los nidos terminan en una cámara donde los huevos son puestos sobre el suelo desnudo (Masello et al. 2001, 2006b, Mey et al. 2002) para ser incubados por la hembra durante unos 24 días (de Grahl 1985), mientras el macho la provee de alimento (Masello y Quillfeldt 2003). La información disponible sobre

incubación en esta especie proviene de avicultores, ya que el Loro Barranquero es muy sensible a la perturbación de su nido durante este período y durante la primera semana luego de la eclosión de los huevos. Los nidos perturbados en este período son abandonados (Masello y Quillfeldt 2002, 2003). Las hembras tienen una única postura por temporada reproductiva (Masello y Quillfeldt 2002). En el noreste de la Patagonia los pichones nacen entre el 25 de octubre y el 25 de noviembre, permaneciendo en el nido 53–68 días (Masello y Quillfeldt 2002, 2008). Durante el período de nidificación son frecuentes las tareas de limpieza del nido, de las cuales participan tanto el macho como la hembra. Estas tareas incluyen la remoción de restos de huevos, pichones muertos momificados, restos fecales, entre otros. En el noreste de la Patagonia los pichones abandonan el nido entre el 21 de diciembre y el 23 de enero (Masello y Quillfeldt 2002, Masello, obs. pers.). Luego de volar, los pichones continúan siendo alimentados por los padres durante aproximadamente 4 meses (Westen 1995).

COLONIAS, VEGETACIÓN NATURAL Y DIETA

Las colonias de Loro Barranquero se encuentran frecuentemente asociadas al agua (ríos permanentes o temporarios, costas de lagos, costa del mar; véase Fig. S1 en Masello et al. 2011) y relativamente cercanas a parches grandes y poco modificados de vegetación natural (hasta aproximadamente 60 km; Masello et al. 2006b), en donde se alimenta de los brotes, semillas, bayas y frutos que conforman su dieta (Masello et al. 2006b, Rojas Martínez 2008). Bucher et al. (1987) mencionaron que la dieta del Loro Barranquero en el centro de Argentina comprendería principalmente semillas de plantas silvestres y sus frutos, tales como chañar (*Geoffroea decorticans*), caldén (*Prosopis caldenia*), algarrobo blanco (*Prosopis chilensis*) y algarrobo negro (*Prosopis flexuosa*), con predominio de frutos durante los meses de verano. El algarrobo negro fue también registrado en la dieta del Loro Barranquero por Villagra et al. (2002) y Álvarez y Villagra (2009), y de la Vega (2003) mencionó además frutos de molle (*Schinus johnstonii*). En la provincia de Río Negro, Hudson (1923) observó al Loro Barranquero comiendo frutos de murtilla (*Empetrum rubrum*), mientras que

Wetmore (1926) y Masello et al. (2006b) encontraron frutos de yao-yin (*Lycium chilense*) en la dieta. En la región de El Cóndor, Río Negro, se lo ha observado alimentándose muy frecuentemente de semillas de cardo mariano (*Silybum marianum*), cardo del caballo (*Carduus thoermeri*), abrojo chico (*Xanthium spinosum*), abrojo grande (*Xanthium cavanillesii*), avena silvestre (*Avena fatua*) y lengua de vaca (*Rumex crispus*), y de frutos de arbustos como piquilín (*Condalia microphylla*) (Masello y Quillfeldt 2004a, 2004b, Masello et al. 2006b). El hábito del Loro Barranquero de alimentarse de brotes tiernos ha sido citado por Forshaw (1989) y por Masello y Quillfeldt (2004a, 2004b). El estudio del contenido del tubo digestivo de algunos pichones hallado muertos en sus nidos por causas naturales mostró que el Loro Barranquero alimenta a sus pichones con brotes y material vegetal blando, especialmente durante las primeras semanas del desarrollo (fines de noviembre a mediados de diciembre; Masello y Quillfeldt 2004a, 2004b). En Chile, la retamilla (*Retamilla ephedra*) sería su principal fuente de alimento (Naranjo Navia, datos no publicados).

Se ha mencionado en reiteradas oportunidades al Loro Barranquero como plaga de los cultivos (véanse más detalles en Grilli et al. 2012 y la literatura allí citada). Sin embargo, en los pocos estudios realizados hasta la fecha no se han registrado niveles intensos de daño que justifiquen tal categorización (e.g., Failla et al. 2008, Rojas Martínez 2008). En la región de donde proviene la mayoría de las denuncias por daños a cultivos (el sudoeste bonaerense), Ballari (2010) encontró que los cultivos de girasol bajo riego fueron afectados en un promedio de 0.9%, mientras que Failla et al. (2008) indicaron que la mayoría de los campos no fueron afectados en ningún grado.

ABUNDANCIAS POBLACIONALES Y ROL ECOLÓGICO

En Argentina, la abundancia del Loro Barranquero varía mucho entre regiones y entre las distintas subespecies. Durante noviembre de 2007 y febrero y noviembre de 2008 se llevó a cabo un relevamiento terrestre de las distintas poblaciones. Se recorrieron en total 12000 km de hábitat favorable (ver Masello et al. 2011) y se visitaron todos los sitios donde una exhaustiva revisión de la lite-

ratura y los comentarios de colegas sugerían o indicaban la presencia pasada o actual de una colonia de Loro Barranquero (excepto, por motivos logísticos, aquellos descriptos por Moschione y González, datos no publicados). En cada sitio se registró la presencia de nidos activos; contando nidos se estimó el segmento reproductivo de las poblaciones. En un estudio previo realizado en El Cóndor, en el noreste de la Patagonia en Río Negro, el segmento reproductivo de las poblaciones había representado el 92% de la población total (Masello et al. 2006b).

Se encontraron un total de 43330 nidos de la subespecie *Cyanoliseus patagonus patagonus*, distribuidos en 51 colonias principales (en varias de las localidades las colonias podían ser subdivididas en subcolonias o grupos de nidos). La mayoría de las colonias relevadas contenía 40–50 nidos (Masello et al. 2011). Un detalle importante es que la mayor parte de los nidos de esta subespecie (y de la especie toda) se concentraron en una colonia localizada en los acantilados que dan al mar en cercanías de El Cóndor. Esta población cuenta con un promedio de 37000 nidos activos distribuidos a lo largo de 12.5 km de acantilados, considerándose la mayor colonia de psittacíformes del mundo (e.g., Masello et al. 2006b, Llanos et al. 2011). El relevamiento mencionado (Masello et al. 2011), sumado a datos previamente presentados por Moschione y González (datos no publicados), mostró que el tamaño de la población reproductiva de la subespecie *Cyanoliseus patagonus andinus* es mucho menor, habiéndose detectado solamente un total de 2000 nidos. Estos se distribuyeron en 52 colonias relativamente pequeñas que oscilaron entre 3–350 nidos (Masello et al. 2011, Moschione y González, datos no publicados). El tamaño poblacional de *Cyanoliseus patagonus conlara* es también bajo. Bruno y Torres (2006) contaron un total de 1700 individuos distribuidos en 14 colonias. El relevamiento terrestre de 2007 y 2008 confirmó estos valores (Masello et al. 2011). Son notables las diferencias observadas entre los tamaños poblacionales de las distintas subespecies de Argentina, los cuales podrían estar reflejando restricciones no exclusivas. Por un lado, la disponibilidad de alimento y agua, que se reduce mucho en las zonas áridas de Cuyo, y por otro lado las restricciones impuestas por la disponibilidad de barrancos y acantilados.

En la zona de distribución de *Cyanoliseus patagonus andinus* no abundan los acantilados de tamaño grande y con la consistencia adecuada como el usado por la población de Loro Barranquero de El Cóndor (Angulo y Casamiquela 1982, Masello et al. 2006b). También es posible que existan diferencias en la presión de captura de individuos para el mercado de mascotas, en particular dada la mayor accesibilidad de los nidos en los barrancos pequeños que utiliza *Cyanoliseus patagonus andinus*. Sumado a esto, la protección que recibirían las más importantes poblaciones patagónicas de *Cyanoliseus patagonus patagonus* en 2004 (resoluciones 23-DF-2004 y 24-DF-2004 de la Dirección de Fauna de la provincia de Río Negro, Argentina) pudo haber indirectamente estimulado una mayor captura de individuos de *Cyanoliseus patagonus andinus* (e.g., Moschione y Banchs 2006). No obstante, todos estos aspectos deberían estudiarse de forma sistemática y detallada en el futuro.

En Chile, el Loro Barranquero se encuentra en el libro rojo de los vertebrados terrestres (Glade 1993). Se ha estimado que la subespecie *Cyanoliseus patagonus bloxami* contaría con un total de 5000–6000 individuos distribuidos en 37 pequeñas colonias ubicadas en la regiones IV, VI y VII (Glade 1993, Galaz Leigh 2005, Rojas Martínez 2008, Naranjo Navia, datos no publicados). Dos problemas principales han generado el bajo número de individuos y la fuerte reducción del área de distribución (Fig. 1) en tiempos recientes: (1) la extracción de pichones para su comercialización como mascotas, y (2) la reducción del alimento disponible, en particular la retamilla, principal fuente de alimento de esta subespecie, generada por el reemplazo del hábitat natural por cultivos (Naranjo Navia, datos no publicados).

Las estimaciones de abundancia poblacional aquí presentadas podrían constituir un escenario preocupante, particularmente para las subespecies *Cyanoliseus patagonus andinus* y *Cyanoliseus patagonus bloxami*, si el tamaño poblacional y el área de distribución continuarán decayendo. Es importante resaltar la particular necesidad e importancia de conservar las poblaciones de estas subespecies, que aún conservan un número de individuos relativamente grande, antes de que se encuentren en las mismas condiciones precarias en la que se encuentran muchas otras especies de loros

neotropicales (Snyder et al. 2000). Más aún, los problemas de conservación que las afectan podrían tener a su vez efecto sobre varios componentes del ecosistema, ya que esta especie cumple un rol ecológico importante como proveedor de cavidades para otras especies (Masello et al. 2008b). Los nidos abandonados o parcialmente colapsados de Loro Barranquero proveen de cavidades para nidificar o refugiarse a varias especies de insectos (principalmente abejas silvestres y avispas), reptiles, pequeños mamíferos y aves (Masello et al. 2008b). Entre las aves que más frecuentemente utilizan nidos de Loro Barranquero para nidificar se cuentan el Jote Cabeza Colorada (*Cathartes aura*), el Águila Mora (*Geranoaetus melanoleucus*), el Chimango (*Milvago chimango*), el Halconcito Colorado (*Falco sparverius*), el Halcón Peregrino (*Falco peregrinus*), la Lechuza de Campanario (*Tyto alba*), el Carpintero Campestre (*Colaptes campestris*) y la Golondrina Negra (*Progne elegans*). Finalmente, no menos preocupante es la situación actual de la colonia de El Cóndor. Esta colonia concentra el 79% del total de la población de la subespecie *Cyanoliseus patagonus patagonus*, lo que representa el 71% del total de individuos de la especie (Masello et al. 2006b, 2011). Lamentablemente, se encuentra afectada por un número importante de amenazas (Masello y Quillfeldt 2005a, 2005b, Masello et al. 2006b) y carece actualmente de protección legal (Masello y Quillfeldt 2005b).

ESTRUCTURA GENÉTICA DE LAS POBLACIONES

Las técnicas modernas de biología molecular permiten dilucidar con sorprendente resolución la estructura genética de las distintas poblaciones de una especie. A su vez, permiten investigar la influencia de las condiciones ambientales pasadas y presentes, así como también los efectos de las barreras naturales, en el modelado de la estructura poblacional de las especies silvestres. De esta forma es posible entender cómo las especies han evolucionado y se han organizado en el paisaje (véase Masello et al. 2011 y literatura allí citada). Los Andes constituyen en el sur de América del Sur una barrera formidable para muchos organismos. A este importante accidente geográfico se suman los ciclos de períodos áridos y húmedos acaecidos durante el

Pleistoceno tardío y el Holoceno (e.g., Cione et al. 2003) como factores potencialmente cruciales en la estructuración filogeográfica de muchas especies de la región. A pesar de su importancia, es poco lo que se conoce sobre la filogeografía de los vertebrados terrestres de América del Sur (véanse más detalles en Masello et al. 2011).

En el caso del Loro Barranquero, solo en años recientes se ha comenzado a comprender la estructura genética de las distintas poblaciones y su grado de concordancia con la clasificación actual (morfológica) de las distintas subespecies (Darrieu 1980, Klauke et al. 2009, Masello et al. 2011). Durante los relevamientos terrestres de las distintas poblaciones de Loro Barranquero llevados a cabo en 2007 y 2008 (véase más arriba, *Abundancias poblacionales y rol ecológico*), se colectaron muestras de plumas para el análisis de material genético. Las plumas mudadas naturalmente suelen acumularse al pie de los acantilados y de ellas se puede extraer ADN para su posterior estudio (Masello et al. 2011). Usando genes mitocondriales como marcadores moleculares se pudo determinar que las poblaciones de Loro Barranquero tienen su origen en Chile (Masello et al. 2011). Un único evento migratorio a través de los Andes habría dado origen a las poblaciones argentinas. Este evento ocurrió durante el Pleistoceno tardío, hace 55000–126000 años, muy probablemente en la zona norte de la distribución actual de la especie, dado que los pasos más al sur estaban cubiertos por glaciares en ese tiempo (véase Fig. 3 en Masello et al. 2011). En consecuencia, existe una moderada diferenciación entre la población genética denominada *Bloxami* (que se corresponde con el fenotipo *Cyanoliseus patagonus bloxami*) en Chile y las poblaciones argentinas (Masello et al. 2011). En Argentina, los análisis sugieren una estructura poblacional compleja, que incluye una zona de hibridación que ha permanecido estable por varios miles de años. Mediante introgresión de haplotipos en expansión se ha generado un fenotipo intermedio (*Cyanoliseus patagonus conlara*). De todos los individuos estudiados del fenotipo *Cyanoliseus patagonus andinus* solamente dos no correspondieron al grupo que se denominó *Andinus*. Los análisis de las secuencias mitocondriales también muestran que el fenotipo *Cyanoliseus patagonus patagonus* abarca a dos poblaciones genéticas distintas

(pero indistinguibles fenotípicamente), a las que se denominó *Patagonus 1* y *Patagonus 2* (Masello et al. 2011). Estos resultados muestran cómo las grandes barreras geográficas y las condiciones climáticas pasadas condicionan la habilidad de una especie para colonizar nuevos hábitats, afectando de esa forma el modo en que las poblaciones divergen y, por lo tanto, su estructura genética. Al reestablecerse el contacto entre las poblaciones divergentes se generó una zona de hibridación que funciona como canal de intercambio genético entre poblaciones.

DESPLAZAMIENTOS

Un aspecto importante a considerar en futuros estudios de la estructura genética de las poblaciones, así como también de la ecología de alimentación del Loro Barranquero, son los distintos tipos de migraciones y desplazamientos que realiza tanto estacionalmente como durante la temporada reproductiva. Bucher y Rinaldi (1986) mencionaron que una parte de las poblaciones del sur de Argentina migran hacia el norte ante la proximidad del invierno. Como consecuencia de esa migración se han podido observar, en ocasiones, individuos que llegan hasta Uruguay (Bucher y Rodríguez 1986). Evidencias a favor de estos movimientos migratorios provienen también de un Loro Barranquero anillado en El Cóndor que fue capturado para el comercio de mascotas, durante el otoño, unos 200 km más al norte, en Pedro Luro (Masello y Quillfeldt 2011) y de observaciones realizadas por Scofield (2010) en la misma localidad. No obstante, los sitios de invernada de estas poblaciones permanecen aún desconocidos a causa de una combinación de problemas logísticos. Uno de ellos es la baja tasa de recuperación de anillos. De los aproximadamente 1000 loros adultos y pichones que fueron anillados en El Cóndor hasta el presente solamente un anillo fue recuperado en los últimos 14 años (Masello y Quillfeldt 2011). A esto se suma que el Loro Barranquero posee patas con plumas que ocultan los anillos por completo e impiden la observación a distancia con binoculares o telescopios. Como sucede en otros psittaciformes, no se pueden usar anillos plásticos de colores en el Loro Barranquero ya que los destruyen y pierden en un tiempo muy breve. El uso de transmisores de VHF ha resul-

tado también impracticable debido a la costumbre de alambrar los campos en el área de distribución de la especie, sumado a las grandes distancias que los loros cubren a diario. En estas circunstancias, se haría necesario el uso de avionetas, las cuales, además del alto costo, no están disponibles en gran parte del área de distribución. El uso de tecnología de transmisores satelitales ultralivianos, recientemente desarrollada, podría solucionar estos problemas en el futuro y aportar datos sobre los sitios de invernada del Loro Barranquero.

El patrón de migración invernal mencionado (Bucher y Rinaldi 1986) se pudo observar regularmente durante los primeros años de los estudios realizados en la colonia de El Cóndor (e.g., Lubjuhn et al. 2002, Masello et al. 2002, 2004, Masello y Quillfeldt 2002, 2003, 2004a, 2004b), pero se ha visto modificado en los últimos años, probablemente como consecuencia de los profundos cambios en el uso de la tierra y el fuerte desmonte acaecidos en el noreste de la Patagonia y en el sudoeste bonaerense (e.g., Pezzola et al. 2004). En la actualidad, una parte de los loros que nidifican en El Cóndor permanece durante todo el invierno en la colonia (Masello, obs. pers.). Es muy probable que este cambio en el comportamiento migratorio esté relacionado con la precaria situación del Monte en regiones más al norte (e.g., menor disponibilidad de alimento), sumado a una mayor disponibilidad de rastrojo durante los meses de invierno en cercanías de la colonia de El Cóndor (Masello, obs. pers.).

Tanto en Chile como en Argentina se han reportado migraciones altitudinales del Loro Barranquero. Estas migraciones constituirían una respuesta a variaciones estacionales en la disponibilidad de alimento (Barros 1934, Hoy 1968, Bucher y Rinaldi 1986). En el verano, en regiones cercanas a la cordillera de los Andes, las aves alcanzan altitudes de hasta alrededor de 2000 msnm.

El Loro Barranquero realiza también importantes desplazamientos durante la temporada reproductiva, particularmente entre las colonias de reproducción y parches remanentes de vegetación natural, principalmente del Monte. Estos desplazamientos fueron estudiados en detalle, mediante relevamientos aéreos y terrestres, en la colonia de El Cóndor

(Masello et al. 2006b). Allí se pudo observar que las parejas reproductivas volaron, en las temporadas reproductivas 2003-2004 y 2004-2005, entre 1-4 veces al día los más de 60 km que las separaban de las áreas de alimentación (Masello et al. 2006b). Estas áreas, caracterizadas principalmente por monte secundario y terciario, se localizaron en el extremo sudoeste del partido de Patagones, Buenos Aires, en cercanías del Salar de la Esquina (o La Espuma) y en zonas de monte terciario al oeste de Viedma, Río Negro. Para llegar allí las aves siguieron dos rutas, una hacia el noreste de la colonia y la otra hacia el noroeste (Masello et al. 2006b). Durante ese estudio 66 bandadas de Loro Barranquero fueron observadas en sectores de monte, mientras que 6 bandadas fueron observadas en pasturas y 2 en cercanías de cultivos de una zona irrigada. Aunque la mayoría de las bandadas eran pequeñas, de hasta 10 individuos (Masello et al. 2006b), en algunos casos alcanzaron los 100 individuos. Estas observaciones aportan nuevas evidencias de que el Loro Barranquero se dispersa en bandadas pequeñas para alimentarse en parches de vegetación natural, como ya fuera sugerido por Forshaw (1978). Cabe destacar que fuera de la temporada reproductiva se han observado excepciones a esta regla. Bandadas de 2000-3000 individuos han sido observadas durante el otoño en el partido de Patagones, Buenos Aires (R Ure y E Bucher, obs. pers.). Masello et al. (2006b) también encontraron que, con una velocidad de vuelo de 37 km/h y una distancia a recorrer de hasta 66 km, los loros de El Cóndor pasan una parte importante del tiempo de alimentación desplazándose entre la colonia y los sitios donde encuentran su alimento (Masello et al. 2006b). Que estas aves recorran diariamente estas distancias, estando la colonia de El Cóndor rodeada de campos y cultivos, sugiere la importancia que la vegetación del Monte tiene en la dieta de los pichones, aún cuando se encuentre en parches alejados. Además, aporta más evidencias sobre el escaso valor de las tierras cultivadas para la reproducción de la especie, contrario a la creencia popular. Futuros estudios deberían considerar la estructura jerárquica que tiene el Loro Barranquero con los diferentes tipos de hábitats y recursos dentro de los hábitats, así como también las decisiones que toman los loros para explotar los recursos disponibles.

EL NIÑO, LA NIÑA Y EL ÉXITO REPRODUCTIVO

En la actualidad, los cambios climáticos pueden influenciar negativamente la viabilidad de muchos ecosistemas y poblaciones. El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) es un fenómeno climático con una fuerte influencia sobre los ecosistemas de varias regiones del mundo (e.g., Masello y Quillfeldt 2004a, Holmgren et al. 2006a, 2006b). El fenómeno ENOS consta de dos fases principales, llamadas El Niño y La Niña. Durante las fases de El Niño se registran fuertes incrementos en las precipitaciones de ciertas regiones del mundo, mientras que en otras regiones, al mismo tiempo, se observan fuertes sequías (e.g., Ropelewski y Halpert 1987, 1989). En una misma región, ambas fases del ENOS pueden afectar de manera opuesta la productividad primaria del ecosistema y, como consecuencia, la disponibilidad de alimento. Aunque es difícil predecir los efectos del cambio climático sobre fenómenos tales como el ENOS, los modelos climáticos de alta resolución sugieren que la frecuencia de los eventos está en aumento (L'Heureux et al. en prensa). Este aumento afecta directamente a las poblaciones de aves de varias regiones del mundo (e.g., Masello y Quillfeldt 2004a, Holmgren et al. 2006a, 2006b).

Las poblaciones de Loro Barranquero de la costa del noreste patagónico han evolucionado en presencia de las diferentes fases del fenómeno ENOS (e.g., Masello y Quillfeldt 2003, 2004a, 2008, Masello et al. 2004, 2008b, Plischke et al. 2010). Allí La Niña se manifiesta con fuertes sequías y durante El Niño se incrementan las precipitaciones por sobre el promedio histórico (e.g., Ropelewski y Halpert 1987, 1989, Holmgren et al. 2006b). A modo de ejemplo, durante la temporada reproductiva 1998-1999, en medio de una fuerte fase de La Niña, se registró solamente un 5% del promedio a largo plazo de las precipitaciones de la región (Masello y Quillfeldt 2004a).

Durante siete temporadas de estudio en la colonia de El Cóndor, en el período 1998-2007, se estudió la influencia del fenómeno ENOS sobre el éxito reproductivo (e.g., Masello y Quillfeldt 2003, 2004a, 2008, Masello et al. 2004, 2008b). Durante ese tiempo se produjeron dos eventos de La Niña (precipitaciones de octubre a diciembre: 54.2 ± 26.6 mm), tres tem-

poradas reproductivas con condiciones promedio de precipitación (76.7 ± 28.4 mm) y un evento de El Niño (123 mm) (Masello y Quillfeldt 2008). El éxito reproductivo fue significativamente menor durante los eventos de La Niña (un promedio de 2.7 pichones/nido) en comparación con las temporadas con condiciones promedio (3.2 pichones/nido) y con eventos de El Niño (3.3 pichones/nido) (Masello y Quillfeldt 2002, 2004a, 2008). La cantidad de precipitaciones también tuvo influencia sobre la fenología de la temporada reproductiva. La postura de los huevos se realizó, en promedio, más tarde en el transcurso de la temporada reproductiva durante los años secos (Masello y Quillfeldt 2008). En estos estudios se consideraron también otros parámetros de éxito reproductivo y supervivencia tales como el número de pichones nacidos por nido, el número de pichones en la mitad del período de nidificación y el número de volantones (Masello y Quillfeldt 2002, 2003, 2004a, 2008). Cuando se consideraron las diferencias entre años de estos parámetros, teniendo en cuenta las diferencias en las fechas de nacimiento de los pichones, se observó que todos los parámetros mostraban diferencias altamente significativas entre años y que el éxito reproductivo estaba afectado fuerte y negativamente por la fecha de eclosión (Masello y Quillfeldt 2008). Los nidos en los cuales los huevos fueron puestos más tarde en la temporada mostraron un menor éxito reproductivo que los nidos más tempranos (Masello y Quillfeldt 2008).

Estudios sobre el crecimiento de los pichones en la misma colonia mostraron también una fuerte influencia de las distintas fases del fenómeno ENOS. Durante las sequías de La Niña se observó una fuerte reducción tanto en la probabilidad de supervivencia de los pichones como en su crecimiento (Masello y Quillfeldt 2002). Los parámetros del crecimiento afectados fueron la masa previa al momento de abandonar el nido, la longitud de las plumas del ala, la longitud del tarso, el largo máximo del tarso y la tasa de crecimiento del ala (Masello y Quillfeldt 2004a).

Los pichones de Loro Barranquero nacen de forma asincrónica a intervalos de aproximadamente dos días (Masello y Quillfeldt 2002). Se genera así una jerarquía de edades y tamaños entre los individuos de una nidada que, bajo condiciones de recursos alimentarios escasos,

favorece la reducción de la nidada (Masello y Quillfeldt 2002, 2004a). Los "primeros" pichones que nacen en un nido por lo general reciben más alimento que los que lo hacen después, los "intermedios" y "últimos" (Masello y Quillfeldt 2002). Estas diferencias en el cuidado parental generan que los pichones "últimos" de una nidada tengan una probabilidad de supervivencia y un crecimiento reducidos en comparación con pichones "intermedios" y "primeros" (Masello y Quillfeldt 2002, 2004a). La mayor parte de los pichones "últimos" que murieron lo hicieron cuando tenían una edad menor a 25 días (Masello y Quillfeldt, datos no publicados). Las diferencias en la supervivencia y el crecimiento de los pichones se acentuaron durante una fase de La Niña (Masello y Quillfeldt 2004a), particularmente en los parámetros de crecimiento tales como la masa máxima y la longitud de las plumas del ala previo a dejar el nido. Durante La Niña se observaron diferencias en el crecimiento de pichones de distinto orden de nacimiento que no se observaron durante temporadas con condiciones promedio (e.g., en la longitud del pico y de las plumas de la cola previos a dejar el nido, en el crecimiento de las plumas de la cola; Masello y Quillfeldt 2004a).

En consecuencia, las fases del fenómeno ENOS influyen fuertemente sobre el éxito reproductivo del Loro Barranquero del noreste de la Patagonia. Esta influencia se evidenció tanto en la supervivencia de los pichones como en el crecimiento de los que sobrevivieron las difíciles condiciones de La Niña (Masello y Quillfeldt 2004a). Un incremento en la frecuencia de ocurrencia de eventos asociados al ENOS, particularmente La Niña, podría tener consecuencias negativas sobre el éxito reproductivo del Loro Barranquero, particularmente a través de cambios en la fenología de la reproducción.

EL NIÑO, LA NIÑA Y LA CONDICIÓN CORPORAL DE LOS ADULTOS

Uno de los aspectos más llamativos de la historia de vida de un organismo es su tamaño corporal. En muchos casos, un individuo puede incrementar su habilidad competitiva o reducir su vulnerabilidad a la predación por tener un tamaño corporal grande. Individuos más grandes tenderían así a sobrevivir más. Pero, por otro lado, un incremento en el ta-

maño corporal podría implicar riesgos. Individuos grandes requieren más energía para su manutención, crecimiento y reproducción que aquellos más pequeños. De esta forma, se transformarían en más vulnerables a la escasez de alimentos. La masa corporal refleja parcialmente el tamaño corporal, no reflejando necesariamente las reservas corporales. Muchos estudios sobre la relación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo suelen utilizar un índice de condición corporal para resolver este problema (e.g., Masello y Quillfeldt 2003). Es así que se ha visto en muchas especies de aves que la condición corporal determina el éxito reproductivo (Masello y Quillfeldt 2003).

El Loro Barranquero, con un peso promedio de alrededor de 270 g (Masello y Quillfeldt 2003), es un ave relativamente grande dentro del orden Psittaciformes que sufre una relativamente baja predación. Presenta un ligero dimorfismo sexual, siendo los machos, en promedio, un 5% más grandes que las hembras (Masello y Quillfeldt 2003). El Loro Barranquero presenta también un apareamiento concordante con respecto a la condición corporal y el tamaño de ornamentos sexuales (Masello y Quillfeldt 2003). Al estudiar la relación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo, se pudo comprobar que las hembras con una mejor condición corporal lograron que sus pichones tuvieran una mayor masa corporal al dejar el nido (Masello y Quillfeldt 2003). Además, las hembras que tuvieron que proveer de alimento a pichones más grandes mostraron tanto una masa como una condición corporal reducidas (Masello y Quillfeldt 2003). Estos resultados sugieren un costo energético diferencial en la reproducción y pueden ser interpretados como un compromiso en la asignación de energía entre la reproducción y el mantenimiento propio que lleva a una variación en el esfuerzo reproductivo. Es decir, hembras que atendieron pichones más grandes tuvieron mayores costos, reflejados en la condición corporal, que aquellas que atendieron pichones más pequeños. Algunos parámetros del tamaño estructural de las hembras (e.g., peso y longitud de ciertas plumas; Masello y Quillfeldt 2003) mostraron una fuerte correlación positiva con parámetros de éxito reproductivo (tales como el tamaño de la postura y de la nidada) y con la condición corporal de los pichones. Estu-

dios de ptilocronología (e.g., Grubb 1989, Stratford y Stouffer 2001) han demostrado que el crecimiento de las plumas depende de la disponibilidad de recursos y de la habilidad de los individuos de acceder a ellos. Por lo tanto, las diferencias observadas en el peso y la longitud de las plumas de hembras reproductivas probablemente reflejaron diferencias en la habilidad de alimentación entre individuos, donde las hembras más experimentadas presentaron las plumas más pesadas (Masello y Quillfeldt 2003). Estos resultados sugieren también que hembras con mayor experiencia fueron capaces de acumular más reservas con anterioridad a la postura de los huevos, lo que les permitió, además, poner más huevos y proveer a sus pichones de más y mejor alimento, favoreciendo su condición corporal y así su supervivencia luego de abandonar el nido (Masello y Quillfeldt 2003). En cambio, en el caso de los machos, aquellos con un tamaño estructural mayor criaron pichones de un tamaño también mayor (Masello y Quillfeldt 2003). Existe abundante evidencia de que los parámetros estructurales de tamaño corporal en las poblaciones de animales silvestres son heredables (e.g., Merilä et al. 2001). Por lo tanto, las correlaciones observadas entre las medidas estructurales de los machos y los parámetros de crecimiento de los pichones sugieren una elección activa de la pareja como explicación del apareamiento concordante, con respecto a la condición corporal y al tamaño de los ornamentos observados en el Loro Barranquero (Masello y Quillfeldt 2003).

Masello y Quillfeldt (2003) observaron, durante el evento de La Niña que afectó la temporada reproductiva 1998-1999, evidencias de variabilidad en la masa corporal del Loro Barranquero. Durante La Niña se pudieron medir en los adultos reproductivos masas y condiciones corporales mayores que durante condiciones promedio (Masello y Quillfeldt 2003, Plischke et al. 2010). Estas observaciones sugieren que los adultos reproductivos respondieron a las condiciones desfavorables de La Niña, caracterizadas por sequía y falta de alimentos, manteniendo su propia condición corporal. Solamente un 65% de los pichones sobrevivieron hasta su independencia durante la temporada reproductiva 1998-1999 (Masello y Quillfeldt 2004a). En cambio, durante la temporada reproductiva 1999-2000 se observó en la colonia de El Cóndor el éxito repro-

ductivo más alto registrado en psittaciformes, con una supervivencia del 91% de los pichones (Masello y Quillfeldt 2002). En esas dos temporadas no se registraron casos de predación ni enfermedades; toda la mortalidad de pichones fue a causa de la falta de alimento (Masello y Quillfeldt 2003). Esto sugiere que las parejas reproductivas pueden disminuir la provisión de alimento a los pichones durante condiciones adversas. Como ya postulara Williams (1966), una fuerte inversión en la progenie presente puede estar asociada a una reducción en la propia supervivencia y a una menor probabilidad de éxito reproductivo futuro. Debido a esto, se puede esperar un compromiso entre los recursos asignados a la progenie y los recursos utilizados para el mantenimiento propio durante una temporada reproductiva, generándose un conflicto entre los padres y la progenie durante condiciones de recursos limitados (Stearns 1989). Un principio básico de la ecología predice que animales con un ciclo de vida corto invertirán más intensamente en la progenie presente, mientras que animales con ciclos de vida más largos asignarán más recursos a su propia supervivencia y, por lo tanto, a la progenie futura (Trivers 1974). Los psittaciformes son aves con ciclos de vida largo, por lo que los individuos reproductivos deberían usar en su propio mantenimiento recursos que se encuentren en cantidades limitadas. En el Loro Barranquero, los altos valores de masa y condición corporal observados en adultos reproductivos durante las condiciones adversas de La Niña, junto al bajo aprovisionamiento de los pichones, sugieren una importante inversión en la reproducción futura (Masello y Quillfeldt 2003).

PREDACIÓN

La información disponible sobre predación de Loro Barranquero es escasa. En el Área Natural Protegida Punta Bermeja (o La Lobería), en Río Negro, se han registrado casos de predación de loros por parte del Halcón Peregrino (Paz 1992), algo que se ha observado también en la zona central y en el extremo oeste de la colonia de El Cóndor (R Ure, com. pers.), en cuyos acantilados suele nidificar esta rapaz. Estos acantilados de arenisca son altos e inestables (un promedio de 26.55 m; Angulo y Casamiquela 1982) y, por lo tanto, de muy

difícil acceso. Los únicos casos observados de predación sobre loros corresponden a aves predatoras. Se han podido observar unos pocos casos de robo de huevos y pichones por parte del Chimango (F Llanos y M Failla, com. pers.), pero esto ha sucedido en muy contadas ocasiones desde el comienzo de las tareas de investigación en la colonia de El Cóndor (en octubre de 1998). El Chimango es constantemente repelido por grandes bandadas de Loro Barranquero (Masello y Quillfeldt 2002). A unos 450 m del extremo oriental de la colonia de El Cóndor (Masello et al. 2006b), durante la temporada reproductiva 2001-2002, se han observado casos de predación de pichones por parte de la Lechuza de Campanario (Masello y Quillfeldt, datos no publicados). Esta lechuza nidificó en una cavidad relativamente amplia formada al colapsar un nido de Loro Barranquero sobre otro nido que estaba ubicado inmediatamente por debajo. La Lechuza de Campanario crió durante esa temporada cinco pichones de una postura de seis huevos. Cinco nidos vecinos de Loro Barranquero, de un total de 52, sufrieron predación por parte de esta lechuza. Ocho pichones fueron capturados y retirados del nido por la lechuza mientras otros dos murieron a causa de las heridas recibidas. Cuatro de los cinco nidos de Loro Barranquero predados poseían un pequeño "balcón" delante de la entrada, que pudo haber servido de soporte para un mejor acceso por parte de la lechuza a los nidos. Todos los nidos predados eran relativamente poco profundos (0.9–1.7 m) y con bocas más grandes que el promedio. Tanto en las colonias de El Cóndor y de La Lobería (Paz 1992), como en la del Río Quequén Salado, en Buenos Aires (octubre de 2003 y febrero de 2005; P Grilli, com. pers.), se han detectado intentos de predación sobre los loros por parte del Águila Mora. En El Cóndor y La Lobería los casos exitosos de predación por parte del Águila Mora parecen ser pocos, mientras que en Río Quequén Salado nunca se observó una captura exitosa por parte del predador, gracias a los vuelos en grupo que realizaban los loros. En La Lobería se han observado también intentos fallidos de predación por parte del Aguilucho Común (*Buteo polyosoma*) (D Paz Barreto, com. pers.).

En resumen, dos características del Loro Barranquero parecen ser altamente efectivas en reducir los casos de predación. Las colo-

nias de nidificación serían muy seguras, particularmente en lo que respecta a repeler predadores mamíferos y reptiles. Sin embargo, las aves logran ocasionalmente preñar sobre huevos y pichones del Loro Barranquero. La segunda característica de la especie que resulta altamente efectiva tanto en evadir al predador como en repelerlo es el comportamiento de bandada. En El Cóndor son comunes las bandadas de más de 200 individuos (Masello et al. 2006b). No obstante, faltan estudios detallados de predación sobre el Loro Barranquero, particularmente para las subespecies *Cyanoliseus patagonus andinus* y *Cyanoliseus patagonus bloxami*. Estos estudios podrían dilucidar la importancia de la predación (o la falta de ésta) sobre la demografía de esta especie.

INVESTIGACIONES EN DESARROLLO

Para concluir, se presentan a continuación las cinco líneas principales de investigación que se encuentran en este momento en desarrollo en Argentina sobre el Loro Barranquero.

(1) Los psittacíformes colorean sus plumas con colores estructurales (producto de la nanoestructura de las plumas) y con una serie de pigmentos llamados psittacofulvinas (Masello et al. 2004, 2008a, 2009b). Estos pigmentos parecen encontrarse únicamente en el orden Psittaciformes (McGraw y Nogare 2005). Aunque no resulta obvio a los ojos humanos, mediciones espectrométricas del plumaje de loros salvajes revelaron que los adultos son sexualmente dicromáticos (Masello et al. 2009b). La coloración del Loro Barranquero del noreste de la Patagonia también mostró variación entre temporadas reproductivas, en relación con las diferentes fases del fenómeno de ENOS (Masello et al. 2008a). Futuros trabajos se proponen clarificar las relaciones observadas con respecto a la condición corporal de los individuos (Masello et al. 2008a).

(2) El Loro Barranquero del noreste de la Patagonia carece de hemoparásitos (Masello et al. 2006a) a pesar de la gran cantidad de ectoparásitos que lo afectan (Masello y Quillfeldt 2004b, Di Iorio et al. 2010). Esta ausencia de hemoparásitos se ha reportado también en estudios llevados a cabo en psittacíformes silvestres de otras partes del mundo (Masello et al. 2006a) y está en línea con la teoría que propone que los hemospo-

ridios aviaries evolucionaron en los trópicos del Viejo Mundo (Valkiunas et al. 2003, 2004), donde se encuentran ampliamente distribuidos, y penetraron recientemente a América Central y América del Sur a través de la Región Neártica del Holártico (Valkiunas et al. 2003, 2004, Masello et al. 2006a). La ausencia de hemoparásitos podría ser también explicada por una fuerte inmunidad innata en los psittaciformes. Esta segunda hipótesis se encuentra actualmente en estudio a través del muestreo de la sangre del Loro Barranquero y de otras especies del mundo.

(3) Estudios recientes sobre recuentos de leucocitos en muestras de sangre de Loro Barranquero del noreste de la Patagonia (Masello et al. 2009a, Plischke et al. 2010) sugieren también que posee una fuerte inmunidad innata. Plischke et al. (2010) pudieron establecer una fuerte correlación entre la variabilidad interanual en los valores de leucocitos de los adultos y las condiciones ambientales asociadas a las distintas fases del fenómeno ENOS. Actualmente se están estudiando los valores de leucocitos de pichones, con particular énfasis en la condición corporal de los individuos.

(4) Algunas especies de ectoparásitos, entre ellos pulgas, piojos y chinches, parecen tener una fuerte asociación con el Loro Barranquero del noreste de la Patagonia (e.g., Mey et al. 2002, Blank et al. 2007, Di Iorio et al. 2010). Las grandes cantidades de ectoparásitos registradas en los nidos estudiados (e.g., Masello y Quillfeldt 2004b, Di Iorio et al. 2010) podrían también aportar evidencias a favor de la hipótesis de la fuerte inmunidad innata en psittaciformes. Con el estudio de nuevos grupos de ectoparásitos se busca en la actualidad poner a prueba posibles relaciones con la capacidad inmunológica de estas aves.

(5) Por último, se ha visto que los pichones de Loro Barranquero mantienen al menos un cierto grado de fidelidad a su lugar de origen (filopatría). Individuos anillados como pichones en la colonia de El Cóndor regresaron a nidificar y a criar a sus propios pichones a escasos metros de su nido de origen (se han podido detectar hasta el momento tres hembras y cuatro machos; Masello y Quillfeldt, datos no publicados). Al momento de la recaptura las tres hembras tenían cuatro, seis y ocho años de edad, respectivamente, mientras que tres de los machos tenían cuatro años y el otro

tenía ocho años. Una observación anecdótica sugiere que el Loro Barranquero comenzaría a prepararse para la reproducción a los dos años de edad. En una oportunidad, un macho de dos años de edad, anillado como pichón en El Cóndor, fue encontrado excavando un nido a 2–3 m de su nido de origen (Masello y Quillfeldt, datos no publicados). En la gran mayoría de los casos, los pichones no regresan al nido luego de haber volado la primera vez. Sin embargo, se han observado pichones que sí regresaron a los nidos varios días después de haber hecho su primer vuelo (Masello y Quillfeldt, datos no publicados). Estas observaciones sugieren que los pichones podrían ser capaces de reconocer su nido de origen luego de abandonarlo. A favor de esta interpretación, se observó un pichón que, habiéndose escapado durante las mediciones de rutina en El Cóndor con una edad de siete semanas, regresó dos días después a su nido, ubicado a unos 12 m de altura en un acantilado sobre el Océano Atlántico. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que en este caso particular el pichón podría haber regresado guiado por sus progenitores. En las aves son generalmente las hembras las que se dispersan, mientras que los machos permanecen y se reproducen en sus áreas de origen (Greenwood 1980). Sin embargo, en algunos loros neotropicales son los machos los que dispersan (Caparroz et al. 2009). En el Loro Barranquero del noreste de la Patagonia ambos sexos regresan a reproducirse a su colonia de origen. Lamentablemente, el reducido tamaño muestral de los estudios realizados hasta la fecha no permite sacar conclusiones. Un incremento del tamaño muestral a través de la continuación de las tareas llevadas a cabo en El Cóndor, en conjunto con un detallado estudio demográfico (e.g., Veran y Beissinger 2009), permitirán dilucidar el patrón de dispersión.

AGRADECIMIENTOS

Los más de 14 años de investigación aquí descritos no hubiesen sido posibles sin la ayuda de las siguientes personas: Miguel Alcalde, María Eugenia Alonso, Orlando Amaya, Cecilia Barbieri, Brent Barret, Andy Bennett, Emilio Bereilh, Stephan Blank, Julio Bufelli, Johan Buyse, Tati Boffa, Dan dan Bolotín, Andrés Bosso, Axel Braunlich, Kate Buchanan, Enrique Bucher, Mirta Carbajal, Hernán Casañas, Claudio Chehébar, Gustavo Choconi, Alejandro Cisnero, David Clarke, Ramón Conde, Bill Conway, Gabriel

Cortéz, Gemma Cruz, Francesca Cunnigham, Cristian Dadda, Gert Dahms, Adolfo Dallorso, Alicia de la Puente, Jürgen Deckert, Adrián Di Giacomo, Luis di Giacomo, Soledad Díaz, Hernán e Ivana Díaz Varela, Charles Doty, María Inés Elfi, Marcela Elli, Jörg Eppelen, Alec Earnshaw, Miguel Escobar, Carlos Espinosa, Mauricio Failla, Esteban Fernández, Wolfgang Fiedler, Víctor Fratto, Hugo Freije, Guillermo Frías, Bob Furness, James Gilardi, Pablo Giovine, Anja Gladbach, Néstor y César Gómez, Patricia González, Maïke y Günther Grabs, Graham y Patricia Harris, Humberto Iglesias, María Laura Josens, Laura Juárez, Santiago Krapovickas, Monika Krome, Christian Kutzcher, Lilach Levy, Mariano Linares, Nora Lisnizer, Fabián Llanos, Fabiana Lo Nostro, Joanna Loughrey, Rosemary Low, Thomas Lubjuhn, Guillermo Luna Jorquera, Pablo Manzano Baena, Mara Marchesan, Walter Marcial, Marita Masello, Freddy Masera, Bill Meier, Guillermo Mercuri, Santiago Merino, Mariela Messina, Eberhard Mey, Katharina Misof, Yoshan Moodley, Erich Möstl, Roger Mundry, Gabriela Murga Velasco, José M. Musmeci, Enrique Narvaes, Juanjo Navarro, Martina Nohl, Jorge Nori, Gastón Palleiro, Adrián, María Luján, Cacho, Rita y Gabriel Pagnossin, Alicia Pelliza de Sbriller, Élica Parisi, Daniel Paz Barreto, Raquel Percáz, María Perrotta, Nélica Perrotta, Pedro Pesatti, H.-U. Peter, Bob Pilgrim, Andreas Plischke, Hernán Povedano, Don Preisler, Friedel, Volker y Winfried Quillfeldt, Cristina Ramundo, Sandra Rivera, Gabriel Rosa, Oscar Saá, Sergio Sánchez, Gabriele Schafheitte, Rosemary Scofield, Ravinder Sehgal, Verónica Seijas, Pedro Simón, John Sloggett, Tina Sommer, Simone Schroff, Edith Sonnenschein, Lorenzo Sympton, Anna Šramkova, Georgina Strange, Krystyna Szulecka, Marcos Tatian, Adalberto Taux, Lisa Tell, Vicky Temperton, Dietmar Todt, Ricardo Torres, Roberto Ure, Luis Valenzuela Riquelme, Roberto Vargas, Susana Vázquez, Jorge Veiga, Franziska Vogel, Martin Wikelski, Dory Willis, y Pablo Yorio. También quisieramos agradecer el apoyo de las siguientes instituciones: Aves Argentinas, Institut für Verhaltensbiologie (Freie-Universität Berlin), Institut für Ökologie (Friedrich-Schiller-Universität Jena), Centro de Información Meteorológica (Servicio Meteorológico Nacional, Argentina), Municipio de Viedma, Dirección de Fauna Silvestre de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Este proyecto ha sido parcialmente financiado por: Municipio de Viedma, Estado de Turingia (Alemania), International Bureau del BMBF de Alemania (ARG 99/020), Secretaría de Ciencia y Técnica de Argentina (AL/A99-EXIII/003), Deutsche Forschungsgemeinschaft (QU148-1, Alemania), University of Bristol, World Parrot Trust, British Ecological Society, Cardiff University, Fundación Patagonia Natural, German Ornithologists' Society (DO-G), Vogelwarte Hiddensee, Vogelwarte Helgoland, Vogelwarte Radolfzell, Liz Claiborne Art Ortenberg Foundation (LCAOF), Wildlife Conservation Society

(WCS) y Max-Planck-Institut für Ornithologie. Las investigaciones aquí descriptas cuentan con el permiso de la Dirección de Fauna de la Provincia de Río Negro, Argentina (Exp. N° 143089-DF-98).

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ANGULO RJ Y CASAMIQUELA RM (1982) Estudio estratigráfico de las unidades aflorantes en los acantilados de la costa norte del Golfo de San Matías (Río Negro y extremo austral de Buenos Aires) entre los meridianos 62° 30' y 64° 30' W. *Mundo Ameghiano* 2:20–73
- ÁLVAREZ JA Y VILLAGRA PE (2009) *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana* 35:49–63
- BADANO EI, CAVIERES LA, MOLINA-MONTENEGRO MA Y QUIROZ CL (2005) Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments* 62:93–108
- BALLARI S (2010) *Evaluación del daño agrícola del Loro Barranquero (Cyanoliseus patagonus) en el nordeste de la Patagonia*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba
- BALMFORD A, GREEN RE Y JENKINS M (2003) Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology and Evolution* 18:326–330
- BARROS V (1934) Una excursión ornitológica a las cordilleras del Estero Peuco. *Revista Chilena de Historia Natural* 38:134–141
- BARROWS WB (1884) Birds of the lower Uruguay. *Auk* 1:20–30
- BLANK SM, KUTZSCHER C, MASELLO JF, PILGRIM RLC Y QUILLFELDT P (2007) Stick-tight fleas in the nostrils and below the tongue: evolution of an extraordinary infestation site in *Hectopsylla* (Siphonaptera: Pulicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 149:117–137
- BRUNO G Y TORRES R (2006) *Distribución, status, caracterización del hábitat y diagnóstico de uso del Loro Barranquero (Cyanoliseus patagonus) en el centro de Argentina*. Proyecto Elé, Córdoba
- BUCHER EH, BERTIN MA Y SANTAMARIA AB (1987) Reproduction and molt in the burrowing parrot. *Wilson Bulletin* 99:107–109
- BUCHER EH Y RINALDI S (1986) Distribución y situación actual del Loro Barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) en la Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 1:55–61
- BUCHER EH Y RODRÍGUEZ EN (1986) Sobre la presencia del Loro Barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) en el Uruguay. *Hornero* 12:303–304
- CABRERA AL (1971) Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1–42
- CAPARROZ R, MIYAKI CY Y BAKER AJ (2009) Contrasting phylogeographic patterns in mitochondrial DNA and microsatellites: evidence of female philopatry and male-biased gene flow among regional populations of the Blue-and-Yellow Macaw (Psittaciformes: *Ara ararauna*) in Brazil. *Auk* 126:359–370

- CASTELLANOS A (1932) Aves del valle de los Reartes (Córdoba). *Hornero* 5:1–40
- CIONE AL, TONNI EP Y SOIBELZON L (2003) The broken zig-zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 5:1–19
- DABBENE R (1910) Ornitología argentina. Catálogo sistemático y descriptivo de las aves de la República Argentina, de las regiones limítrofes con Brasil, Paraguay, Bolivia, Chile y de los archipiélagos e islas al sur y sureste del continente americano hasta el Círculo Polar Antártico. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 18:1–513
- DABBENE R (1935) ¿Los loros deben ser considerados plaga nacional? *Hornero* 6:59–63
- DARRIEU CA (1980) Las razas geográficas de *Cyanoliseus patagonus* (Aves: Psittacidae). *Neotropica* 26:207–216
- DI IORIO O, TURIENZO P, MASELLO JF Y CARPINTERO DL (2010) Insects found in birds' nests from Argentina. *Cyanoliseus patagonus* (Vieillot, 1818) [Aves: Psittacidae], with the description of *Cyanolicimex patagonicus*, gen. n., sp. n., and a key to the genera of Haematosiphoninae (Hemiptera: Cimicidae). *Zootaxa* 2728:1–22
- FAILLA M, SEIJAS VA, QUILLFELDT P Y MASELLO JF (2008) Potencial impacto del loro barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) sobre cultivos del nordeste patagónico de Argentina: percepción del daño por parte de los productores locales. *Gestión Ambiental* 16:27–40
- FORSHAW JM (1978) *Parrots of the world*. Segunda edición. David & Charles, Londres
- FORSHAW JM (1989) *Parrots of the world*. Tercera edición. Landsdowne Editions, Willoughby
- GALAZ LEIGH JL (2005) *Plan nacional de conservación del Trichahue, Cyanoliseus patagonus bloxami* Olson, 1995, en Chile. Corporación Nacional Forestal, Santiago
- GIBSON E (1879) Ornithological notes from the neighbourhood of Cape San Antonio, Buenos Ayres. *Ibis* 21:405–424
- GIBSON E (1880) Ornithological notes from the neighbourhood of Cape San Antonio, Buenos Ayres. *Ibis* 22:1–38
- GLADE A (1993) *Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile*. Segunda edición. Corporación Nacional Forestal, Santiago
- DE GRAHL W (1985) *Papageien: lebenweise, Arten, Zucht*. Eugen Ulmer, Stuttgart
- GREENWOOD PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162
- GRILLI PG, SOAVE GE, ARELLANO ML Y MASELLO JF (2012) Abundancia relativa del Loro Barranquero (*Cyanoliseus patagonus*) en la provincia de Buenos Aires y zonas limítrofes de La Pampa y Río Negro. *Hornero* 27:63–71
- GRUBB TC JR (1989) Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional status. *Auk* 106:314–320
- HOLMGREN M, STAPP P, DICKMAN CR, GRACIA C, GRAHAM S, GUTIÉRREZ JR, HICE C, JAKSIC F, KELT DA, LETNIC M, LIMA M, LÓPEZ BC, MESERVE PL, MILSTEAD WB, POLIS GA, PREVITALI MA, RICHTER M, SABATÉ S Y SQUEO FA (2006a) Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:87–95
- HOLMGREN M, STAPP P, DICKMAN CR, GRACIA C, GRAHAM S, GUTIÉRREZ JR, HICE C, JAKSIC F, KELT DA, LETNIC M, LIMA M, LÓPEZ BC, MESERVE PL, MILSTEAD WB, POLIS GA, PREVITALI MA, RICHTER M, SABATÉ S Y SQUEO FA (2006b) A synthesis of ENSO effects on drylands in Australia, North America and South America. *Advances in Geosciences* 6:69–72
- HÖY G (1968) Über brutbiologie und eier einiger vögel aus Nordwest-Argentinien. *Journal für Ornithologie* 109:425–433
- HUDSON WH (1923) *Birds of La Plata*. JM Dent and Sons, Nueva York
- KLAUKE N, MASELLO JF, QUILLFELDT P Y SEGELBACHER G (2009) Isolation of tetranucleotide microsatellite loci in the burrowing parrot (*Cyanoliseus patagonus*). *Journal of Ornithology* 150:921–924
- LANE AA Y SCLATER PL (1897) Field-notes on the birds of Chile. *Ibis* 3:8–51
- LLANOS F, FAILLA M, GARCÍA GJ, GIOVINE PM, CARBAJAL M, GONZÁLEZ PM, PAZ BARRETO D, QUILLFELDT P Y MASELLO JF (2011) Birds (Aves) from the endangered Monte, the steppes and coastal biomes from the Province of Río Negro, Northern Patagonia, Argentina. *Check List* 7:782–797
- LEONARDI G Y OPORTO NR (1983) Biogenetic erosion structures (modern parrots' nests) on marine and fluvial cliffs in Southern Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 55:293–295
- L'HEUREUX ML, LEE S, LYON B (en prensa) Recent multidecadal strengthening of the Walker circulation across the tropical Pacific. *Nature Climate Change*
- LÓPEZ RP, LARREA ALCÁZAR D Y MACÍA MJ (2006) The arid and dry plant formations of South America and their floristic connections: new data, new interpretation? *Darwiniana* 44:18–31
- LUBJUHN T, SRAMKOVA A, MASELLO JF, QUILLFELDT P Y EPPLER JT (2002) Truly hypervariable DNA fingerprints due to exceptionally high mutation rates. *Electrophoresis* 23:517–519
- MASELLO JF, CHOCONI RG, HELMER M, KREMBERG T, LUBJUHN T Y QUILLFELDT P (2009a) Do leucocytes reflect condition in nestling burrowing parrots (*Cyanoliseus patagonus*) in the wild? *Comparative Biochemistry and Physiology A* 152:176–181
- MASELLO JF, CHOCONI RG, SEHGAL RMN, TELL LA Y QUILLFELDT P (2006a) Blood and intestinal parasites in wild Psittaciformes: a case study of Burrowing Parrots (*Cyanoliseus patagonus*). *Ornitología Neotropical* 17:515–529
- MASELLO JF, LUBJUHN T Y QUILLFELDT P (2008a) Is the structural and psittacofulvin-based colouration of wild Burrowing Parrots *Cyanoliseus patagonus* condition dependent? *Journal of Avian Biology* 39:653–662

- MASELLO JF, LUBJUHN T Y QUILLFELDT P (2009b) Hidden dichromatism in Burrowing Parrots *Cyanoliseus patagonus* as revealed by spectrometric colour analysis. *Hornero* 24:47–55
- MASELLO JF, MARCHESAN M Y QUILLFELDT P (2008b) Zehn Jahre Forschung in der größten Papageienkolonie der Welt - Teil 1: Die felsensittiche im Nordosten Patagoniens. *Papageien* 12/2008:426–429
- MASELLO JF, PAGNOSSIN GA, PALLEIRO GE Y QUILLFELDT P (2001) Use of miniature security cameras to record behaviour of burrow-nesting birds. *Vogelwarte* 41:150–154
- MASELLO JF, PAGNOSSIN ML, LUBJUHN T Y QUILLFELDT P (2004) Ornamental non-carotenoid red feathers of wild Burrowing Parrots. *Ecological Research* 19:421–432
- MASELLO JF, PAGNOSSIN ML, SOMMER C Y QUILLFELDT P (2006b) Population size, provisioning frequency, flock size and foraging range at the largest known colony of Psittaciformes: the Burrowing Parrots of the north-eastern Patagonian coastal cliffs. *Emu* 106:69–79
- MASELLO JF Y QUILLFELDT P (2002) Chick growth and breeding success of the Burrowing Parrot. *Condor* 104:574–586
- MASELLO JF Y QUILLFELDT P (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
- MASELLO JF Y QUILLFELDT P (2004a) Consequences of La Niña phase of ENSO for the survival and growth of nestling Burrowing Parrots on the Atlantic coast of South America. *Emu* 104:337–346
- MASELLO JF Y QUILLFELDT P (2004b) Are haematological parameters related to body condition, ornamentation and breeding success in wild burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*? *Journal of Avian Biology* 35:445–454
- MASELLO JF Y QUILLFELDT P (2005a) La colonia de loros barranqueros en la costa rionegrina de El Cóndor. Un patrimonio mundial. Pp. 349–371 en: MASERA RE, LEW J Y SERRA PEIRANO G (eds) *Las mesetas patagónicas que caen al mar: la costa rionegrina*. Ministerio de Familia, Gobierno de Río Negro, Viedma
- MASELLO JF Y QUILLFELDT P (2005b) Villa Marítima El Cóndor. Pp. 338–339 en: DI GIACOMO AS (ed) *Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad*. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires
- MASELLO JF Y QUILLFELDT P (2008) Klimawandel und Brutverhalten: erfolgreich brüten in wechselhafter Umwelt? Eine Fallstudie am felsensittich. *Vogelwarte* 46:302–303
- MASELLO JF Y QUILLFELDT P (2011) Felsensittiche - farbenfrohe Charaktervögel in den Patagonischen Steppen und auf beiden Seiten der Anden. *Der Falke* 58:12–19
- MASELLO JF, QUILLFELDT P, MUNIMANDA GK, KLAUKE N, SEGELBACHER G, SCHAEFER HM, FAILLA M, CORTÉS M Y MOODLEY Y (2011) The high Andes, gene flow and a stable hybrid zone shape the genetic structure of a wide-ranging South American parrot. *Frontiers in Zoology* 8:art16
- MASELLO JF, SRAMKOVA A, QUILLFELDT P, EPPLER JT Y LUBJUHN T (2002) Genetic monogamy in burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*? *Journal of Avian Biology* 33:99–103
- MCGRAW KJ Y NOGARE MC (2005) Distribution of unique red feather pigments in parrots. *Biology Letters* 1:38–43
- MERILÄ J, KRUK LEB Y SHELDON BC (2001) Natural selection on the genetical component of variance in body condition in a wild bird population. *Journal of Evolutionary Biology* 14:918–929
- MEY E, MASELLO JF Y QUILLFELDT P (2002) Chewing lice (Insecta, Phthiraptera) of the Burrowing Parrot *Cyanoliseus p. patagonus* (Vieillot) from Argentina. *Rudolstädter Naturhistorische Schriften, Supplement* 4:99–112
- MOSCHIONE FN Y BANCHS RA (2006) Proyecto Calas. Una experiencia de manejo adaptativo para el aprovechamiento sustentable de psitácidos y como estrategia de conservación de sus hábitats en la Argentina. Pp. 27–37 en: BOLKOVIC ML Y RAMADORI D (eds) *Manejo de fauna silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable*. Dirección de Fauna Silvestre, Buenos Aires
- NORES M E Y ZURIETA D (1983) Especiación en las Sierras Pampeanas de Córdoba y San Luis (Argentina), con descripción de siete nuevas subespecies de aves. *Hornero* Número Extraordinario:88–102
- PAZ D (1992) Aguila Mora y Halcón Peregrino predando en Punta Bermeja, Río Negro. *Nuestras Aves* 27:35
- PEREYRA JA (1923) Las aves de la región ribereña de la provincia de Buenos Aires. *Hornero* 3:159–174
- PEZZOLA A, WINSCHER C Y SÁNCHEZ R (2004) *Estudio multitemporal de la degradación del monte nativo en el partido de Patagones - Buenos Aires*. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Ascasubi
- PLISCHKE A, QUILLFELDT P, LUBJUHN T, MERINO S Y MASELLO JF (2010) Leucocytes in adult Burrowing Parrots *Cyanoliseus patagonus* in the wild: variation between contrasting breeding seasons, gender and condition. *Journal of Ornithology* 151:347–354
- ROIG-JUÑENT S, FLORES G, CLAVER S, DEBANDI G Y MARVALDI A (2001) Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47:77–94
- ROJAS MARTÍNEZ ME (2008) *Estudio de la interacción entre las poblaciones de loro trichahue *Cyanoliseus patagonus bloxami*, y la actividad agrícola en las comunas de Vicuña y Monte Patria, Región de Coquimbo*. Servicio Agrícola y Ganadero, Ministerio de Agricultura, Gobierno de Chile, Santiago

- ROPELEWSKI CF Y HALPERT MS (1987) Global and regional scale precipitation patterns associated with El Niño/southern oscillation. *Monthly Weather Review* 115:1606–1626
- ROPELEWSKI CF Y HALPERT MS (1989) Precipitation patterns associated with the high index phase of the southern oscillation. *Journal of Climate* 2:268–289
- SCOFFIELD R (2010) Lista comentada y variación estacional de las aves del Establecimiento Marahué y la zona de Pedro Luro, provincia Buenos Aires, Argentina. *BioScriba* 3:1–14
- SNYDER N, MCGOWAN P, GILARDI J Y GRAJAL A (2000) Parrots. *Status survey and conservation action plan 2000–2004*. IUCN, Gland and Cambridge
- STEARNS SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3:259–268
- STONE W (1927) Order Psittaciformes. Pp. 719–724 en: SCOTT WB (ed) *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896–1899. Vol. II. Zoology: Ornithology. Part V. Psittacidae-Icteridae*. J. Pierpont Morgan Publication Fund, Princeton
- STRATFORD JA Y STOUFFER PC (2001) Reduced feather growth rates of two common birds inhabiting Central Amazonian forest fragments. *Conservation Biology* 15:721–728
- TAMBUSSI C, ACOSTA HOSPITALECHE C Y HORLENT N (2007) La avifauna del Cuaternario de Argentina: inferencias paleoambientales a partir del registro de los Psittacidae. Pp. 69–80 en: PONS GX Y VICENS D (eds) *Geomorfología Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló*. Societat d'Història Natural de les Balears, Palma de Mallorca
- TRIVERS RL (1974) Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14:249–264
- VALKIUNAS G, IEZHOVA TA, BROOKS DR, HANELT B, BRANT SV, SUTHERLIN ME Y CAUSEY D (2004) Additional observations on blood parasites of birds in Costa Rica. *Journal of Wildlife Diseases* 40:555–561
- VALKIUNAS G, SALAMAN P Y IEZHOVA TA (2003) Paucity of Hematozoa in Colombian Birds. *Journal of Wildlife Diseases* 39:445–448
- DE LA VEGA SG (2003) *Patagonia, las leyes de la estepa*. Contacto Silvestre Ediciones, Buenos Aires
- VERAN S Y BEISSINGER SR (2009) Demographic origins of skewed operational and adult sex ratios: perturbation analyses of two-sex models. *Ecology Letters* 12:129–143
- VILLAGRA PE, MARONE L Y CONY MA (2002) Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 27:416–421
- VOITZUK L (1975) El Loro Barranquero, plaga agrícola del sud de la provincia de Buenos Aires. *Boletín Fitosanitario* 48:31–34
- WESTEN K (1995) Felsensittiche *Cyanoliseus p. patagonus* - nicht jedermanns sache. *Papageien* 8/1995:172–174
- WETMORE A (1926) Observations on the birds of Argentina, Paraguay, Uruguay, and Chile. *Bulletin of the United States National Museum* 133:1–448
- WHITE EW (1882) Notes on birds collected in the Argentine Republic. With notes by P. L. Sclater. *Proceedings of the Zoological Society of London* 40:591–629
- WILLIAMS GC (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100:687–690