



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO
FACULTAD DE BIOLOGÍA
POSGRADO EN CIENCIA BIOLOGICAS**

**CUIDADO PARENTAL Y ESTABILIDAD TÉRMICA DURANTE
LA ANIDACIÓN EN *Ara militaris* EN BAHÍA DE BANDERAS,
JALISCO, MÉXICO**

TESIS

**PARA OBTENER EL TÍTULO PROFESIONAL DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLOGICAS**

**PRESENTA:
SELENE ASIUL BARBA BEDOLLA**

**DIRECTOR DE TESIS
DR. LUIS FELIPE MENDOZA CUENCA**

Morelia, Michoacán, Julio 2023

ÍNDICE

Agradecimientos	2
Resumen	3
Abstract	4
Introducción	5
Antecedentes	11
Sistema de estudio	13
Hipótesis	16
Objetivos	17
Metodología	
Sitio de estudio	18
1.-Cuidado biparental	20
2.-Ecología térmica del nido artificial.....	23
3.- Identificación de estimadores de éxito de incubación y crianza.....	24
4.-Variación intersexual en los patrones de inversión parental.....	25
5.-Fidelidad de pareja y de sitio de anidación en <i>A. militar</i>	25
Resultados	
1.-Cuidado biparental de <i>Ara militar</i>	27
2.-Ecología térmica del nido.....	29
3.- Identificación de estimadores de éxito de incubación y crianza.....	33
4.- Variación intersexual en los patrones de inversión parental.....	36
5.- Fidelidad de pareja y de sitio de anidación	38
Discusión	39
Bibliografía	50
Anexos.	
1.- Catálogo fotográfico del desarrollo ontogenético de <i>Ara miliar</i>	56
2.-Depredadores naturales durante la anidación en <i>Ara militar</i>	69

AGRADECIMIENTOS

Gracias a El Santuario de las Guacamayas, a toda la familia Espino (Francisco, Chuy, Yamil, Sra Lupe, Bianca, Rafa, Chayo, Jorge Novoa) por la gran amistad por brindar un espacio de conservación para la guacamaya verde, estar entregados completamente a cuidar y proteger, toda el área, y lograr tener un santuario de conservación de vida silvestre a pesar de todas las presiones y por abrirnos las puertas y poder trabajar en equipo por la conservación y la ciencia, una gran labor sin importar el arriesgar la vida en cada ascenso a los nidos de la guacamaya verde.

A CEMBAB A.C. (Rohini) que me ha permitido conocer a las niñas, aprender, investigar, enseñar y compartir, todo el conocimiento que nos comparten las aves día a día. A cada una de las aves que me ha permitido aprender, amar y respetar cada vida diariamente, y aprender a volar, cuando pueden regresar a su habitat natural. Y a las guacamayas verdes por enseñarnos tanto conocimiento y que siempre serán más hermosas volando.

Lucho, que me ha guiado y aguantado, como maestro, asesor y amigo, por 10 años por lo menos y de quien aprendí lo interesante y fascinante que es la investigación,

A toda mi familia, padres, hermanas, sobrinos, cuñados y los amigos que me apoyaron en alguna parte del monitoreo.

Lopezcaste, por el apoyo continuo con tanta fuerza como la del mar, que siempre le tocaron los tutóales y la presión de cada uno.

A mi comité tutorial, por el apoyo, recomendaciones y tiempo en cada tutorial y revisión de la larga y pesada tesis; Dr. Francisco Rivera, Dr. Eduardo, y Dra. Coro. En especial a la doctora Clementina González Zaragoza por el apoyo y enseñanza en la extracción de ADN de las plumas para sexado de guacamayas.

A Animal behavior society, por la beca para asistir al congreso de conducta en Costa Rica. Beca CONACYT 2020-2022 (Selene Barba, Beca de maestría).

RESUMEN

En aves, se ha propuesto que el Cuidado Parental (CP) es un mecanismo clave que permite optimizar la temperatura del nido y la estabilidad térmica de la progenie durante la incubación y crianza, estas las conductas de cuidado son favorecidas por selección natural ya que sus beneficios (e.g. sobrevivencia, desempeño fisiológico de la progenie) superan los costos asociados al cuidado (e.g. reducción del éxito reproductivo futuro de los padres). En esta tesis, estudiamos los patrones de inversión en conductas de CP y la ecología térmica de los nidos desde la oviposición hasta la crianza en una población en vida libre de guacamaya verde (*Ara militaris*), con el objetivo de evaluar si hay estabilidad térmica de los nidos y determinar si esta se relaciona con la inversión en el CP de los padres, y el éxito de sobrevivencia de su progenie (i.e. éxito de eclosión y sobrevivencia de polluelos). El análisis del diferencial térmico en la anidación en *A. militaris* mostró, que las conductas de termorregulación parental incrementan la estabilidad térmica de los nidos y que el diferencial térmico del nido es siempre positivo, aunque cambia a lo largo del desarrollo ontogenético de la progenie, así como entre nidos. Lo anterior confirma que la termorregulación parental puede tener consecuencias significativas en la fisiología, rendimiento y desarrollo de la progenie.

PALABRAS CLAVE: costos energéticos, anidación, termorregulación, *Ara militaris*, cuidado parental, ecología térmica.

ABSTRACT

In birds, Parental Care (PC) has been proposed to be a key mechanism that, among other factors, optimizes nest temperature and thermal stability of offspring during incubation and hatching, so that care behaviors are favored by natural selection because their benefits (e.g., survival, physiological performance of offspring) outweigh the costs associated with care (e.g., reduced future reproductive success of parents). In this thesis, we studied patterns of investment in PC behaviors and nest thermal ecology from oviposition to hatching in a free-living population of *Ara militaris* to evaluate the occurrence of patterns of nest thermal stability and determine whether these are related to investment in parental care as well as progeny survival success (i.e., hatching success and chick survival). Analysis of the thermal differential at nesting in *A. militaris* showed that parental thermoregulatory behaviors increase the thermal stability of nests, and that the nest thermal differential is always positive. However, it changes throughout the ontogenetic development of the progeny, as well as between nests. These results confirm that parental thermoregulation can have significant consequences on the physiology, performance, and ultimately the current and future fitness of the progeny.

Key words: energy costs, nesting, thermoregulation, *Ara militaris*, parental care, thermal ecology.

INTRODUCCIÓN

El Cuidado Parental (CP) se define como cualquier conducta que realizan los padres hacia sus hijos, que aumenta la sobrevivencia de su progenie, que reduce la sobrevivencia y reproducción potencial de los progenitores (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991).

El Cuidado Parental puede involucrar una gran diversidad de comportamientos, como la preparación de sitio de anidación, la inversión en gametos (e.g. óvulos mejor abastecidos), la alimentación, así como la vigilancia e incubación de la progenie y la defensa ante depredadores (Clutton-Brock, 1991). El principal beneficio evolutivo del Cuidado Parental lo constituye una mayor sobrevivencia de la progenie, mayor probabilidad de que se reproduzca y con ello un incremento potencial en la adecuación de los padres, por lo que el CP se considera una adaptación (Balshine, 2016).

Las conductas de Cuidado Parental involucran una amplia diversidad de costos. Por ejemplo, el tiempo y energía invertidos en conductas de vigilancia, búsqueda/obtención de alimentación, e incubación de la progenie, reducen la probabilidad de los padres para invertir estos recursos en su progenie (Trivers, 1972). Estos costos, se exacerban con factores ecológicos asociados a periodos de menor disponibilidad de recursos, que incrementarían el esfuerzo de forrajeo de los padres y afectaría su eficiencia para mantener a la progenie, lo que puede llevar a una reducción de la condición individual, y una disminución en la capacidad de cuidado parental teniendo como consecuencia el rompimiento de lazos de pareja y con ello una reducción de su adecuación (Pelletier et al., 2023).

Otros costos relacionados al cuidado parental son aquellos asociados a la búsqueda, selección, preparación y defensa (i.e. competencia) de sitios de anidación, que en especies como *A. militaris* involucran la probabilidad de daño físico (S. Barba *datos no publicados*), así como un incremento en la probabilidad

de depredación de los adultos durante el cuidado de los nidos (Kranfeld y Dayan, 2013).

Debido a los costos asociados al CP, se espera que, como resultado de la selección natural, los padres minimicen los costos y maximicen los beneficios, que representa su inversión en el cuidado de la progenie, a fin de aumente su adecuación total (Clutton-Brock, 1991). Por ejemplo, en especies longevas que realizan múltiples eventos reproductivos a lo largo de su vida, los padres deben optimizar su inversión parental entre toda su progenie (e.g. recursos energéticos, tiempo de cuidado), lo que resulta en diferentes tipos de conflictos como: tiempo de cuidado, cantidad de alimento, frecuencia de alimentación entre los padres, así como padre-hijo (Trivers, 1972).

El mantener lazos de pareja prolongados (i.e. mantener una pareja durante largos periodos y múltiples eventos de reproducción), se ha sugerido que tiene valor adaptativo, ya que en especies longevas se incrementa la “familiaridad” entre los individuos, permitiendo una mejor coordinación y cooperación entre ellos, lo cual se asocia a un incremento en su adecuación (Pelletier et al., 2023). Por ejemplo, en el bobo de patas azules (*Sula nebouxii*), las parejas que se mantienen por más tiempo en la zona de anidación en diferentes temporadas modifican sus estrategias reproductivas y entre otras adelantan hasta cinco semanas la anidación y así logran producir más nidadas (Sánchez- Macouzet et al., 2014). Los efectos benéficos en términos de adecuación de la anidación temprana son comunes en muchas especies de aves (Perrins, 1970). Así mismo, se ha propuesto que las conductas filopátricas realizadas por algunas especies de aves, en las que las parejas son fieles a las zonas de anidación, o pueden reutilizar/rehacer nidos en el mismo lugar, representan ventajas adaptativas al aumentar la familiaridad con los sitios de alimentación y la estructura espacial de las zonas de anidación (e.g. nidos vecinos) (Feng et al., 2019).

El Cuidado Parental ha evolucionado de manera independiente en múltiples taxa y pueden ser realizados de manera uniparental (i.e. materno o paterno) o por ambos padres (Smith, 1997). Por ejemplo, en algunos grupos como los peces

marinos (e.g. Pomacentridae) y dulceacuícolas (e.g. Cichlidae) existe una gran variación interespecífica en los patrones de cuidado parental, en donde existen especies con cuidado biparental, cuidado uniparental exclusivamente materno o paterno e incluso especies que cambian entre tipos de cuidado parental a lo largo del desarrollo de la progenie.

En otros grupos como las aves, del 90 a 95% de las especies presentan cuidado biparental (Balshine, 2016). McNamara y Wolf (2015), sugieren que los conflictos padre-hijo (i.e. conflicto intra-nidada, conflicto inter-nidada), y los conflictos intersexuales (i.e. entre padres) asociados a costos de la inversión parental, determinan las decisiones de cuidado parental de los padres y permiten predecir en un contexto evolutivo si ambos o solo uno solo de los padres se encargará del cuidado de la progenie.

Si ambos padres presentan condiciones similares de costos y beneficios asociados al CP, se predice la evolución del cuidado biparental; mientras que en especies donde el costo o beneficio de la inversión parental es significativamente mayor para uno de los padres, el miembro de la pareja con el menor costo relativo de inversión teóricamente debería quedar a cargo del cuidado exclusivo de la progenie, aun cuando ambos padres se beneficien del incremento en la sobrevivencia de la progenie (McNamara y Wolf, 2015).

Aun en especies monógamas con cuidado biparental de la progenie, los costos de la inversión parental pueden ser diferentes entre los sexos e incluso cambiar a lo largo del desarrollo ontogenéticos de la progenie, resultando en un conflicto intersexual (Trivers, 1972). Este conflicto intersexual entre los miembros de la pareja, los padres tendrían un beneficio teórico al reducir su inversión en cuidado a expensas de que sea compensado por una mayor inversión por parte de su pareja, aunque alternativamente la solución podría ser la división en las conductas de cuidado parental (Sowersby et al., 2017). Este patrón se ha observado en el águila perdicera (*Aquila fasciata*), donde existe una marcada división de las conductas de cuidado entre los padres; las hembras realizan un mayor esfuerzo de construcción del nido, incubación, atención del nido y

alimentación de los polluelos, mientras los machos contribuyen más tiempo al aprovisionamiento de alimentos. Sin embargo, con el desarrollo de la progenie los padres ajustan sus esfuerzos de cuidado y sus patrones de aprovisionamiento (Martínez et al., 2020).

En algunas especies de aves se ha demostrado que el incremento de las fluctuaciones térmicas dentro del nido tiene múltiples efectos negativos para las crías, reflejándose en una disminución en rasgos como la condición del sistema inmune, el desempeño locomotor, el crecimiento, la supervivencia y el éxito reproductivo (Palacios y Martin, 2006; Du Rant et al., 2011; 2012; Martin et al., 2011). También se ha probado que parte de las ventajas de la conducta de CP están asociados con la ecología térmica del nido, particularmente con la optimización de la temperatura del nido y la estabilidad térmica de la progenie durante la incubación y crianza. Por lo tanto, las conductas de cuidado, calentamiento y alimentación, relacionadas a la ecología térmica son favorecidas por selección natural al beneficiar a los padres en términos de adecuación (e.g. éxito de eclosión, incremento en el desempeño fisiológico de la progenie) y superan los costos asociados al cuidado parental (Barba y Mendoza-Cuenca, 2017; Farmer, 2000).

En animales homeotermos como aves y mamíferos los adultos pueden gastar hasta el 30% de su presupuesto energético diario en mantener estable su temperatura corporal, por lo que se ha sugerido que la evolución del cuidado biparental es una adaptación; que les permite a los individuos cubrir la inversión adicional que representa la incubación de la progenie, cuyo costo energético es demasiado alto cuando lo realiza un solo padre (Balshine, 2016). Algunos autores han propuesto que, en especies altriciales, la incapacidad de los polluelos para producir calor endógeno durante los primeros días o incluso semanas posteriores a su eclosión, es una estrategia adaptativa que permite a las crías invertir todos sus recursos en crecimiento (incluyendo un mayor desarrollo del cerebro) y transferir a los padres el costo de su termorregulación (Clavijo-Baque y Bozinovic, 2012; Wegrzyn, 2013).

En aves, se esperaría entonces que los padres controlen sus patrones de Cuidado Parental para mantener la estabilidad térmica del nido durante la incubación, con estas acciones acelerar el tiempo de desarrollo de huevos y polluelos. Así se reduciría tanto el tiempo de CP, como el tiempo de exposición a depredadores dentro del nido (Barba, 2017). Conjuntamente del tiempo invertido por los padres en el CP, también es de suma importancia la elección del sitio de anidación, elección de pareja, así como el mantenimiento de los lazos de pareja, varias de las ventajas son la familiarización con el entorno y reconocimiento de diferentes recursos del sitio, estas y otras razones es por lo que se considera a la fidelidad al sitio de anidación como una adaptación evolutiva que contribuye a fortalecer los lazos entre la pareja si las anidaciones previas han sido exitosas. (Pelletier et al., 2023).

En otros grupos como los reptiles, como por ejemplo tortugas y cocodrilos, el sitio de anidación juega un papel muy importante en la determinación del sexo de las crías; ya que si la temperatura del sitio de anidación es alta, eclosionan hembras y si es baja machos; en aves como bobos, pericos, patos y colibrís, por mencionar algunos grupos, el sitio puede determinar el éxito de eclosión o de la nidada completa, por lo que es elegido por diversas razones como su conspicuidad con el entorno, los niveles de irradianza solar que reciben, el resguardo que da a la intemperie, su tamaño o profundidad, e incluso la altura a la que se encuentre (Vergara et al., 2006).

En algunas especies de aves se ha observado que la elección del nido depende del éxito de nidadas previas, así como de la permanencia con la pareja a corto o largo plazo (Sánchez- Macouzet et al., 2014), en el caso de los pájaros bobos, se ha documentado que la monogamia permite incrementar el éxito de sobrevivencia de las crías, lo que a su vez refuerza y determina el tiempo de permanencia de la pareja. Estos patrones de cuidado parental (y sus efectos) se espera que sean heredables y se mantengan a lo largo de las generaciones (Uller 2008).

Por lo anterior, en esta tesis, nos enfocamos en estudiar los patrones de inversión en las conductas de cuidado parental que realizan las parejas, así como sus consecuencias en la ecología térmica de sus nidos desde la oviposición hasta la crianza en una población en vida libre de guacamaya verde (*Ara militaris*). Lo anterior con el objetivo de determinar si las conductas de cuidado parental realizados por los padres se relacionan con los patrones de estabilidad térmica de los nidos y con el éxito de sobrevivencia de su progenie (i.e. éxito de eclosión y sobrevivencia de polluelos).

ANTECEDENTES

Las especies dependen de sus hábitats para su sobrevivencia, en muchas especies de aves el recurso de cavidades reproductivas es escaso (Saunders, et al. 2020); las variables ambientales y características del nido determinan su elección por parte de los padres (Ramírez, et al. 2017). Esta selección de sitios de anidación es una respuesta adaptativa a la presión por depredación (Perez, et al. 2020, White, et al. 2006), aspectos como características del sitio como apertura, visualización, cobertura alrededor del nido y el aspecto de la entrada, determinan el éxito de especies como se ha observado en *Amazona vittata* (White, et al. 2006). En otras psitácidos como *Cyanoliseus patagonus*, los nidos exitosos son los más grandes, se encuentran cercanos a cuerpos de agua y más lejos de los humanos. (Ramírez, et al. 2017). Otras especies no en peligro sino invasoras el éxito está determinado por el uso de plantas bactericida, que se ha determinado como estrategia potencialmente efectiva en el éxito reproductivo de especies invasoras (Saunders, et al. 2020).

El nido en las aves es una parte fundamental para el éxito reproductivo, ya que el microclima dentro de este afecta el desarrollo de los huevos, crecimiento de los polluelos y el éxito de los volantones. El revestimiento y composición del nido utilizado en cada especie, dependen de las condiciones climáticas locales, así como la morfología del nido, también determinada por el entorno; la diversidad de morfologías y entradas en las diferentes especies dependen de las necesidades de cada especie (Perez, et al. 2020).

Durante la etapa de anidación lo más importante dentro del nido es mantener un microclima efectivo y no ser visible para los depredadores, como se ha observado en la especie *Cyanoliseus patagonus* (Ramírez, et al. 2017).

En un estudio que compara diferentes especies y grupos de aves se observa que la sobrevivencia esta determinada por el rango de temperatura a la que se mantiene el nido; donde la hipertermia causa mayor efectos negativo en comparación con la hipotermia (Webb, 1987). La regulación térmica del nido por parte de los padres mantiene la estabilidad interna del nido (Viana, et al. 2016).

Durante la incubación la temperatura de huevos debe mantenerse en un rango de entre 30-40°C lo cual difiere entre especies y hábitats (Webb, 1987). Especies como Monk parakeet, se ha documentado poca fluctuación en la cámara de incubación en comparación con las extremidades del nido (Viana, et al. 2016).

Actualmente uno de los principales factores de mayor presión en las aves es la falta de sitios de anidación, lo cual ha determinado que algunas especies se encuentren en peligro de extinción (Saunders, et al. 2020). Por lo que una estrategia de conservación como solución es, la colocación de cavidades artificiales, como ocurrió en *Calyptorhynchus latirostris*, la cual después de un incendio las cavidades o sitios de anidación eran muy escasos o nulos. (Viana, et al. 2016). La réplica de nidos naturales facilita esfuerzos de conservación de especies en peligro de extinción por ejemplo *Amazona vittata* (White, et al. 2006) y *Calyptorhynchus latirostris* (Viana, et al. 2016), *Ara macao* (Gómez, et al. 2020) y *Ara militaris*, (Barba, S comunicación personal), donde se ha observado un aumento significativo en sus poblaciones al proporcionar cajas de nido. ya que son una gran herramienta para recuperar poblaciones silvestres (Gómez, et al. 2020), si se realiza en cuidado, limpieza y mantenimiento de estos de forma correcta, ya que, de lo contrario, se perjudica a las especies anidantes, debido a que al ser nidos artificiales, diferentes plagas como las larvas de mosca son más frecuentes, y lesionan a las crías dentro del nido ocasionalmente hasta causar la muerte (Olah, et al. 2013)

SISTEMA DE ESTUDIO

La familia Psittacidae conformada por 350 especies, tiene el mayor número de especies en peligro de extinción de todas las familias de aves en el mundo (Bennett & Owens, 1997). Las guacamayas que forman parte de esta familia se consideran especies sombrillas, así como indicadores de la calidad del hábitat (Chávez, 2006).

Estas aves han sido principalmente estudiadas desde la perspectiva de los problemas de la explotación que enfrenta el grupo, preferencias alimenticias y uso de hábitat, principalmente en elección de sitios de anidación (Contreras-González et al., 2007; Reyes, 2007; Gómez, 2015; Cantú et al., 2007; Rivera-Ortíz et al. 2008), así como patrones de distribución potencial (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza 2009; Monterrubio-Rico et al., 2011; 2021; Rivera-Ortíz et al., 2013) y estimaciones del tamaño poblacional (Rivera-Ortíz et al., 2008; Rivera-Ortíz et al., 2013; Bonilla-Ruz et al., 2018).

Ara militaris (Figura 1), comúnmente llamada guacamaya verde, es una de las 23 especies de Psitácidos presentes en México. Se encuentra bajo protección debido a la disminución drástica de sus poblaciones, principalmente por su tráfico ilegal, la pérdida de hábitat y de sitios de anidación (NOM-059, CITES I) (SEMARNAT 2010, Gómez, 2015; Rivera-Ortíz et al., 2013).

La guacamaya verde es una especie descrita como monógama y que forma lazos de pareja permanentes, no presenta dimorfismo sexual aparente, su reproducción es anual, anidando en cavidades en riscos de piedra cárstica o en cavidades de árboles altos y huecos (Carreón-Arroyo, 1997; Rivera-Ortiz, 2014; Parra-Martínez et al., 2015). La nidada está compuesta en promedio por 3-4 huevos elípticos de color blanco que pesan aproximadamente 32 g. Se estima que el periodo de incubación es de entre 28 y 31 días, mientras la crianza dura hasta 3 meses (Carreón-Arroyo, 1997; Vigo-Trauco et al., 2021). En promedio, menos del 30% de los individuos de una población se reproducen, con un promedio de éxito entre 1 y 1.5 volantones/nido/temporada (en una población registrada de 850 a 900 individuos en 1999) (Iñigo-Elías, 1999; Reyes 2007; Rivera-Ortíz et al., 2008).

Los polluelos de esta especie son altriciales (i.e. no ven, no escuchan y no termorregulan), por lo que son totalmente dependientes de los padres (Abramson y Thomsen, 1995).

Los padres participan en todas las conductas de cuidado parental, aunque se ha sugerido que los sexos difieren en sus patrones de inversión parental; por ejemplo, las hembras se encargan principalmente de la incubación, mientras los machos realizan la mayor parte del aprovisionamiento de alimento para las crías (Abramson, 1995). Los polluelos pueden formar lazos estrechos de familia con sus padres, permaneciendo con ellos hasta por cuatro años, después de lo cual se independizan y al alcanzar la madurez sexual entre los cuatro y siete años de edad estableciendo sus propias parejas y anidando en la misma área que sus padres (Iñigo-Elías, 1999).

A pesar del nivel de riesgo en que se encuentran, y de los múltiples grupos de trabajo que estudian a *A. militaris* y a otras especies de la misma familia, existe poca información, respecto a factores relevantes para su adecuación como son los patrones de cuidado parental, la ecología térmica del nido durante la anidación y el éxito de nidada (Uller 2008). Lo anterior está parcialmente asociado a la dificultad de acceso a los sitios de anidación, ya que los nidos de esta especie se localizan regularmente a más de 10 m de altura. Reyes (2007) y Rivera-Ortiz et al. (2008), estudiaron 13 nidos de una población de *A. militaris* anidando en cavidades de acantilados, y sus resultados sugieren que la inversión en cuidado parental se incrementa hacia el final de la incubación y principios la crianza. Además, detectaron una relación entre tiempo total que pasan los padres en el nido y el número de volantones exitosos por nido.

Por lo anterior el presente proyecto se enfoca en estudiar los patrones de inversión en conductas de cuidado parental y la ecología térmica durante la anidación (desde la oviposición hasta el empollamiento) en una población silvestre de *A. militaris* durante 2 periodos de anidación (2021-2022 y 2022-2023). Evaluamos la relación entre la inversión en cuidado parental de ambos padres, los patrones de estabilidad térmica de los nidos y el éxito reproductivo (i.e. éxito de

eclosión, sobrevivencia de los polluelos y número de volantones). Adicionalmente evaluamos al interior de la población la permanencia de lazos de pareja, la fidelidad al nido o a la zona de anidación, utilizando por primera vez herramientas fotográficas y conductuales para la identificación y sexado de los miembros de todas las parejas anidantes.



Figura 1. Pareja de *Ara militaris*, en el área de anidación en la UMA “El Santuario de las guacamayas, Cabo corrientes, Jalisco, México.

HIPÓTESIS

1.- Si la inversión en cuidado parental que realizan los padres durante la anidación determina la sobrevivencia de las crías los padres que realizan una mayor inversión parental tendrán mayor éxito en la anidación.

PREDICCIÓN 1.

Si en la guacamaya verde (*Ara militaris*) el cuidado parental durante la anidación tiene una relación positiva con la probabilidad de sobrevivencia de la progenie, los padres que optimicen la asignación de su inversión en las diferentes conductas de cuidado parental durante ese periodo (i.e. incubación, empollamiento, vigilancia, alimentación), tendrán un mayor éxito de eclosión, mayor sobrevivencia de polluelos y mayor número de emergencia de volantones del nido.

2.- Si la estabilidad térmica durante la anidación aumenta la probabilidad de sobrevivencia de las crías, los padres que logren mantener una mayor estabilidad térmica en sus nidos tendrán una mayor adecuación.

PREDICCIÓN 2.

Si en guacamaya verde (*Ara militaris*) la estabilidad térmica durante la anidación incrementa la probabilidad de sobrevivencia de la progenie, los padres que optimicen su inversión en las diferentes conductas de cuidado parental, incrementarán la estabilidad térmica del nido y tendrán una mayor adecuación.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar los patrones de inversión en las conductas de cuidado parental en *Ara militaris*, para determinar su relación con la estabilidad térmica durante la anidación y su efecto en la adecuación de los padres (i.e. éxito de eclosión, tasa de crecimiento de los polluelos, sobrevivencia y número de volantones).

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Describir y comparar los patrones de inversión en conductas de cuidado parental de ambos padres en *A. militaris*.
2. Describir la ecología térmica (i.e. temperatura y estabilidad térmica del nido) de anidación de *A. militaris*.
3. Evaluar la relación entre la inversión en cuidado parental, ecología térmica del nido y los estimadores de éxito reproductivo en *A. militaris*.
4. Determinar las diferencias en los patrones de cuidado parental de hembras y machos en *A. militaris*.
5. Determinar la existencia de lazos de pareja, así como patrones de fidelidad interanual al nido en las parejas de *A. militaris*.

METODOLOGÍA

Sitio de estudio

El estudio se realizó en una colonia de anidación de guacamaya verde (*Ara militaris*), establecida en Bahía de Banderas en el área de Cabo Corrientes, Jalisco, México, dentro de una propiedad privada llamada “El Santuario de las guacamayas”; este santuario constituye una Unidad de Manejo Ambiental (UMA) de 70 hectáreas, dedicada desde 2001 a la conservación de la guacamaya verde y se localiza en un bosque de pino-encino, con una elevación de 580 a 660 m.s.n.m., ubicado en las coordenadas N 20°25.744, W 105°18.936, 592 msnm.

En “El Santuario de las guacamayas” se han observado anualmente entre 40 y 60 individuos de *A. militaris* durante la temporada de reproducción de agosto a marzo, siendo octubre el mes donde se han registrado hasta 100 individuos. Sin embargo, por la tala ilegal de especies maderables, existen pocos árboles del tamaño adecuado para la anidación de esta especie, por lo que como parte de los esfuerzos de conservación; se han colocado un total de 32 cajas nidos (Figura 2) colocados en pinos con diámetro mayor a 40cm (DAP) y altura entre 10 y 27m del suelo; asegurados con cable de acero en la parte superior y media para evitar el movimiento de los mismos (Figura 2). Las cajas nido son de madera de pino (*Pinus maximinoi* y *Pinus oocarpa*) o Palo María (*Calophyllum brasiliense*), miden 1.20 m de altura y 60 cm de diámetro, el grosor de cada tabla para formar el nido en forma octagonal es de 6 cm, presenta una entrada de 20 cm de diámetro de forma circular en la parte frontal superior, y presenta una puerta del lado derecho a 20 cm de la base, para la revisión de huevos o polluelos. Cada caja nido cuenta con 10 cm de sustrato de viruta de pino, y una a tres perchas internas para facilitar la entrada y salida de las aves al nido. Anualmente, previo al inicio de la temporada reproductiva se realiza la limpieza, restauración y cambio de sustrato a cada nido cada temporada. De estos nidos, 17 se han registrado activos continuamente por cuatro años y se tiene contabilizados una producción de 67 individuos juveniles los cuales se han anillado anualmente con anillos de diferentes colores cada temporada de anidación.

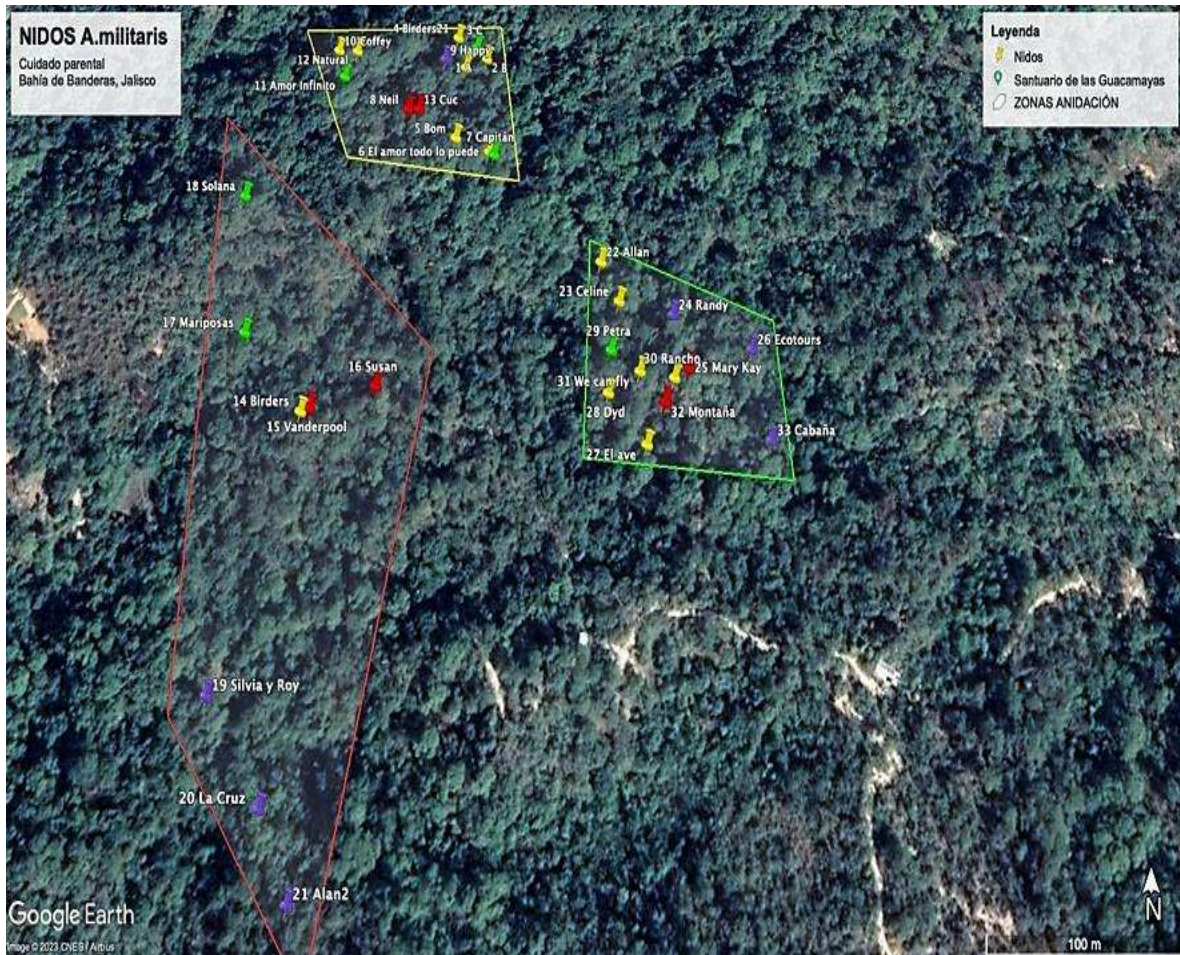


Figura 2. Distribución de las 32 cajas nido establecidas en tres zonas dentro de la UMA el Santuario de las guacamayas, localidad ejido las Juntas y los Veranos, Cabo Corrientes, Jalisco, México.

A partir de los catálogos de imágenes digitales de rostros de aquellos individuos que formaron pareja y anidaron en la temporada 2021 a 2022, se realizó la identificación de los individuos de las parejas y su sexo que regresaron en la temporada 2022-2023, evaluando si la pareja se mantiene junta una segunda temporada y si presentan fidelidad al nido.

Adicionalmente, para identificar el sexo de los individuos de cada una de las parejas que re-anidaron en la segunda temporada de muestreo, se realizó un registro conductual de ambos miembros de cada pareja desde el inicio de la temporada reproductiva, incluyendo observaciones detalladas de las conductas de

cortejo y apareamiento (Sanabria, 2010). Para corroborar el sexo de los individuos, utilizamos características fenotípicas asociadas a la reproducción como la presencia de parches de incubación y la inflamación de la cloaca antes y después de poner el huevo (Pyle, 2015; Clair, 1992; Hadad *et.al.* 2015).

1.Cuidado biparental

Para estudiar los patrones de cuidado parental en cada nido, se hicieron observaciones conductuales de los padres durante el periodo completo de anidación en todos los nidos utilizados por parejas en cada año de observación entre los meses julio a marzo (temporada 1= 17 y temporada 2= 21). Esto incluyó la frecuencia de eventos de entrada y salida de los padres, tiempo de permanencia dentro o cerca del nido, así como tiempo de ausencia de los adultos de cada nido y las salidas de los polluelos. Para lo anterior se colocaron 15 cámaras trampa (30 MP) frente a cada nido, en las dos temporadas de muestreo; a una distancia de entre 80 y 150 cm de la entrada del nido, y fueron programadas para obtener 3 fotos y 5 segundos de video en cada evento de entrada o salida de los padres (León, 2017).

Asimismo, se realizaron muestreos focales, con ayuda de un telescopio terrestre (Nikon 25x75x70) para realizar las observaciones focales continuas de la siguiente manera: tres días a la semana en las 3 áreas (Área uno: 12 nidos, Área dos: 12 y Área tres: 8) de anidación (determinada por la distancia y cercanía de los nidos) durante todo el periodo de reproducción en el área; para realizar observaciones directas de i) actividad de cuidado parental en cada nido (60 minutos focales por nido), ii) observación de la presencia de juveniles, depredadores, y iii) otras conductas en las áreas de anidación (e.g. peleas territoriales, depredación, etc.). Todas las observaciones directas se realizaron por dos monitores para evitar confusión entre las parejas y conductas realizadas por los padres. Los nidos a observar se aleatorizaron cada semana, para lograr cubrir la observación de todos los nidos monitoreados.

Durante el periodo de monitoreo se realizaron revisiones del interior de cada nido, para la determinar aproximadamente la fecha de oviposición, número de huevos, fecha de eclosión y tasa de desarrollo de la progenie (Barba & Mendoza, 2016). En el caso de los huevos se estimó el tamaño a través de imágenes digitales, y una vez que eclosionaron los polluelos se tomaron las siguientes medidas corporales, largo del pico, ancho de la cabeza, largo del cuerpo, cuerda alar, tarso longitud de las garras tres y cuatro (Egli, 1996). También se registró el peso total en gramos (balanza digital precisión de 0.01g, Rhino BAPRE-3 (16cm x 20cm x 6.5cm) y la condición corporal de los polluelos estimada como la musculatura pectoral presente en la quilla: desde muy delgado (uno) hasta obeso (cinco), siendo tres el ideal (Pinilla, 2000). Estas mediciones se repitieron cada dos semanas para evaluar la tasa de crecimiento de los polluelos (Maldonado-Jáquez *et al.*, 2021). Los polluelos se anillaron en la sexta semana de desarrollo. Los estimadores de éxito reproductivo de los padres evaluados en el presente trabajo fueron, el número de polluelos que eclosionaron, la tasa de crecimiento de las crías y el número de volantones por nidada (Romero 2012).

Adicionalmente, se realizó la identificación individual de todos los adultos que fueron observados en el área formando parejas y que anidaron en la zona, a través de un catálogo de imágenes digitales de rostros y otras partes del cuerpo utilizando una cámara digital (Nikon Coolpix P1000), individuos que no se logró obtener foto se realizó una ilustración, para su seguimiento e identificación durante el monitoreo. A partir de este catálogo y las señas particulares de cada individuo como lunares en patas, rostros, lesiones en picos, patas o penacho, manchones de plumas diferenciales o fracturas de dedos o picos, o faltantes permanentes de plumas primarias, se hizo la identificación de todos los individuos de cada pareja.

Para el análisis de las conductas de cuidado parental, el periodo de anidación se dividió en diferentes categorías de acuerdo con la autora Reyes (2007):

- 1) Selección del nido. Periodo previo a la oviposición en que hembras y machos cortejan, las parejas, entran y salen del nido, “preparan la cama” antes de la incubación.

- 2) Incubación. Periodo que inicia con la oviposición del primer huevo y hasta la eclosión del mismo.
- 3) Crianza. Periodo que inicia con la eclosión del primer huevo y termina con la salida de los volantones
- 4) Se documentaron los nidos vacíos (nido que nunca se ocupó por alguna pareja) en ambas temporadas.

Para describir los patrones de cuidado parental en *Ara militaris* utilizamos las definiciones operacionales de las conductas realizadas por los padres durante la anidación que se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1. Definiciones operacionales de las conductas de cuidado parental observadas durante la anidación en *A. militaris*.

Conductas de cuidado parental	DESCRIPCIÓN
Padre dentro del nido (DN)	Uno o ambos padres se encuentran dentro del nido realizando comportamientos de incubación, empollamiento o alimentación de la progenie.
Padre ocupando la entrada del nido (EN)	Uno o ambos adultos se colocan en la entrada del nido mirando hacia afuera. Potencialmente es una conducta de vigilancia, tapando la entrada al nido.
Vigilancia del nido, pareja o progenie (VI)	Uno o ambos padres hacen comportamientos de vigilancia del nido y la progenie. Se pueden ubicar posados sobre el nido o posados en el árbol donde está colocado el nido.
Ausencia de los padres para forrajear (A)	Uno o ambos padres se encuentran ausentes del nido potencialmente en búsqueda de alimento.

Previo a todos los análisis de los datos se realizaron pruebas de normalidad y homocedasticidad de varianza de los datos para determinar si cumplían con los supuestos de los análisis paramétricos.

Para determinar si existen diferencias entre el tiempo de inversión en las diferentes conductas de cuidado parental realizadas por los miembros de cada pareja durante la anidación, se realizó una prueba no paramétrica de análisis de Kruskal-Wallis el tiempo promedio invertido en las diferentes conductas de cuidado descritas Tabla 1, a lo largo de toda la anidación, en todos los nidos activos.

Se compraron las etapas de la temporada reproductiva (i.e. incubación y crianza) y el tiempo de inversión de los padres en las conductas de cuidado parental realizadas en la zona de anidación (i.e. excluimos ausencia para determinar la diferente inversión en las conductas de cuidado) mediante un análisis de Kruskal-Wallis. Para ello utilizamos la proporción del tiempo empleado en cada conducta de cuidado parental como variable dependiente y la etapa y las conductas como variables independientes, utilizando el programa JAMOV (2.2.5).

2. Ecología térmica del nido artificial

Para estudiar la ecología térmica del nido se realizó un registro continuo de la temperatura y humedad en todos los nidos, para lo cual se colocó dentro cada nido un datalogger (INKBIRD IBS-TH1 con lectura por bluetooth), estableciendo como parámetro un registro continuo de cada 10 min, durante toda la época reproductiva.

Para poder evaluar la contribución de los padres y del nido artificial en la ecología térmica del nido, se colocó un datalogger en el área de anidación para registrar la temperatura del ambiente y otro datalogger dentro de un nido vacío para registrar su temperatura. La colecta de datos de dataloggers se llevó a cabo al menos 2 veces por mes vía bluetooth, para reducir el efecto de manipulación y el estrés en los adultos. Los datalogger se colocaron mediante el ascenso a cada nido por la técnica de rapel, colocando una cuerda, fija en cada nido, durante la ausencia de los padres en el nido para reducir probabilidad de estrés (León, 2017).

Como parte del análisis de la ecología térmica del nido, se determinó la eficiencia de las parejas para mantener la estabilidad térmica dentro de los nidos. Para esto, realizamos pruebas de Kruskal-Wallis para determinar las diferencias en la estabilidad térmica diurna dentro de los nidos en ambos periodos de anidación (i.e. incubación y crianza) a lo largo de las semanas de desarrollo de las progenies.

La estabilidad térmica se definió como la variación en la temperatura del nido a lo largo del día, medida cada 30 minutos durante el periodo completo de anidación (i.e. temperatura en el tiempo dos - temperatura en tiempo uno) (Barba y Mendoza, 2016). En cada periodo utilizamos como variable independiente las semanas que dura el periodo de incubación (N=4) y las semanas de crianza (N=12) y como variables dependientes la estabilidad térmica y la temperatura del nido (utilizando los promedios diarios) en cada periodo, realizando análisis independientes.

Como análisis a posteriori se realizó una prueba de Dunn para determinar las diferencias entre los niveles del tratamiento tanto en el periodo de incubación como en la crianza, utilizando el programa R y RStudio (4.1.0).

3. Identificación de estimadores de éxito de incubación y crianza.

Para determinar los factores que explican el éxito de eclosión (i.e. periodo de incubación) y de desarrollo de las crías (i.e. periodo de crianza) en *Ara militaris* realizamos dos análisis independientes de regresión logística binomial (GLM) (citas). Para el caso del periodo de incubación como variable de respuesta se utilizó la eclosión de los polluelos (i.e. 1= eclosionó, 2 = no eclosionó), y como variable independiente se tomó el tiempo invertido en conductas de cuidado parental (DN, EN, VI y A) (Tabla 1) por parte de los padres en las diferentes semanas de desarrollo (4 semanas de incubación, 12 semanas de crianza), así como la estabilidad térmica dentro del nido a lo largo de todo el desarrollo, el

diferencial térmico dentro del nido (i.e. Temperatura nido menos la temperatura del ambiente), la temperatura del nido y la zona de anidación de la pareja (Figura 2).

En el caso del periodo de crianza, se tomó como variable independiente la tasa de crecimiento absoluto de las crías a lo largo de su desarrollo (milímetros en promedio a lo largo de su desarrollo). En ambos análisis (i.e. incubación y crianza), las variables explicativas no significativas de cada modelo fueron eliminadas para simplificar el modelo, utilizando para estos análisis el software R y RStudio.

4. Variación intersexual en los patrones de inversión parental.

Durante el monitoreo de conductas de anidación de las temporadas de anidación, cuantificamos la inversión parental en conductas de cuidado parental que realizaron hembras y machos de cada pareja. Se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución quasi-binomial. Para determinar si existen diferencias de tiempo de inversión que asignan las hembras y los machos en las conductas de cuidado parental durante todo el periodo de cuidado de la progenie, utilizando la proporción del tiempo empleado por hora de observación en cada conducta de cuidado parental como variable de respuesta y como factores fijos el sexo de los padres (i.e. macho, hembra), la etapa de cuidado (i.e. incubación y crianza), las conductas de cuidado parental que realizan los padres en *Ara militaris* como: padre dentro de nido (DN), padre ocupando la entrada del nido (EN), vigilancia del nido, pareja o progenie (VI), ausencia de los padres para forrajear (A). (Tabla 1). Para este análisis excluimos conductas como el tiempo de acicalamiento y los vuelos de la pareja dentro del área al no involucrar forrajeo. Utilizando para realizar el análisis el programa RStudio.

5. Fidelidad de pareja y de sitio de anidación

A partir de los catálogos fotográficos de rostros y sus señas particulares (dedos fracturados, lunares, lesiones de largas de mosca, parches sin plumas en el rostro,

pico quebrados o chuecos, etc), obtenido de las fotografías digitales tomadas a cada individuo de cada pareja del sitio de estudio con la cámara Nikon Coolpix P1000. se comparan las fotografías de las parejas de cada temporada y el nido donde se encontraban anidando, se registra el porcentaje de parejas que regresaron al sitio y utilizaron el mismo nido o diferente, así como el registro de la hembra y el macho en cada pareja para determinar si fueron los mismos individuos o diferentes.

RESULTADOS

1.Cuidado biparental

En ambas temporadas se observaron 32 parejas en el sitio de estudio, todas establecieron nidos activos, de las cuales 17 parejas en la primera temporada y 21 parejas en la segunda temporada. De estas, 14 parejas fueron observadas en ambas temporadas. Las parejas se monitorearon de manera continúa obteniendo datos de conducta de cuidado parental, durante la anidación, considerando solo aquellas conductas observables por ambos métodos. Las temporadas iniciaron con la observación de conductas de cortejo, y cópulas, así como de peleas por nido entre parejas y concluyeron con la salida del nido del último volantón

En total se registraron 109 huevos, sumando ambas temporadas, de las cuales 63 huevos fueron en la primera temporada y 46 huevos fueron en la segunda temporada. De los 109 huevos eclosionaron 31 polluelos y lograron salir del nido 14 volantones en la primera temporada, mientras que en la segunda eclosionaron 21 pollos y lograron salir del nido cuatro volantones (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de anidación de la temporada 2021-2022 y 2022-2023.

	TEMPORADA1	TEMPORADA2
NIDOS ARTIFICIALES	32	32
NIDOS ESTABLECIDOS	21	17
HUEVOS PROMEDIO POR NIDO	1-3 (promedio 3)	1-5 (promedio 3)
HUEVOS TOTALES	63	46
DIAS DE INCUBACION	26-28	26-30
POLLUELOS PROMEDIO POR NIDO	1-3 (promedio 3)	1-3 (promedio 3)
POLLUELOS TOTALES	31	21
VOLANTONES	14	4
DIAS DE CRIANZA	90-106	90

Al comparar el tiempo de inversión en las diferentes conductas realizadas durante el periodo completo de anidación encontramos diferencias significativas entre las conductas realizadas durante la anidación por los padres DN= dentro del nido, EN= en la entrada, Vi= vigilancia y A= ausencia durante anidación ($H = 35.6$ g.l. = 3, $P < 0.001$). El análisis post-hoc mostró que en promedio las parejas pasan una parte significativa del tiempo diario de anidación ausentes de los nidos, seguidos del tiempo dedicado a vigilancia de la progenie mientras el tiempo de inversión de los padres que pasan dentro del nido y en la entrada del nido no difiere significativamente (Dunn= $P < 0.001$) (Figura 3).

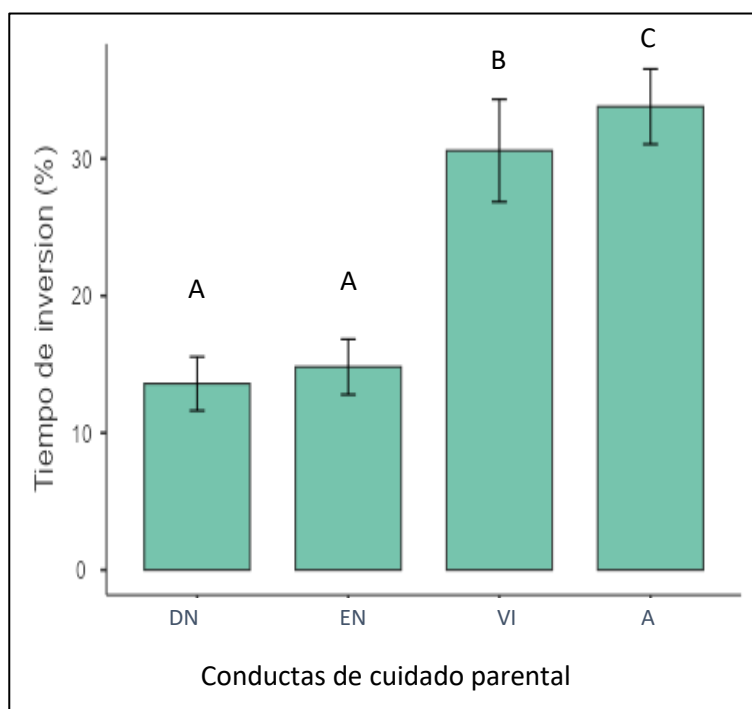


Figura 3. Porcentaje del tiempo de anidación invertido por ambos padres en las conductas de cuidado parental durante el periodo completo de anidación. DN = padre dentro del nido, EN = padre ocupando la entrada del nido, VI = Vigilancia del nido, pareja o progenie, A = Ausencia de padres. Las letras sobre las barras es el resultado de la prueba a posteriori de Dunn, que determina la similitud entre el tiempo de inversión de las diferentes conductas (sobre las barras se muestra la desviación estándar).

Al analizar por etapas (i.e. incubación y crianza) el tiempo de inversión en conductas de cuidado parental de las parejas (i.e. presencia vs ausencia), encontramos que las parejas pasan el mayor porcentaje de su tiempo en conductas de cuidado parental presentes cerca del nido en las diferentes etapas (Tabla 3). De igual manera, los análisis mostraron diferencias significativas entre la proporción del tiempo asignado a las conductas presenciales de cuidado parental entre ambas etapas de anidación ($H= 34.9$ g.l. = 3, $P < 0.001$).

Tabla 3. Porcentaje de tiempo invertido en promedio durante el día en presencia y ausencia durante la anidación y crianza.

Comportamientos	Incubación Total (%)	Crianza Total (%)
Ausencia	20.8	26.1
Presencia	79.2	73.9

2. Ecología térmica del nido

Los promedios de los descriptores de la ecología térmica de los nidos se muestran en la Tabla 4. La estabilidad térmica promedio durante la incubación entre las cuatro diferentes semanas fue de 0.0015°C , mientras la temperatura del nido fue de 25.5°C . Los resultados del análisis de estabilidad térmica durante el periodo de incubación mostraron diferencias significativas en entre las cuatro semanas de incubación ($H=15.70$. g.l.=3, $P= 0.0013$). El análisis de test de Dunn mostró que la primera semana tuvo una menor estabilidad térmica, y esta fue aumentando en las siguientes semanas de incubación (Figura 4).

Con respecto a las diferencias en la temperatura del nido durante la incubación se mostraron diferencias significativas ($H=1766.2$, g.l.=3, $P<0.001$),

durante la incubación. La temperatura dentro del nido cuando este se encuentra activo es 5°C mayor en comparación cuando el nido se encuentra vacío. En el resultado del análisis de test de Dunn se observó que la temperatura del nido es mayor la primera semana de incubación en comparación con las otras etapas durante la anidación ($P < 0.001$) (Figura 4).

Tabla 4. Descripción de la ecología térmica del nido durante las etapas de nidación en la temporada 2021-2022 y 2022-2023, los datos muestran el promedio de cada etapa reproductiva (entre paréntesis la desviación estándar) de *Ara militaris*.

	Incubación	Crianza	Selección nido	Vacío (depredado)
Diferencial térmico dentro del nido (°C)	(1.71) 1.19	(2.38) 1.99	(2.57) -0.31	(1.55) -1.88
Estabilidad térmica (°C)	(0.28)-0.027	(0.38)-0.0397	(0.83) 0.0002	(0.84) 0.02
Temperatura promedio dentro del nido (°C)	(1.75) 25.55	(2.62) 24.62	(1.64) 24.60	(1.76) 20.03

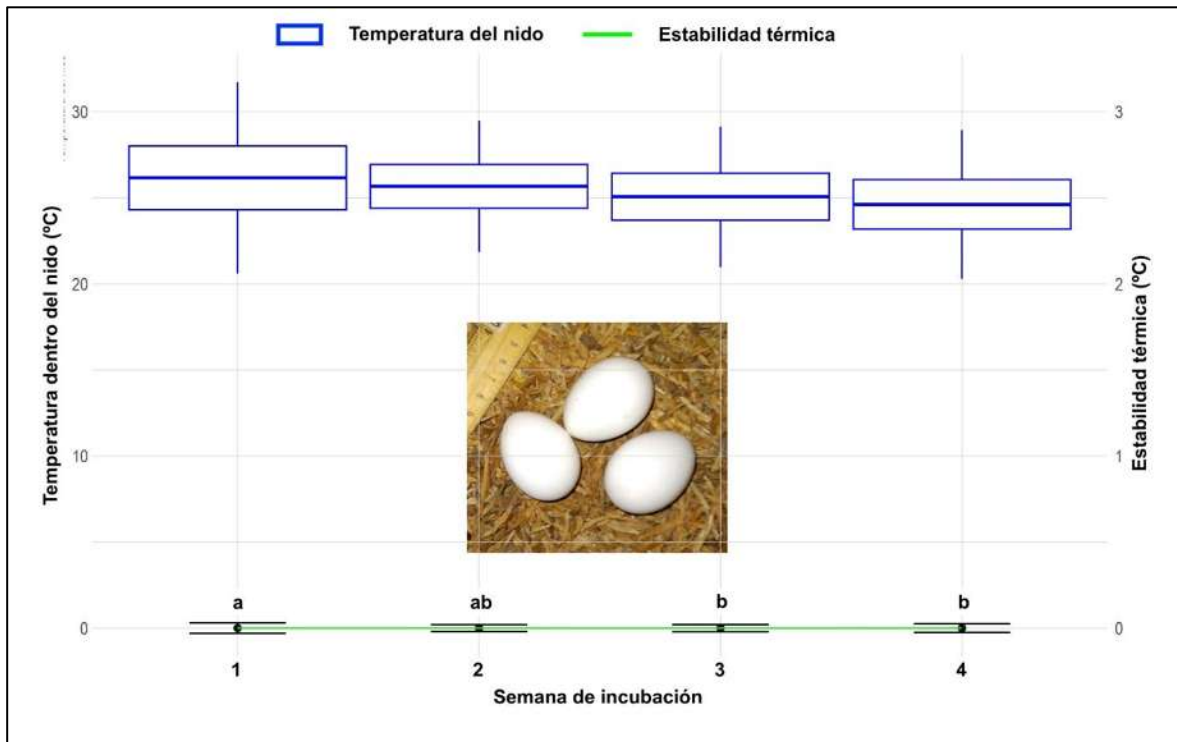


Figura 4. Desarrollo de la estabilidad térmica y de temperatura dentro del nido durante las cuatro etapas de incubación de *Ara militaris*. Las letras bajo las imágenes describen las diferencias entre las temperaturas dentro del nido de las diferentes semanas de desarrollo durante la incubación.

En concordancia con el periodo de incubación, durante el periodo de crianza se observaron diferencias significativas ($H=207.47$, $g.l.=10$, $P<0.001$) en la estabilidad térmica entre las doce semanas de desarrollo durante crianza, esta estabilidad en promedio es de 0.005°C . La prueba de Dunn mostró que durante la primera semana de desarrollo de las crías existe la menor estabilidad térmica la cual aumenta en las siguientes semanas y vuelve a decaer en la quinta semana, donde los polluelos presentan plumón; la estabilidad térmica se repone en la sexta semana y decae de la séptima semana hasta la última semana de desarrollo de los polluelos (Figura 5).

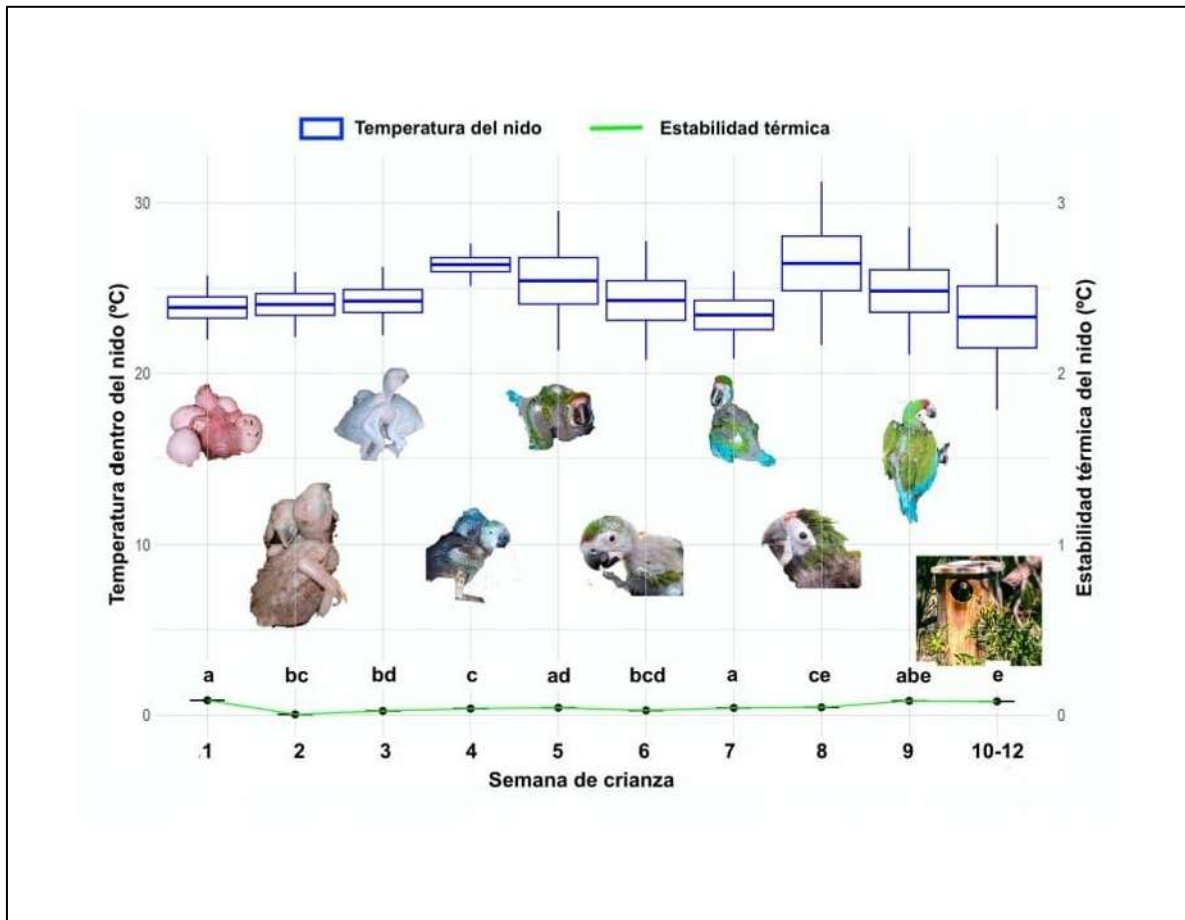


Figura 5. Desarrollo ontogenético de la estabilidad térmica y de temperatura dentro del nido durante el desarrollo de las crías de *Ara militaris*, Las letras bajo las imágenes las diferencias entre las temperaturas dentro del nido de las diferentes semanas de desarrollo de las crías.

La temperatura del nido durante la crianza fue en promedio de 24.6°C, se observaron diferencias significativas ($X^2=2152.3$, $g.l.=10$, $P<0.001$). En las tres primeras semanas la temperatura del nido es similar, la cual aumenta en la cuarta semana y disminuye entre la quinta y séptima semana y la cual vuelve a aumentar durante la octava semana, descendiendo en las semanas restantes del desarrollo completo de estos organismos. (Figura 5).

3. Identificación de estimadores de éxito de incubación y crianza.

El catálogo de imágenes digitales de rostros (17 parejas) y las ilustraciones particulares de las parejas sin fotografía (4 parejas) permitió identificar a los individuos de cada una de las parejas establecidas en los nidos (Figura 6). Las observaciones de los apareamientos de estas parejas, permitió identificar conductualmente a los sexos, durante la cópula la hembra levanta las plumas timoneras, se sujeta con las dos patas en la rama y coloca la cabeza hacia abajo. El macho coloca las plumas timoneras de forma lateral se sujeta con una pata, mientras con la otra pata sujeta a la hembra del dorso para juntar las cloacas y llevar a cabo la cópula, vocalizando, sonidos característicos y constantes de cópula por 65 segundos en promedio. Estas observaciones conductuales permitieron sexar a los individuos de todas las parejas (Figura 7).

Fotos temporada 2022-2023. Nido 30.



Fotos temporada 2022-2023. Nido 10



Figura 6. Ejemplo del catálogo fotográfico tomadas durante la temporada 2022-2023 de dos parejas que tuvieron nidos activos, mostrando a las hembras de lado derecho y a los machos de lado izquierdo.



Figura 7. Imagen de cópula de *A. militaris* (Macho a la izquierda, hembra a la derecha).

El análisis de regresión logística binomial para evaluar los factores que determinan el éxito de eclosión en *Ara militaris*, mostró relaciones significativas del éxito de eclosión con los factores tiempo de inversión de los padres en conductas de cuidado, diferencial térmico, temperatura dentro del nido y área donde se encuentra cada nido ($F=-4.907$, $P<.0001$, Tabla 5). Encontramos que el éxito de incubación tiene una relación negativa para todos los factores, excepto la temperatura dentro del nido que mostró una relación positiva (0.1673), por lo tanto, el coeficiente positivo de la temperatura del nido sugiere que hay una relación positiva con el éxito de eclosión. (Tabla 5).

Tabla 5. Factores que determinan el éxito de eclosión en la incubación en *Ara militaris*

Parámetro	Estimación de los coeficientes	Error estándar	Devianza residual	Pr(<X ²)
Tiempo de inversión	-0.0265	0.0065	-4.056	< 0.001
Diferencial térmico	-0.0711	0.0277	-2.566	0.0103
Temperatura dentro del nido	0.1673	0.0279	5.987	< 0.001
Área de anidación	-0.4087	0.0659	-6.197	< 0.001

El análisis de regresión mostró relaciones significativas del éxito de eclosión con los factores tiempo de inversión de los padres en conductas de cuidado, diferencial térmico, temperatura dentro del nido y área donde se encuentra cada nido ($F=-4.907$, $P<.0001$, Tabla 5).

De igual manera, el análisis de regresión logística binomial para evaluar los factores que determinan el éxito de crianza en *Ara militaris* a lo largo del desarrollo de las crías en las doce semanas de desarrollo, mostró relaciones significativas del éxito de crianza, con los factores de tasa de crecimiento absoluto de los polluelos, el tiempo de inversión de los padres en conductas de cuidado de la progenie y el diferencial térmico ($F=-6.93$, $P<.0001$, Tabla 6). Se observó que las parejas con mayor éxito de crianza presentan coeficientes positivos para la tasa de crecimiento absoluto (0.4184) y diferencial térmico (0.2484), mientras que los coeficientes negativos fueron registrados en el tiempo de inversión de los padres hacia la progenie (-0.0569), así como en la estabilidad térmica dentro del nido a lo largo de las semanas de desarrollo de las crías (-0.3642) (Tabla 6).

Tabla 6. Factores que determinan el éxito de crianza en *Ara militaris*.

Parámetro	Estimación de los coeficientes	Error estándar	Devianza residual	Pr(<X ²)
Tasa de crecimiento absoluto	0.4184	0.0298	14.04	< 0.001
Tiempo de inversión	-0.0569	0.0053	-10.58	< 0.001
Diferencial térmico	0.2484	0.0282	8.80	< 0.001
Estabilidad térmica	-0.3642	0.2105	-1.73	0.0836

4. Variación intersexual en los patrones de inversión parental

El GLM al evaluar las diferencias en la inversión de los padres en conductas de cuidado parental mostró diferencias significativas para el factor conductas de cuidado parental, y etapa de anidación, pero no para el sexo de los padres (Tabla 7).

Así mismo hubo efectos significativos de las interacciones conducta/etapa, conducta/sexo, etapa/sexo y conducta/etapa/sexo (Tabla 7). El análisis mostró que las parejas durante la incubación pasan mayor proporción de tiempo por hora de observación en la entrada del nido defendiendo a la progenie (EN=53.4%) y dentro del nido (DN=44.9%), mientras en la crianza dentro del nido (DN=66.0%) y en la entrada defendiendo (EN=63.7%) (Figura 8).

Tabla 7. Efectos del Modelo Lineal Generalizado en la inversión del cuidado parental.

Parámetro	<i>g.l.</i>	Devianza residual	Pr(<X ²)
Sexo	1	1063.44	0.155
Conductas de cuidado parental	3	1022.11	< 0.001
Etapa de anidación	1	995.85	< 0.001
Conducta*Etapa	3	993.18	< 0.001
Conducta*Sexo	3	971.85	< 0.001
Etapa*Sexo	1	972	0.012
Conducta*Etapa*Sexo	3	969.22	< 0.001

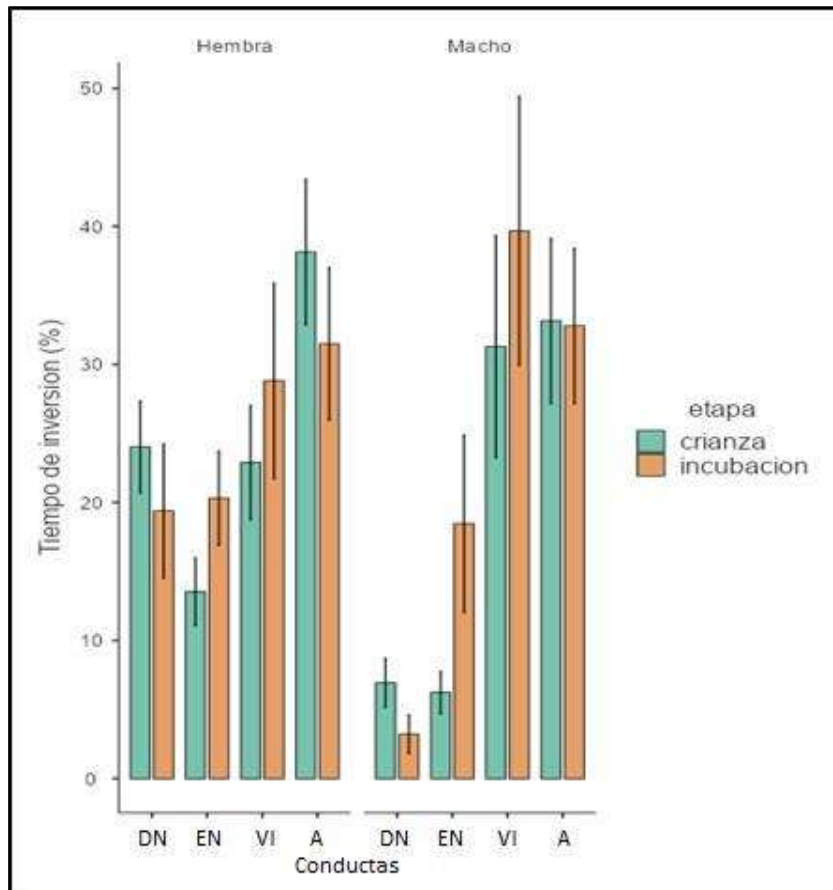


Figura 8. Tiempo de inversión entre sexos de *Ara militaris* en las diferentes etapas de desarrollo en diferentes conductas durante la anidación.

5. Fidelidad de pareja y de sitio de anidación

Se obtuvo el registro de 17 parejas establecidas en la primera temporada de monitoreo mientras en la segunda fue de 21 parejas. De las parejas que se registraron en la primera temporada, 17 parejas fueron registradas en el catálogo fotográfico y una pareja más de un juvenil sin establecerse, de estas se observó que 14 parejas regresaron en la segunda temporada y el 100% de las parejas estuvieron conformadas por los mismos individuos, sugiriendo un 100% monogamia entre los años muestreados. De 17 parejas de la primera temporada, cuatro parejas regresaron la segunda temporada cuidando aún a sus crías de aproximadamente 10 meses de edad de la temporada anterior (registro de anillo). El 41% de las parejas de la primera temporada utilizaron el mismo nido después de pelear con otras parejas para lograrse establecer, por lo que el 59% de las parejas utiliza otro nido cercano o en diferente zona de anidación dentro del santuario (Tabla 8).

Tabla 8. Porcentaje de parejas que se mantuvieron juntas la segunda temporada y que utilizaron el mismo o diferente nido.

	TEMPORADA1	TEMPORADA2	OBSERVACIONES
CAJAS NIDO COLOCADAS	32	32	Número de cajas nidos en el área de estudio.
NIDOS ESTABLECIDOS	17	21	Cajas nido, con pareja incubando o criando.
MONOGAMIA	NA	100%	Todas las parejas reconocidas se mantienen las juntas
FIDELIDAD AL USO DEL NIDO	NA	41%	Parejas del año anterior que volvieron a anidar la segunda temporada en el mismo nido.

DISCUSIÓN

El cuidado parental en *Ara militaris*, ocurre de manera compartida entre los padres, mientras una incuba o calienta a los polluelos el otro vigila el área fuera o en la entrada del nido, cubriendo más del 70% del día en conductas de cuidado parental para lograr el desarrollo óptimo de las crías, con este tiempo de cuidado parental, los padres logran una estabilidad térmica en promedio durante la incubación de 0.001, mientras durante la crianza es de 0.005°C, Los polluelos son organismos totalmente altriciales al eclosionar los cuales van desarrollando su capacidad termorregulatoria gradualmente, lo cual ocurre entre la cuarta y quinta semana de desarrollo de las crías, lo cual está también relacionado con el crecimiento de plumones en todo su cuerpo. Con la identificación de cada organismo y sexo de estos en vida libre, se logra identificar los roles de pareja y las estrategias que existen en esta especie para lograr el éxito de desarrollo de su progenie, además de poder identificar si estas parejas mantienen fidelidad de pareja, así como fidelidad al nido o a la zona de anidación o al sitio anidación. En este estudio se documenta la fidelidad de pareja del 100% y al nido 41%, estas observaciones continuas y focales nos permitió registrar una copula extra pareja y el cortejo de un individuo de 5 años el cual a los 6 años logro reproducirse por primera vez.

Existen pocos estudios de cuidado parental y conductas de anidación en especies de Psitácidos (Renton y Salinas, 1999). En especies como *Ara macao* en, se observa que el tiempo de los padres en el nido disminuye con el desarrollo de los polluelos, así como la frecuencia y duración de alimentación (Vaughan, et al. 2009). En guacamaya verde (*Ara militaris*) específicamente, existen estudios que se han centrado en las conductas de selección de cavidades para anidación (Loza, 1997; Parra, et al. 2015), biología reproductiva (Carreón, 1997; Gómez, 2002; Reyes, 2007; Rivera-Ortíz et al. 2008), genética de la conservación, pérdida y caracterización del hábitat, genética de la conservación (Rivera-Ortíz, 2014; Rivera-Ortíz et al. 2021), ecología de anidación (Carreón, 1997). Mientras que por la propia complejidad que representa la observación de la conducta reproductiva

de especies como *A. militaris*, ha resultado en escasos o nulos estudios que evalúen la relación entre los patrones de cuidado parental de los padres, su relación con la ecología térmica durante la anidación y su efecto en el éxito reproductivo sean escasos o nulos.

La importancia de estudiar patrones de cuidado parental está apoyada con estudios en otras especies donde las conductas de cuidado parental como alimentación, vigilancia y defensa de los depredadores e incubación incrementa el éxito reproductivo (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991). En nuestro estudio, los padres invirtieron el 70% del tiempo en conductas de cuidado directo de la progenie, e incluso el tiempo restante en que los padres abandonan el área de anidación, se esperaría que fuera utilizado en conductas de búsqueda y obtención de alimento para mantenimiento propio y para alimentar a los polluelos (DuRant, 2011, Dunn, 2016). También nuestros resultados muestran que la vigilancia es la segunda conducta de mayor tiempo de inversión, sugiriendo que los padres deben mantener una vigilancia permanente en sus nidos para reducir la probabilidad de depredación de los polluelos; lo que es consistente con nuestra evidencia de que la depredación es la principal causa de fracaso de los nidos en nuestro sitio de estudio, donde se registraron diferentes depredadores como *Leopardus pardalis*, *Micrastur semitorquatus*, *Tito alba*, *Ciccaba virgata*, *Sciurus coliaei*, *Tlacuatzin canescens*. (Anexo 2) como se ha reportado para otras especies de Psitácidos o aves.

De igual forma, encontramos que los patrones de inversión en conductas de cuidado parental son dinámicos entre etapas de anidación en *A. militaris*. Por ejemplo, sin considerar el comportamiento de vigilancia, durante la incubación los padres dedican el mayor porcentaje de tiempo a las conductas del cuidado dentro del nido, lo que podría estar relacionado con la necesidad de mantener la temperatura del nido, la estabilidad térmica del nido y mejorar el desempeño y tasa de eclosión de la progenie, como ha sido demostrado en otras especies de aves (e.g. Barrionuevo, 2015, Romero, 2012, Webb, 1987). Mientras que en la etapa de crianza los padres invierten menos tiempo en las conductas de cuidado

dentro del nido y más en defensa de los nidos, lo que podría ser explicado por la independencia termorregulatoria de los polluelos durante la mayor parte de esta etapa. Así los padres pueden dedicar ese tiempo a la alimentación de los polluelos y a conductas que reduzcan la probabilidad de depredación (e.g. Romero 2012).

El análisis de la variación térmica es particularmente relevante en especies altriciales como las guacamayas, porque la estabilidad térmica durante el desarrollo de la progenie determina su desarrollo y sobrevivencia, siendo la incubación y las primeras semanas después de la eclosión los polluelos son totalmente dependientes de sus padres (DuRant, 2012). En especies como El pato arcoiris (*Aix sponsa*), se han demostrado los efectos negativos de la alta variación térmica dentro del nido en su tasa de desarrollo, desempeño locomotor, crecimiento, sobrevivencia e incluso reproducción futura en los polluelos que se desarrollan en nidos con alta variación térmica (Du Rant, *et al.*2011).

Los resultados en *A. militaris* muestran que durante la anidación el diferencial térmico del nido es un rasgo importante para la adecuación de los padres, aunque difiere entre las etapas de anidación, siendo mayor este diferencial a la temperatura ambiente durante la crianza en comparación con la incubación. Estudios similares con otras especies como colibríes, que anidan en sitios donde la temperatura del ambiente es hasta 8°C inferior a la del nido, se muestra que no ocurre una reducción significativa en la temperatura del nido, logrando una gran eficiencia térmica por parte de las hembras colibríes, involucrando un gran esfuerzo energético al mantener la homeotermia del nido (Baltosser 1996). De igual manera los resultados muestran una gran estabilidad térmica de los nidos, porque el promedio de variación de estabilidad térmica durante la anidación es de tan solo -0.03°C y de -0.03°C en la crianza, y el mismo patrón lo observamos al comparar la estabilidad a lo largo de las semanas de ontogenia de los polluelos. Esta información sugiere una gran eficiencia térmica por parte de los padres, que se esperaría incrementa la adecuación de los padres y reduzca el tiempo de anidación total (Webb 1987, Carranza, 2016,). Se ha propuesto que la aparente incapacidad de los polluelos altriciales para producir

calor endógeno (i.e. ectotermos) durante los primeros días después de la eclosión e incluso el hecho que retrasen la endotermia, es en realidad una estrategia que les permite invertir todos sus recursos en desarrollarse y cargar el gasto de su estabilidad térmica a los padres (Clavijo-Baque y Bozinovic 2012, Wegrzyn 2013). Lo anterior es consistente con nuestro resultado de una mayor inversión de tiempo en conductas de cuidado al interior del nido durante la incubación y los primeros días de la crianza. Sin embargo, en nuestros análisis de los factores que determina el éxito de incubación y de crianza, el coeficiente del tiempo de inversión en conductas de cuidado parental es negativo, lo que parecería sugerir que los padres que invierten menos son más exitosos. Lo que podría estar asociado a que las parejas más exitosas son más eficientes y optimizan de mejor manera su inversión en cuidado parental, aunque también podría estar relacionado a que consideramos el tiempo de conductas como “padre ocupando la entrada” y “vigilancia” en estos análisis y no solo el tiempo dentro del nido.

En especies de aves nidícolas, la capacidad termorregulatoria es gradual pudiendo aumentar hasta 3.5 °C diariamente, como se ha observado en otras especies (e. g. Barba y Mendoza-Cuenca 2016). En *A. militaris* se observó que el diferencial térmico dentro del nido es dinámico a lo largo de la ontogenia de la progenie, manteniéndose estable durante las primeras cuatro semanas de crianza y observándose un marcado aumento entre la quinta y sexta semanas de desarrollo, coincidiendo con el desarrollo de plumón e inicio de crecimiento de plumas primarias y timoneras en los polluelos (anexo 1), por lo que sugerimos que este es el periodo en el que se alcanza la independencia térmica de la progenie en esta especie.

En aves entre el 90-95 % de las especies presentan cuidado biparental (Balshine, 2016). En especies donde la hembra y el macho contribuyen en el cuidado parental es común que se presentan conflictos intersexuales entre los padres, asociados a los altos costos de la inversión parental, y que determinan las decisiones evolutivas de los sexos y permiten predecir si ambos o uno solo de los padres se encargará del cuidado de la progenie (McNamara y Wolf, 2015). En ese

contexto la elección de pareja es de suma importancia ya que, si alguno de los sexos no contribuye lo necesario, el otro tendrá que compensar este cuidado para lograr el desarrollo y éxito de las crías (García-Besne, 2012).

Los datos obtenidos sugieren que la temperatura de incubación es un mecanismo regulado principalmente por la madre, ya que es la que pasa hasta tres veces más tiempo dentro del nido, mientras que los machos principalmente se encuentran presentes, pero realizando conductas de vigilancia del nido. En aves, las fluctuaciones térmicas dentro del nido resultan en múltiples efectos para las crías, la estabilidad térmica determina el desarrollo del sistema inmune de la progenie, afecta el sistema locomotor, crecimiento y sobrevivencia como se ha estudiado en otras especies (DuRant, 2012), lo cual está fuertemente determinado por las hormonas que afectan el fenotipo (Uller, 2018). En este periodo de incubación las hembras son las encargadas de realizar la labor de cuidado como en muchas de las especies de aves nidícolas; debido a que solo ellas presentan parche de incubación, dejando a los machos la provisión de alimento, a fin de que las hembras se mantengan cuidando de los huevos para lograr el desarrollo óptimo de embrión (Gill et al., 2019).

La variación térmica durante la incubación se ha sugerido como uno de los factores de mayor relevancia en diferentes investigaciones, debido a su impacto en el éxito de eclosión de los huevos de diferentes especies de ornato o de reproducción (Ardia et al., 2006, Álvarez y Barba, 2014). Las condiciones ambientales son determinantes para las condiciones térmicas del nido, las cuales se reflejan en el éxito de eclosión de la progenie y la estabilidad determina la calidad de las crías en todo su desarrollo (Du Rant, 2012).

Durante la incubación existe diferentes estrategias de incubación, estas pueden ser continuas o intermitentes dependiendo de los diferentes requerimientos de las crías al eclosionar (Katzenberger et al., 2015). Sin embargo, es necesaria una mayor atención durante las primeras etapas de desarrollo debido a que los polluelos en muchos casos son altriciales y dependen totalmente de los padres para su desarrollo. Estas estrategias de empollamiento se reflejarán en la

tasa de desarrollo de los polluelos, por lo que ante fluctuaciones en estas tasas los adultos podrían aumentar o disminuir la estabilidad térmica dentro de los nidos (Rodríguez y Barba, 2016). En especies como Ratona Aperdizada (*Cistothorus platensis*) la atención al nido y el número promedio de eventos de incubación por hora, disminuye cuando la temperatura ambiental aumenta y es mayor el cuidado parental en la etapa temprana de desarrollo de las crías, seguido por la etapa intermedia y sin diferencias en la etapa tardía de desarrollo (Mendoza, 2020).

Se ha descrito que ante temperaturas bajas o muy altas los polluelos invierten energía en termorregular, lo que podría retrasar su crecimiento como se ha observado en especies como la reinita azulada (*Setophaga caerulescens*) (Smith et al., 2018). Para los polluelos es más importante alcanzar la endotermia efectiva que completar el crecimiento corporal, ya que esto puede ser compensado mediante una mayor tasa de alimentación fuera del nido, durante el estadio de volantones (Wegrzyn, 2013). En algunas aves como los Passeriformes, los pichones comienzan a termorregular entre los 8-10 días de edad (Dunn, 1976); mientras en *Ara militaris* se alcanza hasta después de la quinta semana de desarrollo. Los resultados muestran que la temperatura del nido aumenta, la estabilidad térmica se mantiene y esto coincide con que los polluelos han desarrollado el plumón e inicia el crecimiento de plumas primarias, timoneras y de cabeza, así como una mayor actividad dentro del nido, con más movimiento de las crías, acicalamiento propio, etc. De igual manera, observamos un incremento de temperatura dentro del nido en la octava semana de desarrollo, cuando los polluelos son independientes térmicamente, continúan el crecimiento y empiezan a ejercitar los músculos de vuelo para salir del nido y hacer los primeros vuelos, aun bajo cuidado de los padres, pero más vistos por los depredadores, como se ha observado en otras especies de aves de colibríes (Barba & Mendoza 2016).

En la guacamaya verde el éxito de eclosión parece depender del tiempo que invierten los padres al cuidado de su progenie, ya que encontramos que, en los nidos exitosos, los padres invierten más en el cuidado de la progenie y mantienen sus nidos con diferenciales térmicos más estables en comparación con

los nidos en los que los huevos no eclosionaron. En el caso de los nidos que fueron depredados o abandonados, las tasas de crecimiento fueron significativamente menores que los nidos que si produjeron volantones. Aunque falta relacionar si la tasa de desarrollo de los polluelos se relaciona con la inversión en conductas de cuidado parental de sus padres, nuestros resultados muestran para esta especie la importancia del cuidado biparental, en los estimadores de éxito de la progenie (i.e. eclosión, tasa de crecimiento y sobrevivencia de volantones).

Existe diferencias en el tiempo de inversión de los padres en conductas de cuidado de los huevos las parejas más exitosas, las guacamayas mantienen una temperatura estable en el nido, que se refleja en éxito de eclosión de los polluelos ya que factores como diferencial térmico y la temperatura del nido determinan la eclosión y el desarrollo de volantones; se observó que es importante el sitio de anidación, ya que las parejas que establecieron sus nidos en las zonas 1 y 2 tienen mayor éxito de eclosión, lo que sugiere que factores conductuales de fidelidad al nido o a la zona de anidación son relevantes en esta especie.

Este resultado podría explicarían la intensa competencia por nidos que se observa al inicio de la temporada reproductiva (durante el periodo de selección de nidos), y que ocurre más frecuentemente en la zona 1 (S. Barba observación personal). Estos patrones de conflicto entre parejas al inicio de la anidación es consistente con lo observado en especies como *Coconia ciconia* en que la fidelidad al nido incrementa el éxito de anidación y sugiere que las parejas que regresar al nido donde tuvieron éxito el año siguiente ahorra tiempo en vez de probar otro que posiblemente tenga mayor carga parasitaria o atraiga mayor número de depredadores, (Vergara et al., 2006, Clutton-Brock, 1991) .

Nuestros resultados sugieren que las conductas de preparación del nido y particularmente la elección de sitio de anidación (i.e. fidelidad a la zona de anidación), podría ser considerada como parte de las conductas de cuidado parental en *A. militaris*.

Aunque desconocemos el efecto directo que los factores asociados (e.g. fisiológicos) a la ecología térmica de los nidos en *A. militaris*, se documenta el éxito del desarrollo del embrión y su eclosión en tiempo determinado. Se ha observado en otras especies como codornices, algunas especies de peces y reptiles, que la temperatura de anidación, puede modificar la testosterona en la yema del huevo y con esto variar el crecimiento del embrión, así como su metabolismo y el fenotipo del mismo (aunque también son temas poco estudiados) (Uller, 2018).

En aves, las variaciones en los patrones de inversión conductuales de los padres influyen en el éxito y fenotipo de la descendencia; por lo que estos tienen que lograr una optimización, durante la incubación y las primeras semanas de crías, en que los polluelos dependen completamente de los padres para su sobrevivencia; tanto el crecimiento, tamaño, fuerza, desarrollo cognitivo, etcétera, dependerá de la inversión de los padres (Chávez, 2016). El cuidado parental de los padres es una ventaja adaptativa, porque aún al representar un alto costo energético, aumenta la probabilidad de éxito de la progenie.

La información obtenida en este trabajo como la identificación de los sexos en las parejas anidantes, nos permitió describir por primera vez para esta especie en condiciones de vida libre, que existen lazos de parejas permanentes (al menos durante un año). También nos permitió determinar que el tiempo de inversión total en cuidado parental no difiere entre hembras y machos, aunque si se observa que los padres invierten diferencialmente en las conductas que realizan ambos sexos. La hembra es la que pasa mayor tiempo al cuidado directo de la progenie (i.e. dentro del nido), tanto en la incubación como en la crianza, mientras el macho invierte la más en la vigilancia del nido. El tiempo invertido por ambos miembros de la pareja en la conducta de ausencia es similar, asociado a que observando que regularmente los machos y hembras realizan prácticamente todas actividades fuera del nido juntos fuera del nido, así por ejemplo, aunque en diversas especies de aves con cuidado biparental, como bobos, o pingüinos, en las que los lazos de pareja se mantienen por tiempos prolongados (Bried et al., 2003; Gonzales, 2015);

los padres se turnan para realizar las salidas de forrajeo (Castillo y Mellink, 2010; Barrionuevo, 2015).

En este contexto, en *A. militaris* observamos que los vuelos de alimentación los realizan simultáneamente miembros de la pareja, y también que mucho del tiempo de vigilancia es utilizado para acicalarse mutuamente. Esto podría ser una estrategia para fortalecer los lazos de pareja, reducir la probabilidad de cópulas extra pareja y con ello el riesgo de pérdida de paternidad de la nidada. Aunque no hay datos respecto a los porcentajes de cópulas extra pareja en esta especie, en este trabajo, se observó a un macho ajeno a la pareja, introducirse al nido cuando la hembra se mantenía dentro, así como acicalarse mutuamente al salir del nido, lo que sugiere que puede ocasionalmente existir cópulas extra pareja (Clutton-Brock, 1991).

En especies con cuidado biparental de la progenie, la elección de pareja podría involucrar la evaluación de la capacidad de cuidado de la pareja, ya que si alguno de los padres invierte menos para el cuidado y desarrollo de las crías el otro padre deberá compensar el cuidado para lograr el éxito (Clutton-Brock, 1991, Bried, 2003). En *A. militaris*, los padres invierten la mayor parte del tiempo en cuidado de la progenie, utilizando menos del 20% del día en conductas como el tiempo de acicalamiento y los vuelos de la pareja dentro del área que no involucrar forrajeo (A). Todo este el cuidado, parece ser repartido de manera equivalente entre ambos adultos, en las diferentes conductas de cuidado parental. Aunque los roles de cuidado parental son diferenciales entre los sexos, la falta de diferencias significativas en el tiempo de inversión entre la hembra y el macho sugieren que la inversión parental se distribuye de manera homogénea entre los miembros de la pareja.

El desarrollo exitoso de la progenie depende de distintos factores, de los cuales los padres se encargan durante la anidación y crianza, e involucran comportamientos como la elección y competencia por el nido, la vigilancia y defensa contra depredadores, y la estabilidad térmica dentro del nido. La eficiencia de los padres en los comportamientos de cuidado parental para lograr la

sobrevivencia y el desarrollo de las crías, por lo que se esperaría que los padres se distribuyeran la inversión del tiempo en conductas de cuidado parental de la progenie. Nuestros resultados sugieren que en general la hembra permanece mayor tiempo dentro del nido y son las principales responsables de mantener la estabilidad térmica del nido en las primeras etapas del desarrollo de la progenie, mientras el macho se encuentra vigilando fuera o en la entrada del nido para reducir la depredación natural que puede alcanzar elevados porcentajes en nuestra población de estudio.

El tiempo de inversión de los adultos es diferente entre las etapas de desarrollo siendo más alto en la etapa de incubación, durante este periodo los huevos dependen completamente de los padres térmicamente, y existe un mayor riesgo de depredación, lo que se refleja en mayor tiempo de cuidado en incubación, defensa y vigilancia del nido (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991). Sin embargo, aún en la incubación se mantiene la división en los patrones de inversión entre la pareja. Esta distribución de cuidado, refleja patrones generales, siendo las hembras las principales encargadas de mantener la estabilidad térmica del nido, mientras los machos, vigilan y defienden el nido.

Existe literatura con información de fidelidad al nido por parte de las parejas (Abramson y Thomsen, 1995), en nuestra población estudiada se registra el 41% (4 parejas), sin embargo, con las observaciones conductuales se aprecia que durante la etapa de selección del nido las parejas pelean continuamente entre ellas defendiendo y peleando el nido seleccionado, donde solo se queda una pareja y el resto son excluidas del nido y deben buscar otro lugar para anidar. Estas peleas se consideran ocasionadas por el éxito del nido el año anterior, lo cual se podría corroborar con el monitoreo de otras temporadas de anidación, con el uso de los catálogos obtenidos durante esta investigación, así como la fidelidad de pareja.

Ara militaris es una especie en peligro de extinción debido a la captura para venta ilegal como mascotas y la pérdida de hábitat y con ella la falta de sitios de

anidación (Cantù, 2007). Esta especie no construye nidos, regularmente utiliza nidos de otras especies o usa cavidades en riscos o cañones.

El proyecto de la UMA “El santuario de las guacamayas” provee sitios de anidación para *Ara militaris*, y mantiene bajo vigilancia, mantenimiento y cuidado estos nidos. En el santuario se ha llevado a cabo un proyecto de monitoreo de 3 años consecutivos (además se anillo 1 individuo de 5 y otro de 6 años de edad), anillando a 68 polluelos, para los cuales se han registrado los primeros vuelos, así como el registro de filopatría de por lo menos 12 individuos, de edades distintas. Registrando en 2022 la primera guacamaya anillada en el área que a los años de edad se estableció con su pareja en uno de los nidos del sitio de estudio y al final de la temporada, con una cría bajo su cuidado.

BIBLIOGRAFIA

- Abramson, J. & Thomsen J. (1995). **The large macaws: their care, breeding and conservation.** Fort Bragg, CA: *Raintree Publications*. 22(4), 187-209.
- Álvarez E. y Barba E. (2014). **Within and between population variations of incubation rhythm of Great Tits *Parus major*.** *Behaviour* 151:1827–1845.
- Ardia D.R, Wasson M.F. & Winkler D.W. (2006). **Individual quality and food availability determine yolk and egg mass and egg composition in Tree Swallows *Tachycineta bicolor*.** *Journal of Avian Biology* 37:252–259.
- Barba-Bedolla, S.A & Mendoza-Cuenca, L.F. (2017). **Cuidado materno y estabilidad térmica durante la anidación en *Phaethornis longirostris* (ermitaño cola larga).** *Huitzil. Rev. Mex. Ornitol.* 18 (1), 123-130.
- Barrionuevo, M. (2015). **Inversión parental en el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*): asincronía de eclosión, causas próximas y últimas.** Tesis doctorado. Universidad de Buenos Aires.
- Bennett, P.M. & Owens, I.P.F. (1997). **Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition.** *Proceedings of the Royal Society of London.* (264), 401-408.
- Berkunsky I., Segura L.N., Aramburú R.M., Ruggera R.A., Svagelj W.S. & Reboreda J.C. 2016. **Nest survival and predation in Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva*: effects of nesting behaviour and cavity characteristics.** *Ardea*. 104: 143–151.
- Betancur, C.L., S.B. Aguilar, Mesa-Echeverri, H. & Barrera, C.F. (2017). **Sexaje citogenético y molecular de psitácidos.** *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas*. 21 (1), 112-121.
- Blancas-Calva, E., J. C. Blancas-Hernández & Castro Torreblanca, M. (2016). **Una población reproductora de guacamaya verde (*Ara militaris*) en la Sierra de Tecpan, Guerrero, México.** *Tlamati*. 7(3), 55-59.
- Bonilla, R., M. C. Cinta & Santos M. A. (2011). **Determinación del dimorfismo sexual secundario en la guacamaya verde (*Ara militaris*): complementariedad morfométrica e índice ocular.** *Acta zoológica Mexicana*. 27(2), 245-255.

- Bried, J., D. Pontier, & Jouventin, P. (2003). **Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes.** *Animal Behavior*. 65:235-246.
- Cakmak E., C. A. Peksen & Bilgin C.C. (2017). **Comparison of three different primer sets for sexing birds.** *J Vet Diagn Invest*. 29(1), 59-63.
- Cantú, J. C., M. A. Sánchez, Grosselet, M. & Silva, J. (2007). **Tráfico ilegal de Pericos en México: Una Evaluación Detallada; Defenders of Wildlife.** Teyeliz, Press: Washington, DC, USA, 3–74.
- 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.
- Castillo, G.J.A. & E. Mellink. (2011). **Occasional inter-sex differences in diet and foraging behavior of the Blue-footed Booby: maximizing chick rearing in a variable environment..** *Journal Ornithology*. 152: 269-277.
- Chaves, J. 2006. **Sombrillas para la Conservación.** *Zeledonia*. 10(1), 6-12.
- Chaves, M.A.B. (2016). **Cognición física de corvidos, psitácidos y cercopitécidos.** Tesis. Universidad de Barcelona.
- Contreras, A.M., F.A Rivera & Arizmendi A. (2007). **Dieta y disponibilidad de alimento de *Ara militaris* en la reserva de la Biosfera Tehuacán - Cuicatlán, México.** Tesis Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de estudios Superiores Iztacala.
- Du Rant, S.E., W.A. Hopkins, Hawley, D.M. & Hepp G.R. (2011). **Incubation temperatura affects multiple measures of immunocompetence in Young Wood duck (*Aix sponsa*).** *Biology letters*. 84, 451–457.
- Dunn, E.H. (2016). **The relationship between brood size and age of effective homeothermy in nestling house wrens.** *The wilson bulletin*. 88(3): 478-483.
- E. González, Castillo, G. J. A., F. Santiago-Quesada, A. Villegas, J. A. Masero, J. M. Sánchez-Guzmán & G. Fernández. (2015). **Regulation of breeding expenditure in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*: an experimental approach.** *Animal Behaviour*. 108: 9-16pp

- Gil D. (2003). **Golden eggs: maternal manipulation of offspring phenotype by egg androgen in birds.** *Ardeola*. 50(2):281–294.
- Gómez, J.O. (2004). **Ecología reproductiva y abundancia relativa de la guacamaya verde en Jocotlán, Jalisco, México.** Tesis licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de estudios Superiores Zaragoza.
- Gómez-Garza, M.A. (2015). **Loros de México.** (Ed). México: M.A Porrúa. CONACULTA
- Hadad, E.; A. Roulin, and Charter, M. 2015. **A Record of Communal Nesting in the Barn Owl (*Tyto alba*).** *The Wilson Journal of Ornithology*, 127(1):114-119.
- Íñigo-Elías, E. (1999). **Las guacamayas verde y esmeralda en México.** *Biodiversitas*. 25, 7-11.
- Katzenberger, J., G. Tate, Koeslag, A. & A. Amar. (2015). **Black Sparrowhawk brooding behaviour in relation to chick age and weather variation in the recently colonised Cape Peninsula, South Africa.** *Journal of Ornithology*. 156:903-913.
- León, G. G. (2017). **Abundancia, ecología reproductiva, dieta, uso de hábitat y amenazas del águila real (*Aquila chrysaetos canadensis*) en Baja California, México. Propuestas para su conservación.** Tesis de doctorado. Centro de investigaciones biológicas del Noroeste.
- Ley general de vida silvestre. **Nueva ley publica en el diario oficial de la federación el 3 de julio del 2000.** Última reforma 3 de julio del 2015. Reforma DOF 09-01-2015.
- Maldonado- Jaquez, J.A.; V.J., Castañeda-Bustos; Granados,R.L.D; G.H. Salinas: Pastor, L.F.J.; H.G. Torres. 2001. **Curva de crecimiento y tasas de crecimiento absoluto y relativo de cabritos locales en el norte de México.** *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 24:75.
- McGraw, K. J. & Mary, N.C. (2005). **Distribution of unique red feather pigments in parrots.** *Biology Letters*. 138–43

- McNamara, J. M., & Wolf, M. (2015). **Sexual conflict over parental care promotes the evolution of sex differences in care and the ability to care.** *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences.* 282, 20142752.
- Mendoza, F. C. (2020). **Evaluación del efecto de variables ambientales y comportamentales sobre el empollamiento en la Ratona Aperdizada *Cistothorus platensis* en Uspallata, Mendoza, Argentina.** Tesis de licenciatura. Mendoza, Universidad Nacional de Cuyo.
- Nord, A. & Giroud, S. (2020). **Lifelong effects of thermal challenges during development in birds and mammals.** *Frontiers in physiology.* 11, 419.
- Parra-Martínez, S., K. Renton, Salinas-Melgoza, A. & Muñoz-Lacy, L. (2015). **Tree-cavity availability and selection by a large-bodied secondary cavity-nester: the Military Macaw.** *Journal of Ornithology.* 156, 489-498.
- Renton, K. & Salinas-Melgoza, A. (1999). **Nesting behavior of the Lilac-crowned Parrot.** *Wilson Bulletin,* 111(4), 488-493.
- Reyes G. (2007). **Biología reproductiva (*Ara militaris*) en la cañada oaxaqueña, dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.** Tesis de maestría. Instituto politécnico nacional.
- Rivera-Ortiz, F. A., K. Oyama, Ríos-Muñoz, C. A., S. Solórzano, Navarro-Sigüenza, A. G. & Arizmendi, M.C. (2013). **Habitat characterization and modeling of the potencial distribution of Military Macaw (*Ara militaris*) in México.** *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 84, 200-215
- Rivera-Ortíz, F.A. (2014). **Genética de la conservación, perdida y caracterización del hábitat de la guacamaya verde (*Ara militaris*) en México.** Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Escuela nacional de estudios superiores unidad Morelia.
- Rivera-Ortíz, F.A., A.M. Contreras-Gonzales, Soberanes-González, Valiente-Banuet, A. & Arizmendi M.C. (2008). **Seasonal abundance and breeding chronology of the military macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central Mexico.** *Ornitología Neotropical.* 19, 255-263.

- Rodríguez, S. & E. Barba. (2015). **Nestling Growth is Impaired by Heat Stress: an Experimental Study in a Mediterranean Great Tit Population.** *Zoological studies*. 55(40): 1-13.
- R Core Team (2021). R: A **Language and environment for statistical computing**. (Version 4.0) [Computer software]. Retrieved from <https://cran.r-project.org>. (R packages retrieved from MRAN snapshot 2021-04-01).
- Sanabria, M. J. S. 2010. **Aproximación a la biología reproductiva del loro multicolor *Hapalopsittaca amazonina velezi* en una localidad de la Cordillera central, tolima.** Tesis licenciatura. Universidad de Tolima. Colombia.
- Smith, M.G., S. A. Kaiser, Sillett, T.S. & M. S. Webster. (2018). **Variation in nest characteristics and brooding patterns of female Black-throated Blue Warblers is associated with thermal cues.** *The Auk*. 135 (3):733–747.
- Smith, R.L. (1997). **Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae).** In: Choe, J.C., Crespi, B.J. (Eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sowersby, W., T. K. Lehtonen & Wong, B. B. M. (2017). **Temporal and sex-specific patterns of breeding territory defense in a color-polymorphic cichlid fish.** *Hydrobiologia*. 791, 237-245.
- St. Clair, C. C. 1992. **Incubation Behavior, Brood Patch Formation and Obligate Brood Reduction in FiordlandCrested Penguins.** *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 409-416.
- The jamovi project (2021). **jamovi**. (Version 2.2) [Computer Software]. Retrieved from <https://www.jamovi.org>.
- Trivers, R.L. (1972). **Parental Investment and Sexual Selection.** In: Cambell, B. (edt). *Sexual Selection and The Descent of Man 1871-1971*. Aldine Publishing Company. Chicago.
- Uller, T. (2008). **Developmental plasticity and the evolution of parental effects.** *Trends in Ecology and Evolution*. 23 (8): 432-438.

- Vaughan, C., B. Mark, & Dear, F. (2009). **Scarlet Macaw (*Ara macao*) (Psittaciformes: Psittacidae) Parental Nest Visitation in Costa Rica: Implications for Research and Conservation**. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), 395-400
- Vergara, P., J.I. Aguirre, Forgallo, J.A. & J.A. Davila. (2006). **Nest-site fidelity and breeding success in White Stork *Ciconia Ciconia***. *Ibis*. 148: 672–677.
- Vigo-Trauco, G., R. Garcia-Anleu, Brightsmith, D.J. (2021). **Increasing survival of wild macaw chicks using foster parents and supplemental feeding**. *Diversity*. 13, 121.
- Wegrzyn, E. (2013). **Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation**. *Journal of avian biology*. 44(4): 383-389.

ANEXOS 1.

Catálogo fotográfico del desarrollo ontogenético de *Ara miliaris*



Puesta de *Ara miliaris*, promedio de tres huevos, aunque se han registrado hasta cinco simultáneos en un nido, de los cuales han eclosionado máximo tres crías.



Polluelos recién eclosionados (dos y cuatro días de edad) de *Ara miliaris*, totalmente altriciales.



Polluelo de tres días de edad solo presentando filoplumas.



Polluelos de entre cuatro y siete días de edad.



Polluelos 10 y 13 días de eclosión.



Polluelo de 16 días de edad, los ojos van desarrollándose y abriendo gradualmente, la pigmentación del pico va oscureciendo y los y endureciéndose con el crecimiento de las crías.



Polluelos de 17 y 18 días de eclosión, inicia el desarrollo de los cañones con plumones, los cuales le ayuda a los polluelos a mantener el calor.



Polluelos de 19 y 20 días de eclosión, ya con movimientos autónomos y que pueden erguirse y caminar.



Polluelo de 20 días de edad, pico pigmentado y patas más desarrolladas.



Polluelo de 23 días de edad, cubierto con mayor cantidad de plumón incluyendo su cabeza.



Polluelos de 23 y 25 días de edad, muestran el desarrollo de plumas primarias y timoneras, (primeramente, se observan los cañones de las mismas).



Polluelos de 26, y 27 días de eclosión, continúa el desarrollo del plumaje en la cabeza, su posición corporal es mas erguida en esta etapa.



Polluelos de 28 y 33 días de edad, las plumas primarias, timoneras, cabeza y frente continúan el desarrollo saliendo del cañón de la pluma, el pico es mucho más sólido y oscuro e inicia su independencia térmica.



Crías de 35 y 38 días de eclosión, cuerpo completamente cubierto de plumón, plumas de cabeza y narinas en crecimiento.



Polluelo de 43 días de edad, los ojos, oídos y narinas están totalmente desarrollados, sus vocalizaciones son muy fuertes (parecidas a una guacamaya adulta); etapa donde se les anilla.



Polluelo de 45 días de eclosión, etapa donde los sentidos están completamente desarrollados y presentan fuerza en patas, e inicia mayor actividad dentro del nido.



Polluelo de 50 días de edad, el desarrollo de las plumas del rostro ocurre a la par de las plumas cobertoras.



Polluelo de 52 días de desarrollo, las plumas cobertoras en alas y cabeza continúan en crecimiento.



Polluelo de 65 días de edad, la cabeza está cubierta de plumas al igual que las plumas del rostro y las narinas.



Polluelo de 70 días de desarrollo, las plumas primarias, secundarias, terciarias desarrolladas, timoneras y primarias en crecimiento, aun dorso con plumón.



Polluelo de 75 días de edad, el pico carece totalmente del diente de huevo, las vocalizaciones de las crías asemejan completamente la de los adultos.



Polluelos de guacamaya de 80 y 83 días de edad, plumaje completo aun en crecimiento, inicia la pigmentación rosada del rostro, y se observan ocasionalmente en la entrada el nido explorando.



Polluelo de 85 días, plumaje completo de la cría, en crecimiento plumas primarias y timoneras, músculos de vuelo totalmente desarrollado.



Volantón de 85 días de edad, totalmente desarrollado, el cojinete del pico se ha reducido considerablemente, la diferencia entre las crías y los adultos en esta etapa, diferencia de coloración del iris y la pupila, en las crías es totalmente oscuro y en los adultos se define perfectamente el iris de la pupila. El cojinete del pico en absorción desapareciendo, ojo totalmente oscuro a diferencia de los adultos que presentan definido el iris de la pupila.



Volantón de 91 días, antes de iniciar el primer vuelo las crías, continuamente se les observa en la entrada de los nidos, explorando el exterior, antes de salir del nido presentan el plumaje totalmente completo, plumas primarias de más de 15 centímetros y timoneras de por lo menos 17cm. Aun se observa la cara de color rosado-blanco por falta de sol y los ojos totalmente oscuros los cuales se irán definiendo entre la pupila y el iris con el paso del tiempo, regularmente a los 3 años de edad.

ANEXOS 2.

Depredadores naturales durante la anidación en *Ara militaris*

***Leopardus pardalis.* (Ocelote)**

Registro con cámaras trampa, dentro del área de anidación y monitoreo. Se registra la depredación de una guacamaya adulta dentro del nido, la cual fue depredada varios días por el ocelote el cual se registra por 4 días continuos regresando a nutrirse de guacamaya al mismo nido donde la sacrifico. Se registra en cámaras trampas terrestres, cerca de los riachuelos dentro del área, se registra la entrada a los nidos, así como la depredación de un adulto dentro del nido por varios días.



Micrastur semitorquatus (Halcón Selvático de Collar)

Se registro en el área continuamente vocalizando, perchado y volando, así como explorando los nidos en diferentes temporadas, aun cuando la guacamaya no se encuentra anidando. Se registrada en algunos artículos como depredador común de psitácidos, se han encontrado plumas dentro de los nidos, al igual que egagrópilas al lado de las plumas observadas.



Tito alba (Lechuza de campanario)

La especie se registra comúnmente en el área de estudio, comúnmente se encuentra refugiarse dentro de los nidos en temporadas diferentes a la anidación de *Ara militaris*., también se registra la anidación de la especie dentro de los nidos en temporada reproductiva de la guacamaya verde, puede existir competencia por el recurso para anidar, pero no se registra depredación en los nidos que se registra la especie entrando al nido. Ya que cuando las guacamayas las observan en el área, las excluyen del sitio entre varias parejas.



Ciccaba virgata (Búho café)

Se registran en el área de estudio durante las noches, por medio del audio, se registra en el área, pero no se pudo registrar depredación o entrada a los nidos de sitio.



Sciurus colliae (Ardilla Gris del Pacífico)

Especie observada continuamente explorando en los árboles donde se encuentran los nidos. No se cuenta con la certeza de depredación a los nidos, aunque en las otras especies se registran con depredadores de huevos o también como especies que anidan de manera oportunista en diferentes cavidades.



Tlacuatzin canescens (Tlacuache ratón gris)

Se observó la especie anteriormente en el área de anidación durante el día. Ocasionalmente se registraron heces de dentro de los nidos en la parte superior, posiblemente también de roedor.

