

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Ecología de nidificación de *Amazona auropalliata auropalliata*  
(Psittaciformes: Psittacidae) en Costa Rica

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado  
en Biología para optar al grado de Magister Scientiae

ANGÉLICA MARÍA RODRÍGUEZ CASTILLO

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica

2004

## DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es dedicada a mi familia, amigos y profesores los cuales me brindaron su apoyo desde el momento en que empecé la maestría.

Agradezco a Gilbert Barrantes por todos los invaluable conocimientos, consejos, tiempo y esfuerzo invertido en mi tesis. A Jessica Eberhard y Federico Bolaños por el aporte de valiosos conocimientos, comentarios y recomendaciones al manuscrito. A Timothy Wright por compartir conmigo sus experiencias de campo con estas loras (especialmente, localización de nidos), por sus invaluable recomendaciones, contactos y por proveer gran parte del equipo de campo.

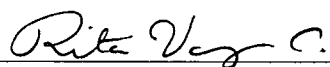
Agradezco a mi asistente Santos Estrada por su extraordinario esfuerzo y entusiasmo durante todo el trabajo, de igual manera a José Jiménez, Humberto López y Jorge Santamaría quienes trabajaron temporalmente como asistentes de campo. En El Pelón de la Bajura a Antonio Loaisiga, Francisco Sandoval y Julio Quezada por toda la colaboración prestada. A Fernando Pinto y flia. (propietarios de Hacienda Los Ahogados) por permitirme trabajar en su propiedad. En ACG a Roger Blanco por el apoyo logístico y al personal de las diferentes estaciones de ACG por proveer información para la localización de los nidos.

Mi agradecimiento especial al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por becarme para la maestría y por pagar una parte de la tesis.

Agradezco a mi familia por el apoyo espiritual y por financiar la otra parte del trabajo.

Mi agradecimiento especial a Dios por darme la fortaleza espiritual para terminar exitosamente la maestría y por no permitir que las limitaciones económicas enfrentadas durante la etapa de campo, influyeran negativamente en el desarrollo de mi tesis.

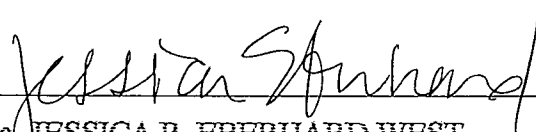
“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de *Magister Scientiae*”.



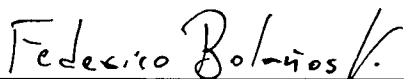
MSC. RITA VARGAS CASTILLO  
REPRESENTANTE DE LA DECANA  
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO



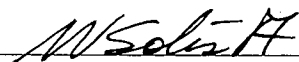
Dr. GILBERT BARRANTES MONTERO  
DIRECTOR DE TESIS



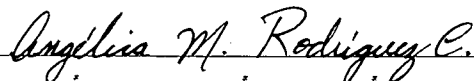
Dra. JESSICA R. EBERHARD WEST  
ASESORA



MSC. FEDERICO BOLAÑOS VIVES  
ASESOR



Dra. MARÍA VIRGINIA SOLÍS ALVARADO  
DIRECTORA  
PROGRAMA DE POSGRADO EN BIOLOGÍA



ANGÉLICA MARÍA RODRÍGUEZ CASTILLO  
CANDIDATA

## ÍNDICE

Dedicatoria y agradecimientos.....	ii
Hoja de aprobación.....	iii
Prefacio.....	vi
Resumen.....	vii
Lista de cuadros.....	xi
Lista de figuras.....	xv
Introducción general.....	1
Capítulo 1. Comportamiento y éxito reproductivo de la lora de nuca-amarilla <i>Amazona auropalliata auropalliata</i> (Psittaciformes: Psittacidae) en Costa Rica.	
Resumen.....	8
Introducción.....	9
Sitios de estudio y métodos.....	11
Resultados.....	17
Establecimiento del territorio.....	20
Postura de huevos.....	22
Incubación.....	23
Desarrollo de crías.....	24
Inicios de desarrollo de crías.....	25
Final de desarrollo de crías.....	26
Post-pérdida de la nidada o post abandono del nido.....	27
Éxito reproductivo.....	27
Discusión.....	29

Agradecimientos.....	37
Literatura citada.....	38
Apéndice.....	41
Capítulo 2. Crecimiento y desarrollo de los pichones de loras nuca-amarilla ( <i>Amazona auropalliata auropalliata</i> ) en Costa Rica.	
Resumen.....	47
Introducción.....	48
Sitios de estudio y métodos.....	49
Resultados.....	53
Discusión.....	57
Agradecimientos.....	61
Literatura citada.....	62
Apéndice.....	65
Capítulo 3. Selección de nidos en loras de nuca-amarilla ( <i>Amazona auropalliata auropalliata</i> ) en un bosque seco trópic.	
Resumen.....	71
Introducción.....	72
Sitios de estudio y métodos.....	74
Resultados.....	78
Discusión.....	86
Agradecimientos.....	92
Literatura citada.....	93
Apéndice.....	96
Conclusiones generales.....	103
Recomendaciones generales.....	106

## PREFACIO

Esta tesis fue escrita de acuerdo con el Reglamento de Tesis del Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica. Esta dividida en tres capítulos y cada uno está escrito siguiendo el formato de artículo científico de una revista en particular. El capítulo 1 está escrito según el formato de la revista *Ornitología Neotropical*. El capítulo 2 sigue el formato de la revista *Ibis*, mientras que el capítulo 3 sigue el formato de la revista *Condor*. Cada capítulo está escrito para ser leído independientemente y por esta razón fue necesario repetir cierta información a través de los capítulos.

Rodríguez Castillo, Angélica María

Ecología de nidificación de *Amazona auropalliata auropalliata* (Psittaciformes: Psittacidae) en Costa Rica.

Tesis de Maestría Académica en Biología. – San José, C. R.:

A. M. Rodríguez Castillo., 2004

123 h.: 36 il. – 62 refs.

## RESUMEN

El género *Amazona* consta de 31 especies, siendo uno de los géneros de psitácidos más diversos del Neotrópico. El saqueo de nidos, la captura de juveniles y adultos para el comercio ilegal a nivel nacional e internacional, unido a la pérdida de los hábitat han contribuido a la disminución significativa de las poblaciones en muchas partes de Centro, Sudamérica y el Caribe. Estos factores han afectado negativamente las poblaciones de *Amazona auropalliata auropalliata* en Costa Rica, poniendo en riesgo de extinción a esta subespecie. Por esta razón, recientemente esta especie fue transferida del Apéndice II al Apéndice I del CITES (donde se encuentran las especies objeto de los más rigurosos controles de exportación-importación y reciben el mayor nivel de protección. Se estudió el comportamiento reproductivo de los adultos, así como los factores que inciden en el fracaso reproductivo de estas loras. De igual forma, se evaluó el patrón de crecimiento y desarrollo de las crías, el cual es uno de los tópicos menos estudiados en los psitácidos neotrópicales. Además, se exploró el patrón de selección de nidos en las áreas de nidificación evaluadas.

El trabajo de campo se desarrolló en cinco sitios (*i.e.*, tres protegidos y dos no protegidos) del bosque tropical seco de la Provincia de Guanacaste, durante el periodo reproductivo de Diciembre de 2002 a Mayo 2003. Se monitorearon 25 parejas (10 focales y 15 no focales). Se evaluaron las conductas reproductivas de los progenitores (*e.g.*, el

tiempo promedio por periodo de observación focal dedicado por ellos al cuidado de las crías), el éxito reproductivo de los adultos (*e.g.*, en términos de pichones volantones y nidadas exitosas) y se midieron diversos aspectos reproductivos de estas loras. Al eclosionar los huevos en cada nidada, los pichones fueron anillados, medidos y pesados cada semana hasta el final del periodo de crías. A partir de las medidas de peso y de las otras dimensiones morfométricas se calcularon las tasas de crecimientos de los pichones que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantones, así como las tasas de crecimiento con respecto al orden de eclosión. Para evaluar la selección de los nidos en las áreas de estudio se compararon árboles-nido ocupados y no ocupados. Para esto se midieron diferentes dimensiones de los árboles-nido ocupados y no ocupados por las loras, así como otras características (*e.g.*, estado físico del árbol, orientación de la entrada de la cavidad, número de cavidades en los árboles y la posición de la cavidad en el árbol, entre otros) que podrían influir en la selección de las cavidades para la anidación.

Los resultados sugieren que la conducta reproductiva de los adultos (con pocas excepciones) es típica de los loros del Nuevo Mundo. Factores como el intervalo de posturas sucesivas, duración de la incubación, edad de abandono del nido por las crías son similares a los encontrados en otras Amazonas. El éxito reproductivo encontrado durante este trabajo es muy bajo (16.67% en términos de pichones volantones y 20% en términos de nidos con al menos un pichón volantón) y es principalmente afectado por el saqueo de nidos y la depredación. Las tasas de crecimientos oscilaron entre 0.14 y 0.19, y son similares a las reportadas para otras Amazonas. Las tasas de crecimiento ~~varían con~~ respecto al orden de eclosión, donde los primogénitos y segundos pichones eclosionados tuvieron tasas de crecimiento más altas que los pichones eclosionados en tercer y cuarto



orden de eclosión. La longitud del tarso, tibia, arco del ala, cola, pico y culmen) tuvieron un crecimiento alométrico negativo con respecto al peso.

Los árboles-nidos ocupados y no ocupados no difirieron significativamente con respecto a la mayoría de las dimensiones, excepto por la altura de la cavidad en el árbol. Las parejas no son selectivas al escoger la orientación de las aperturas de las cavidades. Las loras tienden a ubicar sus nidos en árboles de *Samanea saman* y *Albizia niopoides*. Utilizan árboles con condiciones físicas buena y regular, con cavidades ubicadas en las ramas y con una sola entrada. No obstante, la utilización de árboles y nidos con las características anteriores, no indica que las parejas tienen preferencia por anidar en árboles o nidos con esas características. Por el contrario, la utilización se debe a que en las áreas de anidación hay una mayor disponibilidad de cavidades y árboles con esas características. Los resultados muestran que en las áreas que han sido deforestadas, hay una gran disponibilidad de cavidades con características apropiadas, que no están siendo ocupadas por las loras. Ésto sugiere que en la actualidad la población de loras es baja en comparación con el número de cavidades apropiadas disponibles en las áreas de anidación.

En conclusión, es necesario implementar estrategias de conservación encaminadas a reducir el saqueo de nidos, el cual es el principal causante del bajo éxito reproductivo de *A. a. auropalliata*. Las variaciones encontradas en las tasas de crecimiento con respecto al orden de eclosión indican que en condiciones de escasez de alimento, los pichones eclosionados en tercer y cuarto orden de eclosión serían los más susceptibles a morir de hambre. En los sitios evaluados, la disponibilidad de nidos no parece ser un factor limitante para la reproducción de estas loras, ya que aún en áreas deforestadas existen muchas cavidades apropiadas disponibles que no están siendo ocupadas por las loras. Es

necesario desarrollar estudios dirigidos a dar un seguimiento más detallado del ingreso de juveniles a las poblaciones silvestres (*e.g.*, medir la sobrevivencia de pichones post-abandono del nido), cuantificar la mortalidad de adultos y actualizar la información sobre el estado poblacional de *A. auropalliata* en Costa Rica.

Rodríguez Castillo, Angélica María

Loras, psitácidos, pichones, comportamiento, reproducción, eclosión, crecimiento, nidificación, saqueo, nidos, cavidades.

Gilbert Barrantes Montero, Ph. D.  
Ornitología y Genética

## LISTA DE CUADROS

### Capítulo 1

Cuadro 1. Etapas del ciclo reproductivo de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.....43

Cuadro 2. Categoría de fracaso en los intentos de nidificación de las parejas de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.....44

Cuadro 3. Periodos de observación correspondientes a las diferentes etapas del ciclo reproductivo de *A. a. auropalliata* en Costa Rica. \*\* Sub-etapas en que se dividió la etapa de Desarrollo de crías.....44

Cuadro 4. Aspectos relacionados al acicalamiento mutuo entre los miembros de las parejas de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.....45

Cuadro 5. Frecuencia de las entradas de frente o de espalda al nido por las parejas focales de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.....45

Cuadro 6. Aspectos reproductivos de *A. a. auropalliata* en Costa Rica y *A. o. panamensis* en Panamá.....46

### Capítulo 2

Cuadro 1. Volumen (mm <sup>3</sup> ) promedio de los huevos con respecto al orden de postura en las nidadas de <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica.....	66
Cuadro 2. Volumen (mm <sup>3</sup> ) promedio de los huevos con respecto al tamaño de la nidada en las <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica.....	66
Cuadro 3. Medidas morfológicas de las crías de <i>A. a. auropalliata</i> al nacer y al final del periodo de Desarrollo de crías.....	66
Cuadro 4. Relación entre el peso (g) y el crecimiento de las diferentes medidas morfométricas (mm) en pichones de <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica.....	70

### Capítulo 3

Cuadro 1. Categorías de clasificación del estado físico de los árboles ocupados y no ocupados por <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica. (Clasificación basada en Sauad <i>et al.</i> 1991).....	97
Cuadro 2. Especies de árboles y palmas usados por <i>A. a. auropalliata</i> para la nidificación en el área de estudio en Guanacaste, Costa Rica. *Para cada especie se indica el número de nidos y el porcentaje del total de nidos encontrados.....	98

Cuadro 3. Especies de árboles y palmas ocupados y no ocupados por <i>A. a. auropalliata</i> para la nidificación en el área de estudio en Guanacaste, Costa Rica. ( $\chi^2= 8.45$ , g.l.=11, P = 0.67).....	98
Cuadro 4. Dimensiones de cavidades ocupadas y no ocupadas por <i>A. a. auropalliata</i> en el área de estudio en Guanacaste, Costa Rica. Medidas en cm, con excepción de las áreas, que son en cm <sup>2</sup> .....	99
Cuadro 5. Clasificación de los árboles-nidos ocupados y no ocupados por <i>A. a. auropalliata</i> y <i>A. o. panamensis</i> . El % correcto corresponde al número de cavidades ocupadas y no ocupadas que están correctamente clasificadas dentro de su categoría. Los valores de P indican el grado de variación entre las cavidades ocupadas y las no ocupadas.....	99
Cuadro 6. Dimensiones de los nidos de <i>A. a. auropalliata</i> en el área de estudio en Guanacaste, Costa Rica y <i>A. o. panamensis</i> en tierras bajas de San Juan, Chiriquí, Panamá (Rodríguez 2000). En <i>A. o. panamensis</i> : ** Representan las medianas (datos no distribuidos normalmente).....	100
Cuadro 7. Orientaciones de las entradas de las cavidades disponibles (nidos ocupados y cavidades no ocupadas por <i>A. a. auropalliata</i> ) en Guanacaste, Costa Rica. ( $\chi^2=12.67$ , g.l.= 4, P = 0.01). Los valores esperados fueron calculados asumiendo que la probabilidad de ocurrencia de todas las orientaciones es igual.....	101

Cuadro 8. Orientaciones de las entradas de los nidos ocupados por <i>A. a. auropalliata</i> en Guanacaste, Costa Rica. ( $\chi^2= 2.72$ , g.l.= 4, $P > 0.05$ ). Los valores esperados para esta prueba se calcularon basándose en la disponibilidad total de cavidades.....	101
Cuadro 9. Número de cavidades en árboles ocupados y no ocupados por <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica. ( $\chi^2= 0.84$ , g.l. = 2, $P = 0.66$ ).....	101
Cuadro 10. Número de entradas en cavidades ocupadas y no ocupadas para la nidificación por <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica. ( $\chi^2= 3.10$ , g.l. = 2, $P = 0.21$ ).....	102
Cuadro 11. Posición de la cavidad en árboles ocupados y no ocupados por <i>A. a. auropalliata</i> para la nidificación en Costa Rica. ( $\chi^2= 3.98$ , g.l. = 2, $P = 0.14$ ).....	102
Cuadro 12. Estado físico en árboles ocupados y no ocupados por <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica. ( $\chi^2= 1.33$ , g.l. = 1, $P = 0.25$ ).....	102

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

- Figura 1. Área en que se llevó a cabo el estudio sobre la ecología de nidificación de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.....41
- Figura 2. Tiempo promedio (+ DS) por periodo de observación (3 h) invertido por las hembras de *A. a. auropalliata* al cuidado de las crías.....42
- Figura 3. Tiempo promedio (+ DS) por periodo de observación (3 h) invertido por los machos de *A. a. auropalliata* al cuidado de las crías.....42
- Figura 4. Tiempo promedio (+ DS) por periodo de observación (3 h) invertido por las parejas de *A. a. auropalliata* a la alimentación de las crías.....43

### Capítulo 2

- Figura 1. Área en que se llevó a cabo el estudio de la ecología de nidificación de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.....65
- Figura 2. Medidas morfológicas utilizadas para evaluar el crecimiento de los pichones de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.....65

Figura 3. Crecimiento de los pichones de <i>A. a. auropalliata</i> que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantones.....	67
Figura 4. Crecimiento de los pichones primogénitos de <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica. .....	67
Figura 5. Crecimiento de los pichones eclosionados de segundo de <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica.....	68
Figura 6. Crecimiento de los pichones eclosionados de tercero de <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica.....	68
Figura 7. Crecimiento de los pichones eclosionados de cuarto de <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica.....	69
Figura 8. Crecimiento de los 11 pichones de <i>A. a. auropalliata</i> que abandonaron el nido Rica.....	69
 <u>Capítulo 3</u>	
Figura 1. Área donde se llevó a cabo el estudio de la ecología de nidificación de <i>A. a. auropalliata</i> en Costa Rica.....	96



Figura 2. Dimensiones de las cavidades ocupadas y no ocupadas por la lora nuca-amarilla  
(*A. a. auropalliata*) en Costa Rica.....97

## INTRODUCCIÓN GENERAL

El orden Psittaciformes tiene 352 especies de loros, pericos, guacamayas y cacatúas distribuidas principalmente en las regiones tropicales, subtropicales y subtempladas (Juniper y Parr 1998), siendo el Neotrópico y Australia las regiones geográficas con la mayor riqueza de especies de psitácidos (Forshaw 1989, Juniper y Parr 1998). Dentro de las aves, Psittacidae es la familia con más especies amenazadas (Collar *et al.* 1994). Este problema es particularmente serio en el Neotrópico, ya que 44 de las 90 especies que están dentro de alguna de las categorías de amenaza, residen en esta región geográfica (Collar *et al.* 1992, 1994, Collar y Juniper 1992).

A nivel global, los psitácidos constituyen un grupo de aves poco estudiado, a pesar de ser muy populares como mascotas y de tener tantas especies amenazadas y varias extintas. Beissinger y Snyder (1992) consideran que en el caso de especies neotrópicas, el desconocimiento de la biología de los loros, se debe en parte a las características propias de este grupo de aves (*e.g.*, loros son difíciles de atrapar, nidifican en cavidades altas, las cuales son difíciles de observar y alcanzar, además muchas especies residen en el bosque tropical). La información existente sobre el estado poblacional, biología reproductiva, selección de nidos, crecimiento de las crías, distribución de la comida y proporción de sexos en las nidadas de estas aves en condiciones naturales es escasa. La mayoría de la información disponible está concentrada en unas pocas especies, el comportamiento social y reproductivo de la mayoría de las especies, así como los problemas que éstas enfrentan para su supervivencia, es prácticamente desconocido. El género *Amazona* consta de 31

especies, siendo uno de los géneros de loros más diversos en el Neotrópico (Juniper y Parr 1998). Las especies de este género son comúnmente llamadas "loras o Amazonas" y en comparación con otros géneros de loros del Neotrópico, las "Amazonas" probablemente, son las mejores conocidas de todos los loros de esta región geográfica (Forshaw 1989).

Las Amazonas exhiben hermosos plumajes, mezclados con tonos amarillos, rojo, azul, morado y anaranjado en la cabeza, y rojo, azul y amarillo en las alas. Además, la habilidad excepcional de algunas especies para imitar el lenguaje humano las ha hecho muy populares como mascotas (Forshaw 1989, Juniper y Parr 1998). El saqueo persistente de nidos y la captura de adultos para el comercio nacional e internacional, unido a la pérdida de los hábitats de nidificación por la deforestación a gran escala, ha contribuido a la disminución significativa de las poblaciones en muchas partes de Centro, Sudamérica y el Caribe (Wright *et al.* 2001). Por esta razón, las Amazonas han sido incluidas en la lista de aves en peligro de extinción (Collar *et al.* 1994) y en alguno de los Apéndices de la Convención Internacional para Especies Silvestres de Flora y Fauna en Peligro (CITES).

*Amazona auropalliata auropalliata* es una de las tres subespecies de *Amazona auropalliata* (Juniper y Parr 1998). Esta subespecie se distribuye en la vertiente del pacífico desde Oaxaca en México hasta el noroeste de Costa Rica (Stiles y Skutch 1989). El alto nivel de saqueo de nidos, captura de juveniles y adultos para el comercio ilegal (nacional e internacional) y la destrucción de los hábitats de anidación, han provocado la disminución significativa de las poblaciones en Costa Rica (Stiles y Skutch 1989, Abadía *et al.* 1998, Juniper y Parr 1998), poniendo en riesgo de extinción a esta subespecie. Por

esta razón, recientemente esta especie fue transferida del Apéndice II al Apéndice I del CITES (donde se encuentran las especies objeto de los más rigurosos controles de exportación-importación y reciben el mayor nivel de protección).

Algunos aspectos sobre el comportamiento social (*e.g.*, vocalizaciones, dialectos) (Wright y Wilkinson 2001, Wright y Dorin 2001), la estructura genética de la población (Wright 1996, Wright y Wilkinson 2001), el éxito reproductivo (Wright *et al.* 2001) y la proporción de sexos en los pichones producidos por estas loras (South y Wright 2002) ya han sido documentados. En esta investigación se plantearon varios objetivos relacionados con el estudio de la ecología de nidificación de estas loras. El primer objetivo, desarrollado en el Capítulo 1, es estudiar el comportamiento reproductivo y evaluar el éxito reproductivo de los adultos de esta subespecie, en condiciones naturales, así como la identificación de los factores que más inciden en el fracaso reproductivo de estas loras.

Un segundo objetivo, desarrollado en el Capítulo 2, está relacionado con la observación, análisis y descripción del patrón de crecimiento y desarrollo de las crías. El patrón de crecimiento y desarrollo de las crías es uno de los tópicos menos estudiados dentro del grupo de los psittaciformes, especialmente en las especies neotropicales. Con respecto a este parámetro, dentro del Neotrópico sólo son conocidos algunos aspectos del crecimiento de los pichones de *A. vittata* en Puerto Rico (Snyder *et al.* 1987), *A. barbadensis* (Rojas-Suárez 1994), *A. viridigenalis* en el noreste de México (Enkerlin-Hoeflich y Hogan 1997) y *A. finschi* en México (Renton 2002).

En el Capítulo 3, se evaluó la selección de los nidos para la nidificación, mediante la comparación de los nidos ocupados y las cavidades no ocupadas dentro de las áreas de

anidación. La investigación fue realizada durante la estación seca (Diciembre de 2002 a Mayo de 2003) en la Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Incluyó tres sitios pertenecientes al Área de Conservación Guanacaste: Estación Forestal Experimental Horizontes, Refugio de Vida Silvestre Murciélagos y Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal; también se incluyeron dos haciendas privadas: Los Ahogados y El Pelón de la Bajura. Los resultados encontrados en este estudio, son comparados con la literatura disponible para psitácidos neotrópicos y no neotrópicos, y otros grupos de aves.

El uso de técnicas intervencionistas (*e.g.*, cría en cautiverio y la reintroducción a las poblaciones naturales de individuos criados en cautiverio), donde han fracasado las técnicas tradicionales de conservación (*e.g.*, la preservación de las poblaciones silvestres) ha sido ampliamente cuestionado por muchos biólogos conservacionistas (Derrickson y Snyder 1992). Se ha sugerido que la mejor estrategia para lograr la preservación de las especies se basa en el estudio de la ecología reproductiva, el comportamiento social de la especie y la identificación temprana de factores limitantes (*e.g.*, agentes causantes del fracaso reproductivo), entre otros aspectos. Por lo tanto, tomando en cuenta lo anterior, el estudio de los diferentes aspectos relacionados con la ecología de nidificación de *A. a. auropalliata* en Costa Rica, no sólo contribuye con el aumento de los conocimientos sobre el comportamiento social y reproductivo de estas loras en condiciones naturales. Además, ayuda a identificar los problemas que enfrentan las poblaciones naturales y provee información que ayude al diseño de estrategias de conservación, encaminadas a la protección y preservación de ésta y otras especies de loras de este género que enfrentan problemas similares.

## REFERENCIAS

- Abadía, G. K., K. Aparicio, M. Araiza, H. Gómez, D. Guerra y M. Hidalgo. 1998. Situación poblacional de *Amazona auropalliata* en Costa Rica. Informe técnico, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. pp. 16.
- Beissinger, S. R. and N. F. R. Snyder. 1992. Introduction. New World Parrots in Crisis: solutions from conservation biology. Pages xi in S. R. Beissinger and N. F. R. Snyder, editors. New world parrots in crisis. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Collar, N. J. and A. T. Juniper. 1992. Dimensions and causes of the parrot conservation crisis: solutions from conservation biology. Pages 1-24 in S. R. Beissinger and N. F. R. Snyder, editors. New world parrots in crisis. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Collar, N. J., Gonzaga, L. P., Krabbe, N., Madroño Nieto, A., Naranjo, L. G., Parker III, T. A. and Wegge, D. C. 1992. Threatened Bird of the Americas: the ICBP/IUCN Red Data Book. International Council for Bird Preservation, Cambridge, UK.
- Collar, N. J., Crosby, M. J. and Stattersfield, A. J. 1994. Birds to Watch 2: the World List of Threatened Birds. BirdLife Conservation Series no. 4, BirdLife International, Cambridge, UK.
- Derrickson, S. R. and N. F. R. Snyder. 1992. Potentials and Limits of Captive Breeding in Parrot Conservation: solutions from conservation biology. Pages 133-163 in S. R. Beissinger and N. F. R. Snyder, editors. New world parrots in crisis. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- Enkerlin-Hoeflich, E. C. and Hogan, K. M. 1997. Red-crowned Parrot, *Amazona viridigenalis*. In Poole, A. and Gill, F. (eds) The Birds of North America, No. 292. Washington, D.C.: The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and the American Ornithologists' Union.
- Forshaw, J. M. 1989. Parrots of the world. Third (revised) ed., Lansdowne Edition, Melbourne, Australia.
- Juniper, T. and M. Parr. 1998. Parrots: a guide to the parrots of the world. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut. 584 p.
- Renton, K. 2002. Influence of environmental variability on the growth of Lilac-crowned Parrot nestlings. *Ibis*: 144: 331-339.
- Rojas-Suárez, F. 1994. Biología reproductiva de la cotorra *Amazona barbadensis* (Aves: Psittaciformes) en la Península de Macanao, Estado de Nueva Esparta. Págs. 73-87 en *Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela*, editado por G. Morales, I. Novo, D. Bigio, A. Luy y F. Rojas-Suárez.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, and C. B. Kepler. 1987. The parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot. *Wes. Found. Vert. Zool.*, Los Angeles, California. 285 p.
- South, J. and T. F. Wright. 2002. Nestling sex ratios in the yellow-naped amazon: no evidence for adaptive modification. *Condor* 104: 437-440.
- Stiles G. and A. Skutch. 1989. A Guide to the Birds of Costa Rica. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press. Ithaca, New York. 511 p.
- Wright, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceeding Royal*

Society of London B. 263: 867-872.

- Wright, T. F. and M. Dorin. 2001. Pair Duets in the Yellow-naped Amazon (Psittaciformes: *Amazona auropalliata*): Response to Playbacks of Different Dialects. *Ethology*. 107: 111-124.
- Wright, T. F. and G. Wilkinson. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in a amazon parrot. *Proceeding Royal Society of London B*. 268: 609-616.
- Wright, T. F., C. A. Toft, E. Enkerlin-Hoeflich, J. Gonzalez-Elizondo, M. Albornoz, A. Rodríguez-Ferraro, F. Rojas-Suárez, V. Sanz, A. Trujillo, S. R. Beissinger, V. Berovides A., X. Gálvez A., A. T. Brice, K. Joyner, J. Eberhard, J. Gilardi, S. E. Koenig, S. Stoleson, P. Martuscelli, J. M. Meyers, K. Renton, A. M. Rodríguez, A. C. Sosa-Asanza, F. J. Vilella, and J. W. Wiley. 2001. Nest Poaching in Neotropical Parrots. *Conservation Biology*. Volume 15, No. 3, June 2001. Pages 710-720.



## CAPITULO I

Comportamiento y éxito reproductivo de la lora de nuca-amarilla *Amazona auropalliata*  
*auropalliata* (Psittaciformes: Psittacidae) en Costa Rica.

RESUMEN. – Se examinó la biología reproductiva del Amazona de nuca-amarilla (*A. a. auropalliata*) en el bosque seco del Pacífico Norte de Costa Rica, durante el periodo de nidificación de Diciembre 2002 a Mayo 2003. Este estudio provee información detallada acerca del comportamiento reproductivo y éxito de nidificación de las 25 parejas monitoreadas. Con pocas excepciones, el patrón general de comportamiento reproductivo de las parejas nidificantes es similar al reportado para psitácidos del Nuevo Mundo. El tamaño de la nidada varió entre 2 y 4 huevos. Consistentemente con lo reportado para otras loras del Neotrópico, el éxito reproductivo en esta subespecie fue muy bajo, ya que en las 25 parejas monitoreadas, el porcentaje de volantones fue de 16.67% (11 volantones de 66 huevos puestos) y éstos provenían del 20% (5 de 25) de los nidos encontrados. Los 11 volantones abandonaron el nido entre el 21 de Marzo y el 29 de Abril. Como se ha encontrado en otras Amazonas y psitácidos neotropicales, el saqueo de nidos parece ser la principal causa del fracaso en los intentos de nidificación (28% de nidos saqueados y 16% de nidos presumiblemente saqueados). Sin embargo, no se puede subestimar el impacto que ejercen los depredadores (causantes del fracaso del 12% de los nidos).

## INTRODUCCIÓN

*Amazona* es uno de los géneros del orden Psittaciformes con mayor número de especies (aproximadamente 31). El género tiene una amplia distribución geográfica en el Neotrópico y gran importancia comercial como mascotas en los mercados nacionales e internacionales (Juniper y Parr 1998) lo cual ha incidido en el aumento del riesgo de extinción de varias especies (Collar *et al.* 1994). Sin embargo, aún se conoce poco sobre el comportamiento social y la biología reproductiva de las poblaciones silvestres de estos loros. Probablemente, una de las razones de esta situación es que las Amazonas habitan en el dosel del bosque, nidifican en lugares de difícil acceso y utilizan cavidades como nidos (Forshaw 1989), dificultando así la recolecta de datos.

Las investigaciones se han enfocado en el estudio de la ecología de nidificación de especies que residen en islas del Caribe, y de éstas, *Amazona vittata* (Snyder *et al.* 1987, Wilson *et al.* 1995, 1997), *Amazona leucocephala bahamensis* (Gnam 1991, Gnam y Rockwell 1991) y *Amazona barbadensis* (Rojas- Suárez 1994) son probablemente las mejor conocidas. Se han documentado aspectos de la biología reproductiva de algunas especies continentales, entre éstas, tres especies de *Amazona* en el noreste de México (Enkerlin-Hoeflich 1995) y más recientemente los estudios relacionados al comportamiento de nidificación de *Amazona finschi* (Renton y Salinas- Melgoza 1999) y éxito de nidificación y supervivencia de eclosión de *Amazona aestiva* (Seixas y Mouráo 2002) en Brasil. No obstante, a excepción de datos relacionados al saqueo de nidos de *A. auropalliata* en Costa Rica y Guatemala (Wright *et al.* 2001) e información acerca del comportamiento reproductivo de *A. ochrocephala panamensis* (Rodríguez 2000) muy poco se conoce sobre la biología reproductiva de las Amazonas en Centroamérica.

*Amazona auropalliata* incluye tres subespecies (*A. a. auropalliata*, *A. a. parvipes* y *A. a. caribaea*) distribuídas desde las tierras bajas del pacífico-este de México hasta el noroeste de Costa Rica, además las regiones de la Mosquitia e Islas Bay en Honduras, y en el Noreste de Nicaragua (Juniper y Parr 1998). Estas tres subespecies han sufrido un grave decline de sus poblaciones (Juniper & Parr 1998), principalmente causados por la destrucción de sus hábitats de nidificación y saqueo de nidos para el comercio nacional e internacional, razón por la cual esta especie fue transferida del Apéndice II al Apéndice I del CITES (donde se encuentran las especies objeto de los más rigurosos controles de exportación-importación y que reciben el mayor nivel de protección).

*Amazona auropalliata auropalliata* se encuentra distribuida en la vertiente del Pacífico desde Oaxaca hasta el noroeste de Costa Rica (Juniper y Parr 1998). En este país se distribuye desde la región de Carara hasta los Bosques secos del Pacífico Norte de Guanacaste (Stiles y Skutch 1989, Juniper y Parr 1998). A lo largo de todo su ámbito, las poblaciones de esta subespecie han disminuído notablemente en las últimas décadas (Juniper y Parr 1998). En Costa Rica, la población ha sido reducida a niveles muy bajos (Stiles y Skutch 1989) o ha desaparecido localmente, particularmente en áreas no protegidas, reduciéndose así su ámbito de distribución natural (Stiles 1985, Abadía *et al.* 1998).

El presente trabajo provee información sobre el comportamiento reproductivo de *A. a. auropalliata* en hábitats naturales de Costa Rica. Se cuantifican aspectos relacionados con la inversión parental. Entre éstos, el tiempo que los progenitores permanecen dentro del nido, cerca del nido y fuera del área de nidificación a lo largo de las diferentes etapas del ciclo reproductivo, tiempo dedicado para alimentar a los pichones, así como otras

conductas de los adultos relacionados con la nidificación. Además, se evalúa el éxito reproductivo de esta subespecie. La información obtenida en este estudio es comparada con los resultados registrados para *Amazona ochrocephala panamensis* en Panamá, y otros psittacíformes neotropicales y no neotropicales.

## SITIOS DE ESTUDIO Y MÉTODOS

### *Area de estudio.*

Esta investigación se realizó durante la estación seca (Diciembre de 2002 – Mayo de 2003) en la Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Incluyó algunos sitios pertenecientes al Área de Conservación Guanacaste: Estación Forestal Experimental Horizontes, Refugio de Vida Silvestre Murciélago y Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal. También, dos haciendas privadas: Los Ahogados y El Pelón de la Bajura (Fig.1). En el área de estudio se presenta una estación lluviosa bien definida, que abarca los meses de mayo a octubre, y la estación seca se extiende desde diciembre a marzo. Los meses de abril y noviembre podrían ser considerados como meses de transición, puesto que las lluvias están presentes pero con menor regularidad. Las áreas de estudio reciben una precipitación anual de 1,500 a 2,000 mm y la temperatura promedio anual es 27.1°C (Estación Meteorológica del Aeropuerto Internacional Daniel Oduber, Liberia, Guanacaste). En las haciendas, el área de estudio consiste de parcelas de cultivos y potreros con árboles, mientras que en los otros sitios, la mayoría del bosque es denso. En las diferentes áreas de estudio, la vegetación está dominada por árboles de *Samanea saman*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Tabebuia rosea*, *T. ochracea*, *Bombacopsis quinatum*, *Casearia arguta*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Acrocomia vinifera* y *Avicennia germinans*.

### *Localización de nidos y cavidades para la nidificación.*

Se localizaron los nidos a través de observación directa de las cavidades, seguimiento visual de los loros, vocalizaciones e información suministrada por Tim Wright y algunos residentes del área. Sólo se consideró como nidos activos aquellas cavidades en las cuales se detectaron huevos o pichones de *A. a. auropalliata*. Para la inspección de los nidos se utilizaron escaleras metálicas fijas y colgantes, y la ayuda permanente de un asistente y temporal de otros dos asistentes de campo.

### *Método de muestreo.*

En total se localizaron 30 nidos, de los cuales se tuvo acceso a 25. Los cinco restantes estuvieron en árboles y palmas demasiado dañados y peligrosos para ser revisados regularmente. De los 25 nidos incluidos en el estudio, 5 estuvieron en la Hacienda Los Ahogados, 15 en la Hacienda El Pelón de la Bajura, 2 en la Estación Experimental Forestal Horizontes, 2 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Bahía Junquillal y 1 en el Refugio de Vida Silvestre Murciélago (Fig. 1). Diez de los 25 nidos, se escogieron para observaciones focales de comportamiento. El resto fueron considerados como nidos no focales. Para un seguimiento más preciso de los individuos se realizó un marcado pasivo (Eberhard 1998b) de cada una de las 10 hembras focales, utilizando Rhodamina B (tinte no tóxico de color rojo). El primer marcado de las hembras fue realizado durante el inicio de la postura de huevos y posteriormente, se observó que los individuos marcados incubaban los huevos. Además en *Amazona ochrocephala panamensis*, donde se utilizó un laparoscómetro para el sexado (Rodríguez 2000) y en estudios de otros miembros de este género (Snyder *et al.* 1987, Gnam 1991, Wilson *et al.* 1995, Renton y Salinas-Melgoza 1999), se ha encontrado que las hembras se encargan de

la incubación. Por lo tanto, con base en los argumentos anteriores, es posible suponer que los individuos marcados eran las hembras. Debido a que el tinte no es permanente, se procedió a re-marcar pasivamente al individuo incubador, a intervalos regulares de 3 semanas.

El ciclo reproductivo de *A. a. auropalliata* se dividió en las siguientes etapas: Establecimiento del territorio, Postura de huevos, Incubación, Desarrollo de crías y Post-pérdida de la nidada o post abandono del nido. La etapa de Desarrollo de crías se dividió en dos sub-etapas: Inicios y Final (Cuadro 1).

#### *Seguimiento de nidos focales y no focales.*

Las observaciones de comportamiento en cada nido focal fueron realizadas en las horas de mayor actividad de las loras (06:00- 09:00 ó 15:00-18:00) desde 25m de distancia. Cada periodo de observación focal fue de 3 horas. Cada pareja focal se observó una semana en la mañana y la siguiente en la tarde.

A lo largo del ciclo reproductivo, los periodos de observación de las parejas focales se tomaron a intervalos de  $8.06 \pm 0.43$  días ( $n = 80$  periodos de observación focal, ámbito = 7 – 10 días), mientras que los nidos no focales se inspeccionaron cada ocho días. No obstante, durante la postura, eclosión de huevos y el final de la sub-etapa de Final de desarrollo de crías, todos los nidos (focales y no focales) fueron inspeccionados diariamente. Ésto se hizo con el objetivo de tener las fechas precisas de postura, eclosión de cada huevo y fecha de abandono del nido por cada cría o pérdida de la nidada. Para no interferir con el comportamiento normal de las parejas, cada inspección fue hecha cuando las parejas estuvieron fuera del área de nidificación o en momentos fuera del periodo de observación focal (posterior a 09:00 y antes de 14:00). Para observar el comportamiento de

los progenitores post-perdida de la nidada o post-abandono del nido, se hizo observaciones de los nidos focales hasta seis días después de que el nido fue depredado, saqueado o abandonado por el último pichón.

A lo largo de todo el periodo reproductivo, se midió: el tiempo dedicado por los progenitores al cuidado de las crías dentro y cerca del nido, y el tiempo que permanecieron fuera del área de anidación. El área de nidificación se define como el área de 100 m alrededor del nido. También se anotó la frecuencia y duración del acicalamiento mutuo, la frecuencia y tiempo dedicado por los machos a la alimentación de las hembras, la distancia con respecto al árbol-nido del árbol habitual de entrada al área de anidación y la distancia (con respecto a la apertura del nido) de la percha usada por los progenitores antes de entrar al nido. Además, la forma de entrada al nido (de espalda o de frente al nido) y el tiempo dedicado por los progenitores a alimentar a las crías. En las etapas de Establecimiento del territorio, Postura e Incubación, el tiempo dentro del nido, cerca del nido y fuera del área de anidación corresponde al tiempo que cada miembro de la pareja permaneció en cada uno de estos lugares. Sin embargo, en las sub-etapas de Inicios y Final de desarrollo de crías, las hembras mostraron estadías de larga duración en el nido y también realizaron visitas cortas al nido, mientras que los machos sólo realizaron visitas cortas al nido. Durante estas dos sub-etapas, en el caso de las hembras, el tiempo total dentro del nido corresponde a la suma del tiempo de estadías largas y el tiempo de visitas cortas. Además, el tiempo de visitas cortas también fue analizado independientemente del tiempo de estadías largas, puesto que se asumió que las visitas cortas fueron utilizadas por las hembras para alimentar a sus crías. Esta especulación se basa en que durante los primeros ocho días de la etapa de crías de cada nido focal, éstos fueron revisados antes y después de

las visitas cortas. Se encontró que los pichones que tenían el buche vacío en la revisión previa a la entrada de la hembra, posterior a la entrada de ella, tenían el buche lleno o medio lleno. La primera revisión fue realizada media hora antes del inicio del periodo de observación o cuando la pareja estuvo fuera del área de nidificación, mientras que la segunda revisión fue realizada al terminar el periodo de observación o cuando la pareja salió por segunda vez del área de anidación. Las medidas de tiempo de alimentación no son precisas, porque: 1) en algunas visitas cortas es posible que las hembras no estaban alimentando el 100% del tiempo que permanecieron dentro del nido y 2) en algunas estadías largas, pudo haber alimentación la cual no pudo ser cuantificada, por lo que, este tiempo dentro del nido no fue categorizado como “tiempo de alimentación” sino como “tiempo dentro del nido”. Por otro lado, como los machos sólo realizaron visitas cortas al interior del nido durante estas dos sub-etapas, para ellos el tiempo dentro del nido es igual al tiempo reportado para la “alimentación”. Como ocurre en el caso de las hembras, en los machos las medidas del “tiempo de alimentación” no son precisas, pues es posible que el tiempo que ellos permanecieron dentro del nido, no fue 100% utilizado para alimentar a los pichones. Para el análisis de estas variables se utilizaron Análisis de Varianza de 1 vía y factoriales.

En los nidos focales como en los no focales, se registró el tamaño de la nidada, fecha de la postura de huevos, intervalo entre posturas sucesivas, intervalo entre eclosiones sucesivas, número de huevos eclosionados, fecha de eclosión, duración de la incubación, fecha de abandono del nido por las crías, la longitud y el ancho de los huevos. Los huevos de los nidos focales y no focales se numeraron con lápiz. La longitud y el ancho de los huevos fueron medidos con un vernier con precisión de 0.05 mm. Al eclosionar, los



pichones de cada nidada focal y no focal fueron marcados temporalmente con anillos de alambre telefónico coloreados, luego éstos fueron remplazados por anillos de PVC coloreados, y aproximadamente a los 35 días de edad, se agregaron a los de PVC anillos de acero numerados. Además, se anotó las características generales sobre el aspecto interno de los nidos (tipo de material con que se preparó el nido, presencia de marcas que indiquen la ampliación del interior del nido por los loros).

***Éxito reproductivo y conservación.***

El éxito de eclosión se calculó de la siguiente manera: número de pichones/ número de huevos puestos x 100. El éxito reproductivo en los nidos focales y no focales se evaluó en términos de pichones volantones (número de pichones volantones / número de huevos puestos x 100) y en términos del porcentaje de nidos exitosos (número de nidos con al menos un pichón volantón / número de nidadas x 100). También, se cuantificó el número de huevos o pichones depredados, número de nidos con huevos o pichones saqueados por humanos, número de nidos fracasados por otras causas, así como el número de nidos con huevos no eclosionados. Puesto que no se obtuvo evidencias absolutamente confiables de depredación o saqueo de los nidos, se determinó el fracaso de los nidos, con base en evidencias indirectas (Cuadro 2).

Además, durante cada periodo de observación focal se midieron otros aspectos que podrían afectar el éxito reproductivo de las parejas: frecuencia de visitas de iguanas (*Iguana iguana*), garrobos (*Ctenosauria similis*) u otro depredador al árbol-nido o al área de nidificación y la frecuencia de visitas de humanos y otras parejas de *A. a. auropalliata* al área de anidación.

## RESULTADOS

A continuación se presentan datos que corresponden al seguimiento realizado a los 25 nidos o parejas (10 focales y 15 no focales) estudiadas. Algunos datos corresponden sólo a nidos focales, mientras que otros fueron tomados tanto en nidos focales como no focales (Ver metodología). En las 10 parejas focales se registró un total de 80 periodos de observación (cada periodo de 180 minutos de duración) distribuidos durante las diferentes etapas del ciclo reproductivo (Cuadro 3). El número de periodos de observación focal realizados en la mañana y en la tarde fueron 38 y 42, respectivamente.

En el 32% (8 de 25) de los nidos se encontró que los bordes de la entrada del nido estaban desprovistos de la corteza, pero no se observó a los miembros de las parejas realizando esta actividad. Los huevos fueron puestos sobre un colchón conformado por los restos de los materiales que se desprenden de las paredes internas del hueco, y algunas veces (11 de 25 nidos) también contenían algunas plumas de loras. Solamente en una ocasión, se encontró pequeños restos de excremento de vaca en un nido localizado al borde de la playa El Hachal en Murciélago.

### *Comportamientos reproductivos analizados para todas las etapas del periodo reproductivo.*

Incluyendo todas las etapas del ciclo reproductivo, el acicalamiento entre los miembros de la pareja fue observado en el 58.75% (47 de 80) de los periodos de observación. En el 36.25% de los periodos no se acicalaron y en 4 de los 80 periodos no se observaron a las loras en el área de anidación. En las 10 parejas monitoreadas se registró un total de 51 eventos de acicalamiento. Cuando se comparó el número de acicalamientos entre las 10 parejas, se encontró que los machos fueron acicalados con más frecuencia por

sus hembras (39 de 51 ó 76.47%), mientras que ellas sólo recibieron cerca del 25% (12 de 51 ó 23.53%) del total de eventos de acicalamiento registrados (Wilcoxon:  $Z = 2.80$ ,  $n = 10$  parejas,  $P < 0.05$ ). Con mayor frecuencia, las hembras y los machos fueron acicalados únicamente en el cuello y sólo ocasionalmente el acicalamiento fue restringido al cuello y la frente, o al cuello y diferentes partes de la cabeza (Cuadro 4). Los machos y las hembras difirieron significativamente con respecto al lugar del cuerpo donde fueron acicalados ( $\chi^2 = 5.70$ ,  $g.l. = 2$ ,  $P = 0.05$ ). Cuando ocurrió el acicalamiento, usualmente (40 de 51 eventos) uno de los miembros solicitó ser acicalado. Machos solicitaron ser acicalados con más frecuencia (28 de 40 acicalamientos solicitados) que las hembras. La solicitud del acicalamiento involucró un acercamiento al otro miembro de la pareja, luego el individuo que solicitó ser acicalado baja un poco y acerca su cabeza (erizando las plumas del cuello y a veces las de la frente a la vez) hacia el pico del otro individuo. Posteriormente, el individuo solicitante permanece con la cabeza casi inmóvil (en posición antes descrita), mientras es acicalado. Aparentemente, el individuo solicitante indica los lugares donde quiere ser acicalado, puesto que antes de recibir el acicalamiento, eriza las plumas de la región donde quiere ser acicalado, después de ser acicalado vuelve a plegarlas contra el cuerpo. Al finalizar el proceso, el solicitante vuelve el cuerpo a su posición normal (más erguido). Los machos invirtieron  $0.38 \pm 0.10$  min, ( $n = 12$  eventos, ámbito =  $0.22 - 0.5$  min) para acicalar a las hembras, mientras que éstas invirtieron  $0.51 \pm 0.21$  min para acicalar a los machos ( $n = 39$  eventos, ámbito =  $0.25 - 1.25$  min).

Durante todo el ciclo reproductivo, el (los) miembro(s) de las parejas nidificantes fueron muy cuidadosos al llegar y permanecer en el área de nidificación. Al llegar al área de anidación, pocas veces percharon directamente en el árbol-nido, realizaron movimientos

furtivos (evasivos) entre árboles del área de nidificación, estuvieron muy silenciosos mientras realizaban inspecciones visuales del área. En 80 periodos de observación focal se registraron 73 entradas (de uno o ambos miembros de la pareja) al área de nidificación. En la mayoría (69 de 73 ó 94.52 %) de las entradas registradas, el (los) miembro(s) de la pareja percharon en algún árbol del área, antes de perchar en el árbol-nido. En el resto de las entradas (4 de 73 ó 5.48%), el (los) integrante(s) de la pareja volaron directamente al árbol-nido. La distancia promedio de los árboles de entrada al área (con respecto, al árbol-nido) fue  $18.41 \pm 11.06$  m (n = 73 entradas, ámbito = 0 – 50 m).

La distancia promedio de la rama donde las hembras y los machos nidificantes percharon antes de entrar al nido fue  $1.32 \pm 1.47$  m (n = 76 entradas, ámbito = 0.30 – 8.98 m) y  $0.73 \pm 0.27$  m (n = 22 entradas, ámbito = 0.30 – 1.20 m), respectivamente. A lo largo del ciclo reproductivo, cuando los machos entraron al nido, usualmente lo hicieron de espalda al nido (Cuadro 5). Contrario a los machos, en las hembras, las frecuencias de entrada de espalda y de frente al nido fueron muy similares (Cuadro 5). Las hembras y los machos variaron significativamente en la forma de entrada al nido ( $\chi^2 = 10.77$ , g.l. = 1, P = 0.001) (Cuadro 5).

Durante toda la temporada reproductiva, en muy pocos periodos de observación se detectó la presencia de potenciales depredadores (e.g., *I. iguana* y *C. similis*) y humanos en el árbol-nido o el área de anidación. *I. iguana*, *C. similis* y humanos estuvieron presentes en 9, 7 y 14 periodos de observación, respectivamente. Sin embargo, *I. iguana* y *C. similis* pudieron pasar desapercibidos durante los periodos de observación, debido a que estos animales pasan parte del día en huecos de árboles. Por el contrario, otras parejas de loras visitaron con frecuencia (45 de 80 periodos) el área de anidación durante todo el ciclo

reproductivo. Cuando las parejas nidificantes detectaron a estos intrusos (*I. iguana*, *C. similis*, humanos u otras parejas) en el árbol-nido o en el área de anidación, la defensa del nido o el área de nidificación consistió principalmente de vocalizaciones (duetos, chillidos y llamados de contacto). En 32 de 75 (42.67%) ocasiones donde se reportó a intrusos en el área, los despliegues vocales fueron acompañados por despliegues visuales. Estos despliegues visuales consistían en caminar mostrando un despliegue agresivo (con la cola desplegada a manera de abanico y algunas veces las plumas de la frente y el cuello levantadas) sobre alguna percha del árbol-nido. La ocurrencia de los dos tipos de despliegues (*e. g.*, vocales y vocales + visuales) fue similar ante la presencia de los diferentes intrusos (*e. g.*, *I. iguana*, *C. similis*, humanos u otras parejas de loras) en las áreas de anidación ( $\chi^2 = 5.61$ , g.l. = 3,  $P = 0.13$ ).

***Establecimiento del territorio:*** Esta etapa se extendió desde mediados de Diciembre hasta las primeras dos semanas de Enero. Durante esta etapa se monitorearon 10 parejas, y el comportamiento de estas parejas durante el inicio de esta etapa consistió de conductas de “jugueteo” que involucraban vuelos y despliegues vocales en las áreas de nidificación. Las vocalizaciones se dieron desde una percha o durante los vuelos de un árbol a otro. Usualmente los individuos de la probable pareja permanecían perchados uno junto al otro, intercalando acicalamientos y algunas veces realizaban vuelos cortos y rápidos de un lado a otro de la copa del árbol o entre copas de diferentes árboles. Estas conductas, posiblemente están relacionadas con el reforzamiento de la unión de la pareja previo a la cópula (*e. g.*, estimulación para la cópula) o con el establecimiento del territorio. A medida que avanza esta etapa, la conducta de las parejas cambia ligeramente, enfocándose en actividades de inspección directa de las cavidades. El acercamiento al

probable árbol-nido fue lento, con movimientos furtivos y liderado por uno de los miembros de la pareja (como aún no se habían identificado los sexos, no se pudo saber el sexo del individuo líder). Cuando los individuos realizaron esta actividad, usualmente (10 de 12 periodos de observación) permanecían muy silenciosos y poco móviles, mientras realizaban una exploración visual detallada del área. Posteriormente, uno de los individuos percha en la entrada del nido o en una percha muy cercana a la apertura del nido y realiza otra inspección visual del área (mientras permanece casi inmóvil y silencioso) y luego entra al nido lentamente.

En 6 de 10 parejas observadas en esta etapa, se observó que uno de los miembros de la pareja mostraba un patrón de coloración diferente al exhibido por estas loras (*e.g.*, un collar amarillo tenue, otros tenían manchones o destellos amarillos tenues en el pecho, o exhibían algunas manchitas amarillas a los lados de la cara, o el cuello y el pecho). En esta etapa, los seis individuos que no exhibían estas características invirtieron largos periodos de tiempo dentro del nido (25.42% del periodo de observación ó  $45.75 \pm 24.56$  min, ámbito = 17 – 89 min) y cerca del nido (24.07% del periodo de observación ó  $43.33 \pm 21.69$  min, ámbito = 22 – 94 min). Los seis individuos con el patrón de coloración diferente pasaron poco tiempo dentro del nido ( $2.25 \pm 2.86$  min, ámbito = 4 – 7 min), aunque permanecieron mucho tiempo cerca del nido (50.23% del periodo de observación ó  $90.42 \pm 22.34$  min, ámbito = 61– 131 min). En las seis parejas incluidas en este análisis, los individuos con el patrón de coloración diferente permanecieron ~~significativamente~~ menos tiempo dentro del nido que los individuos que no mostraban estas características ( $F_{(1,44)} = 62.28$ ,  $P < 0.001$ ). También, se encontró que el tiempo total invertido en el área de nidificación (dentro del nido + cerca del nido) no varió mucho entre individuos con o sin el

patrón de coloración diferente ( $F_{(1,44)} = 0.10$ ,  $P = 0.76$ ). Las parejas como tal (independientemente de si los individuos tenían o no el patrón de coloración diferente) permanecieron más tiempo cerca del nido que dentro de éste ( $F_{(1,44)} = 55.81$ ,  $P < 0.001$ ).

En esta etapa fueron muy frecuentes (8 de 12 periodos de observación) las visitas de otras parejas (hasta 8 parejas simultáneamente) al área de nidificación. También, individuos de *I. iguana* visitaron el área (5 de 12 periodos de observación) durante esta etapa. Cuando éstos eventos ocurrieron, las parejas nidificantes defendieron el probable árbol-nido o el área de anidación contra los intrusos, y el comportamiento de defensa es similar al descrito anteriormente. No fue posible observar cópulas durante el inicio del periodo reproductivo.

**Postura de huevos:** El periodo de postura de huevos, ocurrió entre el 10 de enero y el 22 de febrero. Aunque la mayoría (24 de 25 ó 96%) de las hembras pusieron sus huevos entre el 10 de enero y el 4 de febrero, una hembra puso sus huevos entre el 21 – 22 de Febrero. Las 25 hembras pusieron un total de 66 huevos y el número de huevos por nidada varió entre 2 y 4 (Cuadro 6). Del total de nidos encontrados, 13 (52%) tuvieron 2 huevos, 8 (32%) nidos contenían 3 huevos y 4 (16%) tenían 4 huevos. Nidadas de 2 huevos no fueron significativamente más frecuentes que nidadas de 3 y 4 huevos ( $\chi^2 = 4.88$ , g.l.= 2,  $P = 0.09$ ). En una misma nidada los huevos fueron puestos cada siguiente día o cada dos días (Cuadro 6). Al evaluar los intervalos de postura de huevos en 22 nidadas, se encontró que huevos puestos cada siguiente o cada dos días fueron igualmente frecuentes ( $\chi^2 = 2.78$ , g.l.= 1,  $P > 0.05$ ) y el promedio entre postura de huevos fue 1.36 días. Los huevos son blancos y relativamente pequeños (Cuadro 6).

Las hembras permanecieron largos periodos (43.33% del periodo de observación ó  $78 \pm 36.85$  min,  $n= 10$  hembras, ámbito = 43 – 130 min) dentro del nido (Fig. 2), mientras que los machos no fueron observados entrando al nido durante esta etapa. Sin embargo, éstos permanecieron el 64.17% ( $115.5 \pm 22.88$  min.,  $n= 10$  machos, ámbito = 99 – 149 min.) del periodo de observación cerca del nido (Fig. 3). Durante esta etapa, el tiempo total en el área (dentro del nido + cerca del nido) invertido por los miembros de las parejas, es similar para ambos sexos ( $F_{(1,12)}= 0.03$ ,  $P = 0.87$ ). Por el contrario, las parejas como tal (independientemente del sexo) invirtieron mucho más tiempo cerca del nido que dentro de éste ( $F_{(1,12)}= 10.40$ ,  $P = 0.007$ ). Del mismo modo, las hembras permanecieron significativamente más tiempo dentro del nido que los machos ( $F_{(1,12)}= 38.16$ ,  $P < 0.001$ ).

**Incubación:** La duración promedio de la incubación fue  $25.79 \pm 1.65$  días ( $n= 17$  nidadas) (Cuadro 6). La incubación se inició después de la postura del primer huevo, puesto que se encontraron a hembras incubando antes de la postura del segundo huevo en cada nidada. Esta actividad es exclusivamente realizada por las hembras, puesto que sólo fueron observados incubando los individuos que fueron marcados dentro del nido durante el inicio de la postura de huevos. En contraste con los machos (Fig. 3), las hembras invirtieron el 51.24% ( $92.23 \pm 9.47$  min,  $n= 10$  hembras, ámbito = 74 – 106 min.) del periodo de observación dentro del nido incubando los huevos ( $F_{(1,36)}= 1137.82$ ,  $P < 0.001$ ). Ocasionalmente, las hembras dejaron el nido para perchar y descansar junto al macho en algún árbol del área de nidificación. Esto lo hacen por periodos relativamente cortos (14.22 % del periodo de observación ó  $25.59 \pm 10.21$  min,  $n= 10$  hembras, ámbito = 12 – 42 min.) (Fig. 3). Durante esta etapa, los machos permanecieron el 56.16% ( $101.09 \pm 18.86$  min,  $n= 10$  machos, ámbito = 57 – 132 min) del periodo de observación cerca del nido.



Las hembras invirtieron significativamente más tiempo (dentro del nido + cerca del nido) que los machos al cuidado de sus nidadas (vigilar e incubar los huevos) ( $F_{(1,36)}=11.31$ ,  $P=0.001$ ). Además, las parejas (sin importar el sexo) permanecen más tiempo cerca del nido que dentro del mismo ( $F_{(1,36)}=51.03$ ,  $P<0.001$ ). Durante esta etapa, las hembras salieron frecuentemente del área de anidación junto con el macho (Fig. 2), posiblemente para forrajear, aunque ocasionalmente los machos le regurgitaron comida a ellas (12 de 34 ó 35.29% periodos de observación). No obstante, la duración de la sesión de alimentación fue confiablemente cuantificada sólo en 7 de 12 eventos de alimentación observados. Para estos 7 eventos, la duración promedio de la sesión de alimentación fue  $3.5 \pm 2.28$  min (ámbito = 1.3 – 7.5 min). La alimentación ocurrió en árboles relativamente cercanos al árbol-nido ( $268.59 \pm 76.85$  m,  $n=12$  observaciones, ámbito = 112 – 356 m). Finalmente, el tiempo que los machos permanecieron cerca del nido no varió significativamente entre las etapas de Postura de huevos e Incubación ( $F_{(1,12)}=2.09$ ,  $P=0.17$ ).

**Desarrollo de crías:** El intervalo entre eclosiones sucesivas fue  $2.25 \pm 1.12$  días ( $n=12$  nidadas) (Cuadro 6). En 24 de 25 (96%) nidadas encontradas, los huevos eclosionaron entre el 1 de febrero y el 3 de marzo; mientras que una hembra tuvo su único huevo eclosionado el 18 de Marzo. La media de las eclosiones por nidada fue  $1.6 \pm 1.29$  huevos ( $n=25$  nidadas) y el porcentaje promedio del éxito de eclosión para las 25 nidadas fue 57.58% (38 de 66) (Cuadro 6). El resto de los huevos (42.42%) no eclosionaron por diversas razones (e.g., invasión de nidos por abejas búhos, depredación, huevos infértiles o mortalidad del embrión, y huevos con orificios pequeños). El promedio de pichones volantes por nidada fue  $0.44 \pm 1.04$  pichones ( $n=25$  nidadas) (Cuadro 6). A medida que

avanzó esta etapa (Inicios + Final de desarrollo de crías) e incrementó el crecimiento de los pichones, las hembras disminuyeron significativamente el tiempo que permanecen dentro del nido ( $F_{(1,16)}=43.99$ ,  $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0.72$ ,  $b = -7.30$ ).

*Inicios de Desarrollo de crías:* Durante las primeras 3 – 4 semanas del periodo de crías, las hembras invirtieron el 34.56% ( $62.2 \pm 7.89$  min,  $n= 5$  hembras, ámbito = 44 – 70 min) del periodo de observación dentro el nido. Igual que en etapas anteriores, en esta sub-etapa los machos permanecieron largos periodos de tiempo cerca del nido (53.04 % del periodo de observación ó  $95.47 \pm 14.09$  min,  $n= 5$  machos, ámbito = 1.5 – 7.5 min) (Fig. 3). Durante esta sub-etapa, las hembras permanecieron mucho más tiempo en el área de anidación (dentro del nido + cerca del nido) que los machos ( $F_{(1,16)}= 19.96$ ,  $P < 0.001$ ). También, las parejas (sin importar el sexo) invirtieron más tiempo cerca del nido que dentro de éste ( $F_{(1,16)}= 407.81$ ,  $P < 0.001$ ). De igual manera, las hembras pasaron significativamente más tiempo dentro del nido que los machos ( $F_{(1,16)}= 470.13$ ,  $P < 0.001$ ). Probablemente, parte del tiempo que las hembras invirtieron dentro del nido durante este periodo, fue para alimentar a las crías ( $4.01 \pm 1.03$  min,  $n= 5$  hembras, ámbito = 1.5 – 5 min) (Fig 4). Contrario a las etapas de Postura e Incubación, durante el inicio de desarrollo de crías, los machos entraron al nido, posiblemente para alimentar a las crías ( $5 \pm 1.45$  min,  $n= 5$  machos, ámbito = 1.5 – 7.5 min) (Fig. 4). A pesar de que los machos invirtieron más tiempo que las hembras para alimentar sus crías, estas diferencias no son significativas ( $F_{(1,20)}= 2.67$ ,  $P = 0.12$ ). También, las cinco parejas que sobrevivieron hasta esta sub-etapa invirtieron proporciones de tiempo similares en la alimentación de sus crías ( $F_{(4,20)}= 0.71$ ,  $P = 0.60$ ). El tiempo invertido por las hembras y los machos de cada pareja fue similar entre las cinco parejas ( $F_{(4,20)}= 0.20$ ,  $P = 0.93$ ).

*Final de Desarrollo de crías:* Solamente 1 de las 5 hembras focales monitoreadas en la sub-etapa anterior, llegó con éxito hasta esta sub-etapa. Durante la sub-etapa de Inicios de Desarrollo de crías, esta hembra permaneció el 35.71% ( $64.25 \pm 2.22$  min, ámbito = 62 – 67 min) del periodo de observación dentro del nido, mientras que en esta sub-etapa, solamente invirtió el 14.63% ( $26.33 \pm 10.12$  min, ámbito = 20 – 38 min.) del periodo de observación dentro de éste. Se encontró que a medida que progresó la etapa de crías (Inicios + Final de Desarrollo de crías), ella disminuyó marcadamente el tiempo que permaneció dentro del nido ( $F_{(1,5)} = 27.26$ ,  $P = 0.003$ ,  $R^2 = 0.81$ ,  $b = -9.0$ ). No obstante, permaneció mucho tiempo cerca del nido (42.59% del periodo de observación) (Fig. 2). Posiblemente, parte del tiempo total que la hembra permaneció dentro del nido en esta sub-etapa, fue dedicado a la alimentación de las crías ( $4.76 \pm 0.74$  min, ámbito = 4.2 – 5.6 min) (Fig. 4). Al igual que durante el Inicio de desarrollo de crías, en esta sub-etapa, el macho estuvo cerca del nido la mayor parte del periodo de observación (52.40% ó  $94.33 \pm 8.62$  min, ámbito = 85 – 102 min). Además, el macho continuó entrando al nido posiblemente para asistir a los pichones en la alimentación ( $5.33 \pm 0.25$  min, ámbito = 5.1 – 5.6 min) (Fig. 4).

La mediana de la edad de vuelo de las crías fue  $60.82 \pm 4.77$  días ( $n = 11$  pichones de 5 nidos) (Cuadro 6). Las crías del Pelón de la Bajura abandonaron el nido significativamente más rápido (a menor edad) que las crías nacidas en Horizontes (Mann-Whitney:  $Z = 1.99$ ,  $n = 5$  nidadas,  $P = 0.046$ ). Esto probablemente se debe a que, en comparación con las nidadas del Pelón de la Bajura, las crías nacidas en Horizontes provienen de nidadas más grandes (3 y 4 huevos), con porcentajes de eclosión y sobrevivencia de pichones del 100%. Por lo tanto, las crías de Horizontes podrían estar

tardando más tiempo en adquirir las condiciones físicas necesarias para el vuelo. De los 5 nidos con pichones volantones, 1 fue abandonado el 21 de marzo, 1 el 10 de abril, mientras que las crías de los 3 nidos restantes dejaron el nido en la última semana de abril.

En resumen, al evaluar el tiempo total en el área de anidación (dentro del nido + cerca del nido), invertido por las parejas nidificantes durante las cuatro etapas del periodo reproductivo (Postura de huevos, Incubación, Inicios de Desarrollo de crías y Final de Desarrollo de crías), se encontró que entre sexos existen diferencias grandes (a favor de las hembras) en el tiempo total de permanencia en el área de nidificación ( $F_{(1,76)} = 3.59$ ,  $P = 0.06$ ). Además, durante estas cuatro etapas, las parejas como tal (sin importar el sexo) permanecieron mucho más tiempo cerca del nido que dentro de éste ( $F_{(1,76)} = 69.44$ ,  $P < 0.001$ ) y las hembras permanecieron significativamente más tiempo dentro del nido que los machos ( $F_{(1,76)} = 342.38$ ,  $P < 0.001$ ).

***Post-pérdida de la nidada o post abandono del nido:*** En esta etapa, 8 de 10 parejas continuaron visitando el área de nidificación posterior a la pérdida de la nidada, pero no entraron al nido. Las otras dos parejas no regresaron al nido posterior al fracaso reproductivo. Tanto las hembras como los machos permanecieron en el área de anidación cerca de un tercio del periodo de observación ( $50 \pm 56.30$  min,  $n = 12$  periodos de observación, ámbito = 0 – 180 min).

***Éxito reproductivo:*** Los 25 nidos produjeron un total de 66 huevos. El éxito reproductivo en términos de pichones volantones fue 16.67% (11 volantones de 66 huevos puestos) (Cuadro 6). Solamente el 20% (5 de 25) de los nidos encontrados tuvieron al menos un pichón volantón. El 80% (20 de 25) de los nidos encontrados fracasaron por diversas razones: el 28% (7 de 25) fueron saqueados por humanos, 16% (4 de 25) con

pichones fueron presumiblemente saqueados, el 12% (3 de 25) contenían pichones depredados por *I. iguana*, 1 de 25 (4%) invadido por búhos, 1 invadido por abejas, 1 perdido por causa no determinada. Tres de 25 (12%) de los nidos tuvieron huevos no eclosionados por diversas razones (*e.g.*, infertilidad, mortalidad del embrión, o huevos con orificios pequeños). En general, el éxito reproductivo de *A. a. auropalliata* es muy bajo y al parecer, el saqueo de nidos por humanos es la principal causa del fracaso reproductivo. No obstante, la depredación de nidos también parece jugar un papel importante en la pérdida de pichones. En 1 de los 3 nidos que sufrieron depredación, *I. iguana* fue observada entrando al nido (con crías y huevos) inmediatamente después que la hembra salió del nido y al día siguiente fue revisado el nido encontrándose vacío. En los otros dos nidos que fueron depredados, se encontró a individuos de *I. iguana* (uno en cada nido) ocupando las cavidades. En estos dos últimos casos, aunque no se observó a *I. iguana* depredando el contenido del nido, esta especie podría ser la responsable del fracaso de estos nidos. *C. similis* es bastante común en el área de estudio, por lo tanto éste podría ser otro posible depredador de pichones y huevos de las loras. Es importante señalar que trabajadores de la Hacienda El Pelón de la Bajura y Estación Forestal Horizontes, dicen haber visto a individuos de *C. similis* saliendo de los nidos con pichones de loras en su boca.

## DISCUSIÓN

El patrón general de comportamiento reproductivo exhibido por las parejas de *A. a. auropalliata* con pocas excepciones es similar al descrito para *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000), *A. vittata* (Snyder *et al.* 1987, Wilson *et al.* 1995), *A. l. bahamensis* (Gnam 1991) y *A. barbadensis* (Rojas-Suárez 1994). *A. a. auropalliata* es socialmente

monógamo, al igual que su especie hermana *A. ochrocephala* en Panamá (Rodríguez 2000), *A. l. bahamensis* (Gnam 1991) y *A. vittata* (Snyder *et al.* 1987). El proceso de búsqueda de las cavidades para anidación por *A. auropalliata* y *A. o. panamensis*, al igual que en otros psitácidos es realizado por ambos miembros de la pareja (Snyder *et al.* 1982, 1987, Waltman y Beissinger 1992).

Los bordes de la entrada de algunos nidos de *A. auropalliata* estaban desprovistos de la corteza y ésto también se observó en algunas enredaderas y ramas cercanas a las palmas o árboles-nido de *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000). En *A. a. auropalliata* ninguno de los miembros de la pareja fue detectado realizando esta actividad, pero en *A. o. panamensis*, los machos ocasionalmente realizaron estas marcas. Estas marcas también han sido encontradas en nidos de *A. vittata* (Snyder *et al.* 1987) y *C. b. latirostris* (Saunders 1974a), aunque en el caso de las cacatúas, y en contraste con *A. o. panamensis* esta actividad es principalmente llevada a cabo por la hembra.

*A. auropalliata* y *A. o. panamensis* exhiben una vigorosa territorialidad relacionada con la defensa del nido o de una pequeña área alrededor del nido (área de nidificación). En estas dos Amazonas, cuando estos eventos ocurrieron, ambos miembros de la pareja emitieron vocalizaciones frecuentes y de intensidad variable, las cuales fueron acompañadas por un caminar agresivo (con la cola desplegada a manera de abanico) a lo largo de una percha cercana al nido, similar a lo descrito para *Pionus fuscus* (Smith 1977) y *A. albifrons* (Skeate 1984). Probablemente, durante esta etapa las parejas de *A. a. auropalliata* visitan y permanecen mucho tiempo cerca del nido para defender el nido o el área de nidificación y advertir a las otras parejas que una determinada cavidad o árbol ya ha sido ocupada.

El acicalamiento mutuo así como la alimentación de la hembra por el macho son comportamientos típicos de los loros (Juniper y Parr 1998). En *A. auropalliata* el acicalamiento parece ser muy importante entre los miembros de las parejas y aparentemente está confinado exclusivamente al cuello y la cabeza, como ocurre en otros psitácidos (Skeate 1984, Dilger 1960, y Waltman y Beissinger 1992). En *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) el acicalamiento mutuo está principal pero no únicamente, restringido al cuello y la cabeza, ya que en estas loros el acicalamiento también incluye las alas y la cola. El acicalamiento mutuo entre los miembros de la pareja, probablemente es importante para reforzar o mantener la estabilidad de la pareja (Juniper y Parr 1998) o sirve para limpieza corporal y eliminación de ecto-parásitos. La alimentación de la hembra por el macho es un comportamiento característico en loros (Snyder *et al.* 1987, Skeate 1984, Eberhard 1998b) y es más frecuente en las primeras etapas del período reproductivo cuando el macho asume totalmente la responsabilidad de forrajear para la pareja (Saunders 1982, Snyder *et al.* 1987, Waltman y Beissinger 1992, Eberhard 1998b). En *A. auropalliata* este comportamiento es más frecuente que en *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000). Sin embargo, en *A. auropalliata* y en *A. o. panamensis*, las hembras parecen no depender del todo del macho para ser alimentadas, ya que durante todo el período reproductivo, ellas salen con regularidad del área de nidificación con los machos (al amanecer y al atardecer), posiblemente a forrajear. Algunos investigadores creen que el cortejo de alimentación, además de mantener en buenas condiciones a las hembras, preparándolas para la postura de los huevos, es también importante para reforzar o mantener la estabilidad de la pareja (Skeate 1984, Snyder *et al.* 1987, Waltman y Beissinger 1992, y Juniper y Parr 1998). Probablemente, el acicalamiento mutuo y la alimentación le permiten a la hembra evaluar

la calidad del macho. Beissinger (1987) y Smith (1980) sugirieron que las hembras podrían usar la tasa de alimentación ofrecida a ellas por los machos, como un buen indicador del nivel de alimentación paternal en la etapa de pichones.

En *A. auropalliata*, *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) y otras Amazonas (Snyder *et al.* 1987, Renton y Salinas-Melgoza 1999) los movimientos silenciosos y cautelosos dentro del área de nidificación son comportamientos muy importantes, ya que probablemente ayudan a hacer menos evidente para los depredadores y saqueadores, la presencia de un nido o parejas nidificantes en un área determinada. Posiblemente, las entradas de espalda al nido por los machos y las hembras constituyen una estrategia de los progenitores para evitar ser sorprendidos por algún depredador al momento de entrar al nido, sin importar los peligros que pudieran existir dentro del nido (*e.g.*, *Iguana iguana* y *Ctenosauria similis*). En las hembras, las entradas de frente al nido (particularmente durante las etapas de postura e incubación) podría significar una estrategia para evitar romper accidentalmente los huevos, ya que de las 44 ocasiones que las hembras entraron de frente al nido, 23 ocurrieron durante las etapas de Postura e Incubación.

**Postura de huevos:** en *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis* los huevos son blancos como es típico entre los psitácidos (Forshaw 1989) y relativamente pequeños. En ambas Amazonas, las medias del ancho y longitud de éstos son muy similares a las encontradas en *A. aestiva* (Seixas y Mourão 2002) y *A. barbadensis* (Rojas-Suárez 1994). Tanto en *A. a. auropalliata* como en *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) el intervalo entre posturas sucesivas fue similar al registrado para otros miembros de este género (Snyder *et al.* 1987, Gnam 1991 y Rojas-Suárez 1994). Sin embargo, en *A. o. panamensis* dos huevos fueron puestos a intervalos de cinco días (Rodríguez 2000). La variación en el tamaño de la



nidada (Cuadro 6) en *A. a. auropalliata* y en *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) son similares a los encontrados en *A. vittata* (Snyder *et al.* 1987). Durante las etapas de establecimiento del territorio y postura de huevos, los machos de *A. a. auropalliata* permanecieron mucho tiempo en el área de nidificación posiblemente para defender su territorio de anidación, para advertir a las hembras cuando hay depredadores en el árbol-nido o en el área de anidación, o para defender su paternidad en la nidada (evitar que las hembras copulen con otros machos). Sin embargo, al evaluar la hipótesis de defensa de la paternidad, se encontró que los machos no invirtieron más tiempo cerca del nido durante la Postura (periodo fértil de la hembra) que durante la Incubación, por lo que la defensa de la paternidad no parece ser la principal razón por la cual los machos invierten mucho tiempo cerca del nido durante estas dos etapas. Este resultado es similar al reportado para *Myiopsitta monachus* (Eberhard 1998b). Por lo tanto, en *A. a. auropalliata* posiblemente los machos permanecen mucho tiempo en el área para la defensa del territorio contra otras parejas invasoras y como defensa contra depredadores, previniendo que las hembras sean sorprendidas por algún depredador dentro del nido o cooperar junto con ellas en la defensa de la nidada.

**Incubación:** la duración de la incubación en *A. auropalliata* y *A. o. panamensis* (Cuadro 6) fue muy similar a la reportada para otras Amazonas (Low 1972, Skeate 1984, Snyder *et al.* 1987 y Rojas-Suárez 1994). Al igual que en otros psitácidos (Skeate 1984, Snyder *et al.* 1987, Eberhard 1998b y Rodríguez 2000), en *A. auropalliata* posiblemente la incubación es llevada a cabo sólo por las hembras. Similar a lo descrito para *A. vittata* (Snyder *et al.* 1987, Wilson *et al.* 1995), *A. aestiva* (Skeate 1984) y *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000), las hembras de *A. auropalliata* invirtieron largos periodos de tiempo

dentro del nido para incubar los huevos. Las hembras de *A. a. auropallita* y las hembras de *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) sólo salieron para forrajear con el otro miembro de la pareja, descansar por períodos breves o acicalarse con el macho, y contribuir en la defensa del nido o el área de nidificación cuando se vieron amenazados por intrusos en el área de anidación.

Similar a otros loros y pericos, en *A. auropalliata*, *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) la incubación se inicia a partir de la postura del primer huevo (Gnam 1991, Rojas-Suárez 1994, Beissinger y Waltman 1991, y Eberhard 1998b). Los machos de *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis*, no fueron observados entrando al nido durante esta etapa, sin embargo éstos permanecieron mucho tiempo dentro del área de nidificación. En otras Amazonas los machos entraron al nido, ocasionalmente y por periodos breves (Skeate 1984, Snyder *et al.* 1987, Wilson *et al.* 1995, Renton y Salinas-Melgoza 1999). En *A. vittata*, algunas veces los machos entraron al nido con las hembras, posterior a la transferencia de comida, o cuando éstas insistieron en permanecer dentro del nido aún después de los llamados realizados por ellos (Snyder *et al.* 1987).

**Desarrollo de crías (Inicios y final de desarrollo de crías):** En *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) así como en otros psitácidos la eclosión de los huevos es asincrónica (Gnam 1991, Waltman y Beissinger 1992, Eberhard 1998b, y Renton y Salinas-Melgoza 1999). El intervalo entre eclosiones sucesivas (Cuadro 6) fue similar en *A. auropalliata* y *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000). No obstante, en contraste con *A. o. panamensis*, en *A. a. auropalliata* el intervalo entre eclosiones sucesivas es aproximadamente un día más que el intervalo entre posturas sucesivas. El número de eclosiones por nidada (Cuadro 6) en *A. auropalliata* es mucho más bajo que en *A. o.*

*panamensis* (Rodríguez 2000). Ésto posiblemente se debe a problemas de infertilidad de huevos y mortalidad embriónica en *A. a. auropalliata*. Gnam y Rockwell (1991) encontraron que la mayor causa de fracaso reproductivo (44%) en *A. l. bahamensis* ocurrió por fallo en la eclosión, y probablemente la mortalidad embriónica más que la infertilidad juegan un papel importante en el fracaso de eclosión en estos loros.

Durante los primeros días posteriores a la eclosión, solamente las hembras de *A. a. auropalliata* y las hembras de *A. o. panamensis* regurgitaron comida a los pichones. Pero aproximadamente a los 14 días después de la eclosión del primer pichón en cada nido, el otro miembro de la pareja entró al nido para asistirlos en la alimentación, y ésto es consistente con otras especies de este género (Skeate 1984, Snyder *et al.* 1987, Gnam 1991, y Renton y Salinas-Melgoza 1999). Comparado con las etapas iniciales del ciclo reproductivo, durante el inicio de Desarrollo de crías los machos de *A. auropalliata*, los machos de *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) y *A. vittata* (Wilson *et al.* 1995), incrementaron el tiempo que dedican al cuidado de sus crías dentro del nido, posiblemente como resultado de la ejecución de las actividades de alimentación a las crías. Las hembras de *A. a. auropalliata* y las hembras de *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) disminuyeron progresivamente su tiempo dentro del nido a medida que progresa el crecimiento de las crías, y este comportamiento es consistente con lo reportado para *A. vittata* (Snyder *et al.* 1987, Wilson *et al.* 1995). Probablemente, ésto se debe a que las crías ya son capaces de termorregular por si mismas y ya no requieren ser calentados por las hembras. Además, las hembras tienen que forrajear consistentemente con los machos para suplir las crecientes demandas alimentarias de las crías. De igual forma, podría ser que a medida que los

pichones crecen, el espacio dentro del nido es muy pequeño para alojar a la hembra y a las crías en crecimiento.

En *A. a. auropalliata*, *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000), y otras Amazonas (Snyder *et al.* 1987, Gnam 1991 y Renton y Salinas-Melgoza 1999) el abandono del nido entre los pichones de una misma nidada es asincrónico. Probablemente, ésto es un resultado de la eclosión asincrónica y el inicio de la incubación a partir de la postura del primer huevo, lo cual resulta en diferencias de edad entre las crías de una misma nidada. En *A. a. auropalliata*, los pichones abandonan el nido entre los 55 y 69 días de edad (Cuadro 6). La mediana de la edad de abandono del nido por pichones de *A. auropalliata* es relativamente mayor que la reportada para *A. barbadensis* (Rojas-Suárez 1994), pero menor que las encontradas en *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) y *A. finschi* (Renton y Salinas-Melgoza 1999). En *A. auropalliata* no se observó el primer vuelo de las crías, pero en *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000), *A. l. bahamensis* (Gnam 1991) y *A. vittata* (Snyder *et al.* 1987), durante el primer vuelo, los pichones son acompañados por los progenitores. En *A. o. panamensis* el primer vuelo es corto, a baja altura y silencioso, en contraste con *A. l. bahamensis*, donde los pichones volaron distancias mayores de 300m (Gnam 1991).

**Éxito reproductivo.** *A. auropalliata* consistentemente con lo registrado para *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000), *A. barbadensis* (Rojas-Suárez 1994), *A. l. bahamensis* (Gnam 1991) y *A. vittata* (Snyder *et al.* 1987) presentan un bajo éxito reproductivo. Recientemente, Wright *et al.* (2001) reportaron un promedio de 30% para la tasa de saqueo de nidos en 23 estudios de 21 especies de loros neotropicales. *A. a. auropalliata* presenta un éxito reproductivo del 20% (en términos de nidos con al menos un pichón volantón) y 16.67% en términos de pichones volantones (11 pichones de 66 huevos puestos). Este bajo

éxito reproductivo es principalmente afectado (entre otras cosas) por el saqueo de nidos. No obstante, el 12% de los nidos encontrados fueron depredados, por lo tanto, la depredación también parece jugar un papel importante en el fracaso de los intentos de nidificación. Los nidos restantes (incluyendo los focales y no focales) fracasaron por otras razones (*e.g.*, nidos presumiblemente saqueados, invasión por búhos o abejas, perdidos por causa no determinada y otros con huevos no eclosionados). De manera similar, el éxito reproductivo de *A. o. panamensis* fue muy bajo en ambas épocas reproductivas, puesto que sólo el 9.5% (2 de 21) de los nidos monitoreados en 1997-1998 y el 14.3% (6 de 42) de los nidos monitoreados en 1998-1999, tuvieron volantones que sobrevivieron al saqueo y a la depredación natural. En *A. o. panamensis* el fracaso reproductivo es principalmente causado por el saqueo de nidos, ya que el 76.2% (16 de 21) de los nidos monitoreados en 1997-1998 y el 78.6% (33 de 42) de los nidos monitoreados en 1998-1999 fueron saqueados o presumiblemente saqueados por humanos en algún momento del periodo reproductivo. También la depredación por animales (en este caso, *B. constrictor*), influye considerablemente en el bajo éxito reproductivo de *A. o. panamensis*, pues en 1997-1998 el 14.3% (3 de 21) de los nidos monitoreados y en 1998-1999 el 7.1% (3 de 42) de los nidos monitoreados fueron depredados por boas. El fracaso reproductivo de *A. barbadensis* y *A. aestiva* es ocasionado por fallo en la eclosión, pérdida de huevos y pichones por la depredación y estrés climático (Rojas-Suárez 1994, y Seixas y Mouráo 2002). Como en *A. auropalliata* no se midió la mortalidad post-abandono del nido, la supervivencia de 11 volantones no puede considerarse confiablemente como el aporte real de nuevos individuos a la población.

Finalmente, tanto en *A. auropalliata* como en *A. o. panamensis*, factores antropogénicos como la deforestación de hábitats a gran escala (para la extensión de áreas agrícolas o ganaderas), la utilización de técnicas inadecuadas para el saqueo de los nidos (que ocasionan la pérdida de sitios apropiados para la nidificación) posiblemente influyen en la disponibilidad de nidos e intentos reproductivos de las parejas nidificantes. No obstante, al parecer la reproducción de estos loros podría ser muy exitosa, aún en un hábitat relativamente impactado por actividades humanas (tala para agricultura y ganadería), si se pudiera controlar el saqueo y el comercio de mascotas.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Gilbert Barrantes por todos los invaluable conocimientos, consejos, tiempo y esfuerzo invertido en mi tesis. A Jessica Eberhard y Federico Bolaños por el aporte de valiosos conocimientos, comentarios y recomendaciones al manuscrito. A Tim Wright por compartir sus experiencias de campo con estas loros (especialmente, localización de nidos), por sus invaluable recomendaciones, contactos y por proveer una parte del equipo de campo. A mi asistente Santos Estrada por su extraordinario esfuerzo y entusiasmo durante todo el trabajo de campo, también a José Jiménez, Humberto López y Jorge Santamaría quienes trabajaron temporalmente como asistentes de campo. En El Pelón de la Bajura a Antonio Loaisiga, Francisco Sandoval y Julio Quezada por toda la colaboración prestada. Fernando Pinto y flia. (propietarios de Hacienda Los Ahogados) por permitirme trabajar en su propiedad. A Roger Blanco de ACG por el apoyo logístico. Al personal de las diferentes estaciones de ACG por suministrar información para localización de nidos. Al Servicio Alemán de Intercambio Académico por becarme para la maestría y

por pagar una parte de la tesis. A mi familia por su apoyo ilimitado y por financiar otra parte de la investigación.

#### LITERATURA CITADA

- Abadía, G. K., K. Aparicio, M. Araiza, H. Gómez, D. Guerra y M. Hidalgo. 1998. Situación poblacional de *Amazona auropalliata* en Costa Rica. Informe técnico, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. pp. 16.
- Beissinger, S. R. 1987. Anisogamy overcome: female strategies in Snail Kites. *Am. Nat.* 129:486-500.
- Beissinger, S. R. and J. R. Waltman. 1991. Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a Neotropical parrot. *Auk* 108: 863 – 871.
- Collar, N. J., M. J. Crosby and A. J. Stattersfield. 1994. Birds to watch. 2. the world list of threatened birds. BirdLife International, Washington, D.C.
- Dilger, W. C. 1960. The comparative ethology of the African parrots genus *Agapornis*. *Z. Tierpsychologie* 17:649-685.
- Eberhard, J. R. 1998b. Breeding biology of the Monk Parakeet. *Wilson Bulletin*. 110:463-473.
- Enkerlin-Hoeflich, E. C. 1995. Comparative ecology and reproductive biology of three species of *Amazona* parrots in northeastern Mexico. Ph.D. dissertation. Texas A & M. University, College Station.
- Forshaw, J. M. 1989. Parrots of the world. Third (revised) ed., Lansdowne Edition,

Melbourne, Australia, 604 p.

- Gnam, R. S. 1991. Nesting behaviour of the Bahama parrots (*Amazona leucocephala bahamensis*) on Abaco Island, Bahamas. pp. 673-680. B. D. Bell, R. O. Cossee, J. E. C. Flux, B. D. Heather, R. A. Hitchmough, C. J. R. Robertson, and M. J. Williams, editors. In Acta. 20 Congress International Ornithology. Vol. 2 New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington.
- Gnam, R. S. and R. F. Rockwell. 1991. Reproductive potential and output of the Bahama Parrot *Amazona leucocephala bahamensis*. Ibis 133: 400 – 405.
- Juniper, T. and M. Parr. 1998. Parrots: a guide to the parrots of the world. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut. 584 p.
- Low, R. 1972. The parrots of South America. John Gifford, London.
- Renton, K., and A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. Willson Bull. 111(4): 488-493.
- Rodríguez, A. M. 2000. Biología reproductiva de *Amazona ochrocephala panamensis* (Psittaciformes: Psittacidae) en tierras bajas de San Juan, Chiriquí. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Chiriquí. Panamá.
- Rojas-Suárez, F. 1994. Biología reproductiva de la cotorra *Amazona barbadensis* (Aves: Psittaciformes) en la Península de Macanao, Estado de Nueva Esparta. Págs. 73-87 en Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela, editado por G. Morales, I. Novo, D. Bigio, A. Luy y F. Rojas-Suárez.
- Saunders, D. A. 1974. The function of displays in the breeding of the White-tailed Black Cockatoo. Emu. 77:43-46.



- 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.
- Seixas, G. H. F. and G. M. Mourão. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. Journal Field Ornithology 73 (4): 399 – 409.
- Skeate, S. T. 1984. Courtship and reproductive behaviour of captive White-fronted Amazon parrots (*Amazona albifrons*). Bird Behaviour 5:103-109.
- Smith, G. A. 1977. Notes on some species of parrot in captivity. Avicultural Magazine 83: 21 – 27.
- Smith, S. M. 1980. Demand behavior of courtship feeding. Condor 82: 291-295.
- Snyder, N. F. R., W. B. King, and C. B. Kepler. 1982. Biology and conservation of the Bahama Parrot. Living Bird 19:91-114.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, and C. B. Kepler. 1987. The parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot. Wes. Found. Vert. Zool., Los Angeles, California. 285 p.
- Stiles, F. G. 1985. Conservation of forest birds in Costa Rica problems and perspectives. In Diamond, A. and Lovejoy, T. Eds. Conservation of tropical forest birds. ICBP Publ. No. 4. Cambridge London.
- Stiles G. and A. Skutch. 1989. A Guide to the Birds of Costa Rica. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press. Ithaca, New York. 511 p.
- Waltman, J. R. and S. T. Beissinger. 1992. Breeding behavior of the Green-rumped Parrotlet. Wilson Bulletin 104:65-84.

Wilson, K. A., R. Field, and M. H. Wilson. 1995. Successful nesting behavior of Puerto Rican Parrots. *Wilson Bulletin* 107:518-529.

Wilson, K. A., M. H. Wilson and R. Field. 1997. Behavior of puerto rican parrots during failed nesting attempts. *Wilson Bulletin* 109(3): 490-503.

Wright, T. F., C. A. Toft, E. Enkerlin-Hoeflich, J. Gonzalez-Elizondo, M. Albornoz, A. Rodríguez-Ferraro, F. Rojas-Suárez, V. Sanz, A. Trujillo, S. R. Beissinger, V. Berovides A., X. Gálvez A., A. T. Brice, K. Joyner, J. Eberhard, J. Gilardi, S. E. Koenig, S. Stoleson, P. Martuscelli, J. M. Meyers, K. Renton, A. M. Rodríguez, A. C. Sosa-Asanza, F. J. Vilella, and J. W. Wiley. 2001. Nest Poaching in Neotropical Parrots. *Conservation Biology*. Volume 15, No. 3, June 2001. Pages 710-720.

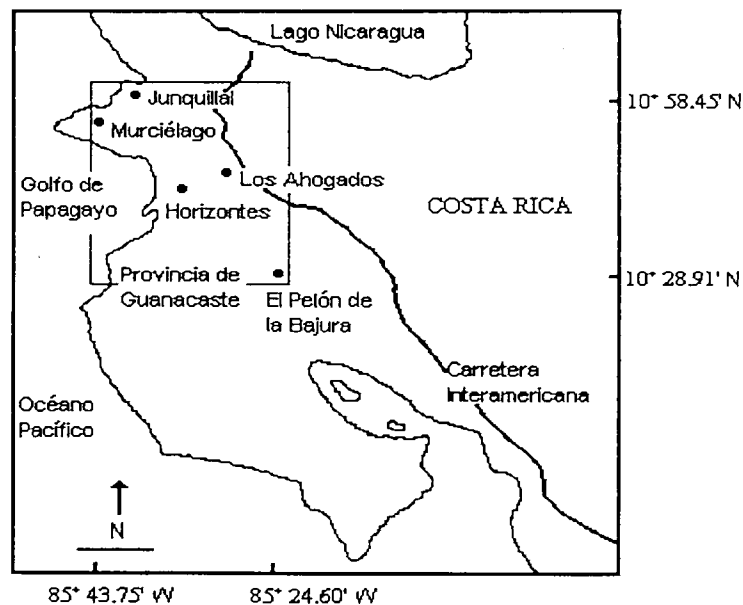


Figura 1. Área en que se llevó a cabo el estudio sobre la ecología de nidificación de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

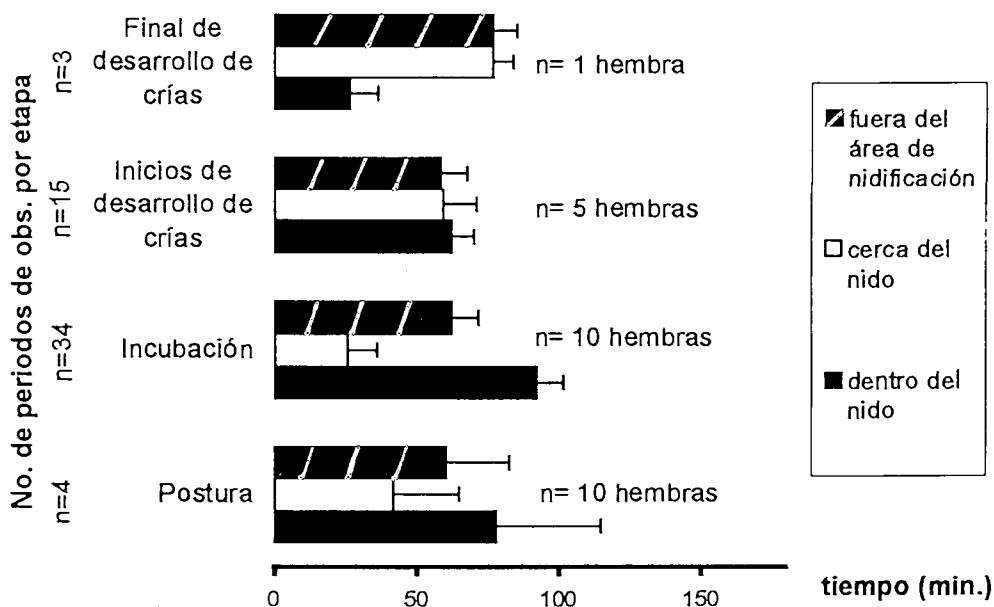


Figura 2. Tiempo promedio (+ DS) por periodo de observación (3 h) invertido por las hembras de *A. a. auropalliata* al cuidado de las crías.

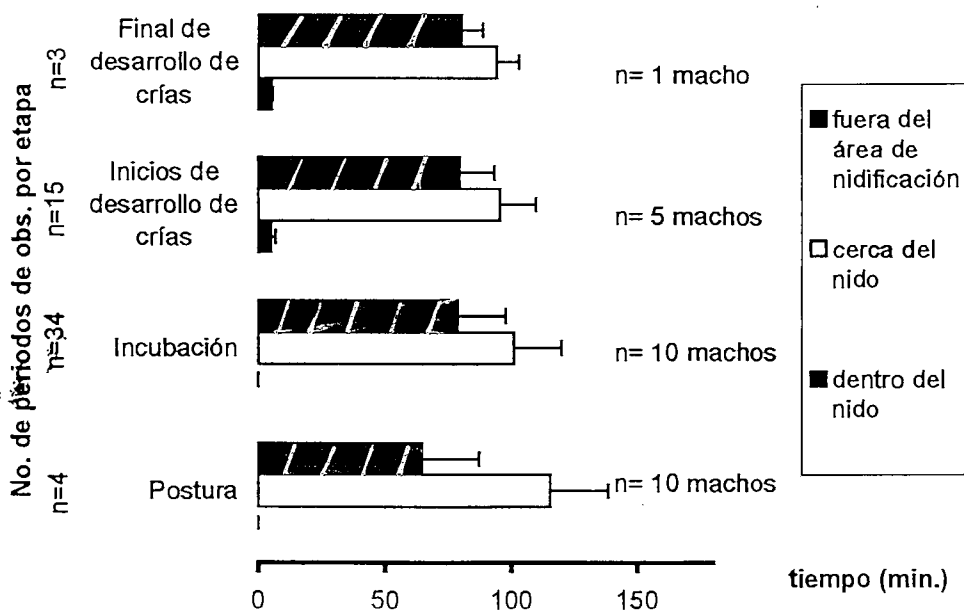


Figura 3. Tiempo promedio (+ DS) por periodo de observación (3 h) invertido por los machos de *A. a. auropalliata* al cuidado de las crías.

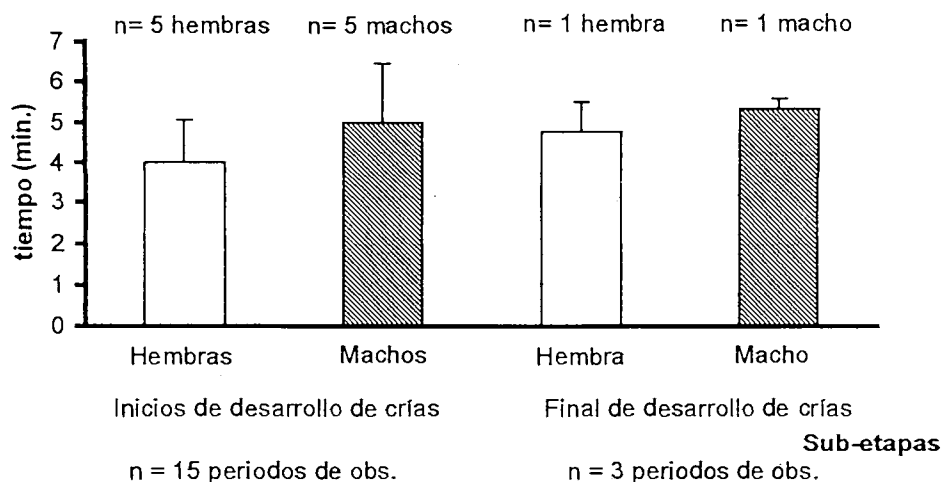


Figura 4. Tiempo promedio (+ DS) por periodo de observación (3 h) invertido por las parejas de *A. a. auropalliata* a la alimentación de las crías.

Cuadro 1. Etapas del ciclo reproductivo de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

	Desde	Hasta
<i>Establecimiento del territorio:</i>	Selección o preparación del nido	un día antes de la postura del 1er huevo en cada nidada.
<i>Postura de huevos:</i>	Fecha de la postura del 1er huevo	fecha de postura del último huevo en cada nido.
<i>Incubación:</i>	Un día después de la postura del último huevo en cada nido	fecha de la eclosión del último pichón en cada nido.
Desarrollo de crías: Esta etapa se sub-dividió en:		
1. <i>Inicios de Desarrollo de crías:</i>	Un día después de la eclosión del último huevo en cada nido	pichón más joven de cada nido alcance los 30 días de edad.
2. <i>Final de Desarrollo de crías:</i>	Los 31 días de edad del último pichón eclosionado	fecha de saqueo, pérdida o abandono del nido por el pichón más joven.
<i>Post-pérdida de nidos:</i>	Fecha del saqueo, depredación o abandono del nido	seis días después del abandono del nido o la pérdida del nido.

Cuadro 2. Categoría de fracaso en los intentos de nidificación de las parejas de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

<i>Categoría</i>	<i>Definición</i>
<i>Nidos depredados:</i>	aquellos donde se observó a <i>I. iguana</i> entrando al hueco y en cuya revisión posterior (al día siguiente) se encontró el nido vacío. O nidos en los cuales se encontró a individuos de <i>I. iguana</i> ocupando el hueco, pero ya no habían pichones ni huevos.
<i>Nidos saqueados:</i>	aquellos en los cuales hubo evidencias de un posible saqueo (ramas con cortes hechos con machetes, los cuales no estaban antes de ocurrir el fracaso del intento reproductivo). O nidos donde fueron robadas las imitaciones de cámaras colocadas en las entradas de los nidos.
<i>Nidos presumiblemente saqueados:</i>	aquellos en los cuales, cuando ocurrió la pérdida de la nidada, también fueron robadas las cuerdas de nylon utilizadas para subir las escaleras colgantes. O nidos donde se encontraron objetos (cajas de fósforos y cigarrillos) alrededor de la base del árbol-nido.
<i>Nidos sin huevos eclosionados:</i>	aquellos donde no hubo huevos eclosionados (e.g., infertilidad, mortalidad del embrión, o huevos con orificios pequeños).
<i>Nidos fracasados por otras causas:</i>	nidos invadidos por abejas o búhos.
<i>Nidos perdidos por causas no determinadas:</i>	aquellos que fracasaron antes de la etapa de volantones y en los cuales no hubo evidencias que sugirieran el saqueo, la depredación o la invasión del nido.

Cuadro 3. Periodos de observación correspondientes a las diferentes etapas del ciclo reproductivo de *A. a. auropalliata* en Costa Rica. \*\* Sub-etapas en que se dividió la etapa de Desarrollo de crías.

	n	%
Periodos de observación	80	
Establecimiento del territorio	12	15
Postura de huevos	4	5
Incubación	34	42.5
Inicios de Desarrollo de crías**	15	18.75
Final de Desarrollo de crías**	3	3.75
Post-pérdida de nidos	12	15

Cuadro 4. Acicalamiento mutuo entre los miembros de las parejas de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

Partes del cuerpo	Machos	Hembras
Cuello solamente	26	10
Cuello y la frente	0	1
Cuello y diferentes partes de la cabeza	13	1
Total	39	12

Cuadro 5. Frecuencia de las entradas de frente o de espalda al nido por las parejas de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

Entrada al nido	Machos	Hembras
De espalda	18	32
De frente	4	44
Total de entradas	22	76

Cuadro 6. Aspectos reproductivos de *A. a. auropalliata* en Costa Rica y *A. o. panamensis* en Panamá. El éxito de eclosión: número de pichones / número de huevos puestos x 100. El éxito reproductivo: en términos de nidadas exitosas (número de nidos con al menos un pichón volantón/ número de nidadas encontradas x 100) y en términos de pichones volantes (número de volantes / número de huevos puestos x 100). *A. o. panamensis*: \* indica número de huevos medidos en 12 y 9 nidadas en 1997-1998 y 1998-1999, respectivamente.

Aspectos	<i>A. a. auropalliata</i> 2002 - 2003				<i>A. o. panamensis</i> 1997 - 1998				<i>A. o. panamensis</i> 1998 - 1999			
	n	Media ± D. S.	Intervalo	%	n	Media ± D. S.	Intervalo	%	n	Media ± D. S.	Intervalo	%
<b>Huevos</b>												
Ancho máximo (mm)	66	29.75 ± 0.69	27 - 31		32*	28.5 ± 0.74	27 - 30.5		32*	28.8 ± 1.05	27 - 30.2	
Largo máximo (mm)	66	38.37 ± 1.09	36.5 - 40		32*	37.5 ± 0.78	36.5 - 38.2		32*	35.9 ± 1.08	33.7 - 37.5	
<b>Nidada</b>												
Tamaño de nidada (huevos)	25	2.64 ± 0.76	2 - 4		21	3.0 ± 0.77	2 - 4		42	3.12 ± 0.77	2 - 4	
Intervalo entre posturas sucesivas (días)	22	1.36 ± 0.49	1 - 2		12	2.03 ± 1.06	1 - 4		9	2.34 ± 0.70	2 - 5	
Duración de la incubación (días)	17	25.79 ± 1.65	23 - 29		12	25.09 ± 1.91	22 - 28		9	25.2 ± 1.56	24 - 29	
Intervalo entre eclosiones sucesivas (días)	12	2.25 ± 1.12	1 - 5		12	2.21 ± 1.24	1 - 5		9	2.13 ± 1.16	1 - 4	
Eclosiones por nidada	25	1.6 ± 1.29	0 - 4		21	2.76 ± 0.77	0 - 4		42	2.95 ± 0.94	0 - 4	
Porcentaje de éxito de eclosión	25			57.58								
Pichones volantes por nidada	25	0.44 ± 1.04	0 - 4		21	0.38 ± 1.20	0 - 4		42	0.48 ± 1.19	0 - 4	
Porcentaje de nidadas exitosas	25			20	21			9.5	42			14.3
<b>Pichones</b>												
Edad de vuelo (días)	11	60.82 ± 4.77	55 - 69		5	68.6 ± 5.36	59 - 71		7	78.3 ± 3.88	73 - 86	
Porcentaje de pichones volantes				16.67								

## CAPITULO 2

Crecimiento y desarrollo de los pichones de loras nuca-amarilla (*Amazona auropalliata auropalliata*) en Costa Rica.

RESUMEN.- El trabajo de campo fue realizado en cinco sitios de anidación de las loras nuca-amarilla (*A. a. auropalliata*) en el bosque seco de la Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Las tasas de crecimiento en peso de los pichones tuvieron un mayor ajuste al modelo logístico y éstas fueron similares a las reportadas para otras Amazonas. La tasa de crecimiento ( $K$ ) en peso de los 11 pichones sobrevivientes al saqueo y la depredación fue 0.15, mientras que la tasa de incremento en peso de todos los pichones (los que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantones) sin importar el orden de eclosión fue 0.17. Las tasas de crecimiento variaron con respecto al orden de eclosión de los pichones. Los primogénitos y segundos pichones eclosionados tuvieron tasas de crecimiento más altas que los pichones eclosionados en tercer y cuarto orden ( $K= 0.19, 0.17, 0.14$  y  $0.15$ , respectivamente). Estas diferencias en las tasas de crecimiento con respecto al orden de eclosión indican que en condiciones de escasez de alimento, los pichones eclosionados en tercer y cuarto orden de eclosión (*e.g.*, pichones de menor edad, tamaño, y por ende con menos habilidades competitivas) serían los más susceptibles a morir de hambre. El tarso, la tibia, el arco del ala, el pico y el culmen tuvieron un crecimiento alométrico negativo con respecto al peso, mientras que no hay aumento proporcional de la cola con respecto al incremento en el peso.



## INTRODUCCIÓN

El patrón de crecimiento de los pichones en las aves es el resultado de la interacción de una serie de factores ambientales, principalmente la disponibilidad de alimento en el hábitat (*e.g.*, la cantidad y calidad de la comida suministrada a las crías) (Ricklefs 1968c, 1976, Martin 1987, Krebs y Magrath 2000) y la región geográfica (*e.g.*, regiones tropicales o templadas) (Ricklefs 1968a, 1974). Factores inherentes a la especie, como el modo de desarrollo y el tipo de eclosión, el tamaño de la nidada y el tamaño corporal de la especie (Lack 1954, Ricklefs 1968c, 1973, 1976), los patrones de distribución de comida dentro de la camada, han influido en la evolución de diferencias en las tasas de crecimiento en las distintas especies de aves. Otros parámetros como el tipo de nido usado (Lack 1948a) tienden a estar relacionados con la duración del periodo de desarrollo y la tasa de crecimiento de las crías (Ricklefs 1968a). Todos estos factores han sido la base de una serie de hipótesis propuestas para explicar la evolución de diferentes tasas de crecimiento.

Especies con bajas tasas de depredación usualmente tienen un crecimiento más lento y permanecen en el nido por periodos más largos comparado con especies que tienen altas tasas de depredación. En aves tropicales, se han encontrado bajas tasas de crecimiento (atribuidas a limitaciones nutricionales) en especies que experimentan una considerable mortalidad de las camadas por la depredación (Ricklefs 1969b, 1976). Por el contrario, especies de zonas templadas con un bajo nivel de depredación experimentan altas tasas de crecimiento (Ricklefs 1976).

El crecimiento de los pichones ha sido evaluado para varias especies de psitácidos neotrópicales y australianos. En el neotrópico, Joyner y Brice (1994) evaluaron el

crecimiento de *A. auropalliata* en tierras bajas de Guatemala. Mientras que Renton (2001, 2002) estudió la influencia de la variabilidad ambiental en el crecimiento de las crías, así como la dieta y disponibilidad de recursos alimentarios en *Amazona finschi*.

El presente trabajo evalúa el crecimiento y desarrollo de los pichones de *Amazona auropalliata auropalliata* en hábitats naturales de Costa Rica. Se presentan datos relacionados a las dimensiones y volumen de los huevos, morfometría y otras características externas de las crías durante el crecimiento. Los resultados obtenidos en el presente trabajo son comparados con los resultados obtenidos para otros psitácidos, así como los obtenidos para otros grupos de aves.

## SITIOS DE ESTUDIO Y MÉTODOS

### *Area de estudio.*

Esta investigación se realizó durante la estación seca (Diciembre de 2002 – Mayo de 2003) en la Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Incluyó algunos sitios pertenecientes al Área de Conservación Guanacaste: Estación Forestal Experimental Horizontes, Refugio de Vida Silvestre Murciélago y Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal. También se incluyeron dos haciendas privadas: Los Ahogados y El Pelón de la Bajura (Fig.1). En el área de estudio se presenta una estación lluviosa bien definida, que abarca los meses de mayo a octubre, y la estación seca se extiende desde diciembre a marzo. Los meses de abril y noviembre podrían ser considerados como meses de transición. Las áreas de estudio reciben una precipitación anual de 1,500 a 2,000 mm y la temperatura promedio anual es aproximadamente 27.1°C (Estación Meteorológica del Aeropuerto Internacional Daniel

Oduber, Liberia, Guanacaste). En El Pelón de la Bajura y Los Ahogados el área de estudio consiste de parcelas de cultivos y potreros con árboles, mientras que en La Estación Forestal Experimental Horizontes, Refugio de Vida Silvestre Murciélagos y Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal el bosque es más denso. La vegetación arbórea en las áreas de estudio está dominada por árboles de *Samanea saman*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Tabebuia rosea*, *T. ochracea*, *Bombacopsis quinatum*, *Casearia arguta*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Acrocomia vinifera* y *Avicennia germinans*.

***Localización de nidos y cavidades para la nidificación.***

Se localizaron los nidos por observación directa de las cavidades, seguimiento visual de los loros, vocalizaciones e información suministrada por Tim Wright y algunos residentes del área de estudio. Sólo se consideró como nidos activos aquellas cavidades en las cuales se detectaron huevos o pichones de *A. a. auropalliata*. Para la inspección de los nidos se utilizaron escaleras metálicas fijas y colgantes, y la ayuda permanente de un asistente y temporal de otros dos asistente de campo.

***Método de muestreo.***

En total se localizaron 30 nidos, de los cuales se tuvo acceso a 25 de ellos. Los cinco nidos restantes, estuvieron en árboles y palmas demasiado dañados y peligrosos para ser revisados regularmente. De los 25 nidos incluidos en el estudio, 5 estuvieron en la Hacienda Los Ahogados, 15 en la Hacienda El Pelón de la Bajura, 2 en la Estación Experimental Forestal Horizontes, 2 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Bahía Junquillal y 1 en el Refugio de Vida Silvestre Murciélagos (Fig. 1).

En todos los nidos se registró el tamaño de la nidada, el intervalo entre eclosiones sucesivas, número de huevos eclosionados, fecha de abandono del nido por las crías, y el

largo y el ancho de los huevos. Cada huevo fue identificado con números hechos con lápiz. El largo y el ancho de los huevos fueron medidos con un vernier con precisión de 0.05 mm y a partir de estas medidas, se calculó su volumen ( $\text{mm}^3$ ). Para ésto se utilizó la formula:  $V=2/3\pi abc$ . El volumen de los huevos con respecto al orden de eclosión y el tamaño de la nidada (esta última, como covariable) fue analizado mediante un ANCOVA de 1 vía.

### *Evaluación de las características morfológicas de las crías.*

#### *Patrón de desarrollo de las crías.*

En los 25 nidos evaluados se monitoreó el patrón de desarrollo de los pichones. Se anotó las características morfológicas de las crías al nacer: tiempo de apertura de los ojos, presencia de plumón al nacer y el proceso de emplumamiento de las crías.

#### *Patrón de crecimiento de las crías.*

Para evaluar el patrón de crecimiento de las crías de los 25 nidos incluidos en el estudio, se midió: el peso de cada cría, la longitud del arco del ala derecha (en este caso, la medición no incluye la longitud de las plumas), longitud del pico y del culmen, longitud del tarso y la tibia derecha, y la longitud de la cola (en este caso, la medición sólo incluye la longitud de las plumas) (Fig. 2). El crecimiento morfométrico fue registrado a partir del primer(os) días de vida del individuo, pero en el caso de la longitud de la cola, ésta fue registrada y analizada a partir de iniciado el crecimiento de las plumas (*i.e.*, entre los 24 y 30 días de edad). Se evaluó el crecimiento de todos los pichones eclosionados (incluyendo tanto los que abandonaron el nido así como los que fueron saqueados o depredados), así, como el crecimiento de los 11 pichones que lograron abandonar el nido. También, se evaluó el crecimiento de todos los pichones (los que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantes) de acuerdo al orden de eclosión (*e.g.*, primeros, segundos, terceros y cuartos

pichones eclosionados). El peso fueron registradas en gramos, utilizando balanzas *Pesola* de 100, 500 y 1000 g, mientras que las medidas morfométricas (mm) fueron tomadas con un calibrador de 0.05 mm de precisión y con una regla (en este último caso, para la longitud de la cola). En algunos casos, el peso de las crías tuvo que ser medido cuando los pichones tenían el buche lleno o medio lleno, por lo que en estos casos, la medición del peso incluye cierta variación adicional.

Durante la etapa de eclosión de huevos, los nidos fueron revisados diariamente para determinar la fecha de eclosión de cada cría y marcar los pichones, posteriormente los pichones fueron pesados y medidos una vez por semana. Para distinguir entre miembros de una misma nidada, se colocó en los tarsos de los pichones, anillos de alambre telefónico de diferentes colores y posteriormente cuando los pichones tuvieron el tarso más grueso, éstos fueron reemplazados por anillos de PVC coloreados. Cuando las crías alcanzaron aproximadamente 35 días de edad, se les agregó anillos metálicos numerados. En la mayoría de las ocasiones, las medidas morfométricas y del peso fueron tomadas cuando los progenitores estuvieron fuera del área. Por lo tanto, la medición de estas características no interfirió con el comportamiento normal de las parejas. El incremento en peso de los pichones (*i.e.*, los pichones que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantes, sólo los 11 pichones sobrevivientes a la depredación y con respecto al orden de eclosión) se evaluó mediante los modelos de crecimiento logístico, Gompertz y von Bertalanffy (Ricklefs 1968b). A través del modelo de crecimiento al cual se ajustaron mejor los datos, se calculó la tasa de crecimiento ( $K$ ), la cual se refiere a la velocidad con que el pichón alcanza el peso del adulto. También, se calculó el  $t_i$  (punto de inflexión), el cual representa el tiempo (días) que tardan los pichones para alcanzar el 50% del peso del adulto (ver ecuación de

crecimiento en las figuras). Cuando se evaluó el patrón de crecimiento de los pichones se utilizó 485.3 g como el peso promedio del adulto, el cual fue calculado a partir del peso de tres individuos (dos individuos procedentes de la colección del Museo de Zoología de la UCR y el otro peso fue obtenido de un individuo en cautiverio en Guanacaste). El peso es considerado como un buen indicador del tamaño, por lo cual el crecimiento de cada una de las medidas morfométricas fue analizado con respecto al incremento en peso (*e.g.*, datos en escala logarítmica). Para estos análisis se utilizaron pruebas de regresión lineal simple y *t* de student (esta última, para evaluar que tan diferente es la pendiente (*b*) con respecto a uno). El uno con el cual se compara la pendiente (*b*) proviene de la relación teórica o supuesta de que por cada unidad de peso lograda, así mismo debe aumentar en una unidad la medida morfométrica evaluada.

## RESULTADOS

Los huevos de *A. a. auropalliata* son blancos, relativamente pequeños y sus dimensiones de los huevos están dentro del ámbito de otras Amazonas. Los huevos de una misma nidada fueron puestos cada siguiente día o cada dos días y el número de huevos por nidada varió entre 2 y 4. Del total de nidos encontrados, 13 (52%) tuvieron 2 huevos, 8 (32%) nidos contenían 3 huevos y 4 (16%) tenían 4 huevos. El número de nidos con diferentes tamaños de nidada fue similar ( $\chi^2 = 4.88$ , g.l.= 2,  $P = 0.09$ ).

El volumen de los huevos varió significativamente en relación al orden de postura (ANCOVA:  $F_{(3,61)} = 6.8$ ,  $P = 0.0005$ ) (Cuadro 1) y al tamaño de la nidada (esta última, como covariable) (ANCOVA:  $F_{(1,61)} = 8.3$ ,  $P = 0.005$ ) (Cuadro 2). Los huevos puestos de 1° eran los más grandes (mayor volumen) y los huevos puestos de 4° promediaron un

volumen mayor que los huevos puestos en 2° y 3° orden. Posiblemente, la razón por la cual los huevos puestos de 4° promediaron un volumen mayor que los huevos puestos en 2° y 3° orden está relacionado con el tamaño de la muestra de huevos puestos de 4° ( $n=4$  huevos puestos en el 4° orden de postura). De igual manera, los huevos en nidadas de 4 huevos tienen un volumen promedio más grande que los huevos en las nidadas de 2 y 3 huevos (Cuadro 2).

#### ***Evaluación del patrón de desarrollo y crecimiento de las crías.***

Las 25 hembras evaluadas produjeron un total de 38 pichones. Los análisis y descripciones del patrón de crecimiento y desarrollo sólo incluyen los datos de 32 crías, ya que el resto de las crías desaparecieron del nido antes de la primera medición. Sólo 11 pichones sobrevivieron hasta el final del periodo de crías.

#### ***Patrón de desarrollo de las crías.***

Los pichones de *A. a. auropalliata* nacieron ciegos y sólo con un escaso plumón blanco en el dorso, abdomen, cabeza, cuello, alas, fémur y las tibias. Al nacer las crías fueron poco móviles y con insuficiente desarrollo muscular en el cuello para levantar la cabeza. Los párpados del primer ojo en abrir empezaron a separarse a los 11 días y ambos ojos estuvieron completamente abiertos a los 15 días de edad. El plumón de nacimiento estuvo presente en la cabeza, dorso, alas, fémur, tibia, cuello y abdomen durante los primeros 7 a 9 días de edad. Luego, entre los 12 y 13 días de edad éste fue reemplazado por el plumón juvenil (color gris blanquecino) y aproximadamente a los 16 días de edad, éste cubrió la nuca, cuello, dorso, alas, patas y abdomen. Los pichones de 17 a 21 días de edad presentaban en la nuca un plumón de juvenil de color amarillento, donde los adultos tienen la mancha amarilla en la nuca característica de esta especie.

Las alas fueron las primeras partes del cuerpo en empezar el proceso de emplumamiento. Los cañones de las plumas secundarias empezaron a emerger entre los 13 – 24 días, pero pese a que las plumas primarias del vuelo empezaron a brotar poco después (15 – 26) de las plumas secundarias, tanto las primarias como las secundarias (plumas del vuelo) estuvieron completamente desenrolladas y en proceso de crecimiento entre los 24 – 33 días de edad. Los primeros cañones de las covertedoras del ala empezaron a salir entre los 13 – 17 días de edad y las primeras plumas covertedoras de las alas empezaron a desenrollarse entre los 18 y 25 días de edad. Los cañones de las covertedoras de las patas emergieron entre los 17 y 25 días de edad. Los cañones de las plumas de la cabeza, dorso, pecho emergieron entre los 18 – 23 días de edad. La región del buche es una de las últimas en emplumar. Los pichones de alrededor 40 - 43 días de edad aún presentaban parte de esta región desnuda. Las crías estuvieron completamente emplumadas a los 51 días de edad.

Las primeras rectrices (plumas de la cola) empezaron a salir entre los 24 – 30 días de edad y éstas fueron completamente desenvueltas alrededor de los 29 – 37 días. Ninguno de los pichones presentó plumas amarillas en la nuca, sin embargo, algunos pichones (4 de 11) exhibieron una mancha amarilla en la frente la cual fue visible a partir de los 30 – 34 días de edad.

#### ***Patrón de crecimiento de las crías.***

El peso del pichón en el primer día de nacido fue registrado para 12 de los 32 (37.5%) pichones, y éste fue  $15 \pm 0$  g. La longitud del tarso derecho, longitud de la tibia derecha, la longitud del arco del ala derecha, la longitud del pico y la longitud del culmen fueron medidas regularmente a lo largo de la etapa de crías y las medidas de los pichones



durante el primer día de edad y días antes de abandonar el nido son presentadas en el

Cuadro 3.

En todos los análisis sobre el patrón de crecimiento en peso de las crías, la curva de incremento en el peso mostró un mayor ajuste al modelo logístico. La tasa de crecimiento (K) en peso de los pichones de *A. a. auropalliata* (pichones que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantones) fue 0.17 ( $R^2= 94.90\%$ ) (Fig. 3). Las tasas de crecimiento (K) en peso de acuerdo al orden de eclosión fue: 0.19 ( $R^2= 94.99\%$ ) para los primogénitos (Fig. 4), 0.17 ( $R^2= 95.62\%$ ) (Fig. 5) para los segundos, 0.14 ( $R^2= 91.43\%$ ) para los terceros (Fig. 6) y 0.15 ( $R^2= 90.83\%$ ) para los cuartos eclosionados. De igual manera, la tasa de crecimiento (K) en peso de los 11 pichones que abandonaron el nido fue 0.15 ( $R^2= 92.07\%$ ) (Fig. 8). El punto de inflexión para las ecuaciones de crecimiento de los pichones que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantones, y para las 11 crías que abandonaron el nido fue 15.7 y 16.2 días, respectivamente. En otras palabras, los pichones que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantones tardaron 15.7 días para alcanzar el peso del adulto, mientras que los 11 pichones que abandonaron el nido alcanzaron el 50% del peso del adulto a los 16.2 días de edad. Los pichones primogénitos, segundos, terceros y cuartos eclosionados, tardaron 14.5, 15.4, 16.2 y 15.8 días, respectivamente para alcanzar el 50% del peso del adulto.

En los pichones de *A. a. auropalliata* (Cuadro 4), todas las medidas morfométricas evaluadas (excepto, longitud de la cola) mostraron un crecimiento alométrico negativo con respecto al peso. No hay aumento proporcional de la cola con respecto al incremento en el peso, es decir no existe una relación lineal entre el peso y el crecimiento de la cola. A pesar de que la mayoría de las dimensiones morfométricas (*e.g.*, longitud del tarso, longitud de la

tibia, longitud del arco del ala, longitud del pico y el culmen) mostraron un crecimiento alométrico negativo con respecto al peso, hay un mayor crecimiento en el arco del ala y un menor crecimiento en la tibia derecha (Cuadro 4).

Las 11 crías que sobrevivieron el saqueo y la depredación abandonaron el nido a los  $60.82 \pm 4.77$  días de edad (ámbito = 55 – 69 días). Considerando el tamaño de las diferentes dimensiones morfométricas en los adultos, al abandonar el nido, las crías habían completado el crecimiento de la mayoría de las características morfológicas consideradas en este estudio para evaluar su crecimiento (Cuadro 3).

## DISCUSIÓN

El periodo reproductivo de *A. a. auropalliata* ocurre durante la estación seca, empezando a mediados de diciembre y terminando a finales de abril, cuando los volantones abandonaron el nido. El tamaño de las nidadas en *A. a. auropalliata* varió entre 2 y 4 huevos, y el periodo de incubación varió entre 23 y 29 días. En *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) así como en otros psitácidos los pichones eclosionan asincrónicamente (Gnam 1991, Waltman y Beissinger 1992, Eberhard 1998b, y Renton y Salinas-Melgoza 1999). En *A. a. auropalliata* los pichones de una misma nidada abandonaron el nido asincrónicamente y esto, también ha sido reportado en *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) y otras Amazonas (Snyder *et al.* 1987, Gnam 1991, y Renton y Salinas-Melgoza 1999). Probablemente, esto es un resultado de la eclosión asincrónica y el inicio de la incubación a partir de la postura del primer huevo, lo cual conlleva a diferencias de edad y tamaño dentro de la misma camada (Lack 1947). Los pichones de *A. a. auropalliata* abandonaron el nido entre los 55 y 69 días de edad. La

mayoría de las crías de *A. auropalliata* en Guatemala volaron entre la octava y décima semana de edad (Joyner y Brice 1994).

El ancho y la longitud de los huevos de *A. a. auropalliata* son similares a las encontradas en otras Amazonas (Rodríguez 2000, Seixas y Mouráo 2002, y Rojas-Suárez 1994). Posiblemente, el hecho de que en nidadas de 4 huevos, el volumen de los huevos sea más grande que en las nidadas de 2 y 3 huevos, se relaciona con la edad reproductiva de las hembras. Es decir, las hembras más jóvenes o viejas tienden a poner huevos de menor tamaño, y por ende, de menor volumen que las hembras de edad intermedia. Otra posibilidad es que las hembras en mejores condiciones físicas para la reproducción (*e.g.*, con mayor reserva de nutrientes) podrían poner nidadas más grandes y con huevos de mayor tamaño o volumen. Por otro lado, no se sabe porque los huevos puestos en cuarto orden de postura promediaron un volumen mayor que los huevos puestos en segundo y tercer orden de postura. Éste resultado podría estar relacionado con el tamaño de la muestra para huevos puestos en cuarto orden (*e.g.*, 4 huevos). Tal vez, si la muestra de huevos puestos en cuarto orden de postura hubiese sido más grande, los resultados serían diferentes a los encontrados.

Los pichones de *A. a. auropalliata* alcanzan el 50% del peso del adulto durante los primeros 17 días. Las tasas de crecimiento encontradas en este estudio fueron similares a las reportadas para pichones de *A. finschi* (Renton 2002) y *A. barbadensis* (Rojas-Suárez 1994). Tanto en *A. a. auropalliata* como en *A. finschi* (Renton 2002) las tasas de crecimiento variaron con respecto al orden de eclosión, donde los primeros pichones eclosionados tuvieron tasas de crecimiento más altas. La eclosión asincrónica le confiere desventajas (*e.g.*, diferencias en edad, tamaño y habilidades competitivas) al(los) último(s)

pichón(es) eclosionado(s) (*i.e.*, terceros y cuartos eclosionados). Tasas de crecimientos más bajas en los últimos pichones eclosionados podría indicar que ellos no pueden “competir eficientemente” contra sus hermanos por la comida que traen los progenitores al nido. Ésto podría ocurrir principalmente durante los primeros días del periodo de crías, cuando las diferencias en tamaño entre los primeros y últimos pichones eclosionados son mayores. No obstante al final del periodo de crías, las diferencias en tamaño entre los pichones decrecen, permitiendo que los pichones más jóvenes compitan más eficientemente por la comida y puedan alcanzar tasas de crecimiento relativamente cercanas a las obtenidas por los primeros pichones eclosionados, especialmente cuando el primogénito ya ha abandonado el nido. En términos generales, las tasas de crecimiento más bajas encontradas en los pichones eclosionados en tercer y cuarto orden de eclosión indica que, en condiciones de escasez de alimento estos pichones serían los más susceptibles a morir de hambre. En consistencia con lo anterior, los pichones primogénitos y segundos eclosionados de *A. finschi* exhibieron un crecimiento ligeramente más rápido que los terceros eclosionados (Renton 2002). En términos generales, considerando que las tasas de crecimiento están relacionada con el modo de desarrollo (Ricklefs 1973), en este estudio se encontró un ritmo de crecimiento rápido para una especie altricial.

Los pichones de especies más grandes como *A. a. auropalliata* usualmente requieren más tiempo para alcanzar el peso del adulto que las crías de las especies (Ricklefs 1968a). Esta relación (*e.g.*, entre tasa de crecimiento y tamaño corporal) ha sido reportada para otros psitácidos de pequeño y gran tamaño (*e.g.*, perico monje y guacamayas) y es predicha por el modelo de crecimiento propuesto por Ricklefs (1968a). En *A. a. auropalliata* de Costa Rica y de Guatemala (Joyner y Brice 1999), y en *A. finschi*

(Renton 2002) los pichones tienen un rápido incremento en peso durante las primeras semanas de edad, con una posterior disminución del peso un par de semanas antes del vuelo. Ricklefs (1968b) considera que esto se debe a la pérdida de agua por la maduración de las plumas. No obstante, en este estudio también se observó que el número de transferencias de alimento ofrecido por los progenitores a las crías, empezó a decrecer a partir de dos semanas antes del abandono del nido. Incluso, en el último periodo de observación realizado (1 – 5 días antes que las crías abandonaran el nido), no se detectó la entrada de los progenitores al nido para alimentar a los volantones. Tal vez, este comportamiento obliga a las crías a abandonar el nido al no recibir alimento o quizás, es una estrategia para que las crías que sobrepasan el peso del adulto (*e.g.*, 485.3 g), alcancen un peso adecuado para el vuelo. En su estudio, Joyner y Brice (1994) encontraron que los pichones ganan 100 g de peso durante sus primeros 8 a 10 días de edad y que para las siguientes 4 semanas los pichones ganan 100 g por semana.

El tarso, la tibia, el arco del ala, el pico y el culmen tuvieron un crecimiento alométrico negativo con respecto al incremento en el peso. Un crecimiento alométrico negativo implica que la medida morfométrica evaluada no tiene un crecimiento proporcional (*i.e.*, crece menos) con respecto al peso. Este patrón de crecimiento posiblemente está relacionado con las diferencias entre las dimensiones morfométricas evaluadas y el peso.

Los párpados de los ojos en pichones de *A. a. auropalliata* en Costa Rica, empezaron a abrirse a una edad similar (*e.g.*, 9 – 14 días de edad) a la reportada para *A. auropalliata* en Guatemala (Joyner y Brice 1994). En términos generales, los pichones de *A. a. auropalliata* en Costa Rica emplumaron cada una de las partes de su cuerpo (*e.g.*,

alas, cuello, cabeza, abdomen, dorso, tibia y fémur) a edades similares a las reportadas por Joyner y Brice (1994) para crías de *A. auropalliata* en Guatemala. Los pichones de *A. auropalliata* en Guatemala, así como los de *A. a. auropalliata* de Costa Rica, no presentaron la mancha amarilla en la nuca. Muchos de los pichones de *A. auropalliata* en cautiverio en Guatemala, empezaron a desarrollar la mancha amarilla en la nuca a un año de edad y alrededor de los tres años de edad, la mancha amarilla en la nuca parece alcanzar las dimensiones de las manchas observadas en los adultos (Joyner y Brice 1994).

#### AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Gilbert Barrantes por todos los invaluable conocimientos, consejos, tiempo y esfuerzo invertido en mi tesis. A Jessica Eberhard y Federico Bolaños por el aporte de valiosos conocimientos, comentarios y recomendaciones al manuscrito. A Tim Wright por compartir conmigo sus experiencias de campo con estas loras (especialmente, localización de nidos), por sus invaluable recomendaciones, contactos y por proveer una parte del equipo de campo. A mi asistente Santos Estrada por su extraordinario esfuerzo y entusiasmo durante todo el trabajo, de igual manera a José Jiménez, Humberto López y Jorge Santamaría quienes trabajaron temporalmente como asistentes de campo. En El Pelón de la Bajura a Antonio Loaisiga, Francisco Sandoval y Julio Quezada por toda la colaboración prestada. A Fernando Pinto y flia. (propietarios de Hacienda Los Ahogados) por permitirme trabajar en su propiedad. A Roger Blanco de ACG por el apoyo logístico. Al personal de las diferentes estaciones de ACG por información para localización de nidos. Al Servicio Alemán de Intercambio Académico por becarme para la maestría y por

pagar una parte de la tesis. A mi familia por su apoyo ilimitado y por financiar otra parte de la investigación.

#### LITERATURA CITADA

Eberhard, J. R. 1998b. Breeding biology of the Monk Parakeet. *Wilson Bulletin*. 110: 463-473.

Gnam, R. S. 1991. Nesting behaviour of the Bahama parrots (*Amazona leucocephala bahamensis*) on Abaco Island, Bahamas. pp. 673-680. B. D. Bell, R. O. Cossee, J. E. C. Flux, B. D. Heather, R. A. Hitchmough, C. J. R. Robertson, and M. J. Williams, editors. In *Acta. 20 Congress International Ornithology*. Vol. 2 New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington.

Joyner, K. L., and A. T. Brice. 1994. Growth characteristics in wild Yellow-naped Amazon chicks (*Amazona auropalliata*). *Proceedings of the Association of Avian Veterinarians*, Reno, NV. Association of Avian Veterinarians, Boca Raton, FL. p. 175-183.

Krebs, E. A. and R. D. Magrath. 2000. Food allocation in crimson rosella broods: parents differ in their responses to chick hunger. *Animal Behavior* 59: 739-751.

Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis*. 89:302-352.

Lack, D. 1948a. The significance of clutch size. Part 3. *Ibis* 90: 25-45.

Lack, D. 1954. *The Natural regulation of Animal Numbers*. Oxford: Clarendon Press.

Martin, T. E. 1987. Food as limitation on breeding birds: a life-history perspective. *Annual*

Review of Ecology and Systematics. 18: 453-487.

Renton, K., and A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. Willson Bull. 111(4): 488-493.

Renton, K. 2001. Lilac-crowned Parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. Condor 103: 62-69.

Renton, K. 2002. Influence of environmental variability on the growth of Lilac-crowned Parrot nestlings. Ibis: 144: 331-339.

Ricklefs, R. E. 1968a. Patterns of growth in birds. Ibis. 110: 419-451.

Ricklefs, R. E. 1968b. Weight recession in nestling birds. Auk 85: 30-35.

Ricklefs, R. E. 1968c. On the limitation of brood size in passerine birds by the ability of adults to nourish their young. Proc. Natn. Acad. Sci. USA. 61: 847-851.

Ricklefs, R. E. 1969b. An analysis of nesting mortality in birds. Smithson. Contr. Zool. 9: 1-48.

Ricklefs, R. E. 1973b. Patterns of growth in birds. III. Growth rate and mode of development. Ibis 115: 177-2001.

Ricklefs, R. E. 1974. Energetics of reproduction in birds. Bull. Nutall Ornithology. Club 15: 152 – 292.

Ricklefs, R. E. 1976. Growth rates of birds in the humid New World tropics. Ibis. 118: 179-207.

Rodríguez, A. M. 2000. Biología reproductiva de *Amazona ochrocephala panamensis*



(Psittaciformes: Psittacidae) en tierras bajas de San Juan, Chiriquí. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Chiriquí. Panamá.

Rojas-Suárez, F. 1994. Biología reproductiva de la cotorra *Amazona barbadensis* (Aves: Psittaciformes) en la Península de Macanao, Estado de Nueva Esparta. Págs. 73-87 en Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela, editado por G. Morales, I. Novo, D. Bigio, A. Luy y F. Rojas-Suárez.

Seixas, G. H. F. and G. M. Mourão. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal Field Ornithology* 73 (4): 399 – 409.

Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, and C. B. Kepler. 1987. The parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot. *Wes. Found. Vert. Zool.*, Los Angeles, California. 285 p.

Waltman, J. R. and S. T. Beissinger. 1992. Breeding behavior of the Green-rumped Parrotlet. *Wilson Bulletin* 104:65-84.

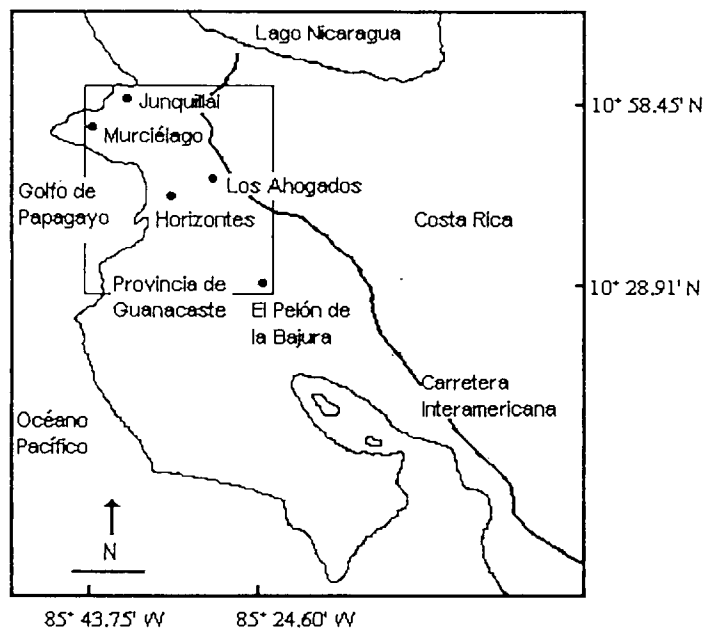


Figura 1. Área en que se llevó a cabo el estudio de la Ecología de nidificación de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

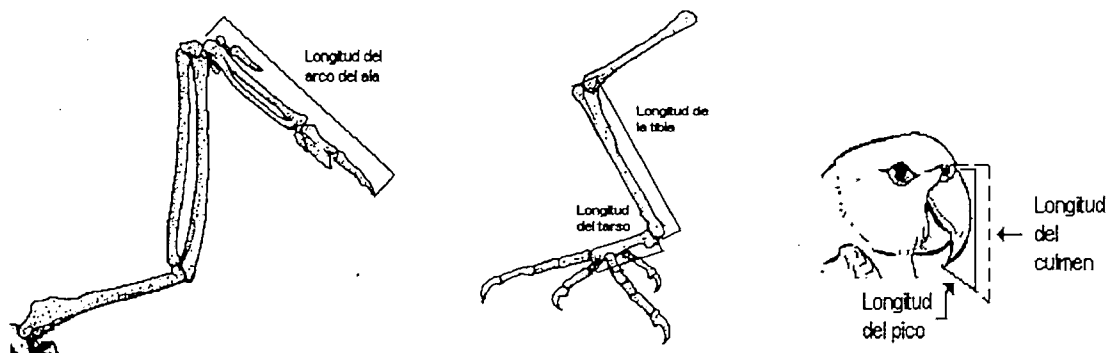


Figura 2. Medidas morfológicas utilizadas para evaluar el crecimiento de los pichones de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

Cuadro 1. Volumen ( $\text{mm}^3$ ) promedio de los huevos con respecto al orden de postura en las nidadas de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

Orden de postura	Media $\pm$ D. S.	Ámbito	n
1er huevo puesto	9129.93 $\pm$ 541.31	7634.07 - 10063.57	25 huevos
2° huevo puesto	8855.56 $\pm$ 413.64	8004.78 - 9424.78	25 huevos
3er huevo puesto	8524.93 $\pm$ 548.13	7706.07 - 9306.97	12 huevos
4° huevo puesto	8895 $\pm$ 434.68	8366.59 - 9306.97	4 huevos

Cuadro 2. Volumen ( $\text{mm}^3$ ) promedio de los huevos con respecto al tamaño de la nidada en las *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

Tamaño de nidada	Media $\pm$ D. S.	Ámbito	n
Nidadas de 2 huevos	8922.19 $\pm$ 475.43	10063.57 - 7634.07	13 nidadas
Nidadas de 3 huevos	8681.59 $\pm$ 475.39	9424.78 - 7706.06	8 nidadas
Nidadas de 4 huevos	9198.88 $\pm$ 562.05	10063.57 - 8366.58	4 nidadas

Cuadro 3. Medidas morfológicas de las crías de *A. a. auropalliata* al nacer y al final del periodo de Desarrollo de crías. Se incluyó las medidas de los 12 pichones que pudieron ser medidos durante el primer día de edad. El onceavo pichón sobreviviente no pudo ser medido con regularidad (hasta el abandono del nido) por razones de acceso al nido (nido localizado en un árbol muy seco y dañado).

	Media $\pm$ D. S.	Ámbito	n	Media $\pm$ D. S.	Ámbito	n
Edad (días)	1			55 - 69		
Peso (g)	15 $\pm$ 0	15 g	12	424.5 $\pm$ 42.65	395 - 540	10
Longitud del tarso derecho (mm)	4.21 $\pm$ 0.50	4.0 - 5.5	12	25.7 $\pm$ 0.59	25 - 26.5	10
Longitud del arco del ala derecha (mm)	8.08 $\pm$ 0.47	7.5 - 9.0	12	70.2 $\pm$ 2.35	66.5 - 75	10
Longitud de la cola (mm)	0 $\pm$ 0	0	12	88 $\pm$ 5.48	80 - 94	10
Longitud de la tibia derecha (mm)	18.08 $\pm$ 0.56	17 - 18.5	12	75.4 $\pm$ 2.44	70.5 - 78.5	10
Longitud del pico (mm)	5.0 $\pm$ 0.21	4.5 - 5.0	12	27.1 $\pm$ 1.24	25 - 28.5	10
Longitud del culmen (mm)	5.58 $\pm$ 0.36	5.0 - 6.5	12	28.2 $\pm$ 1.25	26 - 30	10

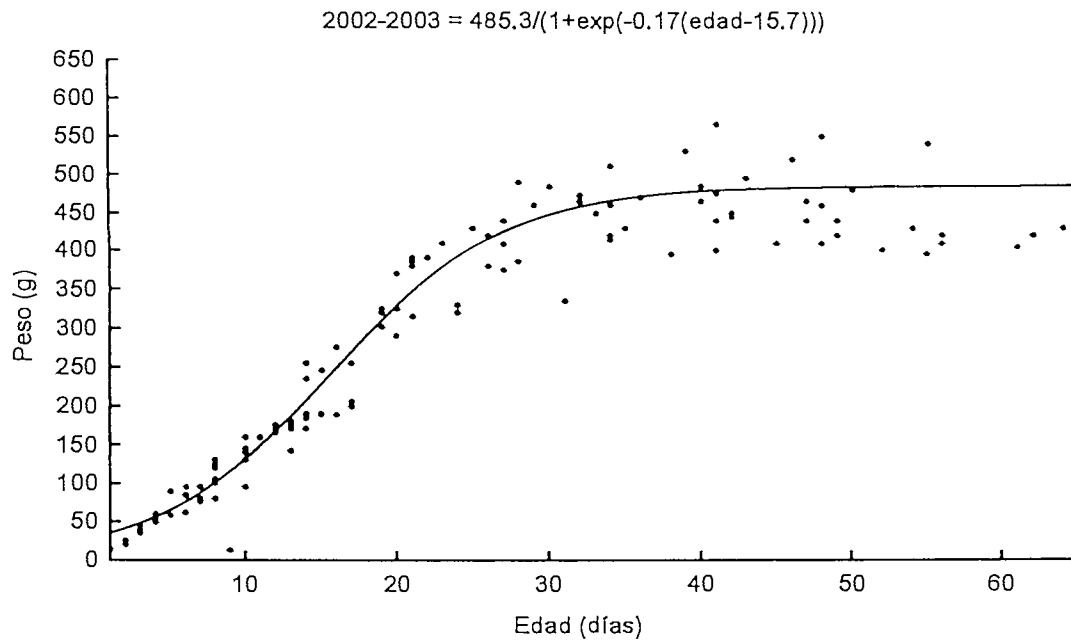


Figura 3. Crecimiento de los pichones de *A. a. auropalliata* que alcanzaron y no alcanzaron la etapa de volantes.

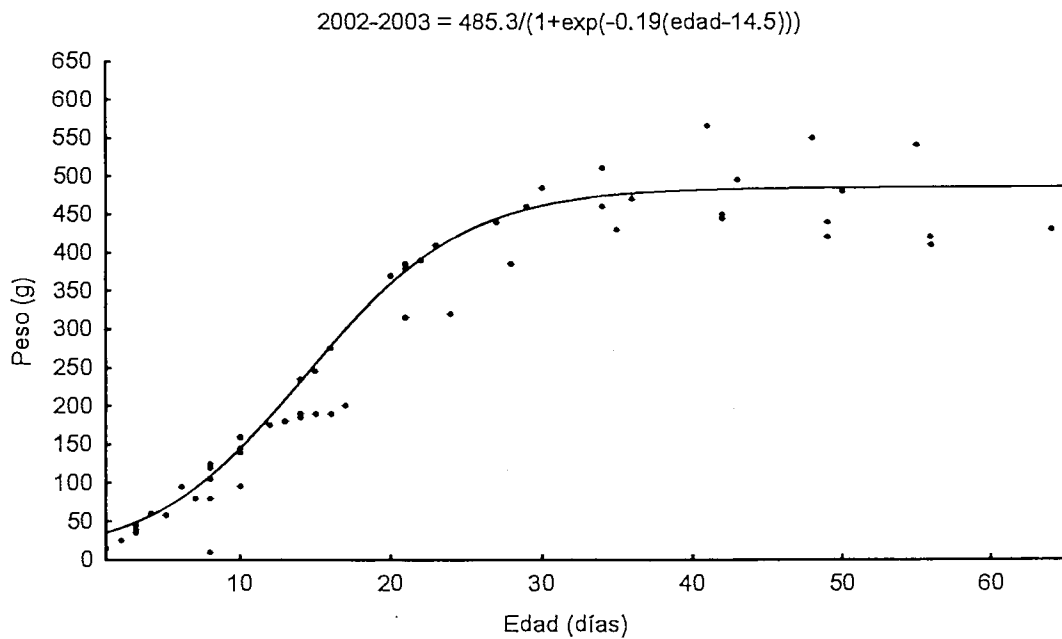


Figura 4. Crecimiento de los pichones primogénitos de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

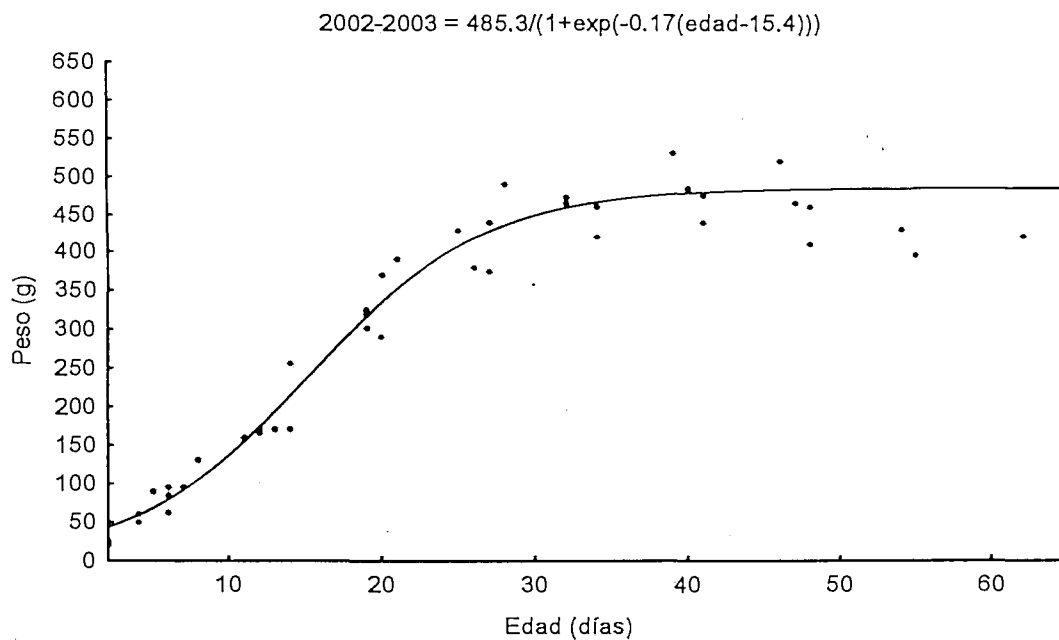


Figura 5. Crecimiento de los pichones eclosionados de segundo de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

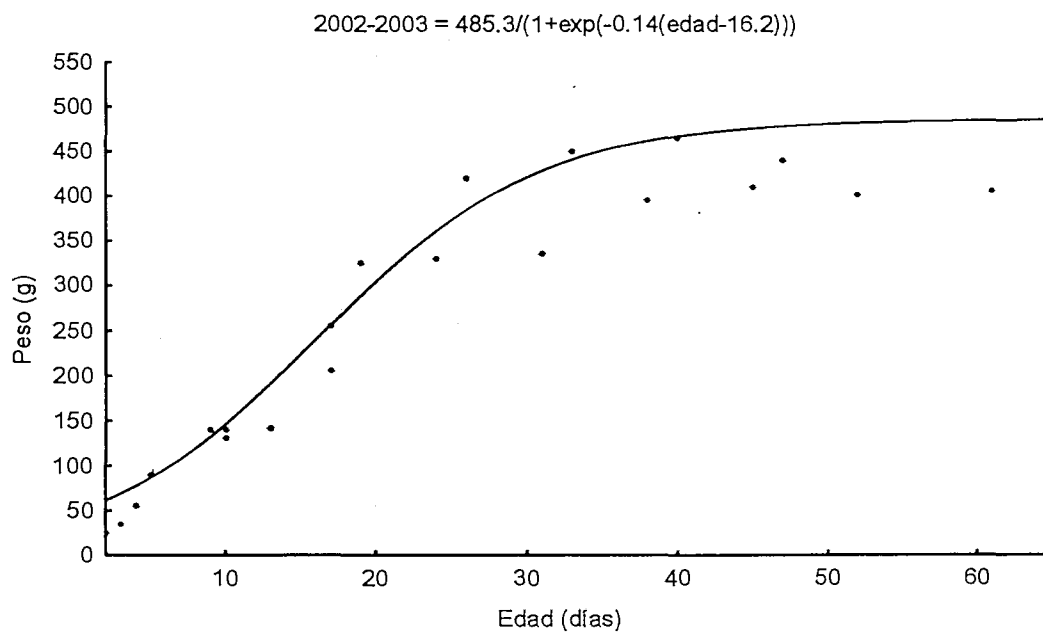


Figura 6. Crecimiento de los pichones eclosionados de tercero de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

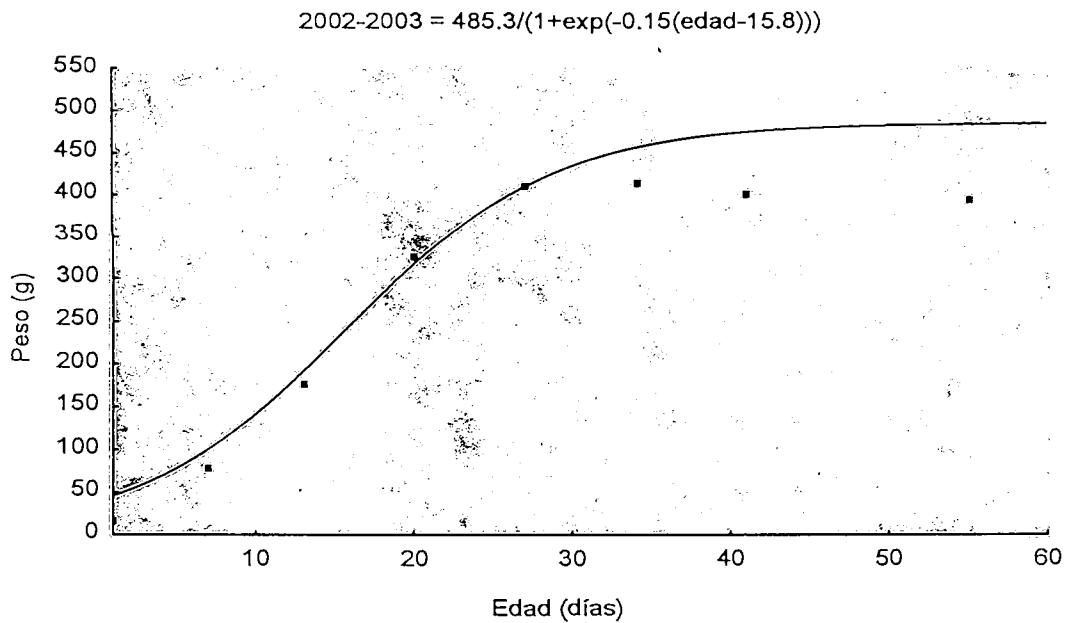


Figura 7. Crecimiento de los pichones eclosionados de cuarto de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

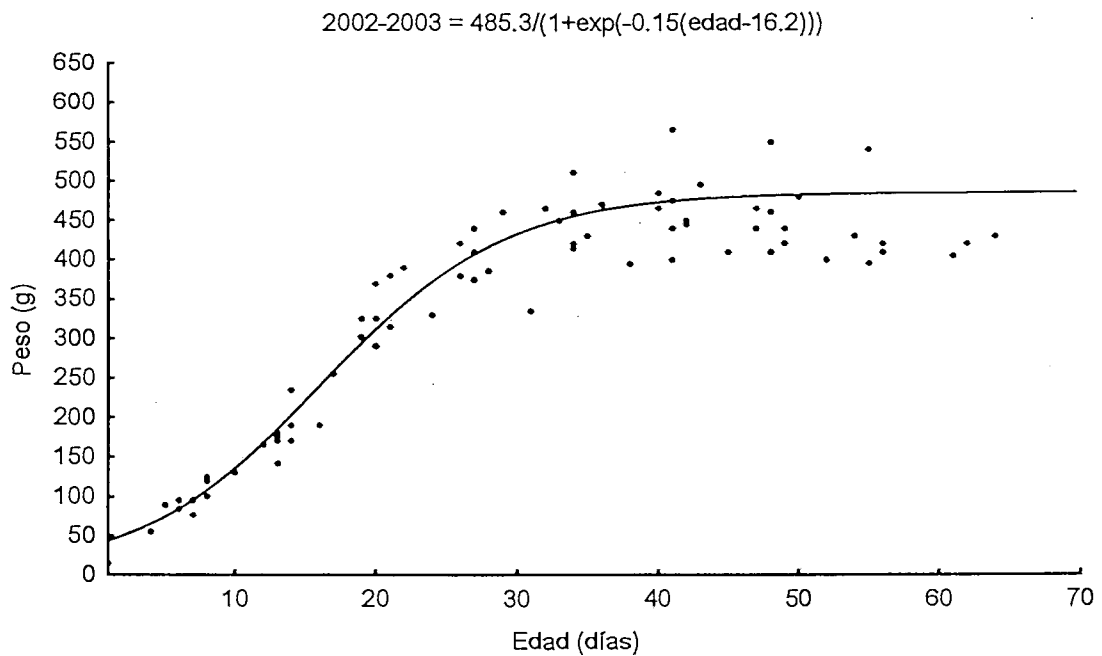


Figura 8. Crecimiento de los 11 pichones de *A. a. auropalliata* que abandonaron el nido.

Cuadro 4. Relación entre el peso (g) y el crecimiento de las diferentes variables morfométricas (mm) en pichones de *A. a. auropalliata* en Costa Rica. La t de student se utilizó para evaluar que tan diferente es la pendiente (b) con respecto a uno).

	Regresión Lineal	t de student
Peso (g) vs Longitud del tarso derecho	$F_{(1,138)} = 2207.0, P < 0.001, R^2 = 0.94, b = 0.52$	$t_{(2)} = -43.72, P < 0.001$
Peso (g) vs Longitud de la tibia derecha	$F_{(1,138)} = 2435.3, P < 0.001, R^2 = 0.95, b = 0.41$	$t_{(2)} = -124.59, P < 0.001$
Peso (g) vs Longitud del arco del ala derecha	$F_{(1,138)} = 1048.3, P < 0.001, R^2 = 0.88, b = 0.63$	$t_{(2)} = -19.68, P < 0.005$
Peso (g) vs Longitud del pico	$F_{(1,138)} = 1098.2, P < 0.001, R^2 = 0.89, b = 0.45$	$t_{(2)} = -39.07, P < 0.001$
Peso (g) vs Longitud del culmen	$F_{(1,138)} = 1301.9, P < 0.001, R^2 = 0.90, b = 0.43$	$t_{(2)} = -47.42, P < 0.001$
Peso (g) vs Longitud de la cola	$F_{(1,53)} = 1.63, P = 0.21, R^2 = 0.01, b = 1.94$	$t_{(2)} = 0.62, P > 0.05$

## CAPITULO 3

Selección de nidos en loras de nuca-amarilla (*Amazona auropalliata auropalliata*) en un bosque seco tropical.

RESUMEN. – Se evaluó el patrón de selección de nidos por las parejas de *A. a. auropalliata* en cinco sitios en el bosque seco de la Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Durante el periodo reproductivo de Diciembre 2002 a Mayo 2003, se monitorearon 25 cavidades ocupadas y 44 no ocupadas. Al comparar las dimensiones de los árboles ocupados y los no ocupados, se encontró que no existen diferencias significativas entre ambos grupos ( $P = 0.35$ ), ya que sólo el 28% (7 de 25) de los árboles ocupados tienen dimensiones que no traslapan con las de aquellos árboles no ocupados cercanos. Sin embargo, de todas las dimensiones analizadas, la altura de la cavidad ( $P = 0.026$ ) es la única dimensión que separa claramente ambos grupos de árboles. El Cenízaro (*Samanea saman*) y el Gallinazo (*Albizia niopoides*) proveyeron el 44% y el 16% de los árboles ocupados, respectivamente. El 92% de los árboles ocupados estuvieron dentro de las condiciones físicas buena y regular. Las loras no son selectivas al escoger la orientación de las aperturas de las cavidades. Las loras también tendieron a escoger árboles con una sola cavidad, nidos con una sola entrada y ubicados en las ramas. No obstante, la utilización de árboles y nidos con las características anteriores, no indica una preferencia por esas características. Por el contrario, la selección se debe a que en las áreas de anidación hay una mayor disponibilidad de cavidades y árboles con esas características. La deforestación en sí no es una amenaza importante para esta especie, siempre y cuando se dejen algunos



árboles con cavidades y árboles para la alimentación, por lo que, el saqueo parece tener un mayor impacto en el bajo éxito reproductivo de estas loras.

## INTRODUCCIÓN

Psittacidae es la familia de aves con más especies amenazadas a nivel global (Juniper y Parr 1998). El Neotrópico es particularmente afectado, puesto que 44 de las 90 especies que están dentro de alguna de las categorías de amenaza residen en esta región geográfica (Collar *et al.* 1992, 1994, Collar y Juniper 1992). El saqueo de nidos para el comercio de mascotas y la pérdida de hábitats, entre otros factores, ponen en riesgo a muchos miembros de este grupo de aves (Collar y Juniper 1992, Wright *et al.* 2001). Por ejemplo, recientemente se estimó que el potencial de hábitat para la lora nuca-amarilla en Costa Rica (incluyendo áreas boscosas, zonas de pastura y agrícolas de la región seca del pacífico) es aproximadamente 6871 km<sup>2</sup>, de los cuales sólo el 16% (1085 km<sup>2</sup>) están bajo algún estado de protección (Abadía *et al.* 1998). Pero la destrucción de sus hábitats no es el único causante de la drástica declinación de las poblaciones silvestres de esta subespecie en los bosques secos del noroeste de Costa Rica (Stiles 1985, Stiles y Skutch 1995). La combinación de este y otros factores como la depredación natural, el saqueo de nidos y la destrucción de nidos, impiden la recuperación de las poblaciones silvestres de estos loros, llevándolos cada vez más hacia la extinción (Wright 1996, Wright *et al.* 2001).

Con pocas excepciones, la mayoría de los psitácidos anidan en huecos de árboles y muchos escogen los nidos más altos posibles (Juniper y Parr 1998). Por lo tanto, la disponibilidad de sitios apropiados para la anidación de estas aves es severamente afectada por la continua y cada vez más acelerada deforestación y degradación de los hábitats

naturales producto de actividades ganaderas, agrícolas o urbanas (Juniper y Parr 1998, Collar y Juniper 1992). A pesar de que los loros pueden ampliar o modificar las cavidades seleccionadas para la nidificación, la mayoría de estas aves dependen de cavidades pre-existentes (son nidificadores de cavidades secundarias), construidas por aves nidificadoras de cavidades primarias (Juniper y Parr 1998), insectos o por factores ambientales (vientos, lluvias y rayos) (Van Balen *et al.* 1982, Brush 1983, Peterson y Gauthier 1985). Esto agrava la disponibilidad de cavidades apropiadas para este grupo de aves, puesto que los psitácidos no sólo dependen de las cavidades formadas por procesos naturales u otras aves, sino que también deben competir con otras aves, mamíferos e insectos por sitios apropiados para la nidificación.

Existen relativamente pocos estudios que evalúen con detalle la selección de nidos por los psitácidos. Algunas investigaciones sobre el comportamiento de adultos y el éxito reproductivo de algunas especies de psitácidos (Lanning y Shiflett 1983, Snyder *et al.* 1987, Renton y Salinas-Melgoza 1999, y Seixas y Mouráo 2002) incluyen algunos datos (principalmente dimensiones) relacionados con los nidos. Mientras que otros estudios se han enfocado en la caracterización de los nidos y en la evaluación de la disponibilidad de cavidades (Saunders *et al.* 1979a, 1982) en las áreas de anidación.

El presente trabajo evalúa algunos aspectos que podrían influir en la selección de nidos y el éxito de nidificación de *Amazona auropalliata auropalliata* en cinco sitios del bosque seco del pacífico norte de Costa Rica. Se evalúan las características de las cavidades usadas para la anidación, comparando las dimensiones de nidos ocupados y cavidades no ocupadas, y también se consideran otros aspectos como la especie de árbol usado para la nidificación, el estado físico y el número de cavidades en el árbol-nido,

orientación de la entrada, entre otros. Estos datos podrían ayudar a identificar sitios apropiados para la reproducción dentro de las zonas ocupadas por estas loras. Considerando el hecho de que *A. a. auropalliata* es una especie cercanamente emparentada con *A. o. panamensis*, los resultados de este trabajo son comparados con los obtenidos para *A. o. panamensis* en Panamá (Rodríguez 2000).

## SITIOS DE ESTUDIO Y MÉTODOS

### *Área de estudio.*

Esta investigación se realizó durante la estación seca (Diciembre de 2002 a Mayo de 2003) en la Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Incluyó algunos sitios pertenecientes al Área de Conservación Guanacaste: Estación Forestal Experimental Horizontes, Refugio de Vida Silvestre Murciélagos y Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal. También incluyó dos haciendas privadas: Los Ahogados y El Pelón de la Bajura (Fig.1). El área de estudio tiene una temperatura promedio anual de aproximadamente 27.1°C y recibe una precipitación anual de 1,500 a 2,000 mm (Estación Meteorológica del Aeropuerto Internacional Daniel Oduber, Liberia, Guanacaste). La estación lluviosa ocurre principalmente de mayo a octubre, mientras que la estación seca se extiende desde diciembre a marzo. Los meses de abril y noviembre podrían ser considerados como meses de transición, puesto que las lluvias están presentes pero con menor regularidad. En El Pelón de la Bajura y Los Ahogados el área de estudio consiste de parcelas de cultivos y potreros con árboles, mientras que en La Estación Forestal Experimental Horizontes, Refugio de Vida Silvestre Murciélagos y Refugio Nacional de Vida Silvestre Junquillal la mayoría del bosque es denso. En las diferentes áreas de estudio, la vegetación está

dominada por árboles de *Samanea saman*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Tabebuia rosea*, *T. ochracea*, *Bombacopsis quinatum*, *Casearia arguta*, *Guazuma ulmifolia*, *Bursera simaruba*, *Acrocomia vinifera* y *Avicennia germinans*.

#### ***Localización de nidos y cavidades para la nidificación.***

Se localizaron los nidos a través de observación directa de las cavidades, seguimiento visual de los loros, vocalizaciones e información suministrada por los lugareños y por Tim Wright. Sólo se consideró como nidos activos aquellas cavidades en las cuales se detectaron huevos o pichones de *A. a. auropalliata*. Para la inspección de los nidos se utilizaron escaleras metálicas fijas y colgantes, y la ayuda permanente de un asistente y temporal de otros dos asistentes de campo.

#### ***Método de muestreo.***

En total se localizaron 30 nidos, de los cuales se tuvo acceso a 25. Los cinco nidos restantes estuvieron en árboles y palmas demasiado dañados y peligrosos para ser revisados regularmente. De los 25 nidos incluidos en el estudio, 5 estuvieron en la Hacienda Los Ahogados, 15 en la Hacienda El Pelón de la Bajura, 2 en la Estación Experimental Forestal Horizontes, 2 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Bahía Junquillal y 1 en el Refugio de Vida Silvestre Murciélagos (Fig. 1).

#### ***Descripción de hábitats y caracterización de nidos y cavidades.***

Para evaluar la disponibilidad de las cavidades en el área de estudio, se realizó un muestreo de la siguiente manera: alrededor de cada nido ocupado se midieron dos cavidades no ocupadas, cada una ubicada en árboles diferentes que estuvieran lo más próximos posibles al árbol-nido (*i.e.*, ubicados a una distancia máxima de 180 m), considerando para ésto sólo aquellas cavidades que tuvieran dimensiones suficientemente

grandes para permitir el alojamiento de un loro. Considerando el hecho de que en algunos potreros o parcelas de cultivo, no habían árboles con cavidades no ocupadas cercanos a los ocupados, se decidió que 180 m era una distancia apropiada para el muestreo de los árboles no ocupados. Los árboles-nido (árboles ocupados) y árboles con cavidades disponibles fueron identificados a nivel de especie. Para determinar si existe algún grado de preferencia de las loros por anidar en árboles de alguna especie en particular se utilizó una prueba  $\chi^2$  de bondad de ajuste. A todas las cavidades de estos árboles se les tomaron las siguientes medidas: profundidad vertical, profundidad horizontal, diámetro transversal interno (ancho), diámetro transversal interno (longitud), área del fondo, área de la entrada, ancho y la longitud de la entrada, altura de la cavidad, altura del árbol o palma y el diámetro a la altura del pecho (DAP) (Fig. 2). Cuando se encontró más de una entrada en el nido activo, se midió la más frecuentemente utilizada por los loros. Para realizar estas medidas se utilizaron cintas métricas de 3 m, 7.5 m y 30 m con apreciación de 0.5 cm. También se midieron las orientaciones de las entradas de las cavidades y la altura total de los árboles, para lo cual se utilizó una brújula y un hipsómetro, respectivamente. Las orientaciones de entrada de las cavidades ocupadas y no ocupadas fueron incluídas dentro de una de las siguientes categorías de orientaciones: N-E, S-E, S-O, N-O y Vertical. Para el análisis de las orientaciones de entrada de árboles ocupados y no ocupados se realizaron pruebas de  $\chi^2$  de independencia y de bondad de ajuste. Posteriormente a partir de las medidas de las cavidades, se estimó el área de entrada de las cavidades y el área de fondo del nido empleando para ello las ecuaciones de círculos y elipses. Para determinar si las dimensiones de las cavidades usadas como nidos por *A. a. auropalliata* diferían de otras cavidades disponibles, se utilizó un Análisis Discriminante para comparar ambos de

árboles grupos. Considerando el hecho de que *A. o. panamensis* y *A. a. auropalliata* son especies cercanamente emparentadas, un Análisis Discriminante adicional evaluó las diferencias entre cavidades ocupadas y no ocupadas por *A. o. panamensis* en Panamá (Rodríguez 2000). Luego, los resultados obtenidos para *A. o. panamensis* son comparados con los obtenidos para *A. a. auropalliata*.

Adicionalmente, se evaluó el estado físico de los árboles con cavidades ocupadas y no ocupadas, utilizando la clasificación de Sauad *et al.* (1991) (Cuadro 1). Para la comparación del estado físico entre árboles ocupados y no ocupados se realizó la prueba  $\chi^2$  de independencia, combinando las categorías para formar dos grupos: Buena + Regular y Mala + Muy mala.

Un  $\chi^2$  de independencia evaluó la posición de la cavidad en árboles ocupados y no ocupados para la nidificación, de acuerdo a la siguiente clasificación: Rama (cavidad completamente ubicada en la rama del árbol), Rama - fuste (cavidad que abarca una porción total o parcial de la rama y una porción total o parcial del tronco o fuste principal) y Fuste principal (cavidad completamente ubicada en el fuste principal del árbol). También, se determinó el número de entradas en cada nido y en las cavidades no ocupadas. Para el análisis de este parámetro se realizó la prueba  $\chi^2$  de independencia. De igual manera, se evaluó el re-uso de nidos ocupados en la temporada reproductiva 2001-2002, utilizando datos procedentes de una investigación realizada por Tim Wright en esa temporada reproductiva. En los diferentes sitios evaluados, se midió la distancia al nido ocupado más cercano. Se calculó la distancia promedio al nido ocupado más cercano en zonas agrícolas y ganaderas (El Pelón de la Bajura y Los Ahogados) y bosques continuos.

Además, se evaluaron otros parámetros que podrían afectar el éxito reproductivo de las parejas nidificantes. Entre éstos, se evaluó la presencia o ausencia de colmenas o hueco de abejas en el árbol-nido y se midió la distancia de la colmena o el hueco de abejas con respecto a la entrada del nido. También, se determinó la distancia del árbol-nido a una carretera principal, camino o trocha. De igual forma, se evaluó la visibilidad del árbol-nido en el área de anidación, de acuerdo a la siguiente clasificación: Muy visible (árbol o palma ubicado sólo en el potrero o no rodeado por otros árboles cercanos), Visible (árbol o palma ubicado con o entre otros árboles, pero aún así visible), Poco visible (árbol o palma tapado por otros árboles, vegetación o enredaderas). Además, se evaluó la visibilidad del nido en el árbol-nido: Visible (entrada del nido muy visible o evidente) y Poco visible (entrada del nido difícil de localizar o poco evidente). La forma de buscar nidos (e.g., sin recorrer exhaustivamente las zonas boscosas, hablando con lugareños, etc) seguramente resultó en una muestra sesgada de nidos, porque la búsqueda no fue llevada a cabo sistemáticamente (e.g., recorriendo áreas con vegetación más cerrada con igual intensidad que áreas abiertas). Por lo tanto, la muestra de nidos probablemente era sesgada en cuanto a visibilidad de nidos y densidad de vegetación cerca de los árboles nido.

## RESULTADOS

### *Caracterización de los hábitats de nidificación.*

Durante el presente estudio se encontraron 25 nidos activos (24 estuvieron en el bosque seco y uno en manglar), en 23 de los cuales se midió la longitud y el ancho de la entrada, ancho y la longitud del fondo, profundidad vertical, área del fondo y de la entrada. Los otros dos nidos activos fueron invadidos permanentemente por abejas durante la etapa

de Incubación, por lo que no se pudo obtener las medidas interiores de la cavidad. La altura de la cavidad y la altura total del árbol o palma fue medida para los 25 nidos encontrados, mientras que la profundidad horizontal sólo se midió en 19 nidos ocupados. De igual forma, sólo se midieron las cavidades de 44 árboles no ocupados, ya que en seis ocasiones no se encontró árboles con cavidades cerca (*i.e.*, a una distancia menor de 180 m) de los árboles-nido ocupados. Todos los árboles no ocupados estuvieron localizados a una distancia entre los 23 y 150 m del árbol ocupado. La profundidad horizontal se pudo medir en las 35 cavidades no ocupadas.

En el área de estudio, estas loras utilizan ocho especies de árboles y una especie de palma para la anidación; estas nueve especies representan a siete familias de plantas (Cuadro 2). El cenízaro (*Samanea saman*) fue el más frecuentemente usado (11 de 25 nidos ó 44%), mientras que el gallinazo o guanacaste blanco (*Albizia niopoides*) es utilizado con moderada frecuencia (4 de 25 nidos). Los menos utilizados (1 de 25 nidos ó 4% cada uno) son el coyol (*Acrocomia vinifera*), el alcornoque (*Licania arborea*), el tempisque (*Sideroxylon capiri*) y el mangle negro o mangle salado (*Avicennia germinans*). Estos resultados parecen indicar que *A. a. auropalliata* prefiere ubicar sus nidos en ciertas especies de árboles. Sin embargo, al comparar el número de nidos ocupados en diferentes especies de árboles y el número de árboles cercanos con cavidades no ocupadas de esas especies (Cuadro 3), las diferencias no son significativas ( $\chi^2 = 8.45$ , g.l.=11,  $P = 0.67$ ). Es decir, si se considerara que los árboles cercanos a los árboles-nido ocupados representan los árboles con cavidades disponibles en el área de estudio, estos resultados mostrarían que las loras no muestran preferencia por cavidades en ciertas especies de árboles. Por el contrario, utilizan las especies de árboles con cavidades de acuerdo a su abundancia o



disponibilidad en las áreas de anidación. No obstante, debido a que no se tienen conteos de la totalidad de especies de árboles (con cavidades y sin cavidades) en el área de estudio, no se puede determinar si algunas especies de árboles son más propensas que otras a desarrollar cavidades.

Al evaluar las dimensiones de los árboles-nido ocupados y no ocupados por la lora nuca-amarilla, se encontró que con excepción de la altura de la cavidad, altura total del árbol y el DAP, en todas las demás dimensiones los nidos ocupados tuvieron dimensiones relativamente (pero no significativamente) más pequeñas que las cavidades no ocupadas (Cuadro 4). Al utilizar un análisis discriminante (Cuadro 5) para comparar las dimensiones de los árboles-nidos ocupados y los no ocupados por *A. a. auropalliata*, se encontró que no existen diferencias significativas entre ambos grupos ( $F_{(1, 52)} = 0.89$ ,  $P = 0.35$ ), ya que sólo el 28% (7 de 25) de los nidos ocupados tienen características morfológicas (*e.g.*, dimensiones) no compartidas con los no ocupados. El resto de las cavidades ocupadas (72% ó 18 de 25) por *A. a. auropalliata* tienen dimensiones que traslapan con la mayoría (88.64% ó 39 de 44) de las cavidades no ocupadas. Esto indica que los 39 árboles no ocupados tienen dimensiones apropiadas para ser usados por las loras para la anidación (Cuadro 5). Sin embargo, también se encontró que de todas las dimensiones analizadas (Cuadro 5, Fig. 2), la altura de la cavidad ( $F_{(1, 52)} = 5.19$ ,  $P = 0.026$ ) es la única dimensión que separa claramente ambos grupos (ocupados y no ocupados).

Las dimensiones de los árboles-nido ocupados y no ocupados por *A. o. panamensis* (las mismas evaluadas para *A. a. auropalliata*; excepto la profundidad horizontal y el DAP) también fueron analizadas. Se encontró que el 97.96% (48 de 49) de los árboles ocupados por *A. o. panamensis* difieren significativamente de aquellos no ocupados

cercanos ( $F_{(9, 137)} = 62.96$ ,  $P < 0.001$ ) en cada una de las dimensiones evaluadas. Mientras que, el 100% de los árboles no ocupados tienen características morfológicas no compartidas con el grupo de los ocupados (Cuadro 5) (Rodríguez 2000). Cuando se comparan los nidos ocupados por *A. a. auropallita* y *A. o. panamensis*, la profundidad horizontal, área de la entrada, longitud de la entrada y DAP promediaron valores relativamente mayores en *A. a. auropallita* que en *A. o. panamensis*. El resto de las dimensiones evaluadas (profundidad vertical, diámetro transversal interno (ancho), diámetro transversal interno (largo), área del fondo, ancho de la entrada, altura de la cavidad y altura total del árbol), los valores reportados para *A. a. auropallita* fueron relativamente menores que los encontrados en *A. o. panamensis* (Cuadro 6).

En *A. a. auropallita*, la evaluación de las orientaciones (N - E, S - E, S - O, N - O y Vertical) de entrada de todas las cavidades (ocupadas y no ocupadas) (Cuadro 7) muestra que por alguna razón, cavidades con aperturas dirigidas hacia el S - O, N - E y Vertical son más frecuentes de lo esperado al azar ( $\chi^2 = 12.67$ , g.l.=4,  $P = 0.01$ ). Para la prueba anterior, el valor esperado se calculó asumiendo que la probabilidad de ocurrencia de todos los grupos de orientaciones es la misma. Al comparar las diferentes orientaciones de las entradas de los nidos ocupados (observado), contra valores esperados (basados en las orientaciones de las cavidades disponibles) (Cuadro 8), se encontró que las loras no son selectivas en cuanto a orientación de las cavidades ( $\chi^2 = 2.72$ , g.l.= 4,  $P = 0.61$ ). En resumen, estos resultados indican que las loras no escogen cavidades con ciertas orientaciones, sino que las seleccionan de acuerdo con una mayor disponibilidad de éstas en las áreas de nidificación.

El 68% (17 de 25) de los árboles ocupados y el 56.82% de los no ocupados tienen sólo una cavidad. El número de cavidades fue similar entre árboles ocupados y no ocupados (Cuadro 9) ( $\chi^2=0.84$ , g.l.= 2,  $P = 0.66$ ), y éstos resultados indican que hay una gran proporción de árboles disponibles (no ocupados) que poseen una sólo cavidad y no están siendo escogidos preferencialmente por las loras. Los nidos activos promediaron  $1.2 \pm 0.64$  entradas ( $n = 25$  nidos, ámbito = 1 – 4 entradas), mientras que las cavidades no ocupadas cercanas promediaron  $1.36 \pm 0.65$  entradas ( $n = 44$  cavidades no ocupadas, ámbito = 1 – 4 entradas). El número de entradas no varió significativamente entre los nidos ocupados y los no ocupados ( $\chi^2=3.10$ , g.l.= 2,  $P = 0.21$ ) (Cuadro 10). Por lo tanto, pese a que las loras parecen tener tendencia a usar cavidades con sólo una entrada, hay muchas cavidades con una entrada que están disponibles. Las loras tienden a escoger nidos ubicados en las ramas (68% ó 17 de 25), pero cuando se comparó la posición de los nidos ocupados y cavidades no ocupadas en el árbol (Cuadro 11), las diferencias no fueron significativas ( $\chi^2=3.98$ , g.l.= 2,  $P = 0.14$ ). El 92% (23 de 25) de los árboles ocupados y el 81.82% (36 de 44) de los árboles no ocupados están dentro de las categorías de estado físico buena y regular (Cuadro 12), por lo tanto, ambos grupos de árboles no variaron significativamente con respecto a este parámetro ( $\chi^2=1.33$ , g.l.=1,  $P = 0.25$ ). Entonces, al parecer la selección de árboles con condiciones físicas buena y regular para la nidificación, se relaciona con la mayor disponibilidad de cavidades en árboles con esas condiciones físicas. Es importante notar que en este estudio, no se le dio seguimiento a 5 nidos (e.g., 3 árboles y 2 coyoles) en árboles o palmas muertos, porque era muy peligroso el acceso a ellos. Para determinar si la exclusión de estos 5 nidos sesgó el análisis anterior, se realizó otro Chi<sup>2</sup>, esta vez incluyendo los cinco árboles o coyoles muertos. Nuevamente se

encontró que árboles ocupados y no ocupados no difieren significativamente con respecto al estado físico ( $\chi^2=0.29$ , g.l.=1,  $P=0.59$ ). Según observaciones de ornitólogos que han realizado investigaciones sobre *A. a. auropalliata* en Guanacaste (Tim Wright com. pers.) y residentes del área (Santos Estrada y Humberto López, com. pers.), estas loras nidifican en coyoles muertos con más frecuencia que lo reportado en este estudio. Además, durante la temporada reproductiva 2001 – 2002, en el Refugio de Vida Silvestre Murciélagos se encontraron tres nidos de *A. a. auropalliata* en huecos de palmas muertas (observación personal).

La mayoría (96% ó 24 de 25) de los árboles ocupados están dentro de las categorías muy visibles y visibles, pero cuando se comparó con el grado de visibilidad de los árboles disponibles cercanos (no ocupados), las diferencias no fueron significativas ( $\chi^2=2.69$ , g.l.=2,  $P=0.26$ ). De igual manera, árboles ocupados y no ocupados no difirieron significativamente con respecto a la visibilidad del nido o la cavidad disponible ( $\chi^2=0.23$ , g.l.=1,  $P=0.63$ ), ya que la mayoría de los nidos ocupados (24 de 25 ó 96%) y las cavidades no ocupadas (41 de 44 ó 93.18%) fueron visibles.

En 3 de los 25 (12%) árboles ocupados por parejas de *A. a. auropalliata* hubo colmenas de abejas nidificando en el mismo árbol que las loras. De igual manera, se encontraron abejas nidificando en colmenas en sólo 2 de 44 (4.55%) árboles no ocupado. Además, 4 de 25 (16%) nidos ocupados y 6 de 44 (13.64%) árboles no ocupados tuvieron abejas nidificando en otros huecos del árbol ocupado o no ocupado. La distancia promedio de las colmenas o huecos de abejas a la apertura del nido fue  $3.82 \pm 2.39$  m,  $n=7$  colmenas o huecos, ámbito = 0 – 7.5 m. En dos casos los intentos reproductivos (nidos

ocupados) fracasaron cuando las abejas invadieron permanentemente los nidos, al iniciarse el periodo de desarrollo de crías.

En las áreas ganaderas y agrícolas, la distancia promedio al nido ocupado más cercano fue  $353.15 \pm 233.43$  m ( $n = 16$  nidos, ámbito = 126 – 786 m). En Los Ahogados dos nidos estuvieron separados por 718 m y otros tres nidos estuvieron separados por 327.5 m y 126 m, respectivamente. En El Pelón de la Bajura, tres nidos estuvieron separados por 451 m y 786 m, respectivamente, mientras que otros dos nidos estuvieron separados por 349 m. Además, otros cinco nidos tuvieron 260, 168, 183 y 163 m entre ellos. Los dos nidos encontrados en Horizontes estuvieron a 146 m de distancia uno del otro. Por otro lado, la distancia promedio de los nidos ocupados al camino, trocha o carretera más cercana fue  $123.41 \pm 219.66$  m ( $n = 25$  nidos, ámbito = 4.3 – 1123 m).

En resumen, *A. a. auropalliata* tiende a ubicar sus nidos en las cavidades más altas posibles. Estas loras no son selectivas al escoger la orientación de las aperturas de las cavidades. También, tiende a usar ciertas especies de árboles más que otras, escoge árboles con condiciones físicas buena y regular, con una sola cavidad, nidos con una sola entrada y ubicados en las ramas. No obstante, la escogencia de árboles y nidos con las características anteriores, no indica que las loras tienen preferencia por esas características. Por el contrario, la selección se debe a que en las áreas de anidación hay una mayor disponibilidad de cavidades y árboles con esas características. En los sitios de nidificación evaluados, la mayoría de los árboles y nidos ocupados son visibles. Ésto podría porque la mayoría de los nidos encontrados están en árboles ubicados alrededor o dentro de las zonas de cultivo y ganadería. Es posible que las loras prefieren anidar en lugares donde pueden tener buena visibilidad para detectar depredadores que se acercan al árbol-nido. No

obstante, durante este estudio no se revisaron exhaustivamente las zonas de bosque menos perturbadas en el Pelón de la Bajura, así como la mayoría del terreno en los otros sitios de estudio; lo cual podría significar algún tipo sesgo en los datos en cuanto a la visibilidad de los nidos localizados (ver sección de Métodos).

*Relación de nidos exitosos vs características del nido.*

Durante el presente trabajo, sólo cinco de 25 nidos tuvieron al menos un pichón sobreviviente. Dos de los cinco nidos exitosos estuvieron ubicados en la Estación Forestal Experimental Horizontes y los otros tres nidos se localizaron en El Pelón de la Bajura. Los dos nidos exitosos en la Estación Forestal Experimental Horizontes estuvieron localizados a menos de 250 m de la casa del guardaparque de la estación. Durante éste y los anteriores periodos reproductivos, estos nidos han sido vigilados regularmente por los guardaparques, por lo que han sobrevivido al saqueo y depredación (Víctor Reyes, com. pers.). Por otro lado, dos de tres nidos con pichones sobrevivientes al saqueo y la depredación en El Pelón de la Bajura estuvieron en árboles ubicados al borde de caminos muy transitados. Uno de estos dos nidos estaba localizado en una rama muy seca, lo cual hacía un poco difícil y peligroso la revisión del nido, especialmente durante los meses de enero - marzo, cuando los vientos son más frecuentes y fuertes, y posiblemente esta precaria posición lo protegió de saqueadores. El otro nido fue localizado en un árbol-nido que fue revisado por los saqueadores durante el inicio de la etapa de desarrollo de crías (evidencia procedente de cortes hecho con machete en la entrada de una de las cavidades del árbol). Sin embargo, pese a que los cazadores revisaron algunos de los huecos de este árbol-nido, por azar no lograron ubicar la cavidad utilizada por las loras. El tercer nido exitoso en este lugar, estuvo localizado en una zona poco transitada de la hacienda, a 15.65 m de altura del suelo,

tenía 0.55 m de profundidad y presentaba una cavidad secundaria dentro de la cavidad principal, donde se introducían los pichones. Aunque no se detectaron indicios que sugirieran que el mismo había sido revisado por saqueadores, estas características del nido podrían haber dificultado el acceso a los pichones.

## DISCUSIÓN

*A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) no son selectivas en cuanto a la orientación de las aperturas de las cavidades, ya que ambas subespecies están utilizando cavidades con ciertas orientaciones de entrada, de acuerdo a la disponibilidad de éstas en las áreas de anidación. Consistentemente con *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis*, en *Amazona aestiva* (Sauad *et al.* 1991), *Cacatua roseicapilla*, *C. pastinator pastinator*, *C. p. gymnopsis* y *Calyptorhynchus magnificus* (Saunders *et al.* 1982) no se encontraron desviaciones significativas en las orientaciones de las entradas de los nidos. Este patrón de escogencia difiere del mostrado por la cacatúa negra de cola-blanca (*Calyptorhynchus baudinii latirostris*) en el Suroeste de Australia (Saunders 1979a), loros *A. vittata* (Rodríguez-Vidal 1959), el halcón peregrino (*Falco peregrinus*) (Porter y White 1973), los carpinteros *Melanerpes erythrocephalus* y *Centurus carolinus* (Reller 1972), en los cuales, la selección de las orientaciones de las entradas de las cavidades no es aleatoria. Los vientos en la región de Guanacaste tienen una orientación NE a Suroeste. El viento, los incendios forestales (los cuales se presentan con más frecuencia en la estación seca), los rayos (observación personal) y otros excavadores de cavidades (*e.g.*, carpinteros, mamíferos e insectos) podrían ser algunos de los agentes involucrados con la formación de las cavidades en los árboles de la región. Sin embargo, no se sabe cual(es) de estos factores

es(son) más importantes, ni como podrían causar el patrón de orientaciones (*e.g.*, no aleatorio) observado en los huecos disponibles (ocupados y no ocupados).

*A. a. auropalliata* utiliza ocho especies de árboles y una especie de palma para la anidación, las cuales representan a siete familias de plantas. En Panamá, *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) utiliza seis especies de árboles y dos especies de palmas, pertenecientes a seis familias diferentes. En *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis*, si una especie de árbol o palma es más utilizada que otra, tal vez es porque ésta es más propensa que las otras a desarrollar cavidades o porque ésta es mucho más común que las otras especies dentro de las áreas de nidificación y por ende, hay mayor probabilidad de seleccionarla. En el caso de *A. a. auropalliata*, se consideró que los árboles cercanos a los árboles-nido ocupados representan los árboles con cavidades disponibles en el área de estudio, y es evidente que las loras no muestran preferencia por cavidades en ciertas especies de árboles, sino que utilizan las especies de árboles con cavidades, de acuerdo a su abundancia o disponibilidad en las áreas de anidación. Debido a que no se tienen conteos de la totalidad de especies de árboles (con cavidades y sin cavidades) del área de estudio, no se pudo determinar si algunas especies de árboles son más propensas que otras a desarrollar cavidades.

La calidad de los árboles utilizados por los psittácidos para anidar varía mucho entre especies. El 92% y el 85.7% de los nidos usados por *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) respectivamente, estuvieron en árboles o palmas con condiciones físicas buena y regular. Por el contrario, la mayoría (71.71%) de los nidos de *A. aestiva* en Argentina estuvieron en árboles con condiciones físicas mala y muy mala (Sauad *et al.* 1991). También, la cacatúa *C. magnificus* tendió a nidificar en árboles muertos más de lo esperado (Saunders *et al.* 1982). En *A. a. auropalliata*, la utilización de



árboles con condiciones físicas buena y regular para la nidificación, se relaciona con la mayor disponibilidad de cavidades en árboles con esas condiciones físicas. Por el contrario, *A. o. panamensis* demuestra una preferencia por árboles con condiciones físicas buenas y regular, ya que la mayoría (57.14% ó 56 de 98) de los árboles no ocupados disponibles en las áreas de anidación, estuvieron dentro de las condiciones físicas mala y muy mala. *A. a. auropalliata* utiliza palmas muertas, mientras que *A. o. panamensis* sólo utiliza palmas vivas en buen estado físico y que aún conservan sus brácteas.

La profundidad vertical es relativamente mayor en *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis* que en *A. finschi* (Renton-Salinas Melgoza 1999). Tanto en *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis*, el área del fondo es mucho menor que la registrada para *A. barbadensis* (Rojas-Suárez 1994). La altura de la cavidad sobre el suelo, el ancho y la longitud de la entrada registradas para *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis* fueron similares a las reportadas para *A. finschi* (Renton y Salinas-Melgoza 1999). El promedio del DAP de los árboles-nido utilizados por *A. a. auropalliata* fue mayor que el reportado para *A. o. panamensis*, *A. aestiva*, y *A. finschi* (Renton y Salinas-Melgoza 1999, Rodríguez 2000, y Seixas y Mouráo 2002). Además, la altura promedio de los árboles-nido en *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis* fue mayor que la reportada en *A. aestiva* (Seixas y Mouráo 2002). Utilizando la medida del tarso como un indicador del tamaño corporal (Juniper y Parr 1998), es evidente que *A. finschi* es (21 – 23 mm) una especie más pequeña que *A. a. auropalliata* (25 – 29 mm) y *A. o. panamensis* (25 – 28 mm), probablemente esto explica las dimensiones menores encontradas en cavidades utilizadas por *A. finschi*.

Las dimensiones de las cavidades ocupadas (excepto altura de la cavidad) no varían significativamente de las no ocupadas. El hecho de que la mayoría de las cavidades ocupadas por *A. a. auropalliata* tienen dimensiones que traslapan con la mayoría de las cavidades no ocupadas (39 de 44), indica que estos árboles no ocupados tienen dimensiones apropiadas para ser usados por las loras para la anidación. Es posible que no están siendo utilizados, porque las poblaciones de loras son muy pequeñas para ocupar la totalidad de árboles disponibles en las áreas de nidificación o que el comportamiento territorial disminuye la disponibilidad de los árboles en el área. En *A. a. auropalliata*, la altura de la cavidad es la única variable que separa claramente ambos grupos (ocupados y no ocupados), lo cual podría indicar que las parejas reproductivas prefieren ubicar sus nidos en las cavidades más altas. En contraste con *A. a. auropalliata*, los árboles-nido ocupados y los no ocupados por *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) difieren significativamente con respecto a sus dimensiones ( $P < 0.001$ ). Contrario a *A. a. auropalliata*, en *A. o. panamensis* (Rodríguez 2000) el promedio de cada una de las dimensiones medidas fue siempre mayor en nidos ocupados que en cavidades no ocupadas. Éstos resultados parecen indicar que *A. o. panamensis* está escogiendo las cavidades más grandes disponibles para anidar o del grupo de cavidades disponibles en el área, están seleccionando y posteriormente ampliando ciertas cavidades (Rodríguez 2000). Otra hipótesis es que las cavidades disponibles en Panamá para *A. o. panamensis*, generalmente son más pequeñas, y por lo tanto las loras tienen que escoger las cavidades más grandes del rango disponible para poder tener una cavidad suficientemente grande. En cambio, *A. a. auropalliata* no tiene que ser tan selectiva, porque casi todas las cavidades disponibles son suficientemente grandes. Algunos nidos (14 de 49 ocupados) ocupados por *A. o.*

*panamensis* tenían algunos trozos pequeños de madera fresca, que habían sido recientemente arrancados del interior del nido. Una evidencia que podría indicar la poca disponibilidad de cavidades apropiadas para *A. o. panamensis* en éstos hábitats (sin subestimar el efecto de la fidelidad por los nidos), es el hecho de que 14 de 19 nidos fracasados en la primera época reproductiva, volvieron a ser re-utilizados por las loras en el siguiente periodo de nidificación. En otras palabras, quizás la poca disponibilidad de cavidades con dimensiones apropiadas hace que *A. o. panamensis* esté utilizando consistentemente los mismos nidos, aún después de intentos reproductivos no exitosos (Rodríguez 2000).

Aparentemente, en *A. a. auropalliata* existe una tendencia a re-utilizar los nidos, ya que 5 de los 6 (83.33%) nidos monitoreados en Los Ahogados y 3 de los 4 (75%) nidos localizados en Horizontes durante la temporada reproductiva de Dic. 2001 – Abril 2002 (Tim Wright, datos no publicados), fueron re-ocupados por las loras en el siguiente periodo reproductivo. En *A. o. panamensis*, 14 de 19 nidos fracasados durante la primera época reproductiva, fueron re-usados por las loras durante la siguiente temporada reproductiva (Rodríguez 2000). Seixas y Mouráo (2002) encontraron que el re-uso de cavidades por *A. aestiva* en Brazil fue del 36% durante los tres años de estudio. Por otro lado, el promedio del número de entradas registrado en los nidos de *A. o. panamensis* ( $1.05 \pm 0.23$ ,  $n=38$  nidos ocupados, ámbito = 1 – 2 entradas) (Rodríguez 2000) fue menor que el reportado para *A. a. auropalliata* en el presente estudio y *A. aestiva* (Seixas y Mouráo, 2002)

El 80% de los nidos ocupados por *A. a. auropalliata* estuvieron en áreas abiertas que han sido deforestadas para actividades agrícolas o potreros para ganadería. De manera similar, el 68% de los nidos de *A. aestiva* en Brazil se ubicaron en áreas abiertas. (Seixas y

Mouráo 2002). No obstante, es válido destacar que tanto en El Pelón de la Bajura como en Los Ahogados, se han dejado pequeños remanentes de bosques (parches) cercanos a los potreros y parcelas de cultivo, los cuales han sido aprovechados para la nidificación. El promedio de la distancia del nido activo más cercano fue significativamente mayor en *A. finschi* (Renton y Salinas-Melgoza 1999) que en *A. a. auropalliata*. La diferencia entre estas dos Amazonas, en relación a estos resultados, podría depender de la distancia entre árboles con cavidades disponibles en el área de anidación o podría indicar que las parejas de *A. a. auropalliata* son menos territoriales que las de *A. finschi*.

A pesar de que no se tuvo una muestra grande de nidos en zonas protegidas, el que sean áreas protegidas (independientemente de si tienen mucho o poco monitoreo para cuidarlos) hace que las loras gocen de algún grado de protección (contra el saqueo), lo cual probablemente tiene algún efecto positivo sobre el éxito reproductivo de estas loras comparado con las loras de zonas no protegidas. En cuatro estudios (en *Amazona autumnalis*, *A. oratrix*, *A. viridigenalis* en México y *A. auropalliata* en Costa Rica) que permitieron comparaciones directas entre el saqueo en sitios con protección activa de nidos versus sitios sin protección, las tasas de saqueo fueron significativamente menores en los sitios protegidos, lo cual sugiere que los esfuerzos activos de protección pueden ser efectivos para reducir el saqueo de nidos (Wright *et al.* 2001).

En los sitios evaluados durante esta investigación, la disponibilidad de nidos no parece ser un factor limitante para la reproducción de *A. a. auropalliata*, ya que en estas áreas de anidación, existen muchas cavidades apropiadas disponibles que no están siendo ocupadas por las loras. Esto sugiere: 1- que las poblaciones de loras son tan pequeñas que no pueden ocupar la cantidad de cavidades apropiadas disponibles (aún en áreas que han

sido deforestadas para actividades agrícolas y ganaderas), 2- que el saqueo de nidos (sin minimizar el efecto de la depredación) tiene un mayor impacto que la disponibilidad de nidos sobre el éxito reproductivo de estas loras. La existencia de poblaciones reproductivas en áreas que han sido muy deforestadas (e.g., Hacienda El Pelón de la Bajura y Los Ahogados) para agricultura y ganadería a gran escala, indican que las parejas de loras nuca-amarilla son flexibles o se adaptan bien a zonas deforestadas. Incluso podría indicar que prefieren zonas abiertas con poco bosque para la reproducción, posiblemente porque prefieren nidos con buena visibilidad para detectar depredadores en el área de anidación. Por lo tanto, en cierto modo la deforestación en si no es una amenaza importante para esta especie, siempre y cuando se dejen algunos árboles con cavidades y árboles para alimentación de las loras. Básicamente, en las áreas agrícolas, aunque la tala de árboles en si no parece ser un problema principal para *A. a. auropalliata*, los nidos en esas áreas están muy expuestos al saqueo. El número de trabajadores transitando por estas áreas es particularmente alto durante la temporada de reproducción, y el interés de ellos en los nidos es evidencia de su interés en saquear.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Gilbert Barrantes por todos los invaluable conocimientos, consejos, tiempo y esfuerzo invertido en mi tesis. A Jessica Eberhard y Federico Bolaños por el aporte de valiosos conocimientos, comentarios y recomendaciones al manuscrito. A Tim Wright por compartir conmigo sus experiencias de campo con estas loras (especialmente, localización de nidos), por sus invaluable recomendaciones, contactos y por proveer una parte del equipo de campo. A mi asistente Santos Estrada por su extraordinario esfuerzo y

entusiasmo durante todo el trabajo, de igual manera a José Jiménez, Humberto López y Jorge Santamaría quienes trabajaron temporalmente como asistentes de campo. En El Pelón de la Bajura a Antonio Loaisiga, Francisco Sandoval y Julio Quezada por toda la colaboración prestada. A Fernando Pinto y flia. (propietarios de la Hacienda Los Ahogados) por permitirme trabajar en su propiedad. A Roger Blanco de ACG por el apoyo logístico. Al personal de las diferentes estaciones de ACG por información para localización de nidos. Al Servicio Alemán de Intercambio Académico por becarme para la maestría y por pagar una parte de la tesis. A mi familia por su apoyo ilimitado y por financiar otra parte de la investigación.

#### LITERATURA CITADA

- Abadía, G. K., K. Aparicio, M. Araiza, H. Gómez, D. Guerra y M. Hidalgo. 1998. Situación poblacional de *Amazona auropalliata* en Costa Rica. Informe técnico, Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. pp. 16.
- Brush, T. 1983. Cavity use by secondary cavity-nesting birds and response to manipulations. *Condor* 85:461-466.
- Collar, N. J., and A. T. Juniper. 1992. Dimensions and causes of the parrot conservation crisis: solutions from conservation biology. Pages 1-24 in S. R. Beissinger and N. F. R. Snyder, editors. *New world parrots in crisis*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Collar, N. J., Gonzaga, L. P., Krabbe, N., Madroño Nieto, A., Naranjo, L. G., Parker III, T. A. and Wegge, D. C. 1992. *Threatened Bird of the Americas: the ICBP/IUCN Red Data Book*. International Council for Bird Preservation, Cambridge, UK.

- Collar, N. J., M. J. Crosby and A. J. Stattersfield. 1994. Birds to watch. 2. the world list of threatened birds. BirdLife International, Washington, D.C.
- Juniper, T. and M. Parr. 1998. Parrots: a guide to the parrots of the world. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- Lanning, D. V. and J. T. Shiflett. 1983. Nesting ecology of thick-billed parrots. Condor 85:66-73.
- Peterson, B., and G. Gauthier. 1985. Nest site use by cavity-nesting birds of the Cariboo Parkland, British Columbia. Wilson Bull. 97:319-331.
- Porter, R. D., and C. M. White. 1973. The Peregrine Falcon in Utah, emphasizing ecology and competition with the Prairie Falcon. Brigham Young Univ. Sci. Bull. Biol., Ser. 18.
- Renton, K., and A. Salinas-Melgoza. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. Willson Bulletin. 111(4): 488-493.
- Reller, A. W. 1972. Aspects of behavioral ecology of Red-headed and Red-bellied Woodpeckers. Am. Midl. Nat. 88:270-290.
- Rodríguez, A. M. 2000. Biología reproductiva de *Amazona ochrocephala panamensis* (Psittaciformes: Psittacidae) en tierras bajas de San Juan, Chiriquí. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Chiriquí. Panamá.
- Rodríguez-Vidal, J. A. 1959. Puerto Rican Parrot study. Monogr. Dep. Agric. Comm. Puerto Rico No. 1.
- Sauad, J. J., V. Nuñez, J. L. Garrido, S. Mosa, M. E. Cálzon y Z. M. Chorolque. 1991.

- Ambientes de nidificación del loro hablador *Amazona aestiva*. Salta, Argentina. III.— Características de los árboles-nido. Publicación Técnica No. 5. Manejo de Fauna. Salta, Universidad Nacional de Salta, Argentina.
- Saunders, D. A. 1979a. The availability of tree hollows for use as nests sites by White-tailed Black Cockatoo. *Aust. Wildl. Res.* 6:205-216.
- Saunders, D. A., G. T. Smith, and I. Rowley. 1982. The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites for cockatoo (Psittaciformes) in Western Australia. *Aust. Wildl. Res.* 9:541-556.
- Seixas, G. H. F. and G. M. Mourão. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *J. Field Ornithology* 73 (4): 399 – 409.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, and C. B. Kepler. 1987. The parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot. *Wes. Found. Vert. Zool.*, Los Angeles, California. 285 p.
- Stiles, F. G. 1985. Conservation of forest birds in Costa Rica problems and perspectives. In Diamond, A. and Lovejoy, T. Eds. *Conservation of tropical forest birds*. ICBP Publ. No. 4. Cambridge London.
- Stiles, G. and A. Skutch. 1995. *Guía de Aves de Costa Rica*. INBIO, Heredia, Costa Rica, pp. 686.
- Van Balen, J. H., C. J. H. Boog, J. A. van Franeker, and E. R. Osieck. 1982. Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. *Ardea* 70:1-24.
- Wright, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proc. R. Soc. Lond.* B263, 867-872.



Wright, T. F., C. A. Toft, E. Enkerlin-Hoeflich, J. Gonzalez-Elizondo, M. Alborno, A. Rodríguez-Ferraro, F. Rojas-Suárez, V. Sanz, A. Trujillo, S. R. Beissinger, V. Berovides A., X. Gálvez A., A. T. Brice, K. Joyner, J. Eberhard, J. Gilardi, S. E. Koenig, S. Stoleson, P. Martuscelli, J. M. Meyers, K. Renton, A. M. Rodríguez, A. C. Sosa-Asanza, F. J. Vilella, and J. W. Wiley. 2001. Nest Poaching in Neotropical Parrots. *Conservation Biology*. Volume 15, No. 3, June 2001. Pages 710-720.

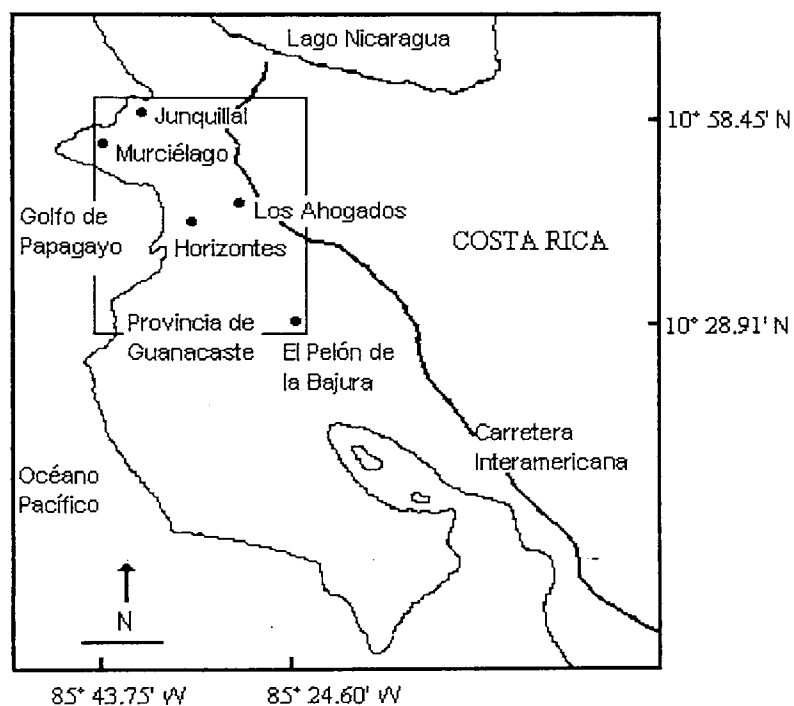


Figura 1. Área donde se llevó a cabo el estudio de la ecología de nidificación de *A. a. auropalliata* en Costa Rica.

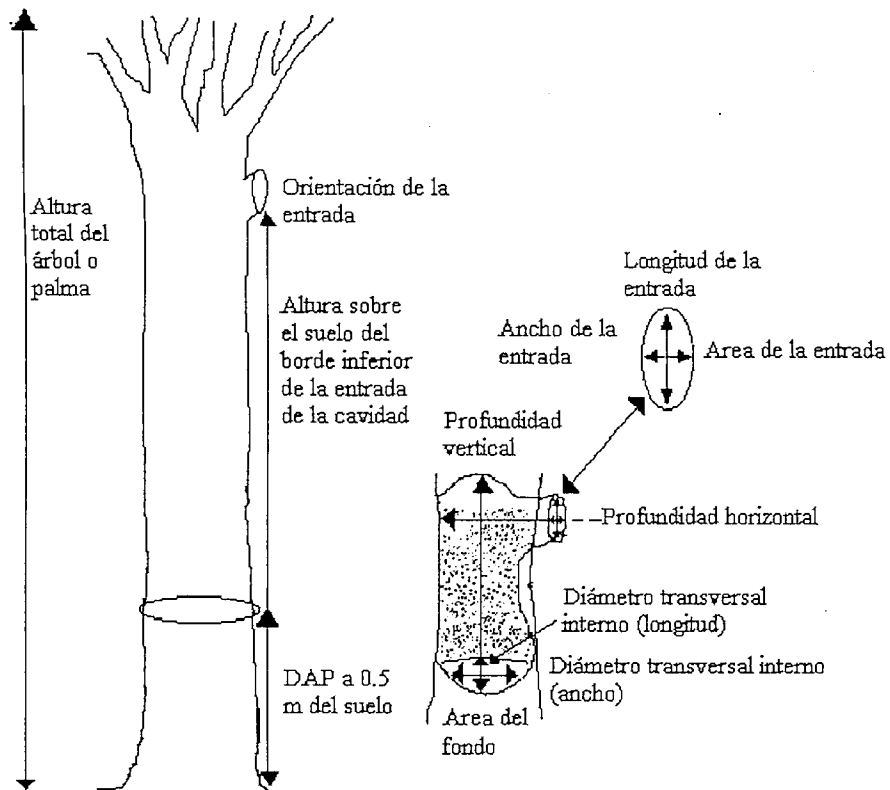


Figura. 2. Dimensiones de las cavidades ocupadas y no ocupadas por la lora nuca-amarilla (*A. a. auropalliata*) en Costa Rica.

Cuadro 1. Categorías de clasificación del estado físico de los árboles ocupados y no ocupados por *A. a. auropalliata* en Costa Rica. (Clasificación basada en Saud et al. 1991).

*Buena*: Arbol de buen porte forestal, fuste recto (columnar), síntomas de ahuecamiento leve y sin evidencia físicas de enfermedad.

*Regular*: Fuste algo tortuoso con ramificaciones bajas, parcialmente ahuecado y algunas ramas muertas.

*Mala*: Fuste tortuoso, árbol achaparrado, ahuecamiento importante, en algunos casos hasta la base del árbol, con síntomas evidentes de enfermedad, ramas secas y rotas, y áreas necróticas en sus copas.

*Muy mala*: Muerto en pie.

Cuadro 2. Especies de árboles y palmas usados por *A. a. auropalliata* para la nidificación en el área de estudio en Guanacaste, Costa Rica. \*Para cada especie se indica el número de nidos y el porcentaje del total de nidos encontrados.

Nombre común	Nombre científico	Familia	Nidos	%
Cenízaro	<i>Samanea saman</i>	Leguminosae	11	44
Guayabito	<i>Terminalia oblonga</i>	Combretaceae	1	4
Tempisque	<i>Sideroxylon capiri</i>	Sapotaceae	1	4
Alcornoque	<i>Licania arborea</i>	Chrysobalanaceae	1	4
Guanacaste	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Leguminosae	3	12
Gallinazo	<i>Albizia niopoides</i>	Leguminosae	4	16
Panamá	<i>Sterculia apetala</i>	Sterculiaceae	2	8
Mangle negro	<i>Avicennia germinans</i>	Avicenniaceae	1	4
Palma (coyol)	<i>Acrocomia vinifera</i>	Arecaceae	1	4

Cuadro 3. Especies de árboles y palmas ocupados y no ocupados por *A. a. auropalliata* para la nidificación en el área de estudio en Guanacaste, Costa Rica. ( $\chi^2 = 8.45$ , g.l.=11,  $P = 0.67$ ).

	Ocupados	No ocupados
<i>Samanea saman</i>	11	18
<i>Terminalia oblonga</i>	1	0
<i>Sideroxylon capiri</i>	1	1
<i>Licania arborea</i>	1	0
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	3	11
<i>Albizia niopoides</i>	4	5
<i>Sterculia apetala</i>	2	1
<i>Avicennia germinans</i>	1	2
<i>Acrocomia vinifera</i>	1	3
<i>Ficus sp.</i>	0	1
<i>Brosimum alicastrum</i>	0	1
<i>Thouinidium decandrum</i>	0	1
Total	25	44

Cuadro 4. Dimensiones de cavidades ocupadas y no ocupadas por *A. a. auropalliata* en el área de estudio en Guanacaste, Costa Rica. Medidas en cm, con excepción de las áreas, que son en cm<sup>2</sup>.

Parámetro	n		Media		D.S.		Rangos	
	OC	NO	OC	NO	OC	NO	OC	NO
Profundidad vertical	23	44	82.13	85.86	92.97	139.26	18.00 - 486.00	8.00 - 639.00
Profundidad horizontal	19	35	27.45	27.83	5.43	17.03	18.00 - 38.00	10.50 - 70.00
Diámetro transversal interno (ancho)	23	44	18.52	20.11	5.22	9.02	12.00 - 28.00	7.50 - 48.00
Diámetro transversal interno (longitud)	23	44	20.67	22.95	5.77	8.81	13.00 - 31.00	9.00 - 49.00
Área del fondo	23	44	341.33	434.12	178.65	376.61	132.73 - 706.85	63.61 - 1885.74
Área de la entrada	23	44	254.2	338.31	177.22	317.5	95.03 - 660.52	103.87 - 1885.74
Ancho de la entrada	23	44	14.24	16.27	5.8	7.71	7.50 - 28.00	8.50 - 49.00
Longitud de la entrada	23	44	20.11	22.59	8.82	10.57	9.00 - 44.00	9.50 - 48.00
Altura de la cavidad	25	44	1067.32	848.14	336.68	270.76	506.00 - 1660.00	386.00 - 1632.00
Altura del árbol o palma	25	44	1633.32	1454.39	405.11	394.23	796.00 - 2331.00	539.00 - 2163.00
DAP	25	44	376.28	352.45	120.61	125.49	86.00 - 596.00	80.00 - 620.00

Cuadro 5. Clasificación de los árboles-nidos ocupados y no ocupados por *A. a. auropalliata* y *A. o. panamensis*. El % correcto corresponde al número de cavidades ocupadas y no ocupadas que están correctamente clasificadas dentro de su categoría. Los valores de P indican el grado de variación entre las cavidades ocupadas y las no ocupadas.

<i>A. a. auropalliata</i>				<i>A. o. panamensis</i>			
Grupo	% correcto	Ocupados	No ocupados	Grupo	% correcto	Ocupados	No ocupados
Ocupados	28	7	18	Ocupados	97.96	48	1
No ocupados	88.64	5	39	No ocupados	100	0	98
Total	66.67	12	57	Total	91.34	48	99

P = 0.35 para todas dimensiones, excepto la altura de la cavidad (P = 0.026). P < 0.001 para todas las dimensiones.

Cuadro 6. Dimensiones de los nidos de *A. a. auropalliata* en el área de estudio en Guanacaste, Costa Rica y *A. o. panamensis* en tierras bajas de San Juan, Chiriquí, Panamá (Rodríguez 2000). En *A. o. panamensis*: \*\* Representan las medianas (datos no distribuidos normalmente).

Parámetros	<i>A. a. auropalliata</i>				<i>A. o. panamensis</i>			
	n	Mediana	D. S.	Rangos	n	Media	D. S.	Rangos
Profundidad vertical	23	82.13	92.97	18.00 - 486.00	49	99.24	71.15	35.00 - 445.00
Profundidad horizontal	19	27.45	5.43	18.00 - 38.00	23	25.12	3.74	19.00 - 37.00
Diámetro transversal interno (ancho)	23	18.52	5.22	12.00 - 28.00	49	26.75	4.29	18.00 - 34.00
Diámetro transversal interno (longitud)	23	20.67	5.77	13.00 - 31.00	49	26.77	4.48	16.50 - 36.00
Área del fondo	23	341.33	178.65	132.73 - 706.85	49	575.87**	175.09	257.00 - 908.00
Área de la entrada	23	254.2	177.22	95.03 - 660.52	49	229.74**	63.03	150.00 - 380.00
Ancho de la entrada	23	14.24	5.8	7.50 - 28.00	49	15.64	2.7	11.00 - 20.00
Longitud de la entrada	23	20.11	8.82	9.00 - 44.00	49	17.17	12.75	12.00 - 22.50
Altura de la cavidad	25	1067.32	336.68	506.00 - 1660.00	49	1235.77**	266.9	923.50 - 1650.00
Altura del árbol o palma	25	1633.32	405.11	796.00 - 2331.00	49	1923.51**	308.4	1069.00 - 2613.00
DAP	25	376.28	120.61	86.00 - 596.00	49	143.95	46.49	100.00 - 450.00

Cuadro 7. Orientaciones de las entradas de las cavidades disponibles (nidos ocupados y cavidades no ocupadas) por *A. a. auropalliata* en Guanacaste, Costa Rica. ( $\chi^2=12.67$ , g.l.= 4,  $P = 0.01$ ). Los valores esperados fueron calculados asumiendo que la probabilidad de ocurrencia de todas las orientaciones es igual.

Orientaciones	N-E	E-S	S-O	O-N	Vertical	Total
Número de cavidades disponibles (ocupadas + no ocupadas)	19	8	21	6	15	69
Esperado	13.8	13.8	13.8	13.8	13.8	69

Cuadro 8. Orientaciones de las entradas de los nidos ocupados por *A. a. auropalliata* en Guanacaste, Costa Rica. ( $\chi^2= 2.72$ , g.l.= 4,  $P > 0.05$ ). Los valores esperados para esta prueba se calcularon basándose en la disponibilidad total de cavidades.

Orientaciones	N-E	S-E	S-O	O-N	Vertical	Total
Número de cavidades ocupadas (observado)	10	2	6	4	4	25
Esperado	6.88	2.89	7.60	2.17	5.43	25

Cuadro 9. Número de cavidades en árboles ocupados y no ocupados por *A. a. auropalliata* en Costa Rica. ( $\chi^2= 0.84$ , g.l. = 2,  $P = 0.66$ ).

Número de cavidades	Estado de ocupación del árbol	
	Ocupados	No ocupados
Una cavidad	17	25
Dos cavidades	5	12
Tres o más cavidades	3	7

Cuadro 10. Número de entradas en cavidades ocupadas y no ocupadas para la nidificación por *A. a. auropalliata* en Costa Rica. ( $\chi^2 = 3.10$ , g.l. = 2, P = 0.21).

Número de entradas de la cavidad	Estado de ocupación de la cavidad	
	Ocupados	No ocupados
Una entrada	22	31
Dos entradas	2	11
Tres o más entradas	1	2

\*  $\bar{x} = 1.2 \pm 0.64$  entradas, n = 25 nidos, ámbito = 1 – 4 entradas.

Cuadro 11. Posición de la cavidad en árboles ocupados y no ocupados por *A. a. auropalliata* para la nidificación en Costa Rica. ( $\chi^2 = 3.98$ , g.l. = 2, P = 0.14).

Posición de la cavidad	Estado de ocupación de la cavidad	
	Ocupados	No ocupados
Fuste principal	7	17
Rama	17	20
Rama/fuste	1	7

Cuadro 12. Estado físico en árboles ocupados y no ocupados por *A. a. auropalliata* en Costa Rica. ( $\chi^2 = 1.33$ , g.l. = 1, P = 0.25).

Estado físico del árbol	Estado de ocupación del árbol	
	Ocupados	No ocupados
Bueno + Regular	23	36
Mala + Muy mala	2	8

## CONCLUSIONES GENERALES

Se documentó por primera vez el comportamiento reproductivo de las parejas de *A. a. auropalliata* en condiciones naturales. Con pocas excepciones, la conducta reproductiva de los adultos es típica de los loros del Nuevo Mundo.

El éxito reproductivo de *A. a. auropalliata* en este estudio fue muy bajo (16.67% en términos de pichones volantones y 20% en términos de nidos con al menos un pichón volantón). Wright *et al.* (2001) documentaron que en el caso de ésta y otras tres Amazonas, los esfuerzos de protección llevados a cabo por las autoridades en áreas protegidas tienen un efecto positivo en el éxito reproductivo (*e.g.*, en reducir el saqueo). No obstante, durante el presente estudio, el número de nidos monitoreados en las áreas protegidas (5 de 25 nidos encontrados) versus las áreas no protegidas, fue insuficiente para permitir comprobar o refutar esta hipótesis.

El saqueo de nidos (sin minimizar el efecto de la depredación) tiene un mayor impacto que los otros factores observados sobre el bajo éxito reproductivo de estas loras.

El conocimiento actual sobre el éxito reproductivo de estas loras en condiciones naturales sugiere que con más recursos (*e.g.*, personal y equipo de campo) y con la implementación de otras estrategias de conservación (*e.g.*, programas de monitoreo activo de los nidos y de educación ambiental dirigidos a las comunidades que residen cerca de las áreas de anidación), tal vez estas loras puedan alcanzar un mayor éxito reproductivo.

Durante el periodo reproductivo en el cual se desarrolló el presente trabajo, las parejas de *A. a. auropalliata* fueron capaces de criar el máximo número de pichones observados (*e.g.*, 4 pichones). Pese a que la eclosión asincrónica produce pichones con



diferencias en edad, tamaño y habilidades competitivas, y por ende, pone en desventaja a los últimos pichones eclosionados, las parejas fueron capaces de suministrar suficiente alimento a cada una de las crías, para que éstas logran alcanzar la etapa de volantones.

Considerando que la tasa de crecimiento está relacionada con el modo de desarrollo, en este estudio se encontró un ritmo de crecimiento relativamente rápido para una especie altricial.

Las variaciones encontradas en las tasas de crecimiento con respecto al orden de eclosión indican que en condiciones de escasez de alimento, los pichones eclosionados en tercer y cuarto orden de eclosión (*e.g.*, pichones con las tasas de crecimiento más bajas) serían los más susceptibles a morir de hambre. Estos pichones (*i.e.*, pichones de menor edad y tamaño, y por ende con menos habilidades competitivas) probablemente no pueden competir eficientemente contra sus hermanos por la comida que los progenitores traen al nido.

En los sitios evaluados, la disponibilidad de nidos no parece ser un factor limitante para la reproducción de estas loras, ya que en estas áreas existen muchas cavidades apropiadas disponibles que no están siendo ocupadas por las loras. Esto sugiere que las poblaciones de loras son tan bajas que no pueden ocupar la cantidad de cavidades apropiadas disponibles, aún en áreas que han sido deforestadas para actividades agrícolas y ganaderas. Por lo tanto, la deforestación en sí no es una amenaza importante para esta especie, siempre y cuando se dejen algunos árboles con cavidades y árboles que provean alimento.

La existencia de poblaciones reproductivas, aún en áreas deforestadas (*e.g.*, Hacienda El Pelón de la Bajura y Los Ahogados) para agricultura y ganadería a gran

escala, indica que las parejas de loras nuca-amarilla se adaptan bien a zonas deforestadas. Incluso podría indicar que prefieren zonas abiertas con poco bosque para la reproducción, posiblemente porque prefieren nidos con buena visibilidad para detectar depredadores en el área de anidación.

## RECOMENDACIONES GENERALES

Es importante continuar monitoreando los esfuerzos reproductivos de *A. a. auropalliata* e implementar estrategias de conservación encaminadas a reducir el saqueo de nidos (*e.g.*, programas de monitoreo activo de los nidos y de educación ambiental dirigidos a las comunidades que residen cerca de las áreas de anidación).

Es necesario desarrollar estudios dirigidos a dar un seguimiento más detallado del ingreso de juveniles a las poblaciones silvestres (*e.g.*, medir la sobrevivencia de pichones post-abandono del nido), cuantificar la mortalidad de adultos y actualizar la información sobre el estado poblacional de *A. auropalliata* en Costa Rica.