



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

REQUERIMIENTOS ECOLÓGICOS DE LA GUACAMAYA VERDE

(*ARA MILITARIS*) EN LA COSTA DE JALISCO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

**M. en C. SYLVIA MARGARITA DE LA PARRA-MARTÍNEZ
TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. KATHERINE RENTON
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JORGE E. SCHONDUBE FRIEDEWOLD
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. OCTAVIO R. ROJAS SOTO
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.**

MÉXICO, Cd. Mx. NOVIEMBRE, 2016.



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.



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de septiembre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **DE LA PARRA MARTÍNEZ SYLVIA MARGARITA** con número de cuenta **509013958** con la tesis titulada: **"Requerimientos ecológicos de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en la costa de Jalisco"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. KATHERINE RENTON**:

Presidente:	DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Vocal:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Secretario:	DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
Suplente:	DR. GABRIEL GUTIÉRREZ GRANADOS
Suplente	DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 3 de octubre de 2016.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente al personal administrativo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca No. 220278 para realizar mis estudios de Doctorado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico proporcionado mediante el proyecto: “Factores que influyen en la comunicación acústica en psitácidos: rasgos del ambiente social y físico” (179877) otorgado a la Dra. Katherine Renton.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica mediante los proyectos UNAM-DGAPA-PAPIT-IN203012, y UNAM-DGAPA-PAPIT-IN205716 otorgados a la Dra. Katherine Renton.

A la Fundación Loro Parque A.C. por el apoyo financiero proporcionado al proyecto otorgado a la Dra. Katherine Renton

Al programa de Mejoras a las Tasas de Graduación del Doctorado en Ciencias del Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A mi tutora la Dra. Katherine Renton por su importante apoyo académico, fundamental para el buen desarrollo de mi proyecto de investigación y formación académica.

A los miembros de mi Comité tutor: Dr. Jorge E. Schondube Friedewold y al Dr. Octavio R. Rojas Soto por sus significativas aportaciones académicas a mi proyecto de investigación y formación académica.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi madre, hermanos e hija Silvia Margarita Martínez García, Armando, Isaac, Aurelia y Camila por ser la fuerza que impulsa a mí ser.

Agradezco de nuevo a mi tutora la Dra. Katherine Renton, de quien guardo un enorme reconocimiento y cariño por ser pieza clave de mi formación académica y profesional. A ella siempre la llevaré como reflejo de lo que debe de ser la labor incansable de un profesional dedicado a la investigación científica.

Les agradezco de nuevo de manera muy especial a los miembros de mi Comité tutor integrado por el Dr. Jorge E. Schondube Friedewold y el Dr. Octavio R. Rojas Soto, por todo el apoyo brindado y guía académica, factores que fueron muy importantes para lograr con éxito este proyecto de investigación doctoral.

A los miembros que conforman el jurado: Dra. María del Coro Arizmendi, Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold, Dra. Julieta Alejandra Rosell García, Dr. Gabriel Gutiérrez Granados y Dr. Enrique Martínez Meyer les agradezco su objetiva disposición crítica hacia la mejora de mi proyecto de tesis.

Muy valioso para mí es el reconocer al cuerpo administrativo del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, quienes brindaron todos los recursos y medios necesarios para lograr esta meta académica. A ellos mi total reconocimiento. Quiero destacar a la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Lilia Judith Espinosa Sánchez, Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes, Lilia Jiménez y del Instituto de Biología al Dr. José Martín García Varela y a Rocío González Acosta, por ser personas clave a lo largo de estos enriquecedores cuatro años en los cuales se logró concretar esta propuesta investigación.

Con mucho amor quiero agradecer a Armando H. Escobedo Galván la totalidad de su entrega, fortaleza y apoyo incondicional a mi persona a lo largo de todo este tiempo que hoy se ve reflejado...A él mi más sincero cariño.

A todas aquellas personas que figuraron como importante apoyo moral y académico quiero reconocerles su sincero acompañamiento en esta enriquecedora aventura a: Luis Guillermo Muñoz Lacy (Atta), Alejandro Estrada, Roberto Salazar Aragón, José Agustín Jiménez Rodríguez, Sra. Alicia Delgado, Rodrigo Isaías León Villegas, Paúl Enrique Nava Durán, Roxana Mercedes Villarreal Araujo, Ramsés A. Ríos Castro y Leopoldo D. Vázquez Reyes.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
CAPÍTULO I	
Requerimientos ecológicos de las aves: un enfoque en psitácidos.....	11
Los recursos para las aves.....	12
Las condiciones ambientales y los recursos.....	13
Efecto de la temporalidad sobre los recursos alimenticios.....	14
Los sitios de anidación en aves anidadoras de cavidad.....	15
La respuesta de las aves a la perturbación del hábitat.....	17
La asociación de los psitácidos con los recursos en el ambiente.....	17
Efecto de la temporalidad de los recursos alimenticios en los psitácidos.....	18
Efectos de la disponibilidad de los recursos alimenticios en la reproducción de los psitácidos.....	21
Los psitácidos como anidadores secundarios de cavidades.....	22
Efecto de la perturbación del hábitat en el uso de los recursos por los psitácidos.....	25
Conclusiones.....	27
Agradecimientos.....	28
Literatura citada.....	28
CAPÍTULO II	
Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-nester: the Military Macaw.....	40
Abstract.....	41
Introduction.....	42
Methods.....	43
Study area.....	43
Nest-site characteristics.....	43
Nest area vegetation structure.....	43
Cavity availability.....	43
Statistical analysis.....	44
Results.....	44
Nest-site characteristics.....	44
Tree cavity availability.....	45
Nest-site selection by Military Macaws.....	46
Discussion.....	47
Acknowledgments.....	49
References.....	49

CAPÍTULO III

Optimal diet strategy of a large-bodied psittacine: food resource abundance and nutritional content enable dietary specialization by the Military Macaw.....	51
Abstract.....	53
Introduction.....	54
Methods.....	56
Study area.....	56
Food resource availability.....	57
Military Macaw diet.....	58
Nutritional analysis.....	58
Data analysis.....	59
Results.....	60
Habitat-wide food resource abundance and availability.....	60
Military Macaw diet.....	61
Food resource selection by Military Macaws.....	61
Discussion.....	62
Acknowledgments.....	67
References.....	68

CAPÍTULO IV

Factores que influyen en el uso del hábitat por la guacamaya verde en la costa de Jalisco.....	82
Resumen.....	84
Introducción.....	85
Métodos.....	86
Área de estudio.....	86
Obtención de registros de la guacamaya verde.....	87
Composición de hábitat y configuración del paisaje.....	88
Área de uso por la guacamaya verde.....	89
Disponibilidad de hábitat en el área muestreada.....	89
Parámetros que influyen en la presencia de la guacamaya verde.....	90
Análisis estadístico.....	90
Resultados.....	91
Composición y configuración del hábitat en el área muestreada.....	91
Uso del hábitat por la guacamaya verde.....	95
Selección del hábitat por la guacamaya verde.....	97
Parámetros que influyen en la presencia de la guacamaya verde.....	100
Discusión.....	100
Literatura citada.....	104
CONCLUSIONES GENERALES.....	110
LITERATURA CITADA.....	114

RESUMEN

Los requerimientos ecológicos de recursos alimenticios, sitios de anidación y de hábitat son especie-específicos y pueden ser seleccionados por las aves, aunque pocos estudios han determinado la selección de recursos por las especies. En esta tesis se evaluaron los requerimientos ecológicos y selección de sitios de anidación, recursos alimenticios y de hábitat de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en tres tipos de vegetación de bosque subcaducifolio, caducifolio y pino-encino de la costa de Jalisco.

El primer capítulo presenta una revisión de literatura sobre los requerimientos ecológicos de las aves y en particular de los psitácidos. Concluimos con base en la revisión que los requerimientos ecológicos son uno de los aspectos menos conocidos de los psitácidos y existe escaso conocimiento de la selección de recursos por las especies. Asimismo, la disponibilidad de recursos juega un papel decisivo en su dinámica poblacional, impactando su supervivencia y reproducción.

En el segundo capítulo se evaluaron los requerimientos de anidación y selección de sitios de anidación por la guacamaya verde. Determinamos las características de 12 nidos de la guacamaya verde y comparamos éstos con las características de cavidades encontradas en parcelas de muestreo (100 x 50 m) en cada tipo de vegetación. Las guacamayas utilizaron para anidar cavidades en *Enterolobium cyclocarpum* significativamente más que lo esperado por su baja proporción de cavidades disponibles. Asimismo, las guacamayas seleccionaron los árboles emergentes del bosque para anidar, seleccionando cavidades a mayor altura, en árboles grandes con mayor ancho de entrada y profundidad comparado con las cavidades disponibles. La altura desde el suelo fue el principal criterio que predice que una cavidad sea seleccionada como nido. Esto demuestra que la guacamaya verde es altamente selectiva del sitio de anidación, existiendo una baja disponibilidad de cavidades adecuadas para su anidación.

En el tercer capítulo, se evaluó si la guacamaya verde hace una selección de recursos alimenticios. Establecimos 22 transectos de fenología para evaluar la disponibilidad de recursos alimenticios en tres tipos de vegetación. Determinamos la dieta de la guacamaya verde a partir de observaciones de forrajeo y realizamos análisis bromatológicos del recurso más consumido. La guacamaya verde utilizó 6 especies de plantas para alimentarse, y presentó un nicho alimenticio angosto (Levin's $B = 0.28$), concentrando el forrajeo en las semillas de *Hura polyandra*. Al considerar la disponibilidad de recursos alimenticios se obtuvo un nicho alimenticio más amplio (Hurlbert $H = 0.67$), indicando que la guacamaya consume los recursos en función de su disponibilidad, donde *H. polyandra* fue el recurso más abundante. Las semillas de *H. polyandra* tuvieron un alto contenido de proteína, grasas, minerales y humedad. El alto contenido nutricional junto con la alta abundancia de *H. polyandra* permite a la guacamaya verde especializar su dieta sobre este recurso para satisfacer sus necesidades de energía durante la temporada reproductiva.

Para el cuarto capítulo se determinó el uso y selección del hábitat por la guacamaya verde. Se obtuvieron registros de presencia y ausencia de la guacamaya verde en 150 puntos de conteo repartidos entre los tres tipos de bosque y áreas perturbadas. Se generó un buffer de 11.1 km² alrededor de cada punto conteo dentro del cual se calculó la composición y configuración del paisaje de los tipos de vegetación y usos de suelo utilizando QGIS Wien y Fragstats v4.2.1. Se observó que las selvas tropicales son las más fragmentadas en la costa de Jalisco. En el área de uso la guacamaya verde demostró selección hacia la selva mediana. El estudio resalta la importancia que para lograr la conservación de la guacamaya verde es necesario enfocar los esfuerzos a proteger la selva mediana, vegetación que ofrece importantes recursos de alimento y anidación prioritarios para la supervivencia de la guacamaya verde.

ABSTRACT

Ecological requirements of food resources, nest-sites, and habitat are species-specific, and may be selected by birds, although few studies have determined the selection of resources by species. I studied the ecological requirements and selection of food resources, nest-sites, and habitat by the Military Macaw (*Ara militaris*) in three vegetation types of deciduous, semi-deciduous, and oak forest along the coast of Jalisco, Mexico.

The first chapter presents a review of the literature on ecological requirements of birds, particularly Psittaciformes. Based on this review, we conclude that ecological requirements is one of the least known aspects of parrot ecology, and few studies have evaluated resource selection by parrots. Furthermore, resource availability plays an important role in population dynamics of parrots, impacting their survival and reproduction.

The second chapter evaluated nesting requirements and nest-site selection by the Military Macaw. We determined the characteristics of 12 nests of the Military Macaw, and compared these with the characteristics of cavities found in sample plots (100 x 50 m) in each vegetation type. Military macaws used as nest-sites cavities in *Enterolobium cyclocarpum* significantly more than expected for the low proportion of cavities in this tree species. Macaws selected tall, emergent trees as nest-sites, selecting cavities at a greater height above the ground, with larger entrance diameter, and greater depth than all available cavities. Height above the ground was the main criteria predicting nest-cavity selection by macaws. Our results demonstrate that the Military Macaw exhibits species specific selection of nest-cavities, with a low density of cavities suitable for nesting.

In the third chapter we determined whether the Military Macaw shows food resource selection. We established 22 fruiting phenology transects to evaluate food resource availability for macaws in the three vegetation types. We also determined Military Macaw diet by observations of foraging macaws, and quantified the nutritional content of the most consumed

resource item. Military Macaws used six plant species as food items, and had a narrow dietary niche (Levins' $B = 0.28$), concentrating foraging on seeds of *Hura polyandra*. Considering the proportional availability of food resources, we obtained a broader Hurlbert's niche breadth of $H = 0.67$, indicating that Military Macaws consumed food resources according to their availability, where *H. polyandra* was the most abundant resource. Seeds of *H. polyandra* were also an important source of protein, carbohydrates, minerals and moisture. The high nutritional content together with a high abundance of *H. polyandra* enables the Military Macaw to specialize the diet on this resource to optimize energy needs during the breeding season.

In the fourth chapter we determined habitat use and selection by the Military Macaw. We obtained presence/absence records of the Military Macaw in 150 point-counts dispersed among the three forest types and disturbed areas. We generate a 11.1 km² buffer around each point-count within which we calculated landscape composition and configuration using QGIS Wien and Fragstats v4.2.1. Tropical deciduous and semi-deciduous forests were highly fragmented in the sampling area along the coast of Jalisco. Tropical semi-deciduous forest was the predominant vegetation type in areas used by the Military Macaw, and macaws selected this forest type more than expected by its availability in the landscape. This study highlights the importance of conserving the tropical semideciduous forest which provides important food resources and nest-sites that are priorities for the survival of the Military Macaw.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los requerimientos ecológicos de recursos alimenticios, sitios de anidación y de hábitat son especie-específicos (James y Shugart 1970). Dichos requerimientos pueden ser seleccionados por las especies a partir de su calidad para satisfacer sus necesidades ecológicas (Manly et al. 2002). Por otro lado, la disponibilidad de los recursos no se encuentra de manera uniforme en la naturaleza, lo cual puede influir sobre su uso. Por lo tanto, cuando un recurso es utilizado de manera desproporcionada a su disponibilidad se considera que está siendo seleccionado (Johnson 1980, Manly et al. 2002). Cabe destacar que la mayoría de los estudios que evalúan requerimientos de recursos en las aves demuestran sólo el uso de los recursos y pocos estudios han evaluado la selección de recursos por las especies (Jones 2001), para lo cual se requiere información del uso y de la disponibilidad del recurso (Manly et al. 2002).

Las aves anidadoras secundarias de cavidad no excavan sus propios nidos pero dependen de las oquedades existentes en el ambiente para reproducirse, por lo que la disponibilidad de recursos de anidamiento puede ser una limitante para el número de parejas reproductivas y su tamaño poblacional (Newton 1994). Sin embargo, es escasa la información sobre la disponibilidad de cavidades en los bosques tropicales (Gibbs et al. 1993, Cornelius et al. 2008, Cockle et al. 2011a), y pocos estudios han evaluado la selección de cavidades con características específicas para la anidación (Enkerlin-Hoeflich 1995, Cockle et al. 2011b).

Respecto al alimento, el uso de recursos alimenticios puede estar influenciado por la oferta de éstos en el ambiente (Manly et al. 2002). En este sentido, los recursos asociados con la reproducción de las plantas, como el néctar y los frutos o semillas, deben ser variables en el espacio y el tiempo, y pueden variar mucho entre épocas del año y de un año a otro (Levey y Stiles 1992). Existen pocos estudios de selección de recursos alimenticios por las aves

frugívoras o granívoras, aunque se ha determinado una selección por las aves de frutos con bajos niveles de antioxidantes (Bolser et al. 2013).

Por último, existen varios estudios en aves que han evaluado uso y selección del hábitat desde varias décadas (Grinnell 1917, Kendeigh 1945, Svårdson 1949, Hildén 1965; Block y Brennan 1993). La mayoría de las especies de aves se asocian con tipos de hábitat específicos, lo cual puede estar influenciado por características estructurales y florísticas de la vegetación (Cody 1985). Sin embargo, hay que tener en cuenta que la importancia de los componentes del hábitat puede depender de la escala del estudio (Cueto y López de Casenave 1999, 2000). Lo cual tiene más relevancia con la capacidad intrínseca de movilidad de las aves a través de un paisaje en la búsqueda de diferentes recursos localizados entre sus diferentes elementos (Lima y Zollner 1996, With et al. 1997).

La mayoría de los psitácidos son anidadores secundarios de cavidades (Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego 2006), y pueden demostrar un uso especie-específico de recursos de anidación. Para varias especies de psitácidos se ha reportado que frecuentemente utilizan sitios de anidación con características específicas de especie de árbol, tamaño, altura del piso, ancho de la entrada y profundidad de la cavidad (Renton y Salinas-Melgoza 1999, Heinsohn et al. 2003, Monterrubio-Rico y Enkerlin-Hoeflich 2004, Walker et al. 2005). En el caso de las especies de talla grande como guacamayos, los estudios de anidación han hecho hincapié sobre todo en el uso de sustratos específicos de anidación de especies de árboles o palmeras (Madriz 2004, Renton y Brightsmith 2009), sin aportar información sobre las características de las cavidades utilizadas para anidar o si éstos pueden ser un recurso limitante para su reproducción. Conocer la disponibilidad de cavidades es un aspecto importante que nos permite determinar si las cavidades disponibles en el ambiente son un recurso adecuado para la anidación (Newton 1994). Dado que los psitácidos utilizan con mayor frecuencia cavidades con características

específicas para anidar, la disponibilidad de cavidades adecuadas podría ser un factor que limite las oportunidades de reproducción para estas especies de aves (Beissinger 1996).

Respecto a la dieta, la mayoría de los psitácidos son principalmente granívoros y pueden consumir de una gran variedad de especies de plantas (Renton et al. 2015). Pocos estudios han evaluado la selección de recursos alimenticios por los psitácidos en vida silvestre (Renton et al. 2015), aunque se ha observado que algunas especies de loros pueden ajustar su nicho alimenticio en respuesta a las fluctuaciones y disponibilidad de recursos alimenticios (Renton 2001, Matuzak et al. 2008, Boyes y Perrin 2009, Botero-Delgadillo et al. 2010). De manera particular, para el periquito Uvea (*Eunymphicus uvaeensis*) demostraron selección en la dieta de las especies de plantas que presentan una abundancia de frutos relativamente constante durante todo el año (Robinet et al. 2003).

Respecto al hábitat, algunos estudios indican que las especies de psitácidos de tamaños grandes están más asociados a los bosques con mayor biomasa arbórea y mejor estado de conservación (Marsden y Fielding 1999, Legault et al. 2011). Asimismo, se ha determinado que los psitácidos, en particular los de mayor tamaño, no utilizan de forma homogénea los hábitats disponibles a pesar de que pueden desplazarse entre ellos (Ortiz-Maciel et al. 2010, Legault et al. 2011). Sin embargo, falta determinar cómo la composición y estructura del paisaje influyen en la selección del hábitat.

Los objetivos centrales de la conservación deben dirigirse a las especies y hábitats bajo las categorías de amenaza más críticas. Los psitácidos son una de las familias de aves con mayor número y proporción de especies en riesgo (Bennet y Owens 1997, Olah et al. 2016). Para México, la situación de las 22 especies de psitácidos es muy crítica, donde el 50% de todas las especies mexicanas está en riesgo de extinguirse a corto plazo (Cantú et al. 2007). Las principales amenazas para los psitácidos son la pérdida y modificación del hábitat y la captura ilegal, situaciones que impactan severamente a las poblaciones de

psitácidos, al ocasionar una importante disminución de sus poblaciones naturales (Cantú et al. 2007). Por lo tanto, evaluar la selección de sitios de anidación, recursos de alimento y de hábitat podría indicar las características que hacen a ciertas especies más vulnerables a la perturbación del hábitat por las actividades antropogénicas, mientras otras especies pueden ser más adaptables (Saunders et al. 1991). Asimismo, obtener información sobre la biología y ecología de los psitácidos es importante para identificar y conservar áreas o vegetaciones prioritarias para la conservación. Mientras que generar información sobre los requerimientos ecológicos constituye la base para la toma de decisiones locales y regionales de una especie en particular.

La guacamaya verde (*Ara militaris*) está considerada como una especie vulnerable en la lista roja de la UICN (Collar y Juniper 1992) y clasificada en peligro de extinción en México (SEMARNAT 2002). Las principales amenazas para la supervivencia de esta especie son la pérdida de hábitat lo que ha ocasionado una reducción de casi el 30% en su distribución original (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza 2009). De manera particular en la costa del Pacífico ha sufrido una reducción del 15% en su distribución (Marín-Togo et al. 2012), con una alta presión de saqueo de nidos en la costa de Jalisco (Carreón-Arroyo 1997).

La guacamaya verde habita principalmente en selvas bajas caducifolias, subcaducifolias y perennifolias desde el nivel del mar hasta los 1,500 m, y en áreas de pino-encino hasta los 2,200 m (Forshaw 1989). La especie anida principalmente en oquedades en riscos (Forshaw 1989, del Hoyo et al. 1997), pero en Jalisco se reporta su anidación en cavidades de árboles (Carreón-Arroyo 1997). Asimismo, puede hacer uso de distintos recursos alimenticios a lo largo de su distribución (Morales-Pérez 2005, Contreras et al. 2009). Donde la composición florística de ciertas especies de plantas es un determinante para su presencia (Rivera-Ortíz et al. 2013). Por lo que ésta podría estar asociada con la existencia de ambientes heterogéneos en los que se encuentren los diferentes hábitats requeridos. Determinar los requerimientos ecológicos

de la guacamaya verde durante la temporada reproductiva es conocimiento prioritario para contribuir a la conservación de esta especie amenazada.

Por lo tanto, el presente estudio consiste en determinar los requerimientos ecológicos de sitios de anidación, recursos alimenticios, y de hábitat para la guacamaya verde (*Ara militaris*) en la costa de Jalisco, evaluando la selección de recursos que podría influir en su distribución y estado de conservación. Dicho estudio es novedoso al presentar información sobre la selección de recursos a diferentes niveles (recurso, hábitat, y paisaje a nivel local) para contribuir al conocimiento sobre los requerimientos ecológicos de esta especie en peligro. Asimismo, la presente investigación generó información relevante para comprender los procesos de selección de los recursos específicos de alimento y anidación, así como la selección del hábitat a nivel local. Al ser una especie con una situación crítica en la disminución de su distribución, es necesario hacer mayores esfuerzos de conservación de los hábitats potencialmente idóneos para su reproducción. Conocer los requerimientos ecológicos específicos para esta especie es de suma importancia para evaluar las amenazas potenciales para su persistencia, y así poder tomar medidas efectivas para su conservación.

La presente tesis doctoral está estructurada en cuatro capítulos que abordan el análisis del uso y selección de recursos de sitios de anidación, alimento y hábitat. En el primer capítulo de la tesis se presentará una revisión del tema central del proyecto de investigación sobre los requerimientos ecológicos de aves en general y haciendo un énfasis en el grupo de los psitácidos. Para el segundo capítulo se determinará la disponibilidad y características de las cavidades para evaluar si la guacamaya verde realiza una selección de sitios de anidación. En el tercer capítulo se determinará la dieta de la guacamaya verde y su relación con la disponibilidad de los recursos alimenticios, para evaluar si la guacamaya utiliza los recursos alimenticios de acuerdo a su disponibilidad. Para el cuarto capítulo se evaluarán los elementos de composición y estructura del paisaje que pudieran estar influyendo en la presencia y

selección de hábitat por la guacamaya verde a nivel local en dos sitios de la costa de Jalisco. De tal forma, la presente investigación generará información relevante para comprender los procesos de selección de los recursos específicos de alimento y anidación, así como la selección del hábitat.

CAPÍTULO I

(Publicado)

REQUERIMIENTOS ECOLÓGICOS DE LAS AVES: UN ENFOQUE EN PSITÁCIDOS

Sylvia Margarita de la Parra-Martínez, Miguel Ángel De Labra-Hernández y

Katherine Renton

Forma de citar:

de la Parra-Martínez, S.M., M.A. De Labra-Hernández y K. Renton. 2016. Requerimientos ecológicos de las aves: un enfoque en psitácidos. Pp 35-62 En F.G. Cupul Magaña (ed). Tópicos sobre ciencias biológicas. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de la Costa, México.

Capítulo II

Requerimientos ecológicos en las aves: un enfoque en psitácidos

*Sylvia Margarita de la Parra-Martínez
Miguel Ángel De Labra-Hernández
Katherine Renton*

Los recursos para las aves

Los recursos son elementos del ambiente que son consumidos o utilizados por un organismo para obtener energía y llevar a cabo sus actividades vitales (Tilman, 1982). En esta interacción, el hábitat cumple un papel importante al proporcionar la variedad de recursos utilizados. En hábitats heterogéneos, donde la disponibilidad de los recursos no es constante, los organismos deben distribuirse en los hábitats que ofrecen los mejores recursos (MacArthur y Pianka, 1966). Por lo tanto, los recursos pueden ser factores que limitan la supervivencia y reproducción de los organismos (Martín, 1987; Newton, 1998).

Para las aves, los recursos son los nutrientes o el alimento que consumen; además, los sitios de anidación constituyen recursos para las aves que anidan en cavidades de árboles (Newton, 1998). A su vez, la disponibilidad del alimento y los sitios de anidación pueden influir en el uso del hábitat por las aves (Andrewartha y Birch, 1984; Cody, 1985). Se ha demostrado que las aves frugívoras muestran fluctuaciones en su abundancia, movimientos y uso del hábitat como respuesta a la variación espacio-temporal en la disponibilidad y abundancia de los recursos que consumen (Levey, 1988; Loiselle y Blake, 1991). Respecto a los sitios de anidación, la disponibilidad de

cavidades existentes puede limitar el número de parejas reproductivas y el tamaño poblacional de las aves que requieren este recurso para anidar (Newton, 1994a, 1994b; Cockle *et al.*, 2010, 2011). Por lo tanto, el alimento y los recursos de anidación son componentes clave en el uso y selección del hábitat por las aves (Jones, 2001), y generalmente estos componentes se relacionan con la estructura de la vegetación (Rotenberry y Wiens, 1980).

Por otro lado, los recursos no siempre son accesibles para los individuos y su disponibilidad no se encuentra de manera uniforme en la naturaleza (Manly *et al.*, 2002). En el ambiente, la accesibilidad y disponibilidad de los recursos varían en función de diversos factores, principalmente por cambios en las condiciones ambientales, disturbios como los huracanes e incendios, así como por la deforestación y la fragmentación de los bosques (Newton, 1994b; Lindenmayer y Fischer, 2006).

Las condiciones ambientales y los recursos

Las condiciones ambientales como temperatura, precipitación y humedad relativa son definidas como factores ambientales abióticos que varían en espacio y tiempo, y respecto a los que los organismos responden de diferentes maneras (Begon *et al.*, 1988). A diferencia de los recursos, las condiciones no son consumidas o utilizadas por los organismos; sin embargo, tienen efectos sobre distintos componentes de las poblaciones (Begon *et al.*, 1988). La temporada reproductiva es un periodo crucial en los individuos que puede estar regido por el clima, principalmente la temperatura para diferentes grupos de organismos como aves (Crick *et al.*, 1997; Li y Brown, 1999), mamíferos (Réale *et al.*, 2003) y anfibios (Beebe, 1995). En particular, los ciclos biológicos de las aves están relacionados con variables climáticas como la temperatura y la precipitación (NWF/ABC, 2002), las cuales a su vez influyen en la disponibilidad de alimento como insectos, flores y semillas (Boat y Grant, 1984; Vélchez *et al.*, 2004; Bolger *et al.*, 2005).

La reproducción de las aves ocurre de manera estacional en una época específica del año y tiende a estar sincronizada con el periodo de mayor abundancia de recursos alimenticios durante la crianza de

los pollos, lo cual garantiza su desarrollo (Perrins, 1970). Los estudios realizados indican que las variaciones en disponibilidad de recursos alimenticios, como consecuencia de las condiciones ambientales, pueden afectar varios aspectos reproductivos en las aves como el comienzo de la anidación, tamaño de puesta, el crecimiento de los pollos y el éxito reproductivo (Gibbs y Grant, 1987; Martin, 1987; Curry y Grant, 1989). De manera particular, las fluctuaciones interanuales de la precipitación como consecuencia de los fenómenos de El Niño y La Niña, influyen en la disponibilidad de recursos alimenticios, impactando con ello la reproducción y la dinámica poblacional de las aves, particularmente en ambientes estacionales (Boat y Grant, 1984; Gibbs y Grant, 1987; Curry y Grant, 1989; Li y Brown, 1999; Christman, 2002; Bolger *et al.*, 2005). Por lo que la disponibilidad del alimento durante la temporada de anidación es un factor determinante que puede afectar el éxito reproductivo de las aves.

Efecto de la temporalidad sobre los recursos alimenticios

La temporalidad en la oferta de recursos alimenticios en el ambiente puede influir sobre la manera en cómo las aves utilizan el alimento que van teniendo disponible, impactando también la distribución y abundancia de los individuos. En este sentido se ha observado que la reproducción de las plantas es más variable en el espacio y el tiempo que en la producción del follaje, por lo que puede presentar variaciones anuales e interanuales (Levey y Stiles, 1992). Debido a esto, la disponibilidad de los recursos para las aves nectarívoras y frugívoras, en comparación con las aves insectívoras, suelen ser menos constantes y predecibles en el tiempo y el espacio (Levey y Stiles, 1992). Por lo cual las aves deben ser capaces de adaptarse a las variaciones en la disponibilidad de recursos y seguir la oferta de los recursos alimenticios empleando distintas estrategias, o bien mostrar cierta plasticidad en el uso de los mismos (Leighton y Leighton, 1983; Fleming, 1992).

Por otro lado, las aves pueden ser clasificadas como generalistas o especialistas en el uso de los recursos alimenticios (Recher, 1990; Stotz *et al.*, 1996); asimismo, pueden ser consideradas estereotipadas o elásticas según la forma en que explotan los recursos disponibles

(Morse, 1980). Así, podría ocurrir que las especies con mayor plasticidad en el uso de recursos puedan adaptarse mejor a cambios en el ambiente, mientras que las especialistas podrían ser más vulnerables ante estos cambios (Recher, 1990; Julliard *et al.*, 2006; Devictor *et al.*, 2008). Finalmente, el observar y estudiar estas redes de comportamiento entre las aves, así como el uso de sus recursos, permiten entender cómo las aves interactúan con sus recursos a nivel espacial y temporal (Levey y Stiles, 1992; Herrera *et al.*, 2011; Blendinger *et al.*, 2012).

En ambientes estacionales la fenología de las plantas está determinada por los patrones en los regímenes de precipitación (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; White, 1994; Borchert, 1999). Estos patrones estacionales provocan fluctuaciones temporales en la disponibilidad de recursos como flores y frutos, lo que a su vez influye en la distribución y abundancia de las aves frugívoras y nectarívoras (Leighton y Leighton, 1983; Loiselle y Blake, 1991). En el sureste de México la estacionalidad de la precipitación explica el patrón temporal en floración de las plantas, patrón que determina el comportamiento de forrajeo en distintas especies de colibríes que emplean diferentes estrategias como movimientos temporales hacia sitios con recursos florales, o cambios en la dieta al consumir insectos durante la época de escasez de alimento (Toledo, 1995). Para el cuervo hawaiano (*Corvus hawaiiensis*) su dieta está determinada por la disponibilidad de recursos, presentando un comportamiento generalista cuando los recursos son escasos en el ambiente (Sakai *et al.*, 1986). Además, en primavera y verano esta especie realiza movimientos altitudinales hacia sitios más altos que en otoño e invierno (Giffin *et al.*, 1987), patrón que corresponde a los picos de fructificación en cada sitio (Sakai *et al.*, 1986). Por lo tanto, los movimientos altitudinales parecen estar fuertemente relacionados con la disponibilidad del alimento y son mucho más frecuentes en las especies frugívoras y nectarívoras (Levey y Stiles, 1992).

Los sitios de anidación en aves anidadoras de cavidad

Las aves que necesitan cavidades para anidar pueden dividirse en aves excavadoras, principalmente de la familia *Picidae*, y aves que

no excavan sus nidos, conocidas comúnmente como anidadores secundarios de cavidad. Las aves que anidan en cavidades tienen preferencia por ciertas especies de árboles o sustratos con características específicas como tamaño, edad o condición (Li y Martin, 1991; Rudolph y Conner, 1991; Sandoval y Barrantes, 2006; Acosta-Pérez *et al.*, 2013). Para las aves excavadoras primarias de cavidad, como los carpinteros, la disponibilidad de sustratos como árboles muertos en pie o árboles maduros de talla grande son determinantes en proporcionar espacios para la construcción de cavidades como sitios de anidación (Gibbs *et al.*, 1993; Sandoval y Barrantes, 2006). Por otro lado, especies como el pájaro carpintero mexicano (*Picoides scalaris*) prefieren construir sus nidos en sustratos de menor dureza que le permiten excavar con mayor facilidad, como los escapos florales secos del maguey pulquero (Acosta-Pérez *et al.*, 2013).

Por su parte, los anidadores secundarios de cavidad dependen de las cavidades preexistentes y, por lo tanto, la disponibilidad de sitios adecuados para la anidación puede limitar el número de parejas reproductoras (Newton, 1994a). Además, algunas aves anidadoras secundarias de cavidad seleccionan para anidar cavidades con características específicas, con base en su altura desde el suelo, ancho de entrada y profundidad (Li y Martin, 1991). De manera particular, se ha observado que la selección de cavidades a una mayor altura sobre el suelo es el principal criterio de selección que reduce el riesgo de depredación (Nilsson, 1984; Wilcove, 1985; Li y Martin, 1991; Newton, 1994b; Cockle *et al.*, 2011).

También se ha documentado que puede existir una repartición de los recursos de anidación entre las especies de aves anidadoras secundarias de cavidad en función del tamaño corporal. En una comunidad de cinco especies de anidadores secundarios se determinó que la golondrina bicolor (*Tachycineta bicolor*) y el azulejo pálido (*Sialia currucoides*) ocuparon las cavidades más pequeñas y con entradas más estrechas, a diferencia del pato monja (*Bucephala albeola*) y el carpintero de pechera (*Colaptes auratus*), que ocuparon las cavidades más grandes, mientras que el estornino pinto (*Sturnus vulgaris*) utilizó las cavidades de tamaño intermedio (Belthoff y Ritchison, 1990).

La respuesta de las aves a la perturbación del hábitat

El hábitat puede ser considerado como el subconjunto de factores ambientales físicos que permiten a un organismo sobrevivir o reproducirse (Block y Brennan, 1993). El cambio de uso del suelo debido a actividades antropogénicas ha afectado a casi el 50% del planeta y es la principal fuerza de la pérdida de la biodiversidad (Vitousek *et al.*, 1997). La deforestación ha afectado al 70% de las aves que habitan en los bosques tropicales, particularmente las especies de gran tamaño y con requerimientos específicos son más sensibles a la degradación del hábitat (Thiollay, 1999). Si bien algunas especies de aves, como las asociadas a los bordes y claros de selva, se ven favorecidas por la perturbación del hábitat, las aves especialistas son más afectadas por la degradación del hábitat (Thiollay, 1996). El águila *Harpia harpyja* es una especie que prefiere anidar en áreas con mayor cobertura de selva y estado de conservación, evitando por completo las zonas perturbadas (Vargas y Vargas, 2011). Por otro lado, la degradación del hábitat modifica procesos ecosistémicos como la interrupción de la dispersión de semillas por las aves frugívoras (Lambert, 1991).

La asociación de los psitácidos con los recursos en el ambiente

Los psitácidos muestran amplia capacidad de movimiento, cubriendo distintos hábitats, por lo cual podrían elegir o seleccionar algunos hábitats según la disponibilidad de recursos (Amuno *et al.*, 2007; Stahala, 2008; Ortiz-Maciel *et al.*, 2010; Legault *et al.*, 2011). Además, se alimentan de frutos, semillas y flores de distintas especies de plantas (Galetti, 1993; Renton, 2001) que muestran alta variabilidad fenológica en su productividad (Hilty, 1980; Loiselle y Blake, 1991); por lo tanto, los psitácidos necesitan adaptarse a las fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos alimenticios que consumen. Asimismo, los psitácidos son anidadores secundarios de cavidades (Forshaw, 1989; Monterrubio-Rico y Escalante-Pliego, 2006), por lo que dependen de la disponibilidad de cavidades con condiciones adecuadas para su anidación (Cockle *et al.*, 2008). Finalmente, los

psitácidos son la familia de aves más amenazada a nivel global, principalmente por la pérdida y fragmentación de sus hábitats (Bennett y Owens, 1997; BirdLife International, 2016; Olah *et al.*, 2016), por lo que el estudio de sus requerimientos ecológicos y su relación con los recursos provee información ecológica fundamental para su conservación.

Efecto de la temporalidad de los recursos alimenticios en los psitácidos

Los psitácidos se alimentan principalmente de semillas y frutos de una variedad de especies de árboles (Galetti, 1997; Renton, 2001; Ragusa-Netto, 2004; Vaughan *et al.*, 2006; figuras 1 y 2) y ocasionalmente consumen néctar, flores, hojas, madera e insectos (Moorhouse, 1997; Ragusa-Netto y Fecchio, 2006; Chapman, 2007). Sin embargo, la mayoría de los estudios realizados demuestran que en general los psitácidos son principalmente granívoros (Janzen, 1981; Galetti, 1993; Renton, 2001; Renton *et al.*, 2015). La capacidad de movimiento de estas aves les permite explotar recursos distantes, en un área amplia, con un potencial de heterogeneidad espacial y temporal en la disponibilidad de recursos. En relación con lo anterior, los psitácidos podrían mostrar distintas adaptaciones en el comportamiento de forrajeo en respuesta a la variación en la disponibilidad de recursos alimenticios.

En distintas regiones geográficas y hábitats, se ha observado que varias especies de psitácidos muestran fluctuaciones temporales en su abundancia, que coinciden con las fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos que consumen (Beeton, 1985; Wirminghaus *et al.*, 2001; Ragusa-Netto, 2004, 2007; Karubian *et al.*, 2005; Manning *et al.*, 2007; Rivera-Ortiz *et al.*, 2008). En las selvas tropicales de la Amazonía de Perú, Ecuador y Brasil, algunos psitácidos (géneros *Ara*, *Orthopsittaca*, *Amazona*, *Brotogeris*) presentan variación espacio-temporal en su abundancia, que coincide con los periodos de mayor producción de los frutos y flores que consumen (Renton, 2002a; Karubian *et al.*, 2005; Ragusa-Netto, 2007, 2008). Cabe mencionar que algunas especies de psitácidos dependen de un recurso alimenticio específico, el cual puede ser clave para la abundancia y distri-

bución de sus poblaciones. En Mato Grosso, Brasil, el periquito *Brotogetis chiriri* consume principalmente los frutos del árbol más común, *Protium heptaphyllum*, y su abundancia aumenta considerablemente a principios de la estación seca cuando la producción de frutos es mayor (Ragusa-Netto, 2008). Igualmente, en la isla de Seram, Indonesia, la densidad de la cacatúa (*Cacatua moluccensis*) está positivamente correlacionada con la densidad de *Octomeles sumatranus*, árbol que utiliza como nido, y con la de *Ficus* sp., especie vegetal considerada como recurso alimenticio clave (Kinnaird *et al.*, 2003).



Figura 1. Perico frente naranja (*Eupsittula canicularis*) alimentándose de semillas del árbol *Heliocarpus pallidus* en la Estación de Biología Chamela, Jalisco. (Foto cortesía de Christian Schmid).

Una de las estrategias más frecuentemente reportadas en los psitácidos es el cambio de dieta como respuesta a las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos alimenticios (Renton *et al.*, 2015). Por ejemplo, en los bosques de galería del sur de El Pantanal en Brasil, varias especies de psitácidos se alimentan de frutos durante la estación de lluvias, mientras que durante la estación seca se alimentan de néctar (Ragusa-Neto y Fecchio, 2006). Asimismo, se ha observado



Figura 2. Guacamaya verde (*Ara militaris*) alimentándose de los frutos del árbol *Bursera aptera* en el bosque tropical caducifolio de la región del Alto Balsas de Guerrero. (Foto cortesía de Leopoldo D. Vázquez-Reyes.)

plasticidad alimenticia temporal en especies de psitácidos de África y Australia, que cambian su consumo de plantas a invertebrados como respuesta a la variación en la disponibilidad de los recursos vegetales (Cannon, 1981; Greene, 1998; Selman *et al.*, 2002; Boyes y Perrin, 2013). Por otro lado, varias especies de psitácidos cambian las especies de plantas que consumen según la variación fenológica (Greene, 1998; Boyes y Perrin, 2009; Díaz *et al.*, 2012).

Los psitácidos también pueden mostrar cambios en el uso del hábitat como una estrategia para seguir la disponibilidad de recursos. Este comportamiento se ha observado en el perico *Cyanoramphus novaezelandiae* de Nueva Zelanda (Greene, 1998) y en el loro *Amazona finschi* de los bosques secos del oeste de México (Renton, 2001). Asimismo, los psitácidos pueden realizar movimientos diarios y estacionales, así como migraciones de larga distancia en respuesta a la declinación estacional en la disponibilidad del alimento (Saunders, 1980; Symes y Perrin, 2003; Bjork, 2004). Esto se ha demostrado para especies de talla grande como el loro *Amazona guatemalae*,

que realiza movimientos estacionales de larga distancia (138 ± 61.9 km), desde Tikal en Guatemala hasta los bosques húmedos del sur de México, patrón que coincide con la declinación de recursos alimenticios en Tikal durante la época no-reproductiva (Bjork, 2004). De igual forma, la guacamaya *Orthopsittaca manilata* se desplaza grandes distancias al seguir la fenología de fructificación de la palma *Mauritia flexuosa* (Silva, 2009).

Así, los psitácidos desarrollan estrategias de forrajeo como cambiar la dieta, modificar el uso del hábitat y realizar movimientos para seguir la variación espacial y temporal de los recursos que consumen (Renton *et al.*, 2015). Esta plasticidad en el uso de los recursos alimenticios que muestran algunas especies de psitácidos podría ser ventajosa en hábitats heterogéneos donde el forrajeo debe ser optimizado. Asimismo, las distintas estrategias que muestran los psitácidos en el seguimiento de los recursos alimenticios podrían hacer referencia a la teoría del forrajeo óptimo al ser estrategias para optimizar la dieta, parche de forrajeo y los movimientos entre parches (MacArthur y Pianka, 1966; Pyke, 1977, 1984).

Por otro lado, en psitácidos, como en otras aves, las estrategias de seguimiento y búsqueda de recursos alimenticios podría obedecer a un componente hereditario; además de información social de contacto mediante aprendizaje de la parvada (Chapman *et al.*, 1989; Seibert, 2006), lo que les permite modificar el comportamiento del forrajeo según la disponibilidad del alimento y seleccionar recursos en parches de mejor calidad. Sin embargo, pocos estudios con psitácidos han determinado la selección de recursos alimenticios, para lo cual es necesario tener información sobre el uso, o qué recursos consumen, además de información sobre la disponibilidad de estos recursos en el ecosistema.

Efectos de la disponibilidad de los recursos alimenticios en la reproducción de los psitácidos

Pocos estudios han evaluado la influencia de la variación espacio-temporal en la disponibilidad de recursos alimenticios sobre la reproducción de loros neotropicales (Renton, 2002b; Masello y Quillfeldt, 2004; Renton y Salinas-Melgoza, 2004; Sanz y Rodríguez-

Ferraro, 2006). Algunos trabajos parecen indicar que el periodo reproductivo coincide con la mayor abundancia y disponibilidad de recursos alimenticios (Saunders, 1986; Moorhouse, 1991; Johnstone y Kirkby, 1999), y algunas especies pueden adelantar o retrasar el inicio de la anidación cuando las condiciones son favorables (McFarland, 1988; Warburton y Perrin, 2005; Powlesland *et al.*, 2009). Otros estudios de psitácidos también han reportado que variaciones en la disponibilidad del alimento pueden afectar el tamaño de la puesta, el desarrollo de pollos y el éxito reproductivo (Saunders, 1982, 1986, 1990; Renton, 2002b; Renton y Salinas-Melgoza, 2004; Díaz *et al.*, 2012). En Australia, para la cacatúa *Zanda latirostris* se determinó el menor número de eclosiones, de crecimiento de pollos y de éxito reproductivo en áreas perturbadas donde los recursos alimenticios se encontraban limitados a parches aislados de vegetación remanente, en comparación con áreas de bosque conservado (Saunders, 1982, 1986, 1990).

En el bosque tropical seco del occidente de México las fluctuaciones anuales en la disponibilidad del alimento, asociadas con el ciclo de El Niño-La Niña, provocan variaciones en la tasa de crecimiento de pollos de *A. finschi*, demostrando un crecimiento lento y reducción de la nidada mediante mortalidad por inanición de los pollos durante años secos con menor disponibilidad de recursos alimenticios (Renton, 2002b; Renton y Salinas-Melgoza, 2004). La reproducción implica mayor requerimiento energético, tanto para padres como para los pollos en desarrollo, por lo que la disponibilidad del alimento también puede ser clave en la evolución de las estrategias reproductivas de los psitácidos.

Los psitácidos como anidadores secundarios de cavidades

El 78% de las especies de psitácidos son anidadores secundarios de cavidades en árboles (Renton *et al.*, 2015) y dependen de la disponibilidad de este recurso para su reproducción. En general, los psitácidos utilizan frecuentemente sitios de anidación con características específicas de talla de los árboles, diámetro de la entrada, altura y profundidad de la cavidad (Saunders *et al.*, 1982; Marsden y Jones, 1997; Renton y Salinas-Melgoza, 1999; Heinsohn *et al.*, 2003, Rivera

et al., 2012; de la Parra-Martínez *et al.*, 2015; fig. 3). El utilizar cavidades con estas características puede proporcionar ciertas ventajas para los psitácidos, como limitar el acceso a los depredadores al contenido del nido.



Figura 3. Hembra de Loro corona azul (*Amazona guatemalae*) anidando en una cavidad del árbol *Oreopanax obtusifolius*, en el bosque tropical perennifolio de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México (Foto cortesía de Marisela Martínez Ruiz).

Pocos estudios han determinado la disponibilidad de sitios de anidación para los psitácidos. No obstante, a pesar de que podría haber una alta densidad de cavidades en las selvas tropicales (Boyle

et al., 2008; Vázquez y Renton, 2015), no todas las cavidades disponibles cuentan con las características adecuadas para la anidación de los psitácidos (Saunders *et al.*, 1982; Marsden y Pilgrim, 2003; Cockle *et al.*, 2010, 2011; de la Parra-Martínez *et al.*, 2015). Para las especies de psitácidos de talla grande la densidad de cavidades adecuadas para la anidación puede ser aún menor. Para las cacatúas *Cacatua sulphurea* y *Cacatua ophthalmica* de la Isla de Sumba, Indonesia, se estima que hay una densidad de 0.67-0.84 cavidades/hectárea adecuadas para su anidación (Marsden y Pilgrim, 2003; Walker *et al.*, 2005). En el caso de la guacamaya verde, *Ara militaris*, en la costa de Jalisco, México, de la Parra-Martínez *et al.* (2015) registraron una densidad baja de 0.7 cavidades/hectárea adecuadas para su anidación.

La limitación de sitios de anidación mediante la competencia ínter e intraespecífica también ha sido propuesta como hipótesis que explica la evolución del tamaño de puesta en las aves. En este sentido, la hipótesis de oportunidades limitadas de reproducción (Beissinger y Waltman, 1991; Martin, 1992) propone que, cuando las oportunidades para anidar son limitadas por baja disponibilidad de sitios de anidación, o competencia ínter e intraespecífica, las hembras dependen de invertir mayor esfuerzo reproductivo mediante un mayor tamaño de puesta. Además, las hembras defienden la posesión del sitio de anidación iniciando la incubación con la puesta del primer huevo, resultando en la eclosión asincrónica de la nidada (Beissinger y Waltman, 1991). Así, la limitación y competencia por los sitios de anidación puede ser una hipótesis que explica el mayor tamaño de puesta y la eclosión asincrónica para las aves que anidan en cavidades (Martin, 1993; Beissinger, 1996).

En psitácidos, muy pocos estudios han estimado la disponibilidad y el uso de cavidades para determinar selección (Renton *et al.*, 2015). Los estudios que han evaluado las características de cavidades utilizadas como nidos, en comparación con las características de cavidades disponibles, coinciden en que los psitácidos seleccionan los sitios de anidación con base en altura, tamaño y profundidad de las cavidades (Snyder *et al.*, 1987; Enkerlin-Hoeflich, 1995; Stojanovic *et al.*, 2012; de la Parra-Martínez *et al.*, 2015). Algunos trabajos han demostrado que la altura y la profundidad de la cavidad o la conectividad del dosel pueden influir en el éxito de anidación de los psitácidos (Heinsohn, 2008; Berkunsky y Reboreda, 2009; Bonebrake y

Beissinger, 2010; Britt *et al.*, 2014). En el caso del perico *Forpus passerinus* de Venezuela, Bonebrake y Beissinger (2010) determinaron que existe variación entre sitios de anidación en relación con la cobertura de la vegetación, que influye en la productividad reproductiva de los nidos; además, observaron que los pericos se mueven hacia los hábitats de mayor calidad cuando tienen oportunidad de cambiar el sitio de anidación. Por lo tanto, estos mismos autores sugieren que la selección de sitios de anidación por los pericos podría seguir un modelo de distribución libre ideal (Fretwell y Lucas, 1969), ya que existe heterogeneidad entre hábitats, lo cual puede ser evaluado por los pericos mediante la cobertura de vegetación y la dispersión que realizan hacia los sitios de mayor adecuación.

Efecto de la perturbación del hábitat en el uso de los recursos por los psitácidos

La tala selectiva y la conversión de áreas forestales a zonas agrícolas reducen la disponibilidad de recursos alimenticios y otros recursos claves para las poblaciones silvestres de psitácidos. En el caso de la guacamaya *Ara ambigua*, catalogada en peligro de extinción, la tala extensiva de más del 90% de los bosques del oeste de Ecuador la ha afectado negativamente con una rápida declinación poblacional, consecuencia de una baja disponibilidad de sitios de anidación y recursos alimenticios (Waugh, 1995). Asimismo, la severa declinación poblacional del loro *Amazona vittata* de la isla de Puerto Rico ocurrió principalmente por la acelerada pérdida de su hábitat natural, que eliminó por completo las especies vegetales de las cuales el psitácido dependía para alimentarse y anidar (Snyder *et al.*, 1987).

La perturbación del hábitat por actividades humanas puede tener efectos distintos en las especies de psitácidos. En el occidente de Australia cerca de 90% de la vegetación original ha sido modificada, resultando en una severa declinación en las poblaciones silvestres de la cacatúa *Z. latirostris* debido a la baja disponibilidad de recursos alimenticios, que están dispersos entre parches aislados de vegetación remanente (Saunders, 1990). Sin embargo, otra especie de cacatúa (*Cacatua roseicapilla*) ha incrementado su abundancia por su adaptación al explotar recursos alimenticios alternativos en los

cultivos agrícolas (Saunders, 1990). La baja capacidad de adaptación de *Z. latirostris* a los cambios en los recursos alimenticios, por la extensiva conversión del hábitat original por áreas agrícolas, ha sido el factor principal de su declinación poblacional (Saunders, 1990). Asimismo, hay que tomar en cuenta que como consecuencia de los paisajes fragmentados, algunas especies de psitácidos tienen que volar distancias largas desde las zonas de descanso hacia pequeños parches de bosque para alimentarse, donde en algunas ocasiones no existe protección para las especies (Downs, 2005). En un estudio con el loro vináceo (*Amazona vinacea*) se encontró que la especie fue mayormente observada alimentándose, durmiendo y nidificando en pequeños remanentes boscosos y en ambientes perturbados, donde enfrentaba diversas amenazas como el saqueo de nidos, deforestación y cacería por ser considerada dañina para los cultivos (Cockle *et al.*, 2007).

Sin embargo, el impacto de la modificación o fragmentación del hábitat puede ser mayor en especies con una dieta especializada. En los bosques degradados de Trinidad, las palmas *Mauritia setigera* y *Roystonea oleracea* son un recurso clave para las poblaciones de la guacamaya *Ara manilata* y el loro *Amazona amazonica*, porque proporcionan el 94% del consumo de recurso alimenticio, así como sitios de anidación y dormitorios (Bonadie y Bacon, 2000), por lo que la tala de estas especies de palmas pondría en riesgo las poblaciones de estos psitácidos. Otro ejemplo es el de las especies de guacamayas del género *Anodorhynchus*, que muestran una dieta especializada en nueces de algunas especies de palmas (*Copernicia alba*, *Acrocomia cf. aculeata* y *Scheelea phalerata*). Las guacamayas azules *Anodorhynchus hyacinthinus* y *A. leari* están catalogadas en peligro de extinción, mientras la guacamaya de Spix, *A. glaucus*, actualmente se encuentra extinta del medio silvestre (BirdLife International, 2016). La información que se tiene sobre *A. glaucus* sugiere que presentaba un rango de distribución muy reducido, por lo que su extinción es asociada a la declinación de su principal alimento: las nueces de la palma *Butia yatay* (Collar y Juniper, 1992).

Las actividades antropogénicas también reducen la disponibilidad de sitios de anidación para los psitácidos. En la Isla de Sumba, Indonesia, se estimó una densidad de cavidades potenciales para la anidación de cacatúas en bosques degradados de 15-34 cavidades

por km², menor al registrado en bosques primarios de 76-84 cavidades por km² (Marsden y Pilgrim, 2003). En los bosques mixtos de pino-encino de la Sierra Madre Occidental en México la tala comercial ha eliminado gran número de árboles que proveían cavidades adecuadas para la anidación de la cotorra *Rhynchopsitta pachyrhyncha* (Lanning y Shiflet, 1983; Monterrubio-Rico y Enkerlin-Hoeflich, 2004), que resulta en una alta reutilización de nidos como estrategia de reproducción ante la limitación de cavidades. Por lo antes dicho, es importante aclarar que si bien los psitácidos hacen uso de ambientes perturbados, esto no significa que prefieran estas áreas, sino posiblemente es una respuesta de los individuos ante las distintas presiones que enfrentan en sus hábitats (Botero-Delgadillo *et al.*, 2010). Respecto a esto, el estudio de los requerimientos ecológicos enfocados en conocer el uso y selección de los recursos es clave para la conservación de las distintas especies en riesgo.

Conclusiones

Los recursos y condiciones desempeñan un papel decisivo en la dinámica poblacional de las aves; sin embargo, la suma de distintos factores puede modificar la disponibilidad de dichos recursos en el ambiente. Los psitácidos, para su supervivencia y reproducción, dependen de recursos (hábitat, alimento y sitios de anidación) que muestren heterogeneidad espacial y temporal. Estudios de abundancia de psitácidos demuestran que, a pesar de que pueden moverse y cubrir extensas áreas, no se distribuyen de manera uniforme entre los hábitats; pero, en general, son más abundantes en hábitats conservados con mayor disponibilidad de recursos (Marsden, 1992; Marsden y Fielding, 1999; Kinnaird *et al.*, 2003; Marsden y Royle, 2015).

Por otro lado, los recursos alimenticios de flores, frutos y semillas que los psitácidos consumen muestran alta variabilidad espacial y temporal; así, estas aves emplean distintas estrategias adaptativas como la plasticidad en dieta, cambios en el uso del hábitat y movimientos para seguir la variación en la disponibilidad de los recursos (Renton *et al.*, 2015). En relación con los sitios de anidación, cabe destacar que si bien los pocos estudios realizados se han centrado en determinar las características de las cavidades utilizadas para anidar,

es importante también evaluar la disponibilidad de cavidades y su selección como sitios de anidación; así como la influencia de esto sobre el éxito reproductivo de las distintas especies de psitácidos. Asimismo, como consecuencia de los esquemas actuales de deforestación y fragmentación de los bosques, es de vital importancia evaluar cómo estos factores están afectando a las distintas poblaciones de psitácidos, al disminuir la disponibilidad de recursos alimenticios y limitar sus oportunidades de anidación.

De forma general, podemos concluir que el estudio de los requerimientos ecológicos en psitácidos es clave para generar información necesaria para la conservación a largo plazo de especies en riesgo. Igualmente, en paisajes modificados el establecimiento de reservas y corredores biológicos podrían ser una estrategia significativa para la conservación del hábitat y conectar los fragmentos aislados del bosque (Legault *et al.*, 2011).

Agradecimientos

Agradecemos el financiamiento otorgado por Conacyt (proyecto: 179877), UNAM-DGAPA-PAPIIT IN205716 y a la Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. para KR. Además, Conacyt proporcionó becas doctorales para SMPM (Conacyt 220278) y MALH (Conacyt 215549). Se agradece a Leopoldo D. Vázquez-Reyes, Christian Schmid y Marisela Martínez Ruiz por su apoyo en la facilitación de material fotográfico.

Referencias bibliográficas

- Acosta-Pérez, V., I Zuria, I. Castellanos y C. E. Moreno. (2013). "Características de las cavidades y los sustratos de anidación utilizados por el carpintero mexicano (*Picoides scalaris*) en dos localidades del centro de México", *Ornitología Neotropical*, núm. 24, pp. 107-111.
- Amuno, J. B., R. Massa y C. Dranzoa. (2007). "Abundance, movements and habitat use by African Grey Parrots (*Psittacus erithacus*) in Bundongo and Mabira forest reserves, Uganda", *Ostrich*, núm. 78, pp. 225-231.

- Andrewartha, H. G. y L. C. Birch. (1984). *The ecological web. More on the distribution and abundance of animals*. Chicago: University of Chicago Press.
- Beebee, T. J. C. (1995). "Amphibian breeding and climate", *Nature*, núm. 374, pp. 219 y 220.
- Beeton, R. J. S. (1985). "The Little Corella: A seasonally adapted species", *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, núm. 13, pp. 53-63.
- Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. (s/f). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Malden: Blackwell Publishing.
- Beissinger, S. R. (1996). "On the limited breeding opportunities hypothesis for avian clutch size", *American Naturalist*, núm. 147, pp. 655-658.
- Beissinger, S. R. y J. R. Waltman. (1991). "Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a Neotropical parrot", *Auk*, núm. 108, pp. 863-871.
- Belthoff, J. R. y G. Ritchison. (1990). "Nest site selection by Eastern Screech-Owls in central Kentucky", *Condor*, núm. 92, pp. 982-990.
- Bennett, P. M. y I. P. F. Owens. (1997). "Variation in extinction risk among birds: Chance or evolutionary predisposition?", *Proceedings Royal Society of London B*, núm. 264, pp. 401-408.
- Berkunsky, I. y J. C. Rebores. (2009). "Nest-site fidelity and cavity reoccupation by blue-fronted Parrots *Amazona aestiva* in the dry Chaco of Argentina", *Ibis*, núm. 151, pp. 145-150.
- Bird Life International. (2016). *The Bird Life checklist of the birds of the world: Version 7*. <http://www.birdlife.org/datazone/info/taxonomy>
- Bjork, R. D. (2004). *Delineating pattern and process in tropical lowlands: Mealy Parrot migration dynamics as a guide for regional conservation planning*, tesis de doctorado, Oregon State University, Corvallis.
- Blendinger, P. G., R. A. Ruggera, M. G. Núñez Montellano, L. Macchi, P. V. Zelaya, M. E. Álvarez, E. Martín, O. O. Acosta, R. Sánchez y J. Haedo. (2012). "Fine-tuning the fruit-tracking hypothesis: Spatiotemporal links between fruit availability and fruit consumption by birds in Andean mountain forest", *Journal of Animal Ecology*, núm. 81, pp. 1298-1310.
- Block, W. M. y L. A. Brennan. (1993). "The habitat concept in ornithology: Theory and applications", *Current Ornithology*, núm. 11, pp. 35-91.
- Boat, P. T. y P. R. Grant. (1984). "Darwin's finches (*Geospiza*) on Isla Daphne Major, Galapagos: Breeding and feeding ecology in a climatically variable environment", *Ecological Monographs*, núm. 54, pp. 463-489.
- Bolger, D. T., M. A. Patten y D. C. Bostock. (2005). "Avian reproductive failure in response to an extreme climatic event", *Oecologia*, núm. 142, pp. 398-406.

- Bonadie, W. A. y P. R. Bacon. (2000). “Year-round utilization of fragmented palm swamp forest by Red-billed Macaws (*Ara manilata*) and Orange-winged Parrots (*Amazona amazonica*) in the Nariva Swamp (Trinidad)”, *Biological Conservation*, núm. 95, pp. 1-5.
- Bonebrake, T. C. y S. R. Beissinger. (2010). “Predation and infanticide influences ideal free choice by a parrot occupying heterogeneous tropical habitats”, *Oecologia*, núm. 163, pp. 385-393.
- Borchert, R. (1999). “Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees”, *IAWA Journal*, núm. 20, pp. 239-247.
- Botero-Delgado E., J. C. Verhelst y C. A. Páez. (2010). “Ecología de forrajeo del periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) en la Cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta”, *Ornitología Neotropical*, núm. 21, pp. 463-477.
- Boyes, R. S. y M. R. Perrin. (2009). “Generalists, specialists and opportunists: Niche metrics of *Poicephalus* parrots in southern Africa”, *Ostrich*, núm. 80, pp. 93-97.
- . (2013). “Access to cryptic arthropod larvae supports the atypical winter breeding seasonality of Meyer’s Parrot (*Poicephalus meyeri*) throughout the African subtropics”, *Journal of Ornithology*, núm. 154, pp. 849-861.
- Boyle, W. A., C. N. Ganong, D. B. Clark y M. A. Hast. (2008). “Density, distribution, and attributes of tree cavities in old-growth tropical rain forest”, *Biotropica*, núm. 40, pp. 241-245.
- Britt, C. R., R. García Anleu y M. J. Desmond. (2014). “Nest survival of a long-lived psittacid: Scarlet Macaws (*Ara macao cyanoptera*) in the Maya Biosphere Reserve of Guatemala and Chiquibul Forest of Belize”, *Condor*, núm. 116, pp. 265-276.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. (1990). “Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico”, *Biotropica*, núm. 22, pp. 22-35.
- Cannon, C. E. (1981). “The diet of Eastern and Pale-headed Rosellas”, *Emu*, núm. 81, pp. 101-110.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman y L. Lefebvre. (1989). “Variability in parrots flock size: possible functions of communal roost”, *Condor*, núm. 91, pp. 842-847.
- Chapman, T. F. (2007). “Foods of the glossy black-cockatoo *Calyptorhynchus lathami*”, *Australian Field Ornithology*, núm. 24, pp. 30-35.
- Christman, B. J. (2002). “Extreme between-year variation in productivity of a Bridled Titmouse (*Baeolophus wollweberi*) population”, *Auk*, núm. 119, pp. 1149-1154.

- Cockle, K. L., K. Martin y M. C. Drever. (2010). "Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest", *Biological Conservation*, núm. 143, pp. 2851-2857.
- Cockle, K., G. Capuzzi, A. Bodrati, R. Clay, H. del Castillo, M. Velázquez, J. I. Areta, N. Fariña y R. Fariña. (2007). "Distribution, abundance, and conservation of Vinaceous Amazons (*Amazona vinacea*) in Argentina and Paraguay", *Journal Field Ornithology*, núm. 78, pp. 21-39.
- Cockle, K., K. Martin y K. Wiebe. (2008). "Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina", *Ornitología Neotropical*, núm. 19 (Suppl.), pp. 269-278.
- . (2011). "Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest", *Biotropica*, núm. 43, pp. 228-236.
- Cody, L. M. (1985). *Habitat selection in Birds*. San Diego, California: Academic Press.
- Collar, N. J. y A. T. Juniper. (1992). "Dimensions and causes of the parrot conservation crisis", en S. R. Beissinger y N. F. R. Snyder (eds.), *New world parrots in crisis: Solutions from conservation biology*. Washington: Smithsonian Institution Press, pp. 1-24.
- Crick, P. Q. H., C. Dudley, E. D. Glue y D. L. Thomson. (1997). "UK birds are laying eggs earlier", *Nature*, núm. 388, p. 526.
- Curry, L. B. y R. P. Grant. (1989). "Demography of the cooperatively breeding Galapagos Mockingbird, *Nesomimus parvulus*, in a climatically variable environment", *Journal of Animal Ecology*, núm. 58, pp. 441-463.
- De la Parra-Martínez, S. M., K. Renton, A. Salinas-Melgoza y L. G. Muñoz-Lacy. (2015). "Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-nester: The Military Macaw", *Journal of Ornithology*, núm. 156, pp. 489-498. doi: 10.1007/s10336-014-1150-9.
- Devictor, V., R. Julliard y F. Jiguet. (2008). "Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation", *Oikos*, núm. 117, pp. 507-514.
- Díaz, S., T. Kitzberger y S. Peris. (2012). "Food resources and reproductive output of the Austral Parakeet (*Enicognathus ferrugineus*) in forest of northern Patagonia", *Emu*, núm. 112, pp. 234-243.
- Downs, C. T. (2005). "Abundance of the endangered Cape parrot, *Poicephalus robustus*, in South Africa: Implications for its survival", *African Zoology*, núm. 40, pp. 15-24.
- Enkerlin-Hoeflich, E. C. (1995). "Comparative ecology and reproductive biology of three species of *Amazona* parrots in northeastern Mexico", tesis de doctorado, Texas A&M University, Kingsville, Texas, EUA.
- Fleming, T. H. (1992). "How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources?", en M. D. Hunter, T. Ohgushi y

- P. W. Price (eds.), *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. California: Academic Press, pp. 355-391.
- Forshaw, J. M. (1989). *Parrots of the world*, 3ª edición. Melbourne, Australia: Lansdowne Editions.
- Fretwell, S. D. y H. L. Lucas. (1969). "On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development", *Acta Biotheoretica*, núm. 19, pp. 13-36.
- Galetti, M. (1993). "Diet of the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a semi-deciduous forest in southeastern Brazil", *Biotropica*, núm. 25, pp. 419-425.
- . (1997). "Seasonal abundance and feeding ecology of parrots and parakeets in a lowland Atlantic forest of Brazil", *Ararajuba*, núm. 5, pp. 115-126.
- Gibbs, J., M. Jr. Hunter y S. Melvin. (1993). "Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forest", *Biotropica*, núm. 25, pp. 236-241.
- Gibbs, L. H. y R. P. Grant. (1987). "Ecological consequences of an exceptionally strong El Niño event on Darwin's finches", *Ecology*, núm. 68, pp. 1735-1746.
- Giffin, J. G., J. M. Scott y S. Mountainspring. (1987). "Habitat selection and management of the Hawaiian Crow", *Journal of Wildlife Management*, núm. 51, pp. 485-494.
- Greene, T. C. (1998). "Foraging ecology of the Red-crowned Parakeet (*Cyanoramphus novaezelandiae novaezelandiae*) and Yellowcrowned Parakeet (*C. auriceps auriceps*) on Little Barrier Island, Hauraki Gulf, New Zealand", *New Zealand Journal of Ecology*, núm. 22, pp. 161-171.
- Heinsohn, R. (2008). "The ecological basis of unusual sex roles in reverse-dichromatic eclectus parrots", *Animal Behaviour*, núm. 76, pp. 97-103.
- Heinsohn, R., S. Murphy y S. Legge. (2003). "Overlap and competition for nest holes among *Eclectus Parrots*, Palm Cockatoos and Sulphur-crested Cockatoos", *Australian Journal of Zoology*, núm. 51, pp. 81-94.
- Herrera, J. M., J. M. Morales y D. García. (2011). "Differential effects of fruit availability and habitat cover for frugivore-mediated seed dispersal in a heterogeneous landscape", *Journal of Ecology*, núm. 99, pp. 1100-1107.
- Hilty, S. L. (1980). "Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia", *Biotropica*, núm. 12, pp. 292-306.
- Janzen, D. H. (1981). "*Ficus ovalis* seed predation by an Orange-chinned Parakeet (*Brotogeris jugularis*) in Costa Rica", *Auk*, núm. 98, pp. 841-844.

- Johnstone, R. E. y T. Kirkby. (1999). "Food of the Forest Red-tailed Black Cockatoo *Calyptorhynchus banksii naso* in south-west Western Australia", *Western Australian Naturalist*, núm. 23, pp. 167-177.
- Jones, J. (2001). "Habitat selection studies in avian ecology: a critical review", *Auk*, núm. 118, pp. 557-562.
- Julliard, R., J. Clavel, V. Devictor, F. Jiguet y D. Couvet. (2006). "Spatial segregation of specialist and generalist in bird communities", *Ecology Letters*, núm. 9, pp.1237-1244.
- Karubian, J., J. Fabara, D. Yunes, J. P. Jorgenson, D. Romo y T. B. Smith. (2005). "Temporal and spatial patterns of macaw abundance in the Ecuadorian Amazon", *Condor*, núm. 107, pp. 617-626.
- Kinnaird, M. F., T. O. O'Brien, F. R. Lambert y D. Purmiasa. (2003). "Density and distribution of the endemic Seram Cockatoo *Cacatua moluccensis* in relation to land use patterns", *Biological Conservation*, núm. 109, pp. 227-235.
- Lambert, F. R. (1991). "Fruit-eating by Purple-naped Sunbirds *Hypogramma hypogrammicum* in Borneo", *Ibis*, núm. 133, 425 y 426.
- Lanning, D. V. y J. T. Shiflett. (1983). "Nesting ecology of thick-billed parrots", *Condor*, núm. 85, pp. 66-73.
- Legault, A., V. Chartendrault, J. Theuerkauf., S. Rouys y N. Barré. (2011). "Large-scale habitat selection by parrots in New Caledonia", *Journal of Ornithology*, núm. 152, pp. 409-419.
- Leighton, M. y D. R. Leighton. (1983). "Vertebrate responses to fruiting seasonality within a Bornean rain forest", en S. L. Sutton, T. C. Whitmore y A. C. Chadwick (eds.), *Tropical Rainforest: Ecology and Management*. Oxford: Blackwell Scientific Press, pp. 181-196.
- Levey, D. J. (1988). "Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance", *Ecological Monographs*, núm. 58, pp. 251-269.
- Levey, D. J. y F. G. Stiles. (1992). "Resource variability and movement patterns of Neotropical landbirds: Evolutionary precursors for the evolution of long-distance migration", *American Naturalist*, núm. 122, pp. 447-476.
- Li, P. y T. E. Martin. (1991). "Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages", *Auk*, núm. 108, pp. 405-418.
- Li, S. H. y J. L. Brown. (1999). "Influence of climate on reproductive success in Mexican Jays", *Auk*, núm. 116, pp. 924-936.
- Lindenmayer, D. B. y J. Fisher. (2006). *Habitat fragmentation and landscape change: An ecological and conservation synthesis*. Washington, DC: Island Press.

- Loiselle, B. A. y J. G. Blake. (1991). "Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica", *Ecology*, núm. 72, pp. 180-193.
- MacArthur, R. H. y E. R. Pianka. (1966). "On optimal use of a patchy environment", *American Naturalist*, núm. 100, pp. 603-609.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald y W. P. Erickson. (2002). *Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies*, 2ª edición. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Manning, A. D., D. B. Lindenmayer, S. C. Barry y H. A. Nix. (2007). "Large scale spatial and temporal dynamics of the vulnerable and highly mobile Superb Parrot", *Journal of Biogeography*, núm. 34, pp. 289-304.
- Marsden S. J. (1992). "The distribution, abundance and habitat preferences of the Salmon-crested Cockatoo *Cacatua nzolnccensis* on Seram, Indonesia", *Bird Conservation International*, núm. 2, pp. 7-14.
- Marsden, S. J. y A. Fielding. (1999). "Habitat associations of parrots on the Wallacean island of Buru, Seram and Sumba", *Journal of Biogeography*, núm. 26, pp. 439-446.
- Marsden, S. J. y J. D. Pilgrim. (2003). "Factors influencing the abundance of parrots and hornbill in pristine and disturbed forest on New Britain, PNG", *Ibis*, núm. 145, pp. 45-53.
- Marsden, S. J. y K. Royle. (2015). "Abundance and abundance change in the world's parrots", *Ibis*, núm. 157, pp. 219-229. doi:10.1111/ibi.12236.
- Marsden, S. J. y M. J. Jones. (1997). "The nesting requirements of the parrots and hornbill of Sumba, Indonesia", *Biological Conservation*, núm. 82, pp. 279-287.
- Martin, T. E. (1987). "Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective", *Annual Review of Ecology and Systematics*, núm. 18, pp. 453-487.
- . (1993). "Evolutionary determinants of clutch size in cavity-nesting birds: Nest predation or limited breeding opportunities?", *American Naturalist*, núm. 142, pp. 937-946.
- Martin, T. E. y P. Li. (1992). "Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds", *Ecology*, núm. 73, pp. 579-592.
- Masello, J. F. y P. Quillfeldt. (2004). "Consequences of La Niña phase of ENSO for the survival and growth of nestling Burrowing Parrots on the Atlantic coast of South America", *Emu*, núm. 104, pp. 337-346.
- McFarland, D. C. (1988). "Geographical variation in the clutch size and breeding season of the Ground Parrot *Pezoporus wallicus*", *Australian Bird Watcher*, núm. 12, pp. 247-250.

- Monterrubio-Rico, T. C. y E. Enkerlin-Hoeflich. (2004). "Present use and characteristics of Thick-billed Parrot nest sites in Northwestern Mexico", *Journal Field Ornithology*, núm. 75, pp. 96-103.
- Monterrubio-Rico, T. C. y L. P. Escalante-Pliego. (2006). "Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico", *Biological Conservation*, núm. 128, pp. 67-78.
- Moorhouse, R. J. (1991). "Annual variation in productivity of North Island Kaka on Kapiti Island, New Zealand", *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*, pp. 690-696.
- . (1997). "The diet of the north island kaka (*Nestor meridionalis septentrionalis*) on Kapiti island", *New Zealand Journal of Ecology*, núm. 21, pp. 141-152.
- Morse, D. H. (1980). *Behavioral mechanisms in ecology*. Cambridge: Harvard University Press.
- National Wildlife Federation/American Bird Conservancy (NWF/ABC). (2002). *A bird watcher's guide to global warming*.
- Newton, I. (1994). "Experiments on the limitation of birds breeding densities: A review", *Ibis*, núm. 136, pp. 394-411.
- . (1998). *Population limitation in birds*. Londres: Academic Press.
- Nilson, S. G. (1984). "The evolution of nest site selection among hole-nesting birds: The importance of nest predation and competition", *Ornis Scand*, núm. 15, pp. 167-175.
- Olah, G., H. Stuart, M. Butchart, A. Symes, I. M. Guzmán, R. Cunningham, D. J. Brightsmith y R. Heinsohn. (2016). "Ecological and socio-economic factors affecting extinction risk in parrots", *Biodiversity and Conservation*, núm. 25, pp. 205-223.
- Ortiz-Maciel, S. G., C. Hori-Ochoa y E. Enkerlin-Hoeflich. (2010). "Maroon-fronted Parrot (*Rhynchopsitta terrisi*) breeding home range and habitat selection in the northern Sierra Madre Oriental, Mexico", *Wilson Journal of Ornithology*, núm. 122, pp. 513-517.
- Perrins, C. M. (1970). "The timing of birds breeding seasons", *Ibis*, pp. 242-255.
- Powlesland, R. G., T. C. Green, P. Dilks, R. Moorhouse, L. Moran y G. Taylor. (2009). "Breeding biology of the New Zealand kaka (*Nestor meridionalis*) (*Psittacidae*, *Nestorinae*)", *Notornis*, núm. 56, pp. 11-33.
- Pyke, G. H. (1984). "Optimal Foraging Theory: a critical review", *Annual Review of Ecology and Systematics*, núm. 15, pp. 523-575.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam y E. L. Charnov. (1977). "Optimal foraging: A selective review of theory and tests", *Quarterly Review of Biology*, núm. 52, pp. 137-154.

- Ragusa-Netto, J. (2004). "Flowers, fruits, and the abundance of the yellow-chevroned parakeet (*Brotogeris chiriri*) at a gallery forest in the South Pantanal (Brazil)", *Brazilian Journal Biology*, núm. 64, pp. 867-877.
- . (2007). "Nectar, fleshy fruits and the abundance of parrots at a gallery forest in the southern Pantanal (Brazil)", *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, núm. 42, pp. 93-99.
- . (2008). "Yellow-chevroned parakeet (*Brotogeris chiriri*) abundance and canopy foraging at a dry forest in western Brazil", *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, núm. 43, pp. 99-105.
- Ragusa-Netto, J. y A. Fecchio. (2006). "Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the Southern Pantanal (Brazil)", *Brazilian Journal Biology*, núm. 66, pp. 1021-1032.
- Réale, D., A. G. McAdam, S. Boutin y D. Berteaux. (2003). "Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change", *Proceedings of the Royal Society B*, núm. 270, pp. 591-596.
- Recher, H. F. (1990). "Specialist or generalist: avian response to spatial and temporal change in resources", en M. L. Morrison, C. J. Ralph, J. Verner y J. R. Jr. Jehl (eds.), *Avian foraging: theory, methodology and applications. Studies in Avian Biology*. Cooper Ornithological Society, pp. 333-336.
- Renton, K. (2001). "Lilac-crowned parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator", *Condor*, núm. 103, pp. 62-69.
- . (2002a). "Influence of environmental variability on the growth of Lilac-crowned parrot nestlings", *Ibis*, núm. 144, pp. 331-339.
- . (2002b). "Seasonal variation in occurrence of macaws along a rainforest river", *Journal Field Ornithology*, núm. 73, pp. 15-19.
- Renton, K. y A. Salinas-Melgoza. (1999). "Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot", *Wilson Bulletin*, núm. 111, pp. 488-493.
- . (2004). "Climatic variability, nest predation, and reproductive output of Lilac-crowned Parrots (*Amazona finschi*) in tropical dry forest of western Mexico", *Auk*, núm. 121, pp. 1214-1225.
- Renton, K., A. Salinas-Melgoza, M. A. De Labra-Hernández y S. M. de la Parra-Martínez. (2015). "Resource requirements of parrots: Nest-site selectivity and dietary plasticity of Psittaciformes", *Journal of Ornithology*, núm. 156, (Suppl 1), pp. S73-S90. doi:10.1007/s10336-015-1255-9.
- Rivera, L., N. Politi y E. H. Bucher. (2012). "Nesting habitat of the Tucuman Parrot *Amazona tucumana* in an old growth cloud forest of Argentina", *Bird Conservation International*, núm. 22, pp. 398-410.

- Rivera-Ortiz, F. A., A. M. Contreras-González, C. A. Soberanes-González, A. Valiente-Banuet y M. C. Arizmendi. (2008). "Seasonal abundance and breeding chronology of the military macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of Central Mexico", *Ornitología Neotropical*, núm. 19, pp. 255-263.
- Rotenberry, J. T. y J. A. Wiens. (1980). "Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics", *Oecologia*, núm. 47, pp. 1-9.
- Rudolph, D. C. y R. N. Conner. (1991). "Cavity tree selection by Red-cockaded Woodpeckers in relation to tree age", *Wilson Bulletin*, núm. 103, pp. 458-467.
- Sakai, H. F. y J. R. Carpenter. (1990). "The variety and nutritional value of foods consumed by Hawaiian Crow nestlings, an endangered species", *Condor*, núm. 92, pp. 220-228.
- Sandoval, L. y G. Barrantes. (2006). "Selección de árboles muertos por el Carpintero de Hoffmann (*Melanerpes hoffmannii*) para la construcción de nidos", *Ornitología Neotropical*, núm. 17, pp. 295-300.
- Sanz, V. y A. Rodríguez-Ferraro. (2006). "Reproductive parameters and productivity of the Yellow-shouldered Parrot on Margarita Island, Venezuela: A long-term study", *Condor*, núm. 108, pp. 178-192.
- Saunders, D. A. (1980). "Food and movements of the short-billed form of the White-tailed Black Cockatoo", *Australian Wildlife Research*, núm. 7, pp. 257-269.
- . (1982). "The breeding behaviour and biology of the shortbilled form of the White-tailed Black Cockatoo *Calyptorhynchus funereus*", *Ibis*, núm. 124, pp. 422-455.
- . (1986). "Breeding season, nesting success and nestling growth in Carnaby's Cockatoo, *Calyptorhynchus funereus latirostris*, over 16 years at Coomallo Creek, and a method for assessing the viability of population in other areas", *Australian Wildlife Research*, núm. 13, pp. 261-273.
- . (1990). "Problems of survival in an extensively cultivated landscape: The case of Carnaby's Cockatoo *Calyptorhynchus funereus latirostris*", *Biological Conservation*, núm. 54, pp. 277-290.
- Saunders, D. A., G. T. Smith e I. Rowley. (1982). "The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites for cockatoos (Psittaciformes) in Western Australia", *Australian Wildlife Research*, núm. 9, pp. 541-556.
- Seibert, L. M. (2006). "Social behavior of psittacine birds", en U. A. Luescher (ed.), *Manual of parrot behavior*. Estados Unidos: Blackwell Publishing, pp. 43-48.

- Selman, R. G., M. R. Perrin y M. L. Hunter. (2002). "The feeding ecology of Ruppell's Parrot, *Poicephalus rueppellii*, in the Waterberg, Namibia", *Ostrich*, núm. 73, pp.127-134.
- Silva, P. A. (2009). *Orthopsittaca manilata* (Boddaert 1783) (Aves: Psittacidae): abundância e atividade alimentar em relação a frutificação de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) numa vereda do Triângulo Mineiro, tesis de maestría, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Brazil.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley y C. B. Kepler. (1987). *The Parrots of Luquillo: Natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot*. Los Angeles: Western Foundation of Vertebrate Zoology.
- Stahala, C. (2008). "Seasonal movements of the Bahama Parrot (*Amazona leucocephala bahamensis*) between pine and hardwood forests: Implications for habitat conservation", *Ornitología Neotropical*, núm. 19, pp. 1-8.
- Stojanovic, D., M. Webb, D. Roshier, D. Saunders y R. Heinsohn. (2012). "Ground-based survey methods both overestimate and underestimate the abundance of suitable tree-cavities for the endangered Swift Parrot", *Emu*, núm. 112, pp. 350-356.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovits. (1996). *Neotropical birds: Ecology and conservation*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Symes, C. T. y M. R. Perrin. (2003). Seasonal occurrence and local movements of the Grey-headed (Brown-necked) Parrot *Poicephalus fuscicollis suahelicus* in southern Africa", *African Journal of Ecology*, núm. 41, pp. 299-305.
- Thiollay, J. M. (1996). "Distributional patterns of raptors along altitudinal gradients in the northern Andes and effects of forest fragmentation", *Journal of Tropical Ecology*, núm. 12, pp. 535-560.
- . (1999). "Responses of an avian community to rain forest degradation", *Biodiversity Conservation*, núm. 6, pp. 1155-1173.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Estados Unidos: Princeton University Press.
- Toledo, V. M. (1995). "La estacionalidad de las flores utilizadas por los colibríes de una selva tropical húmeda en México", *Biotropica*, núm. 7, pp. 63-70.
- Vargas, J. y F. H. Vargas. (2011). "Nesting density of harpy eagles in Darien with population size estimates for Panama", *Journal of Raptor Research*, núm. 45, pp. 199-210.
- Vaughan, C., M. Nemeth y L. Marineros. (2006). "Scarlet Macaw, *Ara macao*, (Psittaciformes: Psittacidae) diet in Central Pacific Costa Rica", *Revista de Biología Tropical*, núm. 54, pp. 919-926.

- Vázquez, L. D. y K. Renton. (2015). "High density of tree-cavities and snags in tropical dry forest of western Mexico raises questions for a latitudinal gradient", *PLoS ONE*, núm. 10. doi: 10.1371/journal.pone.0116745.
- Vílchez, B., R. Chazdon y A. Redondo. (2004). "Fenología reproductiva de cinco especies forestales del Bosque Secundario Tropical", *Kurú: Revista Forestal*, núm. 1, pp. 1-10.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo. (1997). "Human domination of Earth's ecosystems", *Science*, núm. 277, pp. 494-499.
- Walker, J. S., A. J. Cahill y S. J. Marsden. (2005). "Factors influencing nest-site occupancy and low reproductive output in the critically endangered Yellow-crested Cockatoo *Cacatua sulphurea* on Sumba, Indonesia", *Bird Conservation International*, núm. 15, pp. 347-359.
- Warburton, L. S. y M. R. Perrin. (2005). "Nest site characteristic and breeding biology of the black-cheeked lovebird *Agapornis nigrigenis* in Zambia", *Ostrich*, núm. 76, pp. 162-174.
- Wagh, D. (1995). "Buffon's macaw in Ecuador: The urgency for conservation action", *Psitta Scene*, núm. 7, pp. 1-5.
- White, L. J. T. (1994). "Patterns of fruit-fall phenology in the Lopé Reserve, Gabon", *Journal of Tropical Ecology*, núm. 10, pp. 298-312.
- Wilcove, D. S. (1985). "Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds", *Ecology*, núm. 66, pp. 1211-1214.
- Wirminghaus, J. O., C. T. Downs, M. R. Perrin y C. T. Symes. (2001). "Abundance and activity patterns of the cape parrot (*Poicephalus robustus*) in two afro-montane forests in South Africa", *African Zoology*, núm. 36, pp. 71-77.

CAPÍTULO II

(Publicado)

TREE-CAVITY AVAILABILITY AND SELECTION

BY A LARGE-BODIED SECONDARY CAVITY

NESTER: THE MILITARY MACAW

Sylvia Margarita de la Parra-Martínez, Katherine Renton

Alejandro Salinas-Melgoza y Luis Guillermo Muñoz-Lacy

Forma de citar:

de la Parra-Martínez, S.M., K. Renton, A. Salinas-Melgoza, y L.G. Muñoz-Lacy. 2015.

Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-nester: the Military Macaw. *Journal of Ornithology* 156: 489-498. DOI: 10.1007/s10336-014-1150-9

Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-nester: the Military Macaw

Sylvia Margarita de la Parra-Martínez ·
Katherine Renton · Alejandro Salinas-Melgoza ·
Luis Guillermo Muñoz-Lacy

Received: 26 June 2014 / Revised: 14 October 2014 / Accepted: 2 December 2014 / Published online: 23 December 2014
© Dt. Ornithologen-Gesellschaft e.V. 2014

Abstract Large-bodied secondary cavity-nesters are constrained to use cavities of sufficient size to permit access, while also selecting characteristics to reduce predation. However, no information exists on nest-site availability for large-bodied secondary cavity-nesters in tropical forests. We located 12 tree-cavity nests of the threatened Military Macaw (*Ara militaris*) in tropical dry semi-deciduous forest in Jalisco, Mexico. For each nest, we determined cavity characteristics, and compared the structure of nest-trees with nearest-neighbor trees. We also established four 100 × 50 m transects in each of deciduous, semi-deciduous, and oak forest to determine tree-cavity availability over 6 ha. Military Macaw nest-sites occurred most frequently in cavities of live *Enterolobium cyclocarpum* trees. Nest-trees had significantly larger diameter and ramification height than the four nearest-neighbor trees, indicating that macaws selected tall emergent trees as nest-sites. Cavities used as nest-sites by

Military Macaws were also in significantly larger trees, at a greater height, and had larger entrance diameter and depth than all accessible cavities. Height above the ground was the main criteria predicting nest-cavity selection, possibly to reduce predation risk. There was also a negative correlation of nest-cavity height with depth, suggesting a trade-off in which Military Macaws may select a nest-cavity high above the ground regardless of depth, but when using lower cavities these tend to be deeper. We found a low density of cavities with characteristics suitable for nesting, and these were concentrated in semi-deciduous forest. Our results demonstrate that the Military Macaw exhibits species-specific selection of nest-cavities, with a low density of cavities suitable for large-bodied secondary cavity-nesters in tropical forests.

Keywords *Ara militaris* · Mexico · Nest-site selection · Psittacidae · Trade-off · Tropical dry forest

Communicated by C. Barbraud.

S. M. de la Parra-Martínez · A. Salinas-Melgoza ·
L. G. Muñoz-Lacy
Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad
Universitaria, Mexico City 04510, Distrito Federal, Mexico

K. Renton (✉)
Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 21, San Patricio-Melaque 48980, Jalisco,
Mexico
e-mail: krenton@ib.unam.mx

A. Salinas-Melgoza
Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad
Autónoma de Tlaxcala-CONACyT, Km. 1.5. Carr. Fed.
Tlaxcala-Puebla, Tlaxcala de Xicohténcatl, Tlaxcala, Mexico

Zusammenfassung

Baumhöhlenangebot und Nistplatzwahl bei einem großen sekundären Höhlenbrüter: dem Soldatenara

Große sekundäre Höhlenbrüter sind auf Höhlen angewiesen, die groß genug sind, um Zugang zu bieten, gleichzeitig aber auch Eigenschaften aufweisen, welche das Präda-tionsrisiko verringern. Allerdings gibt es bislang keine In-formationen zur Nistplatzverfügbarkeit für große sekundäre Höhlenbrüter in tropischen Wäldern. Wir er-mittelten zwölf Nisthöhlen des bedrohten Soldatenaras *Ara militaris* in einem trockenen Tropenmischwald in Jalisco, Mexiko. Für jedes Nest bestimmten wir die Höhlenei-genschaften und verglichen die Struktur der Nistbäume mit den nächstbenachbarten Bäumen. Außerdem legten wir je

vier 100 × 50 m-Transekte durch Laubwald, Mischwald und Eichenwald, um das Höhlenangebot auf einer Fläche von über sechs Hektar zu bestimmen. Die Soldatenarar-Nester fanden sich am häufigsten in Höhlen lebender *Enterolobium cyclocarpum*-Bäume. Nistbäume waren von signifikant größerem Durchmesser und Verzweigungshöhe als die vier nächstbenachbarten Bäume, was darauf hindeutet, dass die Aras hoch herausragende Bäume als Brutplätze wählten. Die von den Soldatenaras genutzten Höhlen befanden sich in signifikant größeren Bäumen, in größerer Höhe und hatten größeren Eingangsdurchmesser und -tiefe als die übrigen zugänglichen Höhlen. Der Abstand vom Boden war das Hauptkriterium für eine Voraussage der Nisthöhlenwahl, möglicherweise weil dieser das Prädationsrisiko verringern kann. Außerdem bestand eine negative Korrelation zwischen der Höhe der Nisthöhle und deren Tiefe, was auf einen Kompromiss hindeutet, bei dem Soldatenaras bei der Wahl hochgelegener Nisthöhlen nicht auf deren Tiefe achten, bei niedrigerer gelegenen Höhlen aber tendenziell tiefere nutzen. Wir fanden nur eine geringe Dichte von zum Nisten geeigneten Höhlen, und diese konzentrierten sich auf den Mischwald. Unsere Ergebnisse zeigen, dass der Soldatenara eine artspezifische Nisthöhlenwahl zeigt, wobei die Dichte an für große sekundäre Höhlenbrüter geeigneten Baumhöhlen in tropischen Wäldern gering ist.

Introduction

Breeding habitat and nest-site selection are important determinants of the population dynamics of birds (Citta and Lindberg 2004). Finding adequate nest-sites may be a limiting factor for secondary cavity-nesters as they rely on pre-existing cavities, and hence the availability of suitable nest-sites may be a constraint on the number of breeding pairs (Newton 1994). Secondary cavity-nesting birds may select nest-sites based on cavity characteristics such as height from the ground, entrance width, and depth (Li and Martin 1991; Cockle et al. 2008), which may serve to limit the access of predators or competitors to the nest (Newton 1994). Hence, the selection of cavities with specific characteristics could limit the availability of adequate nest-sites for secondary-cavity nesters (Cockle et al. 2008, 2011).

The family Psittacidae has the greatest number and proportion of species that are obligate cavity-nesters (Monterrubio-Rico and Escalante-Pliego 2006), and includes more threatened species than any other bird family (Bennet and Owens 1997). Psittacines frequently use nest-sites with specific characteristics of tree species and size, cavity height, entrance width, and cavity depth (Renton and Salinas-Melgoza 1999; Heinsohn et al. 2003; Monterrubio-

Rico and Enkerlin-Hoeflich 2004; Selman et al. 2004; Walker et al. 2005). Three species of Amazon parrot in Mexico were found to select nest-cavities with narrow entrance widths and at a greater height above the ground that could reduce the risk of predation (Enkerlin-Hoeflich 1995). However, very few studies have determined whether psittacines select cavities with specific characteristics for nesting, and most studies of nest-cavity use have been conducted on small or medium-sized psittacines, while little is known of the nest-cavity requirements of large psittacines.

Body size may impose stronger constraints on large-bodied secondary cavity-nesters, where the need for a cavity of sufficient size to accommodate the nest contents may reduce the availability of suitable sized cavities. Cockatoos in Australia demonstrated species-specific requirements for entrance dimensions and internal diameter of cavities used for nesting, with larger species using cavities of greater dimensions (Saunders et al. 1982). In the case of large macaws, there is limited information available, with only a few studies providing information on the use of specific nesting substrates of tree or palm species (Renton and Brightsmith 2009), and nest-cavity characteristics (Pinho and Nogueira 2003; Vaughan et al. 2003; Berkunsky et al. 2014; Olah et al. 2014). However, no studies have evaluated nest-site availability for large macaws, or whether macaws may select nest-sites based on cavity characteristics.

The Military Macaw (*Ara militaris*) is the most northerly distributed macaw species in the Americas, ranging from northern Mexico to Argentina (Forshaw 1989). In Mexico, the Military Macaw is considered endangered (Semarnat 2010), and presents a fragmented distribution along the Pacific slope from Sonora to Guerrero, and on the Atlantic slope from Nuevo Leon to San Luis Potosi. The species has mainly been reported nesting in cavities in cliffs (Forshaw 1989). However, along the coast of Jalisco, the Military Macaw nests in cavities in large trees (Carreón-Arroyo 1997). As one of the larger macaw species, at 75 cm length and 900–1,100 g weight (Forshaw 1989), the Military Macaw requires large cavities in trees of sufficient girth. Hence, there may be a limited availability of cavities of sufficient size for Military Macaw nesting and reproduction, but no information exists on the availability of adequate nest-sites for large-bodied, threatened psittacines in tropical forests.

In the present study, we determined tree-cavity nesting requirements of the Military Macaw, and evaluated whether the Military Macaw selects nest-sites based on cavity characteristics. As found for other secondary cavity-nesting birds, we expected that macaws would select nest-cavities based on height from the ground and entrance diameter. Furthermore, given the large size of Military Macaws, we

hypothesized that there would be a low density of cavities of suitable size for nesting by large-bodied psittacines. Finally, we also aimed to provide information on habitat variation in tree-cavity availability for birds, enabling comparisons with other studies in tropical and temperate forests.

Methods

Study area

The study was conducted in the forests on the south-east side of the 10 × 2 km Cajón de Peñas dam (19°58′–20°3′N, 105°1′–105°5′W) in Jalisco, Mexico. Annual rainfall at Cajón de Peñas is 1,433 mm, with mean annual temperature of 28 °C (García-Oliva et al. 1991, Ortega-Reyes 2004). We searched for Military Macaw nests in an area of 58 km² along the south-eastern edge of the dam, at 200–500 m asl. Vegetation in this study area was mainly semi-deciduous forest on the low-lying slopes around the dam, with deciduous forest on the ridges, and reaching oak forest at the far eastern edge of the dam. Tropical semi-deciduous forest was characterized by trees of 15–30 m canopy height, with most trees retaining leaf-cover during the dry season (Rzedowski 2006), and with dominant tree species of *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Hura polyandra* and *Tabebuia* spp. (Ortega-Reyes 2004). Deciduous forest on ridge-tops has a canopy height of 8–12 m, where the majority of trees drop their leaves for 5–8 months in the dry season, and was characterized by tree species of *Caesalpinia* spp, *Ceiba aesculifolia*, *Bursera instabilis*, *Jatropha* spp, *Lonchocarpus* spp., and *Lysiloma microphyllum* (Rzedowski 2006). Oak forest at the eastern edge of the dam was dominated by *Quercus glauca* (Ortega-Reyes 2004). The western, downstream area of the dam has been extensively cleared for agriculture, whereas in the relatively conserved forest along the southern and eastern edges of the dam the main human activity was that of free-range cattle-grazing within the forest.

Nest-site characteristics

We located 12 Military Macaw nests in the January–April 2013 breeding season. Nest-trees were identified by direct observation of nesting pairs, and from information on nest locations supplied by local residents, some of whom were former nest poachers. We confirmed use of the cavity as a nest-site by Military Macaws using a wireless tree-peeper camera (www.ibwo.org) affixed to the top of a 15-m extendable tree-measuring pole. Where a nest had failed or been poached, we confirmed the presence of Military

Macaw feathers and egg-shells in the base. For each nest located, we determined characteristics of the nest-tree, considering tree species, total height, tree diameter at breast height (dbh), and condition (live or dead). We also measured characteristics of the cavity used for nesting: (1) height of entrance from the ground; (2) entrance width; (3) support diameter; and (4) cavity depth (Saunders 1979; Saunders et al. 1982).

Nest area vegetation structure

We characterized nesting habitat of the Military Macaw by sampling vegetation structure around the nest tree (Cameron 2006). We estimated the percent canopy cover around the nest, and measured the four nearest trees with dbh >10 cm, at each of the cardinal compass points around the nest-tree (N, S, E, W). We determined tree species, dbh, total height, and height to first ramification, as well as distance from the nest-tree to each of the four nearest-neighbor trees. Trees that ramify at more than half their total height may be considered primary or conserved forest trees, whereas those that ramify below the midway section of the trunk may be indicative of disturbed forests (Marsden and Fielding 1999).

Cavity availability

To determine the availability of cavities as potential nest-sites for the Military Macaw, we established four transects of 100 × 50 m (Gibbs et al. 1993) in each of the main vegetation types of tropical deciduous, semi-deciduous, and oak forest. This represented a sampling area of 2 ha per vegetation type, and a total of 6 ha for the study area. We distributed survey transects at random in each of the three forest types within the study area, so as to evaluate habitat variation in cavity availability for the avian community of secondary cavity-nesters. In this way, we aimed to avoid potential bias of locating survey transects around macaw nests, as parrots may select nesting areas with a high abundance of cavities (Carneiro et al. 2013) that they can use as nest-sites in any given year (Salinas-Melgoza et al. 2009).

In each transect, we checked all trees with binoculars (10 × 40) to determine the presence of cavities. On locating a cavity, we recorded the tree species, dbh, height of the cavity from the ground, entrance width, and cavity depth. We used a 15-m extendable tree-measuring pole to measure cavity height, with a graded measuring tube affixed horizontally to the top of the pole to measure entrance width. We measured cavity depth using a lead weight attached to a fishing line and reel running through the top of the measuring pole, and determined the depth of the cavity by the distance that the weight descended within

the cavity. For cavities above 15 m height, we used a Criterion RD 1000 digital dendrometer to measure cavity height and entrance width. We characterized cavities by tree condition as live or dead, and origin as natural or excavated (Aitken and Martin 2007). Cavities excavated by birds can be distinguished by the symmetrical, round shape of the entrance, while naturally formed cavities are irregularly shaped, and may be located at the site of tree damage (Aitken and Martin 2007). We measured all cavities with an entrance diameter ≥ 2 cm encountered in the transects. To permit comparisons with other studies on tree-cavity availability for the avian community of secondary cavity-nesters, we considered cavities that could potentially be used by birds (≥ 2 cm entrance diameter, ≥ 8 cm depth; Cockle et al. 2008), and also determined the density of cavities with characteristics most suitable for use by birds (≥ 2.5 m height, ≥ 13 cm depth; Cockle et al. 2011).

To determine the minimum cavity entrance diameter that would be accessible by Military Macaws, we took body measurements of four Military Macaw specimens in the Colección Nacional de Aves of the Instituto de Biología at the Universidad Nacional Autónoma de México (Saunders et al. 1982). Military Macaw specimens had a frontal diameter of mean 12 ± 0.41 cm (range 11.6–12.4 cm), and mean front-back depth of 8.4 ± 0.34 cm (range 8.1–8.9 cm). We therefore considered as accessible by Military Macaws those cavities with an entrance width of at least 8 cm. Dimensions of museum specimens may not exactly represent those of live birds; however, this minimum entrance diameter is similar to the smallest 9-cm entrance diameter reported for nest-sites of the similar-sized Blue-throated Macaw, *Ara glaucogularis* (Berkunsky et al. 2014). Finally, to determine the density of adequate nesting resources for Military Macaws in each vegetation type, we considered only those cavities with characteristics within the range of values for those used as nests by Military Macaws.

Statistical analysis

Normality of data was determined using Kolmogorov–Smirnov normality tests, and transformed by logarithm to improve normality for parametric statistical analysis. Where data did not conform to a normal distribution, we applied non-parametric statistics (Zar 1999). Cavity characteristics presented a normal distribution following log transformation, therefore we applied ANOVA to compare characteristics of all cavities potentially available to the avian secondary cavity-nesting community among the three vegetation types.

To determine resource selection of nest-sites by Military Macaws, we compared the characteristics of trees and cavities used for nesting with those of accessible cavities registered in the transects (Manly et al. 2002). We applied the Chi

square test with simultaneous Bonferroni 95 % confidence intervals to determine whether use of tree species as nest-sites differed from the proportional availability of cavities accessible to macaws (entrance diameter ≥ 8 cm) in those tree species. We considered the observed proportion of use as significantly different when the expected proportion of use based on availability falls outside the 95 % confidence interval for observed use, having a $P < 0.05$ probability of usage (Neu et al. 1974; Byers et al. 1984). Data on dbh of nearest-neighbor trees presented a normal distribution after log transformation, therefore we applied two-sample t tests to compare dbh of nest-trees with that of nearest-neighbor trees. By comparison, height to first ramification did not present a normal distribution and this was not improved by data transformation, therefore we applied the Mann–Whitney U test to compare nearest-neighbor and nest-trees.

To evaluate whether Military Macaws selected cavities based on their characteristics, we applied two-sample t tests to compare the characteristics of cavities used as nest-sites with those of all cavities accessible to Macaws (entrance diameter ≥ 8 cm). We also modelled the probability that a cavity would be selected as a nest-site by Military Macaws using multiple logistic regression (nest = 1, unused = 0), comparing the characteristics of nest-cavities with those of all accessible cavities. Tree dbh was significantly correlated with cavity height ($r = 0.35$, $P = 0.031$) and entrance width ($r = 0.40$, $P = 0.014$), therefore we excluded tree dbh from the initial multiple logistic regression model (Quinn and Keough 2002). We applied the Wald statistic to determine which of the variables of cavity height, entrance width, or cavity depth best predicted whether a cavity was used as a nest by Macaws (Quinn and Keough 2002). We also determined the odds ratio and inflection point of the probability model for significant variables to identify the value above which there is a greater than 50 % probability of selection as a nest-site. Finally, we applied Pearson's correlation matrix on the characteristics of the 12 Military Macaw nest-sites to determine whether negative correlations exist between the variables of cavity dimensions that could indicate a trade-off in characteristics of cavities used as nest-sites by Military Macaws (Agrawal et al. 2010). Descriptive statistics are presented with mean and standard deviation, and we considered $P < 0.05$ as significant for statistical analyses.

Results

Nest-site characteristics

We located 12 Military Macaw nests, with a mean distance of 1.3 ± 0.92 km ($n = 9$ non-repeated pairs, range 0.33–3.4 km) between nearest-neighboring nests, with nests having a 25–75 % interquartile range of 709–1,738 m

from the nearest neighbor. All nest-cavities occurred in live trees, and were principally in naturally-formed cavities. Military Macaw nest-cavities occurred in five tree species, though 58 % of nest-sites were located in cavities in live trees of *Enterolobium cyclocarpum*, followed by *Astronium graveolens* (17 %), with one nest-cavity each in live trees of *Brosimum alicastrum*, *Tabebuia rosei*, and *Ficus* sp. (Fig. 1). These tree species all present growth traits of tall, straight trunks, with mean ramification at 11.2 ± 4.2 m (range = 7–22 m, $n = 11$), which is half the total tree height (mean = 22.9 ± 4.7 m, range = 15–30 m, $n = 12$), indicative of primary or conserved forest trees (Marsden and Fielding 1999). In particular, nest-trees of *E. cyclocarpum* were large canopy trees of mean 156 ± 92 cm (range = 70.3–249.4, $n = 7$) diameter and total height of 24 ± 4.8 m (range = 16–30, $n = 7$).

Military Macaws used nest-cavities in large trees (Table 1), with tree dbh ranging from 56.1 to 348 cm, and a support diameter at the cavity entrance of 78.6 ± 29.0 cm (range = 50–150 cm; $n = 11$). Nest-cavities were located high above the ground (Table 1), with the lowest nest-cavity occurring at 7.5 m and the highest at 17 m above the ground. Cavity height was also the nest-cavity characteristic with least variation around the mean (coefficient of variation = 25.5 %). Cavity entrances were relatively wide (Table 1), ranging from 11 to 40 cm, with a 25–75 % interquartile range of 12–21 cm entrance width. Nest-cavities had a mean 62.8 cm depth (Table 1; range = 18–198 cm), though 60 % of nests had a depth of less than 40 cm.

Nest-sites of Military Macaws were located in conserved forest with mean 64 ± 21.9 % (range = 40–91 %, $n = 12$) canopy cover around nest-sites, and a mean distance of 16 ± 16.7 m (range 8.5–11.8 m, $n = 48$) to nearest-neighboring trees. We registered 15 tree species around Military Macaw nests, of which the dominant

Table 1 Characteristics (mean \pm SD) of tree-cavities used as nest-sites by Military Macaws (*Ara militaris*) and all accessible cavities (≥ 8 cm entrance diameter), with two-sample *t* test significance values

Variable	Nest cavities ($n = 12$)	Accessible cavities ($n = 28$)	Significance value
Tree diameter at breast height (cm)	145.8 ± 101.5	67.9 ± 39.4	$t_{37} = 3.5$, $P = 0.002$
Cavity height from the ground (m)	11.1 ± 2.82	7.0 ± 2.9	$t_{38} = 4.9$, $P < 0.001$
Entrance width (cm)	17.5 ± 8.25	12.7 ± 5.1	$t_{37} = 2.3$, $P = 0.032$
Cavity depth (cm)	62.8 ± 55.8	41.8 ± 54.4	$t_{32} = 2.3$, $P = 0.028$

species were *Hura polyandra* and *Brosimum alicastrum* each comprising 22.9 % of nearest-neighbor trees, and together representing almost half of all nearest-neighbor trees. The next most frequently registered nearest-neighbor tree species were *Tabebuia rosei* (10.4 %) and *Bursera simaruba* (8.3 %), with all these tree species being characteristic of mature semi-deciduous forest (Rzedowski 2006).

Tree-cavity availability

We registered a total of 47 cavities with entrance diameter ≥ 2 cm in 6 ha of tropical dry and oak forest around the Cajón de Peñas dam. However, 11 cavities did not meet the minimum criteria of 8 cm depth specified by Cockle et al. (2008), giving a density of 6 cavities/ha. These were concentrated in tropical semi-deciduous forest (21 cavities), with 10 cavities in tropical deciduous forest, and 5 cavities in oak forest. Cavities were located in 12 tree species, with the majority of cavities in live trees of *Tabebuia* sp (22 % of cavities). Overall, cavities occurred in large trees of mean dbh 69.2 ± 57.9 cm (range = 18.4–316 cm, $n = 33$), at a mean height of 7.2 ± 3.1 m (range = 3–16 m, $n = 36$) above the ground, with mean 9.8 ± 5.4 cm (range = 2–30 cm, $n = 35$) entrance diameter, and mean depth of 50.4 ± 51.5 cm (range = 10–212 cm, $n = 24$). There were more cavities per transect in semi-deciduous forest, though this was not significantly different (Table 2). However, cavities in semi-deciduous forest occurred in significantly larger trees (Table 2). Likewise, cavities in oak forest tended to occur at a lower height and with narrower entrance diameters, but this was not significant (Table 2). Of the 47 cavities recorded in the survey plots, 27 (57 %) had dimensions suitable for cavity-nesting birds (≥ 2.5 m height, ≥ 13 cm depth; Cockle et al. 2011), with a density of 4.5 suitable bird-cavities/ha.

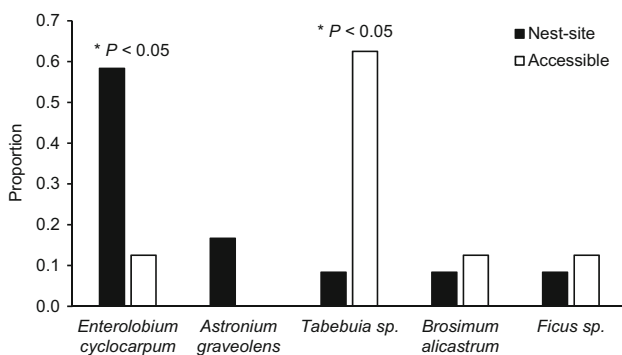


Fig. 1 Proportion of tree species used as nest-sites by the Military Macaw (*Ara militaris*), and of tree species with accessible cavities (≥ 8 cm entrance diameter). Asterisk Bonferroni 95 % confidence intervals of observed use differ significantly from proportional availability

Table 2 Comparison of cavity (≥ 2 cm entrance diameter, ≥ 8 cm depth; Cockle et al. 2008) characteristics (mean \pm SD) among three forest types at Cajón de Peñas, Jalisco

Variable	Deciduous ($n = 10$)	Semi-deciduous ($n = 21$)	Oak ($n = 5$)	Significance test
Cavities/transect	2.5 \pm 3.3	5.3 \pm 2.6	1.3 \pm 0.96	$F_{2,9} = 2.7$, ns
Tree dbh (cm)	50.7 \pm 34.4	90.2 \pm 67.7*	30.8 \pm 5.8	$F_{2,30} = 6.0$, $P = 0.006$
Cavity height (m)	7.3 \pm 2.6	7.7 \pm 3.4	5.2 \pm 1.6	$F_{2,33} = 1.4$, ns
Entrance width (cm)	10.6 \pm 4.6	10.2 \pm 6.1	6.8 \pm 3.4	$F_{2,32} = 1.4$, ns
Cavity depth (cm)	88 \pm 77.8	34.8 \pm 28.2	35.4 \pm 21.0	$F_{2,21} = 2.1$, ns

* Tukey post hoc comparison $P < 0.05$

Considering only cavities accessible to Military Macaws that had an entrance diameter ≥ 8 cm, irrespective of depth, 19 of the original 47 cavities did not meet the criteria of minimum entrance diameter, and were excluded from analysis of cavity resources accessible to Macaws. Hence, a total of 28 (60 %) cavities were potentially accessible to Military Macaws, with an overall 4.7 accessible cavities/ha in the tropical dry and oak forest of Cajón de Peñas. However, cavities were concentrated in semi-deciduous forest (8.5 accessible cavities/ha), with only 4 and 1.5 accessible cavities/ha in deciduous and oak forest, respectively. Nevertheless, very few cavities had characteristics within the range of those used as nest-sites by Military Macaws (height ≥ 7.5 m, entrance diameter ≥ 11 cm, depth ≥ 18 cm), with only 0.7 adequate cavities/ha for macaws in the tropical dry forest of Cajón de Peñas, none of which occurred in oak forest.

Nest-site selection by Military Macaws

Use of tree species as nest sites by the Military Macaw differed significantly from their availability in providing accessible cavities ($G_4 = 16.9$, $P < 0.005$). Bonferroni comparison of use and availability of tree species with accessible cavities demonstrated that Military Macaws selected *Enterolobium cyclocarpum* as nest-trees, with observed use of this tree species as a nest-site and 95 % confidence intervals being significantly greater than the expected use based on availability (observed proportion = 0.58, CI: 0.22–0.95, expected proportion = 0.13; Fig. 1). By comparison, Macaws used *Tabebuia rosei* as a nest-tree significantly less than expected by the proportional availability of accessible cavities in this tree species (observed proportion = 0.08, CI: 0–0.29, expected proportion = 0.63; Fig. 1).

Nest-trees used by Military Macaws were also significantly larger than nearest-neighbor trees ($t_{53} = 9.4$, $P < 0.001$; Fig. 2a), and had a greater height to initial trunk ramification ($U_{55} = 118$, $P = 0.009$; Fig. 2b), indicating that Military Macaws selected large, emergent trees with tall, straight trunks as nest-sites. Furthermore,

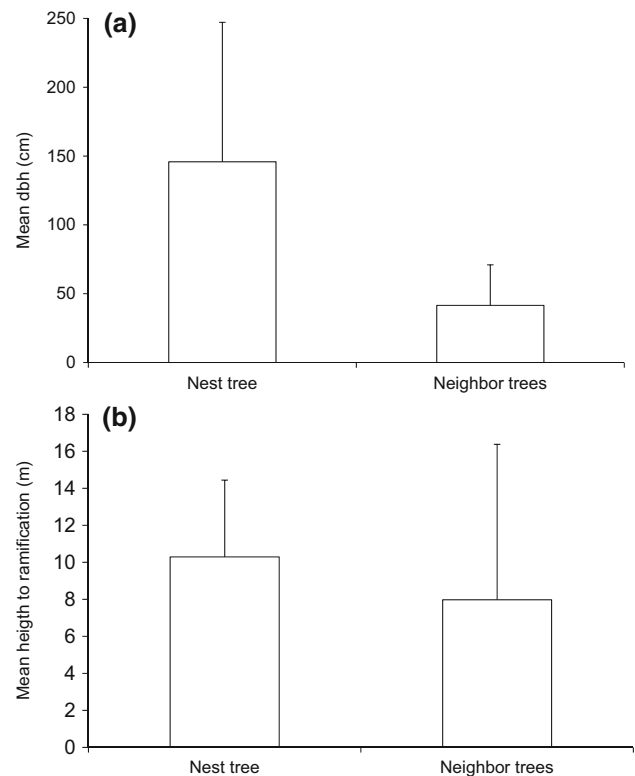


Fig. 2 Mean (\pm SD) dimensions of Military Macaw nest-trees and nearest-neighbor trees for **a** diameter at breast height and **b** height to first ramification

characteristics of tree-cavities used as nest-sites by Military Macaws differed significantly from characteristics of accessible cavities (Table 1). Macaws selected as nest-sites cavities in significantly larger trees, at a greater height from the ground, with larger entrance diameters, and greater depth than all accessible cavities (Table 1).

The initial multiple logistic regression model, excluding tree dbh, demonstrated that cavity height from the ground significantly predicted nest-cavity selection by Military Macaws (Wald $\chi^2_1 = 8.2$, $P = 0.004$). The other variables of entrance width (Wald $\chi^2_1 = 2.8$, $P = 0.092$) and cavity depth ($P = 0.97$) were not significant in the initial multiple logistic regression model. When tested by logistic

regression individually, tree dbh also predicted nest-cavity selection by Macaws (Wald $\chi^2_1 = 5$, $P = 0.025$). The odds ratio demonstrated that a cavity was 1.6 times as likely to be selected as a nest-site with each 1 m increase in height (odds ratio = 1.56; 95 % CI = 1.15–2.11), and 1.0 times as likely to be selected with each increase in tree diameter (odds ratio = 1.02; 95 % CI = 1.00–1.04). Calculation of probability values for cavity height and tree dbh found that the inflection point of the probability curve occurred at a cavity height of 10.7 m and tree dbh of 134 cm, above which there was a greater than 50 % probability that a cavity would be selected as a nest-site.

The correlation matrix for characteristics of cavities used as nest-sites by Military Macaws demonstrated a negative correlation between the variables of cavity height and depth ($r_{10} = -0.611$, $P = 0.06$), which was not significant due to sample size but had a high power of 0.63. Given that cavity height was the main criteria predicting selection as a nest-site, this may suggest that where possible Military Macaws will select cavities high above the ground as nest-sites, but when lower cavities are used there may be a tendency to use deeper cavities.

Discussion

Characteristics of Military Macaw nest-sites

Military Macaw nest-sites occurred in large, mature trees characteristic of primary semi-deciduous forest, and used predominantly one tree species for nesting. Most observations of the Military Macaw report the species nesting in cavities in cliffs (Forshaw 1989; Rivera-Ortiz et al. 2008). However, tree-cavity nesting is the ancestral trait for psittacines, and most taxa that use alternative substrates for nesting have retained the tree-cavity nesting trait (Brightsmith 2005). Hence, Military Macaws along the coast of Jalisco may have retained this ancestral trait due to the existence of suitable tree-cavity nest-sites, and a potential lack of appropriate nesting cliffs.

Nest studies of other parrot species have recorded a tendency to use only a few species of tree for nesting (Saunders et al. 1982; Snyder et al. 1987; Renton and Salinas-Melgoza 1999; Monterrubio-Rico and Enkerlin-Hoeflich 2004; Monterrubio-Rico et al. 2009; Renton and Brightsmith 2009), though few of these studies have evaluated whether parrots select particular tree species as nest-sites based on their structural characteristics. In the present study, we found that Military Macaws selected cavities in *Enterlobium cyclocarpum* more than may be expected by the availability of accessible cavities in this tree species. This may be due to the large size and structural characteristic of this tree species, which can reach

3 m dbh and 20–30 m height (Pennington and Sarukhán 1998). Tree dbh is an important indicator of tree size and age, with larger, older trees more likely to have cavities suitable for use as nest-sites (Lindenmayer et al. 1991).

Tree-cavities used as nest-sites by the Military Macaw had large mean entrance diameters and were of moderate depth. This differs from most medium-sized parrot species, particularly of the genus *Amazona*, which use cavities with narrower mean entrance diameters of between 7.9 and 15 cm and greater mean depth of between 66.2 and 149 cm than the Military Macaw (Lanning and Shiflet 1983; Snyder et al. 1987; Renton and Salinas-Melgoza 1999; Fernandes Seixas and Miranda Mourão 2002; Rodríguez-Castillo and Eberhard 2006; Rodríguez-Ferraro and Sanz 2007; Berkunsky and Reboreda 2009). Entrance diameters of cavities used as nest-sites by Military Macaws were similar to those of the similar-sized Blue-throated Macaw (Berkunsky et al. 2014). Only the larger-bodied Scarlet (*Ara macao*) and Hyacinth Macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*) and Australian cockatoos use cavities with larger mean entrance diameters (Saunders et al. 1982; 2014; Marsden et al. 2001; Heinsohn et al. 2003; Pinho and Nogueira 2003; Vaughan et al. 2003; Olah et al. 2014). Most macaw species use relatively shallow nests, and the mean cavity depth of 62.8 cm for Military Macaw nests is within the median range for mean depth of natural tree-cavities used for nesting by other macaw species (González 2003; Pinho and Nogueira 2003; Vaughan et al. 2003; Berkunsky et al. 2014; Olah et al. 2014). The use of shallow nest-cavities with large entrance diameters may make Military Macaw nests more vulnerable to access by predators. Evaluations of nest success of Military Macaws would indicate whether their nests have a high risk of predation.

Finally, though we located only 12 nests of the Military Macaw, this is actually within the high range of natural tree-cavity nest-sites reported in other studies of macaws. On average, studies of macaws have measured cavity characteristics of a mean 9 ± 5.7 natural nests, ranging from studies of 3 natural nest-sites to the highest number of 18 natural nests (Berkunsky et al. 2014), with the majority of studies providing data on 3–14 natural nest-sites (González 2003; Pinho and Nogueira 2003; Vaughan et al. 2003; Brightsmith and Bravo 2006; Olah et al. 2014). The generally low sample sizes in studies of natural tree-cavity nests used by macaws is probably a reflection of the low density of nesting macaws, and the spatial scale at which such large-bodied canopy-dwelling birds may operate.

Tree-cavity availability and selection by the Military Macaw

We found a low density of 6 cavities/ha in the tropical dry and oak forest of Cajón de Peñas, most of which were

concentrated in semi-deciduous forest, with 4.5 cavities/ha fitting the criteria as suitable for use by cavity-nesting birds (Cockle et al. 2011). This is a much lower density than the 12.3 cavities/ha recorded in temperate forests (Aitken and Martin 2007), and the 16 cavities/ha recorded in the dry forest of Australia (Saunders et al. 1982) and the Atlantic forest of Argentina (Cockle et al. 2008). However, the density of cavities suitable for birds was similar to the 4.5 suitable cavities/ha in primary Atlantic forest of Argentina, with only 0.5 suitable bird cavities/ha in logged forest (Cockle et al. 2010). Furthermore, 4.7 cavities/ha were accessible to Military Macaws, but there were only 0.7 adequate cavities/ha which presented characteristics within the range of those used as nest-sites by macaws. Hence, the great majority of cavities did not have the suite of characteristics selected by Military Macaws for nesting, resulting in a very low density of cavities suitable for nesting by macaws.

The Military Macaw has been reported using a variety of habitats (Forshaw 1989); however, as determined in the present study, most tree-cavity nesting resources were concentrated in semi-deciduous forest. In particular, oak forest at the study site offered no cavities suitable for use as nest-sites by Military Macaws, given that few cavities were located in this forest type, and they were generally of small entrance diameters and at a low height above the ground. Therefore, while the Military Macaw may be reported in oak forest, this is unlikely to provide nesting resources for macaws. Furthermore, the concentration of nesting resources in semi-deciduous forest where cavities occur in significantly larger trees, highlights the value of this habitat for macaw reproduction, and the importance of maintaining large, mature trees in this forest type.

The nesting requirements of Military Macaws for large cavities in mature, primary semi-deciduous forest trees could be a limiting factor for reproduction. Added to the low density of adequate cavities for nesting, there may also be intra- and inter-specific competition for nest-sites. During the present study, we recorded a Collared Forest Falcon (*Micrastur semitorquatus*) which had taken over a previous Military Macaw nest-site, and was incubating three eggs. As well as being a potential nest-predator, this large raptor is also an inter-specific nest-site competitor (López-Lanus 2000; Aguiar-Carrara et al. 2007), reducing even further the availability of adequate cavities for nesting.

Military Macaws selected nest-cavities in larger trees, at a greater height above the ground, and with larger entrance diameters and depth than most of the accessible cavities. Height above the ground was the main criteria for nest-cavity selection, and is a selection criteria for other cavity-nesting birds that may reduce the risk of predation (Nilsson 1984; Wilcove 1985; Li and Martin 1991; Newton 1994;

Cockle et al. 2011). The fact that Military Macaws select nest-cavities with wide entrance diameters may be due to their body size, though on average Macaws used cavities with entrance diameters greater than that required to permit access by the nest owners, potentially providing access to a wider range of predators. The negative correlation of height with depth in cavities used as nest-sites by Military Macaws may suggest a trade-off in nest-cavity selection whereby macaws may preferentially select a nest-cavity high above the ground, regardless of depth, but when using lower cavities, the preference may be for these to be deeper. Whether or not this has fitness consequences for nesting Macaws could be determined by evaluating the influence of nest-cavity characteristics on outcome of the nesting attempt.

Conservation implications

Understanding the nesting requirements of large, threatened psittacines such as the Military Macaw is essential to develop strategies to preserve habitat features that influence breeding productivity and survival. The fact that Military Macaw populations along the coast of Jalisco use tree-cavity nest-sites makes them highly vulnerable to human nest poaching, compared with other populations nesting in relatively inaccessible cliffs. Nest poaching is intense in the region, making it imperative to implement environmental outreach with local communities in Macaw nesting areas, and establish alternative economic activities, such as ecotourism based on observation of Military Macaw nests, that may provide incentives for conservation of the Macaws and their nesting habitat (Muñoz Lacy 2014).

Tree-cavities with adequate characteristics for nesting Macaws occurred at extremely low densities, and may be a limiting resource for Military Macaw reproduction. Most Military Macaw nest-cavities occurred in large trees of ~1 m diameter, and all Macaw nests were located in semi-deciduous forest, which contained larger cavity-bearing trees. Selective forestry practices tend to establish a minimum girth for extraction promoting the removal of larger trees from semi-deciduous forest. This therefore brings Macaw conservation into conflict with forestry practices aimed at extraction of large valuable-wood trees. Therefore, adaptive strategies need to be devised to reconcile the two potentially conflicting aims of Macaw conservation and selective forestry. These may include the establishment of set-aside conservation areas, and long-term replanting programs with native trees to ensure maintenance of semi-deciduous forest as valuable Macaw nesting habitat. Selective forestry practices could also establish a quota of large trees >1 m diameter to be exempt from extraction to preserve the forest structure of large, emergent, canopy

trees. While excessive capture for the pet trade is the most visible threat to parrot populations in the study area, the loss of essential nesting habitat would have implications for persistence of the wild population in the long term. Therefore, a landscape management strategy to maintain breeding habitat for the Military Macaw should focus on conservation of primary semi-deciduous forest.

Acknowledgments The study was conducted in partial fulfillment of a doctoral thesis by S.M.P.M. at the Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), who was supported by a student grant from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT 220278). A.S.M. was supported by a Postdoctoral grant from CONACyT (98294), and L.G.M.L. was supported by a CONACyT Masters student grant. The research was funded by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (UNAM-DGAPA-PAPIIT grant IN203012) of UNAM, CONACyT 179877, and the Loro Parque Fundación A.C., to K.R. The Dirección General de Vida Silvestre of the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales provided permits for the study, and the research complies with Mexican law. We are grateful to the Cajón de Peñas local community for permission to work on their lands, and thank Bonnie Jauregui for logistical support. Assistance in the field was provided by Christian A. Montes Medina, while Patricia Escalante and Miguel De Labra Hernández assisted with measurements of Military Macaw specimens in the Colección Nacional de Aves, of the Instituto de Biología, UNAM. Kristina Cockle and an anonymous reviewer provided constructive comments that improved the manuscript.

References

- Agrawal AA, Conner JK, Rasmann S (2010) Tradeoffs and adaptive negative correlations in evolutionary ecology. In: Bell M, Eanes W, Futuyma D, Levinton J (eds) *Evolution after Darwin: the first 150 years*. Sinauer, Sunderland, pp 243–268
- Aguiar-Carrara L, Zuquim-Antas PT, Souza-Yabe R (2007) Nidificação do gavião-relógio *Micrastur semitorquatus* (Aves: Falconidae) no Pantanal Mato-grossense: dados biométricos, dieta dos ninhegos e disputa com araras. *Rev Bras Ornitol* 15:85–93
- Aitken KEH, Martin K (2007) The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forest in western Canada. *J Ornithol* 148:S425–S434
- Bennet PM, Owens IPF (1997) Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proc R Soc Lond B* 264:401–408
- Berkunsky I, Reboreda JC (2009) Nest-site fidelity and cavity reoccupation by Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva* in the dry Chaco of Argentina. *Ibis* 151:145–150
- Brightsmith DJ (2005) Competition, predation and nest niche shifts among tropical cavity nesters: phylogeny and natural history evolution of parrots (*Psittaciformes*) and trogons (*Trogoniformes*). *J Avian Biol* 36:64–73
- Brightsmith D, Bravo A (2006) Ecology and management of nesting Blue-and-yellow Macaws (*Ara ararauna*) in *Mauritia* palm swamps. *Biodivers Conserv* 15:4271–4287
- Byers CR, Steinhorst RK, Krausman PR (1984) Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J Wildl Manag* 48:1050–1053
- Cameron M (2006) Nesting habitat of the Glossy Black Cockatoo in central New South Wales. *Biol Conserv* 127:402–410
- Carneiro APB, Jiménez JE, Vergara PM, White TW Jr (2013) Nest-site selection by Slender-billed Parakeets in a Chilean agricultural-forest mosaic. *J Field Ornithol* 84:13–22
- Carreón-Arroyo G (1997) Estimación poblacional, biología reproductiva y ecología de la nidificación de la Guacamaya verde (*Ara militaris*) en una selva estacional del oeste del estado de Jalisco. B.Sc. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México
- Citta JJ, Lindberg MS (2004) Nest site selection of passerines: effects of geographic scale and public and personal information. *Ecology* 88:2034–2046
- Cockle K, Martin K, Wiebe K (2008) Availability of cavities for nesting birds in the Atlantic forest, Argentina. *Ornitol Neotrop* 19:269–278
- Cockle KL, Martin K, Drever MC (2010) Supply of tree-holes limits nest density of cavity-nesting birds in primary and logged subtropical Atlantic forest. *Biol Conserv* 143:2851–2857
- Cockle K, Martin K, Wiebe K (2011) Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica* 43:228–236
- Enkerlin-Hoeflich EC (1995) Comparative ecology and reproductive biology of three species of *Amazona* parrots in northeastern Mexico. PhD dissertation. Texas A&M University
- Fernandes Seixas GH, Miranda Mourão G (2002) Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *J Field Ornithol* 73:399–409
- Forshaw JM (1989) *Parrots of the world*. Landsdown, Melbourne
- García-Oliva F, Ezcurra E, Galicia L (1991) Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. *Geogr Ann A* 73:179–186
- Gibbs JP, Hunter ML Jr, Melvin SM (1993) Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. *Biotropica* 25:236–241
- Berkunsky I, Daniele G, Kacolis FP, Díaz-Luque JA, Silva Frias CP, Aramburu RM, Gilardi JD (2014) Reproductive parameters in the critically endangered Blue-throated Macaw: limits to the recovery of a parrot under intensive management. *Plos ONE*. doi:10.1371/journal.pone.0099941
- González JA (2003) Harvesting, local trade, and conservation of parrots in the northeastern Peruvian Amazon. *Biol Conserv* 114:437–446
- Heinsohn R, Murphy S, Legge S (2003) Overlap and competition for nest holes among Eclectus Parrots, Palm Cockatoos and Sulphur-crested Cockatoos. *Aust J Zool* 51:81–94
- Lanning DV, Shifflett JT (1983) Nesting ecology of Thick-billed Parrots. *Condor* 85:66–73
- Li P, Martin TE (1991) Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108:405–418
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Nix HA, Tanton MT, Smith AP (1991) Predicting the abundance of hollow-bearing trees in montane forests of southeastern Australia. *Aust J Ecol* 16:91–98
- López-Lanus B (2000) Collared forest-falcon *Micrastur semitorquatus* courtship and mating, with take-over of a macaw nest. *Cotinga* 14:9–11
- Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP (2002) *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*, 2nd edn. Kluwer, Dordrecht
- Marsden S, Fielding A (1999) Habitat association of parrots on the Wallacean islands of Buru, Seram and Sumba. *J Biogeogr* 26:439–446
- Marsden S, Pilgrim JD, Wilkinson R (2001) Status, abundance and habitat use of Blue-eyed Cockatoo *Cacatua ophthalmica* on New Britain, Papua New Guinea. *Bird Conserv Int* 11:151–160
- Monterrubio-Rico TC, Enkerlin-Hoeflich E (2004) Present use and characteristics of thick-billed parrot nest sites in Northwestern Mexico. *J Field Ornithol* 75:96–103

- Monterrubio-Rico TC, Escalante-Pliego LP (2006) Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biol Conserv* 128:67–78
- Monterrubio-Rico TC, Ortega-Rodríguez J, Marin-Togo MC, Salinas-Melgoza A, Renton K (2009) Nesting habitat of the Lilac-crowned Parrot in a modified landscape in Mexico. *Biotropica* 41:361–368
- Muñoz Lacy LG (2014) Uso del hábitat y recursos alimenticios por la guacamaya verde (*Ara militaris*) en la costa de Jalisco y su potencial para el ecoturismo. Masters dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México
- Neu CW, Byers CR, Peek JM (1974) A technique for analysis of utilization-availability data. *J Wildl Manag* 38:541–545
- Newton I (1994) The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. *Biol Conserv* 70:265–276
- Nilsson SG (1984) The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scand* 15:167–175
- Olah G, Vigo G, Heinsohn R, Brightsmith DJ (2014) Nest site selection and efficacy of artificial nests for breeding success of Scarlet Macaws *Ara macao macao* in lowland Peru. *J Nat Conserv* 22:176–185
- Ortega-Reyes J (2004) Composición de la fauna mastozoológica de la presa Cajón de Peña, Tomatlán, Jalisco. *Rev Mex Mastozool* 8:9–20
- Pennington TD, Sarukhán J (1998) Árboles Tropicales de México, 2nd edn. Fondo de Cultura Económica, Mexico City
- Pinho JB, Nogueira FMB (2003) Hyacinth Macaw (*Anodorhynchus hyacinthinus*) reproduction in the northern Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Ornitol Neotrop* 14:29–38
- Quinn GP, Keough MJ (2002) Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge
- Renton K, Brightsmith D (2009) Cavity use and reproductive success of nesting macaws in lowland forest of southeast Peru. *J Field Ornithol* 80:1–8
- Renton K, Salinas-Melgoza A (1999) Nesting behavior of the lilac-crowned Parrot. *Wilson Bull* 111:488–493
- Rivera-Ortiz FA, Contreras-Gonzalez AM, Soberanes-Gonzalez CA, Valiente-Banuet A, Arizmendi MC (2008) Seasonal abundance and breeding chronology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of Central Mexico. *Ornitol Neotrop* 19:255–263
- Rodríguez-Castillo A, Eberhard JR (2006) Reproductive behavior of the yellow-crowned parrot (*Amazona ochrocephala*) in Western Panama. *Wilson J Ornithol* 118:225–236
- Rodríguez-Ferraro A, Sanz V (2007) Natural history and population status of the yellow-shouldered parrot on La Blanquilla Island, Venezuela. *Wilson J Ornithol* 119:602–609
- Rzedowski J (2006) Vegetación de México, digital edition. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf. Accessed 8 October 2014
- Salinas-Melgoza A, Salinas-Melgoza V, Renton K (2009) Factors influencing nest spacing of a secondary cavity nesting parrot: habitat heterogeneity and proximity of conspecifics. *Condor* 111:305–313
- Saunders DA (1979) The availability of tree hollows for use as nest sites by White-tailed Black Cockatoos. *Aust Wildl Res* 6:205–216
- Saunders DA, Smith GT, Rowley I (1982) The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites for cockatoos (*Psittaciformes*) in Western Australia. *Aust Wildl Res* 9:541–556
- Saunders DA, Mawson PR, Dawson R (2014) Use of tree hollows by Carnaby's Cockatoo and the fate of large hollow-bearing trees at Coolmallo Creek, Western Australia 1969–2013. *Biol Conserv* 177:85–193
- Selman R, Perrin M, Hunter M (2004) Characteristics and competition for nest sites by the Rüppell's Parrot, *Poicephalus rueppelli*. *Ostrich* 75:89–94
- Semarnat (2010) Norma Oficial Mexicana NOM-059-Semarnat-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario oficial 30 de diciembre de 2010: 1–78. http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/pdf/NOM_059_Semarnat_2010.pdf Accessed 8 October 2014
- Snyder NFR, Wiley JW, Kepler CB (1987) The Parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot. Western Foundation of Vertebrate Zoology, Los Angeles
- Vaughan C, Nemeth N, Marineros L (2003) Ecology and management of natural and artificial Scarlet Macaw (*Ara macao*) nest cavities in Costa Rica. *Ornitol Neotrop* 14:381–396
- Walker JS, Cahill AJ, Marsden SA (2005) Factors influencing nest-site occupancy and low reproductive output in the critically endangered Yellow-crested Cockatoo *Cacatua sulphurea* on Sumba, Indonesia. *Bird Conserv Int* 15:347–359
- Wilcove DS (1985) Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66:1211–1214
- Zar JH (1999) Biostatistical analysis, 4th edn. Prentice Hall, New Jersey

CAPÍTULO III

(Manuscrito sometido a Journal of Avian Biology)

OPTIMAL DIET STRATEGY OF A LARGE-BODIED PSITTACINE: FOOD RESOURCE ABUNDANCE AND NUTRITIONAL CONTENT ENABLE DIETARY SPECIALIZATION BY THE MILITARY MACAW

Sylvia Margarita de la Parra-Martínez, Luis Guillermo Muñoz-Lacy, Alejandro Salinas-

Melgoza y Katherine Renton

1 **Optimal diet strategy of a large-bodied psittacine: food resource**
2 **abundance and nutritional content enable dietary specialization**
3 **by the Military Macaw**

4
5 Sylvia Margarita de la Parra-Martínez¹, Luis Guillermo Muñoz-Lacy^{1,2}, Alejandro Salinas-
6 Melgoza³, Katherine Renton^{4,*}

7
8 ¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma
9 de México, Ciudad Universitaria, Mexico City, Mexico.

10
11 ²Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso para la Biodiversidad, Liga Periférico-
12 Insurgentes Sur 4903, Delegación Tlalpan 14010, Mexico City, Mexico,

13
14 ³Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad
15 Universitaria, Morelia, Michoacán, México

16
17 ⁴Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de
18 México, Apartado Postal 21, San Patricio-Melaque, Jalisco, México.

19
20 *Corresponding author: krenton@st.ib.unam.mx

21

22

23 **Abstract**

24 Dietary specialization should arise when there is a relatively high abundance of a particular
25 resource, where animals may select food items to obtain an optimal diet that maximizes
26 energy intake. Large-bodied psittacines frequently exhibit a narrow dietary niche with
27 specific habitat use, but few studies have determined whether psittacines select food
28 resources, and how this influences habitat use. We established fruiting phenology transects
29 to evaluate food resource availability for the large-bodied Military Macaw (*Ara militaris*) in
30 semi-deciduous, deciduous, and Pine-Oak forest during the dry season when macaws are
31 nesting, at two sites along the coast of Jalisco. We also determined Military Macaw diet by
32 observations of foraging macaws along transect routes, and conducted bromatological
33 analysis of the nutritional content of the most consumed resource. Military Macaws used
34 six plant species as food items during the dry season, and had a narrow dietary niche
35 (Levins' $B = 0.28$), with 56% of foraging macaws consuming the seeds of *Hura polyandra*.
36 No food resources were recorded in Pine-Oak forest during the dry season, with food
37 resources and foraging by macaws concentrated in tropical deciduous and semi-deciduous
38 forest, where *Hura polyandra* was the most abundant fruiting tree species. When
39 considering the proportional availability of food resources we determined a broad Hurlbert
40 dietary niche breadth of $H = 0.67$, indicating that Military Macaws consumed food
41 resources according to their availability. Furthermore, the seeds of *Hura polyandra* were an
42 important source of protein, carbohydrates, minerals and moisture, and the hard fruit-casing
43 means that these seeds are exclusively available for macaws. Therefore, concentrating the
44 diet on the most abundant resources may increase foraging efficiency of Military Macaws
45 in the dry season, and specializing on the seeds of *Hura polyandra* may be an optimal diet
46 strategy for Military Macaws to meet their energy requirements during the breeding season.

47 Optimal foraging theory predicts that animals should forage in the most efficient manner to
48 maximize fitness (MacArthur and Pianka 1966, Krebs and Davies 1984). One aspect of this
49 is the selection of an optimal diet, where animals select food items in the diet to maximize
50 energy intake (Pyke et al. 1977). In this sense, animals may feed on the most abundant
51 resource or in areas with a high abundance of resources (Charnov 1976, Martin 1985).
52 Furthermore, a high abundance of one resource relative to other resources in the diet is
53 likely to lead to dietary specialization (Schoener 1971, Pyke et al. 1977). Therefore, food
54 specialization may be determined by the relative abundance of food resources, as well as
55 metabolic, behavioural, and nutritional aspects of resource use (Stephens and Krebs 1986).

56 Psittaciformes (parrots) have been reported to consume a variety of plant species in
57 the diet (Renton et al. 2015); although foraging may be concentrated on a few resources
58 giving a narrow dietary niche (Renton 2001, 2006, Matuzak et al. 2008). In particular,
59 large-bodied psittacines exhibit a narrow dietary niche with specific habitat use (Ragusa-
60 Netto and Fecchio 2006, Matuzak et al. 2008). These large-bodied parrot species tend to
61 consume a greater proportion of seeds in the diet (Matuzak et al. 2008), and have the
62 capacity to consume both hard and soft fruits (Galetti 1997).

63 Large macaws consume an average of 15 plant species in the diet (range 4-48 plant
64 species), although many studies report that macaws concentrate foraging on just 1-3 tree or
65 palm species (Pitter and Christiansen 1995, López-Lanus 1999, Bonadie and Bacon 2000,
66 Ragusa-Netto 2006, Renton 2006, Matuzak et al. 2008, Contreras-Gonzalez et al. 2009,
67 Santos and Ragusa-Netto 2014). Only a few studies have evaluated the proportional use of
68 food resources by macaws, and these have determined a narrow dietary niche of Levins' B
69 $= 0.12-0.39$ for various species of large macaws (Ragusa-Netto 2006, Renton 2006,
70 Matuzak et al 2008, Contreras-Gonzalez et al. 2009, Santos and Ragusa-Netto 2014).

71 Therefore, large macaws may present specialized diets concentrated on the seeds of only a
72 few plant resources, but it is unclear whether these also represent the most abundant food
73 items.

74 Few studies have evaluated food resource selection by parrots in the wild (Renton et
75 al. 2015), although some parrot species have been found to adjust dietary niche with
76 fluctuations in food resource abundance (Renton 2001, Matuzak et al. 2008, Boyes and
77 Perrin 2009a, Botero-Delgado et al. 2010), and the Ouvea Parakeet (*Eunymphicus*
78 *uvaensis*) demonstrates selection in the diet of plant species that have relatively constant
79 fruit abundance throughout the year (Robinet et al. 2003). Food resource abundance is also
80 one of the main factors influencing habitat use by birds (Block and Brennan 1993), and
81 parrots have been shown to demonstrate habitat shifts in association with food resource
82 abundance enabling them to track food resource availability (Greene 1998, Renton 2001).

83 Resource requirements is one of the least known aspects of psittacine ecology
84 (Renton et al. 2015), and such information may indicate the characteristics making some
85 species more vulnerable to human pressures, while other species are able to adapt to human
86 modified habitats (Saunders and Ingram 1987, Saunders 1990, Saunders 1991). This is
87 especially important with regard to Psittaciformes, which is one of the most threatened
88 avian families (Bennett and Owens 1997, Olah et al. 2016).

89 The Military Macaw (*Ara militaris*) is the most northerly distributed macaw
90 occurring from Mexico to northern South America (Forshaw 1989). Little is known of
91 Military Macaw diet, although the species may specialize on specific plant resources in the
92 distinct geographic areas of its range, and may have a narrow dietary niche (Contreras-
93 González et al. 2009, Juárez et al. 2012). The Military Macaw also demonstrates
94 fluctuations in abundance among habitat types in association with variations in food

95 resource availability (Morales-Pérez 2005, Muñoz-Lacy 2014). Timing of nesting by the
96 Military Macaw varies notably in different regions of the species' range in Mexico (Júarez
97 et al. 2012), which could be due to regional variations in temperature and precipitation that
98 affect food resource availability.

99 On the coast of Jalisco, Military Macaws initiate nesting in late November to
100 December, with chick rearing occurring during the dry season months of January to April
101 (Carreon-Arroyo 1997). During this period, the Military Macaw was observed foraging
102 mainly in trees of *Hura polyandra* (Loza-Salas 1997), suggesting that this tree species
103 provides important resources for macaw reproduction. However, it is not known whether
104 the Military Macaw exhibits dietary selection by specializing on specific food resources
105 during the breeding season, how this relates to resource abundance, and whether this
106 influences habitat use by macaws. Therefore we aimed to determine (1) the composition of
107 Military Macaw diets and proportional use of resources during the breeding season, 2) the
108 nutritional content of the most consumed resource, 3) whether the Military Macaw exhibits
109 food resource selection based on the relative abundance of resources, and 4) how food
110 resource abundance influences habitat used for foraging.

111

112 **Methods**

113 **Study site**

114 We conducted the study during the Military Macaw breeding season in the dry season
115 months of March to April 2013 at two sites along the northern coast of Jalisco, Mexico.
116 The first site known as Cajón de Peñas (19° 59' 24" to 20° 02' 54" N, 105° 01' 30" to 105°
117 07' 12" W) is located in the Tomatlan Municipality, and the second site El Tuito (20° 16'

118 12'' to 20° 29' 24'' N, and 105° 24' 54'' to 105° 40' 12'' W) is located in Cabo Corrientes
119 Municipality on the north coast of Jalisco. The northern coast of Jalisco has an annual
120 rainfall of 1,624-2500 mm (García-Oliva et al. 1991), with mean yearly temperature of
121 24.6-28 °C (Sandoval 1992, SIEG 2012). There is a marked rainy season from June to
122 October, followed by a dry season from November to May. The region has mountainous
123 terrain from sea-level to 1,920 m (SIEG 2012), where the main vegetation is semi-
124 deciduous forest dominated by *Brosimum alicastrum*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Hura*
125 *polyandra*, and *Sabal mexicana*, followed by deciduous forest dominated by *Bursera*
126 *instabilis*, *Spondius purpurea*, *Heliocarpus pallidus*, *Cochlospermum vitifolium* and
127 *Guazuma ulmifolia* (Rzedowski 2006). Pine-Oak forest also occurs on higher terrain,
128 dominated by *Quercus glauca*, *Curatella americana* and *Encyclia trachycarpa*
129 (Rzedowski 2006).

130

131 **Food resource availability**

132 We established a total of 22 phenology transects of 200 m x 4 m (Chapman et al. 1994),
133 distributed among three vegetation types, with nine transects in deciduous forest, eight in
134 semi-deciduous forest, and five in Pine-Oak forest. Transects were surveyed during March
135 and April 2013 in the dry season, recording all fruiting trees with a diameter at breast
136 height (dbh) >10 cm. For each fruiting tree we measured dbh and estimated fruit abundance
137 on the tree using a ranking scale of categories ranging from 1-4 based on the percent of
138 canopy with fruits (Bullock and Solis-Magallanes 1990), where 1 = up to 25% of canopy
139 with fruits, 2 = 25% to 50% fruit cover, 3 = 50% to 75% with fruits, and 4 = 75% to 100%
140 of the canopy with fruit. We also classified fruits based on color as immature, mature or
141 dried. We used four estimators of resource availability for each transect: i) the number of

142 tree species fruiting, ii) total number of fruiting trees, iii) the sum of dbh of fruiting trees,
143 iv) sum of the fruit abundance ranking for trees in each transect.

144

145 **Military Macaw diet**

146 The use of food resources in the diet was determined by direct observations of foraging
147 macaws. Feeding observations were performed in the same area and at the same time as the
148 phenology transects, including occasional *ad hoc* observations while conducting field work.
149 On encountering foraging macaws we recorded the location, habitat type, plant species,
150 plant part consumed, stage of ripeness, and number of macaws foraging. To determine
151 dietary niche we considered the number of macaws observed foraging on each food item.
152 However, to determine habitat use we considered the frequency of foraging records, or
153 feeding bouts, of macaws (single or group) on each tree species (Galetti 1993).

154

155 **Nutritional analysis**

156 We collected green fruits at the stage of ripeness in which they are consumed by macaws,
157 from three trees of *Hura polyandra* at Cajon de Peñas. Fruits were maintained in
158 refrigeration and taken for bromatological analysis of nutritional content of the seeds at the
159 Animal Nutrition Laboratory of the Facultad de Medicina, Veterinaria y Zootecnia at the
160 Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The white seed kernel was extracted
161 and analyzed to determine percent crude protein, lipids, fiber, ash, and humidity (AOAC
162 International 1995). Mineral concentration of Magnesium (Mg), Sodium (Na), Iron (Fe),
163 Potassium (K) and Calcium (Ca) was also determined using Atomic Absorption
164 Photospectrometry (Skoog et al. 2008).

165

166 Data analysis

167 To determine dietary specialization in use of food resources by the Military Macaw, we
168 calculated dietary niche breadth using the standardized Levins niche breadth index (Levins
169 1968; Krebs 1989), where a value close to 0 indicates dietary specialization and a value
170 close to 1 indicates a broad diet (Colwell and Futuyma 1971). To determine selection of
171 resources based on availability, we applied the Hurlbert (1978) index of niche breadth that
172 estimates dietary niche considering the proportional use of each food resource with respect
173 to the proportional availability of that resource. In this case, a value close to 0 indicates the
174 selection of resources with limited availability in the environment, while a value close to 1
175 indicates that resources are being used according to their availability. We compared
176 proportional use and availability of each item in the diet of Military Macaws using
177 simultaneous Bonferroni 95% confidence intervals (Neu et al. 1974; Byers et al. 1984).

178 We used data from the phenology transects to determine food resource abundance
179 and availability for Military Macaws by habitat. We defined food resources available to
180 Military Macaws based on our field observations of foraging macaws, and considered as
181 potential food resources tree species that are consumed by Military Macaws throughout the
182 species' distribution (Juarez et al. 2012), as well as tree species consumed by other macaw
183 species (Vaughan et al. 2006, Renton 2006, Berg et al. 2007), where these occurred at our
184 study sites (Loza-Salas 1997, Morales-Perez 2005). During the survey period, we recorded
185 no fruiting trees consumed by macaws in Pine-Oak forest, therefore we only compared food
186 resource availability between tropical deciduous and semi-deciduous forest, where we
187 registered fruiting trees. Kolmogorov-Smirnov analysis demonstrated a normal distribution
188 for the variables of number of fruiting trees, sum of dbh of fruiting trees, and sum of fruit
189 abundance ranking per transect. Therefore, we applied two-sample *t*-tests to compare each

190 estimator of food resource availability for Military Macaws between deciduous and semi-
191 deciduous forest.

192 Finally, we used a chi-square contingency table to determine whether there was an
193 association by habitat of frequency of foraging by macaws and number of fruiting trees
194 with food resources consumed by macaws. Descriptive statistics are presented with mean
195 and standard deviation, and we considered $P < 0.05$ as significant for statistical analyses.

196

197 **Results**

198 **Habitat-wide food resource abundance and availability**

199 In the 22 phenology transects, we recorded a total of 193 fruiting trees of 24 species from
200 20 families that could provide food resources for macaws. Only nine tree species recorded
201 more than 5% of all fruiting individuals in transects, with *Hura polyandra* (19% of fruiting
202 trees) being the most abundant fruiting tree species (Fig. 1). No food resources for Military
203 Macaws were recorded in Pine-Oak forest during the months of March and April in the
204 macaw breeding season. For tropical deciduous and semi-deciduous forest, food resource
205 availability for Military Macaws was generally greater in semi-deciduous forest (Table 1),
206 but this was only significant for sum of dbh of fruiting trees (Table 1). In general, we
207 recorded different tree species in each forest type. However, six tree species were recorded
208 fruiting in both deciduous and semi-deciduous forest: *Hura polyandra*, *Annona palmeri*,
209 *Enterolobium cyclocarpum*, *Bursera simaruba*, *Ficus* spp, and *Orbignya guacuyule*, the
210 first four of which were among the most abundant fruiting trees in transects (Fig. 1),
211 contributing to the similarity in food resource availability between these two tropical forest
212 vegetation types.

213

214 **Military Macaw diet**

215 We observed the Military Macaw consuming six food resources during the dry season
216 when macaws were nesting. Seeds were the main component of the diet, although macaws
217 also consumed fruits of *Eugenia capuli*, the endocarp of *Orbignya guacuyule* fruits, and
218 leaf stems of the epiphyte *Anthurium halmoorei*. Military Macaws presented a narrow
219 dietary niche during the dry season with Levins' $B = 0.289$, indicating a specialized diet,
220 where the main food item was immature seeds of *Hura polyandra* consumed by 56% of
221 foraging macaws, followed by seeds of *Brosimum alicastrum*, although these were
222 consumed by only 30% of individuals (Table 2).

223 Bromatological analysis of the main item in macaw diets demonstrated that unripe
224 seeds of *Hura polyandra* have a high percent of crude protein, lipids, and humidity (Table
225 3). Mineral analysis also found a high concentration of Magnesium and Potassium in seeds
226 of *Hura polyandra* (Table 3).

227

228 **Food resource selection by Military Macaws**

229 When we evaluated whether Military Macaws selected food items consumed in the diet, we
230 obtained a broad Hurlbert dietary niche of $H = 0.674$. This indicates that the Military
231 Macaw tends to consume resources in the diet according to their proportional abundance
232 (Fig. 2). Hence, although Military Macaws consumed predominantly seeds of *Hura*
233 *polyandra*, this was the most abundant food resource for macaws (Fig. 2). Comparison of
234 proportional use and availability of each item in the diet of Military Macaws using
235 simultaneous Bonferroni 95% confidence intervals showed that only in the case of *Bursera*
236 *simaruba* seeds of this tree species were consumed by Military Macaws significantly less

237 than expected by the availability of fruiting trees (Observed proportion = 0.03, Confidence
238 Intervals: 0 – 0.10, Expected proportion = 0.32; Fig. 2).

239 Finally, we recorded Military Macaws foraging more frequently in semi-deciduous
240 forest ($n = 27$ records) compared to deciduous forest (12 records). However, there was no
241 significant association of frequency of foraging records of macaws and number of fruiting
242 trees by habitat type ($X^2 = 0.22$, $P > 0.05$).

243

244 **Discussion**

245 **Diet and food resource selection by Military Macaws**

246 The Military Macaw consumed predominantly immature seeds, as has been determined for
247 other large parrot species (Galetti 1993, Gilardi 1996, Renton 2001, 2006, Matuzak et al.
248 2008, Gilardi and Toft 2012). The use of seed resources may be in part influenced by the
249 nutritional quality of food resources as seeds are higher in protein and lipids than other
250 plant parts (Gilardi and Toft 2012). Hence, a predominantly seed diet may enable large
251 macaws to more efficiently meet their daily energy requirements, as larger bird species
252 require greater amounts of protein for body maintenance and growth (Klasing 1998,
253 Koutsos et al. 2001). This may be of greater relevance during the breeding season when
254 protein content is essential both for adult maintenance and for nestling growth (Koutsos et
255 al. 2001).

256 Furthermore, despite the fact that we recorded 24 fruiting tree species that could
257 potentially provide food resources for macaws at the study sites, the Military Macaw
258 exhibited a specialized diet during the dry season when macaws are nesting, with a narrow
259 dietary niche concentrated on the seeds of only a few plant resources. Studies of a variety

260 of macaw species have determined that they exhibit narrow dietary niche breadths,
261 concentrated on 1-3 tree species (Ragusa-Netto 2006, Renton 2006, Matuzak et al 2008,
262 Contreras-González et al. 2009, Santos and Ragusa-Netto 2014). This differs from smaller
263 parrot species that have a broad dietary niche (Matuzak et al. 2008, Boyes and Perrin
264 2009b).

265 In particular, the Military Macaw concentrated foraging on immature seeds of *Hura*
266 *polyandra*, which was the most abundant food resource available for macaws. Lozas Salas
267 (1997) also noted that Military Macaws at the Cajon de Peñas study site consumed
268 predominantly seeds of *Hura polyandra*. Furthermore, the seeds of *Hura polyandra* were
269 high in protein and lipid content, and percent protein in the seeds of *Hura polyandra* was
270 similar to that found for seed oil of the related species *Hura crepitans* (Okolie et al. 2012,
271 Abdulkadir et al. 2013). Seeds of *Hura polyandra* also had high mineral concentrations,
272 particularly of Magnesium and Potassium, similar to that found in seed oil of *Hura*
273 *crepitans* (Okolie et al. 2012, Abdulkadir et al. 2013), although Iron, which is one of the
274 high concentration minerals in seed oil of *Hura crepitans* (Okolie et al. 2012, Abdulkadir et
275 al. 2013), had very low concentration in unripe seeds of *Hura polyandra*. Finally, in
276 contrast with seed oil of *Hura crepitans* (Okolie et al. 2012, Abdulkadir et al. 2013), the
277 unripe seeds of *Hura polyandra* had high moisture content. This makes the seeds of *Hura*
278 *polyandra* a valuable source of protein, energy, minerals and water during the dry season
279 when Military Macaws are raising young.

280 The next frequently consumed item of *Brosimum alicastrum* has been found to
281 contain lower 15.4% to 15.9% crude protein (Plata et al. 2009, Montes Pérez et al. 2012).
282 Similarly, while *Bursera simaruba* was the second most abundant fruiting tree species,
283 seeds of this tree species were consumed by Military Macaws significantly less than

284 expected, and have been found to contain a low 12.4% crude protein (Plata et al. 2009).
285 Large parrot species require at least 10-15% protein for maintenance, and require >20%
286 protein for nestling growth (Koutsos et al. 2001). The lower protein content in the seeds of
287 *Brosimum alicastrum* and *Bursera simaruba* may explain why they are consumed less
288 frequently by Military Macaws during the breeding season when macaws are raising young.

289 Therefore seeds of *Hura polyandra* represent an abundant and highly nutritious food
290 resource, which may enable greater dietary specialization by the Military Macaw during the
291 breeding season. The use of food resources with a high protein and lipid content may
292 permit consumers to obtain their nutrient requirements from just a few resources. The
293 European Serin (*Serinus serinus*) exhibits a similar dietary specialization on the seeds of
294 *Diplotaxis virgata* during the breeding season, which was accounted for by the high protein
295 and energy content of the seeds, rather than food resource availability (Valera et al. 2005).
296 The Glossy Black-Cockatoo (*Calyptorhynchus lathami*) in Australia also has a specialized
297 diet consuming the seeds of two species of *Allocasuarina* trees, which have very high
298 43.5% protein and 38% lipid content (Crowley and Garnett 2001).

299 However, seeds also have high levels of toxicity (Gilardi and Toft 2012), and seeds
300 of *Hura polyandra* are extremely toxic (López-Bazán 2002). No other bird species were
301 observed to consume seeds of *Hura polyandra*, possibly due to the thick, hard capsule
302 protecting seeds, and their toxicity. The absence of competitors makes this a potentially
303 exclusive, highly nutritious food resource for Military Macaws, which along with the high
304 abundance of *Hura polyandra* at the study sites, would facilitate dietary specialization
305 (Schoener 1971, Pyke et al. 1977).

306 Moreover, the broad Hurlbert niche breadth indicates that the Military Macaw
307 consumed food resources according to their availability. Hence, although the Military

308 Macaw consumed predominantly the seeds of *Hura polyandra*, this was the most abundant
309 food resource during the dry season. Concentrating the diet on the most abundant resources,
310 that may also provide high energy intake, could be the most efficient foraging strategy for
311 macaws. This highlights the importance of considering both food resource availability and
312 nutritional value when evaluating dietary requirements, and suggests that the Military
313 Macaw is employing the most efficient foraging strategy for adult survival and reproductive
314 success.

315

316 **Habitat-wide food resource availability**

317 During the Military Macaw breeding season on the coast of Jalisco, we registered food
318 resources for macaws only in lowland tropical semi-deciduous and deciduous forests.
319 Nevertheless, there was a lack of spatial variation in food resource abundance for Military
320 Macaws between these two tropical forest vegetation types. Furthermore, foraging by
321 macaws was not significantly associated with forest type, but macaws were recorded
322 foraging in both forest types. This may be due to the fact that the main item of macaw diets,
323 *Hura polyandra*, was the most abundant fruiting tree species, and occurred in both forest
324 types at the study site. This lack of spatial variation between tropical forest habitats, and
325 abundance of *Hura polyandra*, may enable the Military Macaw to forage more efficiently,
326 rather than expend energy searching for new resource patches. Finally, we found no food
327 resources available for Military Macaws in Pine-Oak forest during our study, although
328 Military Macaws have been reported to consume seeds and fruits of Oak trees (Juárez et al.
329 2012).

330 It is possible that food resource availability is not the main factor influencing habitat
331 use by the Military Macaw during the breeding season, given that macaws did not

332 demonstrate food resource selection, but consumed mainly the most abundant resources.
333 On the other hand, Military Macaws are highly selective of nest-sites using cavities in
334 large, mature trees characteristic of primary semi-deciduous forest, which occur at a low
335 density (de la Parra-Martínez et al. 2015). Therefore, availability of nest-sites may define
336 the use of specific habitats or areas by macaws during the breeding season, with macaws
337 exploiting the most abundant food resource available in those areas.

338

339 **Implications for conservation**

340 Our results suggest that *Hura polyandra* may be a key food resource for Military Macaws
341 during the breeding season. The Military Macaw has also been observed consuming seeds
342 of *Hura polyandra* at the start of the breeding season in Sinaloa, Mexico (Rubio 2015), and
343 *Hura crepitans* is reported in the diet of the Military Macaw in South America (Juarez et al.
344 2012). *Hura polyandra* is distributed throughout the range of the Military Macaw in
345 Mexico (Pennington and Sarukhan 2005). Therefore, it may be that *Hura polyandra* is an
346 important food resource during the breeding season of the Military Macaw in other areas of
347 the species' range.

348 The characteristics of the Military Macaw as a large psittacine species, with a
349 specialized diet concentrated on only a few food resources during the breeding season, and
350 with highly selective nest-site requirements (de la Parra-Martínez et al. 2015), could make
351 the species more susceptible to habitat loss, or the decline of key food resources. *Hura*
352 *polyandra* is a tree species characteristic of semi-deciduous forests (Pennington and
353 Sarukhan 2005), which are undergoing high rates of conversion and fragmentation in
354 Mexico (de Jong et al. 2010). The potential reduced availability or loss of a key food
355 resource such as *Hura polyandra* as a result of habitat fragmentation may have

356 consequences for reproductive output of the Military Macaw, and the maintenance of wild
357 populations. Military Macaws have been extirpated from previous parts of their range in
358 Mexico as semi-deciduous forests become increasingly fragmented. It is important
359 therefore to implement conservation strategies to maintain semi-deciduous forest habitats
360 required by macaws for nesting (de la Parra-Martinez et al. 2015), and tree species such as
361 *Hura polyandra* that constitutes a key food resource for Military Macaws in the dry season
362 when macaws are raising young.

363

364 **Acknowledgements**

365 The study was conducted in partial fulfillment of a Doctoral thesis by SMPM at the
366 Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
367 The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología provided study grants (Doctoral grant
368 220278 to SMPM, Postdoctoral grant 98294 to ASM, and Masters student grant to LGML).
369 SMPM also received a Graduation Bonus from the Posgrado en Ciencias Biológicas. The
370 research was funded by UNAM-DGAPA-PAPIIT grant IN205716, CONACYT 179877,
371 and the Loro Parque Fundación A.C., all to KR. The Dirección General de Vida Silvestre of
372 the Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales provided permits for the study,
373 and the research complies with Mexican law. Nutritional analyses were conducted by the
374 Laboratorio de Nutrición Animal of the Facultad de Medicina, Veterinaria y Zootecnia,
375 UNAM, and we are grateful to Águeda García Pérez for assistance with bromotological
376 analyses. We are grateful to the Cajon de Peñas local community for permission to work on
377 their lands, and thank Bonnie Jauregui for logistical support.

378

379 **References**

- 380 Abdulkadir, M. N., Isiaka, A. A., and Adeniyi, O. A. 2013. Chemical composition of *Hura*
381 *crepitans* seeds and antimicrobial activities of its oil. – IJSR 2: 440-445.
- 382 AOAC International. 1995. Official methods of analysis of AOAC International, 16th
383 edition. – AOAC International, Arlington, USA.
- 384 Bennett, P. M., and Owens, I. P. F. 1997. Variation in extinction risk among birds: chance
385 or evolutionary predisposition? – Proc. R. Soc. Lond. B 264: 401–408.
- 386 Berg, K. S., Socola, J. and Angel, R. R. 2007. Great Green Macaws and the annual cycle of
387 their food plants in Ecuador. – J. Field Ornithol. 78: 1-10. DOI: 10.1111/j.1557-
388 9263.2006.00080.x
- 389 Block, W. M., and Brennan, L. A. 1993. The habitat concept in ornithology: theory and
390 applications. – Curr. Ornithol. 11: 35-91.
- 391 Bonadie, W. A., and Bacon, P. R. 2000. Year-round utilisation of fragmented palm swamp
392 forest by Red-bellied Macaws (*Ara manilata*) and Orange-winged parrots (*Amazona*
393 *amazonica*) in the Nariva Swamp (Trinidad). – Biol. Conserv. 95: 1-5.
- 394 Botero-Delgadillo, E., Verhelst, J. C., and Paéz, C. A. 2010. Ecología de forrajeo del
395 periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) en la Cuchilla de San Lorenzo, Sierra
396 Nevada de Santa Marta. – Ornitol. Neotrop. 21: 463-477.
- 397 Boyes, R. S., and Perrin, R. M. 2009a. The feeding ecology of Meyer's Parrot *Poicephalus*
398 *meyeri* in the Okavango Delta Botswana. – Ostrich 80: 153-164.
- 399 Boyes, R. S., and Perrin, R. M. 2009b. Generalists, specialists and opportunists: niche
400 metrics of *Poicephalus* parrots in southern Africa. – Ostrich 80: 93-97.

- 401 Bullock, S. H., and Solís-Magallanes, J. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical
402 deciduous forest in Mexico. – *Biotropica* 22: 22-35.
- 403 Byers, C. R., Steinhorst, R. K., and Krausman, P. R. 1984. Clarification of a technique for
404 analysis of utilization-availability data. – *J. Wildl. Manage.* 48: 1050-1053.
- 405 Carreón-Arroyo, G. 1997. Estimación poblacional, biología reproductiva y ecología de la
406 nidificación de la Guacamaya Verde (*Ara militaris*) en una selva estacional del oeste
407 del estado de Jalisco. – B.Sc. Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional
408 Autónoma de México, Mexico City.
- 409 Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. – *Theor. Popul. Biol.*
410 9: 129-136.
- 411 Chapman, C. A., Wrangham, R., and Chapman, L. J. 1994. Indices of habitat-wide fruit
412 abundance in tropical forests. – *Biotropica* 26: 160–171.
- 413 Colwell, R. K., and Futuyma, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and
414 overlap. – *Ecology* 52: 567-576.
- 415 Contreras-González, A. M., Rivera-Ortíz, F. A., Soberanes-González, C., Valiente-Banuet
416 A., and Arizmendi, M. C. 2009. Feeding ecology of Military Macaws (*Ara militaris*)
417 in a semi-arid region of Central México. – *Wilson J. Ornithol.* 121: 384-391.
- 418 Crowley, G. M., and Garnett, S. T. 2001. Food value and tree selection by Glossy Black-
419 Cockatoos *Calyptorhynchus lathami*. – *Austral Ecol.* 26: 116–126.
- 420 De Jong B., Anaya C., Masera O., Olguín M., Paz F., Etchevers J., Martínez R. D.,
421 Guerrero G., and Balbontín C. 2010. Greenhouse gas emissions between 1993 and
422 2002 from land-use change and forestry in Mexico. – *Forest Ecol. Manag.* 260:
423 1689-1701.

- 424 de la Parra-Martínez, S. M., Renton, K., Salinas-Melgoza, A., and Muñoz-Lacy, L. G.
425 2015. Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-
426 nester: the Military Macaw. – J. Ornithol. 156: 489–498. DOI:10.1007/s10336-014-
427 1150-9
- 428 Forshaw, J. M. 1989. Parrots of the world, third edition. – Landsdown Editions,
429 Willoughby, Australia.
- 430 Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a semi-deciduous
431 forest in southeastern Brazil. – Biotropica 25: 419–425.
- 432 Galetti, M. 1997. Seasonal abundance and feeding ecology of parrots and parakeets in a
433 lowland Atlantic forest of Brazil. – Ararajuba 5: 115-126.
- 434 García-Oliva, F., Ezcurra, E. and Galicia, L. 1991. Pattern of rainfall distribution in the
435 central Pacific coast of Mexico. – Geogr. Ann. A 73: 179-186.
- 436 Gilardi, J. D. 1996. Ecology of parrots in the Peruvian Amazon: habitat use, nutrition and
437 geophagy. – Ph.D Thesis. University of California, Davis, USA.
- 438 Gilardi, J. D., and Toft, C. A. 2012. Parrots eat nutritious foods despite toxins. – PLoS
439 ONE 7(6): e38293. DOI:10.1371/journal.pone.0038293
- 440 Greene, T. C. 1998. Foraging ecology of the Red-crowned Parakeet (*Cyanoramphus*
441 *novaezelandiae novaezelandiae*) and Yellow-crowned Parakeet (*C. auriceps auriceps*)
442 on Little Barrier Island, Hauraki Gulf, New Zealand. – New Zeal. J. Ecol. 22: 161-171.
- 443 Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. – Ecology
444 59:67-77.
- 445 Juárez M., Marateo, G., Grilli, P. G., Pagano, L., Rumi, M., and Silva-Croome, M. 2012.
446 Estado del conocimiento y nuevos aportes sobre la historia natural del guacamaya
447 verde (*Ara militaris*). – Hornero 27: 5-16.

- 448 Klasing, K. C. 1998. Comparative avian nutrition. – CAB International, Wallingford,
449 United Kingdom.
- 450 Krebs, C. J. 1989. Ecological methodology. – Harper and Row, New York.
- 451 Koutsos, E. A., Matson, K. D., and Klasing, K. C. 2001. Nutrition of birds in the order
452 Psittaciformes: a review. – J. Avian Med. Surg. 15: 257-275.
- 453 Krebs, J. R., and Davies, N. B. 1984. Behavioural ecology: an evolutionary approach (2nd
454 edition). – Blackwell Scientific Publications.
- 455 Leite, G. A., Pinheiro, R. T., Marcelino, D. G., Figueira, J. E. C., and Delabie, J. H. 2013.
456 Foraging behavior of Kaempfer's Woodpecker (*Celeus obrieni*), a bamboo specialist.
457 – Condor 115: 221-229.
- 458 Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. – Princeton Univ. Press.
- 459 López-Bazán, T. F. 2002. Envenenamiento con semillas de *Hura polyandra* (haba de San
460 Ignacio). – Revista Mexicana de Medicina de Urgencias 2: 61-64.
- 461 López-Lanús, B. 1999. The biology of Great Green Macaw *Ara ambigua* in southwest
462 Ecuador. – Papageienkunde 3: 147-169.
- 463 Loza-Salas, C. A. 1997. Patrones de abundancia, uso de hábitat y alimentación de la
464 guacamaya verde (*Ara militaris*), en la presa Cajon de Pena, Jalisco, Mexico. – B.Sc
465 Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico
466 City.
- 467 MacArthur, R. H., and Pianka, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. – Am.
468 Nat. 100: 603-609.
- 469 Martin, T. E. 1985. Resource selection by tropical frugivorous birds: integrating multiple
470 interactions. – Oecologia 66: 563-573.

- 471 Matuzak, G. D., Bezy, M. B., and Brightsmith, D. J. 2008. Foraging ecology of parrots in a
472 modified landscape: seasonal trends and introduced species. – *Wilson J. Ornithol.*
473 120: 353-365.
- 474 Montes Pérez, R. C., Mora Camacho, O., and Mukul Yerves, J. M. 2012. Forage intake of
475 the Collared Peccary (*Pecari tajacu*). – *Rev. Colomb. Cienc. Pecu.* 25: 586-591
- 476 Morales-Pérez, L. 2005. Evaluación de la abundancia poblacional y recursos alimenticios
477 para tres géneros de psitácidos en hábitats conservados y perturbados de la costa de
478 Jalisco México. – M.Sc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico
479 City.
- 480 Muñoz- Lacy, L. G. 2014. Uso del hábitat y recursos alimenticios por la guacamaya verde
481 (*Ara militaris*) en la costa de Jalisco y su potencial para el ecoturismo. – M.Sc.
482 thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- 483 Neu, C. W., Byers, C. R., and Peek, J. M. 1974. A technique for analysis of utilization-
484 availability data. – *J. Wildl. Manage.* 38: 541-545.
- 485 Okolie, P. N., Uaboi-Egbenni, P. O., and Ajekwene, A. E. 2012. Extraction and quality
486 evaluation of Sandbox Tree seed (*Hura crepitans*) Oil. – *WJAS* 8: 359-365.
- 487 Olah, G., Butchart, S. H. M., Symes, A., Medina Guzman, I., Cunningham, R., Brightsmith,
488 D. J., and Heinsohn, R. 2016. Ecological and socio-economic factors affecting
489 extinction risk in parrots. – *Biodivers. Conserv.* 25: 205-223.
- 490 Pennington, T. D., and Sarukhán, J. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la
491 identificación de las principales especies. 3rd. ed. – Universidad Nacional
492 Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. Mexico City, Mexico
- 493 Pitter, E., and Christiansen, M. B. 1995. Ecology, status and conservation of the Red-
494 fronted Macaw *Ara rubrogenys*. – *Bird Conserv. Int.* 5: 61-78.

- 495 Plata, F. X., Evergenny, S., Resendiz, J. L., Villarreal, O., Bárcena, R., Viccon, J. A., and
496 Mendoza, G. D. 2009. Palatabilidad y composición química de alimentos
497 consumidos en cautiverio por el venado cola blanca de Yucatán (*Odocoileus*
498 *virginianus yucatanensis*). – Arch. Med. Vet. 41: 123-129.
- 499 Pyke, G. H., Pulliam, H. R., and Charnov, E. L. 1997. Optimal foraging: a selective review
500 of theory and tests. – Q. Rev. Biol. 52: 137-154.
- 501 Ragusa-Netto, J. 2006. Dry fruits and the abundance of the Blue-and-yellow Macaw (*Ara*
502 *ararauna*) at a cerrado remnant in central Brazil. – Ornitol. Neotrop. 17: 491-500.
- 503 Ragusa-Netto, J., and Fecchio, A. 2006. Plant food resources and the diet of a parrot
504 community in a gallery forest of the Southern Pantanal (Brazil). – Braz. J. Biol. 66:
505 1021–1032.
- 506 Renton, K. 2001. Lilac-crowned parrot diet and food resource availability: resource
507 tracking by a parrot seed predator. – Condor 103: 62-69.
- 508 Renton, K. 2006. Diet of adult and nestling Scarlet Macaws in Southwest Belize, Central
509 America. – Biotropica 38: 280-283.
- 510 Renton, K., Salinas-Melgoza, A., De Labra Hernández, M. A., and de la Parra-Martínez, S.
511 M. 2015. Resource requirements of parrots: nest-site selectivity and dietary plasticity
512 of Psittaciformes. – J. Ornithol. 156: 73–90. DOI: 10.1007/s10336-015-1255-9.
- 513 Robinet, O., Bretagnolle, V., and Clout, M. 2003. Activity patterns, habitat use, foraging
514 behavior and food selection of the Ouvea Parakeet (*Eunymphicus cornutus*
515 *uvaeensis*). – Emu 103: 71-80.
- 516 Rubio, R. Y. 2015. Preferencia de hábitat de la guacamaya verde (*Ara militaris* Linné) en el
517 municipio de Cosalá, Sinaloa. – M.Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de
518 México, Mexico City.

- 519 Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México, digital edition. – Comisión Nacional para el
520 Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico City.
521 [http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.p](http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf)
522 [df](http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf)
- 523 Sandoval, G. M. P. 1992. Inventario avifaunístico de la presa Cajón de Peña, Jalisco,
524 México. – Universidad Autónoma de Guadalajara. Guadalajara, Mexico.
- 525 Santos, A. A., and Ragusa-Netto, J. 2014. Plant food resources exploited by Blue-and-
526 Yellow Macaws (*Ara ararauna*, Linnaeus 1758) at an urban area in Central Brazil. –
527 *Braz. J. Biol.* 74: 429-437.
- 528 Saunders, D. A. 1990. Problems of survival in an extensively cultivated landscape: the case
529 of Carnaby's Cockatoo *Calyptorhynchus funereus latirostris*. – *Biol. Conserv.* 54:
530 277-290.
- 531 Saunders, D. A. 1991. The effect of land clearing on the ecology of Carnaby's Cockatoo
532 and the inland Red-tailed Black Cockatoo in the wheatbelt of western Australia. –
533 *Acta XX Congressus International Ornithologici*. Pp: 658-665.
- 534 Saunders, D. A., and Ingram, J. A. 1987. Factors affecting survival of breeding populations
535 of Carnaby's Cockatoo *Calyptorhynchus funereus latirostris* in remnants of native
536 vegetation. – In: Saunders, D. A., Arnold, G. W., Burbidge, A. A., and Hopkins, A. J.
537 M. (eds) *Nature Conservation: the role of remnants of native vegetation*. Surrey
538 Beatty, pp. 249-258.
- 539 Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369-404.
- 540 SIEG. 2012. Diagnóstico del Municipio Cabo Corrientes. – Sistema de Información
541 Estadística y Geográfica de Jalisco.
542 <http://iieg.gob.mx/contenido/Municipios/cuadernillos/Cabocorrientes.pdf>

- 543 Skoog, D. A., Holler, F. J., and Crouch, S. R. 2008 Principios de análisis instrumental, 6ta
544 edición. – Cengage Learning.
- 545 Stephens, D. W., and Krebs, J. R. 1986. Foraging theory. – Princeton University Press.
- 546 Valera, F., Wagner, R. H., Romero-Pujante, M., Gutiérrez, J. E., and Rey, P. J. 2005.
547 Dietary specialization on high protein seeds by adult and nestling serins. – Condor
548 107: 29-40
- 549 Vaughan, C. N., Nemeth, N., and Marineros, L. 2006. Scarlet Macaw, *Ara macao*,
550 (Psittaciformes: Psittacidae) diet in central Pacific Costa Rica. – R. Biol. Trop. 54:
551 919-926.
- 552
- 553

554 **FIGURE LEGENDS**

555

556 Figure 1. Total abundance of fruiting tree species recorded in phenology transects that
557 potentially provide food resources for Military Macaws (only species that represent >5% of
558 fruiting trees in phenology transects are shown).

559

560 Figure 2: Proportional use and availability of fruiting tree species consumed in Military
561 Macaw diets during the dry season at two sites along the coast of Jalisco. * $P < 0.05$:
562 observed use differs significantly from that expected by availability.

563

564 Table 1. Mean (\pm SD) per transect for estimators of food resource availability for Military
 565 Macaws in tropical deciduous and semi-deciduous forest at two sites along the coast of
 566 Jalisco in the dry season. Two-sample *t*-test significance values are shown. No resources
 567 were recorded in Pine-Oak forest, therefore this habitat was excluded from analysis.
 568

Variable	Deciduous	Semi-deciduous	Significance value
Tree species fruiting	5.7 \pm 1.7	5.5 \pm 2.2	$t_{15} = 0.17$, ns
Number of fruiting trees	9.33 \pm 5.2	14.3 \pm 6.8	$t_{15} = 1.65$, ns
Sum of dbh of fruiting trees	259.3 \pm 197.5	444.3 \pm 136.3	$t_{15} = 2.26$, $P < 0.03$
Sum of fruit abundance ranking	16.3 \pm 6.4	20 \pm 20.5	$t_{15} = 0.49$, ns

Table 2: Dietary items consumed by the Military Macaw during the dry season months of March and April 2013, at two sites along the coast of Jalisco.

Species (Family)	Plant part consumed	Number of records	Total macaws
<i>Hura polyandra</i> (Euphorbiaceae)	Immature seed	22	48
<i>Brosimum alicastrum</i> (Moraceae)	Immature and mature seed	11	26
<i>Orbignya guacuyule</i> (Palmae)	Endocarp	2	3
<i>Eugenia capuli</i> (Myrtaceae)	Whole fruit	1	2
<i>Anthurium halmoorei</i> (Araceae)	Stem	1	2
<i>Bursera simaruba</i> (Burseraceae)	Immature seed	1	5

Table 3. Mean (\pm SD) nutritional content of unripe seeds of *Hura polyandra* from three trees at Cajon de Peñas, Jalisco, Mexico.

Parameter	Composition
<u>Percent nutritional content</u>	
Crude Protein	23.3 \pm 3.3
Crude fat	27.5 \pm 5.4
Ash	3 \pm 0.2
Crude Fibre	3.5 \pm 0.8
Moisture	35.6 \pm 6.5
<u>Mineral composition (ppm)</u>	
Magnesium (Mg)	54.1 \pm 24.9
Sodium (Na)	8.8 \pm 19.3
Potassium (K)	44 \pm 23.7
Iron (Fe)	0.7 \pm 0.18
Calcium (Ca)	0.95 \pm 0.05

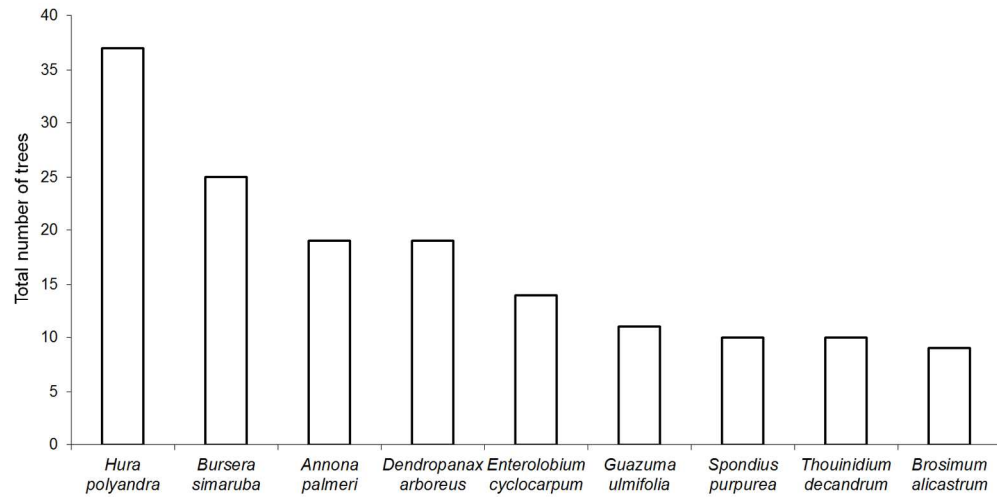


Figure 1. Total abundance of fruiting tree species recorded in phenology transects that potentially provide food resources for Military Macaws (only species that represent >5% of fruiting trees in phenology transects are shown).

461x228mm (96 x 96 DPI)

View Only

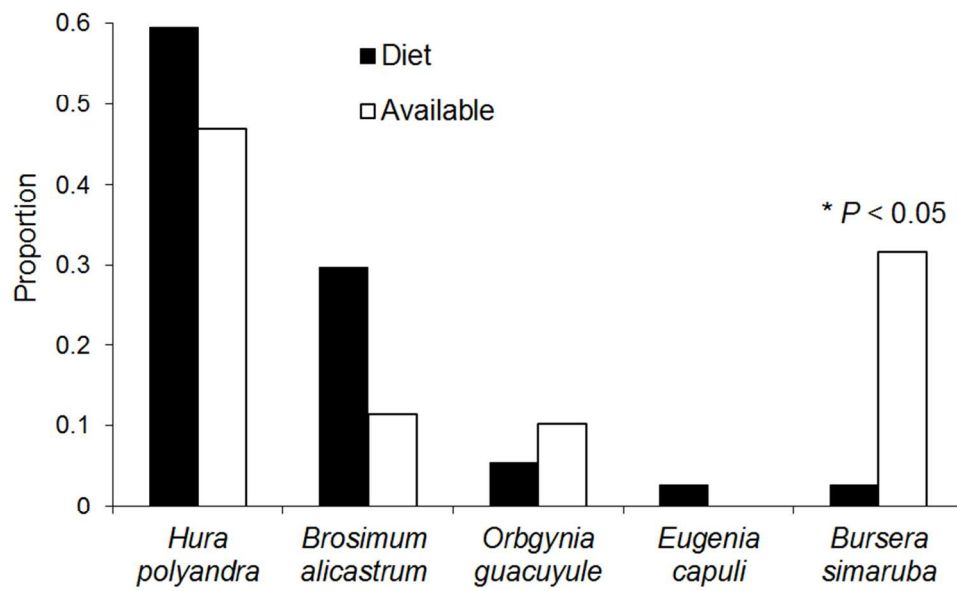


Figure 2: Proportional use and availability of fruiting tree species consumed in Military Macaw diets during the dry season at two sites along the coast of Jalisco. * $P < 0.05$: observed use differs significantly from that expected by availability.

251x156mm (96 x 96 DPI)

CAPÍTULO IV

(Manuscrito redactado)

FACTORES QUE INFLUYEN EN EL USO DE HÁBITAT POR LA GUACAMAYA VERDE EN DOS SITIOS DE LA COSTA DE JALISCO

Sylvia Margarita de la Parra-Martínez, Roberto Salazar-Aragón, Gabriel Gutiérrez-

Granados y Katherine Renton

**FACTORES QUE INFLUYEN EN EL USO DEL HÁBITAT POR LA GUACAMAYA
VERDE EN DOS SITIOS DE LA COSTA DE JALISCO**

Sylvia Margarita de la Parra-Martínez¹, Roberto Salazar-Aragón², Gabriel Gutiérrez-Granados³, Katherine Renton^{4,*}

^{1,2} Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

³FES-Zaragoza, campo II, Batalla 5 de mayo s/n esq Fuerte de Loreto, Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa. C.P. 09230, Ciudad de México.

⁴Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 21, San Patricio-Melaque, Jalisco, México.

*Autor de correspondencia: krenton@ib.unam.mx

RESUMEN

Para lograr la conservación de especies amenazadas es de vital importancia conocer e identificar las necesidades específicas de hábitat, así como las características de composición y configuración del paisaje que influyen en la presencia de una especie en particular. Para determinar el uso y selección del hábitat por la guacamaya verde se obtuvieron registros de presencia y ausencia de la guacamaya en un total de 150 puntos de conteo en la costa de Jalisco, repartidos entre tres tipos de vegetación de selva baja caducifolia, selva mediana y de pino-encino, además de áreas perturbadas. Se generó un buffer de 11.1 km² alrededor de cada punto de conteo dentro del cual se caracterizaron los tipos de vegetación con base en la Carta de Uso de Suelo y Vegetación Serie V del INEGI. Asimismo, se calcularon la composición y configuración en el paisaje de los tipos de vegetación y usos de suelo utilizando QGIS Wien y Fragstats v4.2.1. El análisis de la configuración del hábitat en el área muestreada demostró que las selvas tropicales baja y mediana son las vegetaciones más fragmentadas. En el área utilizada por la guacamaya verde la selva mediana fue el tipo de vegetación con mayor cobertura, teniendo este tipo de vegetación los parches más grandes, pero siendo la vegetación más fragmentada. Los análisis de selección mostraron que la selva mediana fue representada en las áreas utilizadas por la guacamaya verde más que lo esperado por su disponibilidad en el área muestreada. Por otro lado, la guacamaya verde prefiere la selva mediana, mientras que la selva baja caducifolia fue usada de acuerdo a su disponibilidad, y los bosques de pino-encino y las zonas agrícolas no fueron utilizados por la guacamaya verde. Para lograr la conservación de este psitácido de gran tamaño no sólo es necesario enfocar los esfuerzos a proteger los recursos alimenticios y de anidación si no también su hábitat prioritario que es la selva mediana.

Palabras clave: Paisaje, selección, *Ara militaris*, selva mediana, deforestación, fragmentación

INTRODUCCIÓN

Los estudios de uso de hábitat son esenciales para entender la asociación que existe entre las especies y su entorno (Garshelis 2000). Asimismo, permite conocer e identificar las preferencias o selección hacia ciertos recursos por parte de las especies (Garshelis 2000). Por lo tanto, generar información sobre el uso del hábitat, es una herramienta crucial para la identificación y conservación de los hábitats que son prioritarios para una especie (Evans et al. 2005). La importancia de los componentes del hábitat depende de la escala del estudio (Cueto y López de Casenave 1999, 2000), así como de las capacidades intrínsecas de movilidad de las aves la cual está asociada con la búsqueda de nuevas áreas donde asentarse (Horn 1983), y para encontrar recursos en diferentes elementos de un paisaje (Lima y Zollner 1996, With et al. 1997).

Los psitácidos son un grupo de aves con amplia capacidad de movimiento (Ndithia y Perrin 2006, Stahala 2008, Ortiz-Maciel et al. 2010), por lo cual su distribución podría estar influenciada por algunos tipos de hábitats. Legault et al. (2011) encontraron que la distribución restringida de dos especies de psitácidos de Nueva Zelanda estaba determinada por hábitats con una amplia cobertura de selva alta húmeda sobre suelos fértiles. Por otro lado, el Rainbow Lorikeet (*Trichoglossus haematodus deplanchii*), que presentó el rango de distribución más amplio, tenía características de una especie más generalista utilizando una amplia gama de hábitats, incluyendo bosques, matorrales, así como ambientes modificados (Legault et al. 2011). Por otra parte, Ortiz-Maciel et al. (2010) determinaron que durante la temporada reproductiva, la cotorra serrana oriental (*Rhynchopsitta terrisi*) seleccionó los bosques de pinos entre los hábitats disponibles, aunque esta selección del hábitat varió entre años, y estuvo asociada con la disponibilidad de semillas de pino que esta especie consume. Asimismo, se ha observado que las especies de psitácidos de mayor tamaño usan principalmente hábitats

conservados (Marsden 1992, Marsden et al. 2000, Marsden y Pilgrim 2003, Botero-Delgadillo y Verhelst 2011, Lee y Marsden 2012). En particular, se ha determinado que las cacatúas de Indonesia presentan mayor densidad en bosques con mayor cobertura arbórea (Marsden 1992, Marsden y Fielding 1999, Kinnaird et al. 2003). Esta evidencia indica que los psitácidos, en particular los de mayor tamaño, no utilizan de forma homogénea los hábitats disponibles a pesar de que pueden desplazarse entre ellos.

Para la guacamaya verde (*Ara militaris*) se ha observado que la composición de las especies arbóreas puede influir en su presencia (Rivera-Ortíz et al. 2014); siendo frecuentes los reportes de la guacamaya verde en bosques caducifolios, subcaducifolios y selvas perennifolias desde el nivel del mar hasta los 1,500 m y en pino-encino hasta los 2,200 m (Forshaw 1989, Monterrubio-Rico et al. 2011). Asimismo, la guacamaya verde tiene la capacidad de desplazarse ampliamente en el paisaje, lo que le permite encontrar una amplia variedad de potenciales hábitats y seleccionar aquellos óptimos para su desempeño. Dado que documentar y analizar los diferentes factores de selección de hábitat permitirá tener una idea de la respuesta de *A. militaris* a la fragmentación o destrucción de su hábitat. En este estudio evaluamos los factores de composición y estructura del paisaje que influyen en la distribución de la guacamaya verde en dos sitios de la costa de Jalisco. Además identificamos los hábitats que son usados por la guacamaya verde durante la época seca que corresponde a la temporada reproductiva de la especie.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la costa de Jalisco (20° 56' 12" N, 104° 4'35" W, 19° 8' 50" N, 105° 41' 34" W). Adicionalmente, se llevaron a cabo muestreos de manera local en dos áreas donde

está reportada la presencia de la guacamaya verde (Morales-Pérez 2005, Muñoz-Lacy 2014), una conocida como la presa Cajón de Peñas (19° 59' a 20° 08' N, 105° 08' a 105° 11' O) localizada en el municipio de Tomatlán, y el Tuito (20° 10' 55'' a 20° 31' 00'' N, 105° 10' 00'' a 105° 41' 25'' O) localizada en el municipio de Cabo Corrientes. En ambos sitios se destacan tres principales tipos de vegetación: la selva mediana (con especies representativas como *Hura polyandra*, *Brosimum alicastrum*, *Enterolobium cyclocarpum*), selva baja caducifolia (*Spondius purpurea*, *Dendropanax arboreus*) y el bosque de pino-encino (*Quercus glauscens*) (Rzedowski 2006). Respecto a los usos de suelo, se destaca la agricultura temporal de cultivos como maíz, sorgo, café y tierras destinadas al pastoreo de ganado.

Obtención de registros de la guacamaya verde

Para determinar la presencia y uso del hábitat por la guacamaya verde en las áreas de estudio de Cajón de Peñas y El Tuito, se realizaron un total de 106 puntos de conteo de radio variable durante la época seca que corresponde a la temporada reproductiva de la especie. Los puntos de conteo fueron repartidos entre tres tipos de vegetación con 55 puntos conteo en bosque caducifolio, 30 en bosque subcaducifolio y 21 en bosque de pino-encino. Cada uno de los puntos de conteo fue georreferenciado en coordenadas UTM (Zona 13 Norte, DATUM WGS84) con una separación de 300 m entre cada uno.

Los conteos se realizaron durante las primeras horas de la mañana (07:00-10:00 am) cuando las guacamayas podrían estar más activas. Se realizó un conteo de 10 min en cada punto, registrando a todas las guacamayas vistas o escuchadas. Durante cada conteo se registró la localidad, condiciones climáticas, tipo de vegetación, número de individuos, método de detección (visual, auditiva, ambos), actividad (percha o vuelo) y otras observaciones como grupos, dirección de vuelo y alimentación (Marsden 1999).

Adicionalmente, se obtuvieron registros de presencia y ausencia de la guacamaya verde en 44 puntos de conteo a lo largo de la costa de Jalisco utilizando la base de censos realizados durante el periodo 2002-2006 (Renton y Iñigo-Elías 2003). En total se obtuvieron 122 puntos de ausencias y 28 puntos de presencias de la guacamaya verde para el análisis en la costa de Jalisco dando un total de 150 puntos de muestreo.

Composición de hábitat y configuración del paisaje

Para caracterizar el hábitat se utilizó la Carta de Uso de Suelo y Vegetación Serie V generada por el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI 2014) durante el periodo 2011-2013, la cual tiene una escala 1:250 000 y contiene información geográfica y numérica de los diferentes tipos de uso de suelo y vegetación. Se utilizó el Sistema de Información Geográfica QGIS Wien (QGIS Development Team 2013) para reclasificar los diferentes tipos de vegetación y usos de suelo en cuatro categorías: (1) selva baja caducifolia (primaria y secundaria), (2) selva mediana subcaducifolia (primaria y secundaria), (3) bosque de pino-encino (bosques de coníferas y encinares) y (4) vegetación agrícola (todos los tipos de agricultura, ganadería y huertas). Se excluyeron del análisis las áreas urbanas, áreas abiertas, cuerpos de agua, manglar, y el bosque mesófilo de montaña.

Adicionalmente, se determinó la composición y configuración de los hábitats en el paisaje utilizando el programa Fragstats v4.2.1. (McGarigal et al. 2012). Las variables de fragmentación calculadas fueron: superficie de cada categoría de uso de suelo, número, tamaño y densidad (número de parches/100 ha en cada tipo de cobertura) de los parches o fragmentos, así como la distancia euclidiana promedio del vecino de la misma clase más cercano (en adelante distancia promedio).

Área de uso por la guacamaya verde

Para determinar el uso de hábitat por la guacamaya verde, se excluyeron los puntos de conteo donde no hubo presencia de la guacamaya verde, utilizando solamente los puntos de conteo donde se registraron las guacamayas, teniendo en total 33 puntos de conteo con registros de presencia. Para definir el área de uso de hábitat por la guacamaya verde se delimitó un buffer de 1.88 km de radio alrededor de cada uno los puntos de conteo con presencia de la guacamaya; este radio equivale a un círculo de un área de 11.1 km², tamaño similar al área utilizada como ámbito hogareño por la guacamaya verde en la cañada oaxaqueña (Bonilla et al. 2007). Adicionalmente, este tamaño de buffers no sólo es una medida del área que las guacamayas tienen a su disposición para su uso, sino que además permite compensar posibles errores de GPS, mapeo y de desfase de mapas (Legault et. al. 2011). Utilizando los buffers, se hizo un recorte del mapa de vegetaciones para tener un área total de 18,303.4 ha de uso por la guacamaya verde dentro de los buffers. Posteriormente se llevó a cabo la identificación de los hábitats presentes en el área delimitada, así como la medición de superficie de cada hábitat y la configuración del paisaje utilizando el programa Fragstats v4.2.1. (McGarigal et al. 2012).

Disponibilidad de hábitat en el área muestreada

Para definir el área muestreada se utilizaron todos los 150 puntos de conteo de presencia y ausencia de la guacamaya verde dentro del área delimitada como costa de Jalisco. Esta delimitación fue hecha tomando como referencia la Provincia Biogeográfica del Pacífico (Espinosa et al. 2008). Esta provincia es una franja angosta de planicie costera, cuyo límite superior promedio se ubica en los 400 m de altitud, donde la vegetación de las montañas es predominantemente tropical, y se extiende desde el Río Piaxtla hasta Chiapas. En esta provincia predominan los climas cálidos subhúmedos (74%), con lluvias en verano las cuales

alcanzan entre 500 y 1 500 mm al año; la vegetación típica son selvas caducifolias (60%) y su ecotono con bosques de encinos y pinos, donde dominan los climas semi-cálidos subhúmedos con lluvias de verano (Espinosa et al. 2008). Para definir el área muestreada, se delimitó un buffer de 11.1 km² alrededor de cada uno los puntos de conteo de presencia y ausencia. Posteriormente se llevó a cabo la reclasificación de los hábitats y se determinó su disponibilidad dentro del área muestreada mediante la medición de superficie de cada hábitat y la configuración del paisaje dentro los buffers utilizando el programa Fragstats v4.2.1. (McGarigal et al. 2012).

Parámetros que influyen en la presencia de la guacamaya verde

Para determinar si las variables del paisaje predicen la presencia de la guacamaya verde en un punto, se seleccionaron puntos de conteo de presencia y ausencia que estuvieran separados por una distancia de 2 km para evitar un solapamiento de los buffers alrededor de cada punto. Posteriormente, se calcularon las características de composición y configuración para cada tipo de vegetación dentro de cada uno de los buffers: superficie de cada vegetación, número, tamaño y densidad de parches así como la distancia promedio entre parches de la misma clase.

Análisis estadístico

Selección del hábitat por la guacamaya verde

Para evaluar la selección del hábitat por la guacamaya verde se realizaron pruebas de G-test comparando el uso proporcional observado de los hábitats contra lo esperado por su disponibilidad (Nue et al. 1974, Legault et al. 2011). Se comparó la cobertura de cada hábitat dentro del área de uso por la guacamaya contra la cobertura esperada con base en

disponibilidad de los hábitats en el área muestreada. Además, dentro del área de uso por la guacamaya, se compararon la frecuencia de registros de la guacamaya verde en cada uno de los diferentes hábitats contra la frecuencia de registros esperados por el hábitat disponible en el área de uso. En ambos casos, para determinar si alguno de los tipos de vegetación o usos de suelo es seleccionado por la guacamaya verde se calcularon los intervalos de confianza de proporción de uso con ajuste de Bonferroni al alfa de significancia (Neu et. al. 1974, Byers et al. 1984, Carneiro et al. 2012). Donde sí la proporción esperada cae fuera de los intervalos de confianza se considera un uso significativamente mayor o menor que lo esperado por su disponibilidad.

Factores que influyen en la presencia de la guacamaya verde

A partir de la información de composición considerada como la superficie de cada vegetación y configuración, número, tamaño y densidad de parches así como la distancia promedio entre parches de la misma clase obtenida de los puntos de presencia y ausencia de la guacamaya verde, se utilizó un análisis de regresión logística múltiple para comparar puntos de presencia contra puntos de ausencia y determinar si alguna de las variables predice la presencia de la guacamaya. Para los análisis estadísticos se utilizó el programa R3.1.2. La estadística descriptiva se presenta con su media y desviación estándar, y se consideró un valor de $P < 0,05$ como significativo para el análisis estadístico.

RESULTADOS

Composición y configuración del hábitat en el área muestreada

El análisis de composición de cada tipo de vegetación demostró que en el total del área muestreada (Fig 1) hubo una cobertura similar de selva mediana y selva baja (Tabla 1),

mientras que el pino-encino fue el que presentó menor cobertura. El análisis de la configuración del hábitat en el área muestreada demostró que las selvas tropicales baja y mediana fueron las vegetaciones más fragmentadas con un mayor número de parches y menor distancia entre los parches que el bosque de pino-encino, el tamaño promedio de parches fue mayor (Tabla 1). Sin embargo, respecto a los usos de suelo la agricultura presentó el mayor número y densidad de parches (Tabla 1).

Figura 1. Puntos de muestreo en la costa de Jalisco con sus respectivos buffers de 11.1 km². Los puntos con presencia de la guacamaya verde se utilizaron para generar el área de uso del hábitat (delimitado por línea azul), mientras los puntos de ausencia de la guacamaya verde están delimitados por línea roja.

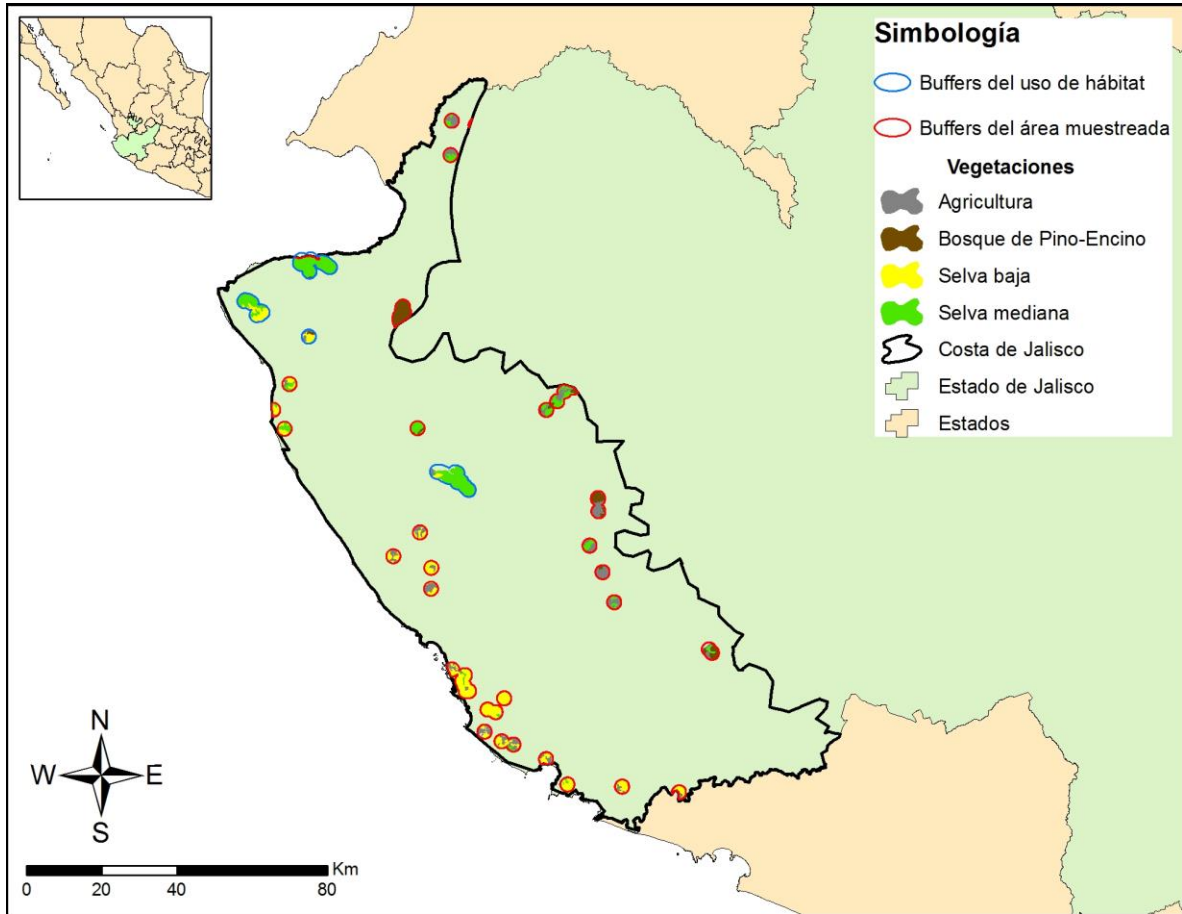


Tabla 1: Composición y configuración de tipos de vegetación en el área muestreada por la costa de Jalisco.

Hábitats	Área (ha)	Número Parches	Densidad de parches / 100 ha	Distancia promedio entre parches (m \pm DS)	Tamaño promedio de parches (m ² \pm DS)
Selva mediana	17,687.10	38	0.0016	2384.9 \pm 5140.9	465.5 \pm 1010.7
Selva baja	17,113.20	44	0.0019	1251.6 \pm 2945.7	388.9 \pm 537.3
Pino-encino	5,576.10	23	0.001	3983.2 \pm 8945.1	242.4 \pm 522.9
Agricultura	11,990.60	57	0.0025	1424.6 \pm 2202.5	210.3 \pm 276.8

Uso del hábitat por la guacamaya verde

Se obtuvieron 33 registros de presencia de la guacamaya verde, los cuales ocurrieron en la parte norte de la costa de Jalisco (Fig 1). El análisis de composición de cada tipo de vegetación demostró que en el área utilizada por la guacamaya verde la selva mediana fue el tipo de vegetación con mayor cobertura, con una menor representación por la selva baja (Tabla 2). El análisis de la configuración del hábitat del área utilizada por la guacamaya verde demostró que aunque la selva mediana ocurre en un mayor número de parches, los parches fueron de mayor tamaño y con una mayor distancia entre los parches (Tabla 2). Por otro lado, el bosque de pino-encino fue escasamente representado en las áreas utilizadas por la guacamaya verde con menor número y tamaño de parches (Tabla 2).

Tabla 2: Composición y configuración de tipos de vegetación en un área de 11 km² alrededor de los puntos de presencia de la guacamaya verde en la costa de Jalisco.

Hábitats	Área (ha)	Número parches	Densidad de parches	Distancia promedio entre parches (m ± DS)	Tamaño promedio de parches (m ² ± DS)
Selva mediana	10,736.1	12	0.0005	11,262.0 ± 27861.7	894.7 ± 1244.0
Selva baja	4,638.1	9	0.0004	5,840.7 ± 14792.1	515.1 ± 559.9
Pino-encino	702.6	5	0.0002	3,350.0 ± 5199.5	140.9 ± 171.4
Agricultura	1,201.2	7	0.0003	9,817.0 ± 15428.9	171.9 ± 179.9

Selección del hábitat por la guacamaya verde

Al comparar la proporción de área, la comparación de cobertura de cada tipo de vegetación dentro del área de presencia de la guacamaya verde contra lo disponible en el total del área muestreada determinó una representación desproporcionada de uso del hábitat por la guacamaya comparado con su disponibilidad ($G_3 = 7050$, $P < 0.001$). Los intervalos de confianza de Bonferroni mostraron que la vegetación de selva mediana fue representada en las áreas utilizadas por la guacamaya verde más que lo esperado por su disponibilidad en el área muestreada. En cambio, los otros hábitats de selva baja, bosque de pino-encino y las áreas agropecuarias fueron sub-representados en el área utilizada por la guacamaya (Tabla 3).

Asimismo, la frecuencia de registros de presencia de la guacamaya verde en los distintos hábitats difirió significativamente de la frecuencia de registros esperados con base en la cobertura de cada hábitat dentro del área utilizada por la especie ($G_3 = 11.8$, $P < 0.001$). Los intervalos de confianza de Bonferroni indican que la guacamaya verde prefiere la selva mediana, siendo registrado en este tipo de vegetación significativamente más que lo esperado con base en su disponibilidad dentro del área utilizada por la guacamaya (Tabla 4). Por otro lado, la selva baja caducifolia fue usada de acuerdo a su disponibilidad, mientras que los bosques de pino-encino y las zonas agrícolas no fueron utilizados. (Tabla 4).

Tabla 3. Cobertura proporcional de las vegetaciones en las áreas utilizadas por la guacamaya verde comparado con lo esperado por disponibilidad del hábitat en el área muestreada. Donde la proporción esperada cae fuera de los intervalos de confianza para la proporción observado se considera un uso significativamente mayor o menor que lo esperado por disponibilidad.

Hábitat	Área en buffers de uso	Área muestreada	Proporción de uso observado	Proporción de uso esperado	Intervalos de confianza para proporción observada
Selva mediana	10,736.1	17687.1	0.621	0.338	$0.612 \leq \text{obs} \leq 0.631$
Selva baja	4,638.1	17113.2	0.268	0.327	$0.260 \leq \text{obs} \leq 0.277$
Pino-encino	702.6	5576.1	0.041	0.106	$0.037 \leq \text{obs} \leq 0.044$
Agricultura	1,201.2	11990.6	0.070	0.229	$0.065 \leq \text{obs} \leq 0.074$

Tabla 4. Distribución proporcional de frecuencia de registros de guacamaya verde en las distintas vegetaciones dentro del área utilizada por la guacamaya. Donde la proporción esperada cae fuera de los intervalos de confianza para la proporción observado se considera un uso significativamente mayor o menor que lo esperado por disponibilidad.

Hábitats	No. de registros observados	No. de registros esperados	Proporción observado	Proporción esperado	Intervalos de confianza para proporción esperada
Selva mediana	28	20.5	0.848	0.621	$0.692 \leq \text{obs} \leq 1.0$
Selva baja	5	8.9	0.152	0.268	$0 \leq \text{obs} \leq 0.308$
Pino-encino	0	1.3	0	0.041	$0 \leq \text{obs} \leq 0$
Agricultura	0	2.3	0	0.070	$0 \leq \text{obs} \leq 0$

Parámetros que influyen en la presencia de la guacamaya

Al comparar los puntos de presencia contra puntos de ausencia de la guacamaya verde no encontramos ninguna relación de presencia de la guacamaya con las variables de composición y configuración del paisaje alrededor del punto (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados de la regresión logística múltiple para determinar la influencia de los variables de composición y configuración del paisaje en la presencia de la guacamaya verde.

Variable	R	Z value	Valor de significancia
Selva mediana	-0.0706	-0.107	0.915
Selva baja	0.1293	0.201	0.903
Pino-encino	-0.0749	-0.121	0.07
Área (ha)	-0.0042	-1.198	0.231
No. de parches	0.0301	0.057	0.955
Densidad de parches	0.4561	0.075	0.941
Tamaño promedio	0.0043	1.254	0.21
Distancia promedio	0.0009	0.374	0.709

DISCUSIÓN

Composición y configuración del hábitat

Los resultados sobre la composición y configuración del paisaje en el área muestreada demostraron que la selva mediana y selva baja están siendo fragmentadas en la costa de Jalisco con mayor número de parches y menor distancia entre los parches comparado con el bosque de pino-encino. La costa de Jalisco es una región que presenta una severa deforestación perdiendo

casi un tercio de los aproximadamente 4,000 km² de la vegetación natural que existía originalmente (Miranda 1998). Esto ha creado un mosaico muy complejo de fragmentación en el paisaje, el que predomina en la región está representado por pastizales inducidos de gran variedad de tamaños (<100 ha), que quedan completamente rodeados por la matriz natural de vegetación, y la fragmentación envolvente, que son islas de vegetación natural de diferentes tamaños (1100 ha) rodeadas de hábitats perturbados (Miranda 1998).

En cambio, dentro del área utilizada por la guacamaya verde, la selva mediana presentó un menor grado de fragmentación con parches de mayor tamaño y mayores distancias entre parches. Esto podría indicar que la guacamaya verde está utilizando áreas con una cobertura más continua de selva mediana. En términos de movilidad, la distancia entre los parches puede no ser un efecto tan negativo para la guacamaya verde, pues es una especie que puede recorrer largas distancias desde sus zonas de descanso hasta las zonas de alimentación (Arizmendi 2008). Sin embargo, en la costa de Jalisco la selva mediana tiene una doble tasa de deforestación que la selva baja (Miranda 1998), dándonos una idea de la situación crítica que presenta este tipo de vegetación. Esta modificación o fragmentación del hábitat puede tener mayor impacto en especies de mayor tamaño y con requerimientos ecológicos específicos de alimento y anidación (Saunders 1990, Collar y Juniper 1992, Waugh 1995, Bonadie y Bacon 2000).

Uso y selección del hábitat por la guacamaya verde

Las áreas utilizadas por la guacamaya verde fueron dominadas por la selva mediana, mientras el bosque de pino-encino presentó muy baja cobertura en el área utilizada por la guacamaya verde. La guacamaya verde ha sido reportada en varios tipos de vegetación que van desde los bosques deciduos, semideciduos y de pino-encino (Forshaw 1989, Juárez et al. 2002). Sin embargo, nuestros resultados demuestran una mayor representación por la selva mediana en las

áreas utilizadas por la guacamaya verde y durante nuestro estudio no obtuvimos ningún registro de la especie haciendo uso del bosque de pino-encino. Nuestros estudios han demostrado que el bosque de pino-encino no provee recursos alimenticios para la guacamaya verde durante la temporada reproductiva (Capítulo III). Asimismo, el bosque de encino no cuenta con sitios de anidación adecuados para la guacamaya verde (de la Parra-Martínez et al. 2015). Por lo tanto, puede ser que el bosque de pino-encino sea utilizado solamente de forma temporal cuando presenta recursos adecuados para la especie. Respecto al cambio de uso de suelo como la agricultura, si bien para diversas especies de psitácidos se ha observado que hacen uso de recursos alternativos en zonas de cultivo para alimentarse (Brandt y Machado 1990), la guacamaya verde no ha sido registrada haciendo uso de vegetaciones agrícolas en la costa de Jalisco (Morales-Pérez 2005).

Cabe destacar que nuestros resultados demuestran que la guacamaya verde tiene selección por la selva mediana, estando la especie presente en áreas con mayor cobertura continua de este tipo de vegetación, y dentro de su área de uso la guacamaya verde demuestra una preferencia por la selva mediana observando una selección de la guacamaya por este tipo de vegetación, mientras la selva baja se utilizó de acuerdo a su disponibilidad en el área de uso. Ambos la selva mediana y la selva baja pueden presentar recursos alimenticios para la guacamaya verde durante la época seca (Capítulo III). Sin embargo, es en la selva mediana donde se encuentran las especies de árboles y las cavidades con las características adecuadas para la anidación de la guacamaya verde (de la Parra-Martínez et al. 2015). Por lo tanto, la selección por la guacamaya verde hacia la selva mediana podría estar influenciada por la disponibilidad de sitios para la anidación (de la Parra-Martínez et al. 2015) además de la abundancia de recursos alimenticios durante la temporada reproductiva (Capítulo III).

Implicaciones para la conservación

La selección de la guacamaya verde hacia la selva mediana hace a la especie aún más vulnerable a las presiones antropogénicas. La deforestación así como la pérdida de hábitat, son factores que tienen un impacto importante en los psitácidos (Collar y Juniper 1992, Wiley et al. 2004). En la costa de Jalisco, la selva mediana es la vegetación que ha tenido la mayor tasa de deforestación y fragmentación principalmente para establecer pastizales para el ganado y la extracción forestal (Miranda 1998), son una importante amenaza para la guacamaya verde. Asimismo, al ser una especie con requerimientos específicos de hábitat, alimento y sitios de anidación, la pérdida o fragmentación de su vegetación prioritaria durante la temporada reproductiva podría provocar un declive poblacional de la especie, al disminuir la disponibilidad de recursos alimenticios y cavidades adecuadas para la anidación.

Actualmente, la guacamaya verde sólo se le puede encontrar en la parte norte de la costa de Jalisco. Las causas de esto pueden deberse no solo a la acelerada pérdida y fragmentación de las selvas en la costa (Miranda 1998), sino también a la fuerte presión que ejerce el tráfico ilegal en casi todas las especies del grupo (Cantú et al. 2007), pero que en el caso de la guacamaya verde sigue siendo una situación crítica ya que se ha documentado que en la actualidad en las áreas de estudio, los nidos son saqueados y extraídos los pichones para su venta (de la Parra-Martínez obs pers).

Para lograr la conservación de la guacamaya verde hace falta un programa integral que se enfoque en la protección de los recursos alimenticios y de reproducción que se encuentran en la selva mediana de la región y que en este trabajo hemos demostrado es un hábitat prioritario. El establecimiento de programas de manejo y uso de la tierra, así como actividades económicas alternativas en la región que generen ingresos a los pobladores locales como el ecoturismo, podría contribuir a la conservación de las selvas o de los sitios prioritarios para la guacamaya verde, así como para combatir el tráfico ilegal de la especie (Muñoz-Lacy 2014).

LITERATURA CITADA

- Arizmendi, M.C. 2008. Conservación de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México: un estudio de abundancia y reproducción en la zona de la Cañada. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DT006. México D. F.
- Botero-Delgadillo, E. y J.C. Verhelst. 2011. Uso del hábitat del periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridica*) y sus variaciones espacio-temporales en la Sierra Nevada de Santa Marta. *Conservación Colombiana* 14:17–27.
- Bonadie, W.A. y P.R. Bacon. 2000. Year-round utilization of fragmented palm swamp forest by Red-billed Macaws (*Ara manilata*) and Orange-winged Parrots (*Amazona amazonica*) in the Nariva Swamp (Trinidad). *Biological Conservation* 95:1–5.
- Bonilla, R.C., G. Reyes-Macedo y L.S. Cruz. 2007. Ámbito hogareño de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en la cañada oaxaqueña. *Mesoamericana* 11:53-59.
- Brandt, A. y R.B. Machado. 1990. Área de alimentação e comportamento alimentar de *Anodorhynchus leari*. *Ararajuba*, 1:57-63.
- Byers, C.R., R.K. Steinhorst, y P.R. Krausman. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48:1050-1053.
- Cantú, J.C., M.E. Sánchez, Grosselet, M. y Silva, J. 2007. Tráfico Ilegal de Pericos en México. Una Evaluación Detallada. *Defenders of Wildlife*. 75 pp.
- Carneiro, A.P.B., J.E. Jiménez y T.H. White Jr. 2012. Post-fledling habitat selection by the Slender-billed Parakeet (*Enicognathus leptorhynchus*) in a fragmented agricultural landscape of Southern Chile. *Condor* 114:166-172.
- Carreón-Arroyo, G. 1997. Estimación poblacional, biología reproductiva y ecología de la

- nidificación de la Guacamaya verde (*Ara militaris*) en una selva estacional del oeste del estado de Jalisco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México
- Cody, M.L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. In *Habitat selection in birds*, ed. M. L. Cody, 3–56. New York: Academic Press.
- Collar, N.J. y A.T. Juniper. 1992. Dimensions and causes of the parrot conservation crisis. In Beissinger, S.R. and Snyder N.F.R. (Eds.). *New world parrots in crisis: Solutions from conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Cueto, V.R. y J. López de Casenave. 1999. Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography* 26:487–492
- Cueto, V.R. y J. López de Casenave. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin* 112:395–402
- de la Parra-Martínez, S.M., K. Renton, A. Salinas-Melgoza y L.G. Muñoz-Lacy. 2015. Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-nester: the Military Macaw. *Journal of Ornithology* 156:489–498. doi:10.1007/s10336-014-1150-9.
- de la Parra-Martínez, S.M., L.G. Muñoz-Lacy, A. Salinas-Melgoza y K. Renton. Food resource abundance and nutritional quality enable dietary specialization by the Military Macaw in the breeding season. En prep.
- Downs, C.T. 2005. Abundance of the endangered Cape parrot, *Poicephalus robustus*, in South Africa: implications for its survival. *African Zoology* 40:15–24.
- Espinosa, D.O., S.C. Ocegueda, C.A. Zuñiga, O.F. Villela y J. Llorente-Bousquets. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en *Capital natural de México*, vol. I : Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 33-65.

- Evans, B.E.I., J. Ashley y S.J. Marsden. 2005. Abundance, habitat use, and movements of blue-winged Macaws (*Primolius maracana*) and other parrots in and around an Atlantic forest reserve. *Wilson bulletin* 117:154–164.
- Forshaw, J.M. 1989. *Parrots of the World*. Lansdowne Editions, Melbourne, Australia.
- García-oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73:3-4.
- Garshelis, D.L. 2002. Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection and importance. Págs. 111-164 en Boitani, L. y Fuller, T.K. *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and consequences*. Columbia University Press. New York.
- Horn, H.S. 1983. Some theories about dispersal. In *The ecology of animal movement*, eds. I.R. Swingland & P.J. Greenwood. Oxford University Press, London, pp. 55–62.
- INEGI. 2014. Guía para la interpretación de cartografía: uso del suelo y vegetación: escala 1:250, 000: serie V / Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México: INEGI.
- Juárez M., G. Marateo, P.G. Grilli, L. Pagano, M. Rumi y M. Silva-Croome. 2012. Estado del conocimiento y nuevos aportes sobre la historia natural del guacamaya verde (*Ara militaris*). *Hornero* 27:5-16.
- Kinnaird, M.F, T.G. O'Brien y S. Suryadi. 2003. Population fluctuation in Sulawesi Red-knobbed Hornbills: tracking figs in space and time. *Auk* 113:431–440.
- Lee, A.T.K. y S.T. Marsden. 2012. The influence of habitat, season, and detectability on abundance across an Amazonia parrot assemblage. *Biotropica* 44:537–544.
- Legault, A., V. Chartendrault, J. Theuerkauf, S. Rous, y N. Barre. 2011. Large-scale habitat selection by parrots in New Caledonia. *Journal of Ornithology* 152:409-419.
- Lima, S.L. y P.A. Zollner. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 11:131-135.

- McGarigal, K., S.A. Cushman y E. Ene. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. <http://umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
- Marsden, S.J. 1992. The distribution, abundance and habitat preferences of the Salmon-crested Cockatoo *Cacatua moluccensis* on Seram, Indonesia. Bird Conservation International 2:7–14.
- Marsden, S.J. y A. Fielding. 1999. Habitat association of parrots on the Wallacean islands of Buru, Seram and Sumba. Journal of Biogeography 26:439-446.
- Marsden, S.J. y J.D. Pilgrim. 2003. Factors influencing the abundance of parrots and hornbills in pristine and disturbed forests on New Britain, PNG. Ibis 145:45-53.
- Marsden, S.J., M. Whiffin, L. Sadgrove y P. Guimraes Jr. 2000. Parrot populations and habitat use in around two lowland Atlantic forest reserves, Brazil. Biological Conservation. 96:209–217.
- Miranda, A. 1997. Deforestación y fragmentación del hábitat: consecuencias ecológicas sobre la fauna de mamíferos de la selva tropical estacional. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. B033. México, D.F.
- Monterrubio-Rico T.C., M.A. De Labra-Hernández, J.M. Ortega-Rodríguez, R. Cancino-Murillo y J.F. Villaseñor-Gómez. 2011. Distribución actual y potencial de la guacamaya verde en Michoacán, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 82: 1311-1319.
- Morales-Pérez, L. 2005. Evaluación de la abundancia poblacional y recursos alimenticios para tres géneros de psitácidos en hábitats conservados y perturbados de la costa de Jalisco México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Muñoz-Lacy, L.G. 2014. Uso del hábitat y recursos alimenticios por la guacamaya verde (*Ara militaris*) en la costa de Jalisco y su potencial para el ecoturismo. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ndithia, H. y M.R. Perrin 2006. Diet and foraging behaviour of the Rosy-faced Lovebird *Agapornis roseicollis* in Namibia. *Ostrich* 77: 45–51.
- Neu, C.W., C.R. Byers y J.M. Peek. 1974. A technique for analysis of utilization- availability data. *Journal of Wildlife Management* 38:541-545.
- Ortiz-Maciel, S.G., C. Hori-Ochoa y E. Enkerlin-Hoeflich. 2010. Maroon-fronted Parrot (*Rhynchopsitta terrisi*) breeding home range and habitat selection in the northern Sierra Madre Oriental, Mexico. *Wilson Journal of Ornithology* 122:513–517.
- QGIS Development Team. 2013. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/>
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Rivera-Ortíz, F.A., K. Oyama, C.A. Ríoz-Muñoz, S. Solorzano, A.G. Navarro-Sigüenza, y M. del C. Arizmendi. 2013. Habitat characterization and modeling of the potential distribution of the Military Macaw (*Ara militaris*) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1200-1215.
- Renton, K., y E.E. Iñigo Elías. 2003. AS001: Evaluación del estado actual del loro corona lila (*Amazona finschi*) en México. Reporte final a Conabio. México DF.
- Rubio, R.Y. 2015. Preferencia de hábitat de la guacamaya verde (*Ara militaris* Linné) en el municipio de Cosalá, Sinaloa. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Rzedowski, J. 2006 Vegetación de México, digital edition. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Saunders, D.A. 1990. Problems of survival in an extensively cultivated landscape: the case of Carnaby's Cockatoo *Calyptorhynchus funereus latirostris*. *Biological Conservation* 54:277–290.
- Stahala, C. 2008. Seasonal movements of the Bahama Parrot (*Amazona Leucocephala bahamensis*) between pine and hardwood forests: implications for habitat conservation, *Ornitología Neotropical* 19:1–8.
- Waugh, D. 1995. Buffon's macaw in Ecuador: the urgency for conservation action, *PsittaScene* 7:1-5.
- Wiley J.W., R.S. Gnam, S.E. Koenig, A. Dornelly, X. Gálvez, P.E. Bradley, T. White, M. Zamore, P.R. Reillo y D. Anthony. 2004. Status and conservation of the family psittacidae in the west indies. *Journal of Caribbean Ornithology* 17:94-154.
- With, K.A., R.H. Gardner y M.G. Turner. 1997. Landscape connectivity and population distribution in heterogeneous landscapes. *Oikos*, Copenhagen, 78:51–169.

CONCLUSIONES GENERALES

Con los diferentes capítulos de este trabajo demostramos cómo la guacamaya verde, uno de los psitácidos de mayor tamaño y uno de los principales granívoros del dosel de los bosques tropicales, hace un uso diferencial de los recursos que tiene disponibles. En el primer capítulo de la tesis, se presenta una revisión de literatura sobre los requerimientos ecológicos de las aves y los psitácidos en particular (de la Parra-Martínez et al. 2016). Mediante la revisión de literatura se pudo determinar que la mayoría de los estudios en psitácidos evalúan solamente el uso de recursos y pocos estudios han evaluado la selección de recursos por las especies (Renton et al. 2015). Respecto al alimento, se ha demostrado que la mayoría de los psitácidos son principalmente granívoros y pueden hacer uso de diversas especies de árboles para alimentarse (Janzen 1981, Galetti 1993, Renton 2001, Renton et al. 2015). Sin embargo, son pocos los estudios con psitácidos que han determinado selección de recursos alimenticios, para lo cual es necesario tener información sobre los recursos que consumen, además de conocer la disponibilidad de éstos en el ambiente (Manly et al. 2002). Respecto a los sitios de anidación, muy pocos estudios han evaluado la disponibilidad y el uso de cavidades para determinar selección (Renton et al. 2015). De manera particular, para las especies de psitácidos de talla grande, los estudios mostraron que puede haber una baja densidad de cavidades adecuadas para la anidación (Marsden y Pilgrim 2003, Walker et al. 2005). Finalmente, la perturbación del hábitat por actividades humanas puede tener efectos distintos en las especies de psitácidos. Uno de ellos es inducir a la declinación de algunas poblaciones llegando en algunos casos hasta su extinción (Saunders 1990), impactando mayormente a las especies de mayor tamaño con dietas especializadas (Bonadie y Bacon 2000). Asimismo, la destrucción y fragmentación del hábitat impacta la disponibilidad de los requerimientos ecológicos, al reducir la disponibilidad de alimento así como de sitios para la anidación. Por lo antes mencionado, lo más relevante de este primer capítulo es que nos muestra un panorama de como los requerimientos ecológicos es uno

de los aspectos menos conocidos de los psitácidos y escasos estudios evalúan la selección de recursos por parte de las especies. Determinar la selección es un aspecto fundamental que permite identificar aquellos recursos que pueden ser prioritarios para una especie en particular. Asimismo, al ser los psitácidos especies amenazadas, vulnerables a la depredación, el saqueo y la fragmentación de sus hábitats, es fundamental seguir generando y ampliando el conocimiento en este grupo de aves. Al representar la familia de aves con mayor número y proporción de especies en riesgo (Bennett y Owens 1997, Olah et al. 2016), identificar las limitantes ecológicas y amenazas de este grupo puede ser una herramienta importante en la emisión de formulaciones y recomendaciones precisas respecto a su conservación y estado de amenaza.

En el segundo capítulo sobre la disponibilidad y selección de sitios de anidación por la guacamaya verde, se determinó que la guacamaya verde es una especie que tiene requerimientos específicos de anidación, principalmente de las características de los árboles y cavidades para anidar. La especie selecciona principalmente las cavidades en árboles de *E. cyclocarpum* para anidar, especie característica del bosque tropical subcaducifolio donde se encuentran los árboles grandes emergentes, con troncos altos y rectos, del bosque maduro y la guacamaya tiene disponible un mayor número de sitios adecuados para la anidación (de la Parra-Martínez et al. 2015). La preferencia por ciertos árboles también se ha podido observar en otras especies de psitácidos, donde características particulares como altura y tamaño les permiten albergar cavidades más adecuadas para anidar (Saunders et al. 1982, Madriz 2004, Cameron 2006). Asimismo, la guacamaya verde no utiliza cualquier cavidad para anidar, más bien selecciona cavidades con características específicas de mayor altura y profundidad comparado con las cavidades disponibles (de la Parra-Martínez et al. 2015). El seleccionar cavidades a una mayor altura podría reducir el riesgo de depredación para las aves adoptadoras de cavidad de talla grande, como la guacamaya.

Otro aspecto relevante que hay que destacar es que existe una escasa información sobre la disponibilidad de cavidades para la anidación en los bosques tropicales (Gibbs et al. 1993, Cornelius et al. 2008, Cockle et al. 2011a). En el caso de la guacamaya verde, encontramos que en la costa de Jalisco, México, existe una densidad baja de 0.7 cavidades/ha adecuadas para su anidación, las cuales su mayoría están concentradas en el bosque subcaducifolio (de la Parra-Martínez et al. 2015). Al igual que otras especies anidadoras secundarias de cavidades (Newton 1994), la guacamaya verde podría depender de las oquedades existentes en el ambiente para reproducirse, por lo que la disponibilidad de recursos de anidamiento la cual puede estar afectada por factores como la fragmentación y pérdida de hábitat puede ser una limitante para el número de parejas reproductivas y su tamaño poblacional.

Para el tercer capítulo se determinó la dieta de la guacamaya verde y su relación con la disponibilidad de los recursos alimenticios. Los resultados de este trabajo mostraron que durante la época seca que corresponde a la temporada reproductiva de la guacamaya verde, los recursos alimenticios se encuentran distribuidos en hábitat específicos como el bosque tropical caducifolio y subcaducifolio. Por lo tanto, la guacamaya verde hizo un uso equitativo de las vegetaciones donde se encontraba el alimento. Sin embargo, la especie presentó un nicho alimenticio angosto lo cual indicó que hace uso de pocos recursos para alimentarse. De manera particular, la guacamaya verde se alimentó de la especie más abundante presentando una dieta especializada por las semillas de la especie *Hura polyandra*, las cuales presentan un alto contenido de proteína, grasas, minerales y agua, características que permiten entender por qué la guacamaya verde muestra una preferencia hacia este recurso. Alimentarse del recurso más abundante y que le brinda una mayor calidad nutricional podría ser una estrategia para optimizar energía en un periodo tan crítico como la temporada reproductiva.

Respecto al cuarto capítulo de la tesis sobre el uso y selección de hábitat por la guacamaya verde pudimos observar que existe una severa pérdida y fragmentación de las

selvas tropicales en la costa de Jalisco, lo cual podría tener un impacto negativo en la supervivencia de la guacamaya verde, al ser un factor que limite la disponibilidad de recursos fundamentales como el alimento y la anidación. Por otro lado, la preferencia y selección de la guacamaya verde hacia la selva mediana podría hacerla aún más vulnerable ante los esquemas de deforestación, pues con nuestro estudio determinamos que es el hábitat que contienen los recursos y las condiciones necesarias para su ocupación durante la temporada reproductiva. Es decir, el hábitat donde su éxito reproductivo podría ser más alto al encontrar los recursos necesarios para satisfacer su ciclo de vida.

Podemos observar que la selección de los recursos es un proceso que no está determinado por azar sino más bien la especie utiliza o selecciona aquellos sitios o vegetaciones que les brindan los recursos necesarios para satisfacer sus necesidades biológicas. Lo cual puede estar determinado por la disponibilidad y la presencia de los recursos en el ambiente durante una época específica del año. Asimismo, podemos concluir que las especies, en este caso la guacamaya verde no siempre hacen un uso desproporcionado de los recursos, sino más bien en periodos tan críticos como la reproducción, selecciona aquel recurso que de acuerdo a sus características físicas probablemente le brinda las mejores condiciones para su éxito reproductivo. Destacando la importancia de evaluar el efecto que tiene el uso y la disponibilidad de este recurso.

A partir de este trabajo, se puede observar la importancia de conocer los requerimientos ecológicos de las aves y de manera particular de aquellas con una situación crítica como los psitácidos. Identificar los requerimientos ecológicos de anidación, alimento y hábitat para la guacamaya verde permite formular estrategias más precisas de conservación y enfocar los esfuerzos hacia aquellas zonas o tipos de vegetación que son prioritarios para la especie, poniendo a su vez la relevancia de seguir generando este tipo de información para las especies restantes del grupo.

LITERATURA CITADA

- Beissinger, S. R. 1996. On the limited breeding opportunities hypothesis for avian clutch size. *American Naturalist* 147: 655-658.
- Bennett, P. M. y I. P. F. Owens. 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition?. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264:401–408.
- Block, W. M. y L. A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology: theory and applications. *Current Ornithology* 11: 35-91.
- Bolser, A. J., R. R. R. Alan, A. D. Smith , L. Li , N. P. Seeram y S. R. McWilliams. 2013. Birds select fruits with more anthocyanins and phenolic compounds during autumn migration. *Wilson Journal of Ornithology* 125: 97-108.
- Bonadie, W. A. y P. R. Bacon. 2000. Year-round utilization of fragmented palm swamp forest by Red-billed Macaws (*Ara manilata*) and Orange-winged Parrots (*Amazona amazonica*) in the Nariva Swamp (Trinidad). *Biological Conservation* 95:1–5.
- Botero-Delgadillo E., J. C. Verhelst y C. A. Paéz. 2010. Ecología de forrajeo del periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) en la Cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta. *Ornitología Neotropical* 21: 463-477.
- Boyes, R. S. y R. M. Perrin. 2009. The feeding ecology of Meyer's Parrot *Poicephalus meyeri* in the Okavango Delta Botswana. *Ostrich* 80: 153-164.
- Cameron, M. 2006. Nesting habitat of the glossy black-cockatoo in central New South Wales. *Biological Conservation* 127: 402-410.
- Cantú, J. C., M. E. Sánchez, M. Grosselet y J. Silva. 2007. Tráfico ilegal de pericos en México. Una evaluación detallada. *Defenders of Wildlife* 75p.

- Carreón-Arroyo, G. 1997. Estimación poblacional, biología reproductiva y ecología de la nidificación de la Guacamaya verde (*Ara militaris*) en una selva estacional del oeste del estado de Jalisco. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Univ. Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Cockle K. L., K. Martin y T. Wesolowski. 2011a. Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 377-382.
- Cockle, K., K. Martin y K. Wiebe. 2011b. Selection of nest trees by cavity-nesting birds in the Neotropical Atlantic forest. *Biotropica* 43: 228–236.
- Cody, M. L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. Pp 3–56 In *Habitat selection in birds*, ed. M. L. Cody, New York: Academic Press.
- Collar, N. J. y A. T. Juniper. 1992. Dimensions and causes of the parrot conservation crisis. Pp. 1– 25 in Bessinger, S. R., & N. F. R. Snyder (eds). *New World parrot in crisis. Solution from conservation biology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Contreras-González, A. M., F. A. Rivera-Ortíz, C. Soberanes-González, A. Valiente-Banuet, y M. del C. Arizmendi. 2009. Feeding ecology of Military Macaws (*Ara militaris*) in a semi-arid region of Central México. *Wilson Journal of Ornithology* 121: 384-391.
- Cornelius, C., K. Cockle, N. Politi, I. Berkunsky, L. Sandoval, V. Ojeda, L. Rivera, Jr. M. Hunter, y K. Martin. 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitología Neotropical* 19: 253-268.
- Cueto, V. R. y J. López de Casenave. 1999. Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography* 26: 487–492.

- Cueto, V. R. y J. López de Casenave. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin* 112: 395-402.
- de la Parra-Martínez, S. M., K. Renton, A. Salinas-Melgoza y L. G. Muñoz-Lacy. 2015. Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-nester: the Military Macaw. *Journal of Ornithology* 156:489–498. doi:10.1007/s10336-014-1150-9.
- de la Parra-Martínez, S. M., M. A. De Labra-Hernández y K. Renton. 2016. Requerimientos ecológicos de las aves: un enfoque en psitácidos. Tópicos sobre ciencias biológicas. Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara. Editor FG Cupul-Magaña. Pp. 33-60. Puerto Vallarta, Jalisco, México.
- del Hoyo, J., A. Elliott y J. Sargatal. 1997. Handbook of the birds of the world. Volume 4: Sandgrouse to cuckoos. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Enkerlin-Hoeflich, E. C. 1995. Comparative ecology and reproductive biology of three species of *Amazona* parrots in northeastern Mexico. Tesis Doctoral. Texas A&M University. E.U.A.
- Forshaw, J. M. 1989. Parrots of the world, tercera edición. Silvio Mattachhione, Ontario. 616 p.
- Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a semi-deciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25:419–425.
- Gibbs, J. P., M. L. Jr. Hunter y S. M. Melvin. 1993. Snag availability and communities of cavity nesting birds in tropical versus temperate forests. *Biotropica* 25: 236–241.
- Grinnell, J. 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 51: 115–128.

- Heinsohn, R., S. Murphy y S. Legge. 2003. Overlap and competition for nest holes among *Eclectus Parrots*, Palm Cockatoos and Sulphur-crested Cockatoos. *Australian Journal Zoology* 51: 81-94.
- Hildén, O. 1965. Habitat selection in birds: A review. *Annales Zoologici Fennici* 2: 53–75.
- IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 06 October 2016.
- James, F. C. y H. H. Shugart Jr. 1970. A quantitative method of habitat description. *Audubon Field Notes* 24: 727–736.
- Janzen, D. H. 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an Orange-chinned Parakeet (*Brotogeris jugularis*) in Costa Rica. *Auk* 98:841–844.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65–71.
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* 118: 557-562.
- Kendeigh, S. C. 1945. Community selection in birds on the Heldenberg Plateau of New York. *Auk* 62: 418–436.
- Legault, A., V. Chartendault, J. Theuerkauf, S. Rouys y N. Barré. 2011. Large scale habitat selection by parrots in New Caledonia. *Journal of ornithology* 152: 409-419.
- Levey, D. J. y F. G. Stiles. 1992. Resource variability and movement patterns of Neotropical landbirds: evolutionary precursors for the evolution of long-distance migration. *American Naturalist* 122: 447-476.
- Lima, S. L. y P. A. Zollner. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 131-135.

- Madriz, B. 2004. Relación de dependencia directa para la alimentación y anidación de la lapa verde (*Ara ambigua*) y el almendro (*Dypterix panamensis*) en la zona norte de Costa Rica. Unpublished report. SINAC and FONAFIFO. Costa Rica.
- Manly, B. F., L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald y W. P. Erickson. 2002. Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies. Chapman & Hall, London, p. 177.
- Marín-Togo, M. C., T. C. Monterrubio-Rico, K. Renton, Y. Rubio-Rocha, C. M. Macías-Caballero, J. M. Ortega-Rodríguez y R. Cancino-Murillo. 2012. Reduced current distribution of Psittacidae on the Mexican Pacific coast: potential impacts of habitat loss and capture for trade. *Biodiversity Conservation* 21: 451-473.
- Marsden, S. J., y A. Fielding. 1999. Habitat association of parrots on the Wallacean islands of Buru, Seram and Sumba. *Journal of Biogeography* 26: 439-446.
- Marsden, S. J. y J. D. Pilgrim. 2003. Factors influencing the abundance of parrots and hornbills in pristine and disturbed forests on New Britain, PNG. *Ibis* 145:45-53.
- Matuzak G. D., Bezy M. B. y D. J. Brightsmith. 2008. Foraging ecology of parrots in a modified landscape: seasonal trends and introduced species. *Wilson Journal Ornithology* 120: 353-365.
- Monterrubio-Rico, T. C. y E. Enkerlin-Hoeflich. 2004. Present use and characteristics of Thick-billed Parrot nest sites in Northwestern Mexico. *Journal Field Ornithology* 75: 96-103.
- Monterrubio-Rico, T. C. y L. P. Escalante-Pliego. 2006. Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. *Biological Conservation* 128: 67-78.

- Morales-Pérez, L. 2005. Evaluación de la abundancia poblacional y recursos alimenticios para tres géneros de psitácidos en hábitats conservados y perturbados de la costa de Jalisco México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Newton, I. 1994a. Experiments on the limitation of birds breeding densities: a review. *Ibis* 136:394-411.
- Newton, I. 1994b. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds: A review. *Biological Conservation* 70: 265-276.
- Olah, G., H. Stuart, M. Butchart, A. Symes, I. M. Guzmán, R. Cunningham, D. J. Brightsmith y R. Heinsohn. 2016. Ecological and socio-economic factors affecting extinction risk in parrots. *Biodiversity and Conservation* 25:205–223.
- Ortiz-Maciel, S. G., C. Hori-Ochoa y E. Enkerlin-Hoeflich. 2010. Maroon-fronted Parrot (*Rhynchopsitta terrisi*) breeding home range and habitat selection in the northern Sierra Madre Oriental, Mexico. *Wilson Journal of Ornithology* 122: 513–517.
- Renton, K. 2001. Lilac-crowned parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103: 62-69.
- Renton, K. y D. J. Brightsmith. 2009. Cavity use and reproductive success of nesting macaws in lowland forest of southeast Peru. *Journal Field Ornithology* 80:1-8.
- Renton, K. y Salinas-Melgoza, A. 1999. Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot. *Wilson Bulletin* 111: 488-493.
- Renton K., A. Salinas-Melgoza, M. A. De Labra-Hernández, S. M. de la Parra-Martínez. 2015. Resource requirements of parrots: nest-site selectivity and dietary plasticity of Psittaciformes. *Journal of Ornithology* 156: 73-90.

- Ríos-Muñoz, C. A. y A. G. Navarro- Sigüenza. 2009. Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad hipotética de hábitat para los psitácidos de México. *Ornitología Neotropical* 20: 491-509.
- Rivera-Ortíz, F. A., K. Oyama, C. A. Ríoz-Muñoz, S. Solorzano, A. G. Navarro-Sigüenza and M. C. Arizmendi. 2013. Habitat characterization and modeling of the potential distribution of the Military Macaw (*Ara militaris*) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1200-1215.
- Robinet O., V. Bretagnolle y M. Clout. 2003. Activity patterns, habitat use, foraging behavior and food selection of the Ouvea Parakeet (*Eunymphicus cornutus uvaeensis*). *Emu* 103: 71-80.
- Saunders, D. A. 1990. Problems of survival in an extensively cultivated landscape: the case of Carnaby's Cockatoo *Calyptorhynchus funereus latirostris*. *Biological Conservation* 54: 277–290.
- Saunders D. A., G. T. Smith y I. Rowley. 1982. The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites for cockatoos (Psittaciformes) in Western Australia. *Australian Wildlife Research* 9:541–556.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation. A review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario oficial (Secunda Sección, 6 de Marzo de 2002)*: 1–85. Available: http://www.conabio.gob.mx/informacion/catalogo_autoridades/NOM-059-SEMARNAT-2001/NOM-059-SEMARNAT-2001.pdf.

- Svärdson, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1:157–174.
- Walker, J. S., A. J. Cahill y S. J. Marsden. 2005. Factors influencing nest-site occupancy and low reproductive output in the critically endangered Yellow-crested Cockatoo *Cacatua sulphurea* on Sumba, Indonesia. *Bird Conservation International* 15: 347-359.
- With, K. A., R. H. Gardner y M. G. Turner. 1997. Landscape connectivity and population distribution in heterogeneous landscapes. *Oikos* 78: 51–169.