

¿Ser dominante trae ventajas? Posición jerárquica, sitios de anidación y éxito reproductivo en *Forpus conspicillatus* (Aves: Psittacidae)*

Lorena Cruz-Bernate¹

Resumen

Se investigó la relación entre la preferencia de selección de sitios de anidamiento, la posición jerárquica y el éxito reproductivo del Periquito de anteojos (*Forpus conspicillatus*) en la Universidad del Valle y en la Reserva Natural Pozo Verde, en el Valle del Cauca, Colombia. Los sitios de anidamiento se instalaron según las variables: altura sobre el suelo (1 m y 4 m) y distancia al árbol más próximo (0 m, 15 m y 50 m). Las parejas de adultos prefirieron las cajas nido ubicadas a 4 m de altura sobre el suelo. La posición jerárquica de las parejas no se correlacionó significativamente con la prioridad de elección de las cajas nido, pero sí con la escogencia de cajas en los sitios preferidos. Las parejas dominantes produjeron un mayor número de huevos que las subordinadas, pero no hubo correlación entre posición jerárquica y número de polluelos que alcanzaron el éxodo. Tampoco se encontró correlación entre productividad anual, medida como el número de polluelos que llegaron al éxodo y la ubicación de las cajas nido. La ausencia de correlación pudo deberse a que la depredación, la principal causa de mortalidad de polluelos, tuvo igual incidencia en todas las situaciones. El infanticidio por *Troglodytes aëdon* fue responsable del 30.30% de los fracasos de los nidos de *F. conspicillatus*, pero los daños por *T. aëdon* no fueron más frecuentes en los sitios preferidos por *F. conspicillatus*.

Palabras clave: dominancia; reproducción; cajas nido; periquito, *Forpus conspicillatus*; Colombia.

Does being dominant bring advantages? Hierarchical position, nesting sites and reproductive success of *Forpus conspicillatus* (Aves: Psittacidae)

Abstract

The relationship between the preference of selection of nesting sites, the hierarchical position and the reproductive success of Spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*) were researched in Universidad del Valle and Pozo Verde Natural Reserve in Valle del Cauca, Colombia. The nesting sites were installed according to the variables height above the ground (1m and 4m) and distance to nearest tree (0m, 15m and 50 m). The adult pairs preferred the nest boxes located 4 m above the ground. The hierarchical position of the pairs was not significantly correlated with the priority of choosing the nest boxes but with the selection of boxes in the preferred sites. The dominant pairs produced a greater number of eggs than the subordinate ones, but there was no correlation between hierarchical position and number of chicks that reached the exodus. Nor there was correlation between annual productivity, measured as the

* FR: 20-IX-2019. FA: 23-XI-2020.

¹ M.Sc. Profesor Asistente. Laboratorio de Ornitología y Comportamiento Animal-OYCA, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle. Cali, Colombia.

E-mail: lorena.cruz@correounivalle.edu.co  orcid.org/0000-0002-6854-8852 [Google Scholar](#)



CÓMO CITAR:

Cruz-Bernate, L. (2021). ¿Ser dominante trae ventajas? Posición jerárquica, sitios de anidación y éxito reproductivo en *Forpus conspicillatus* (Aves: Psittacidae). *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. de Caldas*, 25(1): 71-86. <https://doi.org/10.17151/bccm.2021.25.1.5>



number of chicks that reached the exodus and the location of the nest boxes. The absence of correlation could be due to the fact that predation, the main cause of mortality of chicks, had the same incidence in all situations. Infanticide by *Troglodytes aedon* was responsible for 30.30% of the nest failures of *F. conspicillatus* but damage by *T. aedon* was not more frequent at sites preferred by *F. conspicillatus*.

Key words: dominance; reproduction; nest boxes; parakeet, *Forpus conspicillatus*; Colombia.

Introducción

Muchas especies de aves que viven en grupos establecen jerarquías sociales en las cuales algunos individuos, los dominantes o de alta jerarquía dominan a los demás (subordinados o de baja jerarquía) (Pulliam y Caraco, 1984; Alcock, 1989; Krause y Ruxton, 2002). El grado de dominancia o de subordinación de un individuo dentro de un grupo se manifiesta, respectivamente, en la proporción de interacciones en que el individuo gana o tiene que ceder el acceso a un recurso (alimento, sitio de reposo, sitio de anidamiento, etc.) ante otro individuo (Renton, 2004; Hahn y Bauer, 2008; Poisbleau et al., 2009). Los individuos dominantes logran un acceso preferencial a los recursos utilizados por el grupo, en tanto los subordinados, siempre que se comporten como tales, pueden utilizar dichos recursos en forma marginal, aunque suficiente (Davies et al., 2012). Los individuos subordinados pueden de esta manera continuar beneficiándose de las ventajas de vivir dentro de un grupo según Gill (2007).

En varias especies de psitácidos del Nuevo Mundo se ha reconocido la existencia de jerarquías sociales como la descrita en *Aratinga canicularis* según Hardy (1965), *Brotogeris jugularis* por Power (1966) y *Amazona albifrons* según Levinson (1980). De *Forpus conspicillatus* se conoce, de investigaciones en cautiverio, que vive en un complejo sistema de relaciones sociales (Wanker, 1990; Wanker et al., 1998; Wanker, 1999; Wanker y Fischer, 2001). Los adultos forman parejas exclusivas, dedicando al compañero todos los patrones de conducta sexual y amistosa; macho y hembra cooperan entre sí en interacciones agresivas que se presentan con otras parejas y eso les permite mantener una posición jerárquica estable. Las parejas exclusivas tienen mayores probabilidades de ocupar cavidades de anidamiento según Garnetzké-Stollmann y Franck (1991). En el campo se observan frecuentes interacciones agresivas entre parejas durante la escogencia de cavidades nido vacantes (observación personal).

Los juveniles, durante el primer mes después del éxodo, desarrollan las más relevantes interacciones sociales con los compañeros de cría, llegando a formar asociaciones temporales parecidas a parejas (Wanker et al., 1998). Cuando se forma un lazo de pareja exclusivo con un individuo no emparentado las relaciones con los compañeros

de cría pueden disminuirse, pero pueden reactivarse en el momento en que este lazo se rompa por algún motivo (Wanker et al., 1998). Los volantones que no han convivido con hermanos tienen problemas para establecer un lazo de pareja exclusivo y estable, condición previa a la ocupación de una cavidad de cría según Garnetzke-Stollmann y Franck (1988) sin embargo, parece que los hijos únicos compensan dicha carencia al establecer vínculos sociales con otros individuos (Wanker, 1999).

Se conoce que la calidad de sitio de anidamiento puede estar afectada por el microclima, disponibilidad de alimento, altura sobre el suelo y depredadores (Nilsson, 1986; Martin y Roper, 1992; Marsden y Jones, 1997; Brightsmith, 2005; Rodríguez-Castillo y Eberhard, 2006; Sánchez-Martínez y Renton, 2009). En el caso de *F. conspicillatus* se presume que la altura y la cercanía a árboles pueden ser aspectos que influyen la calidad de su sitio de anidamiento. En condiciones naturales las cavidades suelen estar en árboles de altura considerable y próximos a otros árboles (observación personal); sin embargo, se encuentran constantemente nidos bajos en cercos de guadua de fácil acceso a depredadores. Además, según Wanker (1990) la cercanía de árboles al nido es importante ya que los adultos los utilizan como sitios de parada al alejarse o aproximarse al mismo, lo cual supuestamente permite tener una visión clara del nido y facilita el primer vuelo de los volantones hasta un lugar seguro. Igualmente puede ser importante por la cercanía a las “guarderías” en las cuales se reúnen las crías e inician su socialización (Wanker et al., 1996).

Aunque se han realizado trabajos para examinar la influencia de las características del sitio de anidamiento en el éxito reproductivo en algunas especies (Stauffer y Best, 1982; Peterson y Gauthier, 1985; Belles-Isles y Picman, 1986; Nilsson, 1986; Finch, 1989), falta investigación acerca de la selección de sitios para anidamiento y éxito reproductivo en *F. conspicillatus* en Colombia.

La fácil aceptación de cavidades artificiales para anidamiento por *F. conspicillatus* ha facilitado la realización de estudios de campo sobre termorregulación de las crías (Kattán y Gómez, 1992), socialización de juveniles (Wanker et al., 1996), historia natural (Gómez, 1991) y aspectos sobre su ecología (Wanker, 1990). Los objetivos del estudio fueron: 1) verificar si *F. conspicillatus*, en condiciones naturales presenta preferencia al escoger sitios particulares de anidamiento, según las variables altura sobre el suelo y distancia al árbol más próximo; 2) Conocer si la posición jerárquica de las parejas influye en la elección de los sitios preferidos de anidamiento; 3) Constatar si la ubicación de los sitios preferidos de anidamiento propicia las condiciones necesarias para obtener mayor éxito reproductivo que en los demás; y 4) determinar si los beneficios de una alta posición en la jerarquía se traducen en un mayor éxito reproductivo debido a la selección de los sitios preferidos por la población.

Métodos

Áreas de estudio

El trabajo se desarrolló entre agosto de 1993 y marzo de 1995 en el campus universitario de la Universidad del Valle (Univalle), Cali y en la Reserva Natural Pozo Verde (RNPV), Jamundí, Valle del Cauca.

Universidad del Valle.

El campus de la universidad está situado en el municipio de Cali, departamento del Valle del Cauca (3° 22' N, 76° 32' W, 970 m). El promedio anual de las temperaturas mensuales fue de 24,6°C y la humedad relativa promedio fue del 73%. La precipitación anual promedio fue 1880 mm, distribuidos en dos períodos de lluvia con máximos en marzo-mayo y octubre-noviembre. De acuerdo con sus características climáticas, corresponde a la Zona Natural de Vida *Bosque seco Tropical* (bs-T), según el sistema de clasificación de Holdridge (Espinal, 1967). El campus tiene un área de aproximadamente 100 ha, de las cuales actualmente 8,5 ha están ocupadas por edificaciones, 44 ha por árboles, 45,5 ha por prados y pastizales y 1 ha por dos lagos.

Reserva natural Pozo Verde.

Situada en el municipio de Jamundí, departamento del Valle del Cauca (3° 15' N, 77° 32' W, 998 m). La precipitación promedio anual fue de 1777 mm, con dos períodos de lluvias con sus máximos en abril y noviembre y una época seca con un mínimo en junio. El promedio anual de las temperaturas mensuales fue de 23,7°C sin presencia de diferencias acusadas entre sus meses (Estación Meteorológica La independencia, CVC). De acuerdo con sus características climáticas, esta región corresponde a la zona natural de vida *Bosque húmedo Tropical* (bh-T), según el sistema de clasificación de Holdridge (Espinal, 1967).

Métodos de campo

Se capturaron y marcaron un total de 77 individuos, 38 de los cuales correspondieron a individuos adultos y 39 a los polluelos de los nidos obtenidos. Para la captura de los adultos se instalaron 31 cajas nido en árboles a una altura entre 1-2 m sobre el suelo, en la RNPV. Nueve adultos fueron capturados en la vecindad inmediata de dichos nidos y 29 con redes colocadas entre los árboles. A cada individuo capturado se le marcó en el plumaje y se le colocaron anillos de celuloide, para su reconocimiento individual (Fig. 1a).

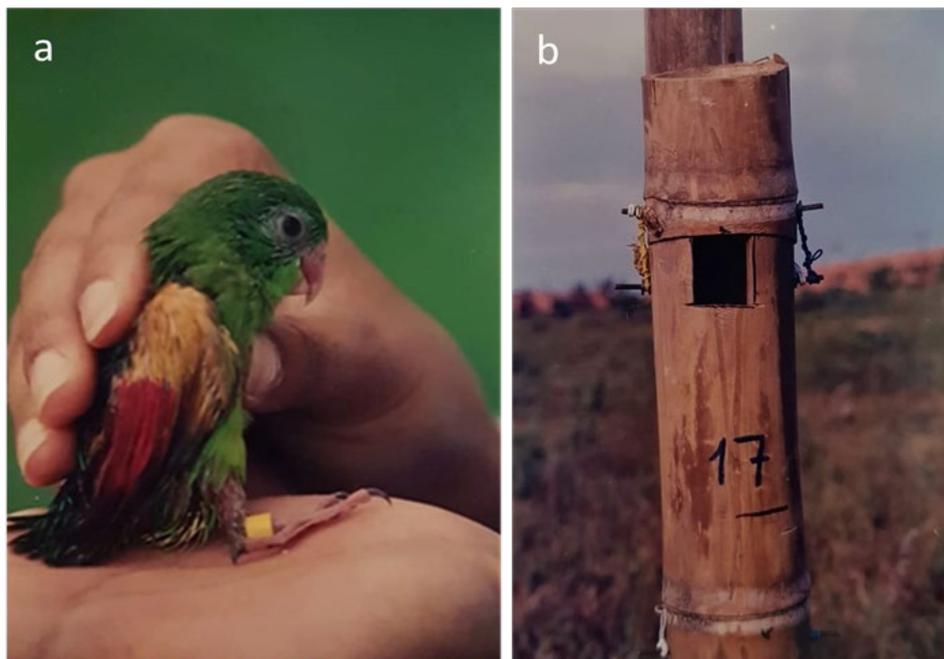


Figura 1. Individuo juvenil de *Forpus conspicillatus* con marcaje en plumaje y tibiotarso para reconocimiento individual (a). Caja nidadera de guadua: profundidad 20 cm, diámetro 9 cm y entrada 4x5 cm (b). Cali, Colombia. Fuente: fotografías propias.

Elección de cavidades.

Se instalaron 138 cajas nido de guadua (Fig. 1b) (90 en Univalle y 48 en RNPV) distribuidas en números iguales a distancias de 0 m, 15 m y 50 m de los árboles más próximos. A cada una de estas distancias se dispusieron dos cajas, a 1 m y 4 m de altura respectivamente. Para las distancias 15 m y 50 m, las cajas se instalaron en postes de guadua y para la distancia de 0 m, las cajas se instalaron directamente en los árboles.

Todas las cajas fueron observadas a través de las diferentes horas del día para determinar el número y duración de cada una de las inspecciones realizadas por *F. conspicillatus*. También fueron revisadas semanalmente para determinar la proporción de cajas elegidas y no elegidas en las diferentes ubicaciones. Una caja se consideró como elegida, con la postura del primer huevo. Se determinó la fecha de postura, el número de huevos y la identidad de la pareja ocupante de cada uno de los nidos.

Dominancia y éxito reproductivo.

La posición jerárquica fue calculada mediante la sustracción del número de derrotas al número de victorias de cada pareja. La posición más alta en la jerarquía fue la numerada como 1, la siguiente en dominancia fue la número 2 y así, hasta alcanzar la décima posición. Se registraron interacciones agresivas solo durante el proceso de inspección de las cavidades nidaderas, ya que cuando ocurre la elección de la cavidad, las parejas propietarias en la vecindad de sus nidos se convierten en dominantes sobre las otras (Rogers y McCulloch, 1981; Skeate, 1984; Wanker, 1990; Garnetzke-Stollmann y Franck, 1991; Gómez, 1991). Se determinó el número total de huevos, mortalidad, causas y el éxito reproductivo, medido este último como el número absoluto de polluelos que alcanzaron la edad del éxodo.

Análisis estadísticos.

Se generaron modelos estadísticos, según el caso, con y sin interacción de los factores fijos; se evaluó la equidispersión y se seleccionó el mejor modelo mediante los criterios de verosimilitud penalizada (criterio de información de Akaike-AIC y criterio de información Bayesiana-BIC) y la prueba de razón de verosimilitudes. También se efectuó la prueba post-anova de Fisher para los factores, con corrección de Bonferroni (Agresti, 2015).

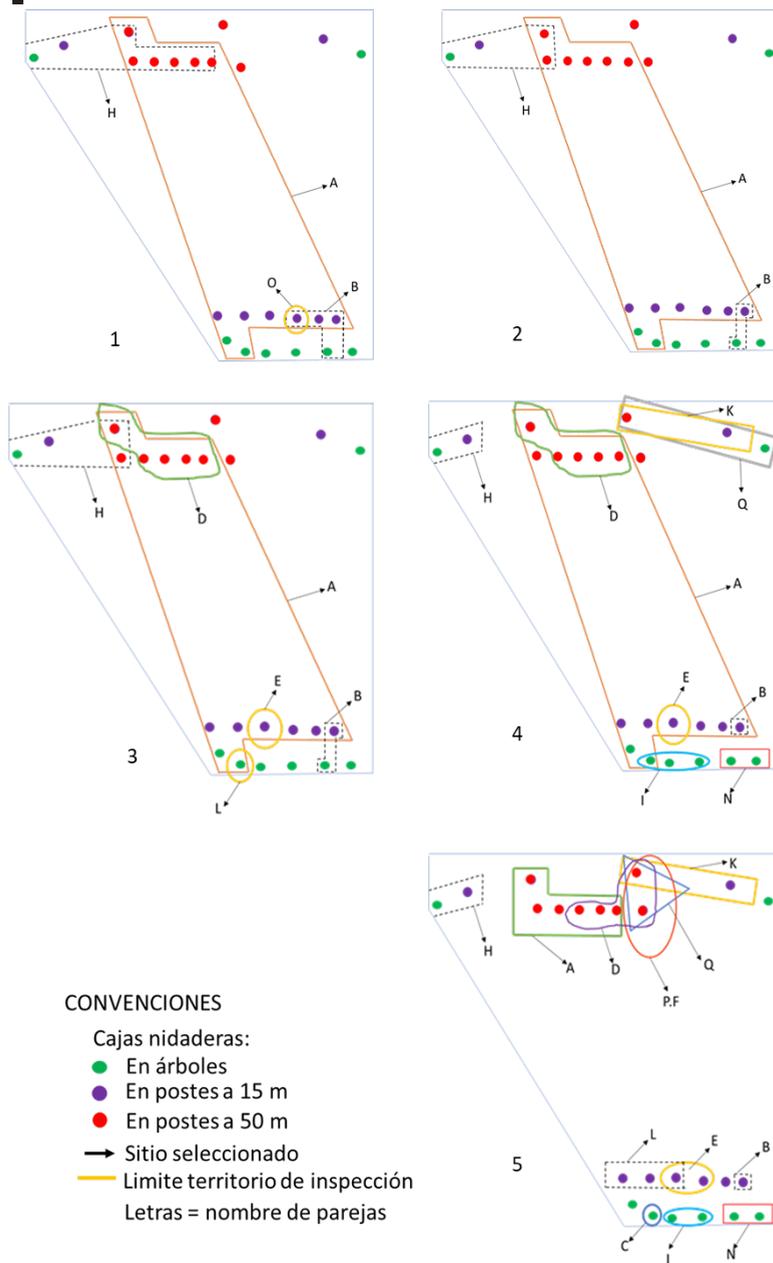
Se analizó si existía preferencia de elección de cavidades nidaderas (variable de respuesta) según la altura sobre el suelo y la distancia al árbol más cercano (factores fijos) con un Modelo Lineal Generalizado (MLG) con distribución de errores Binomial (objetivo 1). Se examinó si las cajas más inspeccionadas fueron aquellas elegidas por las parejas para su reproducción por medio de la prueba de Mann-Whitney. Para evaluar si la posición jerárquica de las parejas (factor fijo) influyó en la elección de los sitios preferidos de anidamiento (variable de respuesta), se empleó un Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución de errores Binomial. Se incluyó la identidad de la pareja como efecto aleatorio debido a que cada una de ellas se evaluó en varias temporadas reproductivas. También se constató la relación entre la posición jerárquica ocupada por las parejas y la prioridad de acceso de cavidad de anidamiento por medio del índice de correlación de Spearman (objetivo 2). Se evaluó si el potencial reproductivo, medido como el número de huevos puestos, varió con la posición jerárquica por medio de un MLG con distribución de errores Poisson (objetivo 3). Por último, para determinar si el éxito reproductivo medido como número de polluelos que alcanzaron el éxodo (variable de respuesta) varió con la ubicación del sitio de anidamiento según la altura y distancia (factores fijos 1 y 2), y con la posición jerárquica (factor fijo 3) se empleó un MLGM con distribución de errores Poisson (objetivo 3 y 4).

Resultados

Selección de Cavidades

Inspección de cavidades nidaderas.

Se registró un total de 815 inspecciones por *F. conspicillatus* con una duración promedio de 11,73 min (DS = 20,36 minutos; máx. = 233,22 mín.; mín. = 0,02 min). El número de inspecciones promedio que las parejas realizaron a la caja nidadera seleccionada antes de iniciar su postura fue de 6,33 inspecciones (máx. = 15, mín. = 1, n = 12). Las cajas nido que más inspecciones recibieron durante el período previo al pico reproductivo fueron las que efectivamente eligieron las parejas al iniciar el momento de la postura (U = -5,6419, P = 0,0001, Prueba U de Mann-Whitney). Durante el período de selección de cavidades se advirtió la presencia de áreas específicas de inspección que fueron defendidas por ambos miembros de la pareja hasta elegir su sitio de anidamiento. En el momento en que las cajas nido se instalaron, las parejas empezaron la exploración y la pareja de más alta posición en la jerarquía (A), defendió durante dos meses consecutivos 28 cajas nido de 48 que estaban disponibles. A medida que se acercó el momento de la postura, ésta redujo su territorio de inspección de 24 a seis cajas y el número de parejas presente en la zona aumentó gradualmente pudiendo establecer sus áreas de inspección y anidación (Fig. 2).



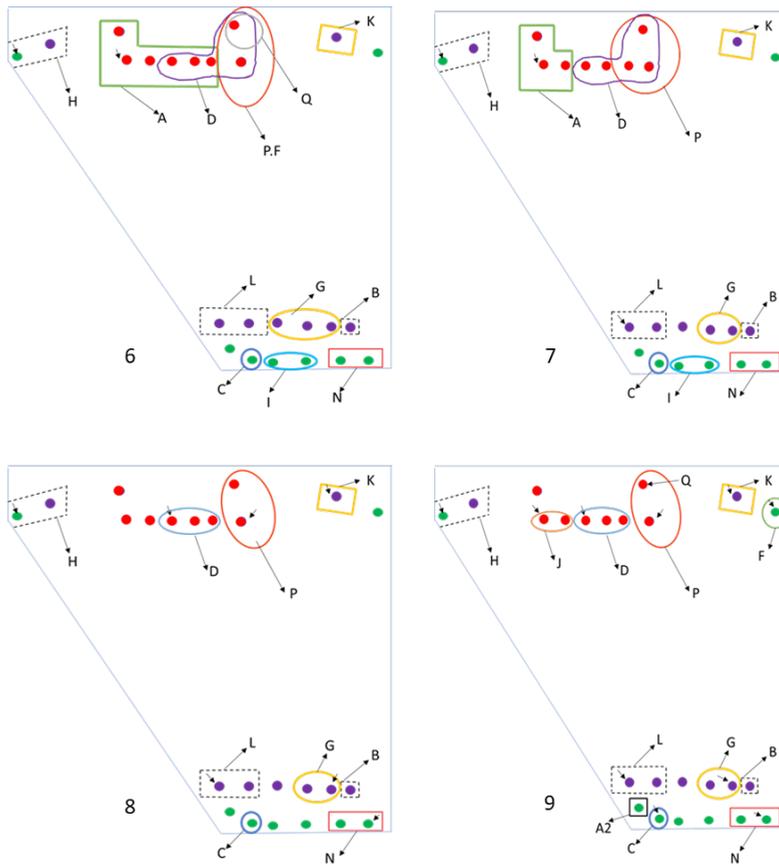


Figura 2. Territorios de inspección de las parejas de *Forpus conspicillatus* al momento de acercarse la temporada reproductiva.

Nota: Números representan, 1) Condición de los territorios durante el primer mes después de la instalación de las cajas nido; 2, 3 y 4 etapas del segundo mes de permanencia de las cajas; 5, 6, 7 y 8 tercer mes (cada una con duración de una semana); 9 etapa de los 15 días siguientes, donde las parejas seleccionaron la caja para reproducirse. Note cambio del tamaño del territorio de inspección de la pareja A (dominante).

Fuente: elaboración propia.

Sitios de anidamiento.

La prueba de razón de verosimilitud entre los dos MLG explorados indica que no hubo diferencia entre ellos (Devianza = -3,644, gl = 2, p = 0,1617) y el criterio de AIC sugiere el modelo sin interacción como el de mejor ajuste (151,94 vs. 152,29 modelo sin vs modelo con interacción; respectivamente) (Tabla 1A). Las parejas de *F. conspicillatus* prefirieron cajas para anidamiento ubicadas a 4 m vs. 1 m de altura sobre el suelo (MLG: Altura $X^2 = 6,925$, gl = 1, p = 0,008) y la variable distancia al árbol más cercano parece no influir en dicha escogencia (MLG: Distancia $X^2 = 1,009$, gl = 2, p = 0,603).

Tabla 1. Resultados Modelo Lineal Generalizado para A) preferencia de elección de cavidades y B) potencial reproductivo como número de huevos puestos por las parejas de *Forpus conspicillatus*. Cali, Colombia.

A. Variable de respuesta = Selección de cavidad				
Variable	Estimado	ES	z	p
Distancia 15m	-0,507	0,508	0,998	0,318
Distancia 50m	-0,238	0,489	-0,487	0,625
Altura 4m	1,089	0,429	2,543	0,010*

Nota: Distribución de errores Binomial, gl = 137

B. Variable de respuesta = número de huevos				
Variable	Estimado	ES	z	p
Posición jerárquica subordinados	-0,507	0,207	-2,773	0,002*

Nota: Distribución de errores Poisson, gl = 15

Fuente: elaboración propia

Dominancia

Durante la fase de inspección se registraron 82 encuentros agresivos entre parejas marcadas. Dichas interacciones fueron tipificadas por Garnetzke-Stollmann y Franck (1991). Los tipos de encuentros agresivos fueron: Vuelo de suplante con apoyo (72,62 %), Pelea entre parejas (13,10 %), Amenaza (7,14 %) y Picotear (7,14 %).

Prioridad de elección y sitios preferidos de anidamiento.

Aunque la pareja dominante (A) tuvo el mayor territorio de inspección y fue de las primeras en eleccionar su cavidad de anidamiento, no hubo correlación significativa entre posición jerárquica de las parejas y prioridad de elección de cavidad (Spearman, 1er pico reprod. $Z = -0,053$, p = 0,957; 2do pico reprod. $Z = 1,101$, p = 0,270). Se encontró que posición jerárquica sí afecta la escogencia de los sitios de anidación, es decir, las parejas dominantes eligen sitios de anidamiento clasificados como preferidos en una proporción significativamente mayor que aquellas parejas subordinadas (MLGM Estimado = -1,7918, ES = 0,9129, $Z = -1,963$, p = 0,0497) (Fig. 3).

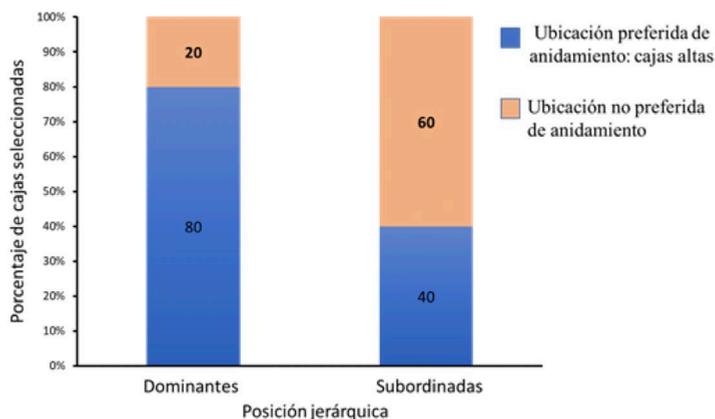


Figura 3. Proporción de sitios clasificados como preferidos y no preferidos para anidación elegidos por las parejas dominantes y subordinadas de *Forpus conspicillatus* en Cali, Colombia. Fuente: elaboración propia.

Potencial reproductivo, éxito reproductivo y posición Jerárquica.

En 33 nidos observados, fueron puestos 111 huevos (media = 3,36 huevos/nido, D.S = 1,29), de los cuales eclosionaron 51 (45.95 %). Llegaron a la edad del éxodo 39 polluelos y todos sobrevivieron por lo menos hasta su independencia, esto es, cinco semanas después. El GLM con distribución Poisson evidencia que el potencial reproductivo varió con la posición jerárquica (Tabla 1B), es decir que las parejas dominantes produjeron mayor número de huevos que aquellas subordinadas ($X^2 = 7,631$, $gl = 1$, $p = 0,0057$). En la evaluación de los efectos de la posición jerárquica y la ubicación del nido, en relación con el éxito reproductivo, la prueba de verosimilitud entre los dos MLGM explorados, indicó que no hay diferencia entre ellos ($X^2 = 8,206$, $gl = 5$, $p = 0,145$) y los criterios de verosimilitud sugieren que el modelo sin interacción (Tabla 2) es el de mejor ajuste (AIC = 95,012 vs 96,806 y BIC = 102,56 vs 110,64, modelo sin y con interacción; respectivamente). Esto significa que, el número de polluelos que logran criar las parejas hasta la edad del éxodo, no se ve afectado por la posición jerárquica. La altura (1 vs 4 m) y la distancia al árbol más cercano no afectaron el éxito reproductivo de las parejas, número de polluelos que llegaron a la edad del éxodo (Altura: $X^2 = 3,132$, $gl = 1$, $p = 0.076$; Distancia al árbol más cercano: $X^2 = 0,808$, $gl = 2$, $p = 0.667$).

Tabla 2. Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto para éxito reproductivo, número de polluelos producidos por *Forpus conspicillatus*. Cali, Colombia.

Variable	Estimado	ES	z	p
Posición jerárquica subordinados	-0,337	0,519	0,661	0,508
Altura 4m	-0,738	0,417	-1,770	0,076
Distancia 15m	-0,362	0,567	-0,639	0,523
Distancia 50m	-0,433	0,543	-0,798	0,424

Nota: Distribución de errores Poisson; Gl = 25

Fuente: elaboración propia

Depredación.

La depredación afectó a 45.45 % del total de nidos observados, incluyendo 10 (30.30 %) depredados por *Troglodytes aëdon*. Los ataques atribuidos a *T. aëdon*, con pérdida total o parcial de la nidada se caracterizan por la perforación de huevos que dejan en el nido o fuera de éste. Además de producir heridas a los polluelos en el cuerpo hasta ocasionar su muerte (Gómez, 1991). No se presentó depredación diferencial según la ubicación de los nidos (Distancia: $X^2 = 0,341$, gl = 2, p = 0,842; Altura: $X^2 = 0,667$, gl = 1, p = 0,413).

Discusión

Selección de cavidades

Debido a la presión de depredación, la adecuada elección de sitios de anidamiento es fundamental para el éxito reproductivo. Algunas veces, por la escasez de sitios óptimos se presenta competencia intra e interespecífica que origina el uso de sitios menos apropiados, en los cuales se obtiene menor productividad anual. Así, por ejemplo, sitios de anidamiento con poca altura sobre el suelo y denso follaje en su entorno entre otros, tienen alta probabilidad de sufrir depredación (Belles-Isles y Picman, 1986b; Nilsson, 1986; Brawn, 1988; Brawn y Balda, 1988; Martin y Roper, 1988; Li y Martin, 1991; Albano, 1992; Martin et al., 1992).

F. conspicillatus dedica tiempo considerable al proceso de inspección y elección de sitios de anidamiento, al igual que *Rhynchopsitta pachyrhyncha* (Lanning y Shiefflett, 1983), *Amazona vittata* y *Cacatúa roseicapilla* (Snyder et al., 1987), y *Forpus passerinus* (Waltman y Beissinger, 1992). Las parejas de *F. conspicillatus* pueden llegar a dedicar hasta 1289,48 min al proceso de selección, e invierten energía considerable en los encuentros agresivos que se suscitan entre las parejas que están por asegurar su sitio de anidamiento. En *F. conspicillatus* existe una marcada preferencia por cavidades de

anidamiento “altas”, así como en *Brotogeris jugularis* (Power, 1966), *Rhynchopsitta pachyrhyncha* (Lanning y Shifflett, 1983) y *Deroptyus accipitrinus* (Strahl et al., 1991).

El área rural de estudio (RNPV), aunque tuvo menor número de cajas disponibles que en Univalle, presentó un mayor número de cajas nido elegidas (33 nidos en 48 cajas). La gran proporción de cavidades artificiales elegidas para reproducción podría sugerir baja disponibilidad relativa de árboles caducos con cavidades y cercos de guadua con sitios potenciales para anidamiento.

Dominancia

Prioridad de elección y sitio de anidamiento.

El resultado de la competencia en *F. conspicillatus* por la inspección de los sitios de anidamiento se vio influenciada en algunos casos por la posición jerárquica de las parejas. La pareja dominante tuvo un territorio de inspección más grande que cualquier otra pareja en la jerarquía. Aparentemente sólo en la medida en que esta pareja redujo su área de inspección, otras parejas tuvieron acceso a las cajas correspondientes. Sin embargo, la correlación entre la posición jerárquica y su prioridad de selección no fue evidente. La condición física y social de la pareja puede influir en la prioridad de elección de cavidad. Aquellas que aún conserven vínculos estrechos con sus crías más recientes al inicio de la nueva temporada reproductiva no podrán anidar tempranamente, independientemente de su posición jerárquica, como ocurrió con una de las parejas (pareja C). Por el contrario, un fracaso repetido en el pico reproductivo anterior, podrá traer consigo una iniciación temprana del nuevo ciclo y, por ende, una elección temprana del sitio de anidamiento (ejemplo, pareja H).

Potencial reproductivo productividad anual.

Los dominantes en las jerarquías tienen ventajas sobre los otros miembros del grupo con respecto a la cantidad y calidad de alimento obtenido, posición más protegida dentro del grupo (Davies et al., 2012; Alonso et al., 1997; Hahn y Bauer, 2008) y, como resultado, mayor éxito reproductivo (Alcock, 1989). En *F. conspicillatus* las parejas con una posición jerárquica alta exhibieron un mayor potencial reproductivo medido por el número de huevos puestos. Sin embargo, aquellas parejas no presentaron mayor productividad anual en términos del número absoluto de polluelos que alcanzaron la edad del éxodo, que las de posición más baja. La dominancia de la pareja probablemente puede influir en el acceso preferencial a las fuentes de alimento que contribuyen a un mejor estado nutricional reflejado en el potencial reproductivo de la pareja. Sin embargo, la productividad anual puede ser afectada por factores como inundación de las cajas y depredación.

Éxito reproductivo

La producción anual de las especies anidadoras en cavidades está asociada según Martin et al. (1992) a los atributos del sitio de anidamiento. En este estudio no hubo diferencia significativa en la productividad anual de las parejas, atribuibles a las variables altura y distancia al árbol más cercano. La frecuencia con que se manifestó la depredación en las diferentes situaciones de anidamiento probablemente influyó en la falta de correlación entre sitio de anidamiento y productividad anual.

La depredación en los nidos varía en frecuencia dependiendo de algunas características del sitio de anidamiento (Nilsson, 1984; Dobkin et al., 1995; Joy, 2000); por ejemplo, la depredación es menor en cavidades artificiales que en cavidades naturales (Nilsson, 1986; Moller, 1989; Beissinger y Waltman, 1991). Además, si la cavidad se encuentra cubierta por follaje, éste puede permitir que un depredador se acerque sin ser detectado (Best y Stauffer, 1980; Belles-Isles y Picman, 1986a; Finch, 1989; Martin y Roper, 1992; Lindsey, 1992). Estudios realizados por Best y Stauffer (1980), Rendell y Robertson (1989), Li y Martin (1991) y Albano (1992), muestran que la altura está inversamente correlacionada con la intensidad de la depredación, ya que los pequeños mamíferos y serpientes trepadoras son capaces de alcanzar más fácilmente nidos bajos y dar menos tiempo para ser detectados y atacados hasta su desalojo por los dueños. En esta investigación el fracaso de los nidos por depredación, incluido el ataque por *T. aëdon*, no mostró ninguna relación con la situación de los nidos, probablemente porque las variables altura y distancia no fueron limitantes para el acceso a los nidos por parte de los depredadores, en especial para *T. aëdon*, el mayor responsable del fracaso de nidos de *F. conspicillatus*. Se sabe que *T. aëdon* destruye nidos tanto de co-específicos (Belles-Isles y Picman, 1986b; Freed, 1986; Pribil y Picman, 1991) como de otras especies incluyendo a *F. conspicillatus* (Gómez, 1991). Lo anterior indica que *T. aëdon* puede interferir a otras especies tanto en la selección de sus sitios de anidamiento, como en su éxito reproductivo (Rendell y Robertson, 1989) y se sugiere la existencia de relaciones competitivas alrededor de cavidades.

Agradecimientos

Agradezco a Humberto Álvarez López Ph.D. por su gran orientación para esta investigación. Al programa de becas WCI/SZNY-GEA Fundación FES y al Departamento de Biología de la Universidad del Valle por su apoyo económico y logístico al proyecto. A Dierk Franck Ph.D. y Ralf Wanker, Ph.D. de la Universidad de Hamburgo, Alemania por el gran apoyo. A Alfonso Madriñán propietario de la Reserva Natural Pozo Verde, donde se llevó a cabo el trabajo de campo. A Wilmar Torres M.Sc. por su invaluable orientación estadística y a Mónica Acosta por su apoyo en campo.

Referencias

- Agresti, A. (2015). *Foundations of Linear and Generalized Linear Models*. New York: Wiley.
- Albano, D. J. (1992). Nesting mortality of Carolina Chickadees breeding in natural cavities. *Condor* 94, 371-382. <https://doi.org/10.2307/1369210>
- Alcock, J. (1989). *Animal Behaviour*. (4 ed.). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Alonso, J. C., Bautista, L. M. y Alonso, J. A. (1997). Dominance and the dynamics of phenotype limited distribution in common cranes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40, 401-408. <https://doi.org/10.1007/s002650050356>
- Beissinger, S. R. y Waltman, J. R. (1991). Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a Neotropical Parrot. *Auk*, 108, 863-871. <https://doi.org/10.1093/auk/108.4.863>
- Belles-Isles, J. C. y Picman, J. (1986a). Nesting losses and nest site preferences in House Wrens. *Condor*, 88, 483-486. <https://doi.org/10.2307/1368275>
- Belles-Isles, J. C. y Picman, J. (1986b). House Wren nest-destroying behavior. *Condor*, 88, 190-193. <https://doi.org/10.2307/1368914>
- Best, L. B. y Stauffer, D. F. (1980). Factors affecting success in riparian bird communities. *Condor*, 82, 149-158. <https://doi.org/10.2307/1367468>
- Brawn, J. D. (1988). Selectivity and ecological consequences of cavity nesters using natural vs. artificial nest sites. *Auk*, 105, 789-791. <https://www.jstor.org/stable/4087398>
- Brawn, J. D. y Balda, R. P. (1988). Population biology of cavity nesters in Northern Arizona: do nest sites limit breeding densities? *Condor*, 90, 61-71. <https://doi.org/10.2307/1368434>
- Brightsmith, D. J. (2005). Parrot nesting in southwestern Peru: seasonal patterns and keystone trees. *Wilson Bulletin*, 117, 296-305. <https://doi.org/10.1676/03-087A.1>
- Davies, N. B., Krebs, J. R. y West, S. A. (2012). *An Introduction to Behavioural Ecology*. (4 ed). Oxford: Wiley Blackwell.
- Dobkin, D. S., Rich, A. C., Pretare, J. A. y Pyle, W. H. (1995). Nest site relationships among birds of riparian and snowpocket aspen woodlands in the northwestern Great Basin. *Condor*, 97, 694-707. <https://doi.org/10.2307/1369178>
- Espinal, L. S. (1967). *Apuntes sobre Ecología Colombiana*. Cali: Universidad del Valle.
- Finch, D. M. (1989). Relationships of surrounding riparian habitat to nest-box use and reproductive outcome in House wrens. *Condor*, 91, 848-859. <https://doi.org/10.2307/1368069>
- Freed, L. A. (1986). Usurpatory and opportunistic bigamy in tropical House Wrens. *Animal Behaviour*, 34, 1894-1896. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80277-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80277-9)
- Garnetke-Stollmann, K. y Franck, D. (1988). Long-lasting sibling relationships as a mean to acquire reproductive ability in the Spectacled Parrotlet (*Forpus conspicillatus*), en R. van den Elzen, K-L. Schuchmann y K. Schmidt-Koenig (eds). *Current topics in avian biology* (pp. 293-298). Stuttgart: Deutsche ornithologen-Gesellschaft.
- Garnetke-Stollmann, K. y Franck, D. (1991). Socialisation tactics of the spectacled parrotlet (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour*, 119, 1-29. <https://doi.org/10.1163/156853991X00346>
- Gill, F. B. (2007). *Ornithology*. New York: W. H. Freeman and Co.
- Gómez, N. (1991). *Historia Natural de Forpus conspicillatus (Aves: Psittacidae) en el Valle del Cauca* (Tesis de pregrado). Universidad del Valle, Cali. Colombia.
- Hahn, S. y Bauer, S. (2008). Dominance in feeding territories relates to foraging success and offspring grown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1149-1157. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0543-7>
- Hardy, J. W. (1965). Flock social behavior of the Orange-fronted Parakeet. *Condor*, 67, 140-156. <https://www.jstor.org/stable/1365258>
- Joy, J. B. (2000). Characteristics of nest cavities and nest trees of the Red-breasted Sapsucker in coastal montane forests. *Journal of Field Ornithology*, 71, 525-530. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-71.3.525>
- Kattán, G. H. y Gómez, N. (1992). Body temperature of Spectacled Parrotlet nestlings in relation to body mass and brood size. *Condor*, 94, 280-282. <https://www.jstor.org/stable/1368818>
- Krause, J. y Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford: Oxford University Press.
- Lanning, D. V. y Shifflett, J. T. (1983). Nesting ecology of Thick-billed Parrots. *Condor*, 85, 66-73. <https://doi.org/10.2307/1367891>
- Levinson, S. T. (1980). The social behavior of the White-fronted Amazon (*Amazona albifrons*). Conservation of New World Parrots. En R. F. Pasquier (ed.). *Proceedings of the JCBP Parrot Working Group Meeting* (pp. 403-417). Washington: Smithsonian Institution Press.
- Li, P. y Martin, T. E. (1991). Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk*, 108, 405-418. <https://doi.org/10.1093/auk/108.2.405>
- Lindsey, G. D. (1992). Nest guarding from observation blinds: strategy for improving Puerto Rican Parrot nest success. *Journal Field Ornithology*, 63, 466-472. <https://www.jstor.org/stable/4513745>
- Marsden, S. J. y Jones, M. J. (1997). The nesting requirements of the parrots and hornbill of suma, Indonesia. *Biological Conservation*, 82, 279-287. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00038-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00038-4)
- Martin, T. E. y Roper, J. L. (1988). Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor*, 90, 51-57. <https://doi.org/10.2307/1368432>
- Martin, T. E. y Roper, J. L. (1992). Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. *Current Ornithology*, 9, 163-197. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9921-7_5
- Martin, T. E., Roper, J. L. y Li, P. (1992). Life history traits of open vs. cavity-nesting birds. *Ecology*, 73, 579-592. <https://doi.org/10.2307/1940764>
- Moller, A. P. (1989). Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? *Oikos*, 56, 421-423. <https://www.jstor.org/stable/3565628>
- Nilsson, S. G. (1984). The evolution of nest site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica*, 15, 165-175. <https://www.jstor.org/stable/3675958>

- Nilsson, S. G. (1986). Evolution of hole-nesting in birds: on balancing selection pressures. *Auk*, 103, 432-435. <https://www.jstor.org/stable/4087101>
- Peterson, B. y Gauthier, G. (1985). Nest site use by cavity-nesting birds of the Caribou Parkland, British Columbia. *Wilson Bulletin*, 97, 319-331. <https://www.jstor.org/stable/4162105>
- Poisbleau, M., Guillenain, M., Demongin, L. y Carslake, D. (2009). Within-brood social status and consequences for Winter hierarchies amongst mallard *Anas platyrhynchos* ducklings. *Journal of Ornithology*, 150, 195-204. DOI 10.1007/s10336-008-0334-6
- Power, D. M. (1966). Agonistic behavior and vocalizations of Orange-chinned Parakeets in captivity. *Condor*, 68, 562-581. <https://www.jstor.org/stable/1366264>
- Pribil, S. y Picman, J. (1991). Why House Wrens destroy clutches of other birds: a support for the nest site competition hypothesis. *Condor*, 93, 184-185. <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/condor/.../p0184-p0185.pdf>
- Pulliam, H. R. y Caraco, T. (1984). Living in groups: Is there an optimal group size? En J. R. Krebs y N. B. Davies (eds.). *Behavioral ecology*. (2 ed.) (pp. 122-147). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Rendell, W. B. y Robertson, R. J. (1989). Nest-site characteristics, reproductive success and cavity availability for Tree Swallows breeding in natural cavities. *Condor*, 91, 875-885. <https://www.jstor.org/stable/1368072>
- Renton, K. (2004). Agonistic interactions of nesting and nonbreeding macaws. *Condor*, 106, 354-362. <https://doi.org/10.1093/condor/106.2.354>
- Rodríguez-Castillo, A. M. y Eberhard, J. R. (2006). Reproductive behavior of the productive behavior of the Yellow-crowned Parrot (*Amazona ochrocephala*) in western Panama. *Wilson Journal of Ornithology*, 118, 225-236. <https://doi.org/10.1676/05-003.1>
- Rogers, L. J. y McCulloch, H. (1981). Pair-bonding in the Galah *Catantia roseicapilla*. *Bird Behaviour*, 3, 80-92. <https://doi.org/10.1016/j.1474-919X.2009.00911.x>
- Sánchez-Martínez, T. C. y Renton, K. (2009). Availability and selection of arboreal termitaria as nest-sites by Orange-fronted Parakeets *Aratinga canicularis* in conserved and modified landscapes in Mexico. *Ibis*, 151 (2), 311-320. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00911.x>
- Skeate, S. T. (1984). Courtship and reproductive behaviour of captive White-fronted Amazon Parrots *Amazona albifrons*. *Bird Behaviour*, 5, 103-109.
- Snyder, N. F. R., Wiley, J. W. y Kepler, C. B. (1987). *The Parrots of Luquillo: Natural History and Conservation of the Puerto Rican Parrot*. Los Angeles: Western Foundation of Vertebrate Zoology.
- Stauffer, D. E. y Best, L. B. (1982). Nest site selection by cavity-nesting of riparian habitats in Iowa. *Wilson Bulletin*, 94, 329-337. <http://www.jstor.com/stable/4161643>
- Strahl, S. D., Desenne, P. A., Jimenez, J. L. y Goldstein, I. R. (1991). Behavior and biology of the Hawk-Headed Parrot, *Deroptyus accipitrinus*, in Southern Venezuela. *Condor*, 93, 177-180. <https://www.jstor.org/stable/1368622>
- Waltman, J. R. y Beissinger, S. T. (1992). Breeding behavior of the Green-Rumped Parrotlet. *Wilson Bulletin*, 104, 65-84. <https://www.jstor.org/stable/4163117>
- Wanker, R. (1990). *Beiträge zur Ökologie und Sperlingspapageis (Forpus conspicillatus) Diplomarbeit* (Tesis de grado). Universität Hamburg.
- Wanker, R. (1999). Socialization in Spectacled Parrotlets (*Forpus conspicillatus*): how juveniles compensate for the lack of siblings. *Acta Ethologica*, 2, 23-28. <https://doi.org/10.1007/PL00012228>
- Wanker, R. y Fischer, J. (2001). Intra-and interindividual variation in the contact calls of Spectacled Parrotlets (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour*, 138, 709-726. <https://doi.org/10.1163/156853901752233361>
- Wanker, R., Apcin, J., Jennerjahn, B. y Waibel, B. (1998). Discrimination of different social companions in Spectacled Parrotlets (*Forpus conspicillatus*): evidence for individual vocal recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 43, 197-202. <https://www.jstor.org/stable/4601505>
- Wanker, R., Cruz Bernate, L. y Franck, D. (1996). Socialization of Spectacled Parrotlets (*Forpus conspicillatus*): The role of parents, creches and sibling groups in nature. *Journal für Ornithologie*, 137, 447-461. <https://doi.org/10.1007/BF01661101>