



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

**Biología Reproductiva y Dispersión de Juveniles
de Trogón Citrino (*Trogon citreolus*) en el Bosque
Tropical Caducifolio de Jalisco**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

Talía Raquel Valdivia Hoeflich

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Jorge Humberto Vega Rivera

MÉXICO, D.F.

Febrero, 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al CONACyT por el apoyo que se me brindó a través de la beca-crédito (No. de registro 172980). Igualmente, agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por el otorgamiento de la beca DGEP y el apoyo financiero dado a través del Comité Académico del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas. Quiero agradecer también al personal de la Estación de Biología Chamela de la UNAM por el apoyo logístico brindado. Gracias a todos estos apoyos fue posible la realización de este trabajo.

Mi mas especial agradecimiento es para mi director de tesis Dr. Jorge Humberto Vega Rivera por brindarme la oportunidad de realizar la maestría con él, por compartir sus conocimientos, por estar siempre disponible, por su paciencia y por ese carácter tan agradable que tiene.

A los miembros del comité tutorial y del jurado: Dra. Katherine Renton, Dra. Blanca Hernández Baños, Dra. Maricela Villagrán Santacruz y Dr. Enrique Martínez Meyer por sus valiosos comentarios que enriquecieron este escrito.

A mis amigos de Chamela Fernando Alvarado, Hugo Tovar, Gilberto García, Marek Guevara, Leticia Escalante, Verónica Hernández, Eduardo Domínguez, Enrique Pascual, Harald Alcaraz, Manuel Becerril y Manuel Espino por su ayuda invaluable en el campo y por todos los buenos momentos.

Nuevamente agradezco a Marek, Hugo, Eduardo y Gil por su hospitalidad en el D.F. y por su gran ayuda con la tramitología para ingresar a la maestría, permanecer en ella y titularme.

Gracias a Rocío González Acosta, Auxiliar del Posgrado del Instituto de Biología de la UNAM, por ser tan eficiente en su trabajo y estar siempre dispuesta a ayudar con todos los tramites.

A Arturo Nuño Herмосillo por estar conmigo y apoyarme en la etapa final de la tesis.

Gracias a todos los que siempre me estuvieron motivando.

A mis papás y a mi hermano

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	2
CONTENIDO	4
RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	8
INTRODUCCIÓN.....	9
ESTRUCTURA DE LA TESIS	10
ÁREA DE ESTUDIO	11
UBICACIÓN.....	11
CLIMA.....	11
VEGETACIÓN.....	12
CAPÍTULO I. Ecología de Anidación	14
INTRODUCCIÓN.....	14
MÉTODOS	15
Búsqueda y seguimiento de nidos.....	15
Caracterización de los nidos.....	16
RESULTADOS	16
Características de los nidos.....	16
Reutilización de termiteros	17
Etapa de pre-anidación	17
Inspección de termiteros.....	18
Anidación.....	18
Éxito reproductivo.....	22
DISCUSIÓN.....	23
Características de los nidos.....	23
Reutilización de termiteros	23
Etapa de pre-anidación	24
Inspección de termiteros.....	25
Anidación.....	26
Éxito reproductivo.....	28
CAPÍTULO II. Selección del sitio de anidación.....	29
INTRODUCCIÓN.....	29
MÉTODOS	30
Muestreo del sitio de anidación	30
Procedimientos estadísticos	32
RESULTADOS	33
Descripción del sitio de anidación	33
Diferencias entre nidos exitosos y depredados	35
Selección del sitio de anidación.....	38
DISCUSIÓN.....	40
Exitosos vs. depredados: Probando las hipótesis	40
Selección del sitio de anidación: termiteros usados vs. no usados	42
CAPÍTULO III. Movimientos de los juveniles	44
INTRODUCCIÓN.....	44
MÉTODOS	46
Búsqueda de nidos.....	46

Colocación de radiotransmisores	46
Localización de los individuos	46
Análisis de movimientos	47
Uso de hábitat	48
RESULTADOS	48
Salida del nido	49
Repartición de la nidada	49
Cuidado parental y desarrollo de los juveniles	50
Mortalidad de los juveniles	50
Alimentación e independencia de los juveniles	51
Movimientos de los juveniles	52
Ámbito hogareño y uso de hábitat	53
DISCUSIÓN	55
Salida del nido	55
Repartición de la nidada	55
Cuidado parental y desarrollo de los juveniles	55
Mortalidad de los juveniles	56
Alimentación e independencia de los juveniles	56
Movimientos de los juveniles	57
Ámbito hogareño y uso de hábitat	58
Implicaciones para la conservación	60
LITERATURA CITADA	61

RESUMEN

El trogón citrino (*Trogon citreolus*), es una especie endémica del bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano de la cual existe un desconocimiento casi total. Aunque sabemos que *T. citreolus* anida en termiteros arbóreos, existe muy poca información adicional sobre su historia de vida. Este estudio lo realizamos en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, de junio a noviembre del 2001-2003 y consistió en tres partes: (1) descripción de la etapa de anidación y evaluación del éxito reproductivo, (2) evaluación de la selección de los sitios de anidación y (3) monitoreo del movimiento de juveniles marcados con radiotransmisores para documentar su desarrollo y uso de hábitat durante los primeros días fuera del nido.

La temporada reproductiva en *T. citreolus* se extendió de mediados del mes de junio a mediados de octubre. Todos los nidos los encontramos en termiteros arbóreos con presencia de termitas. Ambos padres participan en la construcción del nido, incubación y cuidado de los pollos. El éxito reproductivo fue de 34%, coincidiendo con otros estudios hechos en trogones pero contrastando con lo observado en otras aves que anidan en cavidades.

Nuestros datos sugieren que la presencia de termitas es una característica determinante en la selección del sitio a nivel micro hábitat, característica que parece estar relacionada con la consistencia y durabilidad del termitero. También los trogones seleccionaron termiteros con menor número de ramas atravesándolos, posiblemente porque les es más fácil construir la cavidad que en aquellos termiteros con muchas ramas atravesadas.

Los juveniles abandonaron su nido después de 15-18 días de haber eclosionado. El 37% de los juveniles monitoreados murieron antes de que cumplieran 28 días de salir del nido. Los juveniles comenzaron a alimentarse por si mismos a partir de los 25 días, y lo más tarde que observamos a un adulto alimentar a los juveniles fue a los 32 días de salir del nido. La señal de 12 individuos se dejó de registrar a los 40 – 55 días después de salir de su nido. Antes de perderse la señal, los juveniles estuvieron alejados de su nido una distancia promedio de 120 m (DE = 78). Dos juveniles cuya señal desapareció a los 43 y 55 días después de salir del nido, fueron re-localizados independizados de los padres a 900 m y 1.7

km, respectivamente. Durante el tiempo que los juveniles permanecieron con los padres ocuparon un área de 5.7 ha (DE = 3.8) (Polígono Convexo Mínimo). Los juveniles utilizaron los dos tipos de vegetación presentes en la zona (bosque tropical caducifolio y bosque tropical subcaducifolio) en proporción a su disponibilidad.

ABSTRACT

The Citreoline trogon (*Trogon citreolus*) is a species endemic to the tropical dry forest of the Mexican pacific slope, and of which very little is known. It has been established that *T. citreolus* nests in arboreal termitaries, but there is little additional information about its life history. This study was carried out in the Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, from June to November of 2000 – 2003, and consisted of three parts: (1) we studied the nesting period and calculated the reproductive success of *T. citreolus*, (2) we evaluated the nesting selection sites and (3) We monitored the movement of juveniles through radio transmitters in order to document their development and habitat use during the first days out the nest.

The reproductive period of *T. citreolus* spans from the middle of June to the middle of October. All the nests we located were in active arboreal termitaries. Both parents participated in the nest building, incubation and care of the nestlings. The reproductive success was 34%, coinciding with other studies made with Trogons, but contrasting with other birds that nest in cavities.

Our data suggests the presence of termites is a determining factor in the site selection at micro-habitat level. This characteristic is possibly related with the consistence and durability of the termitaries. Also, the trogons tended to select termitaries with fewer obstructing branches, possibly because it is easier to build cavities under such conditions.

The juveniles left their nest 15 – 18 days after hatching; 37% of juveniles monitored died within 28 days of leaving the nest. The juveniles began to feed by themselves at 25 days, and the latest that we observed an adult feeding juveniles was 32 days after leaving the nest. The signal of 12 radio transmitters birds stopped transmitting between 40 and 55 days after fledging. Before we lost the signals, the juveniles were located at 120 m (SD = 78) from their nest. Two juveniles, whose signals disappeared at 43 and 55 days after fledging, were found again independent of the parents 900 m and 1.7 km from their nest site, respectively. During the time that the juveniles remained dependent of their parents, they occupied an area of 5.7 ha (SD = 3.8) (Minimum Convex Polygon). The juveniles used the two vegetation types present in the zone (tropical deciduous forest and tropical semi deciduous forest) in proportion with their availability.

INTRODUCCIÓN

Los hábitat neotropicales mejor estudiados son los bosques húmedos, tanto templados como tropicales, dejando a un lado el estudio y conservación de los bosques tropicales caducifolios (Mooney et al. 1995). Este tipo de vegetación es uno de los más afectados por las actividades humanas (Murphy y Lugo 1986); su elevada tasa de deforestación ha llevado a considerarlo uno de los ecosistemas más amenazados y prioritarios para la conservación (Janzen 1988, Trejo y Dirzo 2000). En México, el bosque tropical caducifolio representa una banda casi continua desde el sur de Sonora hasta Chiapas, aunque solamente el 10% se encuentra protegido (Trejo y Dirzo 2000).

Últimamente se ha prestado mayor atención a estos bosques y se ha reconocido la importancia que tienen por su alta diversidad y endemismo (Murphy y Lugo 1986, Trejo y Dirzo 2000). Tal es el caso del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, considerado uno de los sitios mejor estudiados en el Neotrópico (Noguera et al. 2002).

Las aves son un grupo que se ha estudiado en la región de Chamela desde 1959 y del cual se cuenta ya con un listado completo (Arizmendi et al. 1990). Además se han documentado los hábitos alimenticios de ciertas especies y existen algunos trabajos que tratan su historia natural, entre ellos podemos citar a Gaviño (1975), quien aportó información sobre el bobo café (*Sula leucogaster*), a Gurrola (1985), quien trabajó con la chachalaca (*Ortalis poliocephala*), Márquez-Valdelamar (1987) documentó la historia natural del saltapared saltón (*Uropsila leucogastra*), Ayala-Islas (2001) estudió al trepatroncos (*Xiphorhynchus flavigaster*) y Renton y Salinas-Melgoza (1999, 2002) documentaron la historia natural del loro corona lila (*Amazona finschi*).

Aunque ya se ha generado información básica de la avifauna de la región, aún se desconoce la historia natural y la dinámica de muchas especies de aves que habitan este ecosistema. Es por lo tanto importante realizar estudios de las especies endémicas y de aquellas que están fuertemente asociadas al bosque tropical caducifolio. Debido a su restricción a este tipo de hábitat, estas especies tienden a ser más vulnerables a la alteración de su entorno; por ello, el conocimiento de su historia natural puede contribuir a proponer planes de manejo adecuados para dichas especies (Stotz et al. 1996).

El trogón citrino (*Trogon citreolus*) es una especie endémica asociada al bosque tropical caducifolio del oeste de México; se distribuye a lo largo de la vertiente pacífica mexicana desde Sinaloa hasta Chiapas (Howell y Webb 1995). En la región de Chamela es uno de los frugívoros más abundantes (Arizmendi et al. 1990) y probablemente desempeña un papel importante como dispersora de semillas en estos bosques tropicales (Eguiarte y Martínez 1985). De hecho, se han generado algunos trabajos que aportan información sobre su dieta (Eguiarte y Martínez 1985, Morán-Dimayuga 2002). No obstante, **la ecología de anidación, sus requerimientos de hábitat y las primeras etapas de su vida, no han sido estudiados a detalle**. Es precisamente esa falta de información aunada a la importancia que tiene *T. citreolus* como componente de un ecosistema fuertemente amenazado, lo que justifica la realización de este estudio.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La tesis se divide en tres capítulos, cada uno de los cuales tiene su propia introducción, objetivos, métodos, resultados y discusión. La descripción del área de estudio se incluye previa al primer capítulo por ser común a los tres capítulos. En ella se incluye información sobre la ubicación, clima, topografía y vegetación del sitio. Posterior a los tres capítulos está la literatura citada. Al final del documento se incluye un manuscrito derivado de este trabajo que fue publicado en la revista *Biotropica*, en donde se habla sobre la reutilización de los nidos de *T. citreolus* por otros organismos.

En el primer capítulo se documenta la **ecología de anidación** de *Trogon citreolus* desde la pre-anidación hasta el abandono del nido por los pollos. Además, se describe las características de los nidos y se evalúa el éxito reproductivo de la especie.

En el capítulo dos se documenta la **selección de los sitios de anidación**. En este capítulo se hace una comparación a nivel de micro-hábitat, de parche y de paisaje entre sitios usados para anidar y sitios no usados, y se determina si la selección del sitio influye en el éxito reproductivo de la especie.

En el capítulo tres se describe la etapa de los juveniles desde que abandonan el nido hasta que se vuelven independientes. Incluimos información como **cuidado parental, movimientos, uso de hábitat y tamaño del ámbito hogareño** de los juveniles. Esta tesis

fue preparada siguiendo las normas editoriales de la revista The Auk.

ÁREA DE ESTUDIO

UBICACIÓN

El estudio lo llevamos a cabo en la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, ubicada en la costa del Pacífico mexicano en el estado de Jalisco, entre los paralelos 19°25'N y 19°40'N y 104°57'O y 105°13'O. La reserva protege un territorio de 13,142 ha cubiertas principalmente por bosque tropical caducifolio. En el interior de la reserva no existe ningún asentamiento humano, por lo que la vegetación está muy poco alterada; no obstante, la reserva está sujeta a una presión externa creciente, debido al desarrollo regional de las actividades agropecuarias y turísticas que afectan a la conservación del bosque. La topografía en la reserva es de lomeríos bajos y pequeñas cañadas, en algunas de ellas se forman en la temporada lluviosa arroyos temporales como son: El Colorado, El Zarco, El Cuastecomate y Hornitos, los cuales a su vez alimentan al arroyo Chamela (Bullock 1988).

CLIMA

El clima de la región es tropical con una precipitación marcadamente estacional. La temporada de lluvias dura alrededor de cuatro meses (julio - octubre), siendo la media anual de 787 mm (1977-2000) (Bullock 1988, García-Oliva et al. 2002). La precipitación reportada en los años 2001, 2002 y 2003 fue de 367, 582 y 817 mm, respectivamente (Fig. 1). La humedad relativa de la atmósfera se mantiene arriba del 65% durante todo el año. De enero a abril son los meses de menor humedad, seguidos por un aumento (80%) entre mayo y junio, alcanzando la máxima (90%) entre agosto y septiembre (García-Oliva et al. 2002). La temperatura media anual es de 25° C; el promedio de la temperatura máxima es de 30° C y la mínima es de 19° C (1978-2000). Los valores máximos se presentan entre junio y septiembre, debido principalmente a la presencia de humedad atmosférica (García-Oliva et al. 2002).

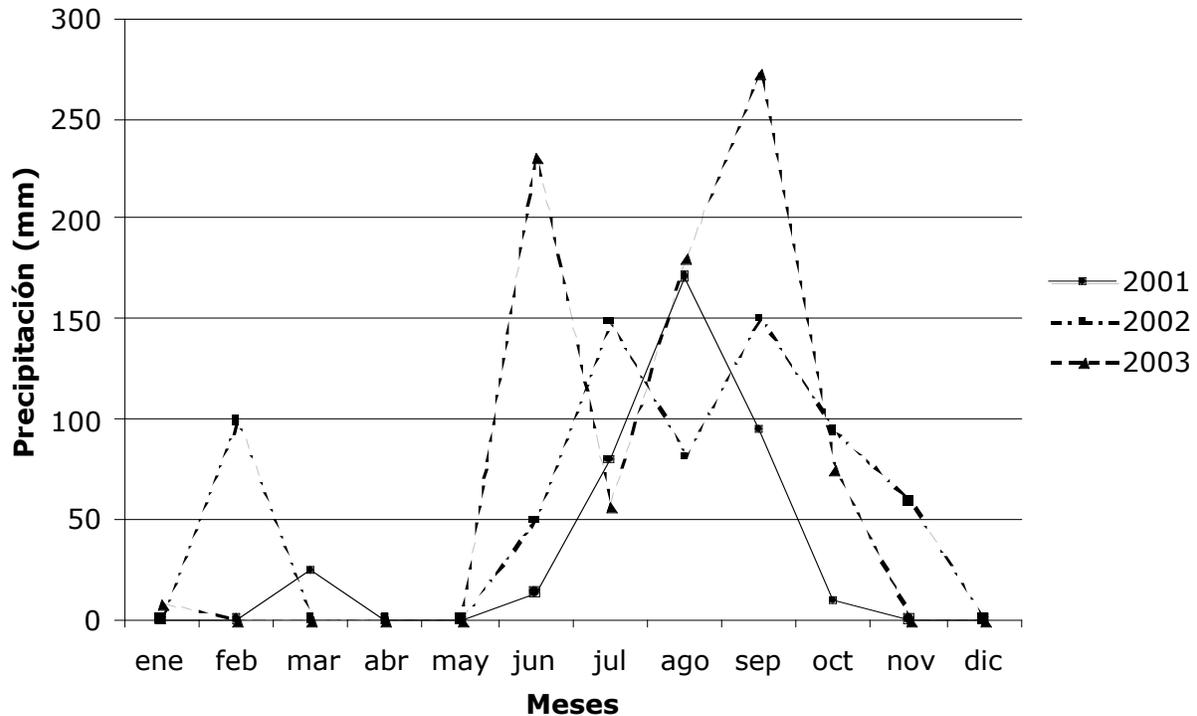


FIGURA 1. Precipitación mensual durante los años de estudio (2001-2003). Datos obtenidos de la Estación Meteorológica de la Estación de Biología Chamela, UNAM.

VEGETACIÓN

El bosque tropical caducifolio (en adelante BTC) (Rzedowski 1994), también conocido como selva baja caducifolia (Miranda y Hernández 1963) es la vegetación predominante en la reserva. En la región de Chamela, este tipo de vegetación forma una matriz al mezclarse con algunos manchones de bosque tropical subcaducifolio (en adelante BTSC).

El bosque tropical caducifolio se caracteriza porque la mayoría de la vegetación pierde sus hojas durante la temporada seca (Rzedowski 1994). Este tipo de vegetación se encuentra principalmente en las lomas en donde el sotobosque es denso y la altura de los árboles no sobrepasa los 15 m; entre las especies vegetales más comunes están: *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Croton* sp. nov., *Lonchocarpus lanceolatus*, *Trichilia trifolia*, *Thouinia parvidentata* *Caesalpinia eriostachys*, *Amphipterygium adstringens*, y *Randia thurberi* (Lott 1993).

El bosque tropical subcaducifolio (Rzedowski 1994), también conocido como selva mediana subcaducifolia (Miranda y Hernández 1963), es el segundo tipo de vegetación predominante en la región. Este tipo de bosque permanece con hojas durante la mayor parte del año. Los árboles tienen una altura entre 15 y 25 m, siendo las especies más comunes: *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera arborea*, *Couepia polyandra*, *Cynometria oaxacana*, *Ficus insipida*, *Siadodendrum excelsum*, *Sideroxylon capiri*, *Tabebuia donnell-smithii*, *Tabebuia rosea*, *Thouinidium decandrum* y *Vitex hemsleyi* (Lott 1993).

CAPÍTULO I. Ecología de Anidación

INTRODUCCIÓN

La información que se tiene sobre la ecología de anidación del *Trogon citreolus* es escasa; solamente existe un trabajo en el cual Huerta (1994) describe tres nidos, uno depredado en la etapa de incubación y dos depredados con pollos. No obstante, la ecología de anidación de otros miembros de la familia Trogonidae ya ha sido documentada; tal es el caso del quetzal (*Pharomachrus mocinno*), una de las especies de esta familia que mejor se ha estudiado (Skutch 1944, Wheelwright 1983, Ávila y Hernández 1990, Santana y Chávez 2000). Álvarez del Toro (1980) menciona que la puesta de la familia Trogonidae es de dos a cuatro huevos y que la incubación dura 17-18 días. Una vez eclosionado el polluelo, éste permanece en el nido entre 15-16 días en las especies más pequeñas y 23 días en las especies mayores (Álvarez del Toro 1980). El inicio de la temporada reproductiva varía según la especie, algunas comienzan en febrero como *P. mocinno* y en cambio otras inician hasta junio, como *Euptilotis neoxenus* (Skutch 1948, Ávila y Hernández 1990, Hall y Karubian 1996).

A nivel mundial existen 39 especies de trogones, de los cuales, 25 habitan en el continente americano. Todos los miembros de esta familia se caracterizan por anidar en cavidades (Johnsgard 2000). Algunas especies, como *T. elegans*, anidan en cavidades ya hechas (Hall y Karubian 1996), mientras que otras especies, como *T. melanocephalus*, *T. collaris* y *Pharomachrus mocinno*, excavan sus propias cavidades en termiteros o en árboles (Skutch 1944, 1948, 1956). En todas las especies estudiadas, tanto el macho como la hembra participan en la construcción del nido (Skutch 1942; Allen 1944; Skutch 1944, 1948, 1956; Hall y Karubian 1996). Se ha documentado que 10 especies de trogones, todos ellos habitantes del continente americano, utilizan entre otros sustratos, termiteros arbóreos para anidar: *T. massena*, *T. melanurus*, *T. clathratus*, *T. viridis*, *T. citreolus*, *T. melanocephalus*, *T. collaris*, *T. rufus*, *T. surrucura* y *T. violaceus*, pero únicamente *T. citreolus* y *T. melanocephalus* utilizan de manera exclusiva los termiteros arbóreos para construir sus nidos (Johnsgard 2000).

El uso de termiteros como sitios de anidación no es exclusivo de los trogones, se ha documentado que estas estructuras también son utilizadas por al menos el 11% de los psitácidos (pericos) y el 38% de los alcedínidos (martín-pescador) (Juniper y Parr 1998, Woodall 2001).

En este capítulo nosotros describimos la ecología de anidación de *T. citreolus*, en donde nos planteamos como **objetivos**: (1) documentar algunos comportamientos reproductivos de la especie como: quién construye el nido, cuánto tiempo tardan en construirlo y quién se encarga de la incubación y el empollamiento; (2) describir las características de los nidos; (3) determinar la duración de la temporada reproductiva desde la construcción del nido hasta el abandono de éste por los pollos y (4) calcular el éxito reproductivo de la especie.

MÉTODOS

El estudio lo llevamos a cabo de mediados de junio a noviembre de 2001 - 2003, y consistió en lo siguiente:

Búsqueda y seguimiento de nidos

Realizamos una búsqueda intensiva de termiteros en los dos tipos de vegetación presentes en la zona: bosque tropical caducifolio (BTC) y bosque tropical subcaducifolio (BTSC). El esfuerzo de muestreo fue el mismo para los dos tipos de vegetación. Visitamos los termiteros cada semana en busca de cualquier indicio de construcción de un nido. Los termiteros encontrados en un año fueron visitados nuevamente en los años subsecuentes para determinar su re-uso. Asimismo, realizamos caminatas con el fin de obtener registros de individuos cantando, formando parejas o cualquier comportamiento que indicara actividad reproductiva, como adultos acarreado comida para alimentar a los polluelos.

En los años 2001 y 2002, visitamos los nidos cada 2-5 días; no obstante, es probable que estas visitas tan frecuentes hayan provocado el abandono de algunos nidos por parte de los adultos, por lo que en el año 2003, revisamos los nidos solamente al momento de encontrarlos y unos días antes de la eclosión y del abandono del nido por los pollos. Revisamos los nidos con una linterna y un espejo unido a un mango o introduciendo la mano.

Los nidos los clasificamos de la siguiente manera: (1) fracasado por abandono, si pusieron huevos pero nunca eclosionaron o si los pollos fueron abandonados, (2) fracasado por depredación, si hubo huevos o pollos pero desaparecieron y (3) exitoso, si al menos un juvenil logró salir del nido. El éxito reproductivo lo evaluamos como la probabilidad de supervivencia

desde la incubación hasta el abandono del nido por los pollos, siguiendo el método de Mayfield (1975) que se basa en la probabilidad de sobrevivencia diaria durante la etapa de incubación y empollamiento.

Caracterización de los nidos

Una vez que los nidos estuvieron vacíos, les tomamos las siguientes medidas: altura del árbol en donde están los nidos, diámetro a la altura del pecho (DAP) del tronco del árbol, distancia del suelo al nido, diámetro del termitero a la altura de la entrada del nido, altura del termitero, diámetro de la entrada del nido y longitud del canal de la entrada.

Todas las medias están reportadas como promedio \pm desviación estándar (DE).

RESULTADOS

Características de los nidos

Durante los tres años de estudio encontramos 30 nidos de *T. citreolus* en termiteros arbóreos. Esta especie utilizó únicamente termiteros activos (i.e., con termitas). El piso de la cavidad de los nidos no estaba forrado por ningún material. Los termiteros utilizados para anidar tenían una forma ovalada y la mayoría estaban sobre horquetas de árboles o sobre una sola rama gruesa (Fig. 2A, B). En la tabla 1 se muestran las medidas de los nidos y de los árboles en donde se encontraron.



FIGURA. 2. Nido de *T. citreolus* sobre (A) una horqueta y (B) sobre una rama.

TABLA 1. Medidas de 30 termiteros usados para anidar por *T. citreolus* y de los árboles en donde estaban los termiteros. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001 - 2003.

Características	Promedio ± DE	Rango
Altura del árbol (m)	6.8 ± 1.9	4 – 13
Diámetro del tronco del árbol (DAP) (cm)	22.8 ± 16	10 – 95
Distancia del suelo a la base del termitero (m)	3.5 ± 1.6	1.6 – 8
Diámetro de los termiteros (cm)	37 ± 8.2	17 – 63
Altura del termitero (cm)	63 ± 14.6	43 – 100
Diámetro de la entrada del nido (cm)	6.8 ± 0.7	6 – 9
Longitud del canal (cm)	15 ± 3	10 - 20

Reutilización de termiteros

En este estudio reportamos por primera vez que algunos termiteros son cerrados por las termitas una vez que los trogones dejan de utilizarlos. Observamos que las termitas pueden cerrar la entrada en un día, pero desconocemos cuánto tiempo tardan en rellenar el canal de la entrada y la cavidad. De los 30 termiteros utilizados para anidar por *T. citreolus*, 11 (37%) fueron cerrados después de que los pollos los abandonaron (3 en el 2001, 7 en el 2002 y 1 en el 2003), y 19 (63%) fueron abandonados por las termitas. De éstos, 14 permanecieron abiertos y potencialmente disponibles para otros organismos (Valdivia-Hoeflich et al. 2005), mientras que cinco cayeron al suelo. La reutilización de los termiteros en una misma temporada reproductiva fue observada en una ocasión. Un nido depredado con pollos el 25 de agosto de 2001, fue reutilizado aproximadamente 15 días mas tarde, antes de que las termitas cerraran la cavidad. También la reutilización de los termiteros entre años fue baja, sólo un termitero usado y cerrado en el 2001 fue reutilizado en el 2002.

Etapas de pre-anidación

Durante todo el año es común encontrar grupos de trogones conformados por hembras y machos coincidiendo en árboles fructificando. Este comportamiento continúa al inicio y durante la temporada reproductiva, y es evidente que durante esa etapa hembras y machos vocalizan

más frecuentemente. Hubo tres ocasiones en que inicialmente observamos únicamente a una pareja cantando y momentos después se fueron incorporando más individuos hasta formar grupos de machos y hembras de entre 4-8 individuos. En cuatro ocasiones observamos a grupos mixtos de trogones alimentándose y moviéndose sobre árboles con frutos; mientras que en otras dos ocasiones observamos a los integrantes de otros grupos dedicarse solamente a vocalizar y participar en pequeñas persecuciones. También encontramos tres grupos cerca de termiteros, e incluso, en una ocasión, observamos a algunos individuos, de uno de estos grupos, acercarse al termitero y picarlo; sin embargo, esos termiteros nunca fueron utilizados. En otra ocasión observamos cinco trogones vocalizar y perseguirse alrededor de un termitero con el nido ya formado, y momentos después uno de los trogones se introdujo al termitero. También, durante este tiempo (junio y julio), observamos parejas solitarias de trogones efectuando cantos y vuelos de persecución.

Inspección de termiteros

La construcción del nido es realizada por el macho y la hembra; actividad que realizan por turnos. Uno de los dos se posa frente al termitero y comienza a picarlo, mientras el otro permanece en silencio perchado en una rama cercana al termitero; cada 5-15 min intercambian posiciones. Una pareja de trogones tarda alrededor de 5 días en construir su nido ($n = 3$). Sin embargo, observamos 15 parejas de trogones que comenzaron a investigar un termitero (i.e., picar) y desistieron. Lo interesante es que cinco de esos termiteros fueron finalmente ocupados por parejas de trogones 14 a 52 días más tarde, aunque no sabemos si la pareja que finalmente terminó la cavidad y la utilizó fue la misma pareja que inició la cavidad. La primera pareja que observamos construyendo su nido fue a mediados de junio; pero incluso, registramos parejas que comenzaron a construir su nido a mediados de agosto.

Anidación

La etapa de anidación fue muy extensa. Los resultados de los tres años indican que la puesta de huevos ocurrió entre el 22 de junio y el 11 de septiembre, presentándose el pico máximo en el mes de julio (Fig. 3). Sin embargo, en el 2001 el inicio de la puesta ocurrió entre julio y septiembre, y en el 2002 y 2003 ocurrió entre junio y agosto, coincidiendo con la cantidad de lluvia precipitada (Fig. 4a, b, c).

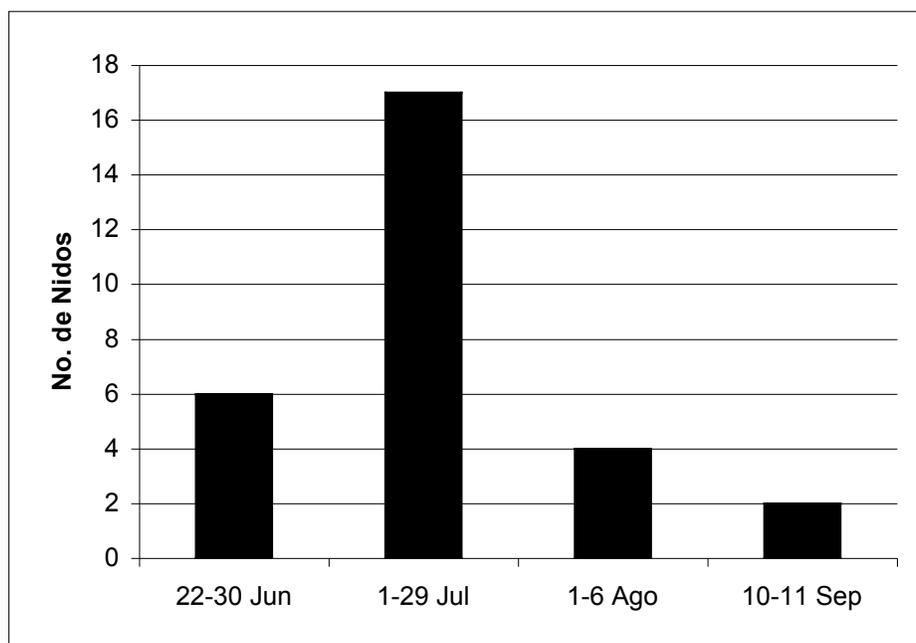


FIGURA. 3. Número de parejas de *T. citreolus* que iniciaron la puesta de huevos entre el 22 de junio y el 11 de septiembre. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, 2001-2003.

En 14 nidos la puesta completa fue de cuatro huevos puestos a intervalos de dos días. En 11 nidos no se tuvo la certeza si la puesta fue de tres o cuatro huevos, y cinco nidos fueron depredados o abandonados antes de completar la puesta de cuatro huevos. Los huevos son de color blanco con forma elíptica; las medidas son de 32.8 ± 2.1 mm de largo por 24.1 ± 1.26 mm de ancho ($n = 8$).

La incubación duró 17 - 18 días y ambos sexos participaron en esta actividad. De un total de 29 revisiones durante el periodo de incubación, en 15 ocasiones encontramos a hembras incubando y en 14 ocasiones encontramos a machos. De 08:00 a 13:00 h, encontramos incubando tanto hembras ($n = 15$) como machos ($n = 6$); sin embargo, de ocho observaciones en la tarde (13:00 a 20:00 h) sólo observamos machos incubando.

Los pollos permanecieron en el nido 15-18 días. Durante ese tiempo, ambos padres se encargan del cuidado de los pollos, alimentándolos con insectos, orugas y frutos. En esta etapa, es común que la hembra y el macho canten mientras buscan alimento en los alrededores del nido, pero una vez que alguno consigue el alimento, vuela y se percha a una distancia de 0.5 – 4 m del nido y emite sonidos cortos y débiles. En ese momento, los pollos comienzan a

vocalizar fuertemente y el trogón vuela y se posa en la entrada del nido, introduce su cabeza, alimenta a los polluelos, vuela a una rama cercana y se aleja. No observamos que los adultos realizaran limpieza del nido, incluso cuando los pollos fueron depredados o salieron del nido, éste fue revisado y observamos una gran cantidad de excretas y restos de comida en su interior. El 26 de julio registramos al primer juvenil abandonando su nido, y el 16 de octubre registramos al último.

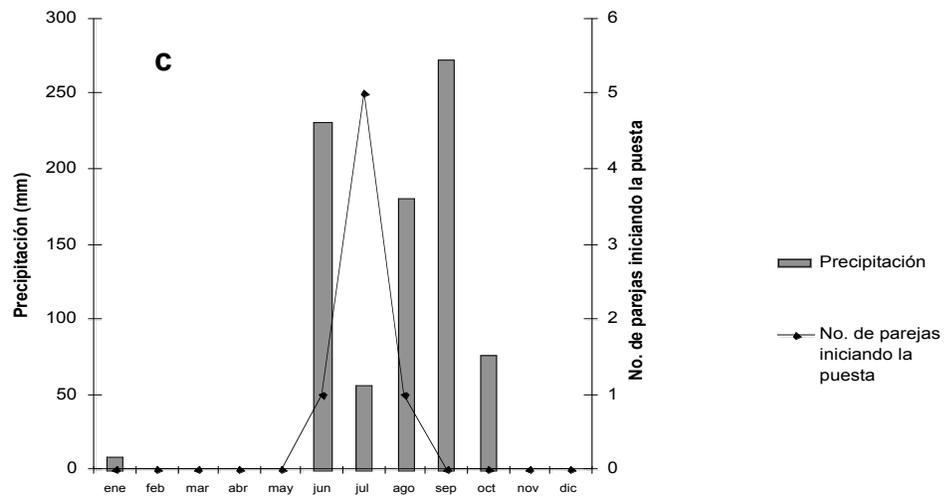
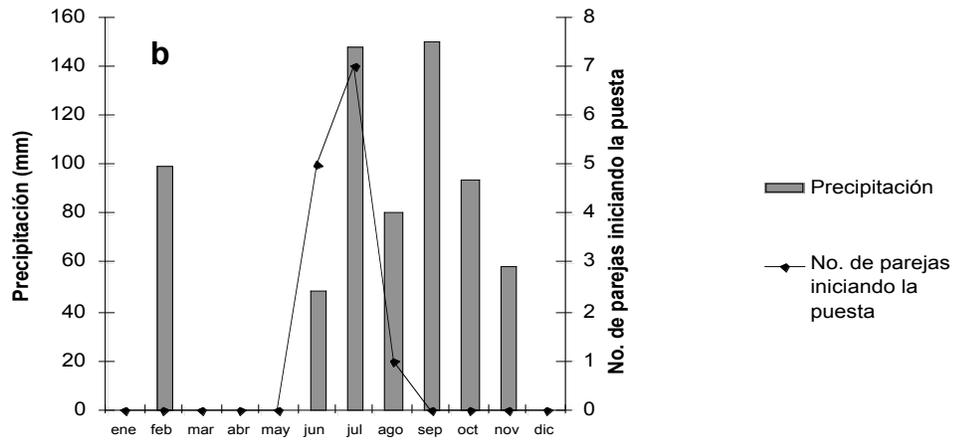
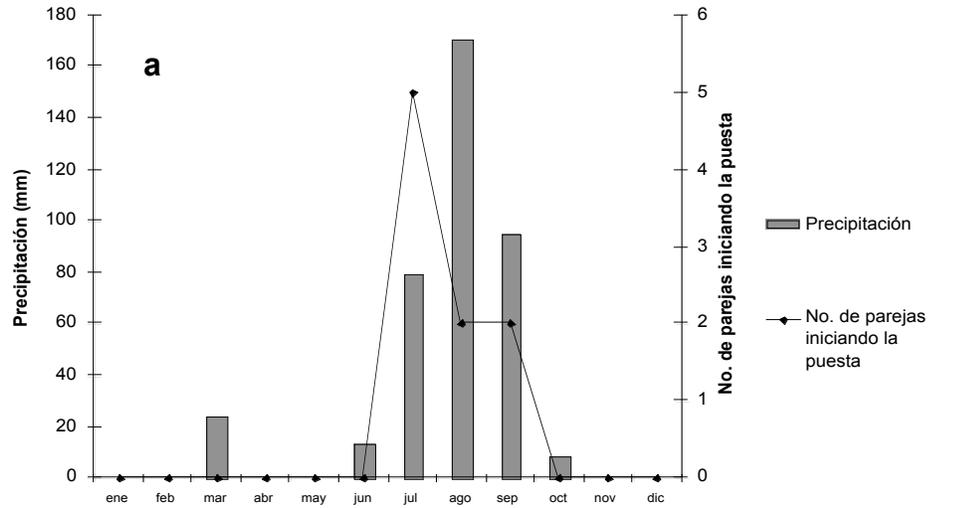


FIGURA. 4. Inicio de la puesta de huevos en relación con la precipitación en el año de a) 2001, b) 2002 y c) 2003.

Éxito reproductivo

Encontramos 9 nidos en el 2001, 14 nidos en el 2002 y 7 nidos en el 2003. De éstos, 20 (67%) fracasaron (6 fueron abandonados después de la puesta de huevos, 6 depredados mientras tenían huevos y 8 depredados mientras tenían pollos) y 10 (33%) fueron exitosos en donde al menos un juvenil logró abandonar el nido (Fig. 5). En un nido, solamente un juvenil logró abandonarlo, y en los otros nueve nidos exitosos salieron dos juveniles de cada nido. En la tabla 2 se observa el éxito reproductivo obtenido mediante el método de Mayfield (1975).

FIGURA. 5. Porcentaje de nidos exitosos de *T. citreolus* en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, 2001 – 2003.

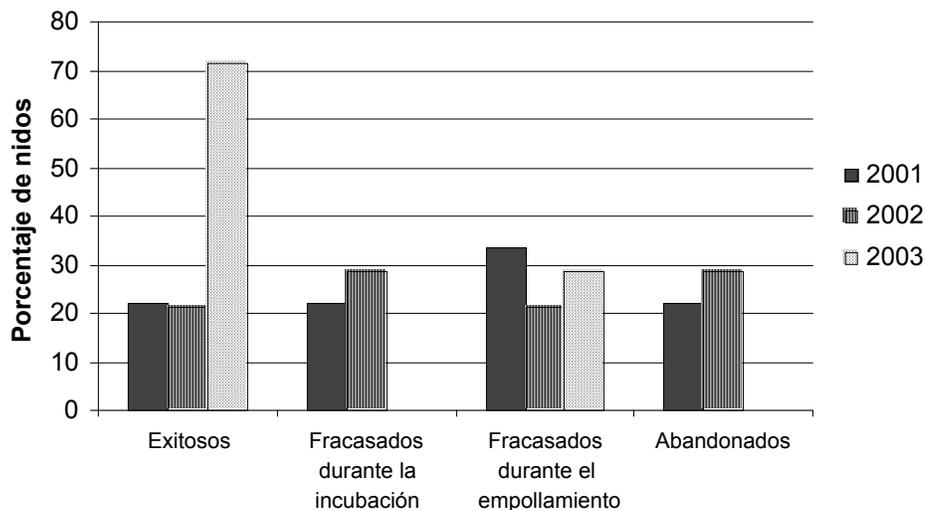


TABLA 2. Éxito reproductivo de *T. citreolus* calculado a partir del método de Mayfield (1975) en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, 2001 – 2003.

	2001	2002	2003	TOTAL
Número de nidos encontrados	9	14	7	30
Éxito de eclosión	58%	82%	100%	78%
Éxito de los pollos	65%	62%	64%	50%
Éxito reproductivo	17%	43%	55%	34%

DISCUSIÓN

Características de los nidos

El hecho de que el 100% de los nidos fueran construidos dentro de termiteros activos (i.e., con termitas) sugiere que *Trogon citreolus* es un excavador primario que anida únicamente en termiteros con esta característica. La referencia más amplia sobre trogones (Johnsgard 2000), no especifica si los trogones que anidan dentro de termiteros lo hacen cuando aún contienen termitas. Sin embargo, es posible que la anidación en termiteros activos sea una conducta generalizada entre las aves que anidan en termiteros. Brightsmith (2000) documenta que el 100% de los termiteros usados por *T. melanurus* fueron activos. Además, la preferencia de otros grupos de aves por anidar en termiteros activos ya ha sido documentada (Hindwood 1959, Hardy 1963, Collias y Collias 1984, Brightsmith 2000). Brightsmith (2000) encontró que el 83% y 92% de los termiteros usados por dos psitácidos (*Brotogeris cyanoptera* y *B. sanctithomae* respectivamente) contenían termitas. Hindwood (1959) menciona que esta preferencia puede deberse a que los termiteros que carecen de termitas se rompen y se caen más fácilmente que los termiteros activos. Otra explicación puede ser que las termitas producen calor y mantienen una temperatura más constante en el interior del termitero. En nuestra opinión, esto podría significar una menor inversión de energía para los trogones durante la incubación y el empollamiento. Acorde con esta hipótesis, Krishna (1969) encontró que las condiciones microclimáticas son más estables en el interior de los termiteros activos y que generalmente la temperatura es más alta adentro de éstos. Sin embargo, Wiebe (2001) sugiere que la temperatura en las cavidades posiblemente sólo sea importante en ambientes extremos y en especies donde no exista cuidado biparental. Es evidente que se necesitan realizar estudios más detallados que evalúen las condiciones microclimáticas en el interior de los termiteros y su relación con el éxito reproductivo de las aves.

Reutilización de termiteros

Los resultados muestran que la reutilización de termiteros para anidar es casi nula para *T. citreolus* (2 de 30 termiteros). En los trogones, la reutilización de cavidades en un mismo año ha sido documentado para *Trogon elegans* y *Euptilotis neoxenus* (Taylor 1994). Aunque, no se conocía que algún miembro de la familia Trogonidae utilizara la misma cavidad al siguiente año (Johnsgard 2000). En este estudio observamos un termitero utilizado para anidar por una pareja de trogones, que fue cerrado por las termitas, y que fue reutilizado al siguiente año, no

sabemos si por otra o por la misma pareja. Johnsgard (2000) menciona que la reutilización de las cavidades hechas en árboles no se da entre años debido a que generalmente las cavidades se encuentran en árboles muertos los cuales se caen y no duran para el siguiente año. Esto también puede representar un problema para *T. citreolus*. Si bien, los termiteros están generalmente contruidos sobre árboles sanos, los termiteros se vuelven frágiles y se rompen cuando se quedan sin termitas (Hindwood 1959). En este estudio, de los 30 termiteros utilizados, 19 se quedaron sin termitas, por lo que solo 11 termiteros (37%), que fueron cerrados por las termitas, estuvieron disponibles para ser reutilizados al siguiente año, y de esos, sólo uno fue reutilizado. Para evaluar la importancia de este único registro, habría que conocer la disponibilidad de termiteros en la zona.

Johnsgard (2000) menciona también que la poca reutilización de cavidades arbóreas puede deberse a que cuando los pollos de trogones abandonan la cavidad, ésta queda llena de excremento, semillas regurgitadas y larvas lo que hace difícil su reutilización. Bull y Jackson (1995) sugieren que *Dryocopus pileatus* generalmente excava sus propias cavidades cada año porque las nuevas cavidades tienen menos parásitos y desechos. Además de los desechos de los pollos, otro factor que podría impedir que los trogones reutilicen la cavidades es que dichas cavidades ya estén ocupadas por un utilizador de cavidades secundario, e.g. ave, mamífero, o artrópodo (Valdivia-Hoeflich et al. 2005), o que esos organismos hayan utilizado las cavidades durante la temporada no reproductiva del trogón, dejando las cavidades llenas de desechos.

Etapas de pre-anidación

Se ha sugerido que los miembros de la familia Trogonidae son monógamos (Johnsgard 2000). Este sistema de apareamiento consiste en que un macho y una hembra se unen para formar una pareja durante una parte de la temporada reproductiva, durante toda la temporada reproductiva o para toda la vida, y además, el cuidado parental es compartido (Perrins y Birkhead 1983). Nuestras observaciones sugieren que *T. citreolus* también es una especie monógama, ya que todas las actividades reproductivas son realizadas por ambos sexos. No obstante, no está claro por qué forma grupos durante la temporada reproductiva como lo hacen muchas especies que son poliginias. Muchas de estas especies forman “arenas de cortejo” (del inglés “leks”), en donde los machos se congregan y compiten entre ellos para cortejar y copular con las hembras que ingresan a esos grupos con la única intención de aparearse (Perrins y Birkhead 1983). Estas congregaciones de machos son siempre en el mismo sitio y pueden

durar desde unas semanas hasta varios meses (Perrins y Birkhead 1983). A pesar de que se presume que los miembros de la familia Trogonidae son monógamos, se ha observado la reunión de machos en varias especies principalmente africanas, que podría ser interpretado como un “lek” (Cunningham-van Someren 1973, Johnsgard 2000). No obstante, Johnsgard (2000) menciona que aunque las hembras pueden ser atraídas por esos grupos, los trogones no parecen usar dichos grupos predominantemente como un medio para formar parejas o como mecanismo precopulatorio. Incluso, Brosset (1983, en Johnsgard 2000) encontró que machos con una pareja establecida (lo que implica monogamia) del género *Apaloderma* participan en esas agrupaciones. Nosotros tampoco podemos asegurar que *T. citreolus* establezca arenas de cortejo, ya que las agrupaciones que nosotros encontramos, estaban formadas tanto por machos como por hembras y además no permanecían en el mismo sitio. Por otro lado, Perrins y Birkhead (1983) mencionan que los sistemas de apareamiento en aves no son tan rígidos. Por ejemplo, es totalmente conocido el hecho de que en especies con sistemas monógamos, tanto los machos como las hembras, se “escapan” para copular con individuos ya apareados (Wesneat et al. 1990).

Inspección de termiteros

Se determinó que una pareja de *T. citreolus* tarda en promedio cinco días en construir su nido. Sin embargo, encontramos termiteros “picados” que después de 14 a 52 días la cavidad fue finalmente terminada y utilizada para anidar. Encontramos otros termiteros en donde observamos parejas “picándolos” pero nunca terminaron la cavidad. Nosotros no teníamos marcadas a las parejas, pero considerando la etapa tan extensa entre el inicio y el final de la construcción de algunas cavidades, es posible que algunos termiteros fueran inicialmente inspeccionados por una pareja y el nido fuera terminado de construir por otra. Wheelwright (1983) menciona que una pareja de quetzales excavó cinco hoyos en un mes y finalmente eligió uno; además, observó a parejas de quetzales excavando hoyos que nunca fueron completados. Permanece como una incógnita cuáles son las razones por las cuales los trogones deciden abandonar el termitero antes de finalizar la construcción del nido. Una posible explicación es que *T. citreolus* es extremadamente sensible a la presencia humana; entre el 22-28% de los nidos encontrados en el 2001 y 2002 fueron abandonados probablemente por esta causa, además, este comportamiento también ha sido observado en el quetzal (Sofía Solórzano, com. pers). Otras razones que podrían explicar esta conducta es la dureza del termitero, la cantidad

de termitas, o inclusive podríamos pensar que es una estrategia para confundir a los depredadores potenciales que utilizan la observación como su método principal de caza. Martin (1988) propone que la depredación de nidos en un parche decrece cuando incrementa el número de sustratos que no fueron utilizados para colocar los nidos. Estas son ideas que deberán explorarse en detalle en estudios futuros.

Anidación

Johnsgard (2000) menciona que en el caso de la familia Trogonidae, las especies que habitan en lugares húmedos, la reproducción ocurre durante la temporada seca, y las especies que habitan en lugares más áridos se reproducen durante la época lluviosa. También, Stiles (1983) menciona que en el bosque caducifolio de Costa Rica, las aves que anidan en cavidades se reproducen durante la temporada seca, posiblemente para evitar los efectos de la alta humedad vigente en el periodo de lluvias. Por ejemplo, Stiles (1983) añade que la mayoría de estas aves no remueven las excretas de los pollos del interior de la cavidad, lo cual provoca que con la humedad se generen hongos y parásitos dañinos para los pollos. Lo anterior significa que en los lugares húmedos, la humedad puede representar un problema grave para las especies que anidan en cavidades. En acuerdo con esta hipótesis, en la región de Chamela, los carpinteros y los pericos anidan durante la temporada seca (Ornelas et al. 1993, Renton y Salinas-Melgoza 1999). Sin embargo, *T. citreolus* anida durante la temporada lluviosa, época en la cual en la región de Chamela la humedad alcanza el 90% (García-Oliva et al. 2002). Aunado a esto, Krishna (1969) menciona que la humedad en el interior de un termitero puede ser de 90-99%. Puede ser que la humedad en Chamela no es tan alta comparada con los bosques lluviosos. Además, en sitios como Chamela, con un clima fuertemente estacional, la disponibilidad de alimento para algunas especies puede ser incluso un problema más serio que la humedad. Tal es el caso de *T. citreolus* y otras aves que anidan en cavidades como los dendrocoláptidos y algunos tiránidos que se reproducen en Chamela durante la temporada lluviosa (Ornelas et al. 1993, Ayala Islas 2001). Por ejemplo, Renton y Vega Rivera (2002) encontraron que al final de la época seca, los trogones realizan migraciones estacionales, posiblemente como respuesta a la sequía, y regresando a la reserva poco después de las primeras lluvias. En Chamela, como en otros sitios con temporadas de lluvias y secas bien definidas, ocurre una gran explosión de artrópodos durante las primeras lluvias (Corona-López 1999, Pescador-Rubio et al. 2002), y algunas especies como *T. citreolus* alimentan a sus polluelos con dichos organismos.

El inicio de la puesta de huevos fue diferente en los tres años. En el 2001 encontramos la primera pareja iniciando la puesta de huevos hasta el 15 de julio; en cambio, en los años 2002 y 2003 comenzaron antes (el 22 y 30 de junio respectivamente). Es posible que este desfase entre años tenga relación con el inicio y la cantidad de lluvia precipitada, y por lo tanto con la disponibilidad de alimento. Aunque los datos de precipitación de la Estación Meteorológica de la Estación de Biología Chamela muestran que el inicio de la temporada lluviosa fue en el mes de junio para los tres años, la precipitación en ese mes fue menor en el 2001, además de que ese año fue el más seco. Definitivamente son necesarios más estudios para evaluar la capacidad de las aves de adelantar o retrasar el inicio de su etapa reproductiva, dependiendo de la disponibilidad de recursos. Esto implica la necesidad de identificar los recursos usados por los trogones en este periodo, y cuantificar la producción de estos recursos.

Aunque el inicio de la puesta de huevos está desfasado entre años, la duración de la temporada reproductiva sigue siendo extensa. Este patrón parece no ser exclusivo de *T. citreolus*. En el sureste de Arizona, Hall y Karubian (1996) observaron que algunos individuos de *T. elegans*, comenzaron su anidación en mayo, junio y julio. Así mismo, En Costa Rica, Wheelwright (1983) descubrió el primer nido con huevos de quetzal a mediados de marzo y el 22 de julio todavía encontró un nido con polluelos. *Pharomachrus mocinno* y *T. elegans* comparten una característica en común, ambas especies tienen la facultad, como muchas otras aves, de producir dos o más nidadas durante la misma temporada reproductiva (Wheelwright 1983, Johnsgard 2000). Esto puede explicar el porque ambas especies presentan una etapa reproductiva tan extensa. No se pudo determinar si *T. citreolus* presenta nidadas dobles; sin embargo, dado el largo periodo reproductivo observado es probable que lo haga.

Al igual que los demás miembros de la familia Trogonidae, tanto el macho como la hembra de *T. citreolus* participaron en la incubación. Aunque nuestros datos son escasos, parecen sugerir un patrón diferente de incubación para machos y hembras: en la mañana encontramos incubando tanto a machos como hembras, pero a medio día incubaron sólo las hembras y en la tarde únicamente los machos. Este patrón es parecido al del quetzal, solamente que al parecer la hembra de esta especie no incuba durante la mañana (Wheelwright 1983, Ávila y Hernández 1990). Debido al tamaño de muestra pequeño, nosotros no tenemos la seguridad de si estos patrones realmente están ocurriendo o únicamente son un producto artificial de la metodología.

Éxito reproductivo

Muchos autores mencionan que las aves que anidan en cavidades tienen un éxito reproductivo mayor que las que construyen nidos abiertos (Martin y Li 1992). Sin embargo, parece no ser el caso de los trogones; los pocos estudios que se han hecho al respecto revelan que tienen un éxito reproductivo generalmente muy bajo (Johnsgard 2000). Por ejemplo, en este estudio el 67% de los nidos de *T. citreolus* fallaron; así mismo, el porcentaje de depredación de nidos con huevos del quetzal fue entre el 67 y el 80% (Wheelwright 1983, Ávila y Hernández 1990). Por el contrario, Hall y Karubian (1996) encontraron que solamente el 32% de los nidos de *Trogon elegans* fracasaron, aunque cabe aclarar que ellos les llamaron exitosos tanto a los nidos en donde los pollos abandonaron el nido como a los nidos en donde los pollos estuvieron próximos a abandonar el nido sin hacer una diferencia entre ellos, y es conocido que en la mayoría de las aves, ocurre una alta mortalidad en la etapa de abandono de los nidos (Royama 1966). Además, el estudio de Hall y Karubian (1996) fue realizado en un sitio templado, en donde el éxito reproductivo suele ser mayor comparado con las áreas tropicales (Martin y Li 1992).

En nuestro estudio, el éxito reproductivo fue mayor en el 2003 y el menor en el 2001. Una posible explicación a este evento es que en el año 2003 disminuimos drásticamente las visitas a los nidos y la perturbación fue mínima. Por el contrario, el 2001 fue el año en el cual los nidos fueron visitados e inspeccionados más frecuentemente provocando tal vez una mayor perturbación. Sin embargo, también hay que tener en cuenta que el 2001 ha sido el año más seco registrado en la zona de estudio durante las últimas décadas, por lo que no se descarta que el fracaso de anidación durante el 2001 sea debido a la escasez de alimento.

La mayor mortalidad ocurrió en la etapa de empollamiento. Al respecto, Skutch (1949) menciona que la depredación aumenta en esa etapa debido a que los padres realizan continuamente viajes al nido para llevar alimento a los polluelos, atrayendo así a los depredadores.

CAPÍTULO II. Selección del sitio de anidación

INTRODUCCIÓN

La selección del sitio de anidación se ha ligado fuertemente con la adecuación, ya que las características que tengan los sitios que las aves elijan, pueden influir en el número de volantones exitosos (Martin y Roper 1988). Se ha reconocido que la depredación es la principal causa de la pérdida de la nidada en las aves (Ricklefs 1969). Como consecuencia, la selección del sitio de anidación, radica precisamente en construir los nidos en lugares en donde sean poco probables de ser depredados (Wilson y Cooper 1998).

El éxito reproductivo puede depender de las características del sitio a tres escalas espaciales: (1) micro-hábitat, que se refiere a las características del nido y al substrato en donde se encuentra, (2) parche de anidación, éste se refiere a las características de la vegetación que rodea al nido y (3) el paisaje, que se refiere al tipo de vegetación y características del lugar como cercanía a caminos o arroyos (Martin y Roper 1988, Esely y Bollinger 2001).

Se han propuesto varias hipótesis que predicen qué variables pueden estar influyendo en el éxito reproductivo de las aves. Entre las mencionadas destacan cuatro. A escala de micro-hábitat: (1) hipótesis de “ocultamiento del nido” que predice que entre más escondido está el nido, menor es la probabilidad de ser depredado y (2) hipótesis “altura del nido” que predice que los nidos colocados más altos o bajos con respecto a la distribución típica de la población serán más exitosos (Filliater et al. 1994). A una escala de parche de anidación: (3) hipótesis de “la complejidad del parche de vegetación”, dice que a mayor densidad y complejidad de la vegetación, la depredación será menor porque impiden la movilidad de los depredadores aunque el nido no esté muy oculto (Martin 1993). Por último, a escala de paisaje: (4) hipótesis de “distancia a actividad humana” que predice que los nidos colocados más cerca de sitios de actividad humana son menos depredados (Filliater et al. 1994).

Al igual que otros temas, la información sobre éxito reproductivo y selección de sitios de anidación es mucho menor para especies tropicales que aquellas de las zonas templadas; sin embargo, una tendencia general que se ha identificado, es que en los trópicos, la tasa de depredación de los nidos es mayor que la reportada en la zona templada (Stutchbury y Morton

2001). Algunos de los argumentos que tratan de explicar este patrón, es la existencia de una diversidad mayor de depredadores en los trópicos.

Trogon citreolus construye sus nidos dentro de termiteros arbóreos fabricados por la termita *Nasutitermes nigriceps* (Johnsgard 2000) y únicamente anida en termiteros activos (ver capítulo 1). No obstante, se desconoce si otros factores como las características del termitero, las características de la vegetación alrededor del nido y la estructura del paisaje están influyendo en la selección del sitio de anidación, y además, si dichos factores están determinando el éxito reproductivo de la especie.

En este capítulo nos planteamos los siguientes objetivos:

- (1) Describir el sitio de anidación de la especie.
- (2) Determinar si la selección del sitio de anidación influye en el éxito reproductivo de la especie. En este objetivo nos propusimos probar las cuatro hipótesis mencionadas anteriormente, y además, conocer si existen otras variables que están influyendo en el éxito reproductivo de *T. citreolus*.
- (3) Evaluar la selección del sitio de anidación. Para cumplir este objetivo nos planteamos dos preguntas: ¿A qué escala espacial *T. citreolus* elige el sitio de anidación? y ¿Qué variables están determinando la selección del sitio de anidación?

MÉTODOS

Una vez que los nidos fueron depredados o los pollos abandonaron el nido, procedimos a medir las características de los nidos y la vegetación circundante.

Muestreo del sitio de anidación

Para evaluar las diferencias entre nidos exitosos y fracasados, el sitio de anidación fue medido en las tres escalas: (1) micro-hábitat, (2) parche de anidación y (3) paisaje.

A escala de micro-hábitat medimos las siguientes variables: 1) altura del árbol en donde se encontró ubicado el termitero, 2) diámetro del árbol a la altura del pecho (DAP), 3) cobertura del dosel; esta se expresó como porcentaje, y consistió en la lectura con un densiómetro de la

cobertura a 5 m del nido, en cuatro direcciones (Norte, Sur, Este, Oeste), 4) distancia del termitero al suelo a partir de su base, 5) diámetro del termitero, 6) altura del termitero, 7) diámetro de la entrada al nido, 8) número de ramas que soportan el termitero, 9) diámetro de las ramas que soportan el termitero, 10) longitud del canal de la entrada al nido, 11) número de ramas atravesando el termitero, y 12) orientación de la entrada del nido.

A escala de parche de anidación, hicimos una parcela circular de 22.5 metros de diámetro tomando como centro el árbol que soportaba el termitero. Ésta es un área propuesta como óptima en el estudio de aves (James y Shugart 1970). En cada parcela registramos lo siguiente:

1) Número de árboles, los cuales los clasificamos de acuerdo a su DAP en cuatro categorías 3-15 cm, 16-23 cm, 24-53 cm y >53 cm. Con estos datos calculamos las siguientes variables:

1. Densidad de árboles pequeños cm (DAP 3–15 cm) por ha.
2. Densidad de árboles medianos (DAP 15.1-23 cm) por ha.
3. Densidad de árboles grandes (DAP 23.1-53 cm) por ha.
4. Densidad de árboles extragrandes (DAP >53) por ha.

2) Cobertura vertical del parche de anidación. Esta se refiere a la presencia de vegetación existente en el parche, desde el suelo hasta la parte más alta del dosel. La cobertura vertical la medimos estableciendo dos transectos de 22.5 m, que corrían de norte-sur y este-oeste de la parcela. Aproximadamente cada dos metros a lo largo de cada transecto, colocamos verticalmente un tubo, de tal manera que el tubo lo colocamos 10 veces en cada transecto. El tubo lo marcamos a seis intervalos (0-0.5 m, 0.5-1 m, 1-1.5 m, 1.5-2 m, 2-2.5 m, 2.5-3 m), y registramos la presencia de vegetación tocando el tubo en cada intervalo. Debido a que el tubo medía sólo 3 m de alto, la presencia de vegetación arriba de los 3 metros de altura la registramos de manera visual, estimando intervalos de 3-6 m, 6-10 m, 10-15m y >15. Con estas variables estimamos los siguientes datos:

1. Frecuencia y porcentaje de cobertura de vegetación en el estrato del sotobosque (intervalos de 0–2 m).

2. Frecuencia y porcentaje de cobertura de vegetación en el estrato del mediobosque (intervalos de 2-6 m).
3. Frecuencia y porcentaje de cobertura de vegetación en el estrato del dosel (intervalos >6 m).

La frecuencia de la cobertura vertical de vegetación para cada parche de anidación, la obtuvimos promediando para cada estrato, el número de veces que la vegetación tocó el tubo en cada intervalo. La frecuencia máxima es 20, ya que el tubo se colocó 10 veces en un transecto y 10 veces en otro.

A nivel de paisaje registramos la ubicación del nido con respecto al hábitat: bosque tropical caducifolio (BTC) y bosque tropical subcaducifolio (BTSC). También medimos la distancia promedio de los nidos al sendero y cauce de arroyo más próximos. Los senderos en la Estación representan áreas bien definidas de actividad humana. En este análisis dimos por hecho que todos los senderos tienen un grado de uso similar, lo cual en nuestra experiencia es bastante aproximado.

La evaluación de la selección del sitio de anidación la realizamos buscando para cada termitero utilizado para anidar, un sitio con termitero que no haya sido utilizado (i.e., réplicas). Estos termiteros los seleccionamos en un radio ≤ 50 m en torno al termitero utilizado, esto para asegurarnos que ambos termiteros (nido y réplica) estuvieran en el mismo tipo de vegetación. La caracterización de los sitios no utilizados también fue realizada a nivel micro-hábitat y de parche, tomándose las mismas medidas, excepto aquellas relacionadas exclusivamente con los nidos activos, e.g., apertura de la cavidad. A nivel de parche medimos las mismas variables que a los sitios usados.

Procedimientos estadísticos

Debido a que nuestros datos no presentaron una distribución normal (prueba de Kolmogorov-Smirnov), utilizamos la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (reportada como *U*) para comparar cada variable separadamente entre los nidos exitosos y depredados, y entre los sitios usados y no usados. Además, en cada caso reportamos también la prueba de Levene para la hipótesis de homogeneidad de varianzas. Esta prueba es más apropiada cuando los datos no

presentan una distribución normal (Zar 1996). La prueba X^2 de independencia la usamos para probar si la elección de los termiteros es dependiente de la presencia de termitas. Los resultados fueron reportados como significativos si estuvieron asociados con un valor de $P < 0.05$. Los resultados están reportados como promedio \pm desviación estándar (DE). Debido a los tamaños pequeños de las muestras, en los análisis presentados, los datos de los tres años se analizaron conjuntamente. Todas las pruebas estadísticas las realizamos con el programa estadístico MINITAB (versión 11.21).

Para la comparación entre nidos exitosos y depredados, solamente consideramos a los nidos fracasados por depredación; los nidos abandonados fueron excluidos de este análisis (ver también Wilson y Cooper 1998). No obstante, hicimos un análisis previo en donde incluimos a los nidos abandonados y la significancia de los resultados no difirió en lo absoluto a la presentada en los resultados de este capítulo.

RESULTADOS

Descripción del sitio de anidación

De los 30 nidos encontrados durante los tres años de estudio, 21 (70%) estuvieron ubicados dentro del BTC y 9 (30%) en el BTSC. La orientación de la entrada de los nidos estuvo dirigida de manera proporcional hacia las cuatro direcciones (norte, sur, este y oeste). En las tablas 3, 4 y 5 se muestran las características de los sitios de anidación a escala micro-hábitat, parche de anidación y paisaje.

TABLA 3. Características del sitio de anidación a escala de micro-hábitat ($n = 30$) de *Trogon citreolus*. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001-2003.

Características	PROMEDIO \pm DE	Rango
Altura del árbol (m)	6.8 \pm 2	4 – 13
Diámetro del tronco del árbol (DAP) (cm)	23 \pm 16	10 – 95
Cobertura del dosel (%)	92 \pm 7	68 – 98
Distancia del suelo a la base del termitero (m)	3.5 \pm 1.6	1.6 – 8
Diámetro de los termiteros (cm)	37 \pm 8.0	17 – 63
Altura del termitero (cm)	63 \pm 14	43 – 100
Diámetro de la entrada al nido (cm)	6.8 \pm 0.7	6 – 9
No. de ramas soportando el termitero	2.1 \pm 0.8	1 – 4
Promedio del diámetro de las ramas que soportaban el termitero (cm)	13.1 \pm 6	7 – 28
Longitud del canal (cm)	15 \pm 3	10 – 20
Número de ramas atravesando el termitero	3.7 \pm 3	0 – 11

TABLA 4. Características del sitio de anidación a escala de parche de anidación ($n = 30$) de *Trogon citreolus*. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001-2003.

Características	Promedio \pm DE	Rango
Número total de árboles	76 \pm 22	16 – 119
Árboles pequeños	54 \pm 20	11 – 89
Árboles medianos	13 \pm 7	1 – 28
Árboles grandes	6 \pm 3	1 – 12
Árboles extragrandes	3.6 \pm 3	0 – 9
Cobertura de sotobosque (%)	54 \pm 14	14 – 81
Cobertura de mediobosque (%)	63 \pm 9	36 – 80
Cobertura de dosel (%)	13 \pm 10	1.6 - 48

TABLA 5. Características del sitio de anidación a escala de paisaje ($n = 30$) de *Trogon citreolus*. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001-2003.

CARACTERÍSTICA	PROMEDIO \pm DE	RANGO
Distancia al sendero más cercano (m)	34 \pm 52	1 – 200
Distancia al cauce de arroyo más cercano (m)	62 \pm 53	1 – 239

Diferencias entre nidos exitosos y depredados

ESCALA DE MICRO-HÁBITAT

De 11 variables analizadas, ninguna de ellas mostró diferencias significativas entre nidos exitosos y depredados; únicamente la variabilidad en los datos de la cobertura del dosel fue mayor en los nidos exitosos (Tabla 6). Por otro lado, los datos de las frecuencias de la orientación de la entrada al nido muestran que de los 14 nidos depredados, ninguno estuvo orientado hacia el sur. Por el contrario, los nidos exitosos estuvieron orientados hacia las cuatro direcciones, aunque hubo ligeramente más nidos exitosos con la entrada orientada hacia el sur (40%).

ESCALA DE PARCHE DE ANIDACIÓN

El análisis de la densidad de árboles en el parche de anidación no sugiere diferencias significativas entre los nidos exitosos y depredados (Tabla 7). La cobertura vertical de vegetación en los tres estratos fue ligeramente menor en los parches con nidos exitosos que en los depredados, aunque las diferencias no fueron significativas (Tabla 8). En la tabla 8 también se observa que los datos del dosel de los parches fueron más variables en los depredados que en los exitosos.

ESCALA DE PAISAJE

De los 24 nidos incluidos en el análisis, 17 los encontramos en el BTC y 7 en el BTSC. El número de nidos exitosos y depredados en el BTC fue muy similar (ocho y nueve respectivamente). Por su parte, en el BTSC solamente dos nidos fueron exitosos y cinco depredados.

Tanto los nidos exitosos como depredados estuvieron situados a distancias semejantes del cauce de los arroyos (Tabla 9). En la tabla 9 se puede observar que los nidos exitosos estuvieron más cercanos a los senderos aunque la diferencia no fue significativa.

TABLA 6. Comparación entre las características de los termiteros exitosos vs. depredados, usados para anidar por *Trogon citreolus* y las características de los árboles en donde estaban los termiteros. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001 - 2003.

Características	Exitosos (n = 10)	Depredados (n = 14)	L¹	P	U²	P
Altura del árbol (m)	6.8 ± 2.1	7 ± 2.3	0.89	0.35	131	0.74
Diámetro del tronco del árbol (DAP) (cm)	21.3 ± 7.9	27 ± 21	0.56	0.46	111.5	0.44
Cobertura del dosel (%)	88 ± 11	94 ± 2.4	5.09	0.03	137.5	0.48
Distancia del suelo a la base del termitero (m)	4.3 ± 2	3.4 ± 1.5	1.52	0.23	117	0.66
Diámetro de los termiteros (cm)	36 ± 8	40 ± 10	0.33	0.57	135.5	0.55
Tamaño del termitero (alto) (cm)	61.5 ± 8	58 ± 23	3.13	0.09	105	0.25
Diámetro de la entrada al nido (cm)	6.6 ± 0.7	7 ± 0.7	0.59	0.45	57.5	0.90
No. de ramas soportando el termitero	2.3 ± 0.9	2 ± 0.8	0.08	0.77	120	0.79
Promedio del diámetro de las ramas soportando el termitero (cm)	11.1 ± 3.1	15.7 ± 6.8	4.26	0.05	100.5	0.65
Longitud del canal (cm)	15.3 ± 2.7	14.8 ± 3.5	0.70	0.41	73.5	0.12
Número de ramas atravesando el termitero	3.3 ± 3.4	4.2 ± 2.9	0.29	0.59	111	0.42

¹ Prueba Levene

² Prueba Mann-Whitney

TABLA 7. Comparación del número de árboles en el parche de anidación entre nidos exitosos y depredados de *Trogon citreolus*. Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, 2001-2003.

VARIABLE	EXITOSOS (n = 10)	DEPREDADOS (n = 14)	L ¹	P	U ²	P
Número total de árboles	74 ± 25	77 ± 20	0.118	0.74	125	1.00
Árboles pequeños	53 ± 20	54 ± 22	0.143	0.71	130	0.79
Árboles medianos	12 ± 9	14 ± 7	0.029	0.87	115.5	0.59
Árboles grandes	6 ± 3	5 ± 3	0.346	0.56	136	0.53
Árboles extragrandes	3 ± 3	4 ± 3	0.051	0.82	113.5	0.51

¹ Prueba Levene

² Prueba Mann-Whitney

TABLA 8. Comparación de la cobertura vertical de los parches de anidación entre nidos exitosos y depredados de *Trogon citreolus*. Los valores indican el número de ocasiones en que la vegetación estuvo presente en cada estrato. El número en paréntesis representa el porcentaje de cobertura en cada estrato. Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, 2001-2003.

ESTRATO	EXITOSOS (n = 10)	DEPREDADOS (n = 14)	L ¹	P	U ²	P
Sotobosque (0-2 m)	9.9 ± 2.7 (49%)	10.7 ± 3 (56%)	0.080	0.780	117	0.66
Mediobosque (2-6 m)	11.8 ± 2.4 (59%)	12.8 ± 1.5 (65%)	1.113	0.303	111.5	0.44
Dosel (>6 m)	1.9 ± 0.7 (10%)	3.3 ± 2.6 (15%)	7.693	0.011	104.5	0.24

¹ Prueba Levene

² Prueba Mann-Whitney

TABLA 9. Comparación de los elementos del paisaje entre los nidos exitosos y depredados de *Trogon citreolus*. Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, 2001-2003.

VARIABLE	EXITOSOS (n = 10)	DEPREDADOS (n = 14)	L ¹	P	U ²	P
Distancia al sendero más cercano (m)	32 ± 55	42 ± 56	0.030	0.864	106	0.29
Distancia al cauce de arroyo más cercano (m)	49 ± 39	49 ± 36	0.377	0.546	121.5	0.86

¹ Prueba Levene

² Prueba Mann-Whitney

Selección del sitio de anidación

ESCALA DE MICRO-HÁBITAT

De las variables analizadas a escala de micro-hábitat, encontramos que sólo la altura de los termiteros al suelo fue menor en los termiteros usados que en las réplicas (Tabla 10). Asimismo, los termiteros usados tuvieron menos ramas atravesadas que las réplicas (Tabla 10). La tabla 10 también muestra que la variabilidad entre los datos fue similar, sólo el tamaño de los termiteros fue más variable en los termiteros usados que en los no usados, y la variabilidad en el número de ramas atravesando los termiteros fue mayor en los termitero no usados. Otra variable que indicó ser importante en la selección del sitio de anidación a escala de micro-hábitat fue la presencia de termitas en los termiteros. Los 30 termiteros utilizados para anidar presentaron termitas; en cambio, solamente seis termiteros replica tuvieron termitas ($X^2 = 36.2$, $gl = 1$, $P < 0.01$).

ESCALA DE PARCHE DE ANIDACIÓN

Los datos del muestreo a escala de parche de anidación sugieren que no existen diferencias significativas en la densidad de árboles (Tabla 11), ni en la cobertura vertical de la vegetación en ninguno de los estratos analizados entre los sitios usados y sus replicas (Tabla 12).

TABLA 10. Comparación de las características del micro-hábitat entre termiteros usados por *Trogon citreolus* para anidar ($n = 30$) y no usados ($n = 30$). Los valores son el promedio \pm DE. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001 - 2003.

Variable	Usados	Réplicas	L¹	P	U²	P
Altura del árbol (m)	7.5 \pm 1.8	6.8 \pm 1.9	0.01	0.91	803	0.20
Diámetro del tronco del árbol (DAP) (cm)	23 \pm 16	20 \pm 8	1.03	0.31	909	0.71
Cobertura del dosel (%)	92 \pm 7	93 \pm 3	3.02	0.09	928.5	0.5
Distancia del suelo a la base del termitero (m)	3.5 \pm 1.6	5 \pm 2.2	2.08	0.15	693.5	0.003
Diámetro de los termiteros (cm)	38 \pm 0.8	36 \pm 0.7	0.19	0.66	967.5	0.20
Tamaño del termitero (alto) (cm)	60 \pm 17	64 \pm 7	6.89	0.01	813	0.26
Número de ramas atravesando el termitero	3.7 \pm 3	15 \pm 10	29.91	<0.001	465	<0.001

¹ Prueba Levene

² Prueba Mann-Whitney

TABLA 11. Comparación del número de árboles en el parche de anidación entre sitios usados ($n = 30$) y no usados (replicas) ($n = 30$) por *Trogon citreolus*. Los valores son el promedio \pm DE. Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, 2001-2003.

VARIABLES	USADOS	REPLICAS	L¹	P	U²	P
Número total de árboles	76 \pm 22	73 \pm 16	0.612	0.44	930	0.48
Árboles pequeños	54 \pm 19	51 \pm 15	3.037	0.09	921	0.57
Árboles medianos	13 \pm 7	12 \pm 5	3.004	0.09	889	0.95
Árboles grandes	6 \pm 3	5 \pm 3	0.935	0.34	854	0.63
Árboles extragrandes	3.6 \pm 3	4.1 \pm 3	0.198	0.66	854	0.63

¹ Prueba Levene

² Prueba Mann-Whitney

TABLA 12. Comparación de la cobertura vertical de los parches de anidación entre sitios utilizados ($n = 30$) vs. no usados ($n = 30$) de *Trogon citreolus*. Los valores indican la frecuencia promedio \pm DE con que la vegetación estuvo presente en cada estrato, considerando que 20 es la frecuencia máxima (el número entre paréntesis representa el porcentaje de cobertura en cada estrato). Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, 2001-2003.

ESTRATO	USADOS	RÉPLICAS	L ¹	P	U ²	P
Sotobosque (0-2 m)	11 \pm 3 (54%)	10 \pm 3 (51%)	0.159	0.69	936	0.42
Mediobosque (2-6 m)	12 \pm 2 (63%)	13 \pm 2 (66%)	1.853	0.18	826	0.36
Dosel (> 6 m)	2.6 \pm 2 (13%)	2.3 \pm 1.6 (12%)	0.187	0.90	884	1.00

¹ Prueba Levene

² Prueba Mann-Whitney

DISCUSIÓN

Exitosos vs. depredados: Probando las hipótesis

A escala de micro-hábitat, nuestros resultados no indican que la altura de los nidos o el porcentaje de cobertura del dosel influyera en el éxito reproductivo de *T. citreolus*; incluso, los nidos exitosos tuvieron menor cobertura que los depredados aunque la diferencia no fue significativa. Esto contrasta con lo reportado en otros estudios. Algunos autores han encontrado que una mayor cobertura vegetal (Wray y Whitmore 1979, Martin y Roper 1988, Martin 1992, Norment 1993) y una mayor altura de los nidos (Wilson y Cooper 1998) ayuda a ocultar los nidos de los depredadores.

A escala de parche de anidación, se ha propuesto que los nidos ubicados en parches con mayor densidad y complejidad de vegetación, tendrán menor riesgo de depredación debido a que la vegetación impedirá la movilidad de los depredadores (Martin 1993). No obstante, nuestro análisis del número de árboles y densidad de la estructura vertical del parche no apoya esta hipótesis.

A escala de paisaje se ha sugerido que los nidos cercanos a las áreas frecuentadas por la gente serán menos depredados (Collias y Collias 1984). Esto debido a que la actividad humana puede ocasionar que los depredadores se alejen de esas áreas. No obstante, nosotros no encontramos que los nidos exitosos estuvieran significativamente más cercanos a los senderos que los nidos depredados.

También esperábamos encontrar más nidos exitosos en las áreas cercanas a los cauces de los arroyos, ya que son zonas más húmedas, y en general la vegetación presente en los arroyos es más diversificada y presenta una estructura más compleja (Lott et al. 1987). Por ejemplo, Martin y Roper (1988) mencionan que *Catharus guttatus* parece seleccionar sitios de anidación cercanos a cauces de agua. Sin embargo, tanto el análisis de la distancia de los nidos al cauce del arroyo más cercano, como el análisis del tipo de vegetación registrado directamente en el campo no indican que la cercanía a los arroyos influya en el éxito reproductivo de *T. citreolus*.

Otros investigadores tampoco han detectado asociación entre la selección del sitio y el éxito reproductivo como *Dendroica caerulescens* (Holway 1991) y *Wilsonia citrina* (Howlett y Stutchbury 1997). Al respecto, Wilson y Cooper (1998) mencionan que esta falta de diferencias en las características de nidos exitosos y depredados puede deberse, entre otros factores, a que no se hayan tomado en cuenta las características que pudieran ser relevantes para el organismo. Una de esas características que debería ser evaluada en un futuro es el número de termiteros alrededor de los nidos de *T. citreolus*. De hecho, varios autores han propuesto que una de las características más importantes en la selección del sitio de anidación es la cantidad de sustratos potenciales para construir los nidos (Martin y Roper 1988, Steele 1993, Petit y Petit 1996). Por ejemplo, Martin (1993) menciona que la depredación de nidos de *Catharus guttatus* y *Oporornis tolmiei* fue menor en los parches con mayor número de sustratos potenciales para anidar. Esto es debido a que el depredador se rendirá antes de encontrar la estructura que contiene el nido (Martin y Roper 1988). Otra posibilidad señalada por Filliater et al. (1994) es la gama de depredadores potenciales sea tan variada, que invalide las ventajas de la posición de los nidos.

Es importante señalar, la necesidad de realizar estudios enfocados a identificar los principales depredadores de nidos en este tipo de vegetación. De esta manera nos podríamos plantear nuevas hipótesis específicas a la especie y al hábitat en cuestión, ya que las hipótesis

aquí presentadas posiblemente fueron planteadas para un tipo de vegetación distinto al bosque tropical caducifolio y para una especie con hábitos diferentes a *T. citreolus*.

Selección del sitio de anidación: termiteros usados vs. no usados

Nuestros resultados sugieren que al menos a nivel de micro hábitat existe una selección del sitio de anidación, en este caso el termitero. La presencia de termitas es una característica determinante y primordial en la selección del sitio de anidación, a la cual se supeditan las otras características. La presencia de termitas parece estar relacionada con la consistencia y durabilidad del termitero, y tal vez con las condiciones microclimáticas de la cámara de anidación (Hindwood 1959, Krishna 1969); y no parece tener relación con la defensa por parte de las termitas de los depredadores potenciales, a diferencia de las hormigas citadas por Janzen (1969).

Igualmente, el número de ramas atravesando los termiteros resultó ser una característica importante para la selección del sitio. Esto se relaciona tal vez con la facilidad que tienen los trogones para construir la cavidad, les resulta más difícil a los trogones construir la cavidad en los termiteros que tienen más ramas atravesadas. Con respecto a la altura del nido, los nidos de los trogones estuvieron significativamente a menor altura (3.5 m) que las réplicas (5 m). Nosotros consideramos que esa diferencia de 1.5 m es mínima, y posiblemente se deba a que los termiteros a menores alturas y con termitas son más abundantes

Otro factor que debería explorarse para explicar la selección del sitio de anidación, es la disponibilidad de termiteros. Se ha reconocido que los anidadores de cavidades están más limitados por el sitio de anidación que los que tienen nidos abiertos (Martin y Li 1992). En el caso de *T. citreolus*, la pregunta que deberá responderse en un futuro es ¿qué tan disponibles son los termiteros con termitas, con pocas ramas atravesándolos y ubicados a una altura media? Si bien, la densidad de termiteros en la Reserva es elevada (obs. personal) parece que no todos los termiteros son atractivos para que *T. citreolus* anide en ellos. Sin embargo, a la fecha no hay un estudio que evalúe la densidad y calidad de termiteros en la región.

Por último, una situación que se debe de considerar es que muchos individuos de *T. citreolus* seleccionan el sitio de anidación, construyen la cavidad y comienzan a incubar al final de la temporada seca. Mientras que el muestreo de la vegetación se realiza en la temporada

lluviosa que es tiempo en el cual los pollos abandonan el nido o los depredan. Entonces, las características que tenían los sitios de anidación cuando los Trogones lo seleccionaron, pueden ser muy diferentes a las características que tenían los sitios cuando nosotros los evaluamos, que es cuando los árboles y arbustos caducifolios se llenan de hojas. Esta situación no es exclusiva de Chamela ni del bosque tropical caducifolio, y de hecho ya ha sido examinada por Burhans y Thompson III (1998).

CAPÍTULO III. Movimientos de los juveniles

INTRODUCCIÓN

Los primeros días después de que los pollos abandonan el nido, hasta antes de que ocurra la dispersión, son considerados la parte menos conocida del ciclo de vida de las aves (Pärt 1990; Morton 1991). La investigación de esta etapa es muy importante ya que es una fase crítica para los juveniles. Durante ese tiempo, que puede ser tan extenso como la etapa de empollamiento, los juveniles tienen que comenzar a independizarse de los padres y buscar un sitio nuevo hacia donde dispersarse (Morton 1991). La inexperiencia de los juveniles para forrajear, evitar la depredación y encontrar hábitats de calidad disponibles hacen que ésta sea la etapa de mayor mortalidad en las aves (Royama 1966, Sullivan 1989, Baker 1993).

El conocimiento de la etapa juvenil en las aves es fundamental para establecer planes de conservación de las especies, ya que entre otras cosas, nos permite determinar cuál es el índice de mortalidad de los individuos en esa etapa y predecir qué proporción de la población llega a ser adulto reproductivo (Magrath 1991). Una vez que los individuos logran sobrevivir los primeros meses después de abandonar el nido, la probabilidad de llegar a ser adultos y reproducirse parece ser muy elevada (Magrath 1991).

En este contexto, el conocimiento del patrón de los movimientos de los juveniles, las preferencias de hábitat y las estimaciones del ámbito hogareño es fundamental, ya que tiene consecuencias directas en la conservación (Anders et al. 1998, Vega Rivera et al. 1998). En esta etapa los juveniles aprenden a socializar y establecen jerarquías que repercuten en el largo plazo, en su probabilidad de sobrevivencia y éxito reproductivo (Magrath 1991).

La razón principal del poco conocimiento de la ecología de las aves en su etapa juvenil ha sido los obstáculos logísticos para llevar a cabo estos estudios, ya que una vez que los pollos dejan el nido es muy difícil observarlos (Haas 1995). Una técnica que ha resultado ser muy efectiva para describir la ecología de los juveniles es la radiotelemetría (Bowman y Robel 1977, Anders et al. 1998, Vega Rivera et al. 1998, Salinas 2003), ya que permite seguir los movimientos diarios de los individuos y observarlos de manera directa.

Como en otros temas, el conocimiento de las aves tropicales es mínimo. La familia Trogonidae, una familia netamente tropical, cuyo papel como especie frugívora es relevante en los sistemas que habita, ha sido escasamente estudiada (Johnsgard 2000). En particular, el desarrollo de los trogones en su etapa juvenil es prácticamente desconocido. Se cree que la dependencia de los pollos de trogón hacia los padres puede continuar por al menos dos meses (Johnsgard 2000). Incluso Fodgen (1972 en Johnsgard 2000) observó que los adultos del trogón asiático *Harpactes duvaucelii*, permanecen alimentando a sus hijos aproximadamente cuatro meses después de que los pollos abandonaron el nido. Sin embargo, no hay estudios publicados que detallen el cuidado parental.

Asimismo, no se ha documentado la manera en que los adultos de la familia de los Trogoniformes se reparten la nidada. La mayoría de estos estudios se han concentrado en aves passeriformes, en donde los adultos tienen tres opciones con relación al cuidado de los juveniles: (1) Los adultos pueden cuidar juntos a la nidada, (2) Los adultos pueden dividirse la nidada (*Turdus migratorius*, Harper 1985; *Oenanthe oenanthe*, Moreno 1984; *Calcarius lapponicus*, McLaughlin y Montgomerie 1985), ó (3) un adulto puede cuidar solo a toda la nidada (*Tympanuchus cupido*, Bowman y Robel 1977).

En este contexto, se han propuesto algunas hipótesis para explicar el patrón de cuidado de los juveniles: (1) los adultos dividen la nidada con el fin de localizar más fácilmente a los juveniles y asegurar que se les esté suministrando la cantidad de alimento adecuada (Moreno 1984), (2) la división de la nidada ayuda a reducir el riesgo de depredación de toda la nidada (McLaughlin y Montgomerie 1985), (3) los adultos permanecen juntos al cuidado de la nidada en nidos tempranos con el fin de que el macho pueda vigilar a la hembra, y no tenga cópulas extra-parejas en su siguiente intento de anidación, (Vega Rivera et al. 2000) y (4) un solo adulto cuida a toda la nidada porque su pareja está realizando otras actividades reproductivas (e.g. construyendo otro nido o incubando la segunda nidada) (Vega Rivera et al. 2000).

En este estudio utilizamos la técnica de radiotelemetría para documentar el periodo juvenil de los pollos de *Trogon citreolus*. En particular nos propusimos los siguientes objetivos: **(1) determinar los movimientos de los juveniles, (2) evaluar el tamaño del ámbito hogareño y el uso de hábitat; (3) documentar el desarrollo de los juveniles y el cuidado de éstos por los padres; 4) discutir las implicaciones de este conocimiento para la conservación de la especie.**

MÉTODOS

Búsqueda de nidos

Realizamos una búsqueda intensiva de nidos de trogón en los dos tipos de vegetación presentes en la zona: bosque tropical caducifolio (BTC) y bosque tropical subcaducifolio (BTSC), haciendo un esfuerzo de muestreo equitativo para los dos tipos de vegetación. Registramos la posición geográfica de cada nido con un GPS y consideramos un nido exitoso cuando al menos un juvenil logró salir del nido.

Colocación de radiotransmisores

Tres días antes de que los juveniles abandonaran el nido, lo cual ocurre aproximadamente a los 16 días de edad, les colocamos un radiotransmisor usando un arnés en forma de mochila (Brander 1968). El radiotransmisor fue colocado en el dorso con la antena dirigida hacia la cola. Utilizamos hilo elástico para la elaboración del arnés y lo aseguramos con hilo de nylon y una gota de pegamento. Los transmisores pesaron 1.8 y 2.5 g (Modelo BD – 2G, Holohil System y Wildlife Materials respectivamente) lo cual representó menos del 5% del peso de los pollos a los tres días antes de dejar el nido (52.3 ± 3.7 g). Esta proporción de peso está dentro de lo recomendado para aves que se les instrumenta con arnés (Kenward 2000). En estudios similares no se ha observado que esa cantidad de peso de los transmisores tenga un efecto negativo en la conducta de las aves (Neudorf y Pitcher 1997; Vega Rivera et al. 1998). El promedio de vida de la batería de los transmisores fue de 90 días, la señal pudo detectarse a una distancia de 1 a 3 km, desde un lugar alto, y a 400 a 1000 m sobre el terreno.

Localización de los individuos

La localización de los individuos la hicimos a pie utilizando una antena portátil tipo Yagi de tres elementos y un receptor de mano (Modelo TRX-1000S, Wildlife Materials Inc.). Una vez que localizamos visualmente al individuo marcado, nos acercamos a él lo más posible y tomamos su posición geográfica (i. e., localización) con un GPS (Garmin etrex de 12 canales). Tomamos un mínimo de 20 puntos para cada localización, los cuales fueron promediados. En algunas ocasiones, los juveniles se percataron de nuestra presencia, y se movieron antes de observarlos, sin embargo, hicimos un esfuerzo por registrar su posición inicial, ocasionalmente

basándonos en la intensidad de la señal. Cuando encontramos a un juvenil situado a menos de 30 m de un punto previamente georeferenciado, procedimos a ubicar la posición del juvenil calculando la distancia a dicho punto y determinando la dirección con una brújula. Las localizaciones de cada uno de los individuos las incorporamos al sistema de información geográfico (SIG) de la Estación de Biología Chamela que incluye la topografía, arroyos y senderos.

Observamos la conducta de los juveniles por al menos 30 min. Registramos el tipo de hábitat donde se ubicaban (BTC o BTSC), la frecuencia y duración de la actividad que el juvenil estaba realizando: si estaba perchado, forrajeando, si estaba siendo alimentado por los padres o si realizaba vuelos. Con el fin de obtener un número de registros balanceado entre los individuos marcados, hicimos al menos tres observaciones por semana de cada individuo. La edad de los individuos es expresada en días después de salir del nido, considerando que el día uno es el día en que salió del nido.

Análisis de movimientos

El ámbito hogareño es definido como el área mínima en el cual un animal tiene una probabilidad específica de ser localizado (Worton 1995). Calculamos el tamaño del ámbito hogareño de natalidad para cada juvenil definiéndolo como el área mínima en la cual un juvenil tiene una probabilidad específica de ser localizado, desde el momento de abandonar el nido hasta antes de su dispersión. El estimador que utilizamos para calcular el tamaño del ámbito hogareño fue Kernel al 95 y 50%. En donde Kernel al 95% se consideró como el tamaño del ámbito hogareño y Kernel al 50% se consideró como el área más intensamente utilizada. Los parámetros suavizadores y el tamaño de la cuadrícula fue seleccionada automáticamente usando la extensión "Animal Movements" del programa Arcview (Hooge y Eichenlaub 1997). También calculamos el ámbito hogareño mediante el polígono mínimo convexo a 95% (MPC). Este estimador tiene la desventaja de incluir áreas poco usadas o sin usar y necesita de un mayor número de localizaciones para estimar un ámbito hogareño más exacto (Kenward 2000), a diferencia del Kernel el cual es un método más preciso. Sin embargo, el MPC es el método mejor conocido lo cual nos permite comparar nuestros resultados con otros estudios.

Consideramos las localizaciones consecutivas para cualquier juvenil como independientes porque los puntos fueron separados por más de 24 h, un tiempo suficiente para

que el juvenil se mueva entre cualquiera de dos puntos en el área (White y Garrot 1990). También calculamos la distancia promedio entre localizaciones consecutivas y las utilizamos como un índice de movilidad de un individuo.

Uso de hábitat

Con el fin de conocer si los juveniles tienen preferencia por uno de los dos tipos de vegetación presentes en la zona (BTC y BTSC), contamos en el SIG el número de localizaciones en cada tipo de vegetación para cada individuo (nivel individual) y las localizaciones en cada tipo de vegetación de todos los individuos radiomarcados (nivel poblacional). Esto lo comparamos con puntos generados al azar dentro del área que utilizó cada individuo. Usamos una prueba X^2 de independencia para probar la hipótesis nula de que la disponibilidad del recurso (i.e. hábitat) y su uso son independientes (Marcum y Loftsgaarden 1980). La vegetación de arroyo fue delimitada por una zona buffer de 20 m creada a lo largo de los arroyos existentes. Todos los valores son reportados como el promedio \pm la desviación estándar (DE).

RESULTADOS

De julio a noviembre de 2001-2003, colocamos radiotransmisores a 19 juveniles de *T. citreolus*, que estuvieron repartidos en diez nidadas. De un nido salió únicamente un juvenil, y de los otros nueve nidos lograron salir dos juveniles de cada nido, pero monitoreamos solamente los movimientos de 15 juveniles ya que cuatro murieron al primer día de abandonar el nido (Tabla 13).

TABLA 13. Juveniles de *T. citreolus* instrumentados con transmisores en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001 - 2003.

AÑO	Número de nidos con juveniles con transmisor	Número de juveniles con transmisores	Juveniles depredados al primer día de abandonar nido	Número de juveniles monitoreados
2001	2	1	1	0
		2	0	2
2002	3	2	1	1
		2	0	2
		2	0	2
2003	5	2	1	1
		2	1	1
		2	0	2
		2	0	2
		2	0	2
TOTAL	10	19	4	15

Salida del nido

Los juveniles abandonaron sus nidos después de 15-18 días de haber eclosionado ($n = 19$ juveniles). El abandono de los nidos por los juveniles fue entre el 26 de julio y el 16 de octubre. El tiempo de abandono del nido por los juveniles de una misma nidada fue simultánea en algunos nidos y asincrónica en otros. En tres nidos, los juveniles salieron el mismo día, y en otros tres nidos salieron entre 1 - 2 días de diferencia. Sólo en dos de los nidos logramos ver la salida de los juveniles (un juvenil en cada nido). Los juveniles hicieron llamados continuos antes de abandonar su nido. En ambos casos, observamos al macho cantando a 2 m del nido. Una vez que los juveniles salieron de sus respectivos nidos, volaron a no más de 7 m y se percharon a 30 cm y 3 m del suelo respectivamente. Minutos después hicieron otro vuelo de aproximadamente 12 m.

Repartición de la nidada

La repartición de la nidada entre el macho y hembra varió de un nido a otro. En la tabla 14 se puede observar que en las nueve nidadas monitoreadas, los machos participaron en mayor o menor grado en el cuidado de los juveniles. En cambio, solamente observamos la participación de las hembras en cinco nidadas.

TABLA 14. Repartición de la nidada por los adultos de *T. citreolus*. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001 - 2003.

	Nidadas cuidadas por macho y hembra juntos	Nidadas repartidas entre el macho y la hembra	Nidadas cuidadas únicamente por el macho
Nidadas con un juvenil	1	0	2
Nidadas con dos juveniles	0	4	2

Cuidado parental y desarrollo de los juveniles

Desde el primer día en que los juveniles abandonaron su nido, fue común escucharlos hacer llamados fuertes y continuos mientras que el (los) adulto (s) que los cuidaban no estaban con ellos. Hubo ocasiones en que observamos a los juveniles permanecer en silencio mientras los adultos estaban ausentes. No obstante, cuando un adulto se aproximaba con alimento, los juveniles hacían llamados insistentes. También observamos a los juveniles realizar actividades de acicalamiento y estiramientos de alas, o simplemente permanecer inmóviles perchados en una rama. Durante todo el periodo juvenil, los juveniles se percharon a una altura de 6.8 ± 2.7 m del suelo. Esa altura aumentó ligeramente a lo largo del periodo: los primeros cinco días se percharon a una altura de 5.6 ± 3.4 ($n = 30$ observaciones), y los días siguientes su altura de percha fue a los 7.2 ± 2.4 ($n = 106$ observaciones).

Al momento de abandonar el nido, los juveniles tenían las plumas del cuerpo de color grisáceo con el pecho color ante, las plumas de las alas eran también color grisáceo con manchas color ante. Las plumas de la cola estaban en cañón pero a los 9-10 días después de abandonar el nido ya les había crecido totalmente. A partir de los 20 días de salir del nido, observamos a 7 juveniles, de 12 sobrevivientes, que comenzaron a presentar plumaje de macho, ya que observamos plumas azules en el dorso, las cuales ya eran muy evidentes a los 26 días.

Mortalidad de los juveniles

De los 19 juveniles marcados, 7 (37%) murieron antes de que cumplieran 28 días de haber salido del nido, y 12 (63%) fueron monitoreados hasta que dejó de funcionar la batería del transmisor o se dispersaron. De los siete juveniles muertos, cuatro murieron al día siguiente que

salieron del nido. De estos cuatro, al parecer dos murieron de inanición, ya que los encontramos muertos sin muestras de heridas y con el transmisor puesto y funcionando; uno fue depredado, ya que encontramos el transmisor y restos de plumas y huesos; y uno desapareció, en donde solamente encontramos el transmisor funcionando con el arnés cerrado sin restos del juvenil. De los 15 restantes, tres murieron antes de independizarse: uno a los 10 días, en donde encontramos el transmisor funcionando y el arnés cerrado a mas de 450 m del punto del día anterior; el segundo también fue depredado a los 10 días de salir del nido, en donde encontramos el transmisor y el arnés intactos, y restos del juvenil; y el tercero desapareció a los 28 días, en donde únicamente encontramos el transmisor funcionando y el arnés cerrado.

Alimentación e independencia de los juveniles

En general fue difícil observar el tipo de alimento que se les daba a los juveniles; sin embargo, en algunas ocasiones observamos a los adultos alimentar a los juveniles con frutos (ocho ocasiones), insectos (cinco ocasiones) y orugas (cinco ocasiones). La frecuencia de alimentación de los padres hacia los juveniles disminuyó a partir de los 21 días de salir del nido (Fig. 6), y lo más temprano que observamos a juveniles alimentándose por si mismos de frutas fue a la edad de 25 días de haber abandonado el nido. Las observaciones de juveniles alimentándose por si mismos, ocurrieron cuando el árbol en el que perchaban tenía frutos. Estos árboles eran de las especies utilizadas por los padres, como *Ficus* sp. y *Casearia arguta*

Lo más tarde que observamos a los adultos alimentar a los juveniles fue hasta los 32 días de salir del nido, aunque seguimos observando a los adultos con ellos de 38 a 43 días después de salir del nido. La señal de los 12 individuos se dejó de escuchar en su lugar de nacimiento entre los 40 – 55 días después de salir de su nido, esto ocurrió entre el 5 de septiembre y el 18 de noviembre.

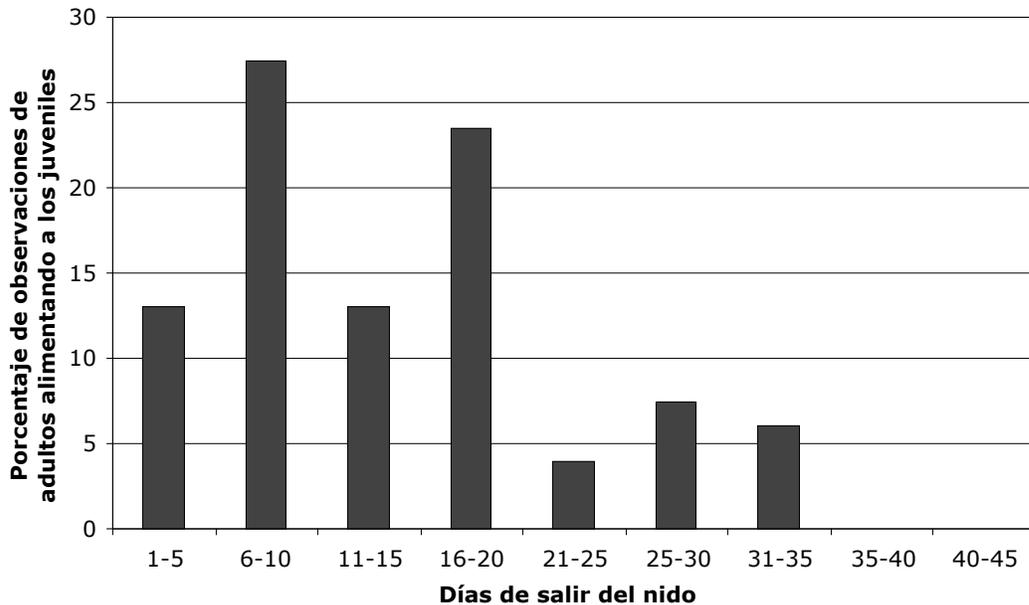


FIGURA.6. Porcentaje de observaciones de adultos de *T. citreolus* alimentando a los juveniles. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco 2001 - 2003.

Movimientos de los juveniles

Los juveniles nunca retornaron al nido después de abandonarlo, y hasta antes de perderse su señal o dispersarse, estuvieron alejados de su nido a una distancia promedio de 120 ± 78 m. No detectamos un patrón que indicara que conforme avanzaran los días, la distancia de los juveniles al nido fuera mayor. Desde los primeros cinco días registramos a unos juveniles ubicados a 6 m de su nido y a otros a más de 250 m. Así mismo, a más de un mes de haber salido del nido, seguimos encontrando a unos juveniles a menos de 6 m del nido y a otros hasta 370 m.

Los juveniles se movieron, entre un día y otro, una distancia promedio de 106 ± 80 m ($n = 108$ registros). La distancia máxima entre ubicaciones consecutivas fue de aproximadamente 380 m registrada en dos individuos con 35 y 40 días de haber salido del nido.

Los juveniles de una misma nidada quienes fueron cuidados solamente por el macho (2 casos), estuvieron separados entre ellos una distancia promedio de 11 ± 9 m (rango de 1 – 26 m). Este promedio no incluye un juvenil que en una ocasión fue observado a 50 m de su hermano pero al siguiente día se encontraron juntos otra vez. En cambio, las nidadas que

fueron repartidas entre el macho y la hembra (4 casos), los juveniles estuvieron separados entre ellos a 155 ± 85 m (rango de 46 – 374 m). En este caso, solamente en una ocasión observamos que los juveniles de una misma nidada coincidieran en un mismo sitio el mismo día. Encontramos que los juveniles de una misma nidada cuidados por el macho estuvieron significativamente más cercanos que las nidadas que fueron repartidas entre el macho y la hembra ($t = 10.11$, $gl = 31$, $P < 0.001$).

Durante los primeros tres días después de que abandonaron su nido los juveniles estuvieron inmóviles el 80% del tiempo que dedicamos a observarlos. Durante una hora, generalmente ellos permanecieron sin cambiarse de rama, o realizaron solamente un vuelo de menos de 10 m. Después de ese tiempo, los movimientos fueron incrementándose con la edad y conforme fue incrementando su capacidad de vuelo, fue cada vez más común observarlos cambiarse de rama constantemente, perseguir a los adultos y moviéndose entre los estratos del bosque para forrajear. De hecho, al final de su periodo de dependencia y después de que se independizaron de los padres, fue común encontrar a los juveniles moviéndose entre los árboles.

En las ocasiones en que observamos a los adultos alimentar a los juveniles, el 88% de las veces los adultos llevaban el alimento a los juveniles sin que estos tuvieran que cambiarse de rama; y el 12% de las veces, los juveniles, quienes tenían mas de 14 días de haber salido del nido, fueron quienes volaron hacia el adulto que estaba perchado de 2 a 7 m de distancia.

Dos juveniles de nidadas distintas monitoreados en el 2003, quienes se independizaron a los 38 y 43 días, y cuya señal desapareció a los 43 y 55 días de abandonar sus nidos, respectivamente, fueron re-localizados un día después ya independizados de los padres a 900 m y 1.7 km de su nido, ambos en dirección noreste (Fig. 7). Los dos juveniles fueron localizados sólo durante los primeros cinco días después de dispersarse, aunque la señal desapareció hasta 10 y 18 días mas tarde.

Ámbito hogareño y uso de hábitat

El tamaño promedio del ámbito hogareño de natalidad de 12 juveniles de *T. citreolus* fue de 7.76 ± 4.55 ha (rango de 2.40 – 15.27 ha) calculado con Kernel al 95%, y de 5.69 ± 3.86 ha

(rango de 1.15 – 12.8 ha) calculado con el polígono convexo mínimo. El tamaño promedio del área más intensamente utilizada fue de 1.37 ± 1.07 ha (rango de 0.22 – 4.16 ha) (Fig. 7).

Los resultados del análisis de uso de hábitat a nivel poblacional muestran que el 80% de las localizaciones de los juveniles monitoreados estuvieron ubicadas dentro del BTC y el 20% en el BTSC. La ubicación de las localizaciones generadas al azar fueron muy similares, el 81% de las localizaciones estuvieron dentro del BTC y el 19% en el BTSC. Estos resultados indican que los juveniles de *Trogon citreolus* usaron el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical subcaducifolio de los arroyos en proporción a su disponibilidad ($X^2 = 14.26$, $gl = 27$, $p > 0.05$). El análisis por separado de cada uno de los juveniles, muestra que ninguno tuvo preferencia por alguno de los tipos de vegetación presentes en la zona.

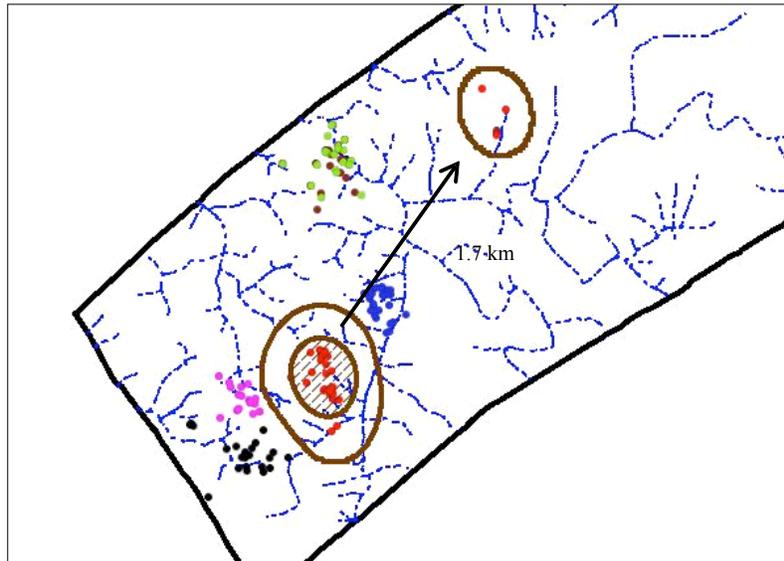


FIGURA 7. Movimientos de cinco juveniles de *T. citreolus* en su ámbito hogareño de natalidad; la zona rayada representa el área más intensamente usada (Kernel 50%) por uno de los juveniles, y la flecha está indicando el sitio hacia donde se dispersó. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala 2001-2003.

DISCUSIÓN

Salida del nido

El abandono del nido por los pollos de trogones ocurrió en el momento en que los pollos están medianamente capacitados para el vuelo. Esta conducta es difícil de generalizar por dos razones, la influencia de la manipulación de los pollos por el investigador, y el grado de desarrollo diferencial de los pollos de la misma nidada. Muchos de los estudios sobre el comportamiento de los juveniles han sido realizados con paseriformes. Por ejemplo, Woodward (1983) determinó que los juveniles de *Molothrus ater* pueden volar cuando salen del nido aunque no tan bien como lo hacen los juveniles de *Cardinalis* spp. (Brackbill 1944) y los juveniles de *Melospiza melodia* (Smith 1978). Por el contrario, los juveniles de *Geothlypis trichas* casi no pueden volar cuando abandonan su nido (Hofslund 1959).

Repartición de la nidada

En nuestro estudio, el significado funcional de la división de las nidadas entre los padres no es claro. Nosotros, al igual que Vega Rivera et al. (2000), observamos los tres diferentes casos de repartición de la nidada: (1) los adultos permanecieron juntos al cuidado de la nidada, (2) los adultos se dividieron la nidada, y (3) un adulto cuidó a toda la nidada. Algunas hipótesis plantean que los juveniles de nidos tempranos son cuidados por ambos padres juntos o por un solo adulto, y que los juveniles de nidos tardíos son repartidos entre los adultos (Bowman y Robel 1977, Moreno 1984, Harper 1985, McLaughlin y Montgomerie 1985). Debido a la etapa tan extensa de anidación, es posible que *T. citreolus* tenga más de un intento de anidación. Sin embargo, no detectamos un patrón que sugiriera que los primeros juveniles que abandonaron su nido fueran cuidados por uno o ambos padres juntos o que los últimos hayan sido repartidos.

Cuidado parental y desarrollo de los juveniles

En general, en otros estudios se han identificado tres etapas en el desarrollo de los juveniles: una fase de inmovilidad, en la que los juveniles comúnmente se “congelan” cuando son observados; una fase de movilidad mediana, en la que los juveniles se acercan a los adultos cuando estos llegan con alimento; y una fase de movilidad amplia, en la que los juveniles siguen a los padres. (*Molothrus ater*, Woodward 1983; *Clamator glandarius*, Soler et al. 1994; *Hylocichla mustelina*, Vega Rivera et al. 2000). En *T. citreolus* ocurre algo similar, sólo que en la

fase de movilidad amplia nosotros no detectamos que los juveniles persiguieran a los adultos, pero sí fue evidente que los juveniles se movieran más entre los árboles que en las fases anteriores.

Aparentemente, los juveniles percharon a baja altura (< 7 m), aunque, cabe señalar que los árboles del bosque tropical de Chamela no sobrepasan los 12 m, por lo que los juveniles estuvieron perchando más cerca del dosel que del suelo. Durante el estudio, nosotros nunca observamos que los juveniles de *T. citreolus* se unieran a otros grupos de juveniles como ha sido reportado para otras especies como *Hylocichla mustelina* (Vega Rivera et al. 1998, Anders et al. 1998) y *Molotrus ather* (Woodward 1983).

Mortalidad de los juveniles

El tiempo que pasa desde que los juveniles abandonan el nido hasta antes de que ocurra la dispersión, ha sido referido como una de las etapas de más alta mortalidad en las aves (Royama 1966, Sullivan 1989, Baker 1993), debida principalmente a la depredación y a la escasez de alimento (Anders et al. 1998). Nosotros encontramos que 37% de los juveniles de *T. citreolus* murieron durante esta etapa. Al parecer, esta mortalidad no es excesivamente alta, ya que en otros estudios de aves se han encontrado resultados similares. Por ejemplo, Bowman y Robel (1977) encontraron que de 24 juveniles de *Tympanchus cupido*, el 33% fueron depredados. Soler et al. (1994), encontraron una mortalidad de 36.8% en los juveniles de *Clamator glandarius*, quienes el 26.3% fueron depredados y el 10.5% murieron por inanición. También, Yackel et al. (2001) registraron que el 39% de los juveniles de *Calamospiza melanocorys* murieron principalmente por depredación. No obstante, la mortalidad de *T. citreolus* durante la primera etapa de su vida puede ser elevada, si consideramos que en la etapa de anidación, el 67% de los nidos fracasaron (ver Capítulo 1).

Alimentación e independencia de los juveniles

Los adultos de *T. citreolus* cuidaron de los juveniles por un periodo de 38-43 días después de salir del nido. Este periodo es ligeramente mayor que el reportado para especies paseriformes (*Zonotrichia albicollis*, dos semanas, Kopachena y Falls 1993; *Poecile atricapillus*, 20 días, Holleback 1974; *Turdus* spp. 17-23 días, Harper 1985; *Hylocichla mustelina*, 32 días, Vega Rivera et al. 2000). Sin embargo, es muy corto comparado con lo encontrado por Fodgen (1972

en Johnsgard 2000) quien observó que los adultos de un trogón asiático *Harpactes duvaucelii*, alimentan a los juveniles por aproximadamente cuatro meses después de que salieron del nido.

Los mecanismos que promueven la independencia han sido abordados por varios autores, quienes básicamente mencionan que el final de la dependencia ocurre cuando los padres restringen el alimento a los juveniles, los agreden físicamente o cuando los juveniles llegan a ser más agresivos unos con otros (Holleback 1974, Davies 1978, Moreno 1984). También se ha sugerido que la independencia de los juveniles ocurre porque ellos deciden irse por sí mismos (Nilsson 1990). En nuestro estudio, nosotros no observamos ningún tipo de agresión de los padres o peleas entre los hermanos, aunque sí detectamos que el suministro de alimento que los adultos les proporcionaban a los juveniles disminuyó a partir de los 20 días de salir del nido, hasta que después de los 32 días ya no observamos a los adultos alimentar a los juveniles.

Con relación al desarrollo del proceso de alimentación, nuestros datos son preliminares. Aunque la primera observación de un juvenil alimentándose ocurrió a los 25 días de dejar el nido, esto pudo ocurrir antes. No obstante, los periodos de observación fueron cortos y el número de individuos observados fue pequeño. Es importante resaltar que las ocasiones en donde observamos a los juveniles alimentándose por ellos mismos, nunca observamos a otros trogones alimentándose en el mismo árbol, lo que puede indicar que los juveniles se alimentaban de una manera oportunista, esto es, que no estaban buscando activamente los árboles. Como en otros casos no hay información publicada que nos permita comparar o complementar nuestras observaciones con otras especies de trogones. Definitivamente este es un campo de trabajo que debe investigarse.

Movimientos de los juveniles

Nilsson (1990), menciona que los juveniles comienzan a dispersarse tan pronto como aprenden a alimentarse por ellos mismos; ya que los que arriban primero a los nuevos sitios, tienen mayor oportunidad de llegar a establecerse y de llegar a ser dominantes. Nosotros pudimos registrar la dispersión de dos juveniles, esta ocurrió 5 y 12 días después de que se independizaran. Aunque nuestros datos son escasos, estos resultados pueden estar sugiriendo que la independencia y la dispersión de los juveniles de *T. citreolus* ocurre en diferentes tiempos. Es probable que al menos otros seis juveniles se hayan dispersado de su sitio de nacimiento, a un

lugar en donde la señal del transmisor no se detectara, ya que éstos se dejaron de escuchar entre los 44 - 55 días después de que los juveniles que los portaban abandonaran su nido y la pila del transmisor duraba aproximadamente 90 días. Otros cinco juveniles portaban transmisores que fallaron desde un inicio, por lo que no podemos estar seguros si se dispersaron o la señal del transmisor falló.

Bowman y Robel (1977) proponen que la dispersión de los juveniles de *Tympanchus cupido*, ocurre en un tiempo particular del año (finales de agosto mediados de septiembre), más que ser específico de la edad. Nosotros no creemos que ese sea el caso de *T. citreolus*. Si tomamos en cuenta el último día en que se dejaron de escuchar los transmisores como el inicio de la dispersión, entonces la dispersión ocurrió en un tiempo muy extenso (entre el 5 de septiembre y el 18 de noviembre).

Es posible que el sitio de dispersión de los dos juveniles de *T. citreolus* que nosotros registramos no sea el definitivo, y que después de que se perdió la señal de los transmisores, los juveniles hayan continuado con sus movimientos de dispersión. Este patrón de dispersión ya ha sido ampliamente reconocido por otros autores quienes señalan que los juveniles continúan alejándose de su lugar de natalidad hasta encontrar un sitio propicio y disponible para ocupar durante la próxima temporada reproductiva (Brewer y Harrison 1975, Bowman y Robel 1977, Soler et al. 1994, Strong y Bancroft 1994, Anders et al. 1998)

Uno de los juveniles de *T. citreolus* se dispersó a 900 m de su nido y el otro juvenil a casi el doble. Anders et al. (1998) encontraron que la dispersión inicial de los juveniles de *Hylocichla mustelina* varió de 0.21 a 4.68 km. Estos autores mencionan que estas diferencias pueden estar asociadas a la disponibilidad de hábitats apropiados. Aunque existe la posibilidad de que los transmisores afectaran los movimientos de dispersión, nosotros no observamos que dichos transmisores afectaran las habilidades de vuelo de los juveniles.

Ámbito hogareño y uso de hábitat

Los juveniles de *T. citreolus* permanecieron en su ámbito hogareño de nacimiento aproximadamente 40 – 55 días después de salir del nido, y ocuparon un área entre 1.15 – 12.8 ha (calculada con el polígono convexo mínimo). Este tamaño de ámbito hogareño es pequeño comparado con especies Galliformes (*Tympanchus cupido*, entre 38 – 87 ha, Boman y Robel

1977), pero mas similar a los Passeriformes (*Hylocichla mustelina*, entre 2.6 – 24.8 ha, Anders et al. 1998). Anders et al. (1998) encontraron que los juveniles de *H. mustelina* que concentraron sus movimientos alrededor del nido (ámbito hogareño estacionario) presentaron tamaños de ámbito hogareño más pequeños (promedio de 4.46 ha) que aquellos que presentaron movimientos progresivos (ámbito hogareño a la deriva) quienes tuvieron tamaños de ámbito hogareño más grandes (promedio de 19.5 ha).

Como en otros temas, no hay estudios con juveniles de otras especies de trogones que nos permitan comparar nuestros resultados. Sin embargo, el tamaño promedio del ámbito hogareño de los juveniles de *T. citreolus* (5.69 ha) es más similar al de los juveniles de *H. mustelina* que presentaron un ámbito hogareño estacionario. Además, nosotros también observamos que los movimientos de los juveniles de *T. citreolus* estuvieron concentrados alrededor del nido y las áreas dentro del ámbito hogareño fueron visitadas continuamente.

Existe un estudio referente a ámbito hogareño de adultos de *T. citreolus* realizado en Chamela. (Renton y Vega Rivera 2002). En dicho estudio encontraron que el tamaño del ámbito hogareño para adultos de *T. citreolus* es de 14 a 300 ha (calculado con el polígono convexo mínimo), y que el área más intensamente utilizada es de 10 ± 5 ha (calculado con Kernel al 50%). Por su parte Labastille y Allen (1969) encontraron que los quetzales adultos tienen un ámbito hogareño de 6 a 10 ha.

En cuanto al uso de hábitat, se ha propuesto que en los ambientes tan marcadamente estacionales, como el bosque tropical caducifolio, las zonas de arroyo pueden representar un refugio importante durante la época seca, cuando los recursos en las laderas son escasos (Ornelas et al. 1993). Nosotros encontramos que ambos hábitats fueron usados en proporción a su disponibilidad. Estos resultados eran de esperarse, ya que los juveniles abandonaron sus nidos entre el 26 de julio y el 16 de octubre. Esos son los meses que abarca la temporada lluviosa en la región de Chamela, época durante la cual los recursos son más homogéneos, y no hay una diferencia estructural importante entre los dos tipos de vegetación, ya que la vegetación del bosque tropical caducifolio tiene hojas en esa época.

Implicaciones para la conservación

Es evidente que hay una carencia de información de la etapa juvenil de las especies de la familia Trogonidae. El entendimiento de esta etapa es fundamental para poder determinar cuáles son los hábitat de crianza, tomando en cuenta no sólo el sitio alrededor del nido, sino también los lugares utilizados por los juveniles durante los 40-55 días después de salir del nido. Además, aunque nuestros datos son escasos, éstos están sugiriendo que los juveniles no permanecen dentro del ámbito hogareño de nacimiento. Es necesario conocer cuáles son los sitios hacia donde los juveniles de *T. citreolus* se dispersan, y cuáles son las áreas que ellos atraviesan para llegar a dichos sitios, ya que la protección únicamente de los sitios de nacimiento, posiblemente no asegure la protección adecuada de las especies. Por ejemplo, Powell y Bjork (1995), en un estudio hecho en Costa Rica, demuestran que los hábitat tienen que estar conectados para permitir las migraciones estacionales de las especies residentes como *Pharomachrus mocinno*. Igualmente Bélisle et al. (2001) encontraron que la pérdida y fragmentación de los hábitat provocara que a tres especies de aves les tomara más tiempo y fuera menos probable que llegaran a sus territorios.

Afortunadamente *T. citreolus* no es una especie que esté en peligro de extinción. Sin embargo, su hábitat está siendo seriamente dañado por las actividades humanas. Como se mencionó anteriormente, los primeros días después de que los juveniles abandonan su nido, es una de las etapas de mayor mortalidad de las aves. El conocimiento de los requerimientos de hábitat durante esa etapa, permitirá fundar las bases que ayuden a entender cuál es el área que los juveniles necesitan para cubrir sus necesidades y poder llegar a ser adultos reproductivos. De esta manera, no solo se contribuirá a la conservación de *T. citreolus*, sino de otras especies que estén asociadas a ella.

LITERATURA CITADA

- ALLEN, A. A. 1944. An Arizona nest of the Coppery tailed trogon. *Auk* 61:640–642.
- ÁLVAREZ DEL TORO, M. 1980. Las aves de Chiapas. 2da ed. Universidad Nacional Autónoma de Chiapas, México.
- ANDERS, A. D., J. FAABORG, Y F. R. THOMPSON III. 1998. Postfledging dispersal, habitat use, and home-range size of juvenile wood thrushes. *Auk* 115:349-358.
- ARIZMENDI, M. C., H. BERLANGA, L. MÁRQUEZ, L. NAVARIJO, Y F. ORNELAS. 1990. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos 4, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- ÁVILA M. DE L., Y B. HERNÁNDEZ. 1990. Contribución a la Biología y distribución del quetzal *Pharomacrus mocinno mocinno* en la reserva “El Triunfo” Chiapas, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- AYALA-ISLAS, D. E. 2001. Aspectos ecológicos de *Xiphorynchus flavigaster* en la selva baja caducifolia de Chamela. Tesis biología. 65p. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- BAKER, R. R. 1993. The function of post-fledging exploration: a pilot study of three species of passerines ringed in Britain. *Ornis Scand* 24:71-79.
- BÉLISLE, M., A. DESROCHERS, Y M. J. FORTIN. 2001. Influence of forest cover on the movement of forest birds: a homming experiment . *Ecology*. 82:1893-1904.
- BOWMAN, T. J., Y R. J. ROBEL. 1977. Brood break-up, dispersal, mobility, and mortality of juvenile prairie chickens. *Journal of Wildlife Management* 41:27-34.
- BRACKBILL, H. 1944. The Cardinal's period of dependency. *Wilson Bull.* 56:173-174.
- BRANDER, R. B. 1968. A radio-package harness for game birds. *Journal of Wildlife Management* 32:630-632.
- BREWER, R., Y K. G. HARRISON, 1975. The time of habitat selection by birds. *Ibis* 117:521-522.
- BRIGHTSMITH, D. J. 2000. Use of arboreal termitaria by nesting birds in the peruvian amazon. *Condor* 102:529–538.
- BULL, E. L., Y J. E. JACKSON. 1995. Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*). Número 148 en *The birds of North America* (A. Poole y F. Gill, Eds.). The Academy of Natural Sciences and American Ornithologists' Union, Philadelphia, USA.
- BULLOCK, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77:5-17.
- BURHANS, D. E., Y F. R. THOMPSON III. 1998. Effects of time and nest-site characteristics on concealment of songbird nests. *Condor* 100:663-672.

- COLLIAS N. J., Y E. C. COLLIAS. 1984. Nest building and bird behavior. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- CUNNINGHAM-VAN SOMEREN. 1973. Calling and flight display assembly of male trogons. Bull. E. Afr. Nat. Hist. Soc. 81-83.
- CORONA- LÓPEZ LOPEZ, A. M. 1999. Patrones de riqueza y abundancia del orden Coleptera en dos regiones con bosque tropical caducifolio en México: Chamela y San Buenaventura, Jalisco. Chiapas: UCAECH.
- DAVIES, N. B. 1978. Parental meanness and offspring independence: an experiment with hand-reared Great Tits *Parus major*. Ibis 120:509-514.
- EGUIARTE, L. E., Y C. MARTÍNEZ. 1985. Feeding habits of the Citreoline trogon in a tropical deciduous forest during the dry season. Auk 102:872–874.
- ESELY, J. D., Y E. K. BOLLINGER. 2001. Habitat selection and reproductive success of loggerhead shrikes in northwest Missouri: a hierarchical approach. Wilson Bulletin 113: 290-296.
- FILLIATER, T. S., R. BREITWISCH, Y P. M. NEALEN. 1994. Predation on Northern Cardinal nest: does choice of nest site matter? Condor 96:761-768.
- GARCÍA-OLIVA, F, A. CAMOU Y J. M. MAASS. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. Páginas 3-10 *en* Historia Natural de Chamela. (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avedaño, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- GAVIÑO DE LA TORRE, G. 1975. Algunas observaciones sobre la biología de *Sula leucogaster nesiototes* (Aves: Sulidae), en la bahía de Chamela, Jalisco, México. Escuela de Ciencias Biológicas de la universidad Autónoma de Morelos. México.
- GURROLA, M. A. 1985. Hábitos alimenticios, reproducción y comportamiento de la chachalaca (*Ortalis poliocephala poliocephala*, Aves: Cracidae) de la región costera de Chamela, Jalisco. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- HAAS, C. A. 1995. Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on an agricultural landscape. Conservation Biology 9: 845-854.
- HALL L. S., Y J. O. KARUBIAN. 1996. Breeding behavior of elegant trogons in southeastern Arizona. Auk 113:143–50.
- HARDY, J. M. 1963. Epigamic and reproductive behavior of the Orange-fronted Parakeet. Condor 65:169–199.
- HARPER, D. G. C. 1985. Brood division in Robins. Animal Behavior 33:466-480.
- HINDWOOD, K. A. 1959. The nesting of birds in the nest of social insects. Emu 59:1–43.

- HOFSLUND, P. B. 1959. A life history of the yellowthroat, *Geothlypis trichas*. Proc. Minn. Acad. Sci. 27:144-174.
- HOLLEBACK, M. 1974. Behavioral interactions and the dispersal of the family in Black-capped Chickadees. Wilson Bulletin 86:466-468.
- HOLWAY, D. A. 1991. Nest-site selection and the importance of nest concealment in the black-throated blue warbler. Condor 93:575-581.
- HOOGE, P. N., Y B. EICHENLAUB. 1997. Animal Movements extension for ARC-VIEW. V. 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK.
- HOWELL, S. N. G. Y S. WEBB. 1995. A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, New York.
- HOWLETT, J. S., Y B. J. STUTCHBURY. 1997. Within-season dispersal, nest-site modification, and predation in renesting Hooded Warblers. Wilson Bulletin 109:643-649.
- HUERTA, S. M. 1994. Aspectos biológicos de *Trogon elegans* y *T. citreolus* en la presa Cajón de Peña, Municipio de Tomatlán, Jalisco, México. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Autónoma de Guadalajara. México.
- JAMES, F. C., Y H. H. SHUGART. 1970. A quantitative method of habitat description. Audubon Field Notes 6: 727-736.
- JANZEN, D. H. 1969. Birds and the ant x acacia interaction in Central America, with notes on birds and other myrmecophytes. Condor 71:240-256.
- JANZEN, D. H. 1988. Tropical dry forest: the most endangered tropical ecosystem. Páginas 130-137 *en* Biodiversity (E. O. Wilson, Ed.). National Academy Press. EE.UU.AA.
- JOHNSGARD, P. 2000. Trogons and Quetzals of the Worlds. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 223 p.
- JUNIPER, T., Y M. PARR. 1998. Parrots: A guide to parrots of the world. Yale University Press, New Haven, CT.
- KENWARD, R. E. 2000. Manual for Wildlife Radio-Tagging. Academic Press, San Diego, California.
- KOPACHENA, J. G., Y B. FALLS. 1993. Postfledging parental care in the White-throated Sparrow (*Zonotrichia albicollis*). Canadian Journal of Zoology 71:227-232.
- KRISHNA, K. 1969. Introduction. Páginas 1-17 *en* Biology of termites (K. Krishna, y F. M. Weesner, Eds.). Academic press. EE.UU.
- LABASTILLE, B. A., Y D. G. ALLEN. 1969. Biology and conservation of the quetzal. Biological Conservation. 1:297-306.

- LOTT, E. 1993 Annotated checklist of vascular flora of Chamela bay region Jalisco, Mexico. Occasional papers of the California Academy of Sciences No 148.
- LOTT, E., S. H. BULLOCK, Y J. A. SOLIS MAGALLANES. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- MAGRATH, R. D. 1991. Nestling weight and juvenile survival in the Blackbird, *Turdus merula*. *Journal of Animal Ecology* 60:335-351.
- MARCUM, C. L. Y D. O. LOFTSGAARDEN. 1980. A nonmapping technique for studying habitat preferences. *Journal of Wildlife Management* 44:963-968.
- MÁRQUEZ-VALDELAMAR, L. M. 1987. Contribución al conocimiento de la biología de *Uropsila leucogastra* (Aves: Troglodytidae) en la región de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- MARTIN, T. 1988. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85:2169-2199.
- MARTIN, T. E. 1992. Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? Páginas 455-473 *en* Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Land Birds (J. M. Hagan y D. W. Johnston, Eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- MARTIN, T. E. 1993. Nest predation and nest sites. *BioScience* 43:523-532.
- MARTIN, T. E., Y P. LI. 1992. Life history traits of open – vs cavity-nesting birds. *Ecology* 73:579-592.
- MARTIN, T. E., Y J. J. ROPER. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90:51-57.
- MAYFIELD, H. 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87:456-466.
- MCLAUGHLIN, R., Y R. MONTGOMERIE. 1985. Brood división by Lapland longspurs. *Auk* 102:687-695
- MIRANDA, F. Y E. HERNÁNDEZ X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28: 29-179.
- MOONEY, H. A., S. H. BULLOCK Y E. MEDINA. 1995. Introduction. Páginas 1-8. *en* Seasonally dry forest (Bullock S. H., H. A. Mooney y E. Medina, Eds). Cambridge University Press, Cambridge, Gran Bretaña.
- MORÁN-DIMAYUGA, A. 2002. Disponibilidad y uso de recursos alimenticios del trogón citrino (*Trogon citreolus*) en el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, México.

- MORENO, J. 1984. Parental care of fledged young, division of labor, and the development of foraging techniques in the Northern Wheater (*Oenanthe oenanthe* L.). *Auk* 101:741-652.
- MORTON M. L. 1991. Postfledging dispersal of Greentailed Towhees to a subalpine meadow. *Condor* 93:466-468.
- MURPHY, P. G. Y A. E. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- NEUDORF D. L. Y T. E. PITCHER. 1997. Radio transmitters do not affect nestling feeding rates by female Hooded Warblers. *J. Field Ornithol.* 68:64 – 68.
- NILSSON, J. A. 1990. Family flock Break-up: Spontaneous dispersal or Parental aggression? *Animal Behavior* 40:1001-1003.
- NOGUERA, F. A., J. H. VEGA RIVERA, Y A. N. GARCÍA ALDRETE. 2002. Introducción. Páginas xv-xxi *en* Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García, y M. Quesada, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- NORMENT, C. J. 1993. Nest-site characteristic and nest predation in Harris Sparrow and White-Crowned Sparrows in the northwest territories, Canada. *Auk* 110:769-777.
- ORNELAS, J. R., M. DEL C. ARIZMENDI, L. MÁRQUEZ-VALDELAMAR, MA. DE L. NAVARIJO, Y H. BERLANGA. 1993. Variability profiles for line transect bird censuses in a tropical dry forest in México. *Condor* 95:422-441.
- PÄRT, T. 1990. Natal dispersal in the Collard Flycatcher: possible causes and reproductive consequences. *Ornis Scandinavica* 21:83-88.
- PERRINS, C. M., Y T. R. BIRKHEAD. 1983. *Avian Ecology*. Blackie. New York.
- PESCADOR-RUBIO, A., A. RODRÍGUEZ-PALAFIX Y F. A. NOGUERA. 2002. Diversidad y Estacionalidad de Arthropoda. Páginas 183-201 *en* Historia Natural de Chamela. (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avedaño, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- PETIT, L. J., Y D. R. PETIT. 1996. Factors governing habitat selection by Prothonotary Warblers: Field test of the Fretwell-Lucas models. *Ecological Monographs* 66:367-387.
- POWELL, G. V. N. Y R. BJORK. 1995. Implications of intratropical migration on reserve design: a case study *using* *Pharomachus mocino*. *Conservation Biology*. 9:354-362.
- RENTON, K. Y A. SALINAS-MELGOZA. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. *Wilson Bulletin* 111:488-493.
- RENTON, K., Y A. SALINAS-MELGOZA. 2002. *Amazona finschi* (Sclater 1864) Loro corona lila. Páginas 341 - 342 *en* Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N.

- García, y M. Quesada, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- RENTON, K. Y J. H. VEGA RIVERA. 2002. *Trogon citreolus* (Gould 1835) (Trogón citrino). Páginas 345 – 346 en Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño, Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- RICKLEFS, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contrib. Zool.* 9:1-48.
- ROYAMA, T. 1966. Factors governing feeding rate, food requirements and brood size of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis.* 108:313-347.
- RZEDOWSKI, J. 1994. Vegetación de México. 6th ed. Limusa Noriega Editores, México.
- SALINAS, M. A. 2003. Dinámica espacio-temporal de individuos juveniles del loro corona lila (*Amazona finschi*) en el bosque seco de la costa de Jalisco. Tesis de maestría en ciencias biológicas. Instituto de biología, UNAM. México.
- SANTANA, C. Y N. CHAVEZ. 2000. EL Quetzal (*Pharomacrus mocinno*) Pag. 265-268 en Las aves de México en peligro de extinción (G. Ceballos, y L. Marquez-Valdelamar, Eds.). Instituto de Ecología, UNAM, México.
- SKUTCH, A. F. 1942. Life history of the Mexican trogon. *Auk* 59:341–348.
- SKUTCH, A. F. 1944. Llife history of the quetzal. *Condor* 46:213-235.
- SKUTCH, A. F. 1948. Life history of the Citreoline trogon. *Condor* 50:137–147.
- SKUTCH, A. F. 1949. Do tropical bird rear as many young as they can nourish? *Ibis.* 91. 430–435.
- SKUTCH, A. F. 1956. A nesting of the Collared trogon. *Auk* 73:354–366.
- SMITH, J. N. M. 1978. Division of labour by Song Sparrows feeding fledged young. *Can. J. Zool.* 56:187-191.
- SOLER, M., J. J. PALOMINO, J. G. MARTÍNEZ Y J. J. SOLER. 1994. Activity, survival, independence and migration of fledgling Great Spotted Cuckoos. *Condor* 96:802-805.
- STEELE, B. B. 1993. Selection of foraging and nesting sites by Black-Throated Blue Warblers: Their relative influence on habitat choice. *Condor* 95:568-579.
- STILES, F. G. 1983. Birds. Páginas 502-544 en Costa Rican natural history (D. H. Janzen, Ed). The University of Chicago Press
- STOTZ, D. F., J. W. FITZPATRICK, T. A. PARKER III, Y D. K. MOSKOVITS. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press. Chicago, U.S.A.

- STRONG, A. M., Y G. T. BANCROFT. 1994. Postfledling dispersal of White-crowned Pigeons: implications for conservation of deciduous seasonal forest in the Florida Keys. *Conservation Biology* 8:770-779.
- STUTCHBURY, B. J. M., Y E. S. MORTON. 2001. *Behavioral Ecology of Neotropical Birds*. Academic Press.
- SULLIVAN, K. A. 1989. Predation and starvation: Age specific mortality in juvenile juncos (*Junco phaenotus*). *Journal of Animal Ecology*. 58:275-286.
- TAYLOR, R. C. 1994. *Trogons of the Arizona borderlands*. Treasure Chest Publications, Tucson, Arizona.
- TREJO, I., Y R. DIRZO. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142.
- VALDIVIA-HOEFLICH, T., J. H. VEGA RIVERA, Y K. STONER. 2005. The Citreoline Trogon as an Ecosystem Engineer. *Biotropica* 37(3): 464–466
- VEGA RIVERA, J. H., J. H. RAPPOLE, W. J. MCSHEA Y C. A. HASS. 1998. Wood Thrush postfledging movements and habitat use in northern Virginia. *Condor*. 100:69 – 78.
- VEGA RIVERA, J. H., C. A. HAAS, J. H. RAPPOLE, Y W. J. MCSHEA. 2000. Parental care of fledgling Wood Thrushes. *The Wilson Bulletin* 112 (2): 233-237.
- WESNEAT, D. F., P.W. SHERMAN, Y M.L. MORTON. 1990. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds. *Current Ornithology*. 7:331-369.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1983. Fruits and the ecology of resplendent quetzals. *Auk* 100:286–301.
- WHITE, G. C. Y R. A. GARROT. 1990. *Análisis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press, New York.
- WIEBE K. 2001. Microclimate of tree cavity nest: is it important for reproductive success in norther flickers?. *Auk* 118:412-421.
- WILSON, R. R., Y R. J. COOPER. 1998. Acadian Flycatcher nest placement: does placement influence reproductive success? *Condor* 100:673-679.
- WOODALL P. F. 2001. Family Alcedinidae. Páginas 130-249 *en* *Handbook of the Birds of the World*, vol. 6, Mousebirds to Hornbills (J. del Hoyo, A. Elliot, y J. Sargatal, Eds.). Lynx Editions. Barcelona, España.
- WOODWARD, P. 1983. Behavioral ecology of fledgling brown-headed cowbirds and their hosts. *Condor*. 85:151-163.
- WORTON, B. 1995. Using Monte Carlo Simulation to Evaluate Kernel-Based home range estimator. *Journal of wildlife management*. 4:794-800.

WRAY, T. II., Y R. C. WHITMORE. 1979. Effects of vegetation on nesting success of Vesper Sparrows. *Auk* 96:802-805.

YACKEL, A. A., S. K. SKAGEN, Y R. D. ADAMS. 2001. Movements and survival of Lark Bunting fledglings. *Condor*. 103:643-647.

ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*, 3rd ed. Prentice-Hall, Englewood, New Jersey.