



Universidad Central de  
Venezuela  
Facultad de Ciencias  
Escuela de Biología

**CARACTERIZACIÓN DE LA DISPERSIÓN POST-NATAL DEL PERIQUITO  
MASTRANTERO (*Forpus passerinus*) EN LOS LLANOS OCCIDENTALES DEL  
ESTADO GUÁRICO**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO  
presentado ante la ilustre  
Universidad Central de Venezuela,  
por la Bachiller Eliana Blanco  
Pérez, como requisito parcial para  
optar al Título de Licenciatura en  
Biología.

Tutores: Virginia Sanz D'Angelo  
Jorge Pérez Emán

CARACAS, VENEZUELA  
MAYO, 2010

## AGRADECIMIENTOS

Tengo muchas personas a quien agradecer por haber participado de alguna manera en la elaboración de este trabajo, además, en mi formación profesional y personal.

En primer lugar, agradezco profundamente a mis padres, quienes me han apoyado incondicional y constantemente a lo largo de mi vida en lograr mis metas, independientemente de cuáles sean, por su ayuda y su maravilloso cariño.

Agradezco a mis hermanas, amigas y guías que están siempre presentes, prestando su apoyo de diferentes maneras. A mis sobrinos por enseñarme a disfrutar y valorar de las cosas más simples de la vida, aún bajo el estrés cotidiano.

Debo agradecer a mi amigo, novio y esposo de corazón, Darmi Romero, por su amor, por sus consejos, su comprensión y paciencia a lo largo de mi carrera; por darme ánimos para seguir adelante en todo momento, su apoyo y colaboración, incluso, en el trabajo de campo de este estudio.

Agradezco a mis amigos, por colaborar conmigo sobretodo en los momentos más difíciles y recordarme mis fallas y virtudes. Les agradezco por recordarme que aún bajo presiones académicas, para divertirse también debe haber tiempo. Gracias, Yeznaret Arzolay y Mariana Vásquez. Especiales agradecimientos a mis compañeras de clases y amigas, María Fabiola Ramírez y Marielünett Ramírez.

Muchas gracias a mi amigo y profesor, Mauricio Ramia, por sus consejos, apoyo y dedicación durante estos años, por siempre estar dispuesto a ayudar y haber colaborado en mi formación tanto académica como personal.

Este trabajo no hubiese sido posible sin la colaboración del personal del Fundo Pecuario Hato Masaguaral, a quienes agradezco enormemente por el alojamiento gratuito. Agradezco especialmente al encargado del hato, José Gregorio Acosta, quien hizo posible esto. Fui muy bien recibida, me prestaron todo el apoyo que necesité en resolver cualquier tipo de inconvenientes y siempre estuvieron dispuestos a colaborar, muchísimas gracias.

A Elysa Silva tengo bastante que agradecer. Colaboró mucho para que este trabajo comenzara con buen pie. Le agradezco su paciencia y su disposición para enseñarme los detalles del Proyecto de *Forpus passerinus* en Masaguaral; por su compañía, asistencia en campo y sobre todo por su amistad. Fue una excelente compañera, se nos presentaron muchos inconvenientes que, afortunadamente, resolvimos con humor y paciencia.

Hugo Rodríguez colaboró como asistente de campo durante dos semanas, le agradezco enormemente su ayuda y disposición para trabajar. Agradezco a Malú González y a Nicholas Sly por colaborar en la obtención de algunos datos fuera de mi estancia en el área de estudio. A Carlos González le agradezco por colaborar en el procesamiento de algunos datos, por su tiempo y dedicación. A Rafael Moncada le estoy agradecida por su ayuda y explicaciones en el manejo de sistemas de información geográfica.

Agradezco a Karl Berl (Universidad de Cornell, Estados Unidos) por el préstamo de parte de los radiotransmisores y otros equipos. Le agradezco su disposición a colaborar y por el apoyo en la realización de este estudio. Al Dr. Jack Bradbury (Universidad de Cornell, Estados Unidos) por facilitar varios equipos de telemetría; al Dr. Steven Beissinger (Universidad de California, Estados Unidos) por aportar parte de los equipos, autorizar el préstamo del vehículo rústico utilizado en campo y permitir el uso de las bases de datos de la población anillada de Periquitos Mastraneros en el Hato Masaguaral.

Al Profesor César Molina le agradezco la ayuda prestada y su tiempo en aportar ideas, sugerencias y valiosas correcciones.

Muy agradecida por el financiamiento del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) a través de fondos de investigación de la Dra. Sanz (Tutora), del Laboratorio de Biología de Organismos del Centro de Ecología, sin los cuales no hubiese sido posible el trabajo en campo.

La elaboración de este estudio tuvo lugar gracias a la dedicación y gran trabajo de mis tutores, Dra. Virginia Sanz y Dr. Jorge Pérez-Emán, a quienes agradezco enormemente. Les agradezco no solo lo dispuestos que estuvieron siempre en atenderme con mucha paciencia y amabilidad, sino también, por todo lo que aprendí bajo su tutoría. Agradezco la confianza que me fue dada al recibir la enorme responsabilidad de manejar tan valiosos equipos en campo, en su mayoría prestados, además de la responsabilidad que representó el tiempo y dinero invertido en este trabajo. Mil gracias.

## RESUMEN

Los movimientos que realizan los individuos juveniles desde el lugar de nacimiento al sitio donde se reproducen por primera vez, se conoce como dispersión post-natal. En aves, estos movimientos pueden variar con el sexo. La relación de sexos en la población adulta de Periquitos Mastraneros en el Hato Masaguaral, Estado Guárico, pudiera estar influenciada por diferencias en la dispersión post-natal y/o mortalidad diferencial entre sexos. Al momento del vuelo, presenta una proporción sexual 1:1, pero en la etapa adulta el cociente es 1,7 machos por hembra. Con el objetivo de evaluar si hay diferencias en la dispersión entre machos y hembras, 13 juveniles (seis pares de hermanos macho y hembra, y una hembra adicional) fueron monitoreados a diario, usando radio-telemetría, desde el día que abandonaron el nido hasta alrededor de 50 días después del vuelo. Adicionalmente, se registraron otros juveniles nacidos en el año 2008, observados durante la búsqueda de los individuos radio-marcados. Los juveniles aumentaron las distancias de dispersión hasta los 45 días de vuelo, luego, algunos machos se acercaron a los nidos, mientras que las hembras permanecieron superando los 1000 metros. Del total de juveniles nacidos en 2008, se observó el 53%, incluyendo el 69% del total de machos y el 38% del total de hembras. Sin embargo, los datos obtenidos con telemetría muestran que machos y hembras tuvieron una supervivencia elevada y similar durante los dos primeros meses de vida. Estos resultados apoyan la hipótesis de que las hembras presentan mayores niveles de dispersión, en lugar de mayor mortalidad, en comparación con los machos, quienes tienden a quedarse cerca del área natal. En general, los juveniles fueron vistos más en sabana arbolada (44%) que en bosque seco (39%) y sabana abierta (17%); con una tendencia a incrementar los tamaños de grupo a medida que se acentuó la estación de sequía.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

	Pág.
1. Introducción	1
2. Antecedentes	8
3. Objetivos	11
4. Área de estudio	12
5. Especie estudiada	16
6. Materiales y Métodos	18
6.1. Comparación de la supervivencia mínima de machos y hembras juveniles del Periquito Mastranero	23
6.2. Comparación de las distancias de dispersión de machos y hembras juveniles del Periquito Mastranero	23
6.3. Caracterización del uso de la vegetación por parte de los juveniles	24
6.4. Documentación de interacciones sociales entre juveniles y sus progenitores	25
7. Resultados	27
7.1. Localizaciones de individuos radio-marcados	27
7.2. Supervivencia mínima de los individuos radio-marcados	30
7.3. Localizaciones de individuos no radio-marcados	31
7.4. Supervivencia mínima de individuos no radio-marcados	35
7.5. Distancias de dispersión de individuos radio-marcados	36
7.6. Distancias de dispersión de individuos no radio-marcados	39
7.7. Frecuencia de uso de los tipos de vegetación por juveniles radio-marcados	41
7.8. Frecuencia de uso de los tipos de vegetación por juveniles no radio marcados	46

7.9. Interacciones sociales	48
8. Discusión	52
9. Conclusiones	62
10. Bibliografía	63
11. Anexos	71

## ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
<b>TABLA 1.</b> Número de localizaciones entre noviembre 2008 y agosto 2009, por mes y totales de cada individuo radio-marcadoí í í í í í í í í í í í í í í í í .	27
<b>TABLA 2.</b> Fechas que describen el período de funcionamiento de los radiotransmisores.í ...í í .....	28
<b>TABLA 3.</b> Número de juveniles nacidos en cada cohorte y cantidad que fue avistadaí í	31
<b>TABLA 4.</b> Significancia de la prueba Chi cuadrado sobre la proporción de uso de los tipos de vegetación í í ...í ..	42
<b>TABLA 5.</b> Individuos radio-marcados y otros individuos vistos en grupos con sus padres o hermanosí ..í í í í í í í í .	48
<b>TABLA 6.</b> Grupos de individuos no radio-marcados en los que se encontraban hermanos.í ..í .	49

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
<b>FIGURA 1.</b> Imagen satelital del área de estudio dentro del Hato Masaguaral y su ubicación relativa en el Estado Guárico.í í í í í í í í í í í í í í í í ...	12
<b>FIGURA 2.</b> Promedio de precipitaciones mensuales entre 1988 a 2006.í í í í í .	13
<b>FIGURA 3.</b> Tipos de vegetación presentes en el Hato Masaguaralí í í í í í í ..	15
<b>FIGURA 4.</b> Dimorfismo sexual en el Periquito Mastrantero..í í í í í í í í í .	17
<b>FIGURA 5.</b> Equipo de telemetría utilizado para la localización de los individuos radio-marcados..í .	20
<b>FIGURA 6.</b> Imagen satelital del área de estudio dentro del Hato Masaguaral y su ubicación relativa en el Estado Guáricoí í í í í í í í í í í í í í í í í í í ...í í í ..	22
<b>FIGURA 7.</b> Supervivencia mínima conocida de los individuos radio-marcados en función de sus primeros 90 días de vueloí ..í í í í í í í í í í í í í í í í	30
<b>FIGURA 8.</b> Porcentaje de machos y hembras juveniles observados mensualmente, en base al total de individuos nacidos de cada sexo en cada cohorteí ..í í í í í ..	32

**FIGURA 9.** Proporción de machos y hembras juveniles avistados con respecto al total de volantes machos (Cohorte 1: 47; Cohorte 2: 20) y hembras (Cohorte 1: 45; Cohorte 2: 27) de cada cohorte del año 2008.í í í í í í í í í í í í í í í .. 33

**FIGURA 10.** Proporción de machos y hembras nacidos en cada cohorte con respecto al total de volantes del 2008.í í í í í í í í í í í í í í í .í í í í í .. 33

**FIGURA 11.** Porcentaje de juveniles avistados de cada cohorte en función de los días de vuelo.í . 34

**FIGURA 12.** Supervivencia local de los individuos avistados en función de sus días de vuelo.í . 35

**FIGURA 13.** Promedio de las distancias máximas de machos y hembras radio-marcados en intervalos de días de vuelo. í . 37

**FIGURA 14.** Promedio de las distancias al nido de los machos y hembras radio-marcados, por intervalos de días de vuelo, en sus tres primeros meses de vidaí í í 37

**FIGURA 15.** Promedio de distancias a nido por intervalos de días de vuelo, comparando entre parejas de hermanos machos y hembras, durante los dos primeros meses de vuelo..í 38

**FIGURA 16.** Promedio de distancias a nido de machos y hembras de la primera y segunda cohorte, en función de intervalos de días de vuelo. 40

**FIGURA 17.** Imagen satelital del área de estudio dentro del Hato Masaguaral. Se indica el área de muestreo con los tipos de vegetación observados, cuerpos de agua y esteros. 41

**FIGURA 18.** Diferencias entre las proporciones observadas y esperadas de uso de vegetación por parte de los juveniles radio-marcados en sus primeros tres meses de vida. 43

**FIGURA 19.** Total de localizaciones mensuales de los juveniles radio-marcados en cada tipo de vegetación. 44

**FIGURA 20.** Diferencia de las proporciones observadas y proporciones esperadas de uso de vegetación de cada mes, por parte de los juveniles radio-marcados en los tres primeros meses de vida. 45

**FIGURA 21.** Porcentaje de localizaciones de todos los individuos avistados en cada uno de los tipos de vegetación en cada mes, basado en el total de localizaciones. 46

**FIGURA 22.** Diferencias de las proporciones observadas y proporciones esperadas

de uso de vegetación mensual, por parte de los juveniles no radio-marcados, de acuerdo al porcentaje de extensión de cada tipo de vegetación en el área total de muestreo.í 47

**FIGURA 23.** Tamaño del grupo y composición de sexos en los que se observaron los juveniles radio-marcados en el tiempoí . 50

**FIGURA 24.** Tamaño de grupo y composición de sexos de individuos observados en el tiempoí 51

**ANEXO 1.** Juveniles de *Forpus passerinus* con radiotransmisoresí í í í í í í .. 71

**ANEXO 2.** Marcaje con anillos en ambos tarsosí í í í í í í í í í í í í í í í í .. 71

**ANEXO 3.** Distribución espacial de las localizaciones de los juveniles radio-marcados en el área de estudio, por pares de hermanos.í í í í í í í í í í í í í í í í ... 72

**ANEXO 4.** Distribución espacial de las localizaciones de los juveniles avistados en el área de estudioí 74

## 1. INTRODUCCIÓN

La dispersión es una de las formas en que los organismos se desplazan en el ambiente (Caughley, 1978). El proceso de dispersión tiene gran importancia desde el punto de vista ecológico y evolutivo, influyendo en la distribución geográfica de los individuos, el tamaño poblacional, el grado de flujo genético entre poblaciones y en los procesos de adaptación y especiación (Dieckmann y col., 1999; Walters, 2000). La dispersión puede originarse como consecuencia de diferentes factores, como la competencia por territorio o recursos, la disposición de recursos, el éxito reproductivo, la depredación, entre otros (Greenwood y col., 1979; Greenwood y Harvey, 1982).

Entre las aves, los patrones de dispersión son variables. Algunas especies se dispersan frecuentemente como consecuencia de las fluctuaciones en la disponibilidad de sus recursos alimenticios y lugares de anidación (Greenwood y Harvey, 1982). Por otro lado, la mayoría de las especies de aves son catalogadas como sedentarias por presentar niveles relativamente bajos de dispersión. Sin embargo, entre ellas se pueden distinguir patrones característicos de dispersión entre edades y entre sexos (Greenwood, 1980; Greenwood y Harvey, 1982).

### 1.1. Diferencias entre edades

La dispersión post-natal se refiere a los movimientos que realizan los individuos juveniles desde su sitio de nacimiento hasta el lugar de la primera reproducción o a lugares donde pudieran reproducirse (Greenwood y Harvey, 1982). Por su parte, la dispersión

reproductiva se refiere a los movimientos que pueden realizar los adultos entre diferentes sitios de reproducción (Greenwood, 1980; Greenwood y Harvey, 1982).

En la mayoría de las especies de aves, los juveniles se dispersan mayores distancias que los adultos (Greenwood, 1980; Greenwood y Harvey, 1982; Collister y De Smet, 1997; Paradis y col., 1998; Beissinger, 2008). Además, son pocos los juveniles que se dispersan y regresan a su sitio natal en su primer año de edad (Greenwood y Harvey, 1982). La dispersión post-natal puede verse favorecida por una alta densidad de población adulta reproductiva, que suele excluir a los individuos más jóvenes de hábitats en los cuales podrían reproducirse. Si los volantones consiguen establecerse en un territorio cercano, éstos estarán en desventaja con respecto a las aves reproductoras establecidas en la población, en cuanto a experiencia y familiarización con el hábitat (Greenwood y Harvey, 1982). Adicionalmente, la dispersión disminuye la competencia por los recursos entre familiares, así como las probabilidades de reproducción entre parientes cercanos (Morrison y col, 1998). Sin embargo, la etapa como volantones es crítica para la sobrevivencia de los juveniles, aún más al momento de dispersarse, debido a la inexperiencia en la búsqueda de alimentos y evasión de depredadores (Caughley, 1978; Anders y col., 1998).

Las aves adultas, por su parte, desarrollan fidelidad al territorio (Collister y De Smet, 1997; Sandercock y col., 2000), es decir, la tendencia de volver a anidar en el territorio de la época reproductiva anterior (Greenwood y Harvey, 1982). La alta fidelidad a un territorio generalmente está asociada con la alta frecuencia con la cual se reutilizan antiguos nidos, como ocurre con algunos psitácidos (Waltman y Beissinger, 1992; Berkunsky y Reboreda, 2009), o al menos con la frecuencia con que ocupan antiguos

territorios de reproducción (Murphy, 1996). El volver a antiguos sitios de reproducción puede aumentar el éxito reproductivo, ya que los individuos conocen las características del sitio donde previamente se reprodujeron de manera exitosa, incluyendo la ubicación del alimento y posibles depredadores (Murphy, 1996).

En pocas especies de aves, los juveniles muestran un alto grado de filopatría, es decir, la tendencia a quedarse cerca del sitio de nacimiento (Gill, 1994). Un ejemplo de juveniles filopátricos lo exhibe el Aguilucho Lagunero (*Circus aeruginosus*), una especie que presenta cortas distancias de dispersión, menores incluso que los adultos. Esta estrategia parece contribuir a una alta sobrevivencia en estos juveniles comparada con otras especies (Sternalski y col., 2008). Bajos niveles de dispersión post-natal podrían verse favorecidos en poblaciones con bajas tasas de natalidad (Greenwood y Harvey, 1982; Sternalski y col., 2008). Por lo tanto, altos niveles de fecundidad podrían promover, en la mayoría de las especies de aves, el patrón contrario, altos niveles de dispersión. La filopatría incrementa las probabilidades de reproducción entre parientes; sin embargo, puede verse favorecida sólo si el costo que representa la dispersión es mayor que el costo de quedarse en el área natal, compartir los recursos con los parientes y el riesgo en la disminución de la heterocigosidad de la población (Daniels y Walters, 2000).

## 1.2. Diferencias entre sexos

Machos y hembras de muchas especies de aves difieren en comportamientos subyacentes a procesos de dispersión (Greenwood, 1980; Buechner, 1987). Los diferentes patrones de dispersión entre sexos aumentan las probabilidades de localizar parejas potenciales fuera del círculo familiar (Greenwood y col., 1979; Morrison y col., 1998; Daniels y Walters, 2000; Szulkin y Sheldon, 2008). Greenwood (1980) sugiere que el sesgo entre sexos en los niveles de dispersión está relacionado con los sistemas de apareamiento. La monogamia es común en las aves (Gill, 1994), y en la mayoría de ellas son los machos quienes tienden a ser filopátricos, mientras que las hembras presentan mayores distancias de dispersión post-natal (Daniels y Walters, 2000) y dispersión reproductiva (Greenwood y Harvey, 1982; Murphy, 1996). En la monogamia, las hembras escogen la pareja como resultado de la defensa de los recursos por parte de los machos, quienes si se establecen y defienden los recursos en un área determinada, se verían en ventaja frente a aquellos que se dispersan (Forero y col., 2000). Estos factores favorecen la filopatría o la fidelidad a un territorio en los machos, y la dispersión en las hembras se ve favorecida si el costo que representa la dispersión para la sobrevivencia es menor que el costo de la endogamia (Greenwood, 1980). Especies como *Lanius ludovicianus* (Collister y De Smet, 1997), *Melanerpes formicivorus* (Koenig y col., 2000), y *Tyrannus tyrannus* (Murphy, 1996), entre otros, presentan hembras con mayores distancias de dispersión post-natal y reproductiva que los machos.

La dispersión podría verse favorecida cuando fracasa la nidada. De esta manera, los individuos se movilizan a otras zonas y aumentan las posibilidades de éxito reproductivo,

como ocurre con las hembras de *Tyrannus tyrannus*, quienes se dispersan de manera más frecuente luego de intentos fallidos de anidación (Murphy, 1996). Por otro lado, la dispersión puede verse limitada cuando existe cooperación reproductiva, en la cual algunos juveniles tienden a quedarse en el área natal y contribuir al cuidado de las crías de sus padres o hermanos. Por ejemplo, los juveniles machos de *Garrulus floridanus* (Gill, 1994) y *Melanerpes formicivorus* (Koenig y col., 2000) tienden a permanecer en su área natal cooperando en el cuidado de las crías, mientras que las hembras jóvenes generalmente se dispersan y se afilian a diferentes grupos familiares. De forma contraria, hay especies que presentan cooperación reproductiva por parte de las hembras, como aquellas de *Cyanocorax morio*, quienes tienden a permanecer en el territorio natal y se les presenta la oportunidad de tener varias parejas, mostrando la poliandria como sistema de apareamiento común (Williams y Rabenold, 2005).

El Periquito Mastranero, *Forpus passerinus*, es una especie monógama (Meyer de Schauensee y Phelps, 1978; Waltman y Beissinger, 1992) de la cual se conoce, a través del marcado y reavistamiento de individuos, que tanto machos como hembras adultos son fieles a los sitios de reproducción anterior (Sandercock y col., 2000, Sandercock y Beissinger, 2002; Beissinger, 2008). Estudios a largo plazo en el Hato Masaguaral, Venezuela, indican que la supervivencia (basada en los avistamientos) y la dispersión de machos y hembras adultos son similares (Sandercock y col., 2000; Sandercock y Beissinger, 2002). Sin embargo, se ha encontrado que el cociente sexual de la población adulta es de 1,7 machos por hembra, un valor estable a lo largo de 10 años de estudio de esta población (Sandercock y col., 2000). El cociente sexual en la camada y al momento del vuelo es 1:1 (Budden y Beissinger, 2004), por lo tanto, es probable que el sesgo en la proporción de sexos tenga su

origen en la etapa juvenil. Además, la proporción de hembras juveniles reavistadas en la misma área de estudio, antes de su primer año de vida, es mucho más baja que la de machos (Sandercock y Beissinger, 2002). Casi todas las hembras han sido vistas acompañadas de un macho, mientras que la cantidad de machos sin pareja supera hasta dos veces la cantidad de machos reproductores (Beissinger, 2008). El sesgo en la relación de sexos puede deberse a la emigración de las hembras juveniles, a una mayor tasa de mortalidad de las hembras juveniles o a una combinación de ambos factores.

La etapa como volantones, es decir, al dejar el nido; es crítica para la supervivencia, debido a la inexperiencia en la evasión de depredadores y obtención de alimento (Anders y col., 1998). En *Forpus passerinus*, los volantones han sido vistos siendo alimentados por sus padres hasta los 22 días después de haber abandonado el nido (Waltman y Beissinger, 1992). Dado que los juveniles deben comenzar a obtener alimento por sus propios medios a pocos días de su primer vuelo, la calidad del hábitat es un factor crítico para su supervivencia (Anders y col., 1998), encontrándose que la disponibilidad de los recursos y altas tasas de depredación pueden influenciar la dispersión de los juveniles (Bonebrake y Beissinger, 2010). La formación de grupos puede ser ventajosa para la supervivencia, en especial de los juveniles, ya que disminuye las probabilidades individuales de depredación (Manning y Dawkins, 1998). Una vez que los juveniles obtienen el alimento por sí mismos, han sido vistos alimentándose en grupos de hasta 20 individuos (Waltman y Beissinger, 1992).

Considerando que *Forpus passerinus* es una especie monógama, podría esperarse que las hembras presenten mayores niveles de dispersión que los machos. Además, las

hembras de esta especie dependen del macho para su alimentación durante la incubación y cuidado de las crías (Waltman y Beissinger, 1992), lo cual sugiere que los machos deben estar familiarizados con el área y conocer la ubicación de los recursos, presentando bajos niveles de dispersión.

La desproporción de sexos disminuye las posibilidades de conseguir parejas potenciales. En *Forpus passerinus*, la alta densidad de machos crea competencia entre ellos para conseguir hembras, ocurre el acoso por parte de machos sin pareja a parejas establecidas y reproductivas, e incluso infanticidio (Bonebrake y Beissinger, 2010) lo que disminuye el éxito reproductivo de las parejas establecidas. En este trabajo estudiamos el proceso de dispersión de machos y hembras juveniles, con la intención de contribuir a conocer la medida en que la dispersión y/o mortalidad de juveniles influyen en el sesgo en el cociente sexual que presenta la población adulta de *Forpus passerinus*.

## 2. ANTECEDENTES

El proyecto del Periquito Mastrantero en el Fundo Pecuario Masaguaral (Edo. Guárico), es un estudio a largo plazo y continuo, desde 1985 al presente, encabezado por Steven Beissinger de la Universidad de California (Estados Unidos). Estudios preliminares, entre 1985 y 1987, se enfocaron en el diseño de nidos artificiales y en realizar anillados y avistamientos. Desde entonces, se ha realizado un seguimiento de la reproducción de la población de manera ininterrumpida. Actualmente, se han anillado más de 7500 individuos y se han instalado 106 nidos artificiales, agrupados en dos zonas, separadas 600 metros entre los nidos más cercanos y 2500 metros entre los nidos más distantes (Beissinger, 2008) (Figura 1).

Los métodos generales del trabajo de campo del proyecto, durante cada época reproductiva en el Hato Masaguaral, consisten en la captura de individuos por medio de redes de neblina con el fin de anillarlos y tomar medidas corporales. Se realiza el monitoreo de los nidos artificiales, seguimiento de las camadas, registro de fechas de postura, eclosión y vuelo, tamaño y peso de huevos y pichones, anillado de todos los pichones, y registro de la población anillada presente en la zona mediante avistamientos con telescopio, entre otros registros.

Los trabajos sobre la especie incluyen, principalmente, aspectos ecológicos y evolutivos de la reproducción. Se han realizado estudios de comportamiento y biología reproductiva (Beissinger y Waltman, 1991; Waltman y Beissinger, 1992), análisis demográficos (Stoleson y Beissinger, 1994); factores que influyen en el inicio de la

reproducción (Beissinger y col., 1998; Grenier y Beissinger, 1999), variables que afectan la reproducción asincrónica (Stoleson y Beissinger, 1997), el sistema y estructura social (Beissinger, 2008), las preferencias en la elección del área de anidación (Bonebrake y Beissinger, 2010), entre otros.

La población adulta de Periquitos Mastranteros en el Hato Masaguaral presenta una marcada desproporción de sexos (1,7 machos: 1 hembra) (Sandercock y col., 2000), lo cual conlleva a casi dos tercios de la población de machos a quedarse sin pareja (Beissinger, 2008). Esta desproporción pudiese traer implicaciones a largo plazo para la supervivencia de la población. El origen del sesgo en la relación de sexos no es claro. No parece generarse en la etapa adulta, ya que en esta etapa tanto machos como hembras se dispersan poco (el 95% de la población se movió menos de 500 metros en años sucesivos), por lo cual la emigración de hembras adultas no se considera un factor que contribuya al sesgo (Sandercock y col., 2000; Veran y Beissinger, 2009). Además, la mortalidad de las hembras adultas tampoco es la principal causante del sesgo, debido a que se ha encontrado que, mediante el marcado y los reavistamientos realizados, machos y hembras adultos presentan tasas de supervivencia similares (machos: 0,58 y hembras: 0,55) (Sandercock y col., 2000).

La proporción de machos y hembras no está influenciada por la tasa de inmigración de machos, dado que la proporción de hembras que inmigra cada año (nacidas fuera del área de estudio), es incluso más alta (0,48) que la de machos (0,25) (Sandercock y Beissinger, 2002), pero aún así no son suficientes para contrarrestar el sesgo (Sandercock y Beissinger, 2000). La desproporción de sexos debe tener su origen en la etapa juvenil de la

población, ya que en la camada y al momento del vuelo, la proporción de sexos es 1:1 (Sandercock y col., 2000; Budden y Beissinger, 2004). Por esta razón, el sesgo en el cociente sexual parece estar influenciado por diferencias en la sobrevivencia en la etapa juvenil y/o por la dispersión (Veran y Beissinger, 2009), que suele ser alta en aves hembras juveniles (Greenwood y Harvey, 1982; Murphy, 1996).

La época reproductiva de *Forpus passerinus* se divide en dos períodos de posturas. En el primero (junio ó septiembre) tanto el número de parejas anidando como la cantidad de pichones suelen ser mayores a los del segundo período de anidación (octubre ó diciembre) (Waltman y Beissinger, 1992). Luego de que los pichones de *Forpus passerinus* dejan el nido, es poco lo que se conoce acerca de ellos. Observaciones preliminares indican que los juveniles pueden estar acompañados de sus progenitores y ser parcialmente alimentados por ellos hasta 22 días luego de haber volado del nido, siendo vistos en bandadas de cinco a 20 individuos (Waltman y Beissinger, 1992).

Los patrones de dispersión, las interacciones con los progenitores y otros individuos y tipo de hábitat que frecuentan los juveniles, son poco conocidos. Adicionalmente, dado que todos los estudios han sido realizados en la época reproductiva, que coincide con el inicio de la época de lluvias, es poco lo que se conoce durante la estación de sequía (noviembre ó marzo), cuando la época reproductiva culmina. Por lo tanto, los juveniles provenientes de la segunda postura del año representan la camada menos estudiada. Este estudio plantea llenar este vacío de información, esperando contribuir a conocer la medida en que la dispersión y/o la mortalidad diferencial en los primeros dos a tres meses de vida

de machos y hembras juveniles, influye en que exista un sesgo en la proporción de sexos en edad adulta.

### **3. OBJETIVOS**

#### **Objetivo general**

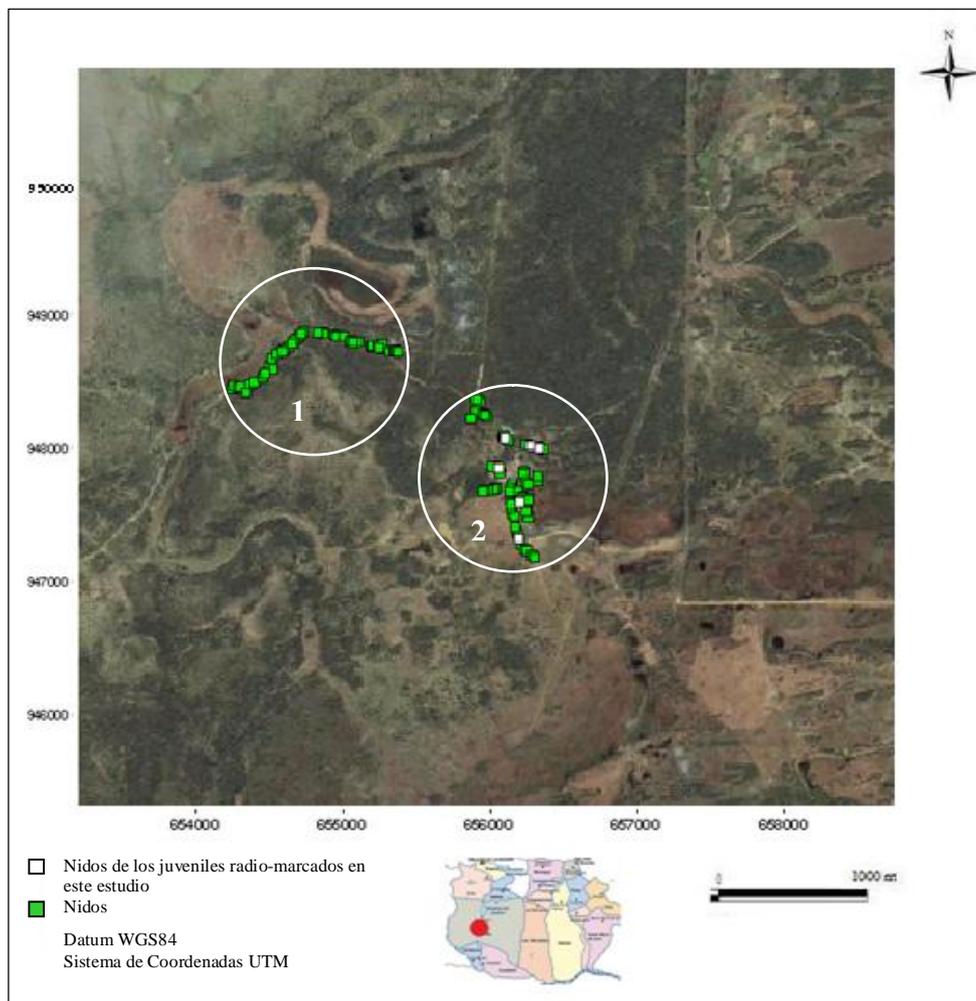
Caracterizar la dispersión de los juveniles del Periquito Mastranero (*Forpus passerinus*) en los Llanos Occidentales del Estado Guárico.

#### **Objetivos específicos**

1. Comparar la supervivencia mínima de machos y hembras juveniles del Periquito Mastranero.
2. Comparar las distancias de dispersión de machos y hembras juveniles del Periquito Mastranero.
3. Caracterizar el uso de la vegetación por parte de los juveniles.
4. Documentar interacciones sociales entre juveniles y sus progenitores.

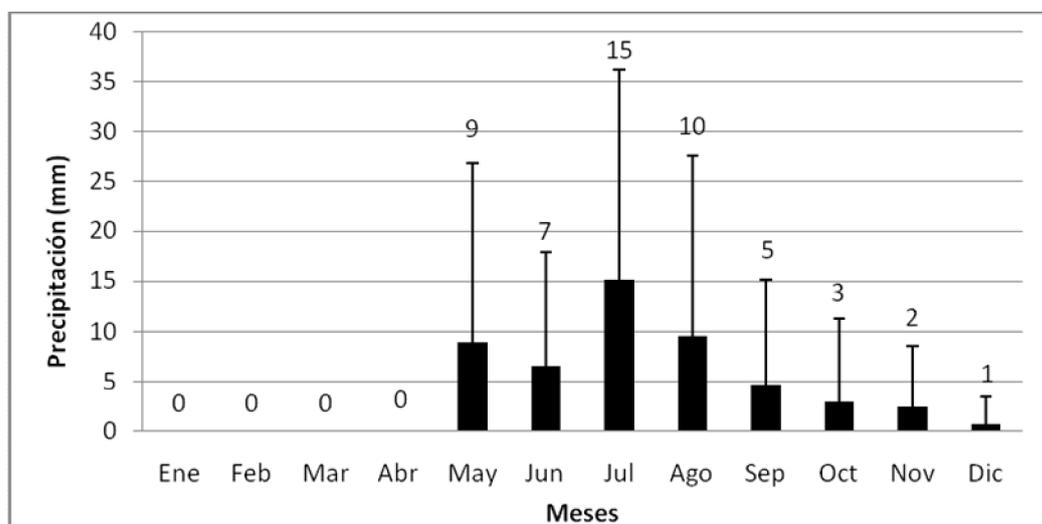
#### 4. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó dentro del Fundo Pecuario Masaguaral ( $8^{\circ}34'N$ ,  $67^{\circ}35'O$ ), un hato privado manejado con técnicas agropecuarias conservacionistas, que funciona como reserva de flora y fauna. El hato está localizado en los Llanos Centrales, al oeste del Estado Guárico (Figura 1), a 45Km al sur de la ciudad de Calabozo, abarcando un territorio de 7000 hectáreas.



**FIGURA 1.** Imagen satelital del área de estudio dentro del Hato Masaguaral y su ubicación relativa en el Estado Guárico. Se indica la localización de los nidos artificiales en dos áreas de nidos: área 1 y área 2.

Los Llanos Centrales se caracterizan por presentar una estacionalidad bien marcada, con un período de fuertes lluvias entre mayo y octubre, una época de sequía entre diciembre y marzo, siendo abril y noviembre meses de transición (Figura 2).



**FIGURA 2.** Promedio de precipitaciones mensuales del año 2008. Se indica valor promedio y desviación estándar. Fuente: Hato Masaguaral.

La vegetación general del Hato Masaguaral comprende extensiones de sabanas de gramíneas entremezcladas con árboles dispersos como la Palma Llanera (*Copernicia tectorum*), y grupos de pequeños árboles con palmas llamados ñomasö (Aymard y González, 2007). Cerca del 76% del Hato Masaguaral presenta estas características, mientras que el 24% restante es bosque de galería (Thomas, 1979). El hato se encuentra en una región de suelos arcillosos y arcilloso-limosos, caracterizada como llanura aluvial (Sarmiento y Monasterio, 1969; Ramia, 1980), incluyendo zonas de médanos (Striker y Rojas, 1955).

Para este estudio, se definieron de manera global tres grandes tipos de vegetación según el aspecto visual de la comunidad vegetal: sabana abierta, sabana arbolada y bosque

seco. La sabana abierta se refiere a zonas de médano alto (M. Ramia, comun. pers.) (Figura 3A), las cuales presentan una cubierta herbácea compuesta principalmente por gramíneas, además de algunas ciperáceas y hierbas dicotiledóneas de 0,5 a 1 m de altura; pueden encontrarse árboles de porte variable (Troth, 1979). La sabana arbolada comprende sabanas inundables con palma llanera (*Copernicia tectorum*) y terrenos de médano bajo o òbanco de médano, que se diferencia del médano alto por el relieve, el suelo y, marcadamente, por la vegetación (Ramia, 1958). La vegetación en el banco de médano está dominada por gramíneas y un componente leñoso de porte y distribución muy variable, entremezclado con el estrato herbáceo principal (Huber, 2007) (Figura 3B). Entre las especies encontradas se pueden distinguir: *Mimosa orthocarpa*, el alcornoque (*Bowdichia virgilioides*), el manteco (*Byrsonima crassifolia*) y la palma llanera (*Copernicia tectorum*). Por último, el bosque seco (Figura 3C), que se inunda levemente con profundidades de 4 a 20 centímetros, se caracteriza por presentar suelos usualmente arcillosos. La vegetación está compuesta por un dosel cerrado de arbustos entre 2 y 10 metros de altura y árboles entre 8 y 15 metros de altura. La vegetación incluye: *Copernicia tectorum*, *Genipa americana*, *Platymiscium diadelphum*, *P. polystachyum* y *Albizia niopoides* (Troth, 1979).



**FIGURA 3.** Tipos de vegetación presentes en el Hato Masaguaral: Sabana abierta (A), Sabana arbolada (B) y Bosque seco (C).

## 5. ESPECIE ESTUDIADA

El Periquito Mastrantero (*Forpus passerinus*) es una de las siete especies del género *Forpus* y tiene una amplia distribución en América. Habita zonas áridas, sabanas, bosques secos deciduos y de galería, áreas agrícolas y urbanas (Hilty, 2003). Es muy común en nuestro país y presenta una amplia distribución al norte del Orinoco, desde Zulia y Táchira hasta Sucre, Monagas y norte de Bolívar (Meyer de Schauensee y Phelps, 1978).

El Periquito Mastrantero es un ave pequeña. Los adultos miden cerca de 13 centímetros de longitud y pesan entre 24 y 34 gramos (Beissinger y Waltman, 1991). Presenta dimorfismo sexual, el cual es notable en la coloración del plumaje. Las hembras tienen las alas verdes y la frente amarilla, mientras que los machos tienen las coberteras azules y su frente es verde brillante (Waltman y Beissinger, 1992) (Figura 4). Es una especie abundante en el Hato Masaguaral, observándose durante todo el año en sabanas, en parejas y en bandadas de más de 80 individuos en la época de sequía (Thomas, 1979). Pernoctan en grandes bandadas y se alimentan de frutas, hierbas y gramíneas, especialmente *Croton hirtus*, *C. trinitatis*, *Hyptis suaveolens*, *Wissadula sp.*, *Cyperus sp.*, *Scoparia dulcis* y *Melochia parviflora* (Beissinger y Waltman, 1991; Waltman y Beissinger, 1992; Beissinger, 2008).

La época reproductiva del Periquito Mastrantero en los Llanos de Venezuela, coincide con la época de lluvias, de junio a noviembre, con dos camadas al año. La primera nidada es de junio a agosto y la segunda de septiembre a finales de noviembre. Forman

parejas monógamas y anidan en cavidades de árboles o en termiteros (Meyer de Schauensee y Phelps, 1978). La mayoría de las parejas intentan anidar dos veces al año (Waltman y Beissinger, 1992) y suelen usar el mismo nido, incluso en años consecutivos (Stoleson y Beissinger, 1994). Los individuos que anidan en los nidos artificiales presentan fecundidad y éxito reproductivo comparables a aquellos que anidan en nidos naturales (Stoleson y Beissinger, 1997). Sólo la hembra incuba los huevos. Durante el período de postura, incubación y primeros días de vida de los pichones, tanto ellos como la hembra son dependientes casi totalmente del macho para la alimentación (Waltman y Beissinger, 1992).

El tamaño de la nidada varía entre 5 y 10 huevos y generalmente son puestos en días sucesivos o intercalados. La incubación comienza desde la puesta del primer huevo, por lo cual las eclosiones son marcadamente asincrónicas. La incubación dura entre 18 y 22 días (tanto para nidos artificiales como naturales) (Beissinger y Waltman, 1991; Stoleson y Beissinger, 1994). A los 25 días de edad los juveniles poseen un plumaje casi indistinguible de los adultos, y a los 35 días, aproximadamente, abandonan el nido (Beissinger y Waltman, 1991; Waltman y Beissinger, 1992). Son sexualmente maduros a partir del primer año, y pueden vivir entre 7 y 10 años (Sandercock y col., 2000).



**FIGURA 4.** Dimorfismo sexual en el Periquito Mastrantero. De arriba a abajo: macho y hembra.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo de campo comenzó con la época de vuelo de los juveniles del segundo período reproductivo, específicamente el 4 de noviembre de 2008, y se extendió hasta el 22 de enero de 2009. Se trabajó seis días por semana, ocho horas diarias, de 6:00 a 11:00 y de 15:00 a 18:00. Se emplearon más horas de la mañana que de la tarde, debido a que las aves suelen presentar mayor actividad durante las mañanas (Blake, 1992).

El estudio se realizó utilizando telemetría, el cual es considerado el único método en permitir el seguimiento de las rutas de dispersión de aves, y conocer, tanto las diferentes zonas de vegetación utilizadas durante dicho proceso, como las distancias de dispersión post-natal y reproductiva (Alonso y col., 2002). Con los métodos de marcaje y recaptura, la dispersión suele ser confundida con mortalidad, en primer lugar porque la evidencia física de muerte es raramente obtenida y, en segundo lugar, porque las áreas de estudio tiene un tamaño definido (Koenig y col., 2000) que suele ser mucho más pequeño que las distancias que un ave podría moverse en un día (Paradis y col., 1998). Sin embargo, la telemetría permite disminuir estas dificultades, pudiendo seguir los individuos de forma más constante que métodos de marcaje y reavistamiento (Sternalski y col., 2008). Si la localización de los individuos marcados con radio-transmisores es del 100%, es posible establecer tasas reales de mortalidad, a diferencia de cualquier otro método (Alonso y col., 2002).

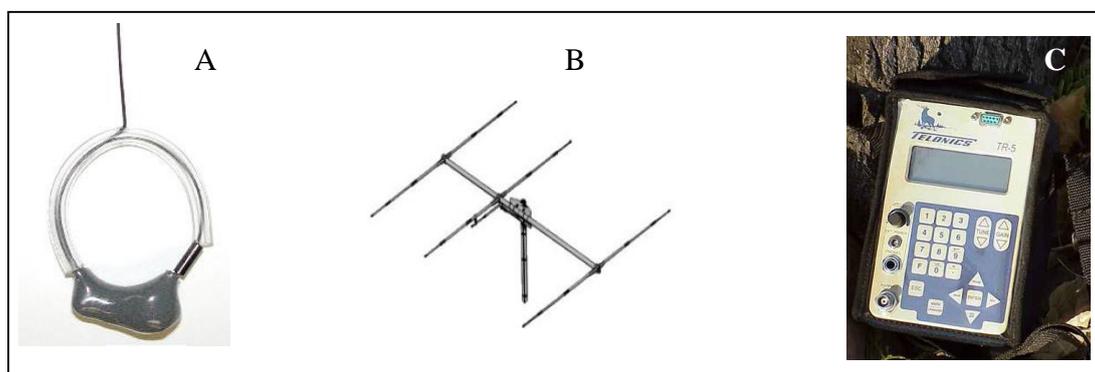
Se colocaron 13 radio-transmisores (Holohil Systems Ltd. modelo BD-2C) (Figura 5) de frecuencia fija y conocida, a 13 pichones de Periquito Mastranero (Anexo 1), seis

machos y siete hembras: pares de hermanos macho y hembra, pertenecientes a seis nidos distintos (identificados como 08, 17, 18, 23, 87 y 94), y una hembra de un nido adicional (nido 22), todos nacidos en el área de nidos 2 y en la segunda cohorte del período reproductivo del año 2008. Los radiotransmisores son collares con antena, diseñados para pequeños mamíferos como ratones y ardillas, que pueden ser utilizados en aves y murciélagos. El alcance de los radios fue medido en campo, obteniendo una distancia de hasta un kilómetro en sabana abierta y de 500 metros en bosque seco y sabana arbolada. Las dimensiones de los radios eran de 14 x 8 x 6 milímetros y la duración de la batería de 50 días, aproximadamente. El peso de cada radio fue de 1,4 gramos, lo cual representó el 6% del peso corporal de un juvenil de 26 días (23 gramos) (Waltman y Beissinger, 1992), cifra ligeramente superior al 5% recomendado para aves.

Los radio collares fueron colocados entre uno y tres días antes de las fechas estimadas de vuelo de cada pichón (entre 28 y 35 días luego de la eclosión, Waltman y Beissinger, 1992). Dado que la supervivencia de los pichones, luego de 15 días de nacidos, es similar entre ellos (Stoleson y Beissinger, 2001), para colocarles el radio, los pichones fueron escogidos independientemente de su edad. Adicionalmente, con el objetivo de poder identificar a los pichones visualmente, éstos fueron marcados con una combinación única de anillos en ambos tarsos, numerados y de colores (Anexo 2). En el texto, cada individuo se identifica con una letra M o H, según sean machos o hembras, seguido del número del nido al cual pertenecían (ejemplo: M94, H87).

A partir del momento en que los pichones dejaron sus nidos, se siguió a cada uno de ellos realizando caminatas en los alrededores de sus nidos, utilizando un sistema de

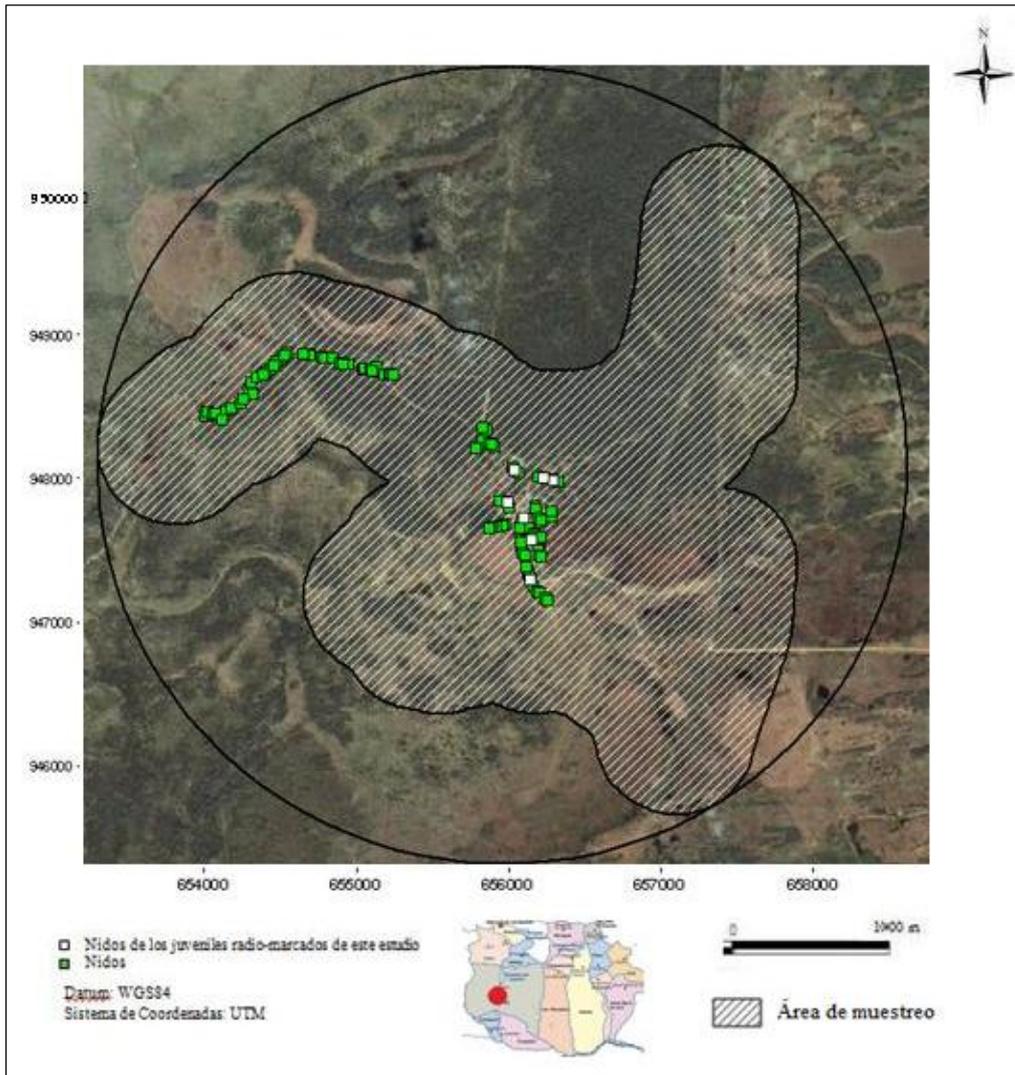
recepción compuesto por una antena direccional portátil tipo Yagi de tres elementos, conectada a un receptor portátil (TR-5 Telemetry fabricado por Telonics, Inc.) (Figura 5), por medio de un cable coaxial. A medida que los individuos se fueron alejando de sus nidos y las condiciones del terreno lo permitían, se utilizó un vehículo rústico con una antena omnidireccional instalada en el techo, con un alcance de hasta 500 metros, conectada al receptor portátil. Al recibir una señal, fuera del vehículo se utilizaba la antena direccional portátil tipo Yagi y el receptor para tratar de llegar hasta el sitio donde se encontraba el individuo. Las búsquedas se realizaron sintonizando cada una de las frecuencias de los radios a intervalos de cinco segundos cada una. Al captar una señal, se avanzaba en la dirección en la cual su recepción era más intensa y al localizar el individuo se registraban las coordenadas geográficas con un posicionador de sistema satelital global (GPS), tipo Garmin Pocket PC. Cuando la señal fue captada pero el animal no fue visto, se tomó la coordenada en el sitio donde la recepción de la señal fue más intensa. La obtención de la máxima intensidad de la señal captada por el receptor, indicaba que el individuo podía estar a menos de 13 metros de distancia, según pruebas realizadas antes de colocar los transmisores.



**FIGURA 5.** Equipo de telemetría utilizado para la localización de los individuos radio-marcados. A: Collar radiotransmisor. B: Antena direccional tipo Yagui de tres elementos. C: Radio-receptor portátil

El área de búsqueda se ampliaba según la última localización de cada individuo. En caso de juveniles no localizados, las zonas exploradas se ampliaban aún más, tratando de cubrir la mayor extensión de territorio posible. Así, el área de estudio final quedó incluida en un radio de 2,5 kilómetros alrededor de la coordenada central del área donde estaban distribuidos los nidos (Figura 6). Luego del cese del funcionamiento de las baterías de los radios, se continuó realizando las búsquedas de los individuos, principalmente en las zonas donde fueron vistos por últimas vez. Mediante el uso de binoculares y telescopio se identificaron los individuos por sus anillos.

Los juveniles radio-marcados generalmente fueron encontrados con otros individuos (no radio-marcados), quienes fueron contabilizados, registrados como machos o hembras e identificados por la combinación de anillos (si los poseían). Además de estos grupos, se obtuvieron los mismos datos de todas aquellas bandadas de periquitos avistadas. Información adicional de reavistamientos en la misma área de estudio, se obtuvo por otros investigadores de agosto a octubre 2008 y en julio de 2009. Estos avistamientos se hicieron de manera ocasional mientras realizaban la rutina diaria de trabajo de campo del Proyecto *Forpus passerinus* en el Hato Masaguaral, mencionada anteriormente. En agosto de 2009, se realizó una salida de campo de 5 días (del 8 al 12 de agosto), con el fin de realizar reavistamientos de los 13 individuos radio-marcados y poder confirmar su sobrevivencia. Se hicieron caminatas principalmente en las zonas donde se avistaron los individuos en el trabajo de campo anterior, con el mismo horario de trabajo (6:00 a 11:00 y de las 15:00 a las 18:00).



**FIGURA 6.** Imagen satelital del área de estudio dentro del Hato Masagual y su ubicación relativa en el Estado Guárico. Se indica la localización de los nidos artificiales. El área de muestreo incluye el área recorrida y el alcance mínimo de recepción de la señal de los radiotransmisores con la antena direccional (500 metros). El círculo representa el área máxima de estudio de 2,5 km de radio.

Para identificar a cada uno de los individuos se utilizó la base de datos de anillado de Periquitos Mastraneros, nacidos en nidos artificiales dentro del Hato Masagual, la cual incluye información desde 1988 hasta el presente. Los pichones han sido anillados en un tarso con un anillo metálico numerado y en ambos tarsos con anillos plásticos, formando combinaciones de colores únicas para cada uno de ellos. De esta manera fue posible

conocer la fecha y nido de nacimiento, hermanos, padres, entre otros datos, de cada individuo anillado.

### **6.1. Comparación de la supervivencia mínima de machos y hembras juveniles del Periquito Mastrantero.**

Con los avistamientos fue posible comparar la frecuencia con la cual machos y hembras juveniles tienden a quedarse cerca del área de estudio y cómo varía esta frecuencia en el tiempo. Además, fue posible estimar la supervivencia mínima que pudiese tener la población a nivel local, basado en los avistamientos, suponiendo que los individuos no observados murieron, aunque los individuos no observados pudieron haberse dispersado grandes distancias. Los estimados de supervivencia mínima y las distancias de dispersión de cada individuo, permiten observar cómo influye la mortalidad y la dispersión sobre el cociente sexual de la población en estado adulto, así como conocer si estos cambios se presentan en los primeros meses de vida de estos juveniles.

### **6.2. Comparación de las distancias de dispersión de machos y hembras juveniles del Periquito Mastrantero.**

Se registraron las coordenadas geográficas de todos los nidos artificiales encontrados en el área de estudio. Con las coordenadas geográficas de cada localización y las del nido al que pertenecía cada volantón, se calculó las distancias de dispersión en línea recta. Aquellos datos de individuos que presentaron más de una localización diaria, solamente se tomó en cuenta la que estuvo a mayor distancia del nido, para estimar cuán

lejos del área natal se desplazaron los individuos a una edad determinada. Las distancias de dispersión registradas para machos y hembras radio-marcados fueron comparadas utilizando una prueba t pareada, con el objeto de determinar si los juveniles de diferente sexo tienen diferentes comportamientos de dispersión. Para la prueba t, solo fueron utilizadas las distancias máximas de aquellos pares de hermanos macho y hembra que presentaron datos durante el mismo período de tiempo (primer mes de vuelo).

### **6.3. Caracterización del uso de la vegetación por parte de los juveniles.**

Para cada localización se registró el tipo de vegetación en la que se encontraba cada juvenil, considerando los tres grandes tipos de vegetación definidos previamente: bosque seco, sabana arbolada y sabana abierta. Utilizando una imagen satelital del área de estudio (de fecha diciembre 2006, a partir de la aplicación Google Earth) y observaciones en campo, se realizó un mapa de vegetación con el programa MapInfo 7.0 (MapInfo Corp 2005) a partir de la interpretación visual de la imagen. Este mapa se incorporó a un sistema de información geográfica (SIG) y se obtuvo la extensión del área en kilómetros cuadrados de cada tipo de vegetación. Posteriormente, se determinó la frecuencia de registros de los juveniles en cada tipo de vegetación, superponiendo la capa de las coordenadas de avistamientos de los juveniles, a través del módulo de superposición (*overlay*) del programa. En el caso de aquellos individuos que fueron vistos más de una vez diaria, solo se tomó en cuenta el tipo de vegetación de la localización a mayor distancia del nido, de manera que sean las mismas coordenadas obtenidas para estimar las distancias de dispersión a nido.

Para evaluar si la frecuencia de uso de cada tipo de vegetación fue significativamente proporcional a la extensión del área que ocupan, se realizó una prueba estadística Chi-cuadrado con aquellos individuos radio-marcados que presentaron más de 9 localizaciones obtenidas a través de la telemetría. En caso de que la prueba resultara estadísticamente significativa, las diferencias se identificaron mediante el análisis de residuales estandarizados. De igual manera, para todos los juveniles se evaluaron las proporciones de uso de la vegetación de acuerdo a la extensión de cada tipo de vegetación.

#### **6.4. Documentación de interacciones sociales entre juveniles y sus progenitores.**

Mediante el uso de binoculares y telescopio se registró la cantidad de individuos por grupo, número de machos y hembras, y la combinación específica de los anillos (si los poseían), de todos los individuos presentes. Se le dedicó un tiempo aproximado de 30 minutos de observación a cada grupo avistado. La combinación única de anillos y el uso de la base de datos del proyecto de *Forpus passerinus*, en el Hato Masaguaral, permitieron conocer si los individuos no radio-marcados eran juveniles o adultos, si los juveniles se encontraban con sus padres, hermanos u otros individuos fuera del grupo familiar. Se contabilizaron las veces que fueron vistos en un mismo grupo los juveniles y sus padres, así como también aquellas veces en donde se encontraban hermanos juveniles en un mismo grupo. Se registró si hubo o no interacciones entre padres e hijos, como acicalarse mutuamente y alimentación de los pichones por parte de los padres.

## **7. RESULTADOS**

### **7.1. Localizaciones de individuos radio-marcados**

El seguimiento de los 13 individuos radio marcados comprendió un total de 75 días efectivos de trabajo (entre noviembre 2008 y enero 2009, y agosto 2009). En ese período se obtuvo un total de 195 localizaciones, incluyendo aquellas de individuos observados más de una vez por día y las obtenidas por observación directa luego del cese del funcionamiento de los radios. Tomando en cuenta una sola observación diaria de cada individuo, se obtuvieron 164 localizaciones, de las cuales 140 fueron obtenidas a través de la telemetría y las restantes (24) por observaciones directas de los individuos, incluyendo 7 obtenidas en julio y agosto 2009.

La mayoría de las localizaciones se obtuvo en el primer mes de estudio (noviembre: 71), seguidas por el segundo y tercer mes (diciembre: 62 y enero: 24) (Tabla 1), aunque el esfuerzo realizado fue el mismo durante los tres meses (ocho horas diarias, seis días por semana). Esto se debe a que la mayoría de los juveniles se encontraban relativamente cerca de sus nidos el primer mes de estudio, cuando tenían pocos días de vuelo, y por lo tanto eran fáciles de ubicar. A medida que avanzaba el tiempo los juveniles se fueron alejando de sus nidos. La menor cantidad de localizaciones en los meses siguientes se deben, por un lado, al desgaste de las baterías de los radios, desde finales del segundo mes (diciembre), lo cual dificultaba las oportunidades de localizarlos a partir de esas fechas y, por otro lado, a que los individuos pudieron dispersarse grandes distancias, disminuyendo así las

probabilidades de encontrarlos. Todas las localizaciones en noviembre y diciembre fueron obtenidas a través de la telemetría, mientras que las de enero (a excepción de las de un macho, M87; Tabla 1), julio y agosto, fueron reavistamientos sin telemetría (Tabla 1).

**TABLA 1.** Número de localizaciones entre noviembre 2008 y agosto 2009, por mes y totales de cada individuo radio-marcado. Incluye reavistamientos luego del cese del funcionamiento de los radios. Macho: M, hembra: H, seguido del número del nido.

Individuo	Número de localizaciones					
	2008			2009		Totales
	Noviembre	Diciembre	Enero	Julio	Agosto	
M08	2	6	0	0	1	9
M17	9	4	1	2	1	17
M18	4	6	5	0	0	15
M23	7	1	0	0	0	8
M87	2	10	7*	0	0	19
M94	13	5	4	1	0	23
H08	3	4	0	0	0	7
H17	4	3	1	0	0	8
H18	4	1	0	0	0	5
H22	5	4	0	0	0	9
H23	7	9	2	1	0	19
H87	5	9	3	1	0	18
H94	6	0	1	0	0	7
<b>Total</b>	<b>71</b>	<b>62</b>	<b>24</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>164</b>

\*Únicos datos en el mes de enero obtenidos con el radio-transmisor funcionando.

Los períodos de localizaciones basados en la señal emitida por los radios variaron entre 10 y 53 días (Tabla 2). Estos períodos proporcionan información sobre los movimientos y la supervivencia de los juveniles con más detalle que los avistamientos. Para 10 de los 13 individuos (M08, M17, M18, M87, M94, H08, H17, H22, H23 y H87) se obtuvieron datos durante más del 50% del período de vida útil de sus radios. Incluso, para dos de ellos (M87 y M94), las baterías de sus radios duraron algo más de lo esperado (Tabla 2). Los intervalos de seguimiento más cortos corresponden a dos hembras (H18 y H94), y un macho (M23) (Tabla 2). La hembra H18 no fue encontrada luego de sus 10 días

de vuelo, lo cual sugiere que salió del área de estudio. Otra alternativa es que su radio se haya dañado, o fuera depredada. La hembra H94 se presume que se alejó más de 2,5 Km. (radio del área de estudio), ya que fue localizada hasta el día 10 de vuelo. Posteriormente, a sus 68 días de vuelo (enero), fue vista sin el radio-transmisor (Tabla 1), por lo que es probable que lo haya perdido a finales de noviembre fuera del área de estudio o en una zona boscosa donde la señal de los radiotransmisores es menor. Del macho M23 se obtuvieron datos en sus primeros 15 días de vuelo (Tabla 2). Luego, a partir del día 26 de vuelo, la señal de su radio fue captada durante un período de 17 días en un mismo sitio. Es posible que haya muerto o perdido el radio en ese lugar; sin embargo, ni el ave ni el radio fueron encontrados.

**TABLA 2.** Fechas que describen el período de funcionamiento de los radiotransmisores. Se incluye el número de días comprendidos entre el momento del vuelo hasta el día de la última localización a través de la telemetría y el número de días entre el vuelo y la última localización a través de la observación directa (sin telemetría). Macho: M, hembra: H, seguido del número del nido.

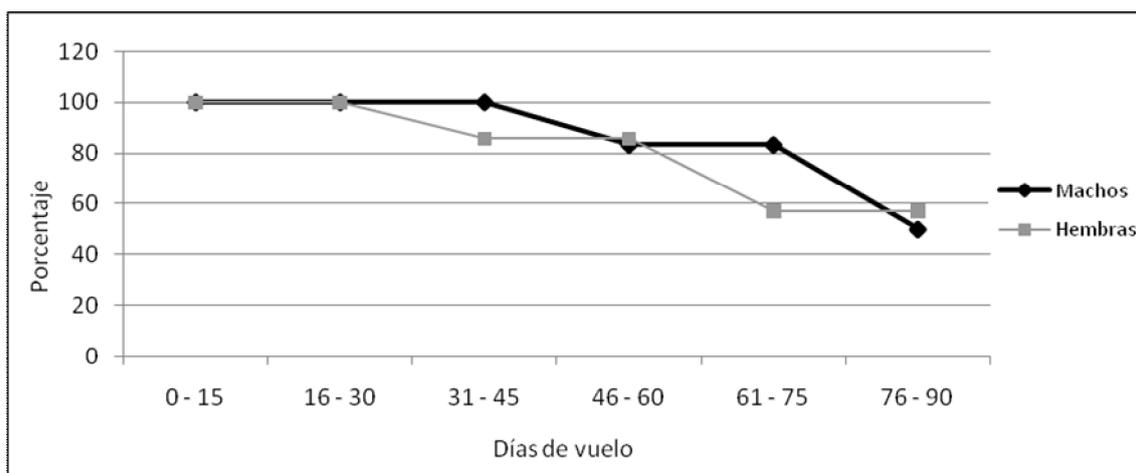
Individuo	Fecha de activación del radio	Día de vuelo	Fecha estimada de cese de funcionamiento del radio*	Fecha del último dato con telemetría	Nº Días entre el vuelo y último dato con telemetría	Fecha del último dato sin telemetría	Nº Días entre el vuelo y último dato sin telemetría
M08	12/11/2008	16/11/2008	01/01/2009	25/12/2008	39	09/08/2009	265
M17	07/11/2008	10/11/2008	27/12/2008	25/12/2008	45	02/08/2009	265
M18	18/11/2008	22/11/2008	07/01/2009	21/12/2008	29	19/01/2009	57
M23	10/11/2008	12/11/2008	30/12/2008	27/11/2008	15	-	-
M87	27/11/2008	29/11/2008	16/01/2009	19/01/2009	51	-	-
M94	04/11/2008	06/11/2008	24/12/2008	29/12/2008	53	10/07/2009	245
H08	12/11/2008	14/11/2008	01/01/2009	19/12/2008	35	-	-
H17	11/11/2008	12/11/2008	31/12/2008	25/12/2008	43	21/01/2009	70
H18	18/11/2008	23/11/2008	07/01/2009	03/12/2008	10	-	-
H22	09/11/2008	10/11/2008	29/12/2008	29/12/2008	49	-	-
H23	11/11/2008	16/11/2008	31/12/2008	24/12/2008	38	10/07/2009	235
H87	18/11/2008	23/11/2008	07/01/2009	29/12/2008	36	25/07/2009	243
H94	08/11/2008	11/11/2008	28/12/2008	21/11/2008	10	18/01/2009	68

\*50 días luego de la activación del radio.

Hacia el final del estudio, siete individuos, 3 machos y 4 hembras (M17, M18, M94, H17, H23, H87 y H94), fueron avistados entre uno y 26 días después que los radiotransmisores dejaran de funcionar, además del macho M87, que fue encontrado con su radiotransmisor funcionando hasta pocos días antes del final del estudio (tenían entre 51 y 76 días de haber volado). De estos ocho individuos, cuatro de ellos y un macho adicional (3 machos y 2 hembras: M08, M17, M94, H23 y H87) fueron reavistados ocho meses después de haber abandonado el nido, entre julio y agosto de 2009 (tenían entre 235 y 265 días de vuelo) (Tabla 1 y 2). Adicionalmente, una de estas hembras (H87) se reprodujo en el área 1, con un macho inmigrante (nacido fuera del área de estudio) y tuvo cinco pichones, al año de edad. En total, los machos presentaron un número mayor de localizaciones (91) que las hembras (73).

## 7.2. Supervivencia mínima de individuos radio-marcados

Los porcentajes de supervivencia local de los machos fueron ligeramente superiores que los de las hembras, sin embargo, estos valores de supervivencia son similares entre machos y hembras (Figura 7). El 62% de la muestra de individuos radio-marcados (8/13) presentó períodos de supervivencia similares entre machos y hembras hasta los dos meses de vuelo aproximadamente (entre 56 y 76 días de vuelo), basándonos en las localizaciones y suponiendo que los individuos no observados hayan muerto (Figura 7).



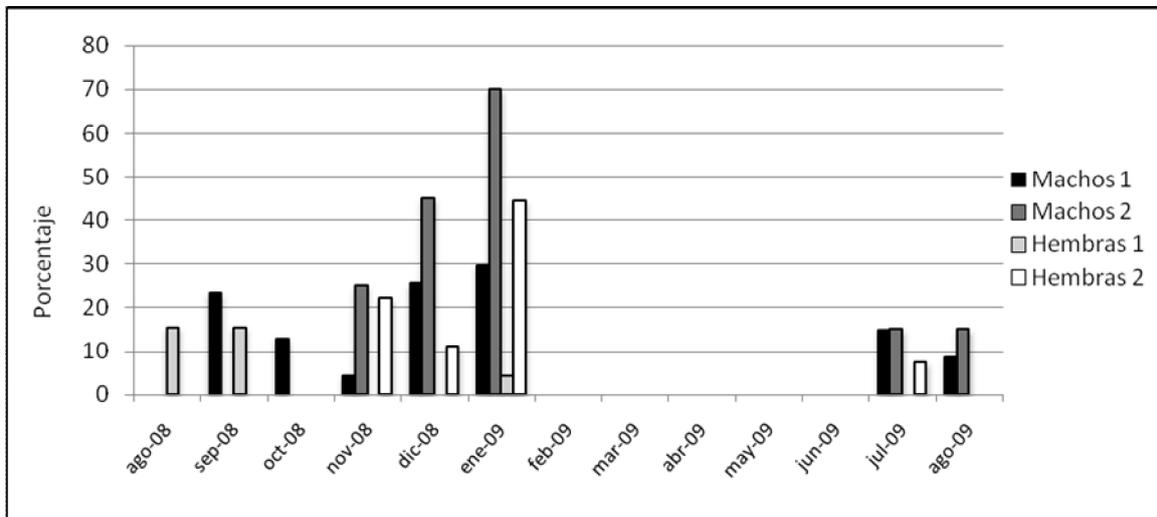
**FIGURA 7.** Supervivencia mínima conocida de los individuos radio-marcados en función de sus primeros 90 días de vuelo. Porcentaje basado en el total de machos (6) y hembras (7) con radio-transmisores. Incluye localizaciones sin uso de la telemetría.

### 7.3. Localizaciones de individuos no radio-marcados

Setenta y tres juveniles fueron avistados entre agosto 2008 y enero 2009 y entre julio y agosto 2009 (Tabla 3; Figura 8). Esta cifra representa el 53% de los juveniles nacidos de ambas cohortes del año 2008, en el área de estudio, (139 volantones) (Tabla 3). Algunos de ellos fueron vistos con los juveniles radio-marcados y otros formando otras bandadas. Entre noviembre 2008 y enero 2009 se obtuvieron los mayores porcentajes de avistamientos (Figura 8), debido a que el esfuerzo realizado en campo durante éste período fue mayor que en resto de los meses, en los cuales otros investigadores obtuvieron datos ocasionales. Aunque este mayor esfuerzo coincidió con el comienzo del período de vuelo de los juveniles de la segunda cohorte del año, se obtuvieron registros de juveniles de ambas cohortes (Tabla 3; figura 8). Del total de juveniles avistados, 43 pertenecían a la primera cohorte (junio ó septiembre) y 30 a la segunda cohorte (octubre ó diciembre) (Tabla 3). Debido a que nació un mayor número de pichones de la primera cohorte (92 volantones) que de la segunda (47 volantones), las cifras de avistamientos representan el 47% y 64% de los volantones de la primera y segunda cohorte de la época reproductiva del año 2008, respectivamente (Tabla 3).

**TABLA 3.** Número de juveniles nacidos en cada cohorte y cantidad de ellos que fue avistada. Se indican los totales por cohorte y sexo. Se indica entre paréntesis los porcentajes de individuos avistados con respecto a los nacidos de cada sexo y cohorte. No están incluidos los individuos radio-marcados.

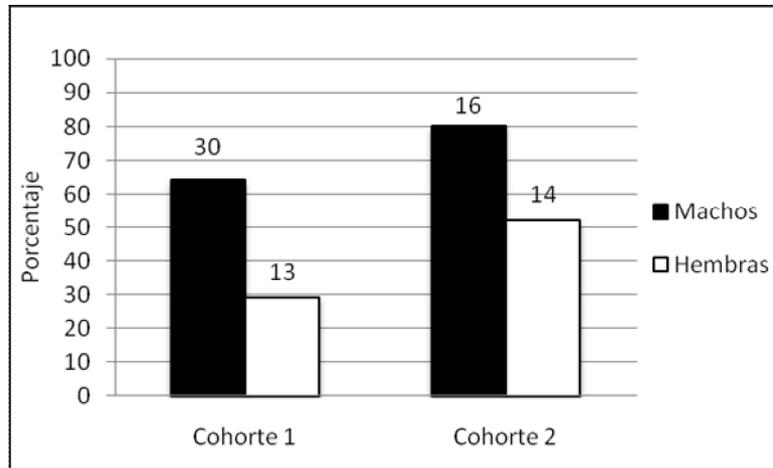
	Cohorte 1		Cohorte 2		Totales	
	Nacidos	Avistados	Nacidos	Avistados	Nacidos	Avistados
Machos	47	30 (64%)	20	16 (80%)	<b>67</b>	<b>46</b>
Hembras	45	13 (29%)	27	14 (52%)	<b>72</b>	<b>27</b>
Totales	92	43 (47%)	47	30 (64%)	<b>139</b>	<b>73 (53%)</b>



**FIGURA 8.** Porcentaje de machos y hembras juveniles observados mensualmente, en base al total de individuos nacidos de cada sexo en cada cohorte. No hubo muestreo en el período de febrero a junio. No incluye individuos radio-marcados. 1: 1ra cohorte; 2: 2da cohorte.

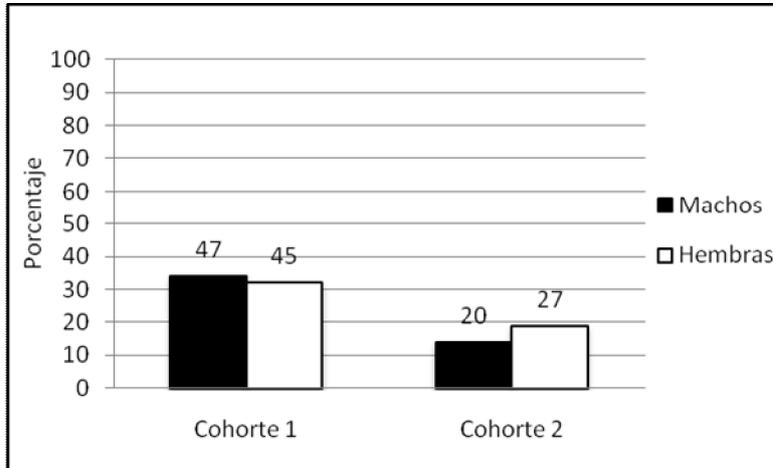
De los 73 juveniles encontrados, se observaron casi el doble de machos que de hembras (1,7:1) ( $P < 0,001$   $X^2 = 34,7$ ). Fue avistado el 69% del total de machos ( $N= 67$ ) y el 38% del total de las hembras ( $N= 72$ ) nacidos en la temporada reproductiva del 2008 (Cohorte 1:  $P < 0,001$ ;  $X^2 = 28,905$ . Cohorte 2:  $P = 0,007$ ;  $X^2 = 7,059$ ). Aún cuando el esfuerzo realizado en campo fue mayor desde que comenzaron a volar los juveniles de la segunda cohorte (noviembre ó diciembre ó enero), la tendencia observada de un mayor número de machos que de hembras fue apreciable en ambas cohortes (Tabla 3); sin embargo, en proporción a los nacidos en cada camada del año 2008, el mayor porcentaje de avistamientos lo presentaron los machos de la segunda cohorte (80%, Figura 9). Por su parte, de las hembras de la primera cohorte solo 29% de ellas fueron avistadas, y de la segunda el 52% (Figura 9). Estos porcentajes no están influenciados por la cantidad de machos y hembras que volaron en la temporada, ya que ésta fue proporcional (67 machos y

72 hembras), incluso en la segunda cohorte nacieron ligeramente más hembras que machos



(Tabla 3, Figura 10).

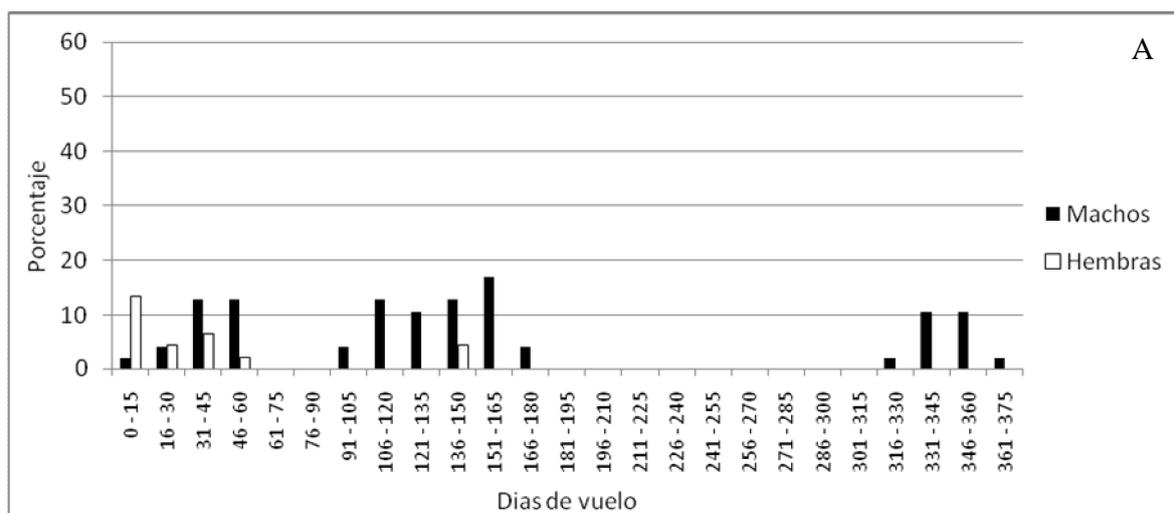
**FIGURA 9.** Proporción de machos y hembras juveniles avistados con respecto al total de volantes machos (Cohorte 1: 47; Cohorte 2: 20) y hembras (Cohorte 1: 45; Cohorte 2: 27) de cada cohorte del año 2008. Se indica el número de avistados de cada sexo en cada cohorte. No incluye individuos radio-marcados.



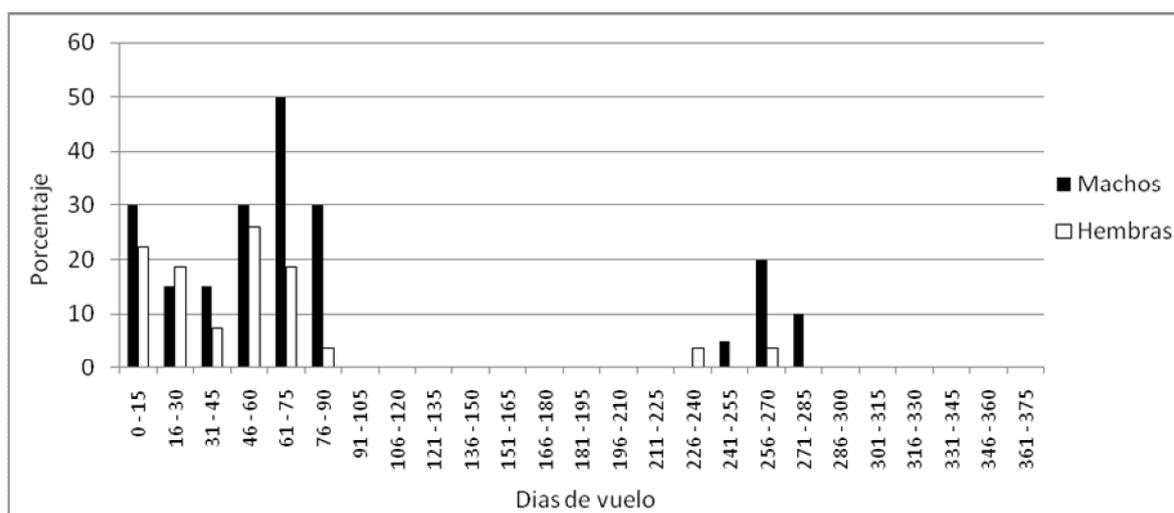
**FIGURA 10.** Proporción de machos y hembras nacidos en cada cohorte con respecto al total de volantes del 2008 (N =139). Se indica el número de individuos nacidos de cada sexo en cada cohorte. No incluye a los radio-marcados.

Las hembras de la primera cohorte, además de ser avistadas en menor proporción que los machos de su misma cohorte ( $P < 0,001$ ;  $X^2 = 28,905$ ), tenían menos de 45 días de haber abandonado el nido (a excepción de un par de hembras de 140 días de vuelo

aproximadamente), mientras que los machos fueron vistos a edades más variables (de hasta 365 días de vuelo) (Figura 11A). Entre machos y hembras de la segunda cohorte, las diferencias entre sus porcentajes de avistamientos son menores que aquellas que presentaron los juveniles de la primera cohorte ( $P = 0,007$ ;  $X^2 = 7,059$ ). Además, los machos y hembras de la segunda cohorte fueron avistados en edades similares (Figura



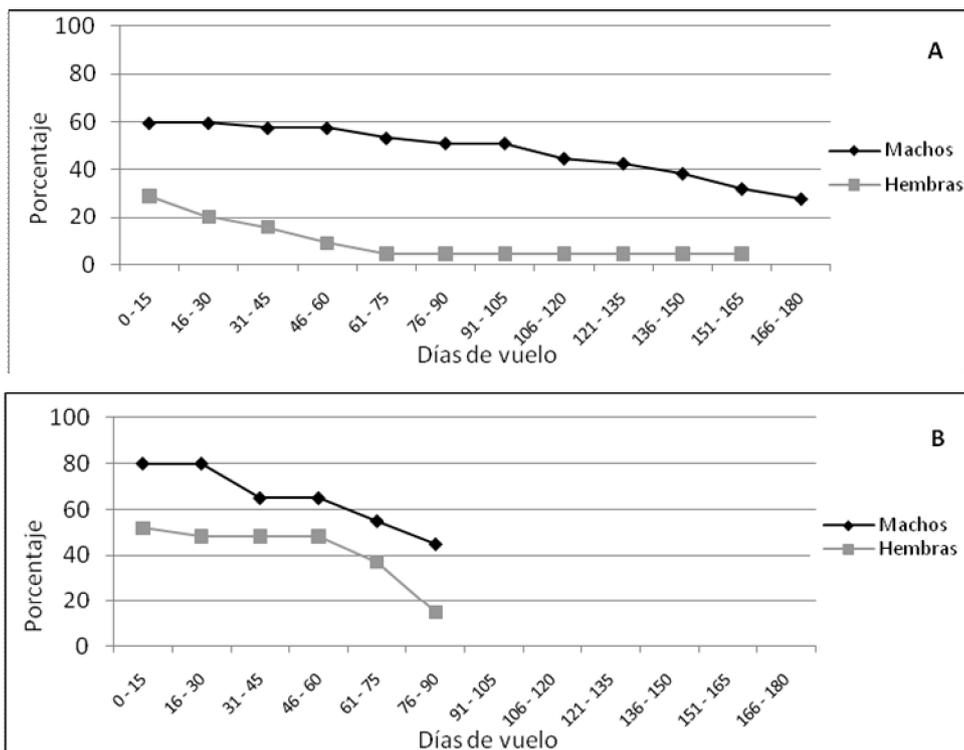
11B). Durante casi todo el período de estudio fueron vistos machos de ambas cohortes, a diferencia de lo ocurrido con las hembras, quienes, en algunas ocasiones, solo fueron vistas aquellas pertenecientes a la segunda cohorte (Figura 8).



**FIGURA 11.** Porcentaje de juveniles avistados de cada cohorte en función de los días de vuelo. Porcentajes con respecto al total de machos (1ra cohorte: 47; 2da cohorte: 20) y hembras (1ra cohorte: 45; 2da cohorte: 27) nacidos en el 2008, No se muestreó cuando los juveniles de la primera cohorte tenían entre 91 y 225 días de vuelo, y los de la segunda cohorte entre 182 y 315 días de vuelo. A: 1ra cohorte; B: 2da cohorte. No incluye individuos radio-marcados.

#### 7.4. Supervivencia mínima de individuos no radio-marcados

De manera global, tanto de la primera como de la segunda cohorte, los porcentajes de supervivencia mínima de los machos fueron mayores que los de las hembras. En el caso de la primera cohorte, en los primeros 15 días de vuelo, el porcentaje de supervivencia de los machos es casi el doble que el de las hembras (Figura 12A). En la segunda camada los porcentajes de supervivencia de machos y hembras fueron disminuyendo de manera proporcional, sin embargo, las hembras siempre presentaron menores porcentajes que los machos (Figura 12B). Tanto para las hembras de la primera como para las de la segunda cohorte (Figura 12A y 12B), los tres primeros meses de edad parecen ser cruciales para la supervivencia, ya que sus porcentajes de supervivencia disminuyen marcadamente durante este período.



**FIGURA 12.** Supervivencia local de los individuos avistados en función de sus días de vuelo. Porcentaje del total de machos y hembras nacidos en cada cohorte (Machos: 1ra cohorte: 47; 2da cohorte: 20; Hembras: 1ra cohorte: 45; 2da cohorte: 27). A: 1ra cohorte; B: 2da cohorte. No incluye individuos radio-marcados.

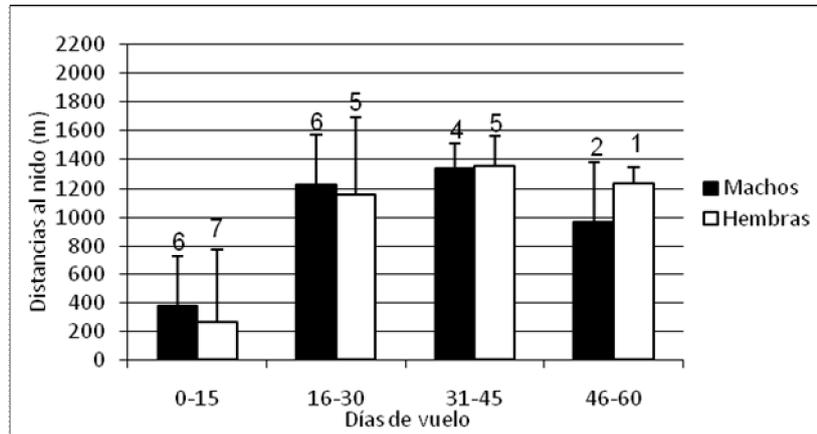
### **7.5. Distancias de dispersión de individuos radio-marcados**

Las distancias de dispersión obtenidas de los individuos radio-marcados en sus primeros meses de vuelo, fueron menores de 1,8 Km (Figura 13). Los primeros 15 días de vuelo, tanto machos como hembras fueron observados, en promedio, a menos de 400 metros del nido. De 16 a 30 días de vuelo, los juveniles incrementaron las distancias al nido (Figura 13). La tendencia general fue de ir aumentando las distancias de dispersión hasta los primeros 45 días de vuelo, alcanzando distancias cercanas a 1400 metros. Entre los 46 y 60 días de vuelo, los únicos machos vistos tendieron a desplazarse a zonas más cercanas a los nidos donde nacieron, mientras que las hembras, a estas edades, se mantuvieron por encima de 1200 metros (Figuras 13 y 14).

De los datos adicionales obtenidos de tres machos y cuatro hembras radio-marcados, luego del cese del funcionamiento de los radiotransmisores, M18 fue visto entre los 46 y los 60 días de vuelo a más de 1 kilómetro de su nido (Figura 14 A). Dos machos (M17 y M94) se acercaron a sus respectivos nidos entre los 61 y los 76 días de vuelo, encontrándose alrededor de los 100 metros (Figura 14 A). Posteriormente, cerca del año de edad, M17, M18 y M94, fueron vistos entre 160 y 360 metros de distancia de sus nidos. En el caso de las hembras, entre sus 46 y 60 días de vuelo, se mantuvieron entre los 1000 y los 1500 metros. Entre los 61 y 76 días de vuelo, se encontraron dos hembras, una a más de

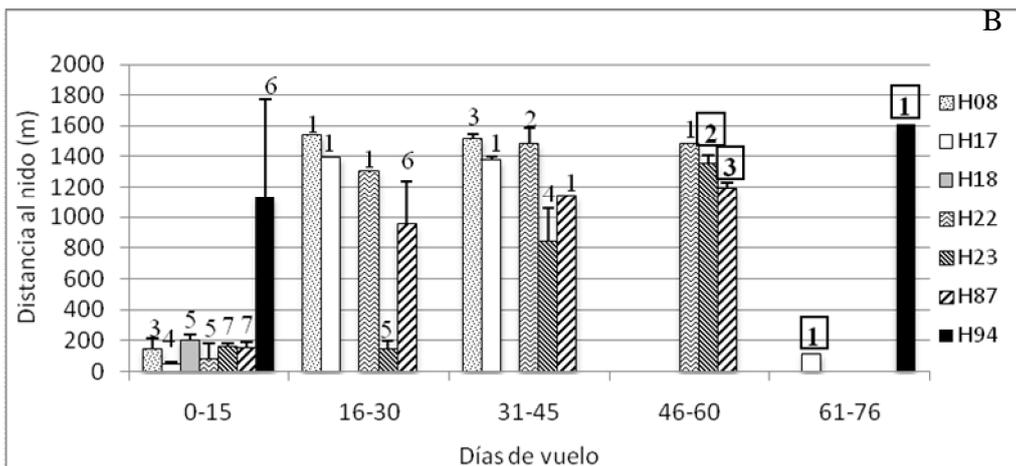
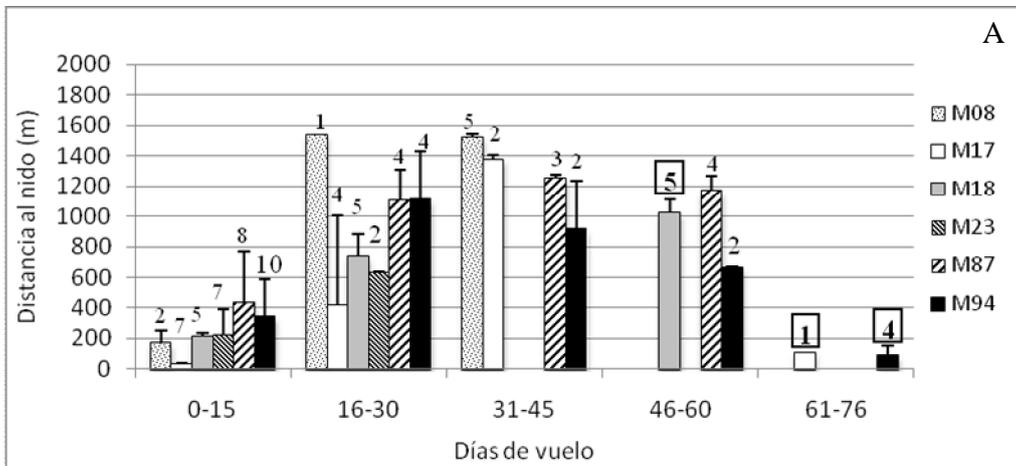
1500 metros del nido (H94) y otra (H17) se acercó a su nido a 100 metros (Figura 14 B).

Cerca del año de edad, H23 fue encontrada cerca de 90 metros de su nido y H87 se



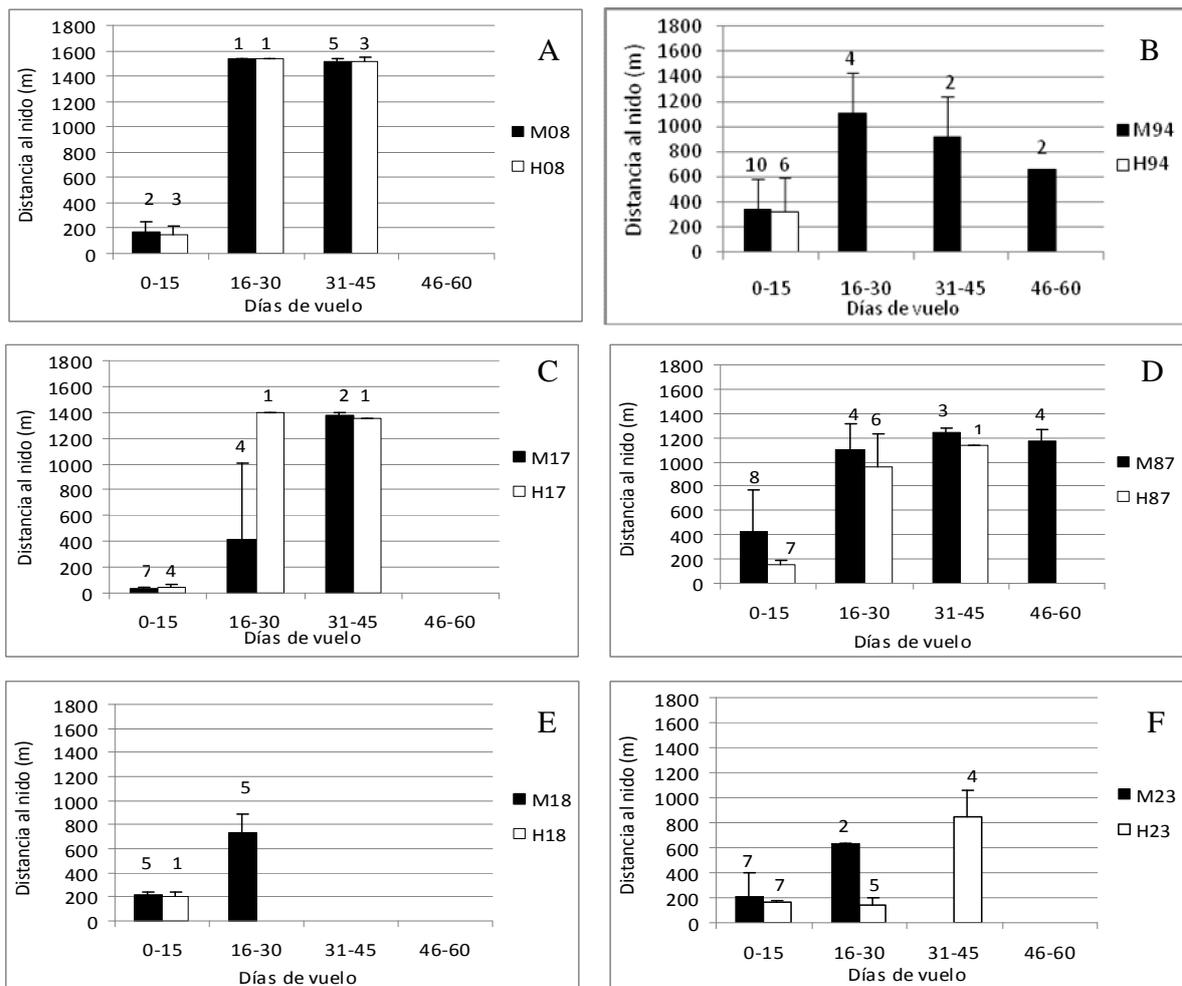
reprodujo a 2 Km de su nido de nacimiento.

**FIGURA 13.** Promedio de las distancias máximas de machos y hembras radio-marcados en intervalos de días de vuelo. Se indica la desviación estándar y número de individuos involucrados. Solo avistamientos con telemetría. Incluye la hembra H22.



**FIGURA 14.** Promedio de las distancias al nido de los machos (A) y hembras (B) radio-marcados, por intervalos de días de vuelo, en sus tres primeros meses de vida. Se indica desviación estándar y número de localizaciones. Incluye avistamientos sin el uso de telemetría, encerrados en un recuadro. Machos: M, hembras: H, y el número del nido.

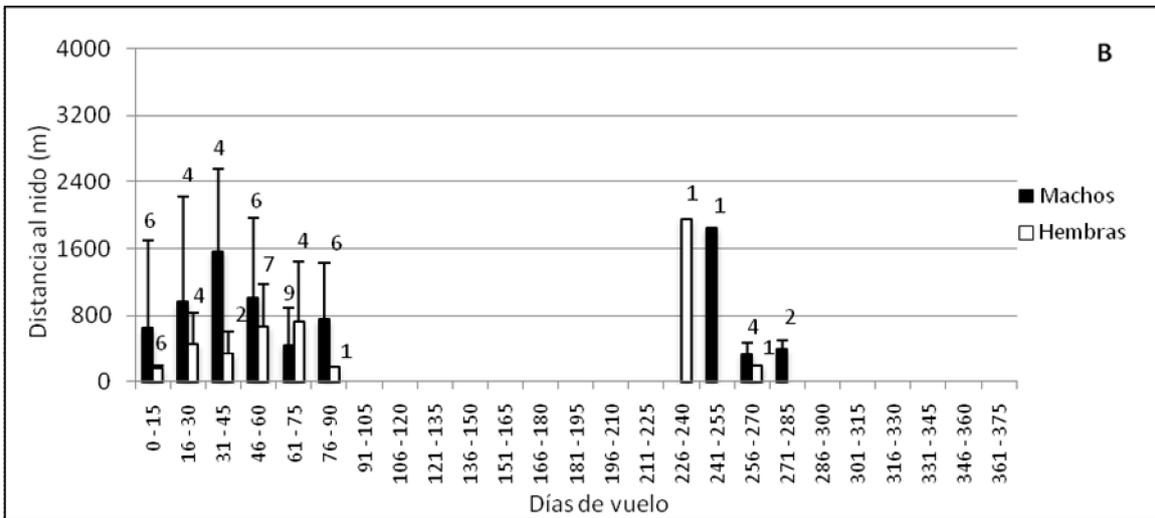
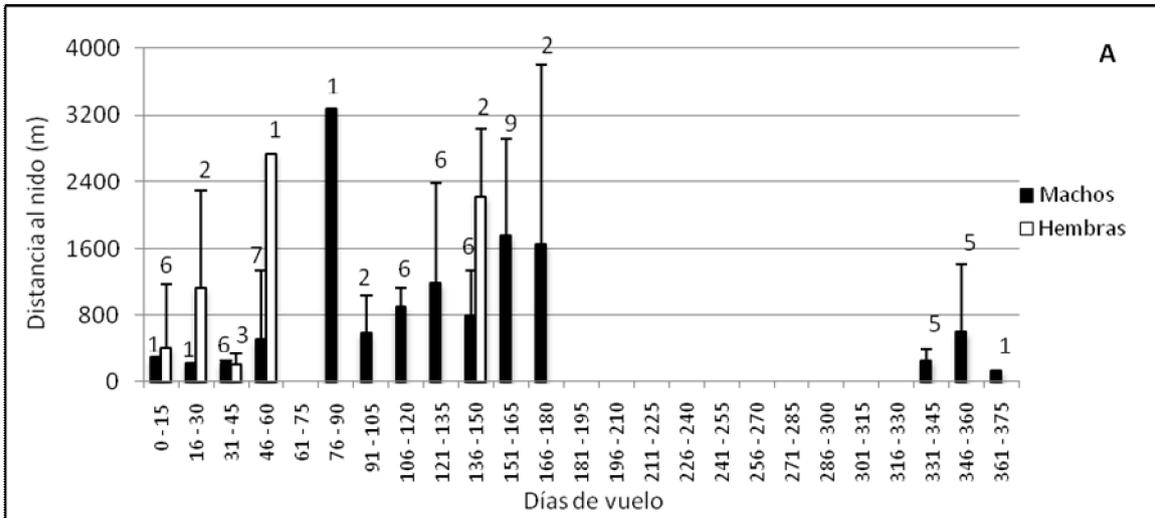
Todas las parejas de hermanos fueron encontradas juntas al menos una vez, principalmente durante los primeros 15 días de vuelo (Figura 15). Las hembras de los nidos 18 y 94, no fueron detectadas con telemetría luego de los 15 días de vuelo. Una de las seis parejas (nido 08) permaneció junta durante los primeros 45 días de vuelo (Figura 15 A). Otras dos parejas (nido 17 y nido 87) ocasionalmente fueron encontrados juntos, presentando distancias de dispersión similares entre hermanos, hasta los 45 días de vuelo (Figura 15 C y D). La pareja del nido 23 en muy pocas ocasiones fue encontrada junta, por lo que las distancias luego de los 15 días de vuelo, son diferentes.



**FIGURA 15.** Promedio de distancias a nido por intervalos de días de vuelo, comparando entre parejas de hermanos machos y hembras, durante los dos primeros meses de vuelo. Se indica desviación estándar y número de localizaciones involucradas en cada promedio. Sólo datos obtenidos con telemetría. Machos: M, hembras: H, y el número del nido. No se incluye la hembra H22.

### **7.6. Distancias de dispersión de individuos no radio-marcados**

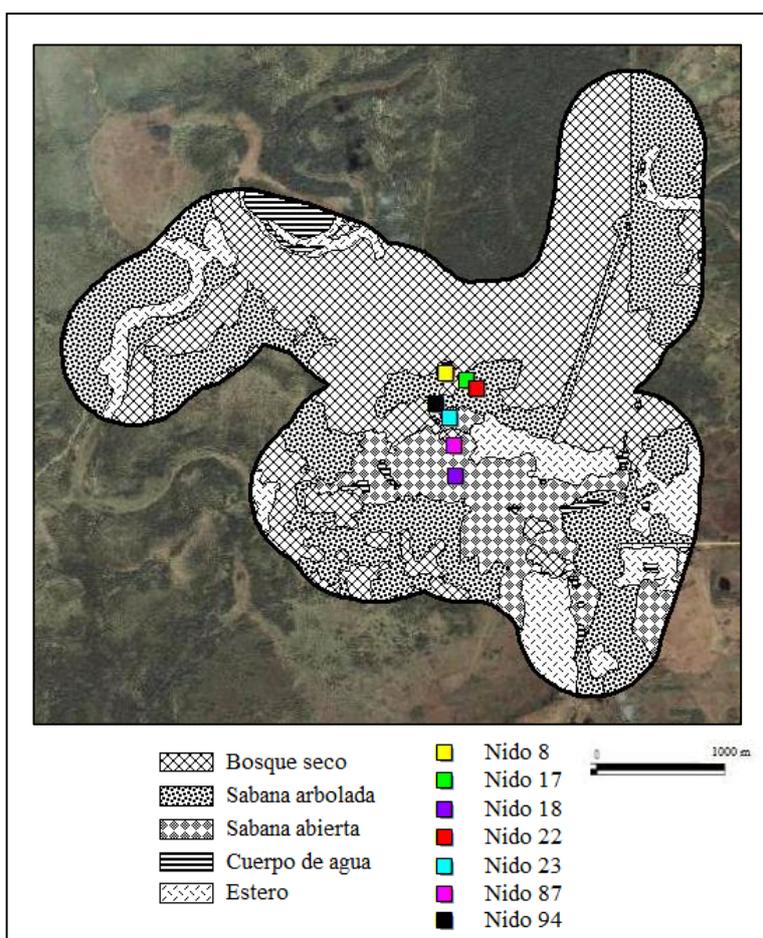
En general, las distancias al nido obtenidas entre machos y hembras de ambas cohortes estudiadas, no presentaron diferencias significativas ( $t = -0,253$ ;  $p = 0,817$ ). Comparando por cohorte, en la primera, las hembras presentaron distancias promedio ligeramente mayores que los machos (Figura 16). Sin embargo, comparando las distancias obtenidas en los primeros 60 días de vuelo, las diferencias encontradas no son significativas ( $t = -1,577$ ;  $p = 0,212$ ) (Figura 16). Entre los juveniles pertenecientes a la segunda cohorte, los machos mostraron mayores distancias promedio que las hembras de su misma edad ( $t = 3,218$ ;  $p = 0,048$ ) (Figura 16). Hasta los 60 días de vuelo, las distancias entre hembras de diferente cohorte no presentaron diferencias significativas ( $t = 1,48$ ;  $p = 0,235$ ), mientras que los machos de la segunda cohorte presentaron mayores distancias que aquellos de la primera ( $t = -3,405$ ;  $p = 0,042$ ). Datos adicionales muestran que una hembra juvenil fue vista fuera del área de estudio a sus 46 días de vuelo, a una distancia de 2749 metros de su nido. Además, fueron vistos en el área de estudio dos machos nacidos en un área de nidos artificiales a más de 3 Km de distancia de nuestra área de estudio.



**FIGURA 16.** Promedio de distancias a nido de machos y hembras de la primera (A) y segunda cohorte (B), en función de intervalos de días de vuelo. Se indica desviación estándar y número de individuos. No están incluidos los individuos radio-marcados.

### 7.7. Frecuencia de uso de los tipos de vegetación por juveniles radio-marcados

El territorio total del área de estudio (11,39 km<sup>2</sup>), incluyó bosque seco, sabana arbolada, sabana abierta, esteros y cuerpos de agua. Los individuos fueron localizados solo en bosque seco, sabana arbolada y sabana abierta, mientras que en los esteros y cuerpos de agua, que abarcaban el 19 y el 2 por ciento del área de estudio total respectivamente, no se obtuvieron localizaciones de individuos. El territorio usado fue de 8,98 Km<sup>2</sup>, del cual 48% abarcó el bosque seco, 39% de sabana arbolada y 13% de sabana abierta (Figura 17).



**FIGURA 17.** Imagen satelital del área de estudio dentro del Hato Masaguaral. Se indica el área de muestreo con los tipos de vegetación observados, cuerpos de agua y esteros. Se señalan los nidos artificiales donde nacieron los individuos radio-marcados.

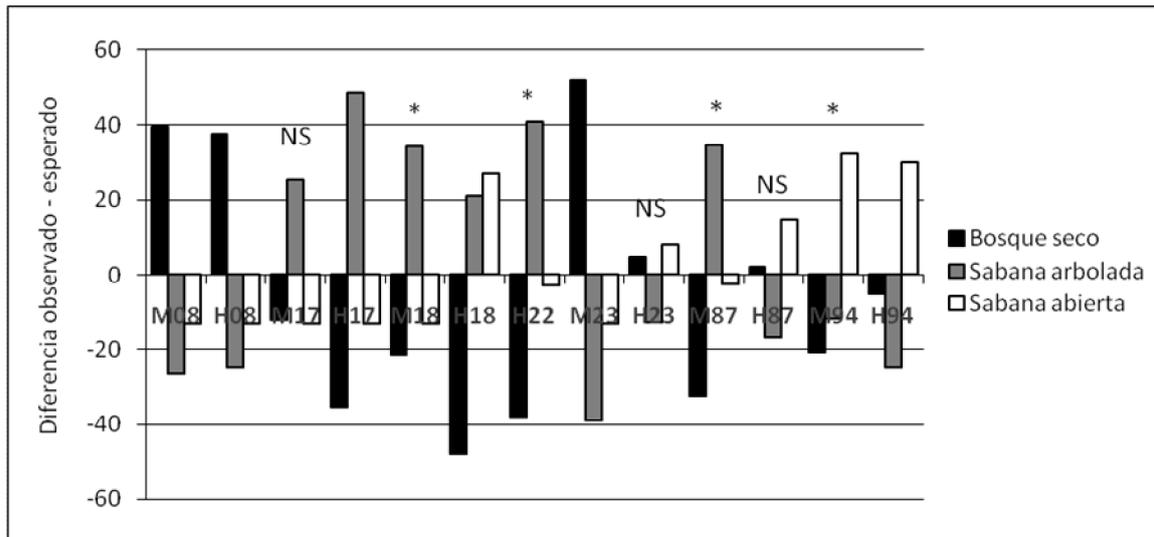
Durante los tres primeros meses de vida, el 44% de las localizaciones de los juveniles radio-marcados fueron en las sabanas arboladas, 39% en zonas de bosque seco y 17% en sabana abierta (Tabla 4). Considerando las frecuencias de uso de la vegetación de acuerdo a la disponibilidad, de los siete juveniles radio-marcados que presentaron datos suficientes para hacer la prueba estadística (M17, M18, M87, M94, H22, H23, H87), tres individuos (M17, H23 y H87) usaron la vegetación de manera proporcional a la extensión de sus áreas (Figura 18), tres (M18, M87 y H22) frecuentaron la sabana arbolada en mayor proporción que su extensión y solo un individuo (M94), usó en mayor proporción la sabana abierta. En general, las zonas de bosque seco tendieron a ser frecuentadas ligeramente en menor proporción que su extensión en el área de estudio, mientras que las sabanas arboladas y las sabanas abiertas fueron frecuentadas en mayor proporción a lo esperado para el tamaño de estas áreas (Figura 18).

De manera global, la mayoría de los individuos radio-marcados nacidos en sabana abierta, tendieron a frecuentar sabana arbolada o bosque seco, y el resto de los individuos nacidos en bosque seco o sabana arbolada tendieron a permanecer en el mismo tipo de vegetación del lugar de nacimiento (Ver Anexo 3).

**TABLA 4.** Significancia de la prueba Chi cuadrado sobre la proporción de uso de los tipos de vegetación (con respecto a la proporción de área total disponible de cada tipo de vegetación). Datos obtenidos de los siete individuos que presentaron más de 9 localizaciones.

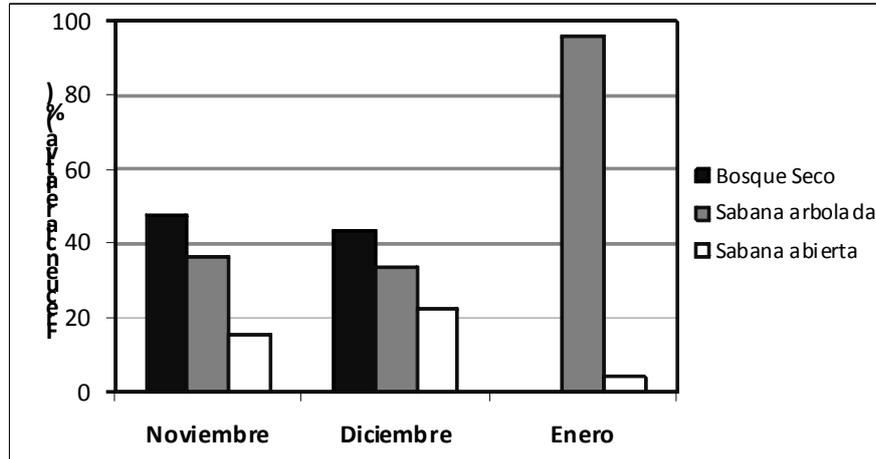
	X <sup>2</sup>	Probabilidad
M17	4,5600	0,1000
<b>M18</b>	<b>7,9100</b>	<b>0,0200</b>
<b>M87</b>	<b>10,0600</b>	<b>0,0100</b>
<b>M94</b>	<b>20,5600</b>	<b>0,0001</b>

<b>H22</b>	<b>7,3900</b>	<b>0,0200</b>
H23	1,8000	0,4000
H87	4,3400	0,1100

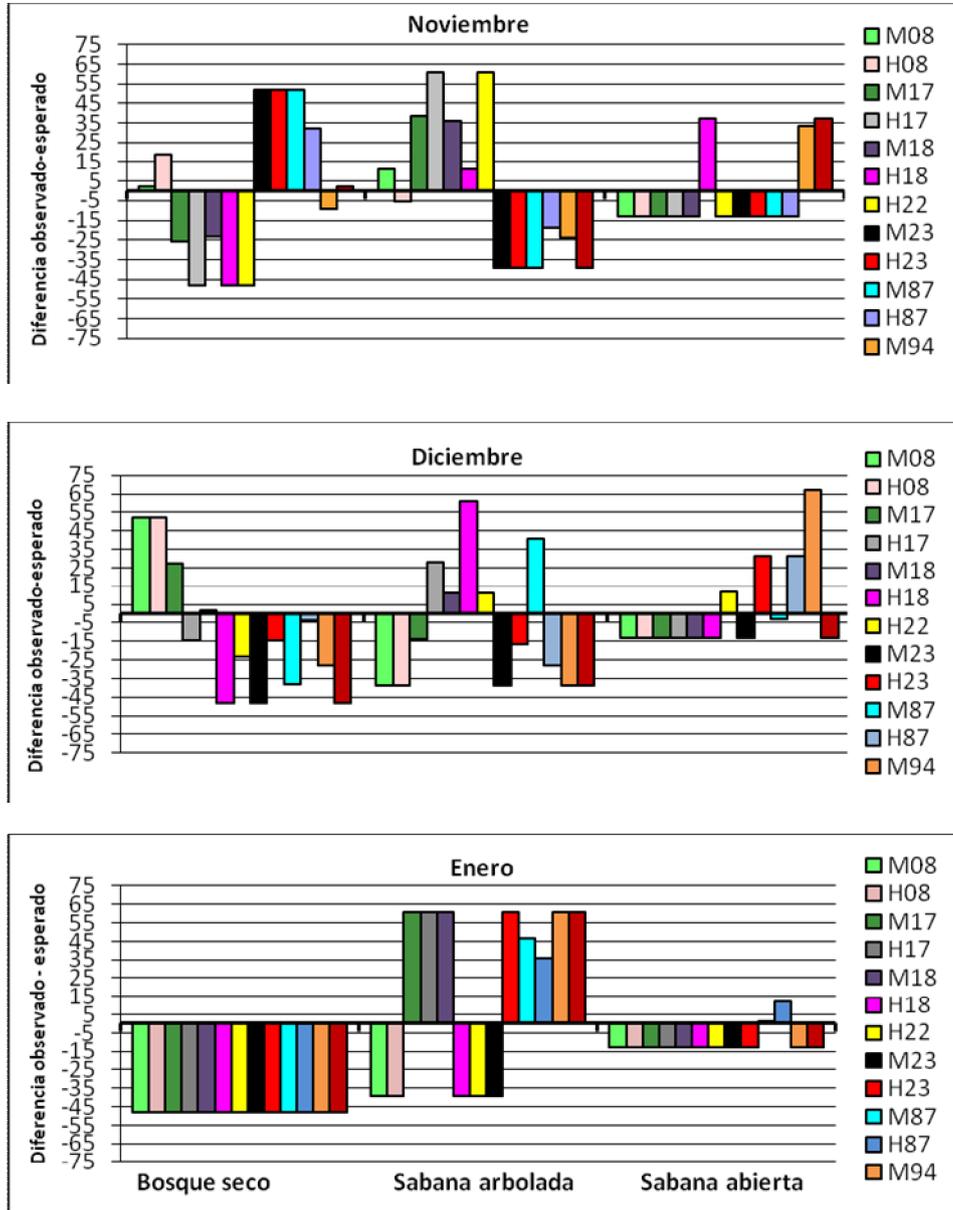


**FIGURA 18.** Diferencias entre las proporciones observadas y esperadas de uso de vegetación por parte de los juveniles radio-marcados en sus primeros tres meses de vida (noviembre y diciembre 2008 y enero 2009), de acuerdo al porcentaje de extensión de cada tipo de vegetación en el área total de muestreo. Machos: M, hembras: H, y el número del nido. Se indican aquellos datos con los que se hizo la prueba Chi cuadrado, resultados significativos: \*, resultados no significativos: NS. Incluye solo localizaciones con el uso de telemetría.

En cuanto las variaciones temporales en el uso de la vegetación, la tendencia general observada en el primer mes de vuelo (noviembre) de los juveniles radio-marcados, fue un mayor porcentaje de localizaciones en el bosque seco y de ir disminuyendo con el tiempo. Los individuos radio-marcados presentaron mayores porcentajes de localizaciones en zonas de sabana arbolada y bosque seco, aun aquellos juveniles nacidos en sabana abierta. Sin embargo, las localizaciones en bosque seco, de noviembre a enero disminuyeron para todos los individuos radio-marcados, siendo el área de mayor extensión (Figura 19).



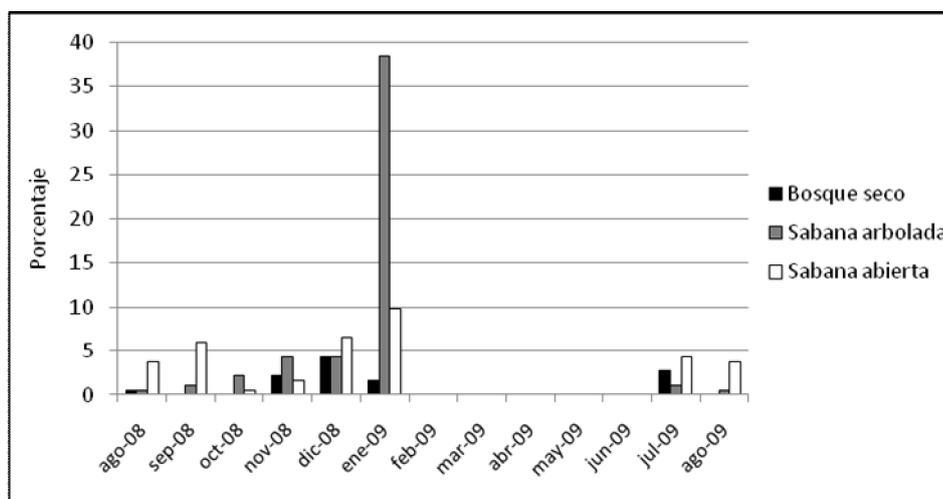
**FIGURA 19:** Total de localizaciones mensuales de los juveniles radio-marcados en cada tipo de vegetación. Incluye avistamientos sin uso de telemetría.



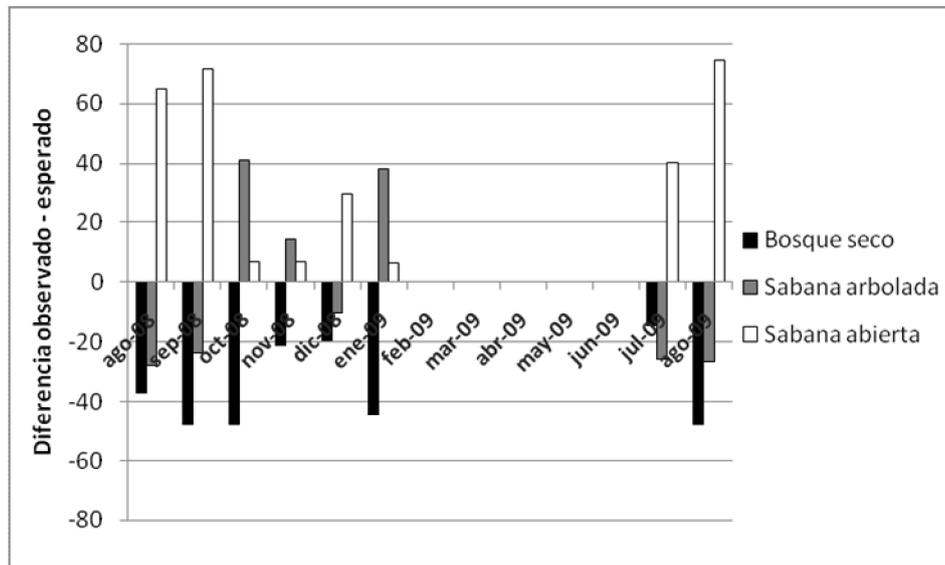
**FIGURA 20.** Diferencia de las proporciones observadas y proporciones esperadas de uso de vegetación de cada mes, por parte de los juveniles radio-marcados en los primeros tres meses de vida (noviembre y diciembre 2008 y enero 2009), de acuerdo al porcentaje de extensión de cada tipo de vegetación en el área total de muestreo. Machos: M, hembras: H, y el número del nido. Incluye localizaciones sin el uso de telemetría. El macho M87 es el único individuo con datos de enero obtenido con telemetría.

## 7.8. Frecuencia de uso de los tipos de vegetación por juveniles no radio-marcados

Los individuos avistados, no radio-marcados, presentaron una tendencia similar a los radio-marcados en cuanto a la frecuencia de uso de la sabana arbolada, con el 52% de las localizaciones en este tipo de vegetación. A diferencia de los individuos radio-marcados, las localizaciones en sabana abierta (36%) superan las de bosque seco (11%) (Figura 20), aún cuando la sabana abierta abarcó menor porcentaje del área de estudio, comparada con el área del bosque seco (Figura 21). Sin embargo, estas diferencias pueden estar asociadas a la facilidad de observación de los individuos en zonas de menor cobertura vegetal.



**FIGURA 21.** Porcentaje de localizaciones de todos los individuos avistados en cada uno de los tipos de vegetación en cada mes, basado en el total de localizaciones (187). No incluye individuos radio-marcados.



**FIGURA 22.** Diferencias de las proporciones observadas y proporciones esperadas de uso de vegetación mensual, por parte de los juveniles no radio-marcados, de acuerdo al porcentaje de extensión de cada tipo de vegetación en el área total de muestreo. No incluye individuos radio-marcados.

## 7.9. Interacciones sociales

Los individuos radio-marcados se observaron con frecuencia junto a otros individuos (con y sin anillos de identificación pertenecientes al proyecto), formando grupos de dos a 59 individuos (Figura 22), encontrándose en ocasiones varios juveniles con radio en un mismo grupo. De 93 grupos diferentes de individuos avistados, sólo en nueve se encontraron padre o madre en el mismo grupo que los hijos (Tabla 5), y sólo en 14 grupos se encontraron de dos a cuatro hermanos (3 grupos de individuos radio-marcados y 11 grupos de individuos no radio-marcados; Tablas 5 y 6). Padres e hijos fueron observados interactuando, acicalándose mutuamente o los padres alimentando a los pichones. Estas interacciones fueron observadas cuando los juveniles tenían entre dos y 15 días de vuelo (Tabla 5). Entre hermanos, no se reportaron interacciones, solo fueron vistos juntos en grupos de 3 a 30 individuos, hasta con 143 días de vuelo (Tabla 6).

**TABLA 5.** Individuos radio-marcados y otros individuos vistos en grupos con sus padres o hermanos. Se indica si fueron (SI) o no (NO) observadas interacciones entre padres e hijos. Machos: M, hembras: H, y el número del nido. Se incluyen tres machos no radio-marcados, identificados como M1, M2 y M3.

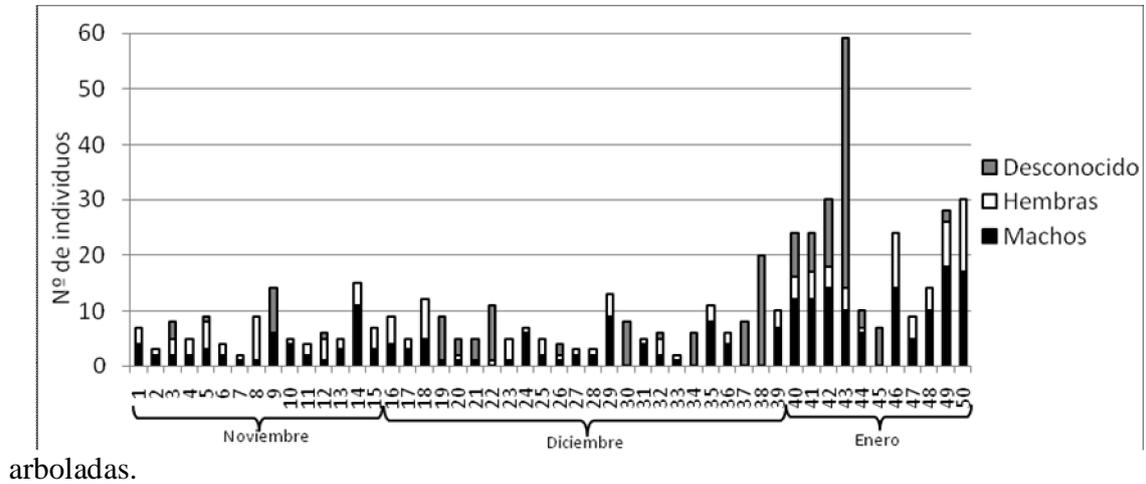
Individuo	Días de vuelo	Padres	Hermanos	Interacciones
H17	2	Padre	1	SI
M17	5			
M23	4	Madre	1 - 1	SI
M87	3	Padre y Madre	-	SI
H87	9			
H94	10	Padre y Madre	-	SI
M94	15			
M94	63	Madre	1	NO
M94	71	Madre	-	NO
M1	75	Madre	-	NO
M2	152	Madre	-	NO
M3	159	Padre	-	NO

**TABLA 6.** Grupos de individuos no radio-marcados en los que se encontraban hermanos. Se indica días de vuelo y tamaño de grupo. Machos: M, hembras: H.

Grupo	Hermanos	Días de vuelo	Tamaño de grupo
1	M	1	7
	H	2	
	H	9	
	H	10	
2	M	14	3
	H	18	
3	M	47	24
	H	53	
	H	55	
4	H	50	24
	M	50	
5	M	43	24
	H	48	
6	H	57	30
	H	58	
7	M	50	28
	M	56	
	H	56	
	H	58	
8	M	68	30
	H	71	
9	M	99	15
	M	107	
10	M	104	2
	M	106	
11	M	140	6
	M	143	

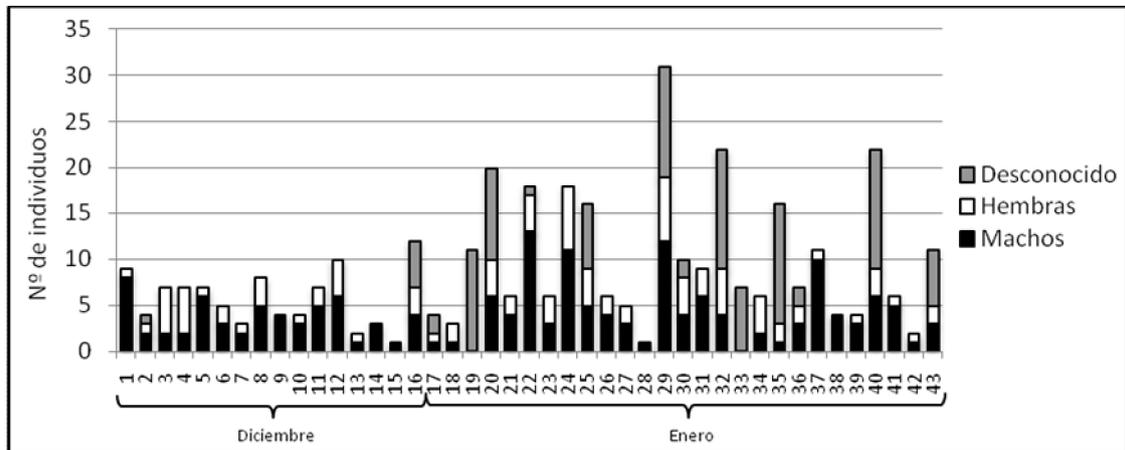
En términos generales, el tamaño de grupo, incluyendo juveniles con radio se incrementó con el tiempo (Figura 22). Para el primer mes de vuelo de los individuos radio-marcados (noviembre), los grupos estuvieron compuestos en promedio por  $7 \pm 3,7$  ( $n = 15$ ; 2 - 15) individuos por grupo. En diciembre los grupos tenían un tamaño promedio de  $8 \pm 4,4$  ( $n = 25$ ; 2 - 20) individuos. Y por último, en enero los grupos tenían entre siete y 59 individuos, presentando un promedio de  $24 \pm 11,4$  ( $n = 11$ ; 7 - 59) individuos. Los grandes

grupos generalmente fueron vistos alimentándose en el estrato herbáceo de las sabanas



Otras bandadas observadas, además de aquellas en las que se encontraban los juveniles con radio, también mostraron el patrón de ir aumentando el número de individuos por grupo en el tiempo, aunque no tan marcado (Figura 23). En diciembre los grupos

**FIGURA 23.** Tamaño del grupo y composición de sexos en los que se observaron los juveniles radio-marcados en el tiempo (Grupos del 1 al 15: noviembre; del 16 al 39; diciembre y del 40 al 50: enero). Incluye individuos radio-marcados, otros juveniles, adultos e individuos no anillados. Desconocidos: no identificados como macho o hembra.



**FIGURA 24.** Tamaño de grupo y composición de sexos de individuos observados en el tiempo (del grupo 1 al 16: vistos en diciembre, del 17 al 43: vistos en enero). Incluye juveniles, adultos e individuos no anillados. No incluye individuos radio-marcados. Desconocidos: no identificados como macho o hembra.

## 8. DISCUSIÓN

El proceso de dispersión postnatal fue evaluado en los primeros tres meses de vida de los juveniles, período en el que se hizo este estudio, con el objetivo de observar las tendencias que explicasen la desproporción en la relación de sexos de *Forpus passerinus* en la etapa adulta. Sin embargo, la dispersión postnatal se refiere a la distancia de dispersión del lugar de nacimiento al de la primera reproducción (Greenwood y Harvey, 1982). Sólo se obtuvo, a través de un avistamiento, una distancia lineal de dispersión postnatal de una hembra radio-marcada, desde su nido de nacimiento (Figura 1, área 2) hasta el nido de su primera reproducción (2 Km) (Figura 1, área 1). Estudios previos de la especie, han reportado juveniles nacidos en una de las áreas de nidos y han sido vistos en la otra, áreas que distan entre 600 y 2500 metros. Los adultos, por su parte, suelen dispersarse poco (Sandercock y col., 2000; Sandercock y Beissinger, 2002), aunque algunos de ellos se han reproducido en ambas áreas (Beissinger, 2008). En otro psitácido, la Cotorra Argentina (*Myiopsitta monachus*), las distancias de dispersión postnatal promedio son de 1,2 Km (Martín y Bucher, 1993).

El seguimiento de los juveniles radio-marcados de *Forpus passerinus*, en sus tres primeros meses de vida, sugiere que machos y hembras presentan tasas de supervivencia similares y que las hembras se dispersan mayores distancias que los machos. Estas tendencias de supervivencia y dispersión, junto con el patrón consistente de avistamientos de menos hembras a través del tiempo, que se observó en ambas cohortes de juveniles no radio-marcados nacidos en el año 2008, sugiere que el sesgo en la proporción de sexos en la

población de Periquitos Mastranteros debe estar influenciado principalmente por la dispersión, en lugar de altos índices de mortalidad de las hembras juveniles.

Durante los tres meses de seguimiento de los juveniles radio-marcados, no se obtuvo evidencias de mortalidad, ni de efectos negativos de los radiotransmisores. Los machos y hembras radio-marcados presentaron períodos de supervivencia similares, registrándose el mismo número de machos que de hembras hacia el final del estudio (con telemetría, hasta los 45 días de vuelo: 6 machos y 6 hembras; con avistamientos sin telemetría, hasta los 90 días de vuelo: 3 machos y 4 hembras). A través de avistamientos de juveniles no radio-marcados (53% de volantones del 2008), se observó casi el doble de machos que de hembras (1,7:1), a pesar de que la proporción sexual de nacimientos del año 2008 fue bastante equilibrada (73 machos y 79 hembras). Consecuentemente, los porcentajes de supervivencia local, basados en estos avistamientos, resultaron ser mayores en los machos que en las hembras, lo cual no coincide con la tendencia obtenida con telemetría. Para evaluar la supervivencia, la telemetría se considera el método más apropiado, aún cuando se suele trabajar con un número reducido de individuos, los 13 radio-marcados representaron el 20% de los juveniles nacidos en la segunda cohorte. Los avistamientos por su parte, no proveen información constante sobre los desplazamientos de los individuos, lo cual hace posible confundir mortalidad con dispersión (Alonso y col., 2002). Aún así, los avistamientos de individuos no radio-marcados permitieron estimar el comportamiento general de la población de periquitos de ambas cohortes. Estos resultados sugieren que machos y hembras juveniles de *Forpus passerinus* presentan una supervivencia similar en sus primeros tres meses de vuelo, lo que puede ser una tendencia representativa del primer año de vida de los individuos, ya que los primeros meses de los

volantones suelen ser considerados una etapa crítica en la supervivencia, principalmente por la falta de experiencia en la obtención de alimento y la evasión de depredadores (Caughley, 1978; Anders y col, 1998). Sin embargo, antes del año de edad, otra etapa que puede considerarse crítica para la supervivencia, puede ser el final de la sequía (marzo ó abril), ya que es un período en el cual hay una menor cantidad de semillas en el estrato herbáceo (Pérez y Santiago, 2000), entre las cuales se incluyen las semillas de plantas consideradas alimentos importantes de los Periquitos Mastraneros (*Croton hirtus*, *Hyptis suaveolens*, *Cyperus sp.*; Beissinger y Waltman, 1991; Waltman y Beissinger, 1992; Beissinger, 2008).

Las distancias de dispersión de los juveniles, obtenidas a través de la telemetría, aumentaron a medida que pasaban los días luego de salir del nido. En general, las distancias estuvieron comprendidas entre 30 y 1800 metros desde el nido de nacimiento. Las hembras presentaron ligeramente mayores distancias de dispersión que los machos, especialmente hacia el final del muestreo, cuando dos de los machos se acercaron al área natal. Sin embargo, estas diferencias entre machos y hembras no fueron significativas. De manera global, las distancias de dispersión de juveniles machos y hembras no radio-marcados tampoco presentaron diferencias significativas. Sin embargo, los avistamientos se obtuvieron de individuos no radio-marcados que permanecían en el área de estudio, y aquellos individuos cuyas distancias pudieron hacer evidentes diferencias entre sexos, pudieron haberse dispersado distancias lo suficientemente grandes como para no ser detectadas. Así, considerando que no se detectaron diferencias en la supervivencia entre sexos, la desproporción de machos y hembras obtenida de los individuos no radio-marcados, que fue consistente en ambas cohortes, sugiere que la dispersión diferencial es la

causa potencial del sesgo en el cociente sexual de la población adulta, encontrada en el área de estudio (Sandercock y col. 2000; Veran y Beissinger, 2009).

Las causas de las diferencias entre individuos del mismo sexo entre ambas cohortes de juveniles del *Forpus passerinus*, no son claras. Las diferencias en la proporción de avistamientos que presentan las hembras sugieren que aquellas de la primera cohorte se dispersan a edades más tempranas que las de la segunda cohorte. Sin embargo, esta tendencia podría deberse principalmente a la disparidad del esfuerzo de trabajo entre las cohortes, lo cual hace que se vea acentuada la tendencia observada en las hembras de la primera cohorte de emigrar del área natal a pocos días del vuelo. Para el momento en que las hembras de la segunda cohorte comenzaban a volar, aquellas de la primera pudieron haberse dispersado lo suficiente como para dificultar sus avistamientos. Las tendencias sugieren que las edades en las cuales las hembras emigran del área, está alrededor de dos a tres meses, ya que, en el caso de las hembras nacidas de la primera cohorte, no fueron avistadas luego de los 60 días de vuelo y aquellas nacidas de la segunda cohorte, incluyendo las radio-marcadas, a estas edades presentaron distancias ligeramente mayores que las distancias a nido obtenidas en edades más tempranas.

En el caso de los machos, aquellos nacidos de la primera cohorte tendieron a permanecer en mayor proporción en el área natal, que aquellos de la segunda cohorte. Probablemente esto se debe a que los individuos nacidos en una segunda cohorte, generalmente deben dispersarse grandes distancias en busca de áreas disponibles, ya que los nacidos en cohortes anteriores se establecen en el área natal previamente, lo que sucede en el Carbonero Común, *Parus major* (Dhondt y Hublé, 1968; Greenwood, 1980). En el

caso de *Forpus passerinus*, los movimientos de los machos podrían estar influenciados por la densidad poblacional. Se han registrado comportamientos agresivos de machos hacia parejas establecidas y escasas hembras disponibles como pareja (Waltman y Beissinger, 1992), lo cual sugiere que existe competencia entre los machos por las hembras y por el territorio, como ocurre en machos de *Parus major* (Greenwood y col., 1979; Greenwood y Harvey, 1982).

Los resultados de este trabajo sugieren que los machos son filopátricos y que las hembras se dispersan en mayor proporción. Estas tendencias son comunes en muchas especies de aves (Dhondt y Hublé, 1968; Greenwood y col., 1979; Greenwood y Harvey, 1982; Murphy, 1996; Collister y De Smet, 1997; Daniels y Walters, 2000; Koenig y col., 2000; Forero y col., 2002), y es la tendencia esperada para una especie monógama (Greenwood, 1980) como lo es *Forpus passerinus* (Meyer de Schauensee y Phelps, 1978; Waltman y Beissinger, 1992). En especies monógamas, los machos son escogidos por las hembras como consecuencia de la defensa de los recursos, la familiarización con el área de reproducción y el conocimiento de la ubicación del alimento, la cual favorece a los machos filopátricos (Greenwood, 1980; Forero y col., 2002), especialmente en el caso en que las hembras dependen del macho para su alimentación. En el caso de *Forpus passerinus*, las hembras que son más alimentadas por su pareja durante el cortejo y la incubación, suelen presentar nidadas más grandes (Waltman y Beissinger, 1992).

Las diferencias entre machos y hembras juveniles en la dispersión es un factor importante que afecta el cociente sexual de la población adulta. Es posible que en poblaciones con nidos naturales el sesgo en la relación sexual sea menos pronunciado,

gracias al flujo equilibrado de individuos entre poblaciones naturales, aun cuando la dispersión diferencial entre sexos sea un comportamiento de la especie. Probablemente, la desproporción de sexos se intensifique en las condiciones particulares del área de estudio, debido a la cantidad de nidos artificiales instalados (106) (fuente), que produce más individuos que los que llegan de otras poblaciones (sumideros), creando desequilibrios en la población. En general, desde el punto de vista de la conservación, los desequilibrios pueden tener lugar al existir áreas no perturbadas que proveen los recursos (fuente), rodeadas de áreas degradadas, que no son capaces de producir a la par (sumidero), afectando la dinámica de las poblaciones (Pulliam, 1988).

### **Tipos de vegetación**

En general, los juveniles de *Forpus passerinus* tendieron a frecuentar en mayor proporción las sabanas arboladas. Una alta disponibilidad del estrato herbáceo, incluyendo especies que proporcionan alimento para estos pericos como *Croton hirtus* e *Hyptis suaveolens* (Waltman y Beissinger, 1992), pudiera explicar el patrón observado. Adicionalmente, la sabana arbolada incluye áreas de árboles y arbustos que pueden proporcionar refugio frente a depredadores, lo cual probablemente es también proporcionado por el bosque seco, sin embargo, en este tipo de vegetación no hay tanta disponibilidad de lo que se conoce como alimento para estos pericos. En contraste, en la sabana abierta los individuos están más expuestos a los depredadores como el Halcón Aplomado (*Falco femoralis*) y el Gavilán Habado (*Buteo magnirostris*) (Waltman y Beissinger, 1992; Sandercock y col., 2000). Estas deben ser las razones por la cuales aquellos individuos nacidos en sabana abierta, frecuentaron en mayor proporción sabana

arbolada o bosque seco. El resto de los individuos nacidos en bosque seco o sabana arbolada, de manera global, tendieron a permanecer en el mismo tipo de vegetación del lugar de nacimiento.

Los individuos no radio-marcados presentaron una tendencia diferente. Luego de la sabana arbolada, los individuos no radio-marcados, a diferencia de los radio-marcados, tendieron a observarse más en sabana abierta que en bosque seco. Estas diferencias pudieran ser consecuencia de la metodología empleada. Evidentemente, los avistamientos sin el uso de la telemetría están influenciados por la facilidad de observación en zonas más abiertas. Aunque la telemetría también disminuye la efectividad la recepción de la señal en zonas de mayor cobertura vegetal, los resultados no están sesgados en este sentido, puesto que en la sabana abierta, donde la recepción de la señal es máxima, las localizaciones fueron menores.

Las localizaciones en bosque seco, de noviembre a enero disminuyeron para todos los individuos radio-marcados. En los primeros días de vida de los volantones, período en que son altamente vulnerables a los depredadores, probablemente tiendan a frecuentar el bosque seco como una estrategia de protección frente a los depredadores y con la edad frecuenten menos este tipo de vegetación. Dado que los juveniles no radio-marcados no fueron seguidos continuamente, junto con la dificultad que presenta observar los pericos en bosque seco, este comportamiento de frecuentar bosque seco en los primeros días de vuelo e ir usando otros tipos de vegetación con el paso del tiempo, no fue tan evidente en los individuos no radio-marcados.

## **Interacciones sociales**

Los adultos del Periquito Mastranero fueron vistos atendiendo a sus crías hasta los 15 días de que éstos abandonaron el nido. En otros estudios, individuos de una misma camada fueron vistos acompañados de sus padres, entre 7 y 22 días de vuelo, siendo uno de los volantones alimentado por sus padres (Waltman y Beissinger, 1992). Es posible que luego de las tres primeras semanas de vuelo los juveniles interaccionen muy poco con sus padres ya que, de 93 grupos diferentes de individuos avistados, sólo en 9 se encontraron padre o madre en el mismo grupo que alguno de los hijos, y solo en 4 de esos grupos los padres interaccionaron con sus hijos, quienes tenían entre 2 y 15 días de haber volado del nido. Muchas especies de aves atienden a sus crías por algunas semanas luego del vuelo (Greenwood y col., 1979; Anders y col., 1998). Los volantones de *Poephila guttata* son atendidos por sus padres hasta los 28 días de nacidos (Muller y Smith, 1975). Los juveniles de *Milvus migrans* son independientes de sus padres alrededor de los 47 días de vuelo (Koga y Shiraishi, 1994). El cuidado parental en *Passerculus sandwichensis* es hasta los 23 días de vida de los pichones (Wheelwright y col., 2003).

Especies con largos períodos de cuidado parental (meses) requieren un largo período de aprendizaje en la obtención del alimento. Esto se observa en especies con camadas pequeñas y que rara vez presentan una segunda camada (Ashmole y Tovar, 1968). En el caso de *Forpus passerinus*, las camadas suelen ser grandes en comparación con otras aves y es común que presenten dos camadas durante cada período reproductivo (Waltman y Beissinger, 1992). Esto es congruente con los resultados que sugieren que el Periquito Mastranero debe presentar cortos períodos de cuidado parental post-vuelo. Este patrón

puede ser consecuencia del alto número de pichones, lo cual dificulta a ambos padres proporcionar atención a todos sus hijos, así como también a que un corto período de cuidado parental permitiría a los padres anidar nuevamente (una segunda camada). Más de la mitad de los Periquitos Mastranteros que se reproducen en la primera cohorte, se reproducen nuevamente en el segundo período reproductivo (Waltman y Beissinger, 1992).

El tamaño de los grupos de *Forpus passerinus* incrementó con el tiempo. Los juveniles al aumentar de edad comienzan a socializar con individuos fuera del ámbito familiar en búsqueda de alimento por sus propios medios y a socializar cada vez menos con los padres, quienes dejan de alimentarlos a partir de las dos semanas de vuelo. Los juveniles fueron vistos en grandes grupos (entre 10 y 59 individuos) principalmente en sabanas arboladas, mientras se alimentaban en el suelo, donde son fácilmente detectables. La formación de grupos de individuos disminuye las probabilidades individuales de depredación. En un grupo con varios individuos alerta, las probabilidades de detectar los depredadores son mayores y una señal de alarma sería suficiente para advertir a todos. Así cada individuo, en grupos grandes, es capaz de invertir más tiempo alimentándose y menos tiempo vigilando (Manning y Dawkins, 1998). Con la edad, los juveniles de *Forpus passerinus* se desplazan mayores distancias, frecuentan zonas con menor densidad de vegetación y se agrupan con otros individuos, incrementando el tamaño de grupo.

En resumen, los machos y hembras juveniles del Periquito Mastrantero no parecen presentar diferencias en la supervivencia entre sexos durante los tres primeros meses de vida. Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren diferencias en la dispersión, con una tendencia de las hembras a presentar mayores distancias de dispersión que los machos.

Estas tendencias indican que la desproporción de sexos en la etapa adulta está influenciada por la dispersión de las hembras del área natal.

## 9. CONCLUSIONES

- Machos y hembras juveniles de *Forpus passerinus* tuvieron una supervivencia similar durante los primeros tres meses de vida.
- Las hembras juveniles tienden a dispersarse del área natal en mayor proporción que los machos juveniles.
- La dispersión de las hembras ocurrió principalmente entre los dos y tres primeros meses después de vuelo.
- Los machos de diferentes cohortes presentaron diferentes patrones de dispersión. Aquellos nacidos de la segunda cohorte se dispersaron mayores distancias que los nacidos de la primera cohorte.
- Con la edad, los juveniles de *Forpus passerinus* tendieron a frecuentar zonas de sabana arbolada y se agruparon con otros individuos, incrementando los tamaños de grupo.
- Los juveniles fueron atendidos por sus padres principalmente durante los primeros 15 días de vuelo.

## 10. BIBLIOGRAFÍA

1. Anders, A. D., Faaborg, J., Thompson, F. R. 1998. Postfledging dispersal, habitat use and home-range size of juvenile wood thrushes. *Auk*. **115**: 349-358.
2. Alonso, C., Alonso, J. A., Martín, C. A., Palacín, C. y Magaña, M. 2002. El radio seguimiento en especies amenazadas: El caso de la avutarda. *Actas*. 81-93.
3. Ashmole, N., Tovar, H. 1968. Prolonged parental care in Royal Terns and other birds. *Auk*. **85**: 90-100.
4. Aymard, G. y González, V. 2007. Consideraciones generales sobre la composición florística y diversidad de los bosques de los Llanos de Venezuela. En *Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los Llanos de Venezuela* (Duno de Stefano, R., Aymard, G., Huber, O. Eds.). Editorial FUDENA ó Fundación Empresas Polar ó FIBV. Primera Edición, Caracas, Venezuela. 59671.
5. Beissinger, S. 2008. Long-term studies of the Green-rumped Parrotlet (*Forpus passerinus*) in Venezuela: Hatching asynchrony, social system and population structure. *Ornitol. Neotrop.* **19**: 73-83
6. Beissinger, S., Tygielski, S., Elderd, B. 1998. Social constraints on the onset of incubation in a Neotropical parrot: a nest box addition experiment. *Anim. Behav.* **55**: 21-32.

7. Beissinger, S. R., Waltman, J. R. 1991. Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a Neotropical parrot. *Auk*. **108**: 863-871.
8. Berkunsky, I., Rebores, J. 2009. Nest-site fidelity and cavity reoccupation by Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva* in the dry Chaco of Argentina. *Ibis*. **151**: 145-150.
9. Blake, J. G. 1992. Temporal variation in point count of birds in a lowland wet forest in Costa Rica. *Condor*. **94**: 265-275.
10. Budden, A., Beissinger, S. 2004. Against the odds? Nestling sex ratio variation in green-rumped parrotlets. *Behav. Ecol.* **4**: 607-613.
11. Buechner, M. 1987. A geometric model of vertebrate dispersal: test and implications. *Ecology*. **68**: 310-318.
12. Bonebrake, T., Beissinger, S. 2010. Predation and infanticide influence ideal choice by a parrot occupying heterogeneous tropical habitats. *Oecologia*.
13. Caughley, G. 1978. *Analysis of vertebrate population*. Wiley-Interscience Publication. Chichester, Inglaterra. 234 pp.
14. Collister, D., De Smet, K. 1997. Breeding and natal dispersal in the Loggerhead Shrike. *J. Field Ornithol.* **68**: 273-282.

15. Daniels, S., Walters J. 2000. Inbreeding depression and its effects on natal dispersal in Red-cockaded Woodpeckers. *Condor*. **102**: 482-491.
16. Dieckmann, U., O'Hara, B., Weisser, W. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trend Ecol. Evol.* **14**: 88-89.
17. Dhondt, A., Hublé, J. 1968. Fledging-date and sex in relation to dispersal in young Great Tits. *Bird Study*. **15**: 127-134.
18. Forero, M., Donázar, J., Hiraldo, F. 2002. Causes and fitness consequences of natal dispersal in a Population of Black kites. *Ecology*. **83**: 858-872.
19. Gill, F. 1994. Ornithology. Segunda Edición. W. H. Freedman and Company. Nueva York, EEUU.
20. Grenier, J., Beissinger, S. 1999. Variation in the onset of incubation in a Neotropical parrot. *Condor* **101**: 752-761.
21. Greenwood, P. J. 1980. Mating Systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav.* **28**: 1140-1162.
22. Greenwood, P. J., Harvey, P. H. 1976. The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula* L.). *J. Anim. Ecol.* **45**: 887-898.

23. Greenwood, P. J., Harvey, P. H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 1-21.
24. Greenwood, P.J., Harvey, P. H., Perrins, C. M. 1979. The role of dispersal in the Great Tit (*Pardus major*): the causes, consequences and heritability of natal dispersal. *J. Anim. Ecol.* **48**: 123-142.
25. Hilty, S. 2003. Birds of Venezuela. Segunda Edición. Princeton University Press. Nueva Yersey, EEUU.
26. Huber, O. 2007. Sabanas de los Llanos Venezolanos. En Catálogo anotado e ilustrado de la flora vascular de los Llanos de Venezuela (Duno de Stefano, R., Aymard, G., Huber, O. Eds.). Editorial FUDENA ó Fundación Empresas Polar ó FIBV. Primera Edición, Caracas, Venezuela. 73-90.
27. Koenig, W., Hooge, P., Stanback, M., Haydock, J. 2000. Natal dispersal in the cooperative breeding acorn woodpecker. *Condor.* **102**: 492-502.
28. Koga, K., Shiraishi, S. 1994. Parent ó Offspring relations during the post ó fledging dependency period in the Black Kite (*Milvus migrans*) in Japan. *J Raptor Res.* **28**: 171 ó 177.
29. Manning, A., Dawkins, M. 1998. An Introduction to Animal Behaviour. Fifth Edition. Cambridge University Press. Nueva York, EEUU.

30. MapInfo Corp. 2005. MapInfo. Versión 7.0. MapInfo Corporation, Troy.
31. Martín, L., Bucher, E. 1993. Natal dispersal and first breeding age in Monk Parakeets. *Auk*. **110**: 930-933.
32. Meyer de Schauensee, R., Phelps Jr., W. H. 1978. A guide to the birds of Venezuela. Princeton University Press. Princeton, EEUU.
33. Miller, K., Smallwood, J. 1997. Natal dispersal and philopatry of southeastern American kestrels in Florida. *Wilson Bull.* **109**: 226-232.
34. Morrison, M., Marcot, B., Mannan, R. 1998. Wildlife-habitat relationships, concepts and applications. Segunda Edición. The University of Wisconsin Press. Madison, EEUU.
35. Muller, R., Smith, D. 1975. Parent ó offspring interactions in Zebra Finches. *Auk*. **95**: 485-495.
36. Murphy, M. 1996. Survivorship, breeding dispersal and mate fidelity in Eastern Kingbirds. *Condor*. **98**: 82-92.
37. Paradis, E., Baillie, S., Sutherland, W., Gregory, R. 1998. Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *J. Anim. Ecol.* **67**: 518-536.

38. Pérez, E., Santiago, E. 2000. Ritmo estacional y espacial de producción de semillas en las sabanas de la Estación Experimental òLa Iguanaö, Estado Guárico, Venezuela. *Ecotropicos*.**13**: 21-28.
39. Pulliam, H. 1988. Sources, sinks and population regulation. *The American Naturalist*. **132**: 652-661.
40. Ramia, M. 1958. Médanos del Guárico Occidental. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. **20**: 41-53.
41. Ramia, M. 1980. Relaciones geomorfología-suelo-vegetación en el Alto Apure. Trabajo para optar a la categoría de Titular en el escalafón de la Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
42. Sandercock, B., Beissinger, S. 2002. Estimating rates of population change for a Neotropical parrot with ratio, mark-recapture and matrix methods. *J. Appl. Stat.* **29**: 589-607.
43. Sandercock, B., Beissinger, S., Stoleson, S., Melland, R., Hughes, C. 2000. Survival rates of a Neotropical parrot: Implications for latitudinal comparisons of avian demography. *Ecology*. **81**: 1351-1370.
44. Sarmiento, G., Monasterio, M. 1969. Corte ecológico del Estado Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. **28**: 83-106.

45. Sternalski, A., Bavoux, C., Burneleau, G., Bretagnolle, V. 2008. Philopatry and natal dispersal in a sedentary population of western marsh harrier. *J. Zool.* **274**: 188-197.
46. Stoleson, S., Beissinger, S. 1994. Reproducción y demografía de los periquitos (*Forpus passerinus*) en los Llanos de Venezuela. En Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela (Morales, G.; Novo, D.; Bigio, D.; Luy, A., Rojas-Suárez, F.; Eds.). Caracas, Venezuela. 65-72.
47. Stoleson, S., Beissinger, S. 1997. Hatching asynchrony, brood reduction and food limitations in a Neotropical parrot. *Ecol. Monogr.* **67**: 131-154.
48. Striker, M., Rojas, E. 1955. Mapa de vegetación y uso de la tierra. Estudio sobre los recursos agropecuarios del Guárico Occidental. Consejo de Bienestar Rural. Estudios Especiales.
49. Szulkin, M. Sheldon, B. 2008. Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proc. R. Soc. B.* **275**: 7036711.
50. Thomas, B. T. 1979. The Birds of a Ranch in the Venezuelan Llanos. En Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics. Pp. 213-232 Einsenberg (Ed.). Smithsonian Institute Press. J. Washington, D.C., EEUU.

51. Troth, R. G. 1979. Vegetational types on a ranch in the Central Llanos of Venezuela. En *Vertebrate ecology in the Northern Neotropics*. Pp. 17-36 Einsenberg (Ed.). Smithsonian Institute Press. J. Washington, D.C., EEUU.
52. Veran, S., Beissinger, S. 2009. Demographic origins of skewed operational and adult sex ratios: perturbation analyses of two-sex models. *Ecol. Lett.* **12**: 129-143.
53. Walters, J. R. 2000. Dispersal behavior: An ornithological frontier. *Condor*. **102**: 478-481.
54. Waltman, J. R., Beissinger, S. R. 1992. Breeding behavior of the Green-rumped Parrotlet. *Wilson Bull.* **104**: 65-84.
55. Williams, D., Rabenold, K. 2005. Male-biased dispersal, female philopatry, and routes to fitness in a social corvid. *Ecology*. **74**: 150-159.
56. Wheelwright, N., Tice, K., Freeman-Gallant, R. 2003. Postfledging parental care in Savannah sparrow: sex, size and survival. *Anim Behav.* **65**: 435-443.

## 11. ANEXOS



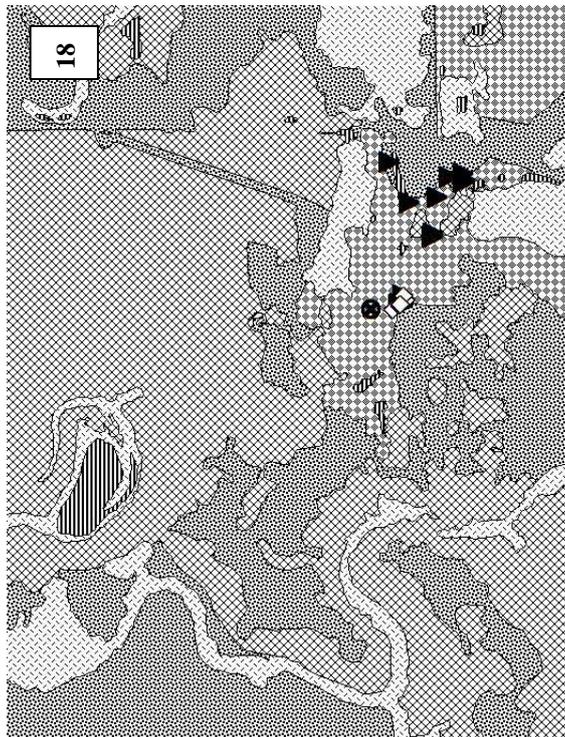
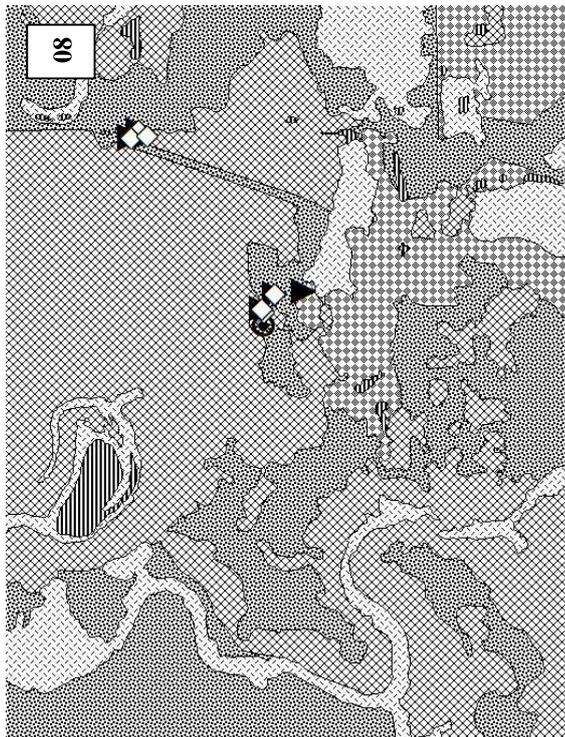
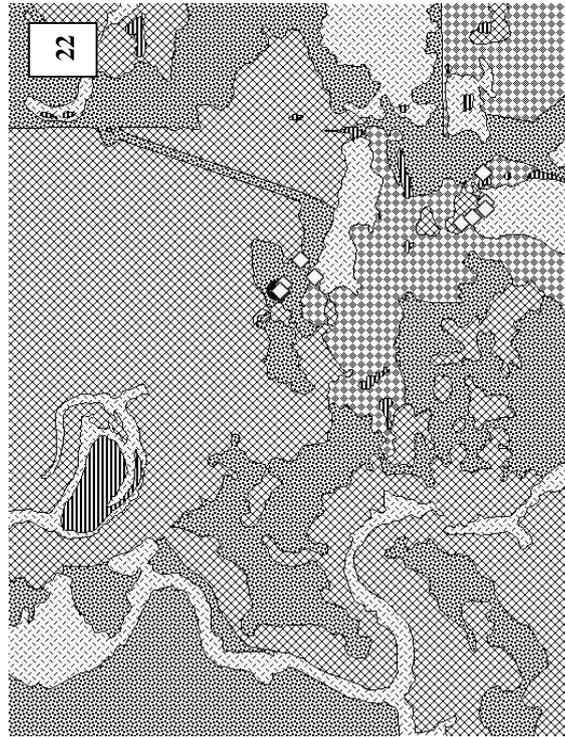
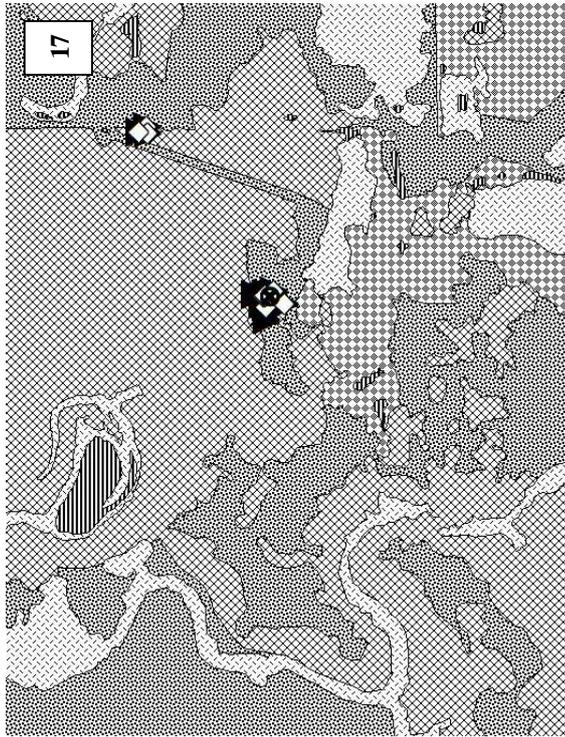
**ANEXO 1.** Juveniles de *Forpus passerinus* con radiotransmisores.



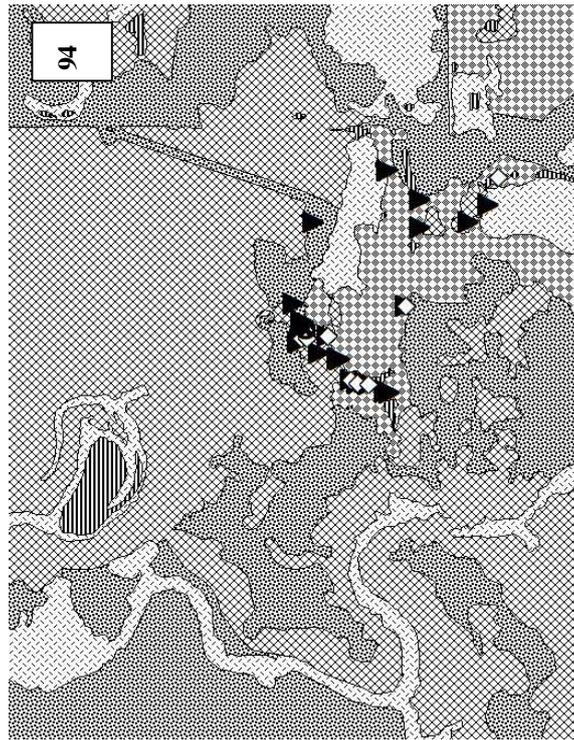
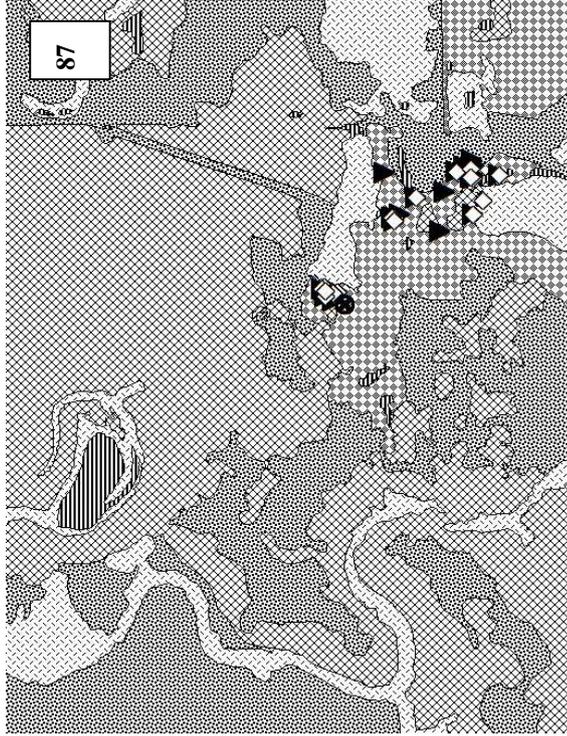
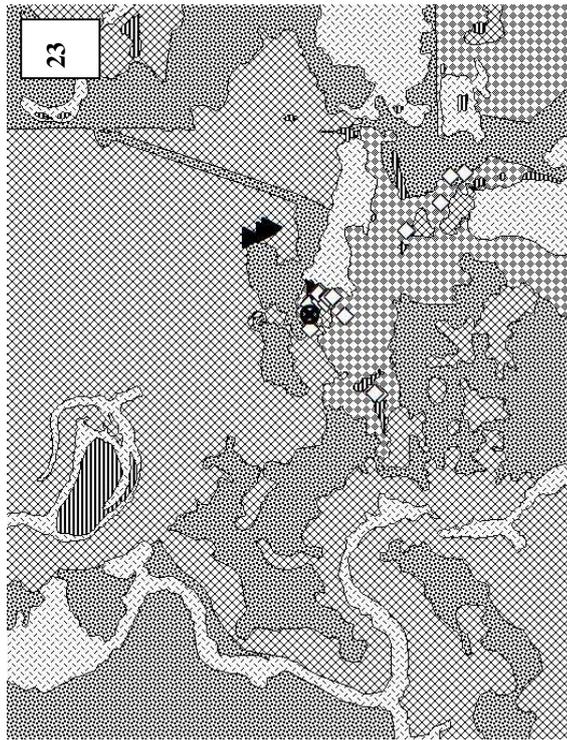
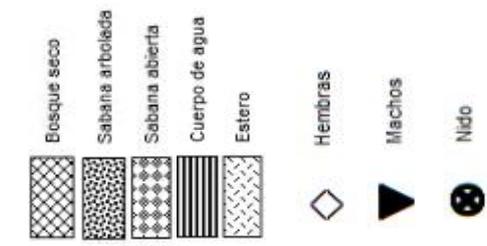
**ANEXO 2.** Marcaje con anillos en ambos tarsos.

Bosque seco  
 Sabana arbolada  
 Sabana abierta  
 Cuerpo de agua  
 Estero

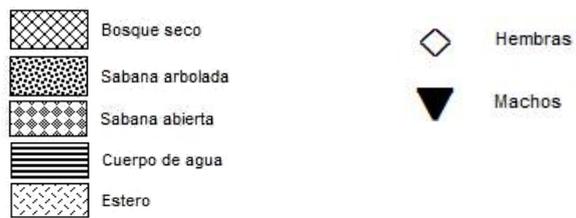
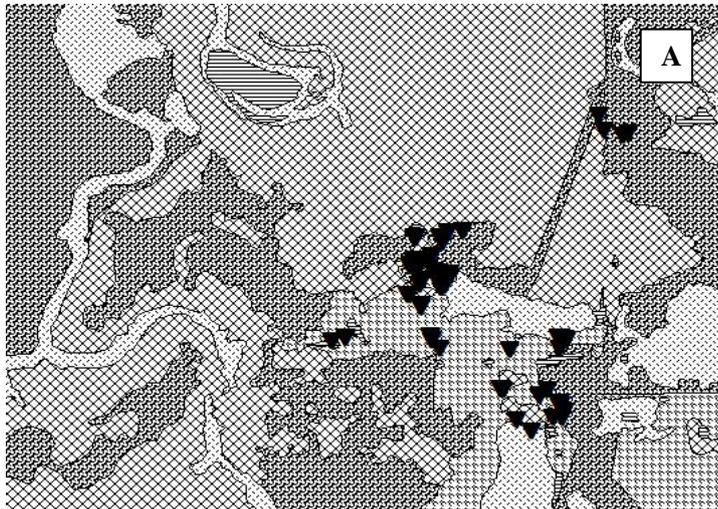
Hembras  
 Machos  
 Nido



**ANEXO 3A** . Distribución espacial de las localizaciones de los juveniles radio -marcados en el área de estudio, por pares de hermanos. Se indican las localizaciones de los machos (triángulo oscuro), de las hembras (rombo blanco), ubicación del nido (círculo negro) y el número de nido al que pertenece cada par en la parte superior derecha.



**ANEXO 3B** . Distribución espacial de las localizaciones de los juveniles radio -marcados en el área de estudio, por pares de hermanos. Se indican las localizaciones de los machos (triángulo oscuro), de las hembras (rombo blanco), ubicación del nido (círculo negro) y el número de nido al que pertenece cada pareja en la parte superior derecha.



**ANEXO 4.** Distribución espacial de las localizaciones de los juveniles avistados en el área de estudio. A: machos; B: hembras. Se indican las localizaciones de los machos (triángulo oscuro) y de las hembras (rombo blanco).

