

**PARÁMETROS DE INCUBACIÓN DE
PSITÁCIDOS EN CAUTIVIDAD.
INCUBATION PARAMETERS OF
PARROT IN CAPTIVITY.**

Mauro José Pérez González

Grado de Biología

Septiembre 2016

ULL

Universidad
de La Laguna



SOLICITUD DE DEFENSA Y EVALUACIÓN TRABAJO FIN DE GRADO Curso Académico: 2015/2016	ENTRADA Fecha: Núm:
---	--------------------------------------

Datos Personales


Nº DNI o pasaporte: 78639736E	Nombre y Apellidos: Mauro José Pérez González
Teléfono: 617262799	Dirección de correo electrónico: mjpg_94@hotmail.es

SOLICITA la defensa y evaluación del Trabajo Fin de Grado

TÍTULO

Parámetros de incubación de psitácidos en cautividad
--

Autorización para su depósito, defensa y evaluación

D. Miguel Molina Borja	
Profesor/a del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología	
y D./Dña.	
Profesor/a del Departamento de	
autorizan al solicitante a presentar la Memoria del Trabajo Fin de Grado	
Fdo.: 	Fdo.:

La Laguna, a 30 de agosto de 2016

Firma del Interesado/a

**SR/A. PRESIDENTE DE LA COMISIÓN DE GRADO DE LA
FACULTAD DE BIOLOGÍA**



Documentación a adjuntar:

- Un ejemplar en formato electrónico de la Memoria conforme a las normas de presentación establecidas en el Anexo I del Reglamento para la elaboración y defensa del TFG.
- Informe-evaluación de los tutores en sobre cerrado y firmado.

Ejemplar para la Secretaría

INDICE

Abstract	pág. 4
Introducción	pág. 5
▪ Comienzo del proceso incubatorio	pág. 5
▪ Constancia incubatoria	pág. 7
▪ Factores ecológicos que influyen durante la incubación	pág. 8
▪ Psitácidos en la naturaleza y cría	pág. 8
Objetivos	pág. 9
Material y métodos	pág. 9
▪ Lugar y especies de estudio	pág. 9
▪ Toma de datos	pág. 11
Resultados	pág. 12
▪ Comportamientos pre-puesta	pág. 12
▪ Puestas	pág. 15
▪ Inicio de la incubación	pág. 17
▪ Constancia incubatoria y periodos de actividad-recesos	pág. 19
▪ Frecuencia de alimentación de pichones	pág. 22
Discusión	pág. 22
Agradecimientos	pág. 23
Referencias bibliográficas	pág. 24

RESUMEN

La familia de psitácidos conforma un grupo de aves con características uniformes. Muchos fueron los estudios de campo llevados a cabo sobre esta familia, por lo que su estudio en cautiverio supuso una oportunidad para describir y comparar la biología reproductora de estas aves. Loro Parque Fundación (LPF) posee la reserva genética de loros más grande y diversa del mundo en cautividad, lo que se antojó como un recurso esencial y accesible para los investigadores. Se obtuvieron datos de parejas reproductoras con grabaciones de vídeos durante todo el proceso de incubación, empleando el método “time-sampling” se tomaron datos cada dos minutos de grabación sobre los comportamientos que estaban realizando las parejas en los nidos en ese momento. Los resultados mostraron similitudes y diferencias entre los géneros estudiados (*Eclectus*, *Cacatua*, *Amazona* y *Ara*): principalmente había una elevada variación entre individuos dentro una misma especie en los cuatro géneros, especialmente a nivel de patrones de incubación. Por otro lado, los tiempos dedicados a las distintas conductas de estudio, como la constancia y los recesos, no reflejaron diferencias significativas de número y duración entre los géneros *Eclectus* y *Amazona* y si con *Cacatua* y *Ara*. Por ello, quedó demostrado la existencia de cierta varianza no solo a nivel de especies sino de individuos, sin embargo estas diferencias fueron menores en estudios de otros grupos de aves.

ABSTRACT

Psittacidae bird Family forms a group with uniform characteristics. Many field studies have been conducted on this family, but their study in captivity was an opportunity to describe and compare the reproductive biology of these birds. Loro Parque Fundación (LPF) has the longest gene pool and most diverse in the world of captive parrots, which seems to be an essential and accessible resource for researchers. Data from breeding pairs were obtained with video recordings throughout the incubation process, using the “time-sampling” method data were taken every two minutes of recording what they were doing couples nest at that time. The results showed similarities and differences between the genders studied (*Eclectus*, *Cacatua*, *Amazona* and *Ara*): there was a high variation among individuals, mainly on the patterns of incubation. On the other hand, the time dedicated to study the different behaviors, such as constancy and recess did not reflect significant differences in number and duration between genders of *Amazona* and *Eclectus*, but there were differences in the cases of *Cacatua* and *Ara*. Thus, it was demonstrated that there is some variance not only at the species level but of individuals; however these differences were smaller in studies with other groups of birds.

Palabras claves / Keywords: Constancia / constancy, incubación / incubation, nido / nest, pichón /chick y receso / recess.

INTRODUCCION

Durante la incubación, el contacto progenitor-huevo es esencial para proporcionar la energía calórica suficiente que contribuya a unos niveles apropiados de desarrollo embrionario. Skutch (1957) clasificó los patrones de conducta durante la incubación basados en la presencia o actividad de los congéneres (Tabla 1), siendo: (I) ambos incuban (biparental; Williams, 1996), y (II) solo uno de los dos progenitores incuba los huevos (androparental, machos o ginoparental, hembras; Williams 1996).

Aproximadamente en el 50% de las familias de aves, la incubación es llevada a cabo por ambos sexos (biparental), mientras que un 37% de familias es ginoparental, un 6% androparental (Deeming, 2002). El 6% restante o bien no se tienen datos firmes o los progenitores emplean otro tipo de estrategia durante la incubación, como pueden ser los casos del parasitismo de puesta o bien que los huevos sean incubados mientras están enterrados. Visto de otra manera, la distribución de los patrones de conducta de incubación entre los distintos órdenes de aves (Tabla 2), se observa que en la mayor parte de aves paleognatas (excepto Struthioniformes) y en algunas otras familias, la conducta de incubación es androparental (Perrins & Middleton, 1985). En las familias de aves no passeriformes, un 80% exhiben un patrón de incubación biparental, en contraste con las passeriformes donde el 62% de la familia presentan un patrón de incubación ginoparental (Tabla 2).

Skutch (1957) amplió su clasificación en base a la duración de las sesiones de incubación (periodos en los que los congéneres se encuentran incubando) o recesos (periodos en los que los congéneres no están incubando). La duración de estas sesiones o recesos pueden ser muy variables en el tiempo, desde poco minutos en patrones de incubación ginoparentales de muchas passeriformes (Kendeigh, 1952; Skutch, 1962) hasta días en patrones de incubación biparentales de pingüinos y aves marinas (Warham 1990; Williams, 1995). Sin embargo, esta distinción entre patrones de incubación biparentales y androparentales o ginoparentales está basada más en la lógica que en cualquier tipo de análisis filogenético, ya que es difícil buscar una relación entre la filogenia y patrones de incubación (Skutch, 1957), este hecho da a pensar que los patrones de incubación en las aves se han ido adaptando a lo largo de la evolución como respuesta a las distintas restricciones del entorno. Prueba de ello, es que muchas especies de aves que se encuentran estrechamente relacionadas presenten patrones de incubación totalmente distintos (Tabla 2).

COMIENZO DEL PROCESO INCUBATORIO

El inicio de la incubación implica el desarrollo y expresión de ciertos comportamientos influenciados por estímulos tanto internos como externos. Inicialmente el comportamiento de incubación se desarrolla a través de la expresión de comportamiento asociados a la construcción de nidos (Baerends, 1970), etapa donde a nivel fisiológico tiene lugar un aumento de las hormonas prolactina y estrógenos. En las aves, los patrones de inicio de la incubación se dividen en dos grandes categorías: (I) cuando el inicio de la incubación tiene lugar al final de la puesta, por lo que el desarrollo embrionario se inicia aproximadamente al mismo tiempo para todos los huevos y su eclosión es sincrónica (aproximadamente en un intervalo de 24 horas eclosionan todos los huevos; Ricklefs, 1993), y (II) cuando la incubación se inicia con la puesta del penúltimo huevo o anteriores a este (Beissinger & Waltman, 1991), donde los primeros huevos puestos presentan una mayor ventaja evolutiva con respecto a sus hermanos (eclosión asincrónica; Enemar & Arheimer, 1989). Este inicio

temprano de la incubación es el patrón más común de incubación durante la puesta, especialmente en los taxones con crías nidícolas.

Tabla 1. Categorías de los patrones de incubación y ejemplos definidos por Skutch (1957). Imagen obtenida del libro titulado *Avian incubation*, (Deeming, 2002).

Incubation category	Gender type	Behaviour pattern	Variation	Examples
I. Incubation by both parents	A. Both by sexes simultaneously at two nests			Red-legged partridge (<i>Alectoris rufa</i>)
	B. By both sexes, alternately	1. Either sex may cover the eggs by night	a. Change over at intervals of approximately 24 hours b. Change over at intervals of greater than 24 hours c. Change over at intervals of less than 24 hours	Ringed kingfisher (<i>Ceryle torquata</i>), Diving petrel (<i>Pelecanoides urinatoris</i>) Adelie penguin (<i>Pygoscelis adeliae</i>), Herring gull (<i>Larus argentatus</i>), Cape wagtail (<i>Motacilla capensis</i>)
		2. Female covers eggs by night	a. Male takes one long session per day b. Sexes alternate on nest several times	a. Male takes one long session per day b. Sexes alternate on nest several times a day
II. Incubation by one parent alone	A. Incubation by female alone	3. Male covers eggs by night	a. Female takes one long session per day b. Sexes alternate on nest several times a day	Ostrich (<i>Struthio camelus</i>), Pale-billed woodpecker (<i>Phloeocastes guatemalensis</i>) Woodpeckers (Picidae), American coot (<i>Fulica americana</i>) Quail (Phasianidae), Guan (<i>Pauxi paxxi</i>)
		1. One long recess each day		Trochilidae, most Passeriformes
		2. Several recesses during day and night		Phasianidae and Anatidae Bucerotidae
III. Incubation by more than two birds at a single nest	B. Incubation by male alone	3. Female sits continuously for many days, fasting	a. Fasting during incubation b. Male feeds female during incubation	Tinamiformes
		1. One long recess each day		Jacana (<i>Hydrophasianus chirurgus</i>), Tinamiformes
		2. Several recesses during day		Emperor penguin (<i>Aptenodytes forsteri</i>), kiwis (Apterygidae), emu (<i>Dromaius novaehollandiae</i>) Bush-tit (<i>Psaltriparus minimus</i>)
IV. Eggs incubated by birds of other species	A. Eggs laid by one female	3. Male sits continuously for many days, fasting (Several adults assist the female)		
	B. Eggs laid by more than one female	(Several birds of both genders participate in incubation)		Anis (Cuculidae), Acorn woodpecker (<i>Melanerpes formicivorus</i>) Cuculidae, cowbirds (Icteridae), honey guides (Indicatoridae), black-headed duck (<i>Heteronetta atricapilla</i>) Megapodiidae
V. Eggs incubated without animal heat				

Tabla 2. Distribución de los patrones de incubación entre los diferentes órdenes de aves. Cada uno de los valores numéricos corresponde al número de familias estudiadas dentro de ese orden. Las últimas categorías (“None” y “No data”) representan a aquellas familias de aves excluyentes de un patrón de incubación o que emplean una estrategia de incubación alternativa. Imagen obtenida del libro titulado *Avian incubation*, (Deeming, 2002).

Order	Male-only	Shared	Female-only	None	No data
Struthioniformes		1			
Rheiformes	1				
Casuariiformes	2				
Apterygiformes	1				
Tinamiformes	1				
Sphenisciformes		1			
Gaviiformes		1			
Podicipediformes		1			
Procellariiformes		4			
Pelecaniformes		6			
Ciconiformes		6			
Anseriformes		1	1		
Falconiformes		1	4		
Galliformes			5	1	
Gruiformes	2	8	2		
Charadriiformes	3	12	1		1
Pteroclidiformes		1			
Colombiformes		1			
Psittaciformes			1		
Cuculiformes		3			
Strigiformes			2		
Caprimulgiformes		5			
Apodiformes		2	1		
Trogoniformes		1			
Coliiformes		1			
Coraciiformes		3	6		
Piciformes		5		1	
Passeriformes		17	38	1	7
Total	10	81	61	3	8

CONSTANCIA DURANTE LA INCUBACION

La constancia durante la incubación refleja el tiempo que los huevos se encuentran en contacto con el progenitor, generalmente expresado en porcentaje de tiempo (Kendeigh, 1952; Skutch, 1962), por lo que es un importante indicador del patrón de incubación de una especie. Este último autor afirmó la constancia de incubación se veía afectada por varios factores como: requerimientos nutricionales, etapa en la que se encuentra dentro de la incubación, tipo de nido, condiciones climatológicas, etc. La contribución relativa de cada progenitor durante la incubación es un factor primordial para saber el grado de atención que tienen ambos por el nido. Por ello, en los sistemas biparentales, la constancia es mayor, independientemente del grado de madurez de la descendencia (Skutch, 1962) y, el grado de atención al nido, también será mayor cuando las sesiones de incubación sean durante largos periodos de tiempo y los progenitores tengan las suficientes reservas corporales durante la fase de incubación.

FACTORES ECOLOGICOS QUE INFLUYEN DURANTE LA INCUBACION

Momentos antes a la incubación, durante la puesta, interviene la influencia de los factores ecológicos (Magrath, 1990) cuyos efectos han sido relativamente inexplorados. La depredación impone importantes restricciones ecológicas sobre el éxito reproductivo (Ricklefs, 1969). Durante la época de cría, el riesgo por depredación de las aves varía según el tipo de nido (Ricklefs, 1969) y su localización (Nilsson, 1984), influyendo en la aparición del proceso de incubación. Clark (1981) y Wilson (1985) argumentaron que algunas especies pueden ser más propensas a ser depredadas durante el proceso de puesta o incubación, mientras que otras son más susceptibles durante el periodo de pichón. En consecuencia, si el riesgo de fracaso total del nido debido a la depredación se concentra durante la etapa de huevo, la selección favorecerá a los congéneres que inicien la incubación de manera temprana con el fin de reducir al mínimo el tiempo que los nidos contienen los huevos, lo que dará lugar a una eclosión asincrónica. Por otro lado, si el fallo total del nido es mayor durante la etapa de pichón, los congéneres retrasarán la incubación con la finalidad de reducir el tiempo que los pichones pasan en el nido una vez eclosionados sincrónicamente. La temperatura ambiental puede influir también en el comienzo de la incubación (Beer, 1963; Hebert & Sealy, 1992). En las regiones templadas del planeta, llegada la primavera, las puestas se pueden iniciar a temperaturas ambientales de entre los 27°C-39°C (Webb, 1987) por lo que, cuando una hembra pone un huevo y deja el nido, este se enfría relativamente más rápido alcanzando temperaturas más bajas en comparación con los huevos puestos posteriormente, incurriendo en un retraso en desarrollo embrionario y promoviendo la eclosión sincrónica de los huevos. Este caso es de especial importancia sobre todo para aquellos grupos que expresen un patrón ginoparental intermitente (Williams, 1991; Nilsson, 1993b). Por último, influye como factor la disponibilidad de alimento, ya que los costos de producción de huevos e incubación han de suplirse mediante la búsqueda de alimento, ya sea por parte de la propia ave que incuba (Nilsson, 1993a, 1993b; Rauter & Reyer, 1997), o por complementación de la dieta por parte del otro congénere (Smith et al., 1989).

PSITACIDOS EN LA NATURALEZA Y CRIA

La familia de loros es a menudo considerado como un grupo bastante uniforme de especies. En muchos aspectos se ajustan a esta generalización ya que la mayoría de las especies de loros exhiben monogamia social y un cuidado biparental de los jóvenes. Sin embargo, existen excepciones que rompen la regla como es el caso de los kakapos (*Strigops habroptilus*) y los loros de Vasa (*Coracopsis Vasa*), donde ninguna de estas especies exhibían estrechos vínculos de pareja socialmente monógamas. Especies como las cotorras monje (*Myiopsitta monachus*) y cotorras doradas (*Guaruba guarouba*) presentan grados de cría cooperativa o comunal. Incluso en especies socialmente monógamas, los individuos pueden no mostrar absoluta monogamia sexual, ya que en algunos casos se pueden producir grupos de reproducción polígamos.



Figura 1: Guacamayo jacinto (*Anodorhynchus hyacinthinus*) posado en la entrada de su nido en un tronco seco.

Por lo general, los loros emplean para anidar cavidades naturales en los troncos de los árboles u orificios en las paredes de tierra, siendo estos trabajados y preparados momentos antes a la puesta (Forshaw, 1981), presentando una mayor predilección por los troncos viejos y secos (Figura 1). Algunas especies modifican las cavidades mediante la adición de capas de material de nidificación, como las cacatúas palmeras (*Probosciger aterrimus*) y las cacatúas rosada (*Eolophus roseicapilla*), estas últimas incluso llegando a utilizar material vegetal verde.

Los intervalos entre huevos dentro de una misma puesta suelen ser cada 48 horas y el tamaño de las puestas, varía entre especies pudiendo ser de entre 1 a 8 huevos con las especies menores poniendo normalmente las puestas mayores. Es difícil determinar cuándo va a comenzar la incubación en estas aves ya que hay indicios de que este hecho puede variar de forma individual.

La duración del proceso de incubación puede variar más o menos en función al tamaño del ave; para las pequeñas es de unos 17-23 días y para las grandes puede llegar a los 28-30 días. Los jóvenes, una vez eclosionan del huevo, son ciegos y desnudos, con hábitos nidícolas y son alimentados por sus progenitores. Estos jóvenes se desarrollan lentamente y permanecen en el nido durante 3-4 semanas en el caso de loros pequeños como los géneros *Forpus* y *Melopsittacus*, y 3-4 meses para los loros de grandes dimensiones como el género *Ara* (Forshaw, 1989).

OBJETIVOS

Esta investigación tuvo como objetivo describir y cuantificar la biología reproductiva de varias especies de psitácidos con diferentes estrategias reproductivas. Se proporcionan datos que abarcaron todo el proceso reproductivo, de manera que se cuantificó la variación interespecífica en la incubación y el papel de cada sexo. Debido al uso de cavidades para anidar, en los estudios de campo no fue posible describir ni cuantificar el comportamiento de incubación, y parámetros como la constancia de incubación, fueron sobreestimados al asumir que el tiempo pasado por alguno de los progenitores en el nido corresponde en su totalidad a la actividad de incubación. Por ello, este estudio fue una oportunidad para mejorar nuestro entendimiento sobre la biología reproductora de los loros y la aplicación de los conocimientos adquiridos serán de utilidad para la mejora del manejo de huevos en los programas de conservación.

MATERIAL Y METODOS

LUGAR Y ESPECIES DE ESTUDIO

El centro escogido para llevar a cabo nuestro estudio fue Loro Parque Fundación (LPF, Figura 2), una organización no gubernamental situada en la isla de Tenerife, Islas Canarias, España. Este centro opera en el ámbito internacional con la misión de conservar las especies amenazadas por la extinción y sus hábitats, a través de la educación, la investigación aplicada, los programas de cría responsable, y las actividades de conservación basadas en la comunidad usando determinadas especies como embajadores de la naturaleza. Por diversas razones, entre sus embajadores más representativos encontramos la familia de los loros que se encuentran en todas las regiones tropicales del planeta, donde la biodiversidad es mayor y la destrucción

medioambiental alcanza su máximo. Ningún otro tipo de aves contiene un número tan alto de especies amenazadas como los loros, sobre todo, debido a su elevada demanda en el mercado de animales, propiciada por su atractiva coloración e inteligente comportamiento.



Figura 2. Recintos de los loros en Loro Parque Fundación (LPF). Se pueden observar cómo están dispuestas las jaulas en el interior de unos invernaderos donde se dan unas condiciones adecuadas para la cría y reproducción de las aves aportando de esta manera un entorno idóneo de convivencia.

En cuanto a las especies de estudio, se seleccionaron cuatro géneros de grandes dimensiones, separados filogenéticamente: *Eclectus*, *Cacatua*, *Amazona* y *Ara*. Dentro del género *Eclectus* únicamente se encuentran los loros eclécticos (*Eclectus roratus*) que, como característica principal, presenta un alto grado de dicromatismo sexual (machos verdes y hembras rojas) y que ponen puestas de uno a dos huevos (rara vez ponen 3) con periodos de incubación de unos 25-28 días. En libertad se ha observado que, durante la incubación, hasta cinco machos diferentes pueden alimentar a una única hembra que incuba sola sin prácticamente abandonar el nido (Heinsohn & Legge, 2003). *Cacatua* es un género compuesto por 21 especies que presentan un penacho de plumas eréctiles en la cabeza muy características. Ponen puestas de uno a dos huevos con periodos de incubación de unos 28 a 30 días y con una incubación



Figura 3. Caja nido donde se puede observar cómo está dispuesto el mecanismo de la cámara en el nido en cuyo interior se encuentra la grabadora con la tarjeta incorporada (caja transparente) y con la ayuda de un cajón se sostiene la lente de la cámara.

continua biparental (ambos sexos incuban los huevos; Williams, 1996). El estudio se enfocó las cacatúas las islas Molucas (*Cacatua moluccensis*). El género *Amazona* es de los géneros más representativos dentro de la familia de loros en Sudamérica, junto con los guacamayos, y consta de 33 especies. Para el estudio se seleccionaron las especies *Amazona oratrix* y *Amazona ochrocephala* por su abundancia dentro de LPF. Ambas presentan periodos de incubación de unos 24 a 26 días y con puesta comprendidas entre dos a cuatro huevos (Koenig, 2001). Por último el género *Ara* que corresponde con la familia de los guacamayos. Se seleccionaron las especies *Ara chloroptera* y *Ara glaucogularis* que ponen puestas de dos a cuatro huevos durante unos periodos de incubación de unos 28-30 días.

El estudio abarco un periodo comprendido entre Febrero y Julio de 2016 y en él participaron 15 parejas ($n=15$): 5 del género *Electus*, 3 de *Cacatua*, 4 de *Amazona*, 3 de *Ara*. Las parejas fueron seleccionadas con experiencia de crías anteriores y donde cada pareja tenía acceso a una caja nido de madera (Figura 3; Tabla 3) donde se empleaban astillas y virutas de madera como sustrato para estos.

Tabla 3. Medidas y diseños de los nidos de las especies de estudio. Dimensiones: largo x ancho x altura en metros.

Géneros	Dimensiones de las jaulas	Tipo de jaula	Dimensiones de los nidos	Tipo de nido
<i>E. roratus</i>	3 x 1 x 1	Suspendida	30 x 30 x 60	Vertical
<i>C. moluccensis</i>	12 x 2 x 3	Terraria	40 x 40 x 60	Vertical
<i>A. ochrocephala</i>	3 x 1 x 1	Suspendida	30 x 30 x 60	Vertical
<i>A. oratrix</i>	3 x 1 x 1	Suspendida	30 x 30 x 60	Vertical
<i>A. glaucogularis</i>	14 x 2.5 x 3	Terraria	40 x 40 x 100	Horizontal
<i>A. chloroptera</i>	14 x 2.5 x 3	Terraria	40 x 40 x 100	Horizontal

TOMA DE DATOS

a) Grabaciones en video de los comportamientos

La base para la toma de datos son las grabaciones de los periodos de incubación de las parejas de estudio. Con este fin se utilizaron equipos de grabación proporcionados por el Max Planck Institute of Ornithology (Seewiesen, Alemania) que permitieron hacer grabaciones continuas del interior de los nidos sin afectar a la conducta del animal durante la incubación. Los equipos de grabación consistieron: cámaras con iluminación de infrarrojos que se colocaron en un cajón de madera tras un panel transparente a la altura de la base del nido, y un grabador de video con tarjetas SD de 8Gb incorporadas al cual se accedía desde una caja hermética y transparente situado cerca de la cámara por fuera del nido (Figura 3) de manera que sea imperceptible para las aves y permita manipular las tarjetas durante su reemplazo.

Cada dos días las tarjetas se reemplazaron por otras nuevas para obtener una grabación continua durante todo el proceso de incubación. Las grabadoras fueron programadas para

optimizar la duración de la grabación regulando los siguientes parámetros: calidad baja, imágenes por segundo 25 FPS y peso de los videos 100 Mb. Diariamente se realizó el reemplazo de las tarjetas de las cámaras en los nidos, obteniéndose de esta manera grabaciones continuas diariamente (aproximadamente unas 48 horas de grabación). Estas grabaciones eran almacenadas en una memoria externa para posteriormente obtener datos, por lo que las tarjetas una vez vacías eran formateadas y preparadas para el próximo recambio de tarjetas.

b) Datos y análisis estadístico

Para la obtención de datos cuantitativos, se llevaron a cabo las observaciones de vídeos con el reproductor VLC Media Player, recabando datos de distintas categorías en un fichero de Microsoft Excel. El análisis del comportamiento se realizó utilizando el método “time sampling” empleando intervalos de 2 minutos (Martin & Bateson, 1986), donde durante las visualizaciones de los vídeos, cada dos minutos de grabación, quedó registrado el comportamiento que realizaban los individuos en los nidos. Todo esto, tras hacer unas observaciones previas y comprobar que era adecuado registrar los comportamientos deseados. Los comportamientos registrados incluyeron: 1) trabajar el nido, 2) estar en el interior del nido sin incubar (esta categoría abarca conductas como el acicalamiento y descanso), 3) incubar los huevos o cubrir los pichones y 4) estar fuera del nido. Se llevaron registros de ambos sexos para las especies donde los machos también entraban al interior de los nidos, y se emplearon características individuales para diferenciar ambos sexos.

Una vez, terminado la toma de datos de los videos, se llevó a cabo la estadística descriptiva mediante tablas dinámicas de Microsoft Excel y con el software R. Para cada individuo se determinó el número y la duración de los recesos en la incubación, la constancia de incubación, el patrón del tiempo empleado trabajando en el nido, o estando quieto dentro de este (de manera que, el tiempo reflejado por los datos tomados de un individuo x 2 min = tiempo real dedicado a una actividad por ese individuo). Todos los parámetros se analizaron para ver las variaciones según el día de incubación, y según la hora del día. Para poder comparar entre géneros, especies y sexos, dentro de cada especie se determinó como periodo de incubación el transcurrido entre la puesta del último huevo y la primera eclosión del primer pollo. Esto es debido a que el inicio de la incubación en las aves es muy variable (Grenier & Beissinger, 1999; Wang & Beissinger, 2009)). Se determinó el patrón de puesta en cada pareja y se correlacionó con la constancia de incubación para caracterizar la variación al inicio de la incubación y su influencia en la eclosión. Por último se obtuvo la frecuencia de la alimentación de los pichones (veces al día) y el papel de cada sexo en esta actividad.

RESULTADOS

COMPORTAMIENTOS PRE-PUESTA

En la categoría de trabajar los nidos se observaron diferentes formas de manipulación del material. Principalmente el material fue tratado con el pico de manera que se iba triturando y degradando las virutas y trozos grandes hasta trozos más pequeños. Este caso fue observado en los cuatro géneros de estudio. Otra estructura corporal empleada fueron las garras (únicamente observado en *Electus*) de manera que el material poco a poco se iba degradando

y acumulando en el interior del nido. En el género *Ara* fue observado, pero no de qué manera, la expulsión al exterior de material acumulado en el interior.

La especie *Eclectus roratus* ($n=5$) fue en la única en la que se observó la manipulación del material del nido con anterioridad a la puesta del primer huevo. Las horas de mayor actividad para este comportamiento correspondían con las horas luz a lo largo del día (Figura 4). El inicio de esta actividad tuvo lugar de manera que aumentaba progresivamente el porcentaje de observaciones, cada dos horas, desde que comenzó la actividad (06:00) hasta el mediodía (13:00) donde se alcanzaba el máximo de actividad. Llegados a este punto, tuvo lugar un descenso entre las 13:00-16:00 y entre las 16:00-17:00, dio lugar a un aumento de las observaciones, para más tarde acabar descendiendo ya finalizando las horas de luz (17:00-19:00). Por otro lado, durante la noche, se obtuvieron registros de esta actividad en forma de pequeños picos con porcentajes muy bajos (no más del 2% por la noche; Figura 4). La correlación entre las variables: porcentaje de observaciones realizando el trabajo de los nidos y el tiempo en días antes de la puesta de los huevos es positiva ($R^2=0,511$; $p<0,001$; Figura 5), por lo que existe una relación directa en estas dos variables.

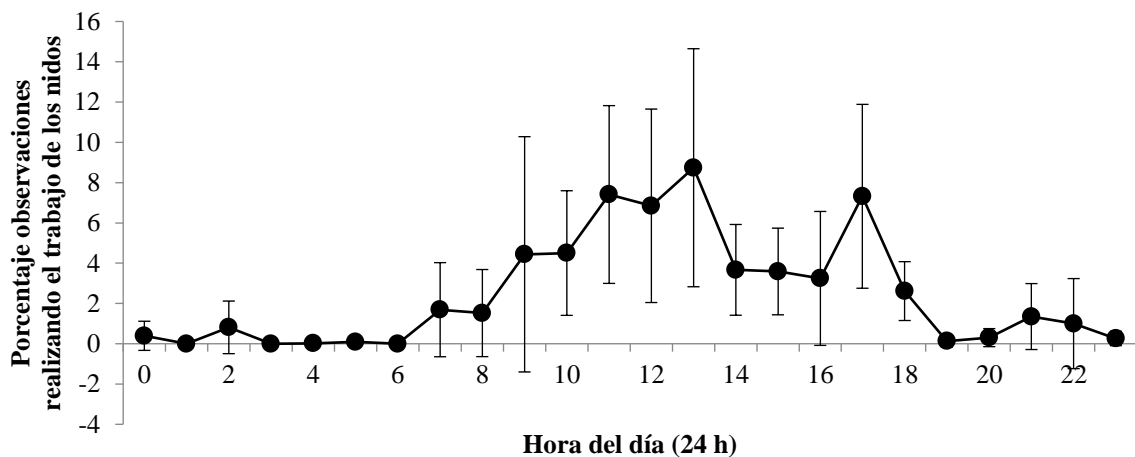


Figura 4. Variación a lo largo del día del porcentaje de observaciones donde las hembras de *E. roratus* trabajan los nidos.

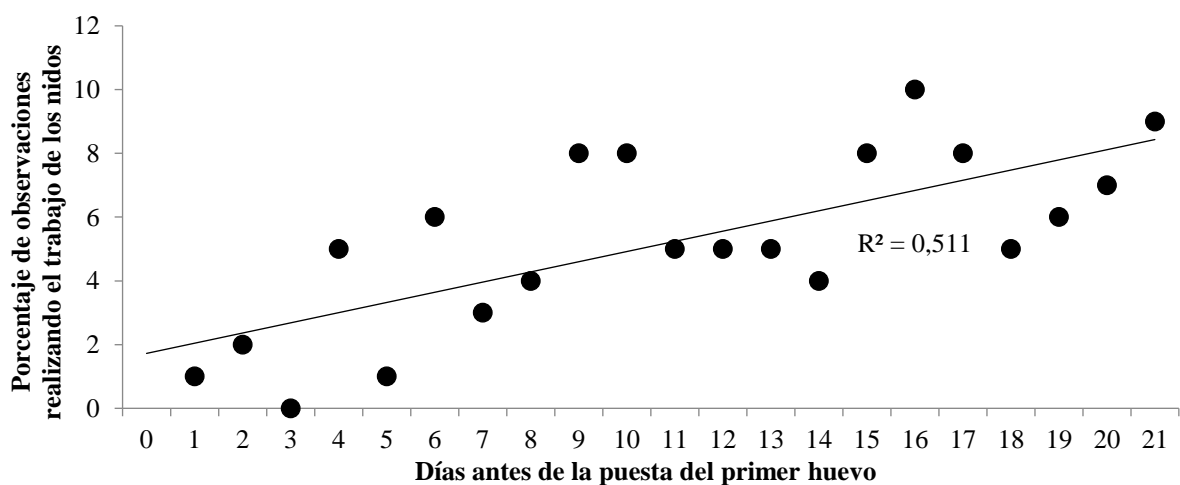


Figura 5. Porcentaje de observaciones realizando el trabajo de los nidos en hembras de *E. roratus* conforme se acerca el día de la puesta del primero huevo ($p<0,001$).

La categoría de pasar tiempo en el interior del nido sin incubar, fue observada especialmente momentos previos a la puesta y pasado el periodo de preparación del nido. Esta categoría abarcó muchas conductas observadas como los descansos o el acicalamiento mutuo entre individuos o de manera individual.

En el género *Eclectus*, las horas donde mayormente se realizaba esta actividad fueron las horas de poca luz y en los intervalos de luz comprendidos entre las 10:00-13:00 (Figura 6). Durante las horas de poca luz, especialmente finalizando el día (20:00-00:00) se alcanzaron los máximos de actividad. A partir de las 00:00, la proporción de tiempo empleado para esta conducta fue disminuyendo poco a poco hasta llegada las 07:00 de la mañana, donde tuvo lugar un descenso brusco hasta las 08:00. Entre las 08:00-13:00 se incrementó el porcentaje de observaciones para a continuación, rebajarlo (13:00-14:00) y volviendo a aumentar (14:00-15:00). Finalmente descendió paulatinamente hasta llegada de las horas de poca luz (19:00; Figura 6). La correlación entre las variables: porcentaje de observaciones dentro del nido sin incubar y el tiempo en días antes de la puesta de los huevos es negativa ($R^2 = -0,506$; $p < 0,001$; Figura 7), lo que indica una relación inversa entre estas dos variables.

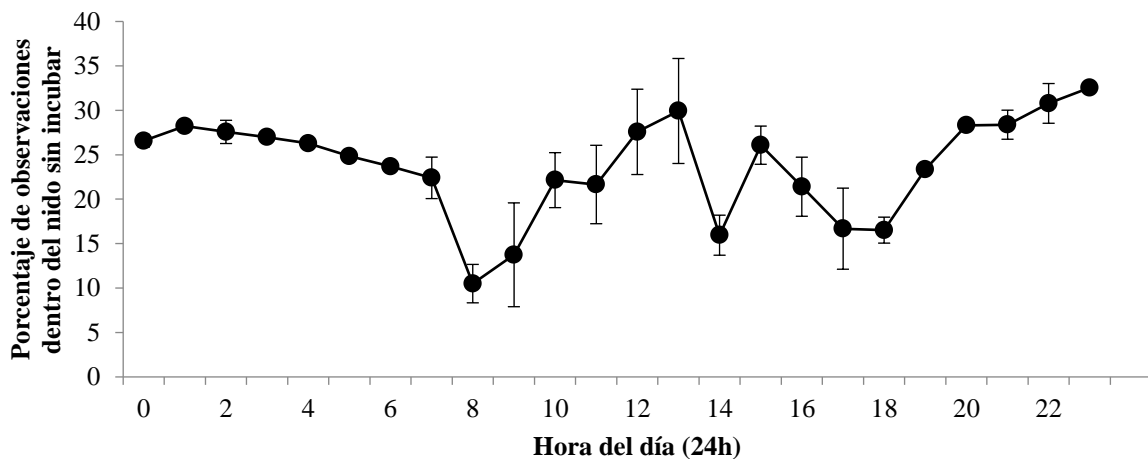


Figura 6. Variación a lo largo del día del porcentaje de observaciones en hembras de *E. roratus* dentro de nido sin incubar.

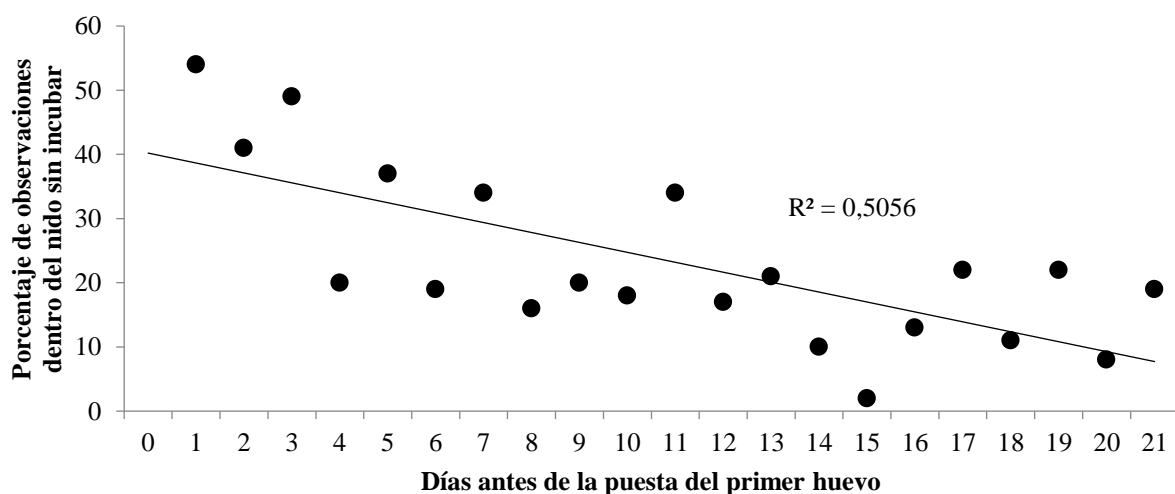


Figura 7. Porcentaje de observaciones dentro de los nidos sin incubar en hembras de *E. roratus* conforme se acerca el día de la puesta del primero huevo ($p < 0,001$).

PUESTAS

Algunas señales observadas en los géneros de *Eclectus* y *Amazona*, como las vibraciones de las plumas de la cola, daban indicios de que se estaba teniendo lugar contracciones en la cloaca de las hembras, y por lo tanto, indicaba una puesta de huevo segura. No obstante, no en todos los casos se observaron, ni se obtuvieron datos de cuando y como ponían los huevos las parejas (None data/ND), debido a muchos factores como: la mala visibilidad, especialmente en las horas de poca luz, o la mala posición de las hembras dentro del nido a la hora de poner un huevo. Como ya se ha comentado, pocos días antes del primer huevo, las hembras realizaban periodos de descanso en los nidos, algo que en los trabajos de campo ha desencadenado un excedente en la estimación de la conducta de incubación por parte de las aves. Por ello, se han obtenido los datos de las fechas y horas de los huevos en cada puesta.

La variabilidad en cuanto a las horas de las puestas de los huevos fue muy amplia, abarcando todo el rango de horas del día (Figura 8); no obstante, se observó en general que las parejas presentaban cierta predilección por las primeras horas de luz (06:00–09:00) y las últimas (16:00–20:00; Figura 8) como idóneas para llevar a cabo las puestas. El género *Eclectus* ($n=5$) realizó las puestas de los huevos en el intervalo de tiempo comprendido entre las 16:00-22:00 y en *Amazona* ($n=7$), se decantó por las primeras horas de luz (07:00-10:00) y las últimas (16:00-20:00), e incluso hubo un caso donde pusieron un huevo en las últimas horas del día (23:00). Por otro lado, el género *Cacatua* ($n=4$) realizaron puestas de huevos en la madrugada (00:00-06:00) y, en un caso, pusieron un huevo por la tarde (17:00). En los *Ara* ($n=8$), en cambio, no se observó ninguna preferencia clara. Los intervalos transcurridos entre las puestas de huevos consecutivos y la eclosión de esos mismos fueron muy similares entre sí en la mayoría de los casos, y en algunos otros disminuyó el tiempo entre huevos en la eclosión (Tabla 4).

Por último, con respecto a la duración de los periodos de incubación de los huevos: en el género *Eclectus* duró una media de 30,5 días; *Cacatua* una media de 30,4 días; *Amazona* una media de 24,9 días y *Ara* una media de 26,9 días (Tabla 5).

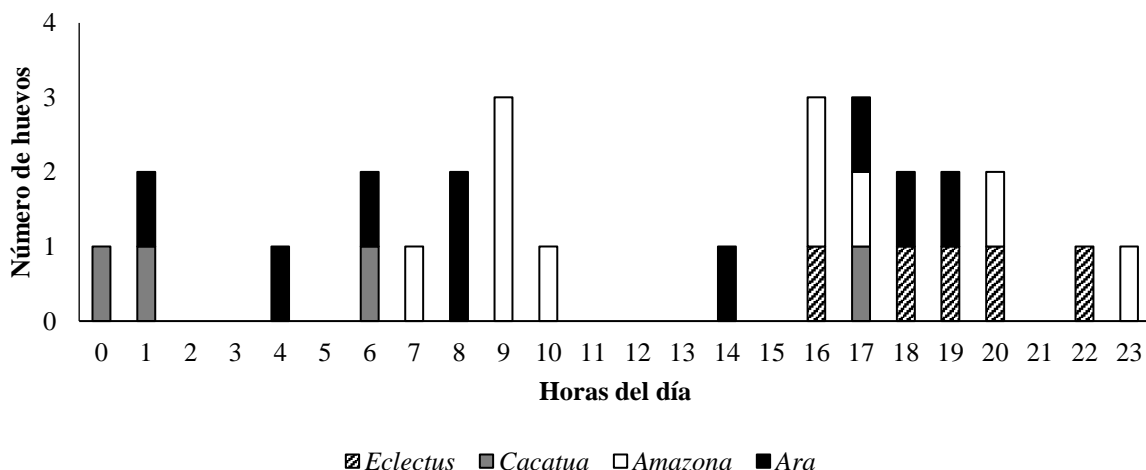


Figura 8. Número de huevos puestos por los diferentes géneros según la hora del día.

Tabla 4. Intervalos en días entre las puestas de los huevos y eclosión en cada pareja de las 6 especies. En algunos casos se observan los rangos en días en las puestas de huevos. ND: No hubo datos, (1) primera puesta o (2) segunda puesta; los valores subrayados corresponden a huevos que fueron incubados artificialmente, por lo que fueron tratados con cautela.

Jaula	Especie	1°-2° Huevo		2°-3° Huevo		3°-4° Huevo	
		Puesta	Eclosión	Puesta	Eclosión	Puesta	Eclosión
247	<i>E. roratus</i>	7,0 a 9,0	<u>6,8 a 7,8</u>	-	-	-	-
253	<i>E. roratus</i>	2,9 a 3,9	ND	-	-	-	-
254	<i>E. roratus</i>	1,0 a 3,0	ND	4,8 a 5,8	ND	-	-
258	<i>E. roratus</i>	2,3	ND	-	-	-	-
273	<i>E. roratus</i>	3,2 a 4,2	ND	2 a 4	ND	-	-
17	<i>C. moluccensis</i>	4,3 a 5,3	<u>3 a 5</u>	-	-	-	-
22	<i>C. moluccensis</i>	5 a 7	ND	-	-	-	-
25 (1)	<i>C. moluccensis</i>	3,9	<u>3,3 a 4,3</u>	-	-	-	-
25 (2)	<i>C. moluccensis</i>	1,7 a 2,7	ND	-	-	-	-
781	<i>A. ochrocephala</i>	3,6	<u>3,4 a 4,4</u>	3,3	2,4 a 3,4	-	-
809	<i>A. ochrocephala</i>	2,3	<u>1,3 a 2,3</u>	3,2	1,8 a 2,8	2,2 a 3,2	2,3 a 3,3
831	<i>A. ochrocephala</i>	5,2	ND	2,3 a 3,3	ND	-	-
852	<i>A. oratrix</i>	5,4	ND	5,6 a 6,6	ND	-	-
599	<i>A. chloroptera</i>	4,0	2,4	3,4	1,7	4,1	ND
616	<i>A. chloroptera</i>	3,4	<u>0,0 a 1,0</u>	3,3	3,0 a 4,0	4,3	2,0 a 4,0
602	<i>A. glaucogularis</i>	1,5	<u>0,7 a 1,4</u>	4,1 a 5,1	2,9	-	-

Tabla 5. Duración del periodo de incubación de cada uno de los huevos en días. ND: No hubo datos, (1) primera puesta o (2) segunda puesta.

Jaula	Especie	1° Huevo	2° Huevo	3° Huevo	4° Huevo
247	<i>E. roratus</i>	-	28,8	-	-
253	<i>E. roratus</i>	ND	31,5	-	-
17	<i>C. moluccensis</i>	-	29,0 a 31,0	-	-
25 (1)	<i>C. moluccensis</i>	-	30,3	-	-
25 (2)	<i>C. moluccensis</i>	ND	30,0 a 32,0	-	-
781	<i>A. ochrocephala</i>	-	25,6	25,3	-
809	<i>A. ochrocephala</i>	-	25,3	24,2	24,0 a 26,0
831	<i>A. ochrocephala</i>	ND	24,4	ND	-

599	<i>A. chloroptera</i>	28,4	26,2	24,8	ND
616	<i>A. chloroptera</i>	-	28,3	29,0	28,0
602	<i>A. glaucogularis</i>	-	26,2	25,0	-

INICIO DE LA INCUBACION

Todas las hembras del género *Electus* estuvieron presentes un largo tiempo en el interior del nido sin incubar hasta la puesta del primer huevo. Llegados a ese momento, este comportamiento fue disminuyendo de distintas maneras: en unos casos cesaba completamente antes de la puesta del primer huevo (Figura 9), y en otros casos, disminuyó paulatinamente el porcentaje de observaciones hasta la puesta del segundo. De manera que el porcentaje de observaciones de las hembras incubando fue incrementando a la vez que disminuían las observaciones en el interior del nido sin incubar. Antes de la puesta del segundo huevo, el rendimiento en la incubación por parte de las hembras fue del 100% (Figura 9).

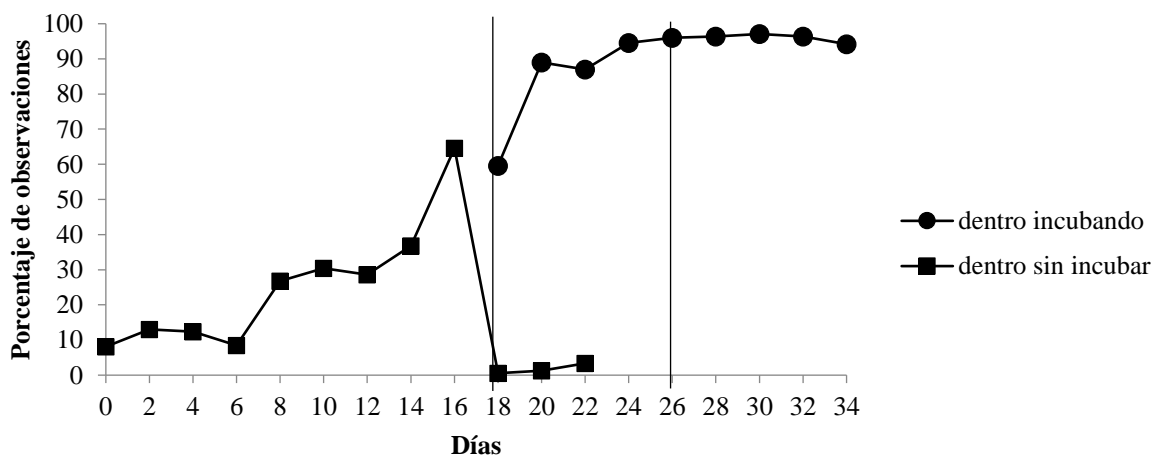


Figura 9. Evolución diaria del porcentaje de observaciones entre las conductas estar dentro del nido sin incubar e incubación en las hembras del género *Eclectus* al inicio de la incubación. Las líneas verticales marcan las puestas de los huevos.

En el género *Cacatua*, las hembras van disminuyendo el tiempo dentro del nido sin incubar conforme se iban acercando a la puesta del primer huevo, mientras que los machos la aumentaban durante la incubación (Figura 10). El patrón de incubación combinado por parte de ambos sexos, fue el máximo posible desde el inicio de la puesta, o lo que es lo mismo, el rendimiento de la incubación es del 100% desde el principio (Tabla 6b).

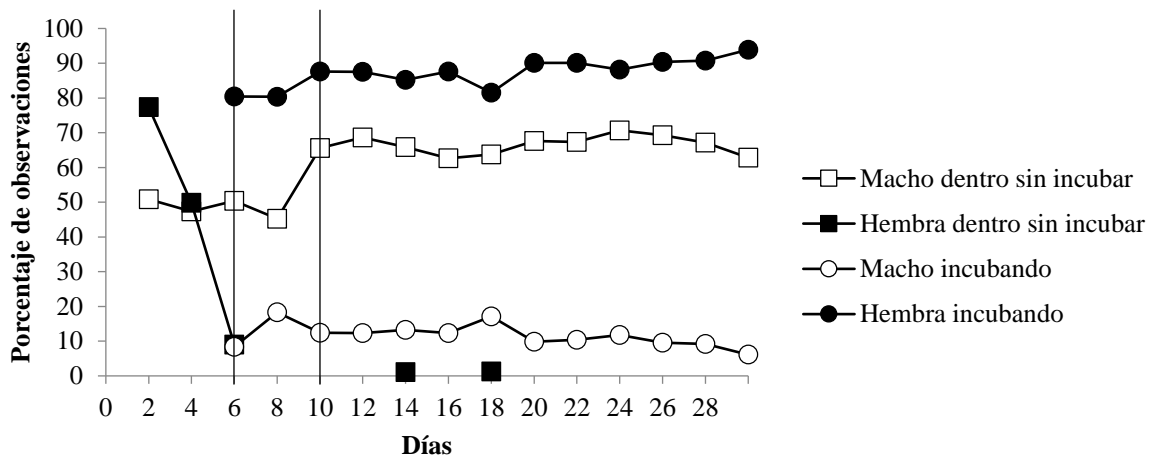


Figura 10. Evolución diaria del porcentaje de observaciones entre las conductas estar dentro del nido sin incubar e incubación en los machos y hembras del género *Cacatua* al inicio de la incubación. Las líneas verticales marcan las puestas de los huevos.

En *Amazona*, los machos exhibieron distintos patrones a la hora estar en el interior del nido sin incubar. Por lo general, pasaron poco tiempo y de manera aleatoria en los nidos, hasta que comenzó la puesta. Una vez comenzada, no pasaron más tiempo en el interior de los nidos (Figura 11). El papel de la incubación fue llevado a cabo por las hembras, mostrando una gran variedad de patrones de incubación. En algunos casos, incubando el tiempo máximo posible desde el primer huevo, en otros, incrementando desde el primer huevo hasta el segundo (Figura 11).

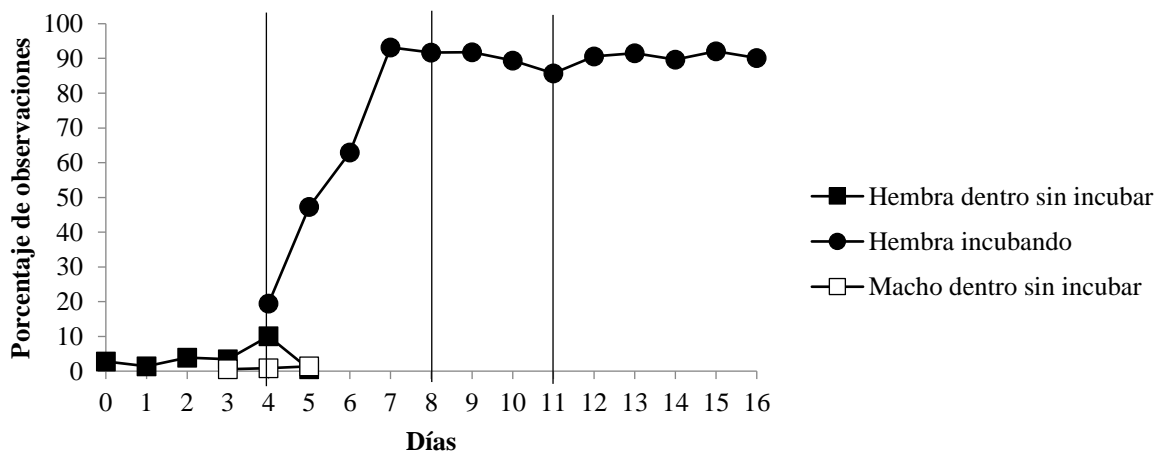


Figura 11. Evolución diaria del porcentaje de observaciones entre las conductas estar dentro del nido sin incubar e incubación en los machos y hembras del género *Amazona* al inicio de la incubación. Las líneas verticales marcan las puestas de los huevos.

Las parejas del género *Ara* dedicaron largos periodos de tiempo dentro de los nidos sin incubar, especialmente los machos, que presentaban valores constantes a lo largo del periodo de incubación, desde antes del inicio de la puesta hasta el final del periodo. Por otro lado, las

hembras una vez comenzada la puesta de primer huevo ya empezaron a incubar con valores cercanos al máximo posible y ya antes del segundo estaban al 100% (Figura 12).

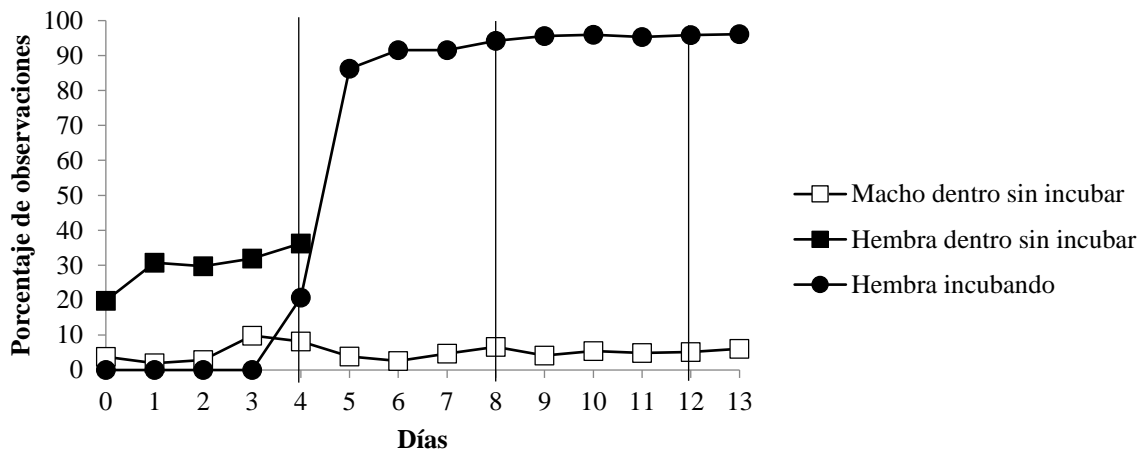


Figura 12. Evolución diaria del porcentaje de observaciones entre las conductas estar dentro del nido sin incubar e incubación en los machos y hembras del género *Amazona* al inicio de la incubación. Las líneas verticales marcan las puestas de los huevos.

CONSTANCIA INCUBATORIA Y PERIODOS DE ACTIVIDAD-RECESOS

En los géneros *Eclectus* y *Amazona*, las medias de constancia no presentaron diferencias ($93,5 \pm 1,7$ para *Eclectus* y $93,9 \pm 1,4$ para *Amazona*; Tabla 6a). Sin embargo, difirieron significativamente con respecto al género *Ara* ($97,0 \pm 0,8$) y *Cacatua* ($99,6 \pm 0,5$; Tabla 6a). En los patrones de incubación biparentales, como es el caso de las cacatúas, se realizó una distinción de la constancia según el sexo, presentando los machos un valor de media de $18,2 \pm 3,7$ y las hembras $81,4 \pm 3,8$. La suma de estos dos valores individuales representó la constancia de la pareja ($99,6 \pm 0,5$; Tabla 6b). Se realizó el test estadístico de Tukey-Kramer ($p < 0,05$) para corroborar las diferencias significativa entre los diferentes géneros (Figura 13).

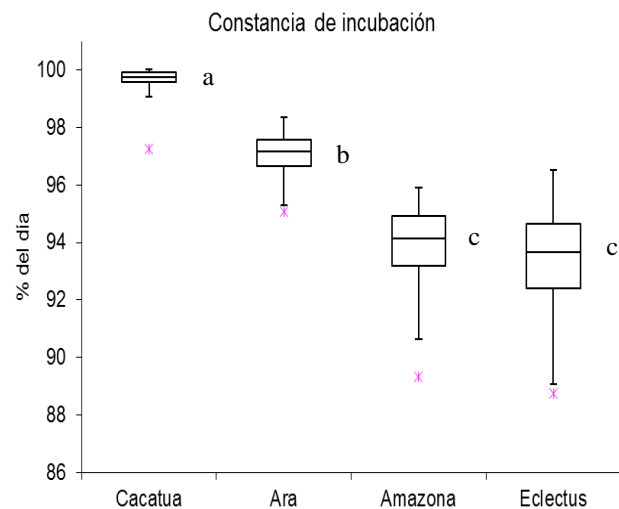


Figura 13. Diagrama de cajas sobre la constancia de incubación. En este gráfico se observan diferencias significativas entre los géneros. Los (*) corresponden a excepciones en las parejas de estudio que se han salido del rango de valores de constancia.

Respecto al tiempo pasado por cada uno de los individuos de la pareja dentro del nido y sin incubar los huevos, se obtuvo lo siguiente: el género *Amazona* en ambos sexos menos del 1% del tiempo realizaron esta actividad, mientras que en el género *Ara*, los machos pasaron casi el 20% del tiempo realizándola y las hembras menos del 1%. Para el género *Cacatua* las hembras menos del 2% y los machos alrededor de un 50%. En cuanto a las visitas de los machos a los nidos, los machos del género *Amazona* apenas entraron en los nidos en el día

(>1 min al día; $0,3 \pm 0,4$) mientras que el género *Ara* entró con mayor asiduidad ($15,4 \pm 2,9$). En los *Electus*, son las hembras las que permanecieron en el interior de los nidos durante todo el periodo de incubación, ya que el papel de los machos fue inexistente durante la incubación en el cautiverio, por lo que no se les realizó el análisis del número de visitas ni del tiempo que pasaron en el interior de los nidos (Figura 11).

Tabla 6. Constancia de los géneros, tiempo pasado por los progenitores dentro del nido sin incubar y número de visitas de los machos, en minutos, a los nidos para los géneros: **a)** *Electus*, *Amazona* y *Ara*, **b)** *Cacatua*.

a)	<i>Electus</i> (hembra)		<i>Amazona</i> (macho, hembra)		<i>Ara</i> (macho, hembra)	
	Media \pm SD	Max-min	Media \pm SD	Max-min	Media \pm SD	Max-min
Constancia incubatoria (% día)	$93,5 \pm 1,74$	96,5 – 88,8	$93,9 \pm 1,38$	95,9 – 89,3	$97,0 \pm 0,77$	98,4 – 95,1
No incubando dentro del nido	0,0	0,0	$0,1 \pm 0,1$ $0,1 \pm 0,1$	0,4 - 0,0 0,7 – 0,0	$19,0 \pm 5,5$ $0,6 \pm 0,4$	28,5 - 7,8 1,7 – 0,0
Número de visitas diarias de los machos en los nidos	0,0	0,0	$0,3 \pm 0,4$	1,5 – 0,0	$15,4 \pm 2,9$	23,0 – 11,0

b)	<i>Cacatua</i>					
	Macho		Hembra		Pareja	
	Media \pm SD	Max-min	Media \pm SD	Max-min	Media \pm SD	Max-min
Constancia incubatoria (% día)	$18,2 \pm 3,7$	26,5 – 10,6	$81,4 \pm 3,8$	88,0 – 72,5	$99,6 \pm 0,5$	100 – 97,2
No incubando dentro de nido	$51,2 \pm 6,3$	65,6 – 37,6	$1,6 \pm 1,5$	5,1 – 0,0	-	-

En el análisis del número de recesos, hubo una similitud en los valores de la media de los géneros *Electus*, *Amazona* y *Ara* ($13,8 \pm 3,6$, $14,1 \pm 2,5$ y $12,9 \pm 2,4$ respectivamente). El género *Cacatua* presentó valores menores en el número de recesos con una media de $1,5 \pm 1,3$ (Tabla 8). El test Tukey-Kramer aportó diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los géneros *Electus*, *Amazona* y *Ara* con *Cacatua* (Figura 14).

En cuanto a la duración de los recesos diarios, la media para *Electus* y *Amazona* fueron similares en estos géneros ($88,1 \pm 22,1$ para *Electus* y $86,9 \pm 17,5$ para *Amazona*). En *Ara* y *Cacatua* sucedió lo mismo que en los dos primeros géneros, siendo: $43,0 \pm 12,1$ y $5,6 \pm 4,8$ respectivamente (Tabla 7). El análisis con el test estadístico de Tukey-Kramer ($p < 0,05$) corroboró significativamente diferencias entre *Electus-Amazona* y *Ara-Cacatua* (Tabla 7).

Dentro de este análisis, se estudió el promedio del receso más largos del día, donde se observó el mismo resultado visto anteriormente entre los mismos géneros (Tabla 8).

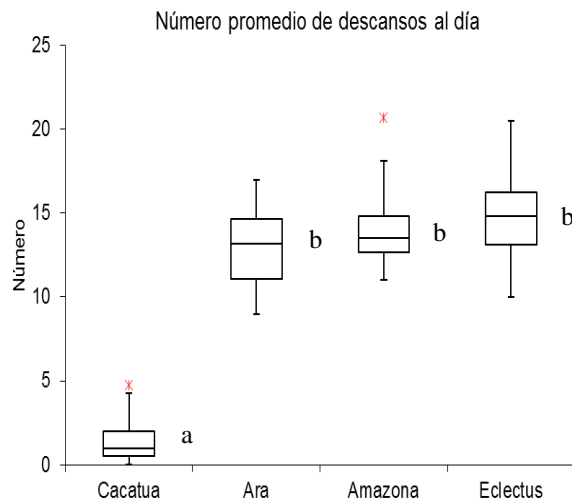


Figura 14. Diagrama de cajas sobre el número de recesos en la incubación. En este gráfico se observan diferencias significativas entre los géneros. Los (*) corresponden a excepciones en las parejas de estudio que se han salido de los rango de valores del promedio del número de recesos por día.

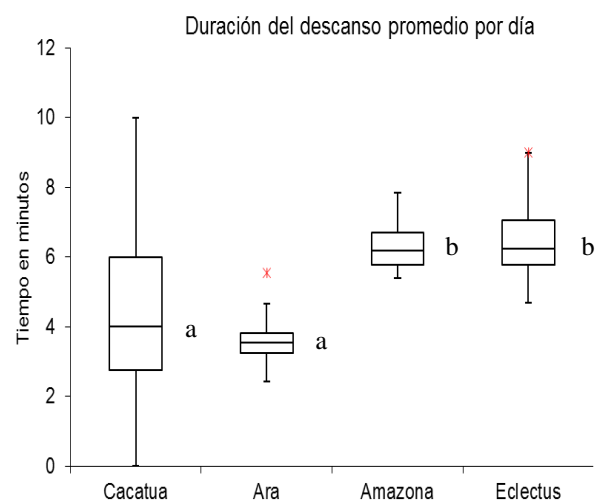


Figura 15. Diagrama de cajas sobre la duración de recesos en la incubación. En este gráfico se observan diferencias significativas entre los géneros. Los (*) corresponden a excepciones en las parejas de estudio que se han salido de los rango de valores del promedio de duración de los recesos por día.

Tabla 7. Estudio del número de recesos por día, duración de recesos por día y receso más largo por día.

	<i>Eclectus</i>		<i>Amazona</i>		<i>Ara</i>		<i>Cacatua</i>	
	Media \pm SD	Max-min	Media \pm SD	Max-min	Media \pm SD	Max-min	Media \pm SD	Max-min
Número de recesos por día	13,8 \pm 3,6	20,7 – 7,0	14,1 \pm 2,5	20,0 – 10,5	12,9 \pm 2,4	17,0 – 9,0	1,5 \pm 1,3	4,8 – 0,0
Duración de los receso por día	88,1 \pm 22,1	149 – 50,0	86,9 \pm 17,5	135 – 60,0	43,0 \pm 12,1	71,3 – 27,3	5,6 \pm 4,8	17,0 – 0,0
Duración del receso más largo al día	6,4 \pm 1,6	10,0 – 4,2	6,2 \pm 0,9	7,9 – 4,9	3,6 \pm 0,6	5,5 – 2,4	4,6 \pm 2,3	12,0 – 0,0

ALIMENTACION DE PICHONES

En el género *Cacatua* se observaron parejas que una hora después de la eclosión del primer pichón, comenzaban a darles su primera toma de alimentos, resultando en una frecuencia de alimentación de 156 ± 33 min dada por ambos progenitores.

En el género *Ara*, presentó una pareja donde el primer pichón fue alimentado por primera vez a los 14 minutos de haber eclosionado con una frecuencia de alimentación de 106 ± 49 min en ese primer día. El segundo pichón, fue alimentado a los 50 minutos de eclosionar con un promedio para los dos pichones en ese día de 159 ± 149 min. Los pichones fueron alimentados únicamente por la hembra durante los primeros días y el macho intervino posteriormente alimentándolos 1-2 veces al día. Durante todo el día los guacamayos alimentaron a los pichones a lo largo de las 24 horas. En otro caso se observó al macho alimentando a la hembra momentos antes a la puesta ($6,3 \pm 2,8$ veces por día).

En el género *Amazona*, se observó en un caso una hembra que solo alimentaba a los dos primeros pichones en las horas de luz en promedio de $6,7 \pm 1,2$ veces por día. El macho de *Amazona* intervino alimentando a la hembra ($3,7 \pm 1,0$ veces al día) y cuando el número de pichones aumentó, pero con una frecuencia baja ($1,5$ veces al día) y en las horas de luz.

En el género *Eclectus*, la falta de datos y observaciones durante este periodo no permitió la realización de este análisis para este género.

DISCUSION

Como ya se observó al inicio de la incubación, la tendencia de aumentar el rendimiento de la incubación conforme van pasando los primeros días de este periodo es muy común en los psitácidos al igual que en otras aves (Meijer et al. 1990; Anderson, 1997). Los periquitos (*Forpus passerinus*) exhibían tres principales patrones generales de incubación. El más común de estos corresponde con un crecimiento lento del rendimiento de la incubación ($n=5$), donde las hembras aumentaban lentamente el rendimiento de la incubación hasta alcanzar el máximo, al igual que se obtuvo en el género *Ara* ($n=3$; Figura 12). Otro patrón correspondía con un aumento rápido ($n=4$) del inicio de la incubación, muy similar a los resultados obtenidos en los géneros *Eclectus* ($n=5$) y en algunos casos de *Amazona* ($n=3$; Figura 9 y 10). El último patrón descrito correspondió con aumentos y caídas irregulares en el porcentaje de tiempo dedicado a la incubación (Grenier y Beissinger, 1999).

Inicialmente, informes anecdóticos sugirieron que la cría en el género *Eclectus* en la naturaleza, por lo general, comenzaba entrada la estación seca (Forshaw & Cooper, 1989) en comparación a los estudios en cautividad donde las parejas comenzaron a criar a partir de los primeros meses del año (Enero-Febrero). En la naturaleza, las hembras *Eclectus* ocupaban los nidos mucho antes del inicio del periodo de cría debido a la escasez de estructuras arbóreas en las que establecerse y la constante competencia entre hembras por ocupar los nidos, lo que generó que éstas, rara vez dejasen los nidos (Heinsohn & Legge, 2003). En cautividad se ha observado cierta asiduidad en las hembras a la hora de dejar los nidos solos, especialmente durante la incubación, probablemente generado por la carencia de esta competitividad por lo nidos. En el género *Eclectus* cabe destacar los efectos propiciados por los turnos de comidas (llevados a cabo en LPF) en la conducta de las aves, especialmente observados en los comportamientos preposturas (Figuras 4 y 6), los cuales eran llevados siempre dos veces al día, una entre las 07:00-08:00 y otra entre las 14:00-15:00. Los periodos de incubación en el género *Eclectus* fueron de 30 días ($n=5$), resultados similares a los obtenidos en el estudio en cautividad (30,5 días; $n=2$; Tabla 5). Presentaban periodos de incubación de 17-24 días, donde los primeros huevos tardaron un mayor periodo de tiempo en eclosionar que los huevos posteriores (Grenier & Beissinger, 1999). Por otro lado, estos mismos resultados mostraron que los intervalos de eclosión entre los dos primeros huevos fueron de 1 a 7 días ($2,8 \pm 1,9$) en

su hábitat natural, mientras que en cautividad ($n=1$) el intervalo tiempo para los dos primeros ocupó un rango de 6,8 a 7,8 días. No obstante, estos datos fueron tomados con cierta prudencia ya que la incubación del primer huevo se llevó a cabo artificialmente (Tabla 4; Heinsohn & Legge, 2003). En la etapa de pichones, las hembras del género *Eucleptus* fueron las encargadas de alimentar a los pichones en la naturaleza y para ello se ayudaron de los machos, que les regurgitaban la comida para que estas se las aporten a los pichones (Heinsohn & Legge, 2003).

En las cacatúas palmeras (*Probosciger aterrimus*; Murphy et al., 2003), se han observado los periodos de incubación con una duración media de 30-32 días al igual que en género *Cacatua*. La especie *Poicephalus robustus* presentaba un periodo de incubación de 30 días (similares a los géneros *Eucleptus* y *Cacatua*) con eclosión asincrónica y con un intervalo entre eclosión de 2 días y un cuidado de los pichones llevado a cabo por ambos congéneres (Wirringhaus et al., 2001). No obstante, el mantenimiento esta especie en cautividad se ha mostrado complicado.

Según el estudio llevado a cabo por Koenig (2001), los intervalos de tiempo entre las puestas de los huevos ($n=5$) para las especies *Amazona agilis* y *Amazona collaria* fueron aproximadamente de 2 a 3 días en la naturaleza, aunque hubo un caso donde este valor se excedió cuando la puesta superó más de 2 huevos. Por otro lado, en cautividad, los resultados aportaron una media de 3,8 días ($n=9$) para los intervalos de puestas entre huevos consecutivos en las especies del género *Amazona* de estudio. En cuanto a la eclosión, el tiempo transcurrido entre el primer huevo y el último fue de 2 a 7 días, un rango muy amplio en la naturaleza en comparación a los aproximadamente 7 días que mostraron en cautiverio. Probablemente esta discrepancia de valores entre ejemplares en libertad y en cautividad fue propiciada por la inhibición de factores ecológicos como la depredación, por lo que los congéneres no se sentían presionados a la hora de minimizar el tiempo que los nidos contienen los huevos. Durante la incubación, los machos de *Amazona* a menudo entraron en los nidos con mucha frecuencia (Wilson et al. 1997), algo que en cautiverio solamente se observó de manera aleatoria y con una frecuencia baja. Las hembras comenzaron a incubar una vez presenta el primer huevo en el nido (Koenig, 2001). Los resultados de este último autor, en *Amazona* pasaron la mayor parte de las horas de luz incubando ($83 \pm 8,0$, rango de 95-64; $n=11$), mientras que en cautiverio, los datos presentaban valores por encima de los de en libertad ($93,9 \pm 1,39$, rango 95,9- 89,3; $n=4$).

Se demostró que los periquitos mostraban cierta variación intraespecífica en el inicio de la incubación, sin embargo, estas diferencias fueron menores en otros estudios con otros grupos de aves como el carbonero común (*Parus major*; Haftorn, 1981) y cernícalos (*Falco tinnunculus*; Bortolotti & Wiebe, 1983; Wiebe et al. 1998). Todo el conjunto de resultados vienen a confirmar la existencia de una alta plasticidad de comportamientos de cría en las aves (Rosenberger et al., 2016), pero ello no quita la presencia de similitudes entre especies.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue apoyado por Loro Parque Fundación (LPF). Los Dres. Juan Cornejo y Miguel Molina Borja me ofrecieron la iniciativa y apoyo para la realización de este proyecto. Les agradezco también a Juan Cornejo y a Joris Wiethase su ayuda en la elaboración de los resultados del proyecto. También cabe mención para Soonglian Méndez Lugo, Pau

Puigcerver y todos los trabajadores de LPF por colaborar, ayudar y haber hecho de mi estancia en sus instalaciones una experiencia confortante y positiva.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Baerends, G. P. 1970. A model of the functional organization of incubation behaviour. *Behaviour*. Supplement. 17: 265-312.
- Beer, C. G. 1963. Incubation and nest-building behaviour of black-headed gulls. IV: Nest-building in the laying and incubation period. *Behaviour*. 21: 155-176.
- Beissinger, S. R. and Waltman, J. R. 1991. Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a neotropical parrot. *Auk*. 108: 863-871.
- Bortolotti, G. R. & Wiebe, K. L. 1993. Incubation behaviour and hatching patterns in the American Kestrel *Falco sparverius*. *Ornis Scand*. 24: 41-47.
- Clark, A. B. and Wilson, D. S. 1981. Avian breeding adaptations: Hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology*. 56: 253-177.
- Clark, A. B. and Wilson, D.S. 1985. The onset of incubation in birds. *American Naturalist*. 125: 603-611.
- Deeming, D. C. 2002. *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford Ornithology Series.
- Enemar, A. and Arheimer, O. 1989. Development asynchrony and onset of incubation among passerine birds in a mountain birch forest of Swedish lapland. *Ornis Fennica*. 66: 32-40.
- Forshaw, J. M. 1981. *Australian parrots*. 2nd ed. Melbourne. Lansdowne Editions.
- Forshaw, J. M. 1989. *Parrots of the world*. 3rd ed. London. Blandford Press.
- Forshaw, J. M. & Cooper, W. D. 1989. *Parrots of the World*. Willoughby: Lansdowne Press.
- Grenier, J. L. & Beissinger, S. R. 1999. Variation in the onset of incubation in a neotropical parrot. *Condor*. 101: 752-761.
- Haftorn, S. 1981. Incubation during the egg-laying period in relation to clutch-size and other aspects of reproduction in the Great Tit *Parus major*. *Ornis Scand*. 12: 169-185
- Hébert, P. N. and Sealy, S. G. 1992. Onset of incubation in yellow warblers: A test of the hormonal hypothesis. *Auk*. 109: 249-255.
- Heinsohn, R. and Legge, S. 2003. Breeding biology of reverse-dichromatic, cooperative parrot *Eclectus roratus*. *Journal of Zoology*. 259: 197-208.
- Kendeigh, S. C. 1952. *Parental Care and its Evolution in Birds*. Illinois Biological Monographs, XXII, The University of Illinois Press, Urbana.
- Koenig, S. E. 2001. The breeding biology of Black-billed Parrot *Amazona agilis* and Yellow-billed Parrot *Amazona collaria* in Cockpit Country, Jamaica. *Bird Conservation International*. 11: 205-225.
- Magrath, R. D. 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. *Biological Review*. 65: 587-622.
- Martin, P. & Bateson, P. 1986. *La medición del comportamiento*. Alianza Universidad.
- Meijer, T., Daan, S. & Hall, M. 1990. Family planning in the Kestrel (*Falco tinnunculus*): the proximate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour*. 114: 117-136.

- Murphy, S., Legge, S. & Heinsohn, R. 2003. The breeding biology of palm cockatoos (*Probosciger aterrimus*): a case of a slow life history. *Journal of Zoology*. 261: 327-339.
- Nilsson, S. G. 1984. The evolution of nest-site selection among hole nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica*. 15: 167-175.
- Nilsson, J. A. 1993a. Energetic constraints on hatching asynchrony. *American Naturalist*. 141: 158-166.
- Nilsson, J. A. 1993b. Bisexual incubation facilitates hatching asynchrony. *American Naturalist*. 142: 712-717.
- Perrins, C. R. and Middleton, A. L. A. 1985. *The Encyclopedia of Birds*. George Allen and Unwin, London.
- Rauter, C. and Reyer, H. U. 1997. Incubation pattern and foraging effort in female water pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis*. 139: 441-446.
- Ricklefs, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 9: 1-48.
- Ricklefs, R. E. 1993. Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period, and lifespan in altricial birds. *Current Ornithology*. 11: 199-276.
- Rosenberger et al. 2016. Nesting behaviour of Capercaillie (*Tetrao urogallus*) females kept in aviaries. *Ornis Fennica*. 93: 00-00
- Smith, H. G. et al. 1989. Female nutritional state. Affects the rate of male incubation feeding in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 24: 417-420.
- Skutch, A. F. 1957. The incubation patterns of birds. *Ibis*. 99: 69-93.
- Skutch, A. F. 1962. The constancy of incubation. *Wilson Bulletin*. 74: 115-152.
- Wang, J. M. & Beissinger, S. R. 2009. Variation in the onset of incubation and its influence on avian hatching success and asynchrony. *Animal Behaviour*. 78: 601- 613.
- Warham, J. 1990. *The Petrels, Their Ecology and Breeding Systems*. Academic Press, London.
- Webb, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: A review. *Condor*. 89: 874-898.
- Wiebe, K. L., Wiehn, J. & Korpimäki, E. 1998. The onset of incubation in birds: can females control hatching patterns? *Animal Behaviour*. 55: 1043-1052.
- Williams, J. B. 1991. On the importance of energy considerations to small birds with gyneparental intermittent incubation. In: *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* (ed. B. D. Bell), pp. 1964-1975. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington, New Zealand.
- Williams, J. B. 1996. Energetics of avian incubation. In: *Avian Energetics and Nutritional Ecology* (ed. Carey), pp. 375-416. Chapman and Hall, New York.
- Williams, T. D. 1995. *The penguins Spheniscidae*. Oxford University Press, Oxford.
- Wilson, K. A., Wilson, M. H. & Field, R. 1997. Behavior of Puerto Rican parrots during failed nesting attempts. *Wilson Bull.* 109: 490-503.
- Wirminghaus, J. O. et al. 2001. Breeding biology of the Cape Parrot, *Poicephalus robustus*. *Ostrich: Journal of African Ornithology*. 72: 159-164.