

Universidad Nacional de Córdoba  
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales  
Carrera de Ciencias Biológicas

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL  
GUACAMAYO BARBA AZUL**

*(Ara glaucogularis):*

**Cuidado parental y esfuerzo reproductivo**

Tesinista: M. Edel Chorolque.      Firma:.....

Director: Igor Berkunsky.      Firma:.....

Codirectora: Susana Peluc.      Firma:.....

Llanos de Moxos, Departamento del Beni, Bolivia.

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL GUACAMAYO BARBA AZUL**  
**(*Ara glaucogularis*): CUIDADO PARENTAL Y ESFUERZO REPRODUCTIVO**

TRIBUNAL EXAMINADOR

Nombre y Apellido: Susana Peluc

Firma: .....

Nombre y Apellido: Andrea Hued

Firma: .....

Nombre y Apellido: Margarita Chiaraviglio

Firma: .....

Calificación: .....

Fecha: .....

# ÍNDICE

<b>INTRODUCCIÓN</b>	4
<b>OBJETIVOS</b>	7
<b>METODOLOGÍA</b>	9
<u>Área de estudio</u>	9
<u>Detección de nidos</u>	10
<u>Monitoreo de parentales y pichones</u>	10
<u>Análisis de datos</u>	11
<b>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</b>	14
<b>Biología reproductiva básica del Guacamayo Barba Azul</b>	14
<b>Inversión parental</b>	16
<u>1. Incubación</u>	16
<i>1.1 Comportamiento incubatorio de la hembra</i>	16
<i>1.2 Provisión de alimento del macho a la hembra</i>	18
<i>1.3 Vigilancia en la zona de nidificación</i>	21
1.3.1 Comportamiento de la hembra	21
1.3.2 Comportamiento del macho	22
1.3.3 Comportamiento diferencial entre parentales	24
<i>1.4 Comportamiento compensatorio entre parentales</i>	24
<u>2. Crianza de pichones</u>	26
2.1 <i>Alimentación a pichones</i>	26
2.1.1 Comportamiento general	26
2.1.2 Comportamiento diferenciado por sexo del parental	28
2.2 <i>Vigilancia en la zona de nidificación</i>	31
2.2.1 Comportamiento de la hembra	31
2.2.2 Comportamiento del macho	33
2.2.3 Comportamiento diferencial entre parentales	35
<u>3. Otros análisis sobre la Vigilancia en la zona de nidificación</u>	35
3.1 <i>Comparación entre etapas del período reproductivo</i>	35
3.2 <i>Diferenciación de la etapa de Transición</i>	36
3.3 <i>Análisis global diferenciado por sexo de los parentales</i>	38
<b>CONCLUSIONES FINALES</b>	40
<b>BIBLIOGRAFÍA CITADA</b>	42

**BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL GUACAMAYO BARBA AZUL**  
**(*Ara glaucogularis*): CUIDADO PARENTAL Y ESFUERZO REPRODUCTIVO**

Palabras Claves: comportamiento diferencial, inversión de tiempo, compensación, Psittaciformes.

**INTRODUCCIÓN**

La teoría de historia de vida sugiere que el esfuerzo en el cuidado parental es un equilibrio entre la inversión en la reproducción actual y la futura. Por lo que un aumento del costo reproductivo actual puede reducir la supervivencia y rendimiento reproductivo de los parentales en el futuro (Nur 1984; Balshine et al. 2002; Horak 2003; Olson et al. 2008; Rossmanith et al. 2009). Los recursos asignados se distribuyen entre los procesos componentes de una manera que se maximice la ganancia de la inversión reproductiva, garantizando una temporada o un período reproductivo completo cualquiera sea el costo reproductivo total (Williams 1966).

El costo reproductivo es definido como la proporción del presupuesto total de energía de un organismo que se dedica a los procesos reproductivos (Hirshfield & Tinkle 1975). La biología reproductiva en aves describe y cuantifica los componentes de este costo que a menudo involucran la preparación del nido, la producción de gametas, el cuidado e incubación de los huevos, la custodia y el aprovisionamiento de comida a la descendencia, y el cuidado de la misma después de la independencia nutricional (Clutton-Brock 1991).

Una manera frecuente de estimar el costo energético de los procesos reproductivos, es medir el tiempo que los parentales dedican a estos (Siegel et al. 1999). La duración requerida y la intensidad de la atención varían de acuerdo con el modo de desarrollo de la descendencia. En las especies nidícolas los padres deben cooperar para criar a su descendencia, en consecuencia, el desarrollo de los pichones afecta no sólo los niveles generales de atención, sino también el grado en que la atención es negociada entre los parentales (Olson et al. 2008). Por lo tanto, en especies con cuidado biparental los costos reproductivos están influenciados por el esfuerzo de la pareja en el cuidado parental (Hinde 2006; Rossmanith et al. 2009).

En los Psittaciformes, aves socialmente monógamas, las hembras realizan el esfuerzo más grande en el cuidado de las crías por llevar a cabo la incubación y la mayor parte de la crianza de los pichones (Clutton-Brock 1991; Rossmanith et al. 2009). Pero es de esperarse que al ser elevados los costos reproductivos de un parental aumenten las compensaciones por parte del otro, como lo predice la teoría de historia de vida (Shutler et al. 2006). Así, el comportamiento parental varía según el sexo del mismo y según la etapa del período reproductivo.

En líneas generales, en los psitácidos, la hembra permanece dentro de la cavidad la mayor parte del tiempo durante la incubación, y es tarea del macho alimentar a la hembra durante este período. En cambio, durante la crianza de los pichones, en general, ambos parentales se encargan de cuidar y alimentar a los mismos (Renton & Salinas-Melgoza 1999; Guedes 1995 en Schneider et al. 2006; Rodríguez-Castillo & Eberhard 2006). La alimentación de macho a hembra puede realizarse incluso desde antes de la puesta de huevos y también durante la fase temprana de los pichones (Waltman & Beissinger 1992; Renton & Salinas-Melgoza 1999).

Ambos parentales se encuentran involucrados en el cuidado y alimentación de los pichones aunque existen diferentes estrategias para cumplir con las limitaciones de tiempo en el cuidado de las crías. Por ejemplo, en especies insulares del género *Amazona* y otros loros neotropicales las visitas de alimentación suelen ser más frecuentes, los períodos de empolle y acicalamiento de los pichones son mayores, y la transferencia de alimento y el forrajeo se realizan cerca del nido (Lanning & Shiflett 1983; Snyder et al. 1987; Lanning 1991; Waltman & Beissinger 1992; Wilson et al. 1995; Gnam 1991 en Renton & Salinas-Melgoza 1999; Koenig 2001). En cambio, en especies continentales del género *Amazona* y en el caso de las grandes cacatúas de zonas áridas de Australia, la actividad de alimentación se restringe a dos eventos diarios (por la mañana y por la tarde), lo que permite conservar energía durante las altas temperaturas del mediodía (Saunders 1982; Renton & Salinas-Melgoza 1999; Rodríguez-Castillo & Eberhard 2006). Además de existir una baja frecuencia y una breve duración de las visitas, la alimentación de los parentales se realiza en lugares alejados al nido, reduciendo el riesgo de atraer a los depredadores.

Independientemente de la estrategia utilizada, las visitas de los parentales al nido disminuyen con el desarrollo de los pichones, como ocurre en la mayoría de los grupos de aves (Lack 1968 en Vaughan et al. 2009). Esto también se observa en guacamayos donde las visitas son menos frecuentes debido a la necesidad de buscar mayores cantidades de alimento para los pichones que se encuentran en una etapa de crecimiento rápido, así como al aumento de la capacidad de los pichones para regular la temperatura debido al tamaño corporal y aumento del plumaje (Wiggins 1990; Grenier & Beissinger 1999; McCarty 2002; Vaughan et al. 2009).

En algunas especies, como el Guacamayo Azul (*Anodorhynchus hyacinthinus*) y la Cacatúa fúnebre (*Calyptorhynchus baudinii*), el comportamiento de vigilancia del nido es intenso durante todo el período reproductivo (Saunders 1974; Schneider et al. 2006). En cambio en otras, como el Guacamayo Azul y Amarillo (*Ara ararauna*), se produce un aumento en la frecuencia de las interacciones agonísticas a medida que avanzan los días del ciclo de anidación, siendo mayor hacia finales del período de crianza de pichones (Renton 2004). En este último caso, predominan interacciones agonísticas intraespecíficas dirigidas principalmente a individuos no reproductivos.

El Guacamayo Barba Azul (*Ara glaucogularis*), especie endémica del departamento del Beni en Bolivia, es uno de los Psittaciformes más amenazados del mundo, y está considerado “En Peligro Crítico” (Hilton-Taylor 2000; Birdlife International 2019). Durante las últimas dos décadas los esfuerzos de conservación han estado dirigidos a aumentar el éxito reproductivo de la especie, para favorecer así su recuperación. Con una población estimada de 185 individuos adultos distribuidos en dos poblaciones, el Guacamayo Barba Azul corre todos los riesgos asociados a poblaciones con bajo número de individuos, siendo particularmente vulnerable debido a su baja tasa reproductiva (Hesse & Duffield 2000; Strem & Bouzat 2012; Berkunsky et al. 2014). La principal causa de su declinación ha sido el tráfico de ejemplares vivos para su uso como mascota a nivel nacional e internacional (Hesse & Duffield 2000). Además, el uso tradicional de plumas en danzas folclóricas y la pérdida de hábitat han reducido y fragmentado la población original (Hesse & Duffield 2000; Asociación Armonía 2011).

Los pocos estudios acerca de esta especie abordaron aspectos relativos a su distribución, requerimientos ambientales, estado poblacional y recientemente se han descrito aspectos básicos de su biología reproductiva (Jordan & Munn 1993; Yamashita & Machado de Barros 1997; Hesse & Duffield 2000; Herrera et al. 2007; Berkunsky et al. 2008; Jones 2010; Berkunsky et al. 2014). Sin embargo, aún es necesario completar el conocimiento de su biología reproductiva, para poder realizar un manejo eficaz de la población silvestre.

Resulta de gran importancia establecer cuáles son las actividades que toman prioridad en la etapa de incubación y crianza de pichones, ya que los pichones y los parentales tienen diferentes requerimientos energéticos, y es esperable que existan diferencias entre sexos en cuanto al cuidado parental realizado por los adultos en el período reproductivo. Conocer la inversión parental de las poblaciones silvestres, ayudará a identificar aspectos de manejo como planear las actividades invasivas al nido (colocación de radio collares, colección de muestras biológicas, medición de pichones, etc.) minimizando el disturbio, proteger y ayudar a los parentales en las etapas de mayor esfuerzo reproductivo.

Siguiendo el planteamiento de Gustafsson (1994) en Shutler et al. (2006) lo importante es saber cuáles son las compensaciones que ocurren entre macho y hembra, y cuáles son las más fuertes. Es decir ¿Existe diferencia significativa entre sexos en alguna de las actividades de inversión parental? ¿Mediante qué actividades comportamentales podrían compensarse ambos sexos en el cuidado parental? ¿Cuál es la etapa o actividad comportamental que demanda mayor inversión reproductiva para la especie?

## **OBJETIVOS**

Intentando responder a las preguntas planteadas anteriormente, en el presente trabajo se persiguieron los siguientes objetivos:

### Objetivo General:

Describir el esfuerzo reproductivo relativo de hembra y macho de *Ara glaucogularis*, respecto al cuidado parental, utilizando la inversión de tiempo como medida del mismo.

### Objetivos Específicos:

- Describir las actividades que desarrollan los parentales en cada etapa del período reproductivo.
- Determinar las inversiones reproductivas y compensaciones en cada actividad, para ambos parentales.
- Evaluar si el comportamiento de los parentales durante la incubación y crianza de pichones cambian con el momento del día o sitio.
- Determinar el momento o actividad que requiere mayor inversión parental.

En relación al objetivo general propuesto, se postula la siguiente hipótesis de trabajo: “Existe una compensación de inversión parental entre hembra y macho durante todo el ciclo reproductivo”.

De esta hipótesis se desprenden las siguientes predicciones:

- Durante la incubación:
  - El macho compensará la incubación que realiza la hembra alimentándola, y la frecuencia de alimentación será mayor en el nido que en otros sitios.
  - La frecuencia de visitas del macho a la hembra para alimentación se asociará positivamente con la proporción de tiempo que la hembra incuba.
  - Como otra actividad de compensación, el macho vigilará el nido de manera cercana, en una proporción de tiempo similar al que la hembra incuba.
- Durante la crianza de pichones:
  - Ambos parentales, macho y hembra, tendrán una frecuencia de alimentación a pichones similar.
  - El macho invertirá una proporción de tiempo menor en vigilar el nido en comparación con lo invertido durante la etapa de incubación.
  - La hembra vigilará más, respecto a la etapa de incubación, teniendo proporción de tiempos similares a los del macho.



## METODOLOGÍA

### Área de estudio

El área de estudio corresponde a los Llanos de Moxos, dentro del departamento del Beni, Bolivia. Esta región es una amplia planicie de sabanas con asociaciones edáficas, en sedimentos fluviales de arena y arcilla de origen cenozoico (Yamashita & Machado de Barros 1997). Incluye parte de las cuencas de los ríos Iténez, Mamoré, Beni y Madre de Dios. La región se encuentra entre los 200 y 300 msnm, mantiene un clima subtropical húmedo, con una precipitación media anual de 1800 mm y temperatura promedio de 23-24 °C, oscilando entre los 15-35°C (Yamashita & Machado de Barros 1997; Jones 2010).

La zona está limitada por la selva amazónica hacia el norte, bosques deciduos y palmera cusí (*Attalea speciosa*) hacia el este, y el bosque nublado de la precordillera andina húmeda hacia el oeste y el sur. Cuenta con un típico mosaico de sabanas inundables, islas de bosque y palmeras, bosques en galería con una fuerte presencia de elementos amazónicos en las riberas de los ríos, y elementos del Cerrado en algunos sectores (Yamashita & Machado de Barros 1997; Hesse & Duffield 2000; Jones 2010; Strem & Bouzat 2012). La vegetación está adaptada a cambios hidrológicos extremos durante el transcurso del año, y muchas áreas se encuentran inundadas casi permanentemente.

Las islas de bosque son el hábitat de muchas especies que necesitan de árboles, como es el caso del Guacamayo Barba Azul. En estas islas abundan algunas palmeras, como el Motacú (*Attalea phaleratta*), la Palma blanca (*Copernicia alba*) y el Totaí (*Acrocomia aculeata*) que suelen estar acompañadas por diversas especies de árboles (de hasta 30 m de altura). La mayoría de estas especies sirven de fuente de alimento y cavidades de nidificación para un gran número de especies de aves y mamíferos (Yamashita & Machado de Barros 1997; Hesse & Duffield 2000; Jones 2010).

Por lo general, las islas donde nidifica el Guacamayo Barba Azul suelen tener una alta proporción de Motacú (72%) respecto a las islas donde no se lo encontró nidificando. El motacú proporciona cavidades ideales para la anidación por su buen drenaje (Jordan & Munn 1993; Boussekey et al. 1997 en Jones 2010; Berkunsky et al. 2008) y la disponibilidad continua de frutos, importantes en la dieta de este guacamayo ya que consumen su mesocarpo rico en lípidos y ciertos minerales (Yamashita & Machado de

Barros 1997; Hiane et al. 1992, Killeen et al. 1993 y Brace et al. 1995 en Hesse & Duffield 2000). Además, las islas con gran densidad de Motacú, suelen presentar una baja altura de la vegetación inferior y una cobertura del suelo escasa o ausente, ya que son usadas por los animales domésticos (ganado vacuno, caprino, etc.) durante el tiempo de inundaciones y como refugio de sombra ante las altas temperaturas, provocando pisoteo y compactación del suelo.

Aquello es preferido por los guacamayos, ya que el hábitat abierto por la reducción de la vegetación del suelo parece beneficiar la anidación, brindando mayor campo visual para defender el nido y menos probabilidad de ataques a través de ramas de vegetación vecina. Sin embargo, esta situación no favorece el crecimiento de renovales, lo que limita aún más la cantidad de individuos donde se pueda nidificar a futuro (Yamashita & Machado de Barros 1997; Jones 2010). Otra característica de las islas de nidificación de *Ara glaucogularis* es que se encuentran en estancias privadas donde la cantidad de personas que circula por la zona es baja (entre 5 y 8).

#### Detección de nidos

Los nidos se encontraron mediante seguimiento activo de los individuos en temporada reproductiva, entre los años 2007 y 2010. Se definió un nido potencial cuando se encontraba a un individuo inspeccionando una cavidad. Para confirmar la ocupación, se construyó un escondite a aprox. 30 m desde el árbol nido y se observó la actividad de los guacamayos durante un período variable de tiempo, que pudo ser desde pocas horas hasta 3 días, para determinar en qué estadio se encontraba (defensa, puesta, incubación, crianza de pichones). En la mayoría de los casos se accedió al contenido del nido utilizando equipos de escalada en árboles.

Los nidos potenciales fueron clasificados como inactivos si no tenían huevos, y como activos en caso contrario. Éstos últimos fueron clasificados como exitosos si volaban pichones y como no exitosos si eran abandonados o depredados (Berkunsky et al. 2008).

#### Monitoreo de parentales y pichones

Los nidos no fueron visitados los días previos a la eclosión para minimizar el potencial estrés en las hembras incubantes. Antes y después, se realizaron observaciones directas

desde el amanecer al anochecer, y cuando no era posible, en turnos durante la mañana y la tarde.

Tanto en la etapa de incubación como de pichones, se determinó durante las observaciones el grado de intervención de cada parental en las actividades asociadas al nido. Gracias a diferencias en cuanto a la estructura de la cabeza y el cuello, así como a diferencias proporcionales en el tamaño de las plumas de la cola y en la forma, es posible discriminar entre macho y hembra, así como reconocer otros individuos externos a la pareja. Además, las líneas emplumadas del rostro permiten la identificación de los individuos (Lanning 1991; Hesse & Duffield 2000; Schneider et al. 2006).

El registro de las actividades comportamentales se realizó utilizando métodos de muestreo *ad libitum* y focal con técnica de registro continuo en planillas semiestructuradas, mediante identificación de conductas y posterior agrupamiento en categorías. En las observaciones se registró tiempo, comportamiento desarrollado por parentales y pichones, y área de movimiento. Los registros no fueron constantes en duración debido a las condiciones climáticas, ambientales y de logística.

### Análisis de datos

Para estimar la inversión parental se analizaron los tiempos dedicados a realizar diferentes comportamientos, evaluándose las siguientes variables:

- Atención al nido, frecuencia de entradas diarias y duración de los intervalos de incubación de la hembra.
- Frecuencia diaria de alimentación de macho a hembra, durante la incubación.
- Frecuencia diaria de alimentación de parentales a pichones.
- Proporción de tiempo diario en la zona de nidificación, en el árbol nido y dentro de la cavidad.

La atención al nido fue calculada como el porcentaje diario de tiempo incubado respecto al total de tiempo observado. La frecuencia de entradas diarias de incubación, fue calculada en base a la cantidad de eventos por hora, respecto al tiempo observado, y para el cálculo de la duración de los intervalos de incubación se tuvieron en cuenta sólo los observados

completamente, es decir con entrada y salida de la hembra al nido, durante el tiempo observado por día.

La frecuencia de alimentación del macho a la hembra durante la incubación, se calculó en base al número de eventos de alimentación. Cada evento se registró por observación directa de movimientos regurgitatorios del macho previos al encuentro con la hembra.

Las frecuencias de alimentación a pichones se calcularon en base a la cantidad de visitas de alimentación y fueron expresadas por hora y por pichón (Martin et al. 2011), siendo cada evento definido como una entrada a la cavidad del nido, con al menos 5 minutos de ausencia de los parentales del mismo u observación de movimientos regurgitatorios previos a la entrada.

Las proporciones de tiempo ausente en la zona de nidificación y de tiempo de vigilancia de los parentales, fueron calculadas como el porcentaje diario de minutos en que estos estuvieron o bien ausentes o bien presentes respecto a la cantidad total de minutos observados por día.

En el análisis se tuvo en cuenta el espacio y el tiempo como factores potencialmente influyentes en el comportamiento de los parentales. El espacio, fue definido como el lugar de desarrollo de la actividad comportamental, diferenciándose cuatro niveles del factor: 1- la cavidad del nido; 2- el árbol nido; 3- los árboles vecinos hasta 30 m desde el árbol nido; y 4- zona fuera del área de nidificación (aquellos árboles alejados a más de 30m del nido). El tiempo, fue definido como el momento del día en el cual se llevan a cabo los diversos eventos comportamentales de los parentales, y se establecieron tres niveles para este factor: la mañana (M)- desde las 6a.m. hasta las 11a.m.; la Siesta (S)- desde las 11a.m. hasta las 3p.m.; y la Tarde (T)- desde las 3p.m. hasta las 7p.m.

El análisis del período reproductivo de la especie, se llevó a cabo en las etapas de (a) incubación y (b) crianza de pichones, diferenciándose de ellas en ciertos casos de análisis, la etapa de transición entre las mismas, ya que los parentales se encontraban al cuidado tanto de huevos como de pichones.

En la etapa de incubación se evaluó la atención al nido, duración y frecuencia de la incubación. Para describir la relación entre ellas y a lo largo de la etapa, mediante el cálculo

del Coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ), para variables con distribución normal, y el Coeficiente de correlación de Spearman ( $\rho$ ), para variables con distribución no normal. Además, se calcularon las medias con los desvíos estándar de dichas variables, y mediante Test de Kruskal Wallis se compararon según momento del día para determinar si es un factor influyente en el comportamiento de la hembra.

Durante el período de incubación, se analizó la tasa de entrega de alimento del macho a la hembra. Para ello, se calcularon las proporciones de dichos eventos según lugar y momento del día, se obtuvo la media con desvío estándar de la frecuencia de alimentación y se comparó dicha variable, mediante Test de Kruskal Wallis, según lugar y momento del día. Además, para establecer compensación de comportamientos, se relacionó la atención de la hembra al nido con la alimentación del macho a la misma, mediante el cálculo de  $\rho$ , y con la vigilancia realizada por el macho, comparándose mediante Test de la suma de rangos de Wilcoxon y cálculo de  $\rho$ .

En la etapa de crianza de pichones, se calcularon las medias y desvíos estándar de las frecuencias de alimentación a los mismos, de los parentales en conjunto y separados por sexo. Además, se analizaron dichas frecuencias en relación a la edad de los pichones, mediante el cálculo de  $\rho$  y  $r$  (para datos transformados a  $\ln$ ). También, mediante Test de Kruskal Wallis se compararon las frecuencias de alimentación entre momentos del día, y mediante Test de los rangos de Wilcoxon se compararon las frecuencias entre sexo de los parentales. A su vez, para cada momento del día, se calcularon medias y desvíos estándar de las frecuencias diarias de alimentación a los pichones, coeficientes de correlación respecto a la edad de los mismos, y se realizaron comparaciones entre sexo de los parentales.

En todas las etapas del período reproductivo, tanto para la hembra como para el macho, se calcularon las medias y desvíos estándar de las proporciones diarias de tiempo de ausentismo y vigilancia, comparándose mediante Test de los signos de los rangos de Wilcoxon, presencia vs ausencia de los individuos en la zona de nidificación, y desarrollo de vigilancia cercana vs lejana. En cuanto a la vigilancia cercana, la misma fue definida como la realizada en los niveles 1 y 2 del factor lugar; y la vigilancia lejana como la

realizada en el nivel 3. Además, se analizó el desarrollo de la vigilancia al transcurrir los días de cada etapa, mediante el cálculo de  $\rho$ , y se comparó la misma según el momento del día y sexo del parental, mediante Test de Kruskal Wallis, para observar si son factores influyentes y caracterizar las inversiones reproductivas de cada sexo durante todo el período.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el software InfoStast, a un nivel de significancia de 0,05.

## **RESULTADOS y DISCUSIÓN**

### **Biología reproductiva básica del Guacamayo Barba Azul**

Se observaron y analizaron los registros comportamentales de 7 nidos de Guacamayo Barba Azul a lo largo de cuatro temporadas reproductivas (2008 a 2011). Estos registros brindaron información de cuatro nidos en etapa de incubación, tres nidos en etapa de transición, y seis nidos en etapa de crianza de pichones.

Todos los nidos monitoreados estuvieron en cavidades naturales. Cuatro nidos sobre palmeras muertas: el nido 2 en Totaí, y los nidos 3, 4 y 5 en Motacú. Tres nidos estuvieron en árboles vivos: el nido 7 en un Ajo (*Gallesia integrifolia*), y los nidos 1 y 6 en un Curupaú (*Anadenanthera colubrina*). Dichas especies vegetales son las descritas por Berkunsky et al. (2014) para la anidación de la especie, además de *Sterculia apetala*, resaltando el Motacú como la especie más utilizada.

El éxito de eclosión fue del 73% (8 de 11 huevos puestos) debido al fracaso en la incubación, así como lo plantea Berkunsky et al. (2014), donde el éxito de eclosión del Guacamayo Barba Azul es del 72%. Dichos valores son similares al de otras especies de guacamayos reportados para la selva peruana, para las que usualmente un huevo no eclosiona, 77% de éxito de eclosión en el Guacamayo Rojo (*Ara chloropterus*) y 50% en el Guacamayo Escarlata (*Ara macao*); y considerablemente más alto que el 36% de éxito de eclosión reportado para el Guacamayo Azul y Amarillo (*Ara ararauna*) (Nycander et al. 1995; Olah et al. 2014).

De los pichones monitoreados en los nidos encontrados, la supervivencia fue del 77% (10 de 13 pichones), valor que no concuerda con el 59% expresado por Berkunsky et al. (2014), lo cual podría deberse a la notable diferencia de nidos analizados en ambos estudios; además, no se pudo determinar el abandono exitoso del nido por parte de los pichones, ya que se obtuvieron observaciones sesgadas, debido al abandono del monitoreo de varios nidos por razones operativas del Proyecto<sup>1</sup>.

En total se analizaron los registros comportamentales de 1.737 h (equivalente a 208 días) de observación directa de nidos de Guacamayo Barba Azul siendo el promedio de 248 h por nido. Del total de registros analizados, 296 h corresponden a la etapa de incubación de huevos; 80 h a la etapa de transición; y 1361 h a la etapa de crianza de pichones.

Como se observa en la Fig.1, en dos nidos el monitoreo se completó de manera ininterrumpida hasta que los pichones abandonaron exitosamente el nido (nidos 5 y 6). Las razones por las cuales se interrumpió el monitoreo de los nidos fueron: el abandono de los parentales en la etapa de incubación (nido 3), depredación en la etapa de transición (nido 4), limitaciones logísticas y operativas del Proyecto en la etapa de crianza de pichones (nidos 1, 2 y 7).

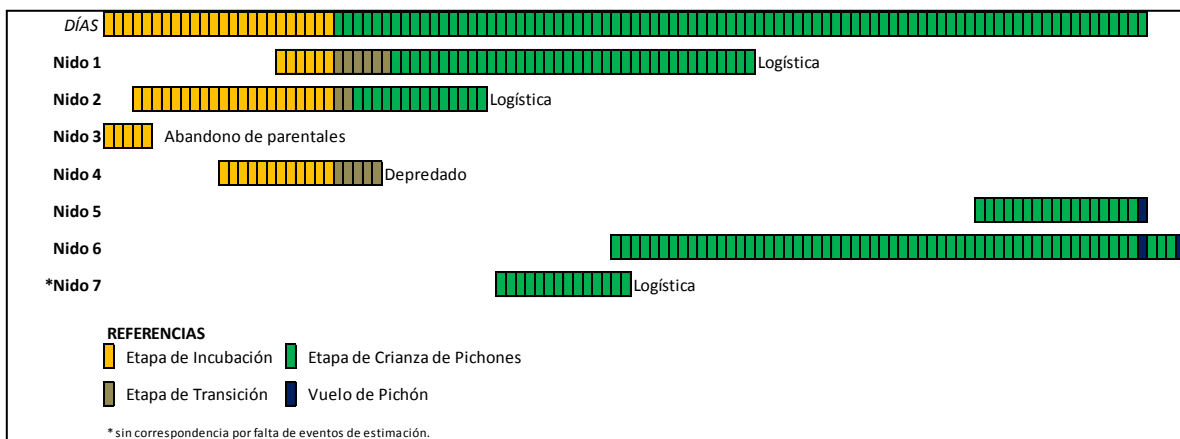


Fig.1 Correspondencia, por nido, de los días observados con los días del período reproductivo, estimados en base a los eventos de puesta y eclosión de huevos, y vuelo de pichones.

<sup>1</sup> Proyecto Guacamayo Barba Azul de la World Parrot Trust, dentro del cual se desarrollaban las actividades de investigación y conservación de la especie.

# Inversión parental

## 1. Incubación

En el Guacamayo de Barba Azul la incubación dura aproximadamente 25 días. En este estudio fue posible contar con observaciones de 12, 23, 5 y 17 días para los nidos 1, 2, 3 y 4 respectivamente (Fig.1).

El tamaño de la puesta de los nidos observados durante la incubación, fue de 3 huevos en tres de los casos (nidos 1, 2 y 3), y de 2 huevos en un caso (nido 4). Este tamaño se condice con el tamaño de puesta de otras especies de psitácidos del mismo género, los cuales oscilan en un rango de 1 a 3 huevos (Nycander et al. 1995; Olah et al. 2014), y por lo reportado para esta especie por Berkunsky et al. (2014).

### 1.1 Comportamiento incubatorio de la hembra

La hembra dedicó el  $62\pm 23\%$  de su tiempo, durante el día, a incubar. Los intervalos de incubación duraron en promedio poco más de media hora ( $36\pm 24$  min), con una frecuencia de entrada de  $1\pm 0,4$  por hora.

Se observa una tendencia no significativa, a reducir el tiempo de los intervalos de incubación a medida que transcurren los días (Fig.2), mientras la frecuencia de entradas de incubación aumenta con el pasar de los mismos durante toda la etapa, con un coeficiente  $r=0,36$  ( $p=0,01$ ), como lo muestra la Fig.3. Encontrándose, una relación inversa entre la duración y la frecuencia de entradas de incubación, estadísticamente no significativa (Fig.4).

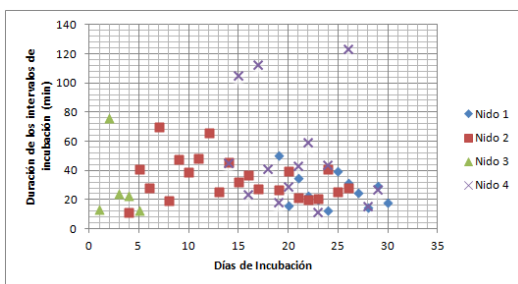


Fig.2 Duración de los intervalos de incubación respecto a los días observados.

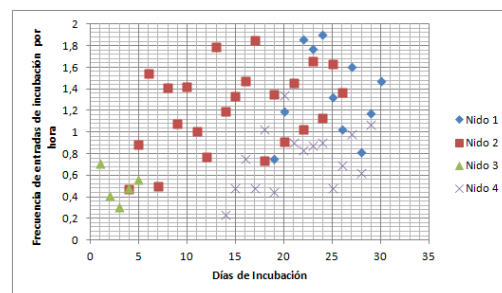


Fig.3 Frecuencia de entradas de incubación respecto a los días observados.



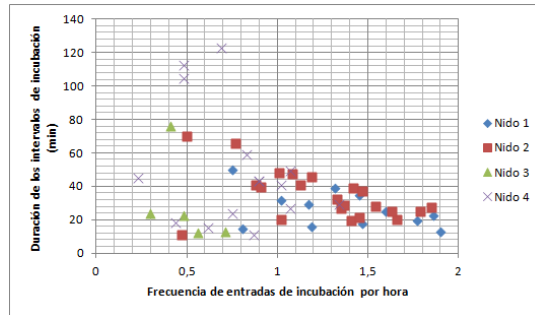


Fig.4 Relación entre la duración y frecuencia de las entradas de incubación.

A su vez, la atención al nido tiende a aumentar a medida que transcurre el período como se observa en la Fig.5, aunque estadísticamente no significativa, obteniéndose una correlación positiva respecto a los días de incubación si se tiene en cuenta sólo a la etapa de incubación estricta, con  $\rho=0,36$  ( $p=0,02$ ). Esto podría explicarse mediante el aumento de la frecuencia de entradas de incubación que ocurre a medida que transcurren los días, observándose una correlación positiva entre dicha variable y el tiempo de atención al nido, con  $\rho=0,40$  ( $p=1,8 \times 10^{-3}$ ), como lo muestra la Fig.6. Lo mencionado se reafirma al registrarse un  $\rho=0,49$  ( $p=8,3 \times 10^{-4}$ ) para la etapa de incubación estricta, y la misma tendencia para la etapa de transición, aunque sin significancia estadística.

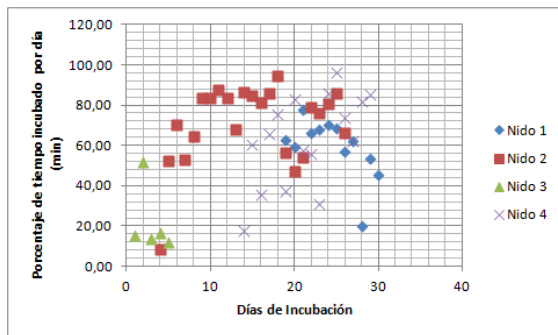


Fig.5 Variación de la atención diaria de la hembra al nido a medida que transcurren los días de incubación.

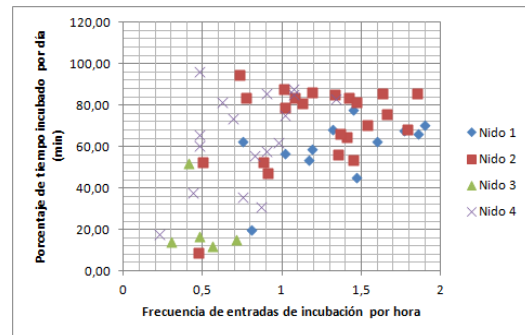


Fig.6 Relación de la atención diaria de la hembra al nido v la frecuencia de entradas de incubación.

En cuanto a los diferentes momentos del día, se encontraron las medias y desvíos que figuran en la Tabla 1, observándose que no existen diferencias significativas entre ellos, por lo que no sería un factor influyente en el comportamiento de la hembra en estas variables.

Tabla 1. Valores de media y desvío estándar de la duración y frecuencia de las entradas de incubación y atención al nido, según los momentos del día.

Variable	Mañana	Siesta	Tarde
Duración de los intervalos de incubación	36,24 ± 32,57	39,76 ± 62,98	23,60 ± 26,39
Frecuencia de las entradas de incubación	0,97 ± 0,53	1,06 ± 0,85	1,23 ± 0,71
Porcentaje diario de atención al nido	64,92 ± 28,69	62,76 ± 34,80	57,30 ± 27,59

En concordancia con los resultados generales, tanto para la mañana, para la siesta, y para la tarde, se encontraron tendencias no significativas a reducir el tiempo de los intervalos de incubación, y a aumentar la atención al nido, así como la frecuencia de las entradas, con  $\rho=0,45$  ( $p=5,7 \times 10^{-4}$ ) para la mañana, a medida que transcurren los días. También se encontraron asociaciones positivas entre la atención al nido y la frecuencia de entradas de incubación, encontrándose  $\rho=0,33$  ( $p=0,01$ ) para la mañana y  $\rho=0,29$  ( $p=0,03$ ) para la tarde, siguiendo la misma tendencia el momento de la siesta, aunque sin significancia estadística.

Los valores medios para las variables analizadas difieren de otras especies de psitácidos, observándose en vida silvestre valores mayores de atención al nido ( $83 \pm 8\%$ ) en el Loro Pico Negro de Jamaica (*Amazona agilis*) y de los intervalos de incubación (73-109 min) en el Kaka de Nueva Zelanda (*Nestor meridionalis*) (Koenig 2001; Powlesland et al. 2009). Así mismo, en cautividad la atención al nido de especies de diferentes géneros también muestran valores mayores, como ocurre en *Eclectus* ( $94 \pm 2\%$ ), *Amazona* ( $94 \pm 1\%$ ), *Cacatua* ( $81 \pm 4\%$  para la hembra), e incluso en *Ara* ( $97 \pm 1\%$ ) (Pérez González 2016). Sin embargo, la tendencia a aumentar la atención al nido junto con la frecuencia de las visitas durante la etapa de incubación, coincide con lo observado para otra especie del mismo género en estado silvestre, el Guacamayo Verde (*Ara militaris*), donde resulta útil considerar la combinación de los tiempos de atención al nido y frecuencia de visitas para determinar la etapa del ciclo reproductivo que se encuentra en desarrollo (Reyes Macedo 2007).

### 1.2 Provisión de alimento del macho a la hembra

Se registraron 22 eventos de provisión de alimento por parte del macho hacia la hembra en 57 días de observación. En casi el 70% de los casos, el macho trajo el alimento hasta el árbol nido, entregando el alimento directamente a la hembra mientras ésta incubaba dentro de la cavidad, en el 41% de las visitas, o llamando a la hembra y entregando el alimento en

el árbol nido, en el 27% de las visitas. En un tercio de los casos (32%) la hembra se alejó del árbol nido a recibir alimento en los árboles vecinos.

La entrega de alimento ocurrió a lo largo de todo el día (Fig.7), pero estuvo más concentrada en la mañana (50%) y en la tarde (41%), siendo mucho menor durante la siesta (9%). Esto podría estar reflejando simplemente diferencias en el esfuerzo de muestreo, ya que la siesta fue el momento del día menos representado en los días de observación directa a los nidos.

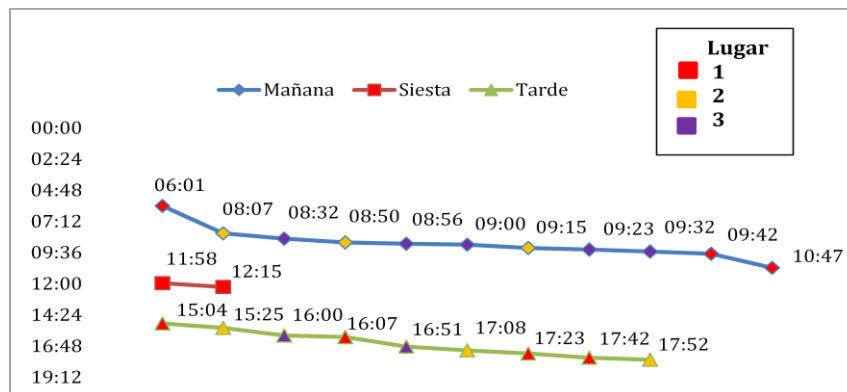


Fig.7 Horas del día a la que se registraron los eventos de alimentación de macho a hembra, en cada momento y lugar.

El 77% de los eventos de alimentación de macho a hembra detectados ocurrieron en la etapa de incubación estricta, y el 23% restante en la etapa de transición, donde además de seguir incubando los huevos que todavía no han eclosionado, se debe alimentar al menos a un pichón que ya ha nacido. En el nido 1, estos eventos ocurrieron en tres oportunidades durante esta etapa, cuando son ambos parentales los que alimentan a los pichones, luego de que los primeros dos días de crianza sólo la hembra alimente al mismo. En el nido 4, ocurrió en dos ocasiones, una cuando la hembra alimenta sola al pichón y otra cuando lo alimenta junto al macho. En el nido 2, no se registran eventos de alimentación de macho a hembra durante la etapa de transición. Teniendo en cuenta la estrecha proporción de tiempo de la etapa de transición, y por consiguiente, la escasa cantidad de datos, no se observa una relación clara entre la presencia de pichones y la alimentación del macho a la hembra.

Respecto a la frecuencia de alimentación de macho a hembra durante la incubación (incluida la etapa de transición), se encontró para la especie una frecuencia de  $0,07 \pm 0,12$

visitas por hora. Se observó, que no existen diferencias significativas entre las frecuencias de alimentación según el lugar donde ocurre y los momentos del día en que se desarrolla dicha actividad, por lo cual ninguno de los factores analizados son influyentes en el comportamiento de los parentales.

La frecuencia de alimentación del macho a la hembra durante la etapa de incubación, aumenta a medida que transcurren los días, con  $\rho=0,26$  ( $p=0,05$ ), y no muestra correlación significativa con ninguna otra variable evaluada, sin embargo se observa una tendencia a aumentar a medida que aumenta la atención de la hembra al nido (Fig.8) y la frecuencia de incubación (Fig.9).

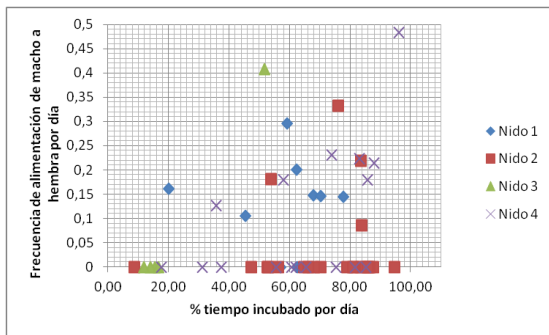


Fig.8 Relación entre la frecuencia de alimentación de macho a hembra y la atención al nido de la hembra.

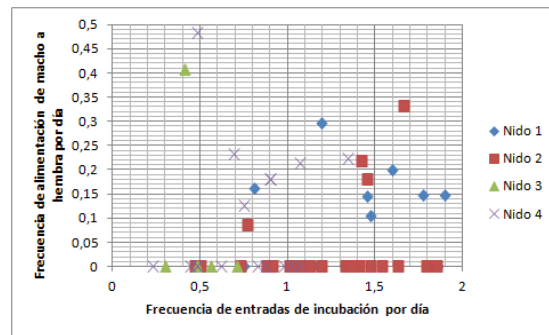


Fig.9 Relación entre la frecuencia de alimentación de macho hembra y frecuencia de entradas de incubación diarias.

Los datos encontrados no avalan una compensación de comportamientos entre parentales en los aspectos evaluados, ya que si bien hay visitas de alimentación del macho a la hembra en esta etapa del período reproductivo, las mismas son escasas en la zona de nidificación, al menos en la forma esperada de acuerdo a la hipótesis y predicciones del presente trabajo. Ya que, aunque ocurrieron visitas de alimentación en la cavidad del nido (lugar 1), no es mayor la frecuencia en dicho lugar, y si bien hay una tendencia, no se encuentra una asociación positiva con la proporción de tiempo que la hembra incubaba. La especie en estudio, mostró un comportamiento similar a otras especies de psitácidos, donde la hembra incubaba y el macho la alimenta llamándola fuera del nido, ya sea en lugares cercanos o también lejanos de más de 50m (Higgins 1999; Koenig 2001; Powlesland et al. 2009). En este estudio, no han sido observados lugares tan lejanos, por lo que existe la posibilidad de que la mayoría de los episodios de alimentación del macho a la hembra hayan ocurrido

fuera de la zona de nidificación, o incluso que no ocurra alimentación directa, siendo el macho solo un guía a la fuente de alimentos.

### *1.3 Vigilancia en la zona de nidificación*

#### 1.3.1 Comportamiento de la hembra

Durante el día, en el periodo de incubación, la hembra permaneció casi el 40% del tiempo sin incubar. La mayor parte de este tiempo lo dedicó a la vigilancia ( $30,2 \pm 19,8\%$ ), permaneciendo en el árbol nido y sus alrededores, estando ausente en promedio solo el  $7,6 \pm 12,9\%$  del día. La mayor parte del tiempo de vigilancia la realizó desde la cavidad ( $14,8 \pm 12,9\%$ ) o el árbol nido ( $3,7 \pm 6,5\%$ ).

Si bien el porcentaje diario de vigilancia es mayor al tiempo de ausentismo, la atención al nido es significativamente mayor al tiempo de vigilancia ( $p < 0,0001$ ), dedicando solo el 19% del tiempo que permanece en la cavidad a vigilar, y el 81% restante a incubar.

Se encontró una correlación negativa significativa, del ausentismo respecto al transcurso de los días, con  $\rho = -0,42$  ( $p = 0,0013$ ), lo cual es consistente con el aumento de la frecuencia de entradas de incubación, y la tendencia de aumento de la atención al nido, al pasar el tiempo.

Según el momento del día, también se obtuvieron correlaciones negativas del ausentismo de la hembra respecto al transcurso de los días, con  $\rho = -0,42$  ( $p = 0,0014$ ) para la Mañana, y  $\rho = -0,56$  ( $p = 0,0037$ ) para la Siesta. Además, se obtuvieron las medias y desvíos estándar (Tabla 2), observándose que tanto la vigilancia total ( $p = 0,0157$ ), como la cercana ( $p = 0,0079$ ) y más específicamente la realizada desde la cavidad ( $p = 0,0235$ ), son estadísticamente diferentes entre la Siesta y la Tarde, habiendo menos vigilancia de la hembra durante la Siesta, más durante la Mañana y más aún durante la Tarde. En este último momento, al encontrarse vigilando en mayor medida, la hembra se encuentra menos tiempo sobre los huevos, lo cual podría deberse a condiciones del tiempo, como el aumento del calor en esas horas del día. Además, durante la Siesta la hembra se encuentra levemente más ausente de la zona de nidificación, encontrándose por lo tanto un comportamiento de descanso respecto a la vigilancia y la incubación de los huevos. También, se observa el mismo comportamiento general de la hembra en cada momento del día, donde el tiempo de vigilancia es mayor al de ausentismo, la vigilancia cercana se lleva a cabo en mayor medida

en la cavidad y el tiempo de atención al nido es mayor que la vigilancia realizada por la hembra; por lo que dicho factor no sería influyente en el comportamiento general del parental.

Tabla 2. Valores de media y desvío estándar del % de tiempo diario de ausentismo y vigilancia de la hembra, según los momentos del día.

Hembra	Mañana	Siesta	Tarde
Ausentismo	8 ± 15	13 ± 28	7 ± 14
Vigilancia Total	27 ± 23	24 ± 31	35 ± 27
Vigilancia Lejana	11 ± 17	12 ± 24	13 ± 17
Vigilancia Cercana	16 ± 18	13 ± 20	23 ± 21
Vigilancia en Árbol Nido	3 ± 5	3 ± 11	5 ± 12
Vigilancia en Cavidad	13 ± 17	10 ± 17	18 ± 18

Si bien existen algunas diferencias entre los momentos del día, en la vigilancia desarrollada durante esta etapa, el patrón comportamental de la hembra es el mismo en cada uno de ellos, siendo dicha actividad y su lugar de desarrollo afectado fuertemente por la atención al nido que debe efectuar, ya que es una especie con incubación uniparental (Rodríguez-Castillo & Eberhard 2006; Schneider et al. 2006; Rossmanith et al. 2009; Powlesland et al. 2009).

### 1.3.2 Comportamiento del macho

A diferencia de la hembra, durante el día el macho estuvo ausente en el área de nidificación en una proporción de tiempo mucho mayor (42,3±27,2% en el macho vs 7,6±12,9% en la hembra). Lo cual podría asumirse como tiempo invertido en la búsqueda de alimento, ya que no se encuentra vigilando la zona de nidificación, y dentro del rol sexual asumido es una de las principales actividades comportamentales desarrolladas por el mismo, adquiriendo relevancia la cantidad de tiempo invertido respecto a la hembra.

Así mismo, el macho dedicó casi dos tercios de su tiempo diario a la vigilancia (57,7±27,2%). Sin embargo, a diferencia de la hembra, se observó que permanece más

tiempo vigilando el nido desde los árboles vecinos ( $40,4 \pm 28,1\%$  del tiempo diario), siendo significativamente menor la vigilancia cercana  $17,3 \pm 25,7\%$  ( $p < 0,0001$ ). Además, se encontró que desde el árbol nido el macho vigila  $8,9 \pm 15,0\%$  del tiempo diario y un  $8,5 \pm 16,8\%$  vigila desde la cavidad, sin diferencia significativa entre medias.

Aunque no hay significancia estadística en las correlaciones, se observa que el ausentismo del macho en la zona de nidificación tiende a disminuir y la vigilancia total a aumentar, a medida que transcurren los días, siendo la vigilancia lejana tendiente a disminuir y la cercana aumenta con  $\rho = 0,37$  ( $p = 0,01$ ). Según el momento del día, se encontraron las mismas tendencias en las correlaciones respecto al transcurso de los días, con  $\rho = 0,43$  ( $p = 8,4 \times 10^{-4}$ ) para la vigilancia cercana de la Mañana,  $\rho = -0,41$  ( $p = 0,04$ ) para el ausentismo y  $\rho = 0,41$  ( $p = 0,04$ ) para la vigilancia total de la Siesta.

Además, se obtuvieron las medias y desvíos estándar que figuran en la Tabla 3, observándose que no existen diferencias significativas entre momentos, excepto en la vigilancia cercana ( $p = 0,0362$ ), la cual es menor a la Siesta. También, se observa el mismo comportamiento general del macho en cada momento del día, siendo la vigilancia total mayor a su ausentismo ( $p = 0,0135$  para la Mañana), donde la vigilancia lejana es mayor a la cercana ( $p = 0,0011$ ;  $0,0056$  y  $0,0001$  para M, S y T respectivamente), sin encontrarse diferencia entre la realizada en la cavidad y el árbol nido; por lo que dicho factor no sería influyente en el comportamiento general del parental.

Tabla 3. Valores de media y desvío estándar del % de tiempo diario de ausentismo y vigilancia del macho, según los momentos del día.

Macho	Mañana	Siesta	Tarde
Ausentismo	$41 \pm 36$	$51 \pm 46$	$46 \pm 32$
Vigilancia Total	$59 \pm 36$	$49 \pm 46$	$54 \pm 32$
Vigilancia Lejana	$39 \pm 37$	$42 \pm 42$	$39 \pm 30$
Vigilancia Cercana	$20 \pm 32$	$7 \pm 17$	$15 \pm 25$
Vigilancia en Árbol Nido	$10 \pm 18$	$4 \pm 11$	$9 \pm 20$
Vigilancia en Cavidad	$10 \pm 22$	$3 \pm 9$	$6 \pm 14$

Si bien existe una leve diferencia entre los momentos del día, en la vigilancia desarrollada durante esta etapa, el patrón comportamental del macho es el mismo en cada uno de ellos; observándose también, que el lugar de desarrollo de dicha actividad se ve afectado por el rol que asume el parental al ser aves socialmente monógamas, donde el macho no incuba (Rossmanith et al. 2009; Powlesland et al. 2009). La vigilancia lejana realizada por el mismo adquiere gran importancia al pertenecer, estas aves, a un grupo que tiene comportamiento territorial limitado a la defensa del nido, donde el control de los sitios de anidación y perchas son importantes en su ecología reproductiva, siendo las perchas valiosos puntos de observación para mantener la vigilancia contra depredadores y competidores (Renton 2004).

### 1.3.3 Comportamiento diferencial entre parentales

En esta etapa, se observaron diferencias significativas entre hembra y macho en cuanto al ausentismo ( $p < 0,0001$ ), vigilancia total ( $p < 0,0001$ ), lejana ( $p < 0,0001$ ) y cercana ( $p = 0,007$ ). Como sucede en otras especies de psitácidos, el macho es el parental que se encuentra más ausente en la zona de nidificación, ya que sale a buscar alimento, y a su vez es quien invierte mayor tiempo en vigilar, debido a que la hembra es la encargada de realizar la incubación de los huevos (Waltman & Beissinger 1992; Higgins 1999; Renton & Salinas-Melgoza 1999; Schneider et al. 2006; Rodríguez-Castillo & Eberhard 2006; Powlesland et al. 2009). En concordancia con esto, se observa que el parental que realiza en mayor proporción la vigilancia lejana es el macho, y la vigilancia cercana es la hembra.

### 1.4 Comportamiento compensatorio entre parentales

En cuanto a la relación de la atención de la hembra al nido y la vigilancia del macho, de acuerdo a las predicciones del presente estudio, sería esperable que para que ocurra compensación de comportamientos entre parentales, el esfuerzo invertido por cada uno en cuanto a tiempo dedicado a realizar una determinada actividad comportamental, sea similar entre la incubación de la hembra y la vigilancia cercana del macho.

Respecto a eso, se encontró que la vigilancia cercana realizada por el macho, por sí sola no compensa la atención al nido de la hembra, observándose diferencia significativa entre el porcentaje diario de tiempo incubado por la hembra y el porcentaje diario de vigilancia



cercana del macho en la zona de nidificación ( $p \leq 0,0001$ ), con una tendencia negativa en la correlación de las mismas, aunque sin significancia estadística. Así mismo, la vigilancia lejana por sí sola tampoco compensa la atención al nido de la hembra, encontrándose iguales resultados estadísticos.

Sin embargo, el porcentaje de tiempo de vigilancia total (cercana y lejana en conjunto) del macho en la zona de nidificación, no muestra diferencia significativa ( $p=0,38$ ) respecto al porcentaje de tiempo incubado por la hembra, por lo que habría compensación de comportamientos, con igual tendencia en la correlación entre dichas variables. Además, se encontró diferencia significativa entre la atención de la hembra al nido y el tiempo de ausentismo del macho en la zona de nidificación, siendo éste menor ( $p=0,0001$ ), y observándose una tendencia positiva en la correlación de dichas variables, aunque sin significancia estadística.

En cuanto a la compensación de dichos comportamientos en los diferentes momentos del día, se observa nuevamente que el tiempo total de vigilancia del macho es el único que compensa la atención de la hembra al nido tanto a la Mañana ( $p=0,8001$ ), como la Siesta ( $p=0,3820$ ) y la Tarde ( $p=0,6097$ ); encontrándose también que el ausentismo del macho es significativamente menor a la atención de la hembra al nido para la Mañana ( $p=0,0011$ ) y la Tarde ( $p=0,0438$ ); y las mismas tendencias sin significancia estadística en las correlaciones para el momento M y S, siendo significativas para el momento T donde la atención al nido de la hembra correlaciona con las siguientes variables del macho: vigilancia total  $\rho=-0,32$  ( $p=0,02$ ), vigilancia cercana  $\rho=-0,31$  ( $p=0,03$ ), vigilancia lejana  $\rho=-0,33$  ( $p=0,02$ ) y ausentismo  $\rho=0,32$  ( $p=0,02$ ). En base a esto, el momento del día no sería un factor influyente en el comportamiento de los parentales.

A diferencia de lo planteado en las predicciones del presente estudio, no es la vigilancia cercana del macho la actividad que compensa la atención al nido de la hembra durante la etapa de incubación. La proporción de tiempo que la hembra atiende el nido y el macho lo vigila, de manera cercana y lejana en conjunto, son las variables que muestran una compensación de comportamientos durante dicha etapa, encontrándose además, que ni el momento del día ni el lugar son factores influyentes en dicha compensación, ya que el comportamiento de los parentales se encuentra influenciado por roles sexuales

convencionales asumidos, como en la mayoría de las aves, donde la inversión relativa de cada sexo varía en las diferentes etapas del cuidado parental (Kokko & Jennions 2008).

En este sentido, resulta interesante analizar cómo varían las variables compensatorias en el transcurso de esta etapa del período reproductivo. Teniendo en cuenta los resultados expuestos anteriormente, la atención al nido de la hembra aumenta con el transcurso de los días al aumentar la frecuencia de las entradas, pudiendo realizar visitas más cortas de incubación. Lo cual condice con el comportamiento del macho, el cual tiende a aumentar la vigilancia total y cercana, disminuyendo la vigilancia lejana y el ausentismo de la zona de nidificación, probablemente para compensar el comportamiento de salida del nido de la hembra.

## 2. Crianza de pichones

La etapa de crianza de pichones dura aproximadamente 85 días (Berkunsky et al. 2014), realizándose en el presente estudio, la observación de 44, 16, 5, 18, 60 y 14 días para los nidos 1, 2, 4, 5, 6 y 7 respectivamente, como se indica en la Fig.1.

En el presente estudio, se encontraron 2 nidos con 3 pichones (nido 1 y 2), de los cuales muere uno por causas desconocidas dentro del nido (nido 2) y los demás dejan de monitorearse por motivos operativos; 3 nidos con 2 pichones (nido 4, 6 y 7), de los cuales mueren dos por depredación (nido 4), dos dejan de ser monitoreados por motivos operativos (nido 7) y dos vuelan del nido con una diferencia de 5 días entre ellos (nido 6); y 1 nido con 1 pichón (nido 5), que es monitoreado hasta que vuela (Fig.1). Lo cual se condice con el tamaño promedio de cría de la especie, que es de  $2\pm 0,25$  pichones, en un rango de 1 a 3, y con el hecho de que la depredación es una de las principales causas de reducción de crías en psitácidos (Koenig 2001; Masello & Quillfeldt 2002; Moorhouse et al. 2003; Powlesland et al. 2009; Berkunsky et al. 2014; Olah et al. 2014).

### *2.1 Alimentación de pichones*

#### 2.1.1 Comportamiento general

Se encontró una frecuencia de alimentación de  $0,46\pm 0,28$  visitas por hora por pichón, observándose una tendencia estadísticamente no significativa a disminuir, a medida que

crecen los pichones (Fig.10). Así mismo, teniendo en cuenta solo los nidos de los que se conoce la edad exacta de los pichones (1, 2 y 4), se encontró un  $\rho=-0,71$  ( $p=2,6 \times 10^{-11}$ ), observándose que a medida que crecen los mismos, disminuye la frecuencia de alimentación de los parentales, sobre todo durante los primeros 15 días (Fig.11), con una frecuencia de alimentación de  $0,47 \pm 0,30$  visitas por hora por pichón. Dicha relación podría estar mostrando que durante los primeros días es cuando los pichones necesitan mayor cantidad o calidad de alimentos, por lo que la tasa de entrega es bastante mayor al resto de la etapa, siendo dicho resultado de gran importancia para el manejo de la especie en cuanto a acciones de conservación. Sin embargo, teniendo en cuenta solo los nidos que han sido monitoreados en la parte final de la etapa (nidos 5 y 6), se encontró una correlación positiva con un  $\rho=0,23$  ( $p=0,05$ ), lo cual podría ser el reflejo de la diferencia comportamental de los parentales en los nidos analizados, posiblemente relacionada con la disponibilidad de alimentos en la vecindad del nido y tiempos de dedicación a su búsqueda (Vaughan et al. 2006; Vaughan et al. 2009).

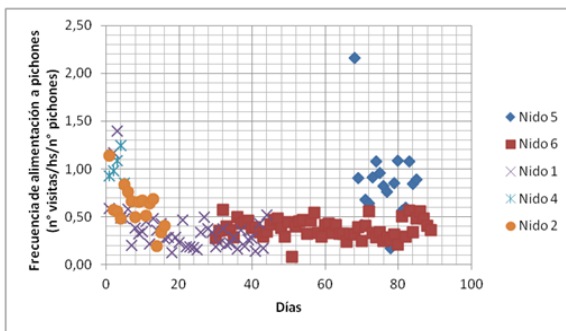


Fig.10 Variación de la frecuencia de alimentación a pichones respecto a sus días de desarrollo, para los nidos que pudieron estimarse.

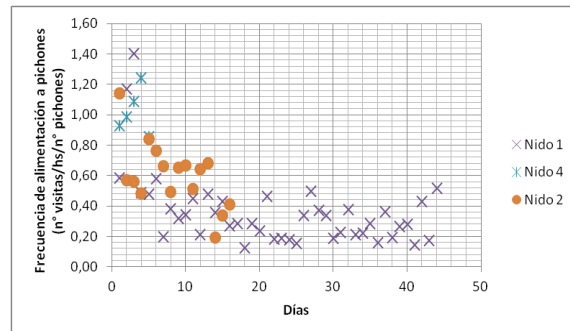


Fig.11 Variación de la frecuencia de alimentación a pichones respecto a sus días de desarrollo, de los nidos que se conoce la edad exacta.

De acuerdo a los momentos del día, se encontró una frecuencia media de alimentación a pichones de  $0,45 \pm 0,28$  para la Mañana,  $0,42 \pm 0,37$  para la Siesta, y  $0,51 \pm 0,38$  para la Tarde, observándose que no existen diferencias significativas entre momentos ( $p=0,0651$ ). También, se encontró para cada momento del día, la misma tendencia a disminuir la frecuencia de alimentación a medida que crecen los pichones, aunque sin significancia estadística.

Teniendo en cuenta solo los nidos de los que se conoce la edad exacta de los pichones, se encontraron los siguientes valores en la frecuencia de alimentación,  $0,46 \pm 0,31$ ;  $0,48 \pm 0,55$  y  $0,52 \pm 0,38$  para la Mañana, Siesta y Tarde respectivamente; encontrándose nuevamente que no existen diferencias significativas entre momentos ( $p=0,4612$ ), por lo que dicho factor no es influyente en el comportamiento de los parentales. Además, se encontró para cada momento del día, que a medida que crecen los pichones disminuye la frecuencia de alimentación, siendo  $\rho=-0,60$  ( $p=1,6 \times 10^{-7}$ ) para M,  $\rho=-0,48$  ( $p=0,02$ ) para S y  $\rho=-0,71$  ( $p=8,6 \times 10^{-10}$ ) para T.

Para el Guacamayo Barba Azul, el momento del día no es un factor influyente en el comportamiento de los parentales, encontrándose que la frecuencia de alimentación a los pichones es alta al inicio de la etapa, y disminuye considerablemente al transcurrir los primeros 15 días de vida de los mismos, a diferencia del comportamiento que se observa en otras especies de psitácidos y aves en general, donde la frecuencia de alimentación disminuye a finales de la etapa, como incentivo para que los pichones vuelen del nido (Grenier & Beissinger 1999; Koenig 2001; Vaughan et al. 2009). Dicho comportamiento del Guacamayo Barba Azul, podría estar reflejando que los requerimientos energéticos de las crías son mayores al inicio de la etapa, lo cual resulta importante de tener en cuenta al momento de llevar a cabo acciones de conservación para la especie.

### 2.1.2 Comportamiento diferenciado por sexo del parental

Teniendo en cuenta los sexos de los parentales, se encontró una frecuencia de alimentación de  $0,24 \pm 0,24$  visitas por hs por pichón para la hembra, y  $0,16 \pm 0,15$  para el macho, observándose que no hay diferencia significativa ( $p=0,0537$ ) entre las frecuencias de ambos sexos. Además, se encontró que para la hembra, la frecuencia de alimentación disminuye a medida que transcurren los días (Fig.12), con un  $\rho=-0,26$  ( $p=1,9 \times 10^{-3}$ ); y para el macho, la frecuencia no varió significativamente durante el transcurso de los días ( $p=0,37$ ).

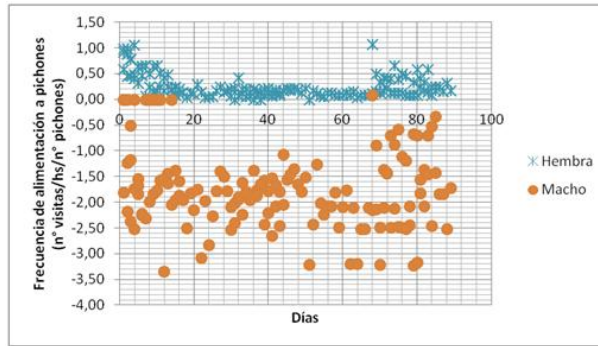


Fig.12 Variación por sexo del parental, de la frecuencia de alimentación a pichones respecto a la edad de los mismos, de todos los nidos que pudieron estimarse. En macho se utiliza la transformación a ln de dicha variable.

Teniendo en cuenta solo los nidos 1, 2 y 4, de los que se conoce la edad exacta de los pichones, se encontró una frecuencia de alimentación de  $0,32 \pm 0,28$  para la hembra y  $0,14 \pm 0,10$  para el macho, siendo la hembra quien alimenta con mayor frecuencia que el macho ( $p=0,0026$ ), y disminuye la misma a medida que crecen los pichones, con  $r=-0,72$  ( $p=3,2 \times 10^{-11}$ ), encontrándose resultados no significativos para el macho.

Dichos resultados podrían ser el reflejo del comportamiento inicial de los parentales en esta etapa del período reproductivo (Fig.13), notándose que en la etapa de transición, tanto en el nido 1 como el nido 4, que son los nidos donde dicha etapa dura más tiempo (6-5 días), los primeros días solo la hembra es quien alimenta a los pichones, al mismo tiempo que incuba los huevos que no han eclosionado. Luego, el macho también colabora con la alimentación, pero en menor frecuencia que la hembra, lo cual también sucede en el nido 2, donde el tiempo de transición es reducido (2 días). Dicho comportamiento también ha sido registrado en cautiverio, tanto para *Ara glaucogularis* como para *Ara chloropterus* (Pérez González 2016).

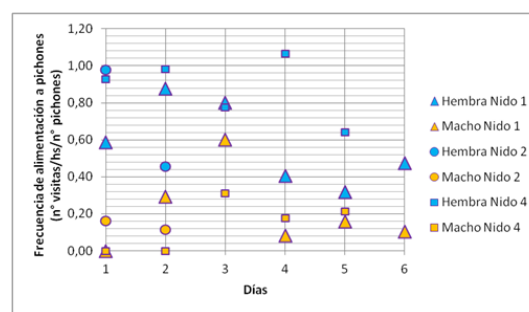


Fig.13 Frecuencia de alimentación a pichones respecto a la edad de los mismos, diferenciado por sexo del parental, durante la etapa de transición.

Si bien hay diferencias entre parentales al inicio de la etapa, se observa una inversión equitativa en la crianza de pichones en general, respecto a la entrega de alimento a los mismos, como lo planteado al inicio del estudio, lo cual refleja la fuerte cohesión dentro de la pareja de parentales, en sus patrones de movimiento durante esta etapa, como los que ocurren en otras especies de psitácidos (Snyder et al. 1987; Koenig 2001).

De acuerdo al momento del día, se observó que, tanto para la hembra como para el macho, la frecuencia de alimentación no difiere significativamente entre momentos ( $p=0,2328$  y  $p=0,1614$  respectivamente) (Tabla 4), por lo que no sería un factor influyente en el comportamiento de los mismos. Sin embargo, se observa que la frecuencia de alimentación a pichones en cada momento del día varía significativamente entre sexos ( $p<0,0001$ ,  $p=0,0039$  y  $p<0,0001$  para la Mañana, Siesta y Tarde respectivamente), siendo la frecuencia de alimentación de la hembra mayor que la del macho a la Mañana y a la Tarde, ocurriendo lo contrario durante la Siesta.

Tabla 4. Valores de media y desvío estándar de la frecuencia de alimentación a pichones de la hembra y el macho, según los momentos del día.

Frecuencia de alimentación a pichones	Mañana	Siesta	Tarde
Hembra	0,24 ± 0,25	0,19 ± 0,22	0,26 ± 0,30
Macho	0,14 ± 0,14	0,20 ± 0,28	0,17 ± 0,20

Respecto a la frecuencia de alimentación a pichones a medida que éstos crecen, según los momentos del día y sexo de los parentales, sólo se encontraron correlaciones significativas para la hembra en el momento de la Mañana, con un  $\rho=-0,31$  ( $p=1,4 \times 10^{-4}$ ), y en el momento de la Tarde, con  $\rho=-0,28$  ( $p=1,1 \times 10^{-3}$ ); siguiendo la tendencia observada en análisis anteriores, de disminución a medida que avanzan los días.

Si bien los momentos del día no serían un factor influyente, en el comportamiento de cada parental por separado, comparando la inversión de tiempos entre ellos, se estaría realizando una compensación parcial entre momentos, ya que cuando uno de los parentales aumenta su esfuerzo el otro lo disminuye, llevándose a cabo de manera general un comportamiento equitativo, mediante la negociación entre ambos sexos durante toda la etapa (Houston & Davies 1985; McNamara et al. 1999; Kosztolányi et al. 2008).

## 2.2 Vigilancia en la zona de nidificación

En cuanto a la vigilancia realizada por los parentales en ésta etapa del período reproductivo, se encontraron las medias y desvíos estándar que indica la Tabla 5.

Tabla 5. Valores de media y desvío estándar de la proporción diaria de ausentismo y vigilancia de los parentales, según sexo de los mismos.

Sexo de Parental	Ausentismo	Vigilancia Total	Vigilancia Lejana	Vigilancia Cercana	Vigilancia en Árbol Nido	Vigilancia en Cavidad
Macho	59,19 ± 16,57	40,81 ± 16,57	18,14 ± 16,01	22,67 ± 14,29	11,36 ± 9,82	11,31 ± 9,58
Hembra	52,68 ± 21,79	47,32 ± 21,79	15,33 ± 14,51	32,00 ± 21,41	11,11 ± 9,18	20,89 ± 22,61

### 2.2.1 Comportamiento de la hembra

Para la hembra, se observó (Tabla 5) que la ausencia de la zona de nidificación es significativamente mayor a la vigilancia realizada ( $p=0,0438$ ), siendo la vigilancia cercana la que más se desarrolla en esta etapa ( $p<0,0001$ ), y se lleva a cabo en mayor medida en la cavidad ( $p=0,0102$ ). Es necesario notar que, a medida que transcurren los días, el ausentismo aumenta, con  $\rho=0,30$  ( $p=5,7 \times 10^{-4}$ ), y la vigilancia total disminuye, con  $\rho=-0,30$  ( $p=5,7 \times 10^{-4}$ ). Así mismo, se observó un comportamiento inverso entre la vigilancia lejana, la cual aumenta con  $\rho=0,42$  ( $p=8,4 \times 10^{-7}$ ), y la vigilancia cercana, la cual disminuye con  $\rho=-0,53$  ( $p=6,9 \times 10^{-11}$ ).

Según los momentos del día, se obtuvieron las medias y desvíos estándar de la Tabla 6, observándose el mismo patrón comportamental en cada momento. En dicho patrón, el ausentismo es mayor a la vigilancia, aunque estadísticamente significativo sólo para la Mañana ( $p=0,0475$ ), y la vigilancia cercana se realiza en mayor proporción que la lejana en todos los momentos ( $p<0,0001$  para M, S y T). Dicha vigilancia cercana, se desarrolla en mayor medida en la cavidad, significativamente durante la Mañana ( $p=0,0083$ ). También, se observa que a medida que transcurren los días, el ausentismo aumenta durante la Mañana, con  $\rho=0,33$  ( $p=1,2 \times 10^{-4}$ ), y la Tarde, con  $\rho=0,24$  ( $p=0,01$ ); por lo cual la vigilancia total disminuye en ambos momentos del día, con  $\rho=-0,33$  ( $p=1,2 \times 10^{-4}$ ) para la Mañana y  $\rho=-0,24$  ( $p=0,01$ ) para la Tarde. A su vez, se observan comportamientos inversos y estadísticamente significativos, entre la vigilancia lejana, que aumenta, y la vigilancia cercana, que disminuye, a medida que crecen los pichones, en todos los momentos del día.

Así mismo, se observa que no existen diferencias significativas entre momentos del día en ninguna variable, por lo que dicho factor no sería influyente en el comportamiento del parental.

Tabla 6. Valores de media y desvío estándar de la proporción diaria de ausentismo y vigilancia de la hembra, según los momentos del día.

Hembra	Mañana	Siesta	Tarde
Ausentismo	53 ± 25	55 ± 30	51 ± 26
Vigilancia Total	47 ± 25	45 ± 30	49 ± 26
Vigilancia Lejana	15 ± 17	14 ± 20	17 ± 20
Vigilancia Cercana	32 ± 25	30 ± 27	32 ± 25
Vigilancia en Árbol Nido	11 ± 12	11 ± 13	12 ± 13
Vigilancia en Cavidad	21 ± 25	20 ± 26	20 ± 25

Durante la crianza de pichones, el momento del día tampoco es un factor influyente respecto a la vigilancia realizada por la hembra, la cual es menor al ausentismo en la zona de nidificación, ya que dicho parental debe salir a buscar alimento para los pichones, siendo mayor la vigilancia cercana y en particular la realizada en la cavidad. Esto se debe, a que para alimentar a los pichones, la hembra ingresa al nido con mayor cautela que durante la incubación, como en otras especies de psitácidos (Koenig 2001; Vaughan et al. 2009; Olah et al. 2014).

A su vez, el aumento del ausentismo en la zona de nidificación a medida que se desarrolla la etapa, en detrimento de la vigilancia total, podría estar relacionado con la necesidad de búsqueda de alimento para los pichones en lugares más alejados, y la disminución de la vigilancia cercana a medida que crecen los mismos, podría ser un comportamiento para evitar depredadores, produciéndose un aumento de la vigilancia lejana. Además, el aumento de la vigilancia lejana a medida que los pichones se acercan al momento de vuelo fuera del nido, es importante ya que la presencia de los parentales en la zona de nidificación resulta necesaria para dicho evento, como sucede en otras especies de psitácidos y aves en general



(Koenig 2001; Ojeda 2004). Esto se debe tener en cuenta, ya que, como otras especies del mismo género, una vez que los volantones abandonan el nido, ni ellos ni los adultos vuelven a ocupar la cavidad, diferenciándose de otros psitácidos donde los pichones al principio son voladores pobres y la reutilizan como refugio o dormitorio (Reyes Macedo 2007; Powlesland et al. 2009; Olah et al. 2014).

### 2.2.2 Comportamiento del macho

Se observó para el macho (Tabla 5), que la ausencia de la zona de nidificación es significativamente mayor que el tiempo total de vigilancia ( $p < 0,0001$ ), siendo la vigilancia cercana la que más desarrolla en esta etapa ( $p = 0,0102$ ), sin haber diferencia entre lo vigilado desde el árbol nido y la cavidad ( $p = 0,9103$ ). Nótese que, a diferencia de la hembra, a medida que transcurren los días, el ausentismo tiende a disminuir y la vigilancia total a aumentar, aunque sin significancia estadística, y en coincidencia con la hembra, se observó un aumento de la vigilancia lejana durante el desarrollo de la etapa, con  $\rho = 0,22$  ( $p = 0,01$ ).

Según los momentos del día (Tabla 7), se observó el mismo patrón comportamental en cada momento, siendo el ausentismo significativamente mayor a la vigilancia tanto para la Mañana ( $p < 0,001$ ), como la Siesta ( $p = 0,0002$ ) y Tarde ( $p = 0,0002$ ). La vigilancia cercana fue mayor que la lejana y significativa para la Siesta ( $p = 0,0004$ ), donde la vigilancia realizada desde la cavidad es mayor que la realizada desde el árbol nido ( $p = 0,0056$ ). Se observó también, que a medida que transcurren los días, el ausentismo disminuye, con  $\rho = -0,21$  ( $p = 0,04$ ) durante la Siesta, con las mismas tendencias sin significancia estadística para la Mañana y la Tarde. A partir de los resultados se observó que la vigilancia total aumenta con el transcurso de los días,  $\rho = 0,21$  ( $p = 0,04$ ) durante la Siesta, con las mismas tendencias y sin significancia estadística para la Mañana y la Tarde. Debido a que aumenta la vigilancia lejana, estadísticamente significativo durante la Mañana y Siesta, y con la misma tendencia durante la Tarde. Además, se observó que solo para la vigilancia lejana existe diferencia entre momentos del día, siendo menor la realizada durante la Siesta ( $p = 0,0496$ ), por lo que dicho factor no sería influyente en el comportamiento del parental.

Tabla 7. Valores de media y desvío estándar de la proporción diaria de ausentismo y vigilancia del macho, según los momentos del día.

Macho	Mañana	Siesta	Tarde
Ausentismo	60 ± 21	60 ± 27	58 ± 24
Vigilancia Total	40 ± 21	40 ± 27	42 ± 24
Vigilancia Lejana	18 ± 20	15 ± 21	20 ± 23
Vigilancia Cercana	22 ± 17	25 ± 22	22 ± 19
Vigilancia en Árbol Nido	12 ± 12	9 ± 13	12 ± 14
Vigilancia en Cavidad	10 ± 11	16 ± 19	10 ± 14

El macho presenta un ausentismo mayor a la vigilancia en la zona de nidificación, ya que debe salir en mayor medida que la etapa anterior a buscar alimento, debido a la presencia de pichones en el nido; esto genera también que la vigilancia cercana sea mayor a la lejana ya que, como sucede en otras especies de psitácidos, ingresa al nido con cautela a alimentar a los mismos (Koenig 2001; Vaughan et al. 2009; Olah et al. 2014).

A diferencia de la hembra, en el transcurso de la etapa, el ausentismo del macho en la zona de nidificación tiende a disminuir y la vigilancia a aumentar, lo cual permitiría una complementariedad de comportamientos entre parentales, siendo el aumento de la vigilancia lejana común a ambos, como estrategia para evitar depredadores y acompañamiento para el momento del vuelo de los pichones (Koenig 2001; Ojeda 2004).

Respecto a los momentos del día, no son un factor influyente en el comportamiento del macho, ya que en casi todas las variables analizadas no se observaron diferencias entre ellos, y en cada uno el macho sigue el mismo patrón general de conductas. De esta forma, el desarrollo y lugar de vigilancia, termina siendo un factor que se encuentra afectado por los roles de los individuos en el cuidado biparental, el cual mediante la cooperación de los mismos aumenta los beneficios para la perpetuación de la especie (Clutton-Brock 1991; Balshine et al. 2002; Kosztolányi et al. 2008).

### 2.2.3 Comportamiento diferencial entre parentales

Si bien ambos parentales se comportan de maneras similares en esta etapa, donde los momentos del día no son un factor influyente, se encontró que el ausentismo del macho en la zona de nidificación es significativamente mayor al de la hembra ( $p=0,0240$ ), siendo la vigilancia total de la misma mayor a la realizada por el macho ( $p=0,0240$ ). La hembra vigila de manera cercana al nido en mayor proporción que el macho ( $p=0,005$ ), y ambos sexos igualan esfuerzos en cuanto a la vigilancia lejana ( $p=0,1308$ ).

A diferencia de lo planteado en las predicciones del presente trabajo, la vigilancia en esta etapa es realizada en mayor medida por uno de los parentales, la hembra, siendo la que vigila de cerca el nido, a la vez que el macho se encuentra más ausente de la zona de nidificación, lo cual podría deberse a una búsqueda de alimentos más lejana que la realizada por la hembra para alimentar a los pichones. Si bien al momento de alimentar a los pichones ambos parentales muestran una fuerte cohesión, como lo planteado por Snyder et al. (1987) y Koenig (2001), existen diferencias entre ellos en cuanto al ausentismo y vigilancia durante la etapa. Es por eso, que debe tenerse en cuenta que las especies de aves con cuidado biparental varían en la inversión relativa que cada sexo hace en las diferentes etapas del cuidado de los padres, siendo en general las hembras quienes invierten más que los machos (Møller & Birkhead 1993; Schwagmeyer et al. 1999; Kokko & Jennions 2008).

## 3. Otros análisis sobre la Vigilancia en la zona de nidificación

### *3.1 Comparación entre etapas del período reproductivo*

Comparando la etapa de incubación y crianza de pichones, se observó que el ausentismo de la hembra en la zona de nidificación, es significativamente mayor durante la segunda etapa ( $p<0,0001$ ). También en la etapa de crianza, la vigilancia es mayor ( $p=0,0079$ ), siendo la realizada de manera cercana la que se desarrollada en mayor medida respecto a la incubación ( $p=0,0116$ ), sin observarse diferencias significativas en cuanto a la vigilancia lejana entre ambas etapas. Esto concuerda con el hecho de que la hembra es el único parental que realiza la incubación de los huevos, por lo que durante la primer etapa no se ausenta significativamente de la zona de nidificación y vigila poco, en cambio durante la crianza debe ausentarse para buscar alimento para los pichones, y al no incubar puede

vigilar, observándose el aumento de la misma durante la crianza de pichones, como lo planteado en las predicciones del presente trabajo.

En cuanto al macho, comparando ambas etapas, se encontró que el ausentismo de la zona de nidificación es mayor durante la segunda etapa ( $p=0,0002$ ), siendo la vigilancia total y en particular la lejana, menores durante la crianza ( $p=0,0002$  y  $p=<0,0001$  respectivamente), ocurriendo lo contrario con la vigilancia cercana ( $p=0,0224$ ). Ya que durante la crianza de pichones, el macho debe salir de la zona de nidificación a buscar alimentos en mayor medida que durante la incubación por tener pichones, y debido a que la hembra realiza las mismas actividades que el macho, la vigilancia realizada por el mismo se ve disminuida en esa etapa, lo que coincide con lo planteado en las predicciones del presente trabajo.

Como ocurre en otras especies de psitácidos, durante la etapa de cría, los parentales suelen comportarse con más cautela que durante la incubación, al entrar y salir del nido, por lo que se observa un aumento de la vigilancia cercana en esta etapa (Koenig 2001). Además, los parentales suelen disminuir la atención al nido, al estar más ausentes del mismo durante la cría, porque necesitan obtener alimento para los pichones y dado que éstos pueden termorregular por sí solos (Iñigo-Elías 1996; Koenig 2001; Reyes Macedo 2007; Powlesland et al. 2009; Vaughan et al. 2009; Olah et al. 2014).

### *3.2 Diferenciación de la etapa de Transición*

Respecto a la vigilancia de los parentales, en análisis anteriores, se tuvo en cuenta a la etapa de transición como parte de la etapa de incubación, ya que la hembra seguía cuidando de los huevos a pesar de tener pichones. Esto requiere una gran inversión de tiempo en dicha actividad, que reduce del tiempo de vigilancia, por lo que no se observaron resultados significativamente distintos al analizarse los datos de otra manera.

Así mismo, se diferencian las tres etapas, para observar cómo cambia el comportamiento de ambos parentales (Tabla 8):

Tabla 8. Valores de media y desvío estándar de la proporción diaria de ausentismo y vigilancia de los parentales, según sexo de los mismos y etapa del período reproductivo.

Etapa	Sexo de Parental	Ausentismo	Vigilancia Total	Vigilancia Lejana	Vigilancia Cercana
Incubación	Hembra	9 ± 14	29 ± 20	12 ± 14	18 ± 15
	Macho	44 ± 27	56 ± 27	42 ± 29	14 ± 23
Transición	Hembra	2 ± 5	33 ± 18	12 ± 11	21 ± 17
	Macho	35 ± 26	65 ± 26	35 ± 27	30 ± 30
Crianza de pichones	Hembra	53 ± 22	47 ± 22	15 ± 15	32 ± 21
	Macho	59 ± 17	41 ± 17	18 ± 16	23 ± 14

Se notaron las mismas diferencias significativas entre sexos en la etapa de incubación y crianza de pichones que en análisis anteriores. Sin embargo, al diferenciar la etapa de transición, se puede observar cómo es el cambio comportamental de los parentales entre las otras etapas.

Se registró para la hembra, que en la etapa de transición, se comporta igual que en la de incubación, observándose las mismas diferencias respecto a la etapa de crianza de pichones. En lo que respecta a la vigilancia cercana, en un estado intermedio, no se registraron diferencias significativas con las otras dos etapas que difieren entre sí, por lo que el aumento de dicha vigilancia sería gradual entre etapas. Se destaca también, que el ausentismo en esta etapa es casi nulo, lo que podría deberse al doble rol comportamental que ejerce en el nido, incubando huevos y atendiendo pichones.

Para el macho, también se observó que se comporta igual en el estado de transición que durante la incubación, con las mismas diferencias respecto a la etapa de crianza de pichones, excepto en lo que respecta a la vigilancia cercana. La misma, fue significativamente diferente a la realizada en la incubación ( $p < 0,0001$ ), pero no diferente a la llevada a cabo durante la crianza de pichones. Por lo tanto, el aumento de la misma en el cambio de etapas se produciría, a diferencia de la hembra, de manera abrupta cuando eclosionan los pichones.

Al comparar entre sexo de los parentales, se encontró que durante la transición, al igual que en las otras etapas, el ausentismo en la zona de nidificación es mayor para el macho ( $p = 0,0001$ ). Esto se debería a, que sería el macho el parental responsable de buscar los alimentos durante las primeras etapas y durante la última en mayor medida, ya que la

demanda aumenta a causa de la presencia de los pichones. Si bien, durante la crianza la hembra también realiza dicha actividad, el macho sería el parental que más se aleja de la zona de nidificación.

Además, para la etapa de transición, se observó que la vigilancia total realizada por el macho es mayor que la realizada por la hembra ( $p=0,0027$ ), continuando la diferencia comportamental de la incubación, al igual que la vigilancia lejana ( $p=0,0120$ ). Lo registrado es acorde al hecho de que la hembra sigue desarrollando el proceso de incubación de algún huevo, afectándose la inversión del tiempo dedicado a vigilar. Sin embargo, en cuanto a la vigilancia cercana, no existen diferencias significativas entre sexo de los parentales ( $p=0,7779$ ), lo que se debe al abrupto aumento de la vigilancia cercana del macho, ya que entra al nido a alimentar pichones.

La diferenciación de la etapa de transición, reafirma el comportamiento de los parentales descrito anteriormente en este estudio, destacándose la necesidad de actividades cooperativas y negociación entre los mismos, para cubrir los niveles generales de atención que requiere el cuidado de la progenie en todas las etapas del período reproductivo (Kosztolányi et al. 2008; Olson et al. 2008).

### 3.3 Análisis global diferenciado por sexo de los parentales

Ya que la vigilancia es una actividad común a todas las etapas del período reproductivo y es realizada por ambos parentales, se analizó de manera global (Tabla 9).

Tabla 9. Valores de medias y desvíos estándar de los porcentajes diarios de vigilancia y ausentismo en la zona de nidificación, para todo el período reproductivo, según sexo de los parentales.

Sexo de Parental	Ausentismo	Vigilancia Total	Vigilancia Lejana	Vigilancia Cercana
Hembra	39,91 ± 28,28	42,47 ± 22,55	14,28 ± 14,29	28,19 ± 20,72
Macho	54,39 ± 21,50	45,61 ± 21,50	24,46 ± 22,49	21,15 ± 18,34

Se encontró que para la hembra no existen diferencias significativas entre la vigilancia total y su ausentismo de la zona de nidificación ( $p=0,4919$ ), a diferencia del macho que presenta un ausentismo mayor al tiempo dedicado a vigilar ( $p=0,0004$ ). Lo registrado sería un reflejo

global de los roles sexuales de incubación y búsqueda de alimentos, que asume la hembra y el macho respectivamente.

Además, se observó que para el macho no existe diferencia significativa entre la vigilancia lejana y cercana ( $p=0,4238$ ), ocurriendo lo contrario para la hembra ( $p=0,0001$ ), donde la vigilancia cercana es mayor; lo cual podría deberse a negociaciones de los roles sexuales respecto al lugar de desarrollo de la vigilancia de acuerdo a las otras actividades comportamentales que realizan.

Respecto al ausentismo en la zona de nidificación, de manera global es el macho quien se encuentra fuera de dicha zona en mayor proporción, diferenciándose significativamente de la hembra ( $p=<0,0001$ ). Lo observado sería consecuencia de que durante la incubación el macho es quien busca el alimento, y durante la crianza de pichones es quien lo busca en sitios más lejanos, por lo que la hembra se queda en la zona de nidificación principalmente vigilando.

La vigilancia total no difirió significativamente entre sexos ( $p=0,0981$ ), existiendo una compensación al cambiar de etapas durante el periodo reproductivo, ya que en las primeras es el macho el que vigila más que la hembra, debido a que la misma se encuentra incubando, y en la última etapa, es la hembra quien realiza significativamente más vigilancia que el macho, debido a que aumenta dicha actividad y el macho la disminuye.

En cuanto al desarrollo de la vigilancia lejana y cercana al nido, es el macho quien invierte mayor tiempo en la primera ( $p=<0,0001$ ) y la hembra en la segunda ( $p=0,0002$ ), lo que podría pensarse como una complementariedad global dentro de la misma actividad comportamental.

Si bien para el macho predomina el desarrollo de la vigilancia lejana y para la hembra el de la cercana, a lo largo del período reproductivo las mismas fluctúan mucho de manera complementaria de acuerdo al rol sexual que adquiere cada parental en el cuidado de la progenie. Debido a ello, no se observa una compensación respecto al lugar de desarrollo de la vigilancia, sino más bien una negociación donde los miembros de la pareja alteran sus esfuerzos en respuesta al otro parental, incluyendo compensaciones parciales entre

diferentes actividades comportamentales, como incubar los huevos o buscar alimento (McNamara et al. 1999; Kokko & Johnstone 2002; Kosztolányi et al. 2008).

A la vez que se conservan actividades comportamentales tradicionales para cada sexo en el cuidado biparental, a nivel global respecto al comportamiento de vigilancia, actividad compartida por ambos parentales, se encuentra una compensación inter-etapas entre los mismos, producto de las fluctuaciones de inversión relativa en las diferentes etapas, que contemplan la cooperación y negociación entre ambos parentales, llevándose a cabo de manera general un comportamiento de vigilancia equitativo (Houston & Davies 1985; Møller & Birkhead 1993; McNamara et al. 1999; Schwagmeyer et al. 1999; Kokko & Jennions 2008; Kosztolányi et al. 2008).

## CONCLUSIONES FINALES

De acuerdo a la hipótesis propuesta, en el presente estudio se evidencia que la vigilancia del macho es un comportamiento compensatorio de la atención al nido que realiza la hembra, durante la etapa de incubación. Cabe aclarar, que a diferencia de lo planteado en las predicciones, la vigilancia total del macho es la que compensa el esfuerzo de la hembra, y no la realizada de manera cercana al nido. Además, el lugar y momento del día en que se desarrollan dichas actividades, son factores que no modifican el comportamiento de los parentales.

Sin embargo, no se evidencia que en la etapa de incubación de *Ara glaucogularis*, la alimentación del macho a la hembra sea un comportamiento compensatorio de la inversión realizada por la misma, en cuanto a tiempo dedicado a realizar dichos comportamientos. Siendo escasos los eventos registrados, tampoco se cumplen las predicciones propuestas, y tanto el momento del día como el lugar no son factores influyentes en el comportamiento de los parentales. Se plantea como alternativa, que una compensación parcial por parte del macho podría llevarse a cabo mediante la búsqueda de alimento o alimentación fuera de la zona de nidificación, como ocurre en otros psitácidos y aves en general, lo que se debería profundizar en estudios posteriores.



En la etapa de crianza de pichones, se evidencia que existe una inversión parental equitativa en cuanto a la alimentación de los mismos, como lo planteado en la hipótesis y predicción del presente estudio. Dicha alimentación es más frecuente al inicio de la etapa, tendiendo a disminuir a medida que crecen los pichones, ya que la hembra varía su frecuencia considerablemente durante los primeros días, siendo el macho más constante. Este comportamiento estaría reflejando requerimientos energéticos diferentes por parte de los pichones durante el inicio de la etapa de crianza, lo cual es importante de destacar para ser considerado en la implementación de futuras acciones de conservación. Además, el momento del día en que se desarrolla la alimentación a los pichones, no provoca cambios significativos en el comportamiento de cada parental, existiendo sin embargo, una compensación parcial entre parentales respecto a los momentos del día.

Respecto al comportamiento de vigilancia, no se evidencia lo planteado en la hipótesis del presente estudio para dicha etapa, ya que es la hembra quien lleva a cabo la vigilancia en mayor proporción que el macho, y no de manera equitativa entre ambos parentales.

Si bien se cumplen las predicciones en cuanto al aumento de la vigilancia de la hembra y disminución de la realizada por el macho, respecto a la etapa de incubación, no se cumple con la equitatividad de inversión parental planteada para la etapa de crianza de pichones. Por lo que se plantea, que dicha equitatividad no se logra dentro de esta etapa, mediante el desarrollo del mismo comportamiento entre ambos parentales, sino con el desarrollo de otra actividad, como podría ser la de búsqueda de alimento por parte del macho, lo cual en estudios posteriores podría investigarse en mayor profundidad.

Así mismo, si se analiza el comportamiento de vigilancia durante todo el período reproductivo, se evidencia una compensación inter-etapas entre parentales, resultando en una inversión de tiempos equitativa, en dicho comportamiento entre ambos parentales.

Respecto al momento del día, tampoco es un factor influyente en el comportamiento de los parentales en el desarrollo de la vigilancia. Sin embargo el lugar donde se realiza dicha actividad, se encuentra influenciada por el rol sexual que adquiere cada parental en las diferentes etapas del período reproductivo.

Si bien se han descrito las actividades comportamentales principales, que se desarrollan en la zona de nidificación, resulta interesante incorporar más detalles de las mismas, otras realizadas en zonas alejadas, o en etapas previas y posteriores a las analizadas en el presente estudio, a modo de enriquecimiento del conocimiento de la especie y la determinación de la etapa o actividad que le requiera mayor inversión parental, para la implementación de acciones de conservación más eficientes.

### BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Asociación Armonía, 2011. Estado de Conservación de las aves en Bolivia. Asociación Armonía. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Balshine, S., Kempenaers, B. & Székely, T., 2002. Conflict and cooperation in parental care. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 357(1419), pp.237–240.
- Berkunsky, I., Daniele, G., Kacoliris, F. P., Díaz-Luque, J. A., Silva Frias, C. P., Aramburu, R. M. & Gilardi, J. D., 2014. Reproductive Parameters in the Critically Endangered Blue-Throated Macaw: Limits to the Recovery of a Parrot under Intensive Management. *PLoS ONE*, 9(6), p.e99941.
- Berkunsky, I., Kacoliris, F. & Daniele, G., 2008. *Proyecto de Conservación de la Paraba Barba Azul: Informe final*.
- BirdLife International, 2014. Especies informativa: *Ara glaucogularis*. Descargado de <http://www.birdlife.org> el 04/01/2014.
- Clutton-Brock, T. H., 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Grenier, J.L. & Beissinger, S.R., 1999. Variation in the Onset of Incubation in a Neotropical Parrot. *The Condor*, 101(4), pp.752–761.
- Herrera, M., Vargas, H., Sandoval, V., Perskin, T. & Rendón, O., 2007. Nuevo dato en la distribución de la paraba barba azul (*Ara glaucogularis*). *Kempffiana*, 3(1), pp.18–24.
- Hesse, A. J. & Duffield, G.E., 2000. The status and conservation of the Blue-Throated Macaw *Ara glaucogularis*. *Bird conservation International*, 10(3), pp.255–275.
- Hiane, P. A., Ramos, M. I. L., Ramos, F. M. M. & Pereira, J. G., 1992. Composição centesimal e perfil de ácidos graxos de alguns frutos nativos do Estado de Mato Grosso do Sul. *Boletim do Centro de Pesquisa e Processamento de Alimentos*, 10(1), pp.35-42.
- Higgins, P. J., 1999. *Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic birds. Vol. 4, parrots to dollarbird*. Oxford University Press.
- Hilton-Taylor, C., 2000. *2000 IUCN Red List of Threatened Species*. Gland, Switzerland and Cambridge. IUCN.
- Hinde, C.A., 2006. Negotiation over offspring care?--a positive response to partner-provisioning rate in great tits. *Behavioral Ecology*, 17, pp.6–12.
- Hirshfield, M. F. & Tinkle, D.W., 1975. Natural Selection and the Evolution of Reproductive Effort. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 72(6), pp.2227–2231.

- Horak, P., 2003. When to pay the cost of reproduction? A brood size manipulation experiment in great tits (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54, pp.105–112.
- Houston, A. I. & Davies, N. B., 1985. The evolution of cooperation and life history in the dunnock, *Prunella modularis*. *Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour*, Blackwell Scientific Publications, pp.471–487.
- Iñigo-Elías, E. E., 1996. *Ecology and breeding biology of the Scarlet Macaw (Ara macao) in the Usumacinta drainage basin of Mexico and Guatemala*.
- Jones, K.A., 2010. *Preferential nesting habitat characteristics of the Blue-Throated Macaw (Ara glaucogularis)*.
- Jordan, O. C. & Munn, C.A., 1993. First observations of the Blue-throated Macaw in Bolivia. *Wilson Bulletin*, 105(4), pp.694–695.
- Koenig, S. E., 2001. The breeding biology of Black-billed Parrot *Amazona agilis* and Yellow-billed Parrot *Amazona collaria* in Cockpit Country, Jamaica. *Bird Conservation International*, 11(03), pp.205–225.
- Kokko, H. & Jennions, M. D., 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of evolutionary biology*, 21(4), pp.919-948.
- Kokko, H. & Johnstone, R. A., 2002. Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357(1419), pp.319-330.
- Kosztolányi, A., Cuthill, I. C. & Székely, T., 2008. Negotiation between parents over care: reversible compensation during incubation. *Behavioral Ecology*, 20(2), pp.446-452.
- Lanning, D. V., 1991. DISTRIBUTION AND BREEDING BIOLOGY OF THE RED-FRONTED MACAW. *Wilson Bulletin*, 103(3), pp.357–365.
- Lanning, D. V. & Shiflett, J. T., 1983. Nesting Ecology of Thick-Billed Parrots. *Condor*, 85, pp.66–73.
- Martin, T. E., Lloyd, P., Bosque, C., Barton, D. C., Biancucci, A. L., Cheng, Y. R. & Ton, R., 2011. Growth rate variation among passerine species in tropical and temperate sites: an antagonistic interaction between parental food provisioning and nest predation risk. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(6), pp.1607-1622.
- Masello, J. F. & Quillfeldt, P., 2002. Chick growth and breeding success of the Burrowing Parrot. *The Condor*, 104(3), pp.574-586.
- McCarty, J. P., 2002. The number of visits to the nest by parents is an accurate measure of food delivered to nestlings in Tree Swallows. *Journal of Field Ornithology*, 73(1), pp.9–14.
- McNamara, J. M., Gasson, C. E. & Houston, A. I., 1999. Incorporating rules for responding into evolutionary games. *Nature*, 401(6751), pp.368-371.
- Moorhouse, R., Greene, T., Dilks, P., Powlesland, R., Moran, L., Taylor, G., Jones, A., Knechtman, J., Wills, D., Pryde, M., Fraser, I., August, A. & August, C., 2003. Control of introduced mammalian predators improves kaka *Nestor meridionalis* breeding success: reversing the decline of a threatened New Zealand parrot. *Biological Conservation*, 110(1), pp.33-44.
- Møller, A. P. & Birkhead, T. R., 1993. Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(4), pp.261-268.

- Nycander, E., Blanco, D. H., Holle, K. M., del Campo, A., Munn, C. A., Moscoso, J. I. & Ricalde, D. G., 1995. Manu and Tambopata: nesting success and techniques for increasing reproduction in wild macaws in southeastern Peru. *The large macaws: their care, breeding and conservation*, pp.422-443.
- Nur, N., 1984. Feeding frequencies of nestling blue tits (*Parus caeruleus*): costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. *Oecologia*, 65, pp.125–137.
- Ojeda, V. S., 2004. Breeding biology and social behaviour of Magellanic Woodpeckers (*Campephilus magellanicus*) in Argentine Patagonia. *European Journal of Wildlife Research*, 50(1), 18-24.
- Olah, G., Vigo, G., Heinsohn, R. & Brightsmith, D. J., 2014. Nest site selection and efficacy of artificial nests for breeding success of Scarlet Macaws *Ara macao macao* in lowland Peru. *Journal for Nature Conservation*, 22(2), pp.176-185.
- Olson, V.A., Liker, A., Freckleton, R.P. & Székely, T., 2008. Parental conflict in birds: comparative analyses of offspring development, ecology and mating opportunities. *Proceedings of The Royal Society. Biological Sciences*, 275, pp.301–307.
- Pérez González, M. J., 2016. *Parámetros de incubación de Psitácidos en cautividad*.
- Powlesland, R. G., Greene, T. C., Dilks, P. J., Moorhouse, R. J., Moran, L. R., Taylor, G., Jones, A., Wills, D. E., August, C. K. & August, A. C., 2009. Breeding biology of the New Zealand kaka (*Nestor meridionalis*) (Psittacidae, Nestorinae). *Notornis*, 56(1), pp.11-33.
- Renton, K., 2004. AGONISTIC INTERACTIONS OF NESTING AND NONBREEDING MACAWS. *The Condor*, 106(2), pp.354–362.
- Renton, K. & Salinas-Melgoza, A., 1999. Nesting Behavior of the Lilac-Crowned Parrot. *The Wilson Bulletin*, 111(4), pp.488–493.
- Reyes Macedo, G., 2007. *BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LA GUACAMAYA VERDE (Ara militaris) EN LA CAÑADA OAXAQUENA, DENTRO DE LA RESERVA DE LA BIOSFERA TEHUACÁN-CUICATLÁN*.
- Rodríguez-Castillo, A. M. & Eberhard, J. R., 2006. REPRODUCTIVE BEHAVIOR OF THE YELLOW-CROWNED PARROT (*Amazona ochrocephala*) IN WESTERN PANAMA. *The Wilson Journal of Ornithology*, 118(2), pp.225–236.
- Rossmann, E., Blaum, N., Höntsch, K. & Jeltsch, F., 2009. Sex-related parental care strategies in the lesser spotted woodpecker *Picoides minor*: of flexible mothers and dependable fathers. *Journal of Avian Biology*, 40(1), pp.28–33.
- Saunders, D. A., 1982. THE BREEDING BEHAVIOUR AND BIOLOGY OF THE SHORT-BILLED FORM OF THE WHITE-TAILED BLACK COCKATOO *Calyptorhynchus funereus*. *Ibis*, 124, pp.422–455.
- Saunders, D. A., 1974. The function of displays in the breeding of the White-tailed Black Cockatoo. *Emu*, 74(1), pp.43–46.
- Schneider, L., Serbena, A.L. & Robaldo Guedes, N.M., 2006. Behavioral Categories of Hyacinth Macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*) during the Reproductive Period, at South Pantanal, Brazil. *Revista de Etología*, 8(2), pp.71–80.
- Schwagmeyer, P. L., St Clair, R. C., Moodie, J. D., Lamey, T. C., Schnell, G. D. & Moodie, M. N., 1999. Species differences in male parental care in birds: a reexamination of correlates with paternity. *The Auk*, 116 (2), pp.487–503.
- Shutler, D., Clark, R.G., Fehr, C. & Diamond, A.W., 2006. Time and recruitment costs as currencies in manipulation studies on the costs of reproduction. *Ecology*, 87(11), pp.2938–46.

- Siegel, R.B., Weathers, W.W. & Beissinger, S.R., 1999. Assessing parental effort in a Neotropical parrot: a comparison of methods. *Animal Behaviour*, 57, pp.73–79.
- Snyder, N. F. R., Wiley, J. W. & Kepler, C. B., 1987. *The parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot*. Western Foundation of Vertebrate Zoology.
- Strem, R.I. & Bouzat, J.L., 2012. Population Viability Analysis of the Blue-Throated Macaw (*Ara glaucogularis*) Using Individual-Based and Cohort-Based PVA Programs. *The Open Conservation Biology Journal*, 6, pp.12–24.
- Vaughan, C., Nemeth, N. & Marineros, L., 2006. Scarlet Macaw, *Ara macao*, (Psittaciformes: Psittacidae) diet in Central Pacific Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 54(3), pp.919-926.
- Vaughan, C., Bremer, M. & Dear, F., 2009. Scarlet Macaw (*Ara macao*) (Psittaciformes: Psittacidae) Parental Nest Visitation in Costa Rica: Implications for Research and Conservation. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), pp.395–400.
- Waltman, J.R. & Beissinger, S.R., 1992. BREEDING BEHAVIOR OF THE GREEN-RUMPED PARROTLET. *Wilson Bulletin*, 104(1), pp.65–84.
- Wiggins, D.A., 1990. Food availability, growth and heritability of body size in nestling tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Canadian Journal of Zoology*, 68(6), pp.1292–1296.
- Williams, G.C., 1966. Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *The American Naturalist*, 100(916), pp.687–690.
- Wilson, K.A., Field, R. & Wilson, M.H., 1995. SUCCESSFUL NESTING BEHAVIOR OF PUERTO RICAN PARROTS. *Wilson Bulletin*, 107(3), pp.518–529.
- Yamashita, C. & Machado de Barros, Y., 1997. The Blue-throated Macaw *Ara glaucogularis*: characterization of its distinctive habitats in savannahs of the Beni, Bolivia. *Ararajuba*, 5(2), pp.141–150.