



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**MONITOREO POST-LIBERACIÓN DEL USO DE ALIMENTO
SILVESTRE Y USO DE HÁBITAT POR LA GUACAMAYA ROJA
(*ARA MACAO CYANOPTERA*) REINTRODUCIDA EN ALUXES
ECOPARQUE, CHIAPAS, MÉXICO**

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ÁNGELA MARÍA AMAYA-VILLARREAL

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DOCTOR ALEJANDRO ESTRADA MEDINA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DOCTOR VÍCTOR ARROYO-RODRÍGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DOCTORA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

MÉXICO, D.F. OCTUBRE, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**MONITOREO POST-LIBERACIÓN DEL USO DE ALIMENTO
SILVESTRE Y USO DE HÁBITAT POR LA GUACAMAYA ROJA
(*ARA MACAO CYANOPTERA*) REINTRODUCIDA EN ALUXES
ECOPARQUE, CHIAPAS, MÉXICO**

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ÁNGELA MARÍA AMAYA-VILLARREAL

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DOCTOR ALEJANDRO ESTRADA MEDINA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DOCTOR VÍCTOR ARROYO-RODRÍGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DOCTORA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM**

MÉXICO, D.F. OCTUBRE, 2015

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de Septiembre de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **AMAYA VILLARREAL ÁNGELA MARÍA** con número de cuenta **514351007** con la tesis titulada **"Monitoreo post-liberación del uso de alimento silvestre y uso de hábitat por la guacamaya roja (*Ara macao cyanoptera*) reintroducida en Aluxes Ecoparque, Chiapas, México"**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA:**

Presidente: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Vocal: DR. ALEJANDRO SALINAS MELGOZA
Secretario: DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO
Suplente: DRA. KATHERINE RENTON
Suplente: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ

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



ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de septiembre de 2015.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM), por contribuir a mi formación académica a través del programa de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT, le agradezco la beca de estudios de posgrado (número 293303) que me permitió cursar la Maestría en Ciencias Biológicas.

Agradezco a mi tutor principal, Dr. Alejandro Estrada Medina por su permanente apoyo y enseñanzas y a los miembros del comité tutorial, el Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez y la Dra. Patricia Escalante Pliego, por sus comentarios que contribuyeron a hacer mejor esta investigación.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al Dr. Alejandro Estrada Medina, mi tutor principal, le agradezco profundamente su permanente presencia, dedicación y disposición para orientarme y enseñarme. Gracias a la increíble labor de Alejandro la realización de este trabajo de grado, desde hacer el protocolo, preparar cada tutorial, tomar los datos en campo, escribir, someter y corregir el artículo, hasta la escritura de este documento de tesis, fue una suma de experiencias con un valiosísimo contenido de aprendizajes académicos y humanos.

Al Laboratorio de Primatología, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (IBUNAM) del Dr. Alejandro Estrada por el apoyo económico y logístico durante la estadía en campo.

Agradezco a la Dra. Sarie Van Belle por su tiempo y amabilidad para asesorarme en SIG.

Al Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez y a la Dra. Patricia Escalante Pliego agradezco por su apoyo en cada tutorial y por enriquecer este trabajo con sus aportes y comentarios. Especialmente agradezco a Víctor su acompañamiento y asesoría en el análisis de algunos resultados y por sus valiosas revisiones del documento inicial de esta tesis.

Especial agradecimiento tengo hacia la Dra. María del Coro Arizmendi, la Dra. Katherine Renton y el Dr. Alejandro Salinas quienes amablemente aceptaron ser parte de los sinodales en mi examen de titulación y contribuyeron con sus valiosos comentarios a esta tesis.

Agradezco a la Dra. María del Coro Arizmendi por escucharme, aconsejarme y apoyarme en un momento crítico de la maestría. También a la Dra. Katherine Renton por sus sugerencias para el desarrollo de los métodos en campo. Al Dr. Jorge Schondube y al Dr. Julio Campo por sus maravillosas clases, por ser grandes profesores y consejeros.

Agradezco a la Bióloga Rosamond Coates, Directora de la Estación Los Tuxtlas de la UNAM, por su apoyo en el proyecto de reintroducción y por facilitar la visita del Maestro en Ciencias Álvaro Campos para identificar los árboles usados por las guacamayas. Agradezco mucho a Álvaro por acompañarme en campo y por enseñarme pacientemente.

A Rocío González Acosta, auxiliar del IBUNAM, por su permanente disponibilidad para aclarar mis dudas amablemente: ¡Muchas gracias por tenerme tanta paciencia! Igualmente a

Lilia Espinosa, Patricia Oliva Estrella y Erica Flores, por estar siempre dispuestas a atender mis solicitudes. También agradezco al Dr. Ernesto Armando Rodríguez por su amabilidad y asesoría en cada uno de los trámites administrativos del posgrado y a Lilia Jiménez por su colaboración cada semestre con los trámites de la beca.

Al personal de cómputo del Instituto de Biología, Ing. Joel Villavicencio e Ing. Jorge López, así como al Ing. Heberto Ferreira del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, por su amable apoyo durante cada uno de los tutorales de fin de semestre.

Muchas gracias a Julián Velasco, estudiante de doctorado del Instituto de Biología, por su tiempo y paciencia al asesorarme con los análisis espaciales. Agradezco también de forma especial a mi amiga geóloga Juanita Sierra, por ser mi tiempo y ayudarme amable y pacientemente con algunos análisis y mapas. Nicolás Vargas, también fue mi tiempo en unos de los momentos de mayor necesidad. Gracias Nico por ayudarme con tanta dedicación con los mapas y sobre todo por hacerme reír tanto.

Agradezco al Dr. Donald Brightsmith y al Dr. James Gilardi por atender amablemente mis dudas sobre las guacamayas reintroducidas en Perú y Costa Rica respectivamente y al Dr. Eduardo Ñigo-Elías por enviarme copias electrónicas de sus investigaciones sobre esta especie en México y Guatemala.

Estoy muy agradecida con la Universidad Nacional Autónoma de México, por haber sido mi casa académica, por su alta calidad y generosidad en múltiples escenarios y espacios.

Esta tesis se desarrolló en el marco del programa interinstitucional de reintroducción de la Guacamaya roja en Palenque, por lo tanto agradezco a las partes que hicieron posible tal programa. Por un lado, el Ecoparque Xcaret, como donante de las guacamayas, hizo posible mi estudio. Por otro lado, a los directivos de Aluxes Ecoparque Palenque, especialmente el Licenciado Patrocinio González Blanco y a la Maestra Josefa González Blanco, quienes autorizaron que llevara a cabo la investigación. Agradezco especialmente a la Maestra Josefa González Blanco y a la Ing. María de Lourdes Silva por brindarme todas las facilidades logísticas durante la fase de campo. Agradezco también a los trabajadores de Aluxes, Raúl y Williams, quienes me apoyaron cada vez que fue necesario.

Agradezco al Maestro en Ciencias Marcelo Hernández, director del Parque Nacional Palenque (CONANP) y al personal a su cargo, el apoyo otorgado en campo en áreas fuera de Aluxes. También agradezco a los dueños de los hoteles Quiloma, Chan-Kah, Villa Mercedes, Villas Kin-Ha, el Panchán y del Parque Ecomundo Palenque por permitir el acceso a sus terrenos forestados en búsqueda de las guacamayas.

Quiero agradecer muy especialmente a Johana Rivera y a Elsa Barrios por acompañarme en campo con tanto entusiasmo. Gracias Johana por ser compañera de historias y aprendizajes. Gracias Elsa por estar siempre dispuesta a ayudarme con más de lo necesario, por la paciencia y el cariño para acompañarme a campo. También agradezco enormemente a Megan Nepshinsky por sus valiosas enseñanzas en campo, su rigurosidad y entusiasmo. Gracias a los demás voluntarios del proyecto de reintroducción de la Guacamaya roja en Palenque: Araks Ohanyan, Bastien Gravelier, Katy Gibb, Nathan Harrison, Stephanie Tamayo, Gala Castro y Mélissa Berthet por su compañía, por las risas y por la amistad.

A mis amigos mexicanos Andrés González Murillo y Manuel Antonio Ochoa, quienes me escucharon defender el protocolo en un momento crítico de la maestría, y ante todo, gracias por la amistad y solidaridad. Agradezco también a Christian Montes, Sylvia de la Parra y Hugo Siliceo, quienes también me escucharon defender el protocolo de esta tesis antes de presentarlo ante el Comité *Ad hoc* del posgrado.

A Hernán Alvarado por alojarme en su encantada y encantadora casa en Morelia.

A la parcería colombiana de nuestra finca en Tlalpan, gracias por sacarme de vez en cuando del encierro -en mi casita en el aire-, propio de la escritura de una tesis: Diana (y por prestarme el mini portátil), Yesid, Wilson, Fernanda y Catalina.

A mis amigos colombianos, Laura Giraldo y Ernesto Samacá, por su amistad, por hacerme sentir un poquito más cerca de Bogotá y por ayudarme con tantos trámites del posgrado durante mis eventuales ausencias en D.F. ¡Mil gracias!

A mis queridos amigos colombianos Samuel Monsalve, por tanta compañía, carcajadas y cariño puro vía Medellín-D.F.; Nico Vargas y María Clara López por hacerme reír tanto en Morelia, D.F. y Morelia-D.F. A quienes desde Bogotá me dieron su cariño cibernéticamente:

Carolina Montealegre, Natalia Gutiérrez, Melanie Ramírez, Ivonne Vargas, Laura Valenzuela, Ximena Narváez y Érica Álvarez. Por la buena energía y encantadora visita llena de sonrisas, a María Fernanda Gómez y Francisco Yemail, gracias montones.

Estoy especialmente agradecida con Carolina Santos-Heredia y Diego Zárate por su apoyo permanente y por inspirarme con su pasión científica. Gracias infinitas Caro por la bella amistad, por escucharme, por darme siempre **los más sabios e invaluables consejos** y por ser uno de mis más importantes soportes lejos de casa. Los tengo en mi corazón.

Cortas se quedarán siempre las palabras para agradecerles a Conchita Pérez y Emilio Domínguez por acogerme en su casa tan generosamente y **por ser mi familia** en México [y todo lo que eso significa estando lejos de casa]; gracias por prestarme su espacio y su computador para escribir parte de esta tesis. ¡Gracias Emilio por prestarme sin miedo un computador portátil sabiendo que se me dañaron los **dos** míos mientras terminaba la tesis! Gracias sin fin para Conchita por su gran amistad, por ser mi compañía y consejera en D.F. [y todo lo que eso significa estando en un país hermano pero ajeno]. **¡Gracias infinitas Conchi!**

Agradezco a mi amigo Jaime Forero, quien en el momento oportuno y en medio de mi mayor indecisión, me impulsó a seguir el vuelo de las guacamayas.

A Néstor, gracias por recordarme que uno nunca debe dejar de perseguir sus sueños y por haberme dado el último empujón a México.

Me siento agradecida con Palenque, por su magia y encantamiento. Por ser escenario de momentos hermosos con las guacamayas, con la selva, con la linda gente chiapaneca y con quienes venían de otras latitudes.

A Julio, gracias por recordarme la necesidad de cuestionarse absolutamente todo, por nuestras charlas filosóficas, por sus enseñanzas vitales, por su compañía, su guitarra, su voz y su cuasi surreal amor...

A mi hermana Ana María, por su apoyo, palabras y risas y por hacer de su tiempo mi tiempo ayudándome con la bibliografía. A mis hermanos Álvaro y María Patricia, por estar presentes estando lejos.

Agradezco finalmente a mis papás, quienes me inculcaron la virtud de la curiosidad. A mi mamá por vivir mi ausencia parcial de Colombia, por visitarme y recorrer parte de México conmigo y por darme sus sabios y pertinentes consejos. A mi papá por enseñarme desde niña a maravillarme con la ciencia y por enseñarme a investigar. A su memoria también está dedicada esta tesis.



Fotos: Ángela María Amaya-Villarreal

*¡Con el deseo de que la humanidad algún día entienda que **no** es mejor pájaro en mano que cien volando!*

*Para quien me enseñó a volar
y no pretende alcanzarme el vuelo...*



ÍNDICE

Página

LISTA DE FIGURAS	3
LISTA DE TABLAS	5
RESUMEN	6
ABSTRACT	8
CAPÍTULO 1	
INTRODUCCIÓN GENERAL	
Crisis de la biodiversidad.....	10
i) Principales factores de amenaza para la biodiversidad.....	11
ii) Consecuencias de la crisis de la biodiversidad.....	13
Reintroducción de especies como estrategia de conservación.....	14
i) Antecedentes y protocolo de la UICN.....	15
ii) Reintroducción de poblaciones animales.....	17
Antecedentes del tema de esta investigación	
i) Distribución geográfica de los psitácidos.....	19
ii) Estado de conservación y amenazas de los psitácidos y guacamayas.....	20
iii) Distribución geográfica, estado de conservación y amenazas de la Guacamaya roja.....	24
iv) Reintroducción de la Guacamaya roja en Centro y Sur América.....	26
v) Uso de alimento por poblaciones silvestres y reintroducidas de la Guacamaya roja.....	28
vi) Reintroducción de la Guacamaya roja en Palenque, Chiapas.....	30
OBJETIVOS	33
CAPÍTULO 2	
USE OF WILD FOODS DURING THE RAINY SEASON BY A REINTRODUCED POPULATION OF SCARLET MACAWS (<i>ARA MACAO CYANOPTERA</i>) IN PALENQUE, MEXICO.....	34

CAPÍTULO 3

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Aspectos que contribuyen a la adaptación de las guacamayas.....59

La dieta de las guacamayas en Palenque *versus* la dieta de otras poblaciones de Guacamaya roja reintroducidas.....65

Implicaciones del estudio para la conservación.....68

Limitantes del estudio y recomendaciones para seguimiento69

LITERATURA CITADA.....72

APÉNDICE 1

Historia natural de la Guacamaya roja y rol ecológico de las guacamayas.....85

APÉNDICE 2

Catálogo fotográfico de las muestras botánicas colectadas.....92

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. Distribución global de la familia Psittacidae.....	20
Figura 2. Distribución geográfica de la Guacamaya roja (<i>Ara macao</i>).....	24

CAPÍTULO 2

Figura 1. Location of Aluxes Ecopark.....	37
Figura 2. Left, routes 1–3 (red, aquamarine, yellow lines) in the grounds of Aluxes Ecopark (APRK). Right, routes outside of the release site (4–10, blue, crimson, yellow, gray, orange, green and pink lines).....	39
Figura 3. Plant families represented in the diet of the scarlet macaws for the period June–November 2014.....	42
Figura 4. a. Predicted species richness in the diet using three estimators (see methods). b. Monthly abundance curves, given by the number of trees used per species in the diet of scarlet macaws.....	43
Figura 5. Size distribution of scarlet macaw foraging flocks at feeding trees.....	45
Figura 6. a. Spatial distribution of trees (n = 140) used by the scarlet macaws as a source of food at the release site during the study period (June–November 2014). b. Map of 1ha cells (N = 36) harboring trees used by the scarlet macaws as a source of food from June to November 2014.....	45–46
Figura 7a. Total range used by the scarlet macaws for the study period, given by location of feeding and non-feeding activities. b. Total foraging range of scarlet macaws for the study period, given by the location of feeding records.....	47
Figura 8. The sum of DBH in cm of food trees as a function of habitat cells in which the macaws fed in the study period.....	47
Figura 9. Tree species used as a source of food by scarlet macaws ranked by the number of food trees used more than once during the study period.....	48
Fig. 10. Reintroduced scarlet macaws feeding on (a) seeds and pulp of <i>Cordia stenoclada</i> , (b) flowers of <i>Luehea speciosa</i> , (c) seeds and pulp of <i>Psidium guajava</i> , (d) leaves of <i>Pachira aquatica</i>	51

Apéndice 1. List of tree species used by the scarlet macaws released in Palenque for the period June-November 2014.....56

Apéndice 2. Total and monthly range of scarlet macaws, given by location of feeding and non-feeding activities during the study period.57

Apéndice 3. Total and monthly foraging range of scarlet macaw, given by the location of feeding records.....58

LISTA DE TABLAS

CAPÍTULO 1

Tabla 1. Estado poblacional y categoría de amenaza del género <i>Ara</i> según la UICN 2015.....	21
Tabla 2. Publicaciones sobre la riqueza de la dieta de la Guacamaya roja en Centro y Sur América.....	30

CAPÍTULO 2

Tabla 1. Sampling effort completed during the study period.....	42
Tabla 2. Plant parts and insect galls (ranked by number of feeding records) in the diet of scarlet macaws for the period June-November 2014.....	44

CAPÍTULO 3

Tabla 1. Comparación entre la riqueza, composición y amplitud de la dieta de <i>Ara macao</i> entre distintas localidades y Palenque.....	67
---	----

RESUMEN

La disminución actual de poblaciones y extinción local de especies sobre el planeta Tierra como consecuencia de las actividades propias de los seres humanos, está resultando en la pérdida de biodiversidad y de los servicios ecosistémicos que de ésta se derivan. Ante esta crisis de la biodiversidad la reintroducción de especies ha sido una estrategia utilizada en las últimas dos décadas para recuperar poblaciones de especies animales y vegetales en riesgo de extinción. La reintroducción de especies es cada vez más exitosa debido a la implementación de la guía establecida por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Esta guía enfatiza la necesidad de evaluar el éxito relativo de estos esfuerzos de conservación. Para evaluar la adaptación de los animales reintroducidos a la vida silvestre, el monitoreo de su sobrevivencia y comportamiento es un componente crítico.

Los psitácidos es el grupo de aves con más especies amenazadas en el mundo. Son un grupo con alta riqueza de especies, cumplen funciones ecológicas importantes que influyen la estructura de la comunidad vegetal en sus hábitats y tienen valores importantes intrínsecos y culturales. La Guacamaya roja (*Ara macao cyanoptera*) está amenazada en Mesoamérica debido al tráfico ilegal, la pérdida de hábitat y la cacería, a tal grado que en México su distribución original se ha reducido en 98%. Ante el dramático estado de conservación de esta especie, entre abril de 2013 y junio de 2014, se reintrodujeron 96 individuos de *A .m. cyanoptera*, en la selva de la Unidad de Manejo Ambiental (UMA) Aluxes Ecoparque Palenque ubicada a 1.5 km del Parque Nacional Palenque, Chiapas, México, zona donde esta especie se extinguió hace 70 años. Un indicador de la adaptación de estas aves a la vida silvestre es su habilidad para alimentarse en la selva. El objetivo principal de este estudio fue contribuir al conocimiento del proceso de adaptación de las guacamayas a la vida libre a través de la documentación del uso de alimento silvestre y de la estimación de su rango de acción en el sitio de liberación, durante la época de lluvias (junio-noviembre 2014). Mensualmente se hizo un seguimiento de la presencia y uso de alimento silvestre por las guacamayas liberadas a través de observaciones en rutas que sumaron 18 kilómetros de longitud total. Se registraron 283 eventos de alimentación en 140 árboles de 31 especies (19 familias, 84% especies nativas).

Las semillas y frutas constituyeron el 70% de su dieta, mientras que el 30% restante consistió de corteza, tallos, hojas, agallas de insectos, flores y rebrotes. Las especies *Cordia stenoclada* (Boraginaceae), *Muntingia calabura* (Muntingiaceae), *Entorolobium cyclocarpum* (Fabaceae), *Psidium guajava* (Myrtaceae) y *Cupania glabra* (Sapindaceae) dominaron su dieta (en cuanto a número de árboles usados, número de meses en que se usaron y número de registros). El índice de Levins de amplitud de nicho fue 0.260, indicando una dieta relativamente estrecha. La diversidad y amplitud en la dieta en las guacamayas en Palenque se aproximan a los valores reportados para poblaciones silvestres. Los resultados mostraron que las guacamayas reintroducidas en Palenque tienen una dieta tan diversa como otras poblaciones reintroducidas de esta especie y es probable que esta diversidad siga aumentando con el tiempo. El análisis espacial mostró que las guacamayas usaron 59 ha durante el tiempo de estudio. Los árboles usados como fuente de alimento se encontraron en 36 ha y mostraron un patrón agregado, mientras que otras 23 ha fueron usadas para otras actividades. En conclusión, los resultados de esta investigación amplían la información existente sobre la dieta de *Ara macao cyanoptera* y sirven para mejorar el entendimiento de la flexibilidad conductual y ecológica de esta especie. La metodología utilizada se puede replicar lo cual contribuye al desarrollo de estudios similares en otros programas de reintroducción de psitácidos. Los resultados sugieren que la capacidad de las guacamayas para encontrar recursos alimenticios en la selva está probablemente facilitada por la implementación del protocolo de liberación suave, el cual involucra entrenamiento con alimento silvestre en la fase previa a la liberación. Finalmente, los resultados indican que a corto plazo la Guacamaya roja reintroducida en Palenque se ha adaptado satisfactoriamente a su hábitat.

ABSTRACT

The current decline of animal populations and local extinction of species on planet Earth as consequence of human activities is resulting in loss of biodiversity and ecosystem services. To confront this biodiversity crisis the reintroduction of species has been a strategy used in the last two decades to recover plant and animal populations of species in risk of extinction. The reintroduction of species is becoming more successful due to the implementation of the guidelines established by the International Union for Conservation of Nature (IUCN). These guidelines stress the need for evaluation of the relative success of these efforts of conservation. To evaluate the adaptation of reintroduced animals to the wild, the monitoring of their behavior and survival is a critical component. Psittacids are the group of birds with more threatened species of the world. They are species-rich group, have important ecological functions that influence the plant community structure in their habitats and have an important cultural and intrinsic value.

The Scarlet macaw (*Ara macao cyanoptera*) is an endangered species in Mesoamerica due to habitat loss, hunting and illegal traffic. Its range has been reduced by 98% in Mexico. Taking in account the conservation status of this species, between April 2013 and June 2014, a population of 96 individuals of *A. m. cyanoptera* was reintroduced, in the tropical forests of Palenque, Chiapas, Mexico, where this species has been extinct for 70 years. One key indicator of adaptation to the wild is the ability of macaws to use food in the new habitat. Hence, the main objective of this study was to document the use of wild food and habitat range by the reintroduced macaws during the rainy season (June-November 2014). We surveyed the presence and feeding activities of those released macaws along 18 km of trails in the release site. We recorded 283 feeding bouts on 140 trees of 31 species (19 families; 84% native species). Seeds and fruit accounted for 70% of their diet. The remainder 30% consisted of bark, stems, leaves, insect galls, flowers and shoots. The tree species *Cordia stenoclada* (Boraginaceae), *Muntingia calabura* (Muntingiaceae), *Entorolobium cyclocarpum* (Fabaceae), *Psidium guajava* (Myrtaceae) and *Cupania glabra* (Sapindaceae) were highly dominant in their diet (regarding number of trees used, months used and feeding records). Levin's index of dietary niche breadth was 0.260 indicating a narrow diet. The dietary diversity and dietary amplitude of the reintroduced macaws in

Palenque closely approaches that of wild populations of this species. Also, our results showed that the macaws have a diet as diverse as well as that of other reintroduced populations. Our results indicated that the estimated richness will increase. Spatial data showed that macaws used 59 ha during the study period. Food trees used by the macaws were dispersed over 36 ha and had a highly clumped distribution while the macaws used an additional 23 ha for non-feeding activities. In conclusion, the results of this study contribute to the current information about the diet of *Ara macao cyanoptera* and those are useful to understand better the behavior and ecological flexibility of this species. The methods here used could be replicate contributing to similar studies in other programs of reintroductions of psitacids. Our results suggest that the capacity of naïve macaws to use wild foods is probably facilitated for the implementation of a soft-release protocol involving pre-release wild food training. Finally, our results indicate an initial and successful adaptation to the wild by the reintroduced Scarlet macaws in Palenque.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL Y ANTECEDENTES

Crisis de la biodiversidad

La actual pérdida de biodiversidad a escala global es el único cambio ambiental que está enfrentando el planeta Tierra que es irreversible (Dirzo y Raven 2003). Las tasas actuales de extinción de especies son mayores que las tasas de extinción esperadas según el registro fósil, lo que sugiere que el planeta está experimentando el sexto evento de extinción masiva (Barnosky *et al.* 2011, Ceballos *et al.* 2015). La evidencia indica que esta extinción masiva, que empezó hace 40,000 años, es ocasionada por las actividades de los seres humanos (Dirzo y Raven 2003). Los cambios de las condiciones atmosféricas y el calentamiento global, la fragmentación de hábitats, la contaminación, la sobreexplotación de recursos, la cacería, los cambios ecológicos ocasionados por las especies invasoras y la introducción de patógenos son actualmente presiones ecológicas de magnitud extrema que antes no habían sido experimentadas por la mayoría de las especies (Barnosky *et al.* 2011). Las extinciones actuales de poblaciones y de especies son consecuencia directa o indirecta de estos factores (Ceballos y Ehrlich 2002, Ceballos *et al.* 2015) y de la sinergia entre los mismos (Brook *et al.* 2008).

No se puede saber con exactitud cuántas especies están actualmente en riesgo de extinción a nivel global. Esto se debe a que solamente se ha evaluado el 5% de las especies descritas y también a que no se puede determinar cuántas de las especies evaluadas como Datos Insuficientes (DD) están o no amenazadas (IUCN 2015). Sin embargo, en el reporte más reciente de la Comisión de Supervivencia de Especies (SSC) de la UICN, la máxima autoridad internacional sobre especies en riesgo de extinción, se reporta que hasta noviembre de 2013, el 30% de las 71,576 especies evaluadas están amenazadas (SSC 2014). En el caso particular de las aves, alrededor del 13% de todas las especies conocidas se encuentra en alguna categoría de amenaza (IUCN 2015).

La creación de la Convención Sobre la Diversidad Biológica (CDB) en el año 1992, a cargo del Programa Ambiental de las Naciones Unidas (PNUMA), surge como una respuesta a la crisis global y a la acelerada tasa de extinción de especies y se puso como objetivo disminuir la pérdida de biodiversidad y hacer uso sustentable de sus componentes (CBD, 2015). Bajo la CDB, en el año 2002, 190 países se comprometieron a reducir la tasa de pérdida de biodiversidad para el año 2010. Las acciones que se han tomado para enfrentar la pérdida y degradación de la biodiversidad incluyen el aumento de áreas protegidas, la creación de políticas para manejar especies invasoras, la implementación de regulaciones para practicar agricultura sustentable y para disminuir la contaminación, la restauración de hábitat y la recuperación exitosa de especies (Armenteras y Finlayson 2011). A pesar de estas acciones que se han tomado para enfrentar la crisis de la biodiversidad, al cumplimiento de esta fecha Butchart *et al.* (2010) afirmaron que en las últimas cuatro décadas la tasa de pérdida de biodiversidad no se ha disminuido (Butchart *et al.* 2010).

Más recientemente, y ante el incumplimiento de alcanzar la meta del 2010, durante la décima conferencia de las Partes del CDB en octubre de 2010, se consolidó el Plan Estratégico para la Diversidad Biológica 2011-2020 (UNEP, CBD 2010). La principal meta fijada de este Plan es “Tomar medidas efectivas y urgentes para detener la pérdida de diversidad biológica a fin de asegurar que, para 2020, los ecosistemas sean resilientes y sigan suministrando servicios esenciales, asegurando de este modo la variedad de la vida del planeta y contribuyendo al bienestar humano y a la erradicación de la pobreza” (UNEP, CBD 2010). Un análisis reciente asevera que, a la fecha, los resultados de los esfuerzos realizados para enfrentar la crisis de la biodiversidad, probablemente no se verán reflejados en la mejora de las tendencias de la biodiversidad para el año 2020 (Tittensor *et al.* 2014).

Principales factores de amenaza para la biodiversidad

La pérdida o degradación de hábitats es el primer factor en importancia de amenaza para la biodiversidad, especialmente para mamíferos, aves y plantas (Hilton-Taylor 2000). La pérdida de hábitat se relaciona con la reducción del tamaño poblacional de muchas especies, incrementando potencialmente el riesgo de extinción de éstas (Feeley y Terborgh 2008). Las causas de pérdida de hábitat son la agricultura y ganadería, las actividades de extracción de recursos como minería, pesca y explotación maderera y el desarrollo de

infraestructura como asentamientos humanos, industria y carreteras. Estos factores son de especial importancia en los trópicos, dado que hay una gran concentración de especies amenazadas en los ecosistemas de esta región (Dirzo y Raven 2003) y que las selvas tropicales son un ecosistema en peligro debido al aumento de actividades humanas que ocasionan deforestación (Laurance *et al.* 2014). La evidencia de esto, según el índice del Planeta Vivo (*Living Planet Index* -LPI-), es que en los trópicos la pérdida de biodiversidad es mayor respecto a las zonas templadas, siendo Latinoamérica la región con el mayor declive de especies (McLellan 2014). Es necesario hacer las prácticas de agricultura más eficientes para evitar que continúe la fragmentación de áreas naturales (Haddad *et al.* 2015).

La segunda causa de amenaza según la UICN es la explotación directa de la biodiversidad en actividades de cacería, comercio y colecta. El impacto directo de este factor es la disminución de tamaños poblacionales, lo cual es muy importante en ciertas especies como aquellas de distribución restringida o de crecimiento poblacional lento (IUCN 2015). En ecosistemas terrestres, los grupos taxonómicos más explotados son las plantas (para extraer madera, alimento y medicinas), los mamíferos para alimento y cacería recreativa, las aves para alimento y comercio de mascotas y los anfibios para uso como medicina tradicional (Vié *et al.* 2009). Algunas actividades de sobreexplotación relacionadas con el cambio del uso del suelo, como la tala y las quemadas, afectan no sólo la biodiversidad *per se*, sino además exacerbando los impactos del cambio climático (Rosenzweig *et al.* 2007). Se requiere reforzar las regulaciones legislativas para promover el uso sustentable de los recursos que ofrece la biodiversidad (Hoffmann *et al.* 2010).

La tercera causa de amenaza es la introducción de plantas y animales invasores (Armenteras y Finlayson 2011); esta amenaza es especialmente importante para las aves, pues cerca del 30% de las aves en riesgo de extinción están afectadas por especies invasoras (Hilton-Taylor 2000). Las especies invasoras afectan a las especies nativas a través de la depredación, la competencia y la modificación del hábitat (McGeoch *et al.* 2010), y también pueden ser transmisoras de patógenos causantes de enfermedades (Forshaw 2006). Los programas de erradicación de especies invasoras han sido relativamente efectivos para aves y mamíferos, especialmente en islas, pero no lo han sido

para otros grupos de animales como los anfibios (Hoffmann *et al.* 2010). Para el año 2011 aproximadamente el 55% de los países del mundo tenían legislaciones para controlar las especies invasoras y prevenir la introducción de nuevas especies exóticas (Armenteras y Finlayson 2011).

Finalmente, otras causas de amenaza para la biodiversidad son el cambio climático y la contaminación (Armenteras y Finlayson 2011). Hay evidencia de que el cambio climático está relacionado con los cambios en la fenología de las selvas, en el comportamiento de algunos animales, por ejemplo en la migración, en las densidades poblacionales y distribuciones de muchas especies, entre otros (Rosenzweig *et al.* 2007). La contaminación por fertilizantes y pesticidas, minería y extracción de petróleo y gas, derramamientos de petróleo, entre otros, afecta directamente la supervivencia y bienestar de las especies (Mooney *et al.* 2005).

Consecuencias de la crisis de la biodiversidad

Los servicios ecosistémicos se definen como los beneficios que los seres humanos obtienen de las funciones de los ecosistemas (Turner *et al.* 2010). Si la extinción de especies y poblaciones continúa a la tasa a la que actualmente ocurre, los seres humanos serán desprovistos de los beneficios que la biodiversidad les presta a través de los servicios ecosistémicos (Ceballos *et al.* 2015). Mantener los servicios ecosistémicos es muy importante para favorecer el desarrollo económico de las sociedades humanas y para disminuir la pobreza global (Turner *et al.* 2010). Un ejemplo de los efectos que tiene la pérdida de biodiversidad, en cuanto a los servicios de aprovisionamiento, es la pérdida de diversidad genética en cultivos comerciales y la consecuente disminución del rendimiento de estos cultivos. Respecto a los servicios de regulación, la pérdida de diversidad de las comunidades de plantas ocasiona la disminución en la resistencia a la invasión de plantas exóticas y el aumento de la prevalencia de patógenos (Cardinale *et al.* 2012).

Las aves ofrecen servicios ecosistémicos a través de sus funciones ecológicas, como polinizar plantas y dispersar semillas (contribuyendo a la regeneración de los bosques), controlar poblaciones de invertebrados y micro vertebrados que pueden convertirse en plagas (Sekercioglu 2006) y controlar malezas en agro cultivos (Whelan *et al.* 2015).

Incluso se ha propuesto que las aves granívoras, particularmente los *passerinos*, podrían ser utilizadas como un agente controlador de plagas (Ndang'ang'a *et al.* 2013).

Particularmente, los psitácidos al ser depredadores de semillas, juegan un rol importante en la regulación y en la estructura de las comunidades de plantas (Oliveira *et al.* 2012). Este grupo de aves potencialmente incrementa la diversidad en los bosques neotropicales debido al impacto negativo que tienen sobre las especies comunes de árboles (Ragusa-Netto 2006) favoreciendo el reclutamiento de especies raras (Dirzo y Miranda 1990). Considerando el rol ecológico de los psitácidos en las selvas tropicales, se puede esperar que la pérdida o reducción de las poblaciones de estas aves tendrá un impacto negativo en los procesos ecológicos de dispersión y depredación de semillas, afectando las dinámicas de la selva y el reclutamiento de árboles (Renton *et al.* 2015).

Es urgente intensificar los esfuerzos de conservación para evitar que continúe la disminución de biodiversidad, pues hasta ahora éstos han sido insuficientes a nivel global (Hoffmann *et al.* 2010, Armenteras y Finlayson 2011, Ceballos *et al.* 2015). No obstante, hay evidencia de que las estrategias de conservación dirigidas a obtener un fin específico, pueden ser eficientes para disminuir la pérdida de biodiversidad (Hoffmann *et al.* 2010). La restauración de ecosistemas debe ser una táctica prioritaria para mantener la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Turner *et al.* 2010). Otra táctica importante de conservación para enfrentar la pérdida de biodiversidad es restablecer poblaciones extirpadas de especies en peligro de extinción, a través de la translocación o reintroducción de especies (IUCN/SSC 2013).

Reintroducción de especies como estrategia de conservación

La reintroducción busca restablecer poblaciones viables de una especie focal dentro de su rango original de distribución, a través de la liberación de individuos silvestres o criados en cautiverio, después de que han sido extirpadas en la naturaleza. Se considera que una reintroducción es exitosa cuando la población liberada y la siguiente generación se reproducen (IUCN/SSC 2013). Específicamente, se proponen cuatro criterios para medir el éxito de una reintroducción: a) reproducción de la primera generación nacida en vida silvestre; b) una población reproductora de tres años en la cual el reclutamiento supere la

mortalidad de adultos; c) una población sin apoyo externo de por lo menos 500 individuos; d) el establecimiento de una población auto sostenible (Seddon 1999).

Antecedentes y protocolo de la UICN

En 1998, ante el aumento a escala global de los proyectos de reintroducción, la UICN publicó por primera vez una guía que establece el protocolo que debe ser seguido por cualquier programa de reintroducción. Esta guía establece los objetivos de los programas de reintroducción, contempla un enfoque multidisciplinario y determina cuáles son las actividades que se deben realizar en las etapas de planificación, viabilidad, evaluación de riesgos, liberación e implementación, monitoreo y difusión de información.

Existen dos distintas estrategias de reintroducciones: suave y directa. La reintroducción suave (en inglés *soft release*) consiste en mantener encerrados a los animales por algunos meses en el área de liberación antes de ser liberados, con el fin de familiarizarlos con su nuevo ambiente. A través de prácticas de acondicionamiento se les provee entrenamiento para identificar y evitar depredadores. Una vez liberados, los animales son aprovisionados con alimento complementario al que ellos encuentran en el hábitat y (IUCN/SSC 2013). En la estrategia de liberación directa (en inglés *hard release*) los animales no permanecen encerrados antes de la liberación, solamente se transportan al lugar y una vez allí se liberan inmediatamente; en este tipo de reintroducción no hay apoyo para los animales después de su liberación (Beck *et al.* 2007, IUCN/SSC 2013).

En ambas estrategias de reintroducción, debe atenderse el protocolo sugerido por la UICN en cada una de las fases del proceso. En la fase de **planificación**, se debe diseñar el programa de reintroducción, trazar los objetivos y la meta final y diseñar el programa de monitoreo. En la fase de **viabilidad y diseño** se deben considerar los factores biológicos y sociales relevantes para que el programa tenga éxito. Hay que asegurarse de: 1) tener el conocimiento básico de la biología de la especie a ser liberada incluyendo sus requerimientos de hábitat e interacciones interespecíficas; 2) evaluar la calidad del hábitat donde los organismos serán liberados, asegurándose que pueda suplir las necesidades de los animales a liberar; 3) seleccionar adecuadamente a los individuos que serán liberados, teniendo en cuenta que su origen genético y características morfológicas, fisiológicas y

comportamentales estén acordes con la población original y además provean adecuada diversidad genética; 4) evaluar la salud y el bienestar de los individuos a liberar; 5) conocer las características de la población humana en el área de liberación, teniendo en cuenta los intereses y mandatos de las agencias de gobierno locales, organizaciones no gubernamentales y grupos informales; 6) cumplir con todas las normas y permisos para realizar desplazamientos de animales cuando se pasen fronteras internacionales (IUCN/SSC 2013).

En la fase de **evaluación de riesgos** se deben considerar los riesgos ecológicos, biológicos, socioeconómicos y financieros que pueden ocurrir con la reintroducción; por ejemplo, evaluar el posible impacto no deseado que pueda tener la especie sobre otras especies, sobre las funciones del ecosistema o sobre los intereses de la población humana que habite la zona de liberación (IUCN/SSC 2013).

Durante la fase de **liberación e implementación** se deben escoger adecuadamente el sitio y la estrategia de liberación, y se deben cumplir todos los aspectos considerados en las fases anteriormente mencionadas. El sitio de liberación debe permitir que los animales liberados exploren el área circundante rápidamente y estar conectado con áreas de hábitat adecuadas para los individuos liberados. El área de liberación debe cumplir con todos los requerimientos bióticos y abióticos de la especie. Por otro lado, para escoger la estrategia de liberación, se debe considerar la biología de la especie, la edad de los animales a liberar, estructura de edades y sexo de la población, la estación del año, el número de individuos que serán liberados, la cantidad de liberaciones y si se hacen simultáneas o en secuencia y minimizar al máximo el estrés generado en los animales (IUCN/SSC 2013).

En la fase de **monitoreo** se debe hacer seguimiento de los aspectos demográficos (supervivencia, dispersión y reproducción), ecológicos y etológicos de la población liberada. El monitoreo del comportamiento de los individuos reintroducidos puede generar indicadores tempranos del progreso de la reintroducción mediante la comparación con una población natural de la especie. Los comportamientos que se deben monitorear incluyen patrones de actividad y movimientos, comportamiento de forrajeo y selección de dieta, organización social y éxito reproductivo. La intensidad y duración del post-monitoreo depende del número de animales liberados, su rol ecológico, el tamaño del área y el nivel

de incertidumbre o de riesgo en el proceso (IUCN/SSC 2013). El monitoreo post-liberación es muy importante porque facilita evaluar la respuesta de la población liberada, los posibles impactos de la misma sobre el ecosistema (Armstrong y Seddon 2008) y determinar el éxito o detectar las causas del fracaso de la reintroducción (Sutherland *et al.* 2010).

Finalmente, es importante **difundir la información** del proceso de reintroducción, usando un lenguaje apto para todo el público, con el fin de contribuir al entendimiento de las reintroducciones y que las conclusiones sirvan de guía a otros programas (IUCN/SSC 2013). Además, difundir los resultados obtenidos en el monitoreo, a través de publicaciones, permite hacer estudios de meta-análisis, por ejemplo sobre los factores que influyen el éxito o fracaso de las reintroducciones, lo cual es indispensable para conocer las tendencias de investigación en esta área de biología de conservación (Fischer y Lindenmayer 2000).

Reintroducción de poblaciones animales

La reintroducción de poblaciones como táctica de conservación es materia de controversia esencialmente porque se ha indicado que su tasa de éxito es baja (Fischer y Lindenmayer 2000). Por lo tanto, es recomendable aumentar la tasa de éxito de los programas de reintroducción considerando que el uso de este tipo de herramienta de conservación es cada vez más importante en el escenario actual del aumento de especies en riesgo de extinción (Reading *et al.* 2013). En la última década se ha probado que la reintroducción de especies es una herramienta efectiva para restablecer poblaciones de fauna amenazada (Soorae 2013, Seddon *et al.* 2014). Esto ha sido posible gracias al seguimiento riguroso del protocolo establecido por la UICN y al esfuerzo por minimizar los riesgos al considerar los factores que afectan el éxito de la reintroducción.

Las dificultades que se enfrentan durante los programas de reintroducción provienen de factores biológicos y socio-económicos (Reading *et al.* 2013). Dentro de los factores biológicos hay que considerar componentes demográficos, genéticos y etológicos, así como el riesgo de enfermedades y los requerimientos de hábitat de la especie (Reading *et al.* 2013). Los rasgos de comportamiento que pueden influir en el éxito de la reintroducción incluyen la capacidad de locomoción (determinante en los patrones de movimiento), el

comportamiento de forrajeo, incluyendo ubicación, identificación, adquisición y manipulación del alimento, las interacciones sociales, el comportamiento reproductivo, la selección de hábitat y la identificación y evasión de los depredadores (Reading *et al.* 2013). Por ejemplo, cuando se utilizan individuos criados en cautiverio éstos podrían ser depredados fácilmente al no saber detectar y evitar a sus depredadores (Banks *et al.* 2002; Shier y Owings 2006).

A pesar de estos problemas, existen varios casos de reintroducciones exitosas de animales. En la provincia Oriental de Cabo, Sudáfrica, los programas de reintroducciones de grandes carnívoros (hienas, chitas y perros silvestres africanos) documentaron poblaciones reproductoras al tercer año de la liberación y con una tasa de reclutamiento mayor a la tasa de mortalidad de adultos (Hayward *et al.* 2007). La reintroducción del venado (*Elaphurus davidianus*) en la provincia de Jiangsu, China, es otro buen ejemplo de un programa exitoso de reintroducción. Este venado es considerado Extinto en vida silvestre (EW) por la lista roja de la UICN (Zhigang y Harris 2008). Las primeras reintroducciones se realizaron en el parque *Beijing Milu Park* en el cual entre 1985 y 1987 se liberaron 38 venados que fueron donados por Gran Bretaña. Fue tal el crecimiento de esta población que 300 venados fueron translocados a más de 50 reservas en toda China. En un programa paralelo, en 1986, 39 venados provenientes de zoológicos británicos, fueron liberados en la reserva natural posteriormente llamada “*Dafeng Milu Natural Reserve*”. En el año 2006 había 950 venados en la reserva (Zhigang y Harris 2008) y para el año 2013 la población alcanzó 2000 individuos (Soorae 2013).

En los últimos 25 años se han implementado más de 47 programas de reintroducción de psitácidos a nivel mundial (White *et al.* 2012). En el Neotrópico se han llevado a cabo algunos programas de reintroducción de estas aves, los cuales han sido exitosos en su mayoría (e.g Sanz y Grajal 1998; Brightsmith *et al.* 2003; Collazo *et al.* 2003; Brightsmith *et al.* 2005; White *et al.* 2005, Soorae 2013). Tal es el caso de *Amazona barbadensis*, uno de los loros más amenazados de Venezuela. En el marco de un proyecto de conservación en la isla Margarita, a partir de individuos confiscados del comercio ilegal, la población de este loro se incrementó de 750 a 1900 individuos en solo siete años, entre 1989 y 1996 (Sanz y Grajal 1998). Otro ejemplo de una reintroducción exitosa es el del Loro vináceo

(*Amazona vinacea*) en la selva Atlántica, Brasil. Actualmente este psitácido se encuentra categorizado como en peligro (EN) por la lista roja de UICN y se estima que en Brasil quedan 2000 individuos en parches aislados de hábitat. Desde el año 2011 se inició el programa de reintroducción de esta especie en un área privada protegida, al sureste de Brasil, donde ha estado extinta desde hace 30 años. Un año y medio después de la liberación 16 de 21 loros empezaron a reproducirse y se reportó un nido en una palma muerta que produjo exitosamente tres volantones. El indicador de éxito de este programa es el establecimiento de la especie en el área con eventos de reproducción y registros de volantones de descendientes (Soorae 2013).

En el caso de las guacamayas, también se pueden citar ejemplos de reintroducciones exitosas como la de la Guacamaya azul y amarilla (*Ara ararauna*), en Trinidad, donde se liberaron 31 individuos entre 1999 y 2004 (Plair *et al.* 2008). La supervivencia del primer grupo fue de 50% tres semanas después de la liberación, pero la supervivencia de los individuos liberados entre el 2000 y el 2004 fue de 70-100% cuatro semanas después de la liberación. Además de este alto porcentaje de supervivencia, a partir del año 2001 hubo eventos reproductivos exitosos entre parejas de la población liberada, produciendo 26 polluelos e incrementando la población a 52 individuos (Plair *et al.* 2008).

Antecedentes del tema de esta investigación

Distribución geográfica de los psitácidos

Los psitácidos (familia de loros, cotorras, guacamayas, pericos) es uno de los grupos de aves más diversos, con 374 especies existentes a nivel mundial reconocidas por Bird Life International (IUCN 2015). Están distribuidos principalmente en los trópicos y subtrópicos, pero algunos se encuentran en zonas templadas (Parr y Juniper 1998, ver Figura 1). En el Neotrópico hay 180 especies de psitácidos (IUCN 2015), distribuidas desde el sur de México hasta el norte de Argentina. La mayoría de las especies se encuentran en Suramérica, concentrándose la mayor diversidad en el norte de este subcontinente, en Brasil, Colombia, Ecuador, Venezuela, Bolivia y Perú (IUCN 2015). En México hay 23 especies y subespecies de psitácidos que se encuentran en 26 de los 32 estados (Howell y Webb 1995).

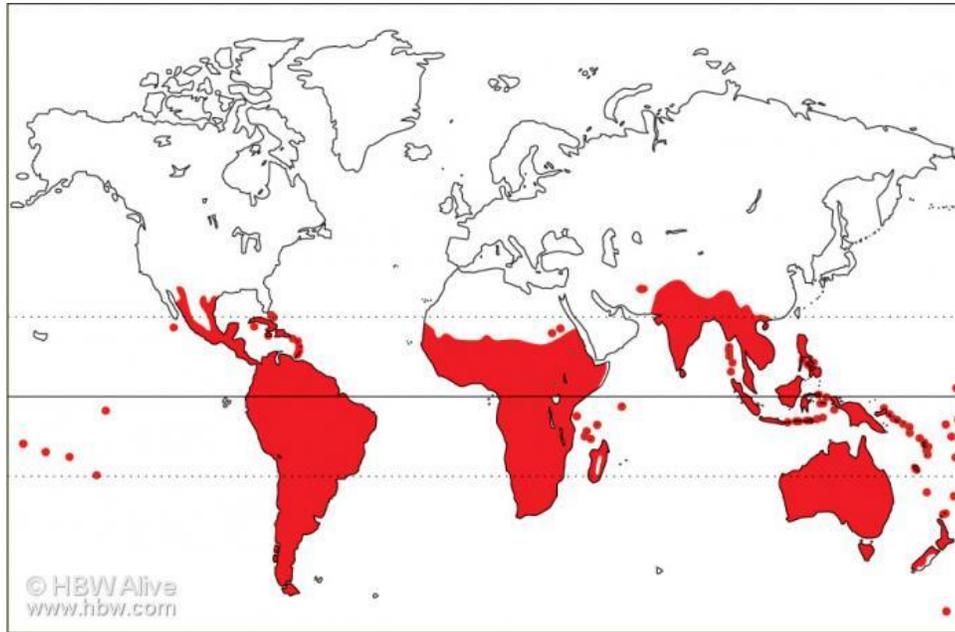


Figura 1. Distribución global de la familia Psittacidae. Mapa tomado de *Handbook of the Birds of the world* (en <http://www.hbw.com/family/parrots-psittacidae>)

Estado de conservación y amenazas de los psitácidos y guacamayas

Los psitácidos es el grupo de aves con más especies amenazadas en el mundo (Snyder *et al.* 2000, Parr y Juniper 1998). Según la lista roja de especies amenazadas de la UICN, 27% de las 374 especies que hay en el mundo están amenazadas (en categorías peligro crítico CR, en peligro EN y vulnerable VU), 16% están casi amenazadas (NT) y 57% están en la categoría de preocupación menor (LC) (IUCN 2015). De las 389 especies históricamente conocidas, 15 están extintas (IUCN 2015). Respecto a las 180 especies neotropicales (islas del Caribe, Mesoamérica y Suramérica), 2 % están extintas (EX), 36% están amenazadas (CR, EN, VU), 13% casi amenazadas (NT) y el restante 49% se encuentra en preocupación menor (LC) (IUCN 2015).

Hay seis géneros y 19 especies de guacamayas, todas en el Neotrópico, de las cuales según la lista roja de la UICN, 9 están amenazadas (CR, EN, VU), una casi amenazada (NT), ocho bajo preocupación menor (LC) y una extinta (EX), la Guacamaya cubana, *Ara tricolor* (IUCN 2015). Las poblaciones del 50% de las especies existentes están disminuyendo, 27.8% están estables, para 16.7% no hay datos para determinar su tendencia poblacional, y

solamente una especie (5.6%) está aumentando, el Maracaná de cuello dorado, *Primolius auricollis* (IUCN 2015). El género *Ara* de guacamayas incluye 9 especies (IUCN 2015) cuya distribución abarca Mesoamérica y Sur América tropical y subtropical desde México hasta el norte de Paraguay (Forshaw 2006). De estas 9 especies una está extinta, una se encuentra en peligro crítico (CR), dos están en peligro (EN), una se considera vulnerable (VU) y cuatro especies más están en preocupación menor (LC) (ver Tabla 1).

Tabla 1. Estado poblacional y categoría de amenaza del género *Ara* según la UICN 2015. EX: extinto, CR: peligro crítico, EN: en peligro, VU: vulnerable, LC: preocupación menor.

Especie	Nombre común	Categoría UICN 2015	Tamaño poblacional (# total de individuos)	Tendencia poblacional
<i>Ara tricolor</i>	Guacamayo cubano	EX		
<i>A. glaucogularis</i>	Guacamayo barbazul	CR	110-130	Estable
<i>A. ambiguus</i>	Guacamayo ambiguo	EN	<3,700	Disminuyendo
<i>A. rubrogenys</i>	Guacamayo de Cochabamba	EN	1,000-4,000	Disminuyendo
<i>A. militaris</i>	Guacamayo militar	VU	10,000-20,000	Disminuyendo
<i>A. ararauna</i>	Guacamayo azul y amarillo	LC	Desconocido	Disminuyendo
<i>A. chloropterus</i>	Guacamayo aliverde	LC	Desconocido	Disminuyendo
<i>A. macao</i>	Guacamaya roja	LC	50,000	Disminuyendo
<i>A. severus</i>	Guacamayo severo	LC	Desconocido	Estable

Similar a la situación mundial, el estado de conservación de los psitácidos en México también es grave. De las 23 especies y subespecies existentes, 13 están en peligro, 6 están amenazadas y 4 están sujetas a protección especial (NOM-059-SEMARNAT-2010).

La amenaza primaria para los psitácidos son la pérdida, fragmentación y degradación del hábitat. Las causas de estos tres factores son numerosas y varían según el lugar. Por ejemplo, en las selvas húmedas la deforestación se debe a la agricultura a gran y pequeña escala, a la explotación forestal, al desarrollo de infraestructura (por ejemplo carreteras) y a la actividad minera. En los bosques secos, los principales agentes de la pérdida y

degradación del hábitat son la conversión del suelo a tierras de ganado y agricultura, las plantaciones de árboles exóticos y el sobrepastoreo (Snyder *et al.* 2000, Parr y Juniper 1998). Aunque la mayoría de las especies de bosque han sido afectadas negativamente por la deforestación, algunas especies que prefieren hábitats relativamente abiertos son tolerantes a la transformación del paisaje. Por ejemplo, el Guacamayo cabeciazul (*Ara couloni*) ha expandido su rango de distribución debido a la pérdida de cobertura boscosa (Parr y Juniper 1998).

La segunda causa de amenaza para este grupo de aves es la explotación de sus poblaciones por parte de los humanos. La captura de estas aves se ha dado desde hace varios siglos entre distintas culturas humanas, desde los antiguos griegos y romanos (Snyder *et al.* 2000). Hay un reporte del año 400 a. C de un médico hindú que tenía en cautiverio una Cotorra ciruela (*Psittacula cyanocephala*) capaz de decir palabras en griego y en hindi (Parr y Juniper 1998). En el Neotrópico también se han capturado psitácidos desde hace varios siglos. La crianza en cautiverio de estas aves para obtener sus plumas con fines ceremoniales, fue una actividad difundida entre las culturas nativas del continente americano. En la época del imperio Azteca se usaban estas aves no solo como mascotas o alimento sino también para obtener sus plumas para vestimenta y decoración (Snyder *et al.* 2000, Cantú *et al.* 2007), e incluso, las plumas hacían parte del tributo pagado a los aztecas por parte de los estados o ciudades conquistadas (Soustelle 1961). El declive de la mayoría de las especies empezó después de la llegada de los europeos a América porque con la colonización española aumentó el comercio de loros y guacamayas y desde ese entonces hacen parte del comercio internacional y del contrabando, lo cual tiene un profundo impacto negativo en muchas especies (Collar y Juniper 1992, Parr y Juniper 1998, Cantú *et al.* 2007). Se estima que en la década de 1980 fueron llevados anualmente a Estados Unidos entre 50,000 y 150,000 loros neotropicales (Cantú *et al.* 2007), y solamente entre 1981 y 1985, entraron 703,000 loros neotropicales de por lo menos 96 especies distintas (Collar y Juniper 1992).

Si bien el comercio internacional legal ha disminuido en las últimas décadas debido a las regulaciones de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), en muchos países el comercio interno sigue siendo un grave problema (Snyder *et al.* 2000) y el comercio ilegal sigue estando muy activo en

muchos países (Pires 2012). En México, por ejemplo, el comercio de 5 a 7 especies de psitácidos fue legal hasta el año 2002. Entre el año 2003 y 2006 dejaron de expedirse permisos, pero en octubre de 2006 oficiales del gobierno autorizaron nuevas capturas (Cantú *et al.* 2007). Para el año 2007 se estimó que se capturan para comercio entre 65,000 y 78,000 psitácidos anualmente, de los cuales mueren entre 50,000 y 60,000 individuos (Cantú *et al.* 2007). Bajo este panorama es de esperarse que el tráfico de psitácidos tenga un fuerte impacto sobre las distribuciones de las especies amenazadas. Por ejemplo, Marín-Togo *et al.* (2012) demostraron que se ha reducido la distribución de todas las especies de psitácidos de la costa del Pacífico mexicano y que las especies que tienen la mayor reducción de su distribución original (*Amazona oratrix* y *Amazona finschi*) son víctimas tanto de la pérdida de su hábitat como de la captura para comercializarlas (Marín-Togo *et al.* 2012).

En el caso particular de las guacamayas, las especies del género *Ara*, junto a los loros *Amazona*, son los psitácidos más atractivos como mascotas para los humanos, debido a que son aves grandes, coloridas y tienen la habilidad de imitar la voz humana (Frynta *et al.* 2010, Tella e Hiraldo 2014). Tella e Hiraldo (2014) encontraron que las aves de estos géneros son vendidas a precios seis veces más altos que otros psitácidos y que hay una fuerte correlación entre el grado de atractivo que tienen estas especies y el precio por el que las venden en los mercados mexicanos y estadounidenses. También reportaron que las especies atractivas fueron más capturadas de lo esperado según su disponibilidad legal (Tella e Hiraldo 2014).

Otra fuente de amenaza para los psitácidos en general, especialmente en islas, es la introducción de depredadores o competidores y de enfermedades. Por ejemplo, para cinco especies amenazadas de Nueva Zelanda la principal causa de amenaza es la depredación de mamíferos introducidos como la zarigüeya australiana, ratas y gatos (Snyder *et al.* 2000). En la isla Mauricio, en el Océano Índico, la introducción del macaco cangrejero (*Macaca canicularis*), importante depredador de nidos, contribuyó a la casi extinción del Periquito de Mauricio (*Psittacula echo*) y la introducción de púsums, marsupiales y gatos en Nueva Zelanda es una de las principales amenazas para el Kakapo (*Strigops habroptila*), especie categorizada en la lista roja de UICN como CR (Forshaw 2006, IUCN 2015).

Finalmente, enfermedades como el virus de la enfermedad del pico y las plumas (Psittacine Circovirus) puede ser un factor de amenaza para las poblaciones silvestres que están en disminución, como es el caso del Loro de Cabo, en Suráfrica (*Poicephalus robustus*) o del Loro ventrinaranja (*Neophema chrysogaster*) en Australia, categorizado en peligro crítico (CR) (Forshaw 2006, IUCN 2015).

Distribución geográfica, estado de conservación y amenazas de la Guacamaya roja

La Guacamaya roja, *Ara macao*, se distribuye desde el sureste de México hasta el noreste de Nicaragua y desde el sur de Costa Rica pasando por el norte de Sur América hasta el este de Bolivia y el norte de Mato Grosso, Brasil (Forshaw 2006, ver Figura 2). Se reconocen dos subespecies: *Ara macao cyanoptera* (desde el sureste de México y disyuntamente hasta el noreste de Nicaragua) y *Ara macao macao* (localmente en Costa Rica, principalmente en la vertiente del Pacífico, sur de Panamá y disyuntamente a través del norte de Suramérica por el lado este de la cordillera de Los Andes, desde el valle del río Magdalena en Colombia hasta Guyanas y en el este de Ecuador, este de Perú, este de Bolivia y norte de Mato Grosso en Brasil (Forshaw 2006).

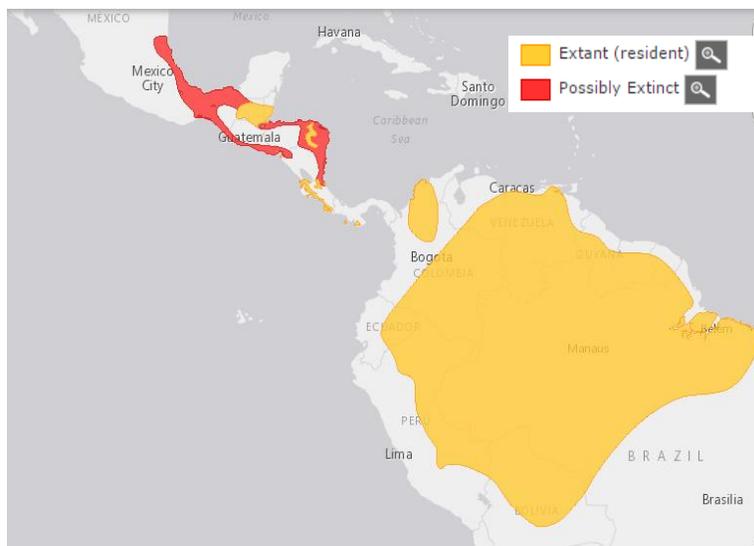


Figura 2. Distribución geográfica aproximada de la Guacamaya roja (*Ara macao*). En amarillo se muestran las poblaciones existentes y en rojo las poblaciones extintas o posiblemente extintas. Mapa tomado de *BirdLife International and NatureServe (2014) Bird Species Distribution Maps of the World. 2012. Ara macao. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2*

La Guacamaya roja, *Ara macao*, se considera una especie de preocupación menor (LC) según la lista roja de la UICN debido a que no alcanza el umbral para estar en la categoría vulnerable (VU) bajo los criterios de tamaño de rango de distribución, tendencia y tamaño poblacional (IUCN 2015). Sin embargo, la subespecie de Mesoamérica, *Ara macao*

cyanoptera, está regionalmente extinta en El Salvador y persiste solo en pocas localidades en México, Guatemala, Belice, Honduras y Nicaragua (Boyd y McNab 2008). En total se estima que la población total global de *Ara macao* es de menos de 50,000 individuos (A. Panjabi *in litt.* 2008 en BirdLife International 2012) y la población en Belice podría no exceder los 150 individuos (Jones 2003).

En México, históricamente la Guacamaya roja se encontraba desde el sur de Tamaulipas atravesando los estados de Veracruz, Tabasco, Campeche, Oaxaca y Chiapas (Howell y Webb 1995), pero desde los años 70 la mayor parte de sus poblaciones fue eliminada (Ridgely 1981) y como consecuencia su rango de distribución se ha reducido 98% en el país (SEMARNAT 2009). Utilizando modelos de nicho ecológico, Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza (2009) predijeron que hasta el año 2000 la Guacamaya roja había perdido en México el 86% de su hábitat, debido a las modificaciones de uso del suelo. Actualmente sólo persisten en el sureste de México dos pequeñas poblaciones aisladas: una de aproximadamente 20-50 individuos en la Selva de Los Chimalapas en Oaxaca (Iñigo-Elías *et al.* 2004), que desde la publicación de Iñigo-Elías *et al.* 2004 no se ha vuelto a registrar (Raigoza 2014), y la otra de 150-250 individuos en la Selva Lacandona en Chiapas (Iñigo-Elías 1996; Iñigo-Elías *et al.* 2004). *Ara macao cyanoptera* ha sido considerada desde 1991 en peligro según *Ecological Criteria* (Cantú *et al.* 2007) y desde 1994 está declarada oficialmente en peligro en México (NOM-059-SEMARNAT-2010). Desde 1976 está incluida en el apéndice I de CITES debido a que está amenazada de extinción por tráfico ilegal (Cantú *et al.* 2007, CITES 2014).

Al igual que para psitácidos en general, entre las principales amenazas para la Guacamaya roja en México, sobresalen la destrucción y fragmentación del hábitat, procesos que han ocasionado su extinción local en la mayoría de las localidades de su distribución original en el país (Snyder *et al.* 2000; Cantú *et al.* 2007). Entre 1970 y 2004, en la Selva Lacandona se perdió el 40% de las selvas altas y medianas (Iñigo-Elías *et al.* 2004), las cuales son hábitat crítico para la anidación de esta especie. Iñigo-Elías *et al.* estimaron en el año 2004 que la población de esta especie en la Selva Lacandona representaba menos del 14% de la población censada en 1984.

Por otro lado, a pesar de que la Guacamaya roja está protegida oficialmente desde 1994, continúa el saqueo de pichones para la venta y el comercio ilegal de individuos adultos silvestres (Snyder *et al.* 2000; Carreón-Arroyo 2006). Se estima que anualmente se capturan ilegalmente 50 individuos de esta especie, y entre 1995 y 2005 la Procuraduría Federal de Protección al Ambiente (PROFEPA) reportó el aseguramiento de 144 ejemplares (Cantú *et al.* 2007). Un individuo se puede obtener en el mercado internacional por 1,500 a 2,700 dólares estadounidenses (Cantú *et al.* 2007). Un último factor de amenaza importante para la Guacamaya roja es la competencia con abejas africanizadas por sitios de anidamiento en las oquedades de los árboles (Iñigo-Elías *et al.* 2004).

Ver en el Apéndice 1 información sobre la historia natural de la Guacamaya roja y el rol ecológico de las guacamayas.

Reintroducción de la Guacamaya roja en Centro y Sur América

La Guacamaya roja ha sido parte de programas de reintroducción en algunos países de Centro y Sur América. En Costa Rica, se liberaron 13 individuos en 1999 en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Curú, en la península Nicoya, al occidente del país (Forbes 2006). En esta localidad la supervivencia fue de 92% al primer año de la liberación y de 77% cuatro años después (Brightsmith *et al.* 2005). En este caso, se formaron tres parejas reproductoras y se reportaron intentos de anidamiento en cavidades naturales en dos años diferentes pero sin producción de crías; sin embargo en esta localidad solo monitorearon a los individuos liberados por 4.2 años (Brightsmith *et al.* 2005). Un segundo sitio de liberación en Costa Rica es el Centro para Liberaciones San Josecito Valle, ubicado 16 km al norte de Golfito. En este lugar se liberaron 79 individuos de Guacamaya roja entre 1999 y 2007, con una tasa de sobrevivencia de 72% a marzo del 2007 (Varela y Janik 2008). En esta población se han registrado comportamientos de anidamiento y cría en al menos seis parejas, algunas de las cuales intentaron construir nidos en árboles de Guanacaste (*Schizolobium parahyba*) y Nazareno (*Peltogyne purpurea*). Es de destacarse que en el año 2007 se observaron por primera vez varios juveniles descendientes de guacamayas liberadas en años anteriores (Varela y Janik 2008). Un último sitio de liberación de Guacamayas rojas en Costa Rica, es el bosque húmedo de la propiedad de Tiskita Jungle Lodge, al sur del país (Forbes 2006). En esta localidad entre 1999 y 2011 se liberaron 80-90

guacamayas con una tasa de supervivencia del 90% (Ara Project 2013), y se han establecido algunas parejas reproductoras con producción de volantones (J. Gilardi, comunicación personal, agosto 2015). Desde hace cinco años el proyecto se ha trasladado también a Punta Islita, igualmente en la costa del Pacífico, donde se han liberado aproximadamente 25 Guacamayas rojas (J. Gilardi, comunicación personal, agosto 2015).

En Perú, entre 1992 y 1995 se reintrodujeron 20 guacamayas en el Centro de Investigación Tambopata, Cusco y un año más tarde la sobrevivencia reportada fue de 84%. Diez años después de la primera liberación 55% de las guacamayas estaban vivas. Seis parejas defendieron nidos, cinco dejaron huevos y tres criaron cuatro polluelos. En este caso las parejas reproductoras se conformaron entre individuos criados en cautiverio e individuos silvestres (Brightsmith *et al.* 2005).

En Honduras, entre 1996 y 1997 se reintrodujeron en la Estación Biológica Isla Zacate Grande cuatro Guacamayas rojas confiscadas y unos años después se liberaron otros cinco individuos, adultos y pollos, también provenientes de confiscaciones. Aunque en este proyecto no se monitoreó formalmente la actividad reproductiva, sí se reportó que algunas parejas anidaron y produjeron crías en nidos artificiales y una de ellas en una cavidad natural de Guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*). Se estima que ahora hay aproximadamente 20 individuos en esta población (Boyd y McNab 2008). Otro programa de reintroducción de esta especie en Honduras, ejecutado en el año 2011, es el del Parque Arqueológico de Copán, Valle de Copán. Este programa está a cargo de *World Parrot Trust*, el Parque de Aves y Reserva Natural Montaña Guacamaya, el Instituto Hondureño de Antropología e Historia y la Asociación Copán (Raigoza 2014, J. Gilardi, comunicación personal, agosto 2015). Actualmente vuelan 60 guacamayas en esta localidad (La Tribuna 2014).

En El Salvador, en el año 2007, la fundación ecológica SalvaNATURA empezó a estudiar la viabilidad de reintroducir esta especie en el área que va del Parque Nacional El Imposible hasta el corredor Barra de Santiago (Boyd y McNab 2008) y en el 2011 se hizo una reintroducción en esta localidad (WPT, comunicación personal en Estrada *et al.* 2013).

La sobrevivencia mayor a 70 % después de 2-3 años en las reintroducciones de la Guacamaya roja en Centro América y Perú evidencia que los proyectos de reintroducción bien planeados, pueden ser una herramienta de conservación exitosa (Raigoza 2014). Además las altas tasas de supervivencia reportadas se pueden atribuir en parte a la adaptabilidad innata de esta especie y a las bajas tasas de depredación sobre los individuos liberados (Brightsmith *et al.* 2005).

En México, aparte del proyecto de reintroducción de Guacamaya roja en Palenque, Chiapas, que explicaré con detalle unos párrafos más adelante, está en marcha un programa de reintroducción de esta especie en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. En una primera localidad, la Reserva Ecológica La Otra Opción ubicada en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, se liberaron 27 guacamayas en junio de 2014 y un año después de la liberación la tasa de sobrevivencia es de alrededor de 70% (8 muertes y dos perdidas). En una segunda localidad, la Reserva Ecológica de Nancigaya, se liberaron 29 guacamayas en marzo de 2015, con una supervivencia de alrededor de 90% (una muerte y 4 perdidas) a julio de 2015. Se planea hacer dos liberaciones más, una en agosto de 2015 y la otra en la primavera de 2016 (P. Escalante, comunicación personal, agosto 2015).

Uso de alimento por poblaciones silvestres y reintroducidas de la Guacamaya roja

Estudios de poblaciones silvestres de la Guacamaya roja reportan que utiliza entre 15 y 59 especies de plantas para alimentarse (ver Tabla 2), lo cual demuestra que esta especie tiene una amplia y variada dieta (Renton 2006). En la selva tropical seca de la costa pacífica central de Costa Rica se reporta que usa entre 28 y 43 especies de plantas para alimentarse, siendo las familias más representativas Moraceae, Anacardiaceae y Bombacaceae (Marineros y Vaughan 1995, Vaughan *et al.* 2005, 2006), e incluyendo las especies exóticas *Bernoullia flammea*, *Terminalia catappa*, *Tectona grandis* y *Gmelina arborea* (Vaughan *et al.* 2006). Al sureste de Costa Rica, en el Área de Conservación Osa (ACOSA), se estima que se alimenta hasta de 59 especies distintas, incluyendo también las especies exóticas *T. catappa*, *T. grandis* y *G. arborea* (Dear *et al.* 2010). En el Parque Nacional Chiquibul, Belice, se reportó que la Guacamaya roja usa 15 especies de plantas pertenecientes a 11 familias para alimentarse, y que 76% de la dieta está compuesta por semillas, 14% por bromelias y hojas, 6% por fruta y 4% por larvas en agallas de las hojas

(n= 49 eventos de forrajeo). Las familias de plantas preferidas por la Guacamaya roja en estado silvestre en Belice son Annonaceae, Burseraceae, Leguminosae y Sterculiaceae, entre otras (Renton 2006). Boyd y McNab 2008 compilaron información publicada sobre la diversidad de recursos utilizados por la Guacamaya roja en Guatemala, Belice y Costa Rica y encontraron que esta especie utiliza hasta 95 especies de árboles y palmas, de 29 familias, siendo las familias dominantes Anacardiaceae, Apocynaceae, Bombacaceae, Fabaceae, Moraceae, Palmae y Sapotaceae (literatura compilada por Boyd y McNab 2008: Matuzak *et al.* 2008; Pérez-Pérez 1998; Renton 2006; Vaughan *et al.* 2006). Hace dos décadas una investigación en la selva lluviosa del Amazonas de Perú reportó que *Ara macao* usa hasta 52 especies (Gilardi 1996), mientras que un estudio más reciente en la Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios, indica que esta guacamaya se alimenta hasta de 45 especies de plantas (Lee *et al.* 2014).

En la población reintroducida en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Curú (Costa Rica) se ha documentado que consume 32 especies de plantas de 15 familias (por ejemplo Anacardiaceae, Bombacaceae, Combretaceae, Fabaceae, Lorantaceae, Moraceae, Myrtaceae y Palmae), incluyendo especies no nativas, como *Terminalia catappa* y *Delonix regia* (Matuzak *et al.* 2008). En este estudio se reportó que la Guacamaya roja se alimenta principalmente de semillas (73%), seguido de pulpa de fruta (10%), corteza (6%), flores (5%), hojas (5%) y líquenes (1%) (n= 1159 eventos de forrajeo). Durante el periodo de estudio en esta localidad las guacamayas se alimentaron de 27 especies en verano y de 18 en invierno. Por su parte, en el Centro para Liberaciones San Josecito Valle, Costa Rica, se ha observado que los individuos reintroducidos consumen más de 20 especies de plantas nativas en la zona de liberación (Varela y Janik 2008). Se presume que los psitácidos usan el hábitat espacial y temporalmente según la disponibilidad de alimento (Gilardi y Munn 1998).

Tabla 2. Publicaciones sobre la riqueza de la dieta de la Guacamaya roja en Centro y Sur América.

Autores	País de estudio	Número de especies	Tipo de población	Duración del estudio
Gilardi 1996	Perú	52	Silvestre	Sin datos
Vaughan <i>et al.</i> 2003, 2006	Costa Rica	28-43	Silvestre	4 años
Forbes 2006	Costa Rica	30-39	Reintroducida	Sin datos
Renton 2006	Belice	15	Silvestre	5 meses
Matuzak <i>et al.</i> 2008	Costa Rica	32	Reintroducida	2 años
Varela y Janik 2008	Costa Rica	21	Reintroducida	9 años
Adamek 2011	Perú	54	Silvestre	4 años
Dear <i>et al.</i> 2010	Costa Rica	59	Mixta	2 meses*
Lee <i>et al.</i> 2014	Perú	45	Silvestre	2 años

*en este estudio los datos fueron colectados a través de entrevistas a personas locales

Reintroducción de la Guacamaya roja en Palenque, Chiapas

Como parte de las estrategias de conservación para la Guacamaya roja en México, la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) propuso en el 2009 la crianza en cautiverio de individuos de esta especie para su posterior reintroducción en aquellos sitios donde ha sido extirpada (SEMARNAT 2009). En el año 2012 surge la iniciativa de reintroducir esta especie en Palenque, Chiapas, encabezada por Aluxes Ecomparque Palenque, Parque Ecoarqueológico Xcaret y el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM).

Aluxes Ecomparque Palenque es el centro de operaciones de la asociación civil sin ánimo de lucro Acajungla S.A. y fue creado como un Centro de conservación, rescate y rehabilitación de vida silvestre (Raigoza 2014). Aluxes fue la sede del programa de reintroducción, construyó la infraestructura necesaria para llevar a cabo las liberaciones y dispuso profesionales veterinarios y personal capacitado en el manejo de las guacamayas. Aluxes también financió el análisis genético de las guacamayas donadas.

El Parque Ecoarqueológico Xcaret inició en 1993 un programa de reproducción en cautiverio de *Ara macao cyanoptera*, con el fin de contribuir a la conservación de esta especie en México (Raigoza 2014). El éxito de tal programa ha sido tal que la colonia

reproductiva alcanzó 100 parejas reproductivas en el año 2013. Esto permitió a Xcaret donar individuos para el proyecto de reintroducción propiciado por Aluxes en Palenque, Chiapas (Raigoza 2014).

Finalmente, el IBUNAM fue la institución responsable de la coordinación científica de la implementación del proyecto (Estrada 2014). La fase de planificación de este proyecto incluyó el análisis genético de las guacamayas a cargo del Laboratorio de Genética de la Conservación del IBUNAM, bajo la coordinación de la Dra. Patricia Escalante Pliego. Este análisis constató que los individuos donados sí son de la subespecie mesoamericana (*Ara macao cyanoptera*) y que su variabilidad genética es cercana a la de las poblaciones silvestres de Guatemala y Belice (Schmidt y Amato 2008, Estrada 2014). Esto permitió que Aluxes recibiera de Xcaret lotes de guacamayas de cuatro grupos genéticos distintos, asegurando así la variabilidad genética en la población reintroducida (Raigoza 2014). En esta fase también se evaluaron la disponibilidad y calidad del hábitat, la disponibilidad potencial de alimento en la selva y los riesgos potenciales de depredación (Estrada 2014).

En la fase previa a la liberación las guacamayas fueron acondicionadas y entrenadas en la jaula de liberación durante 2-3 meses antes de cada liberación. El acondicionamiento consistió en promover la integración social de los individuos, ofrecerles semanalmente plantas de la selva con el objetivo de enseñarles a reconocerlas y manipularlas, familiarizarlas con los nidos artificiales y enseñarles a reconocer y tener aversión a los posibles depredadores (por ejemplo ocelotes, aves rapaces y humanos). En junio de 2012 se dio inicio al programa de sensibilización a la población humana, con la meta de involucrar a la gente local como parte del programa de reintroducción (Estrada 2014).

Antes de las liberaciones, las guacamayas fueron marcadas con esmalte en el pico para identificarlas a nivel individual en las primeras semanas después de las liberaciones. La fase de implementación empezó en el 2013 con la primera liberación de 17 guacamayas en la sede del proyecto. Entre abril de 2013 y junio de 2014 se liberaron en total 92 guacamayas (51 hembras y 41 machos) siguiendo el protocolo de liberación suave. Como parte de este protocolo de reintroducción, después de las liberaciones las guacamayas recibieron alimento en las plataformas de liberación no solo con el fin de complementar su

dieta sino también de facilitar el monitoreo y favorecer su filopatría y adaptación gradual a la vida silvestre (Estrada 2014).

El monitoreo de las guacamayas empezó desde la primera liberación. Este proceso consistió en hacer observaciones diarias en recorridos en el área de liberación, seguimiento de telemetría y observaciones desde dos torres de observación construidas en Aluxes Ecoparque (Estrada 2014). La supervivencia es de 91% hasta mayo de 2015 y hasta julio de 2015 se han reportado 12 eventos de reproducción exitosos (3 en nidos artificiales, 9 en cavidades naturales) incluyendo el registro de 8 volantones volando con sus padres (A. Estrada, comunicación personal, julio de 2015).

OBJETIVOS

General:

Contribuir al conocimiento del proceso de adaptación de las guacamayas a la vida libre a través de la documentación del uso de alimento silvestre y uso del hábitat.

Específicos:

1. Documentar el uso de especies de plantas como fuente de alimento por las guacamayas en el sitio de liberación y su variación temporal.
2. Determinar el rango de acción de las guacamayas y llevar a cabo una primera evaluación de la relación entre el uso espacial y temporal del hábitat y la presencia de recursos alimenticios.

CAPÍTULO 2

USE OF WILD FOODS DURING THE RAINY SEASON BY A REINTRODUCED POPULATION OF SCARLET MACAWS (*ARA MACAO CYANOPTERA*) IN PALENQUE, MEXICO

Amaya-Villarreal, Á. M., Estrada, A. & Vargas-Ramírez, N. 2015. Use of wild foods during the rainy season by a reintroduced population of scarlet macaws (*Ara macao cyanoptera*) in Palenque, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8(2): 455-478.

ABSTRACT

The Scarlet macaw (*Ara macao cyanoptera*) is an endangered species in Mesoamerica due to illegal traffic, habitat loss, and hunting. In Mexico, its range has been reduced by 98%. Between April 2013 and June 2014, a population of 96 individuals of *A. m. cyanoptera* was reintroduced (six releasing events), in the tropical rainforests of Palenque, southeast Mexico, where this macaw had been extinct for the last 70 years. This study documents the use of wild foods and range use by the reintroduced macaws for the rainy season period June to November, 2014. The macaws used 140 trees of 31 species (19 families; 84% native species) as a source of food. Seeds and fruit accounted for 70% of their diet. The remaining 30% consisted of bark, stems, leaves, insect galls, flowers and shoots. A subset of five tree species was highly dominant in their diet (regarding number of trees used, months used and feeding records). Spatial data showed that food trees used by the macaws were dispersed over 36 ha and had a highly clumped distribution. The macaws used an additional 23ha for non-feeding activities. The dietary diversity and breadth (as indicated by Levin's Index) of the reintroduced macaws closely approaches that of wild macaws. The capacity of the reintroduced macaws to use wild foods, a very low mortality in the released population (9%), and the occurrence of nine successful nesting events, attests to a short-term success of the reintroduction. We discussed the observed patterns of use of wild foods and habitat by the reintroduced scarlet macaws in the context of the soft-release protocol used and of behavioral flexibility, accumulated social learning and a high cognitive capacity typical of psittacines, aspects essential for a successful adaptation to the wild.

Research Article

Use of wild foods during the rainy season by a reintroduced population of scarlet macaws (*Ara macao cyanoptera*) in Palenque, Mexico

Ángela María Amaya-Villarreal^{1*}, Alejandro Estrada² and Nicolás Vargas-Ramírez³

¹ Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04360, Coyoacán, Distrito Federal, México.

² Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (email: aestradaprimates@gmail.com)

³ Departamento de Desarrollo Rural y Regional, Facultad de Estudios Ambientales y Rurales, Pontificia Universidad Javeriana, Colombia (email: vargas.nicolas@javeriana.edu.co)

*Corresponding author email: <am.amaya.villarreal@gmail.com>

Abstract

The scarlet macaw (*Ara macao cyanoptera*) is an endangered species in Mesoamerica due to illegal traffic, habitat loss, and hunting. In Mexico, its range has been reduced by 98%. Between April 2013 and June 2014, a population of 96 individuals of *A. m. cyanoptera* was reintroduced (six releasing events), in the tropical rainforests of Palenque, southeast Mexico, where this macaw had been extinct for the last 70 years. This study documents the use of wild foods and range use by the reintroduced macaws for the rainy season period June to November, 2014. The macaws used 140 trees of 31 species (19 families; 84% native species) as a source of food. Seeds and fruit accounted for 70% of their diet. The remaining 30% consisted of bark, stems, leaves, insect galls, flowers and shoots. A subset of five tree species was highly dominant in their diet (regarding number of trees used, months used and feeding records). Spatial data showed that food trees used by the macaws were dispersed over 36 ha and had a highly clumped distribution. The macaws used an additional 23ha for non-feeding activities. The dietary diversity and breadth (as indicated by Levin's Index) of the reintroduced macaws closely approaches that of wild macaws. The capacity of the reintroduced macaws to use wild foods, a very low mortality in the released population (9%), and the occurrence of nine successful nesting events, attests to a short-term success of the reintroduction. We discussed the observed patterns of use of wild foods and habitat by the reintroduced scarlet macaws in the context of the soft-release protocol used and of behavioral flexibility, accumulated social learning and a high cognitive capacity typical of psittacines, aspects essential for a successful adaptation to the wild.

Keywords: frugivory, reintroduction, foraging ecology, Neotropics, Psitacids

Resumen

En Mesoamérica, la guacamaya roja (*Ara macao cyanoptera*) está amenazada debido al tráfico ilegal, la pérdida de hábitat, y la cacería. En México, su distribución original se ha reducido en 98%. Entre abril de 2013 y junio de 2014, se reintrodujeron 96 individuos de *A. m. cyanoptera* (seis eventos de liberación), en las selvas de Palenque, México, en donde este psitácido se extinguió hace 70 años. Este estudio documenta, para el periodo de la época de lluvias junio-noviembre 2014, el uso de alimento silvestre y rango de acción de las guacamayas reintroducidas. Las guacamayas usaron 140 árboles de 31 especies (19 familias, 84% especies nativas) como fuente de alimento. Las semillas y frutas constituyeron el 70% de su dieta, el 30% restante consistió de corteza, tallos, hojas, agallas de insectos, flores y rebrotes. Cinco especies dominaron su dieta (en cuanto a número de árboles usados, número de meses en que se usaron y número de registros). El análisis espacial mostró que los árboles usados por las guacamayas como fuente de alimento se encontraron dispersos en 36ha y mostraron un patrón agregado. Otras 23ha fueron usadas para otras actividades. La diversidad y amplitud en la dieta en las guacamayas reintroducidas se aproximan a los valores reportados para poblaciones silvestres. La capacidad de las guacamayas reintroducidas para usar alimento silvestre, una mortalidad particularmente baja (9%) y la ocurrencia de nueve eventos de anidación, atestiguan el éxito de la reintroducción a corto plazo. Se discuten los patrones observados de uso de alimento silvestre y uso del hábitat en el contexto del generalismo ecológico, aprendizaje social acumulado y una alta capacidad cognitiva, típicos en psitácidos y esenciales para una adaptación exitosa al medio silvestre.

Palabras clave: reintroducción, ecología de forrajeo, Neotrópico, psitácidos

Received: 13 April 2015; Accepted 22 May 2015; Published: 29 June 2015

Copyright: © Ángela María Amaya-Villarreal, Alejandro Estrada and Nicolás Vargas-Ramírez. This is an open access paper. We use the Creative Commons Attribution 4.0 license <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/us/>. The license permits any user to download, print out, extract, archive, and distribute the article, so long as appropriate credit is given to the authors and source of the work. The license ensures that the published article will be as widely available as possible and that your article can be included in any scientific archive. Open Access authors retain the copyrights of their papers. Open access is a property of individual works, not necessarily journals or publishers.

Cite this paper as: Amaya-Villarreal, A. M., Estrada, A. and Vargas-Ramírez, N. 2015. Use of wild foods during the rainy season by a reintroduced population of scarlet macaws (*Ara macao cyanoptera*) in Palenque, Mexico. *Tropical Conservation Science* Vol.8 (2): 455-478. Available online: www.tropicalconservationscience.org

Introduction

Reintroductions of species, which are locally or globally extinct, have proven to be effective for the restoration/conservation of many threatened fauna [1,2]. For example, the red-necked ostrich in Saudi Arabia, the southern ground Hornbill in South Africa, and the vinaceous Amazon parrot in Brazil (see these and other case studies in [3]). Although its use as a conservation tool remains controversial [2, 3], reintroduction to restore or reinforce populations in its indigenous range is nonetheless a valuable approach [1].

The family Psittacidae encompasses 374 extant species worldwide, but 52% are reported by the IUCN Red List, with populations decreasing (<http://www.iucnredlist.org/by>; consulted May 3, 2015). A recent assessment of the common denominators of success in psittacine reintroductions indicates that a first-year survival >0.50 and released birds breeding with conspecifics is an important measure of success. In addition, habitat quality and post-release supplementation are important predictors of successful psittacine reintroductions [4].

Eighteen extant species of macaws are recognized for the Neotropics, most of them found in South America (<http://www.iucnredlist.org/by>; consulted May 3, 2015). The IUCN Red List categorizes the scarlet macaw (*Ara macao*) as Least Concerned due to its broad geographic distribution in the Neotropics (Mexico to the east of the Andes in Colombia, Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil, French Guiana, Guyana, Suriname, Trinidad and Tobago and Venezuela), but classifies populations as decreasing. Two subspecies are distinguished in Mesoamerica: *Ara macao cyanoptera*, found from Mexico to central Nicaragua and *Ara macao macao*, from southern Nicaragua to South America. The conservation status of *A. macao cyanoptera* is dire in its indigenous range. For example, this macaw is regionally extinct in El Salvador and occurs in very low numbers in Mexico and in a few localities in Guatemala, Belize, Honduras and Nicaragua [5]. Illegal traffic, habitat loss and hunting have resulted in the local and regional extinction of this macaw within its historical range. The species is listed on Appendix I of CITES because it is threatened with extinction due to illegal traffic [6].

In Mexico, the scarlet macaw historically occurred from southern Tamaulipas through the lowlands of the states of Veracruz, Tabasco, Campeche, Oaxaca and Chiapas [7]. Currently, illegal traffic, hunting and habitat loss have reduced its range in Mexico by 98% [8]. Only about 150-200 scarlet macaws exist in the southern Lacandon forest in the state of Chiapas, close to the border with Guatemala, and about 50 individuals apparently occur in the Chimalapas mountain region shared by the states of Oaxaca and Chiapas [8]. This macaw is classified as "Endangered" by the official environmental norm of the government of Mexico [9]. Recent studies have shown that the scarlet macaw population in the Usumacinta River Basin shared by Mexico, Guatemala and Belize consist of only about 400 breeding individuals [10,11].

Such concern led to the design and implementation of a reintroduction program for the scarlet macaw in the region of Palenque, Chiapas, in southeast Mexico, where this macaw had been extinct for 70 years [12, 13]. This initiative brought together three institutions: Aluxes Ecopark of Palenque (Aluxes, hereafter; provider of the release site), Xcaret Ecopark (donor of captive bred scarlet macaws) and the Institute of Biology of the National Autonomous University of Mexico (provider of the scientific planning, execution and follow up for the project) [13]. The release program followed a soft-release protocol, which included pre and post release monitoring and post-release food provisioning. Between March of 2013 and June of 2014, 96 captive bred adult scarlet macaws were released in the forest of Aluxes, located near Palenque National Park [13] (Fig. 1).

This paper documents the use of wild foods and range use for the rainy season months of June to November 2014 by the reintroduced population of scarlet macaws in the protected rainforest of Aluxes and in adjacent land in Palenque, southeast Mexico. We assumed that one key measure of adaptation to the wild by the captive-bred scarlet macaws released in Palenque would be their capacity to discover and use wild foods to satisfy metabolic and nutritional requirements, and that this would be accompanied by an expansion of their range within and beyond the release site. An additional question framed by our study was to what extent the captive bred reintroduced macaws would develop a dietary diversity and breadth similar to those observed in wild scarlet macaws.

Methods

Study site

Implementation of the reintroduction project began in April 2013 with a first release of macaws in the forested grounds of Aluxes, a rescue and rehabilitation center for wildlife (17°30'10.9"N; 92°1'4.3"W). The land of Aluxes encompasses *ca* 44ha with extensive forest cover, several lagoons and about 7ha consisting of seasonally flooded wetlands. The site is only about 0.5 km from the forest that extends toward Palenque National Park (*ca* 1,800 ha; Fig. 1), which we expect that the reintroduced macaws will eventually add to their range.

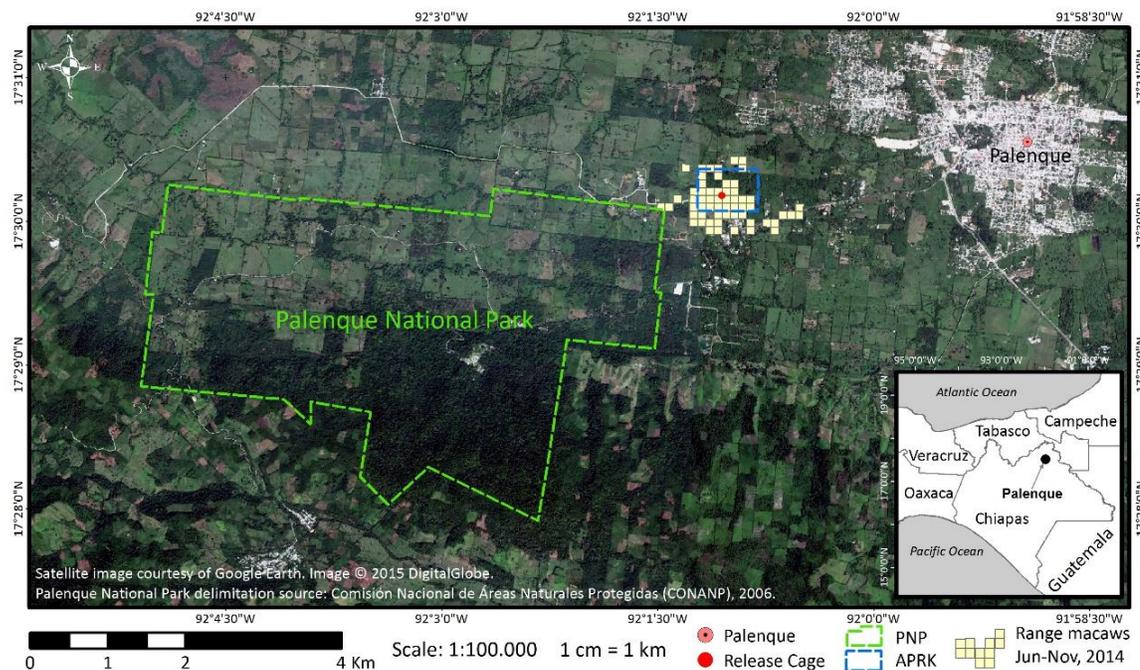


Fig. 1. Location of Aluxes Ecopark (APRK; square polygon with broken blue line). Yellow squares are 1ha cells, illustrating the range of the scarlet macaws from June to November 2014. Broken green line is the polygon of Palenque National Park (PNP).

Released population

All scarlet macaws released were captive bred at Xcaret [14] and were divided into groups for a scheduled set of sequential releases. Between March of 2013 and June of 2014, 96 adult scarlet macaws were released in six releasing events (April, June, August and December 2013; March and June 2014) in the forest of Aluxes [13]. Mean age of individuals at the time of release was 35.1 ± 17.7 months; range 11–86 months (only two individuals were 11 months old and only two individuals were ≥ 80 months old). Thirty five percent of the released macaws consisted of individuals between 11 and 24 months of age, 43% between 25 and 48 months of age and 22% were ≥ 48 months. The released population consisted of 56 females and 40 males. All reintroduced macaws had a subcutaneous microchip and a numbered leg band. In addition, each individual had an external mark painted on the beak or tail feathers. Such external marks lasted about 60 days (see [13]). All aspects of pre and post-release soft protocols complied with regulations and ethics of the government of Mexico.

Overall mortality of macaws since the first release was restricted to nine of 96 individuals released. These events occurred between May 2013 and September 2014. The cadaver in all nine cases of death was recovered. Causes of death were crocodile predation (4 cases; individual macaws falling into a lagoon), newly released macaws hitting branches while flying (3 cases) and unknown (2 cases). Necropsies conducted on the cadavers by the veterinary staff at Aluxes indicated as causes of death, physical trauma and unknown. The latter due to the high degree of decomposition of the body. No additional mortalities have been detected between October 2014 and May 2015.

Pre-release diet and pre-release wild foods training

In Xcaret, the macaws were fed a diet consisting of soft commercial fruits such as bananas, papaya, and others, boiled and broken corn, parrot food pellets and corn dough mixed with beets and other vegetables [14]. This diet was continued while macaws were in the aviary at the release site, but with two important changes: (1) corn was replaced by sunflower seeds (*Helianthus annuus*; Asteraceae) and (2) weekly offering of wild foods. Sunflower seeds are rich in energy (580 kcal/100g dry weight), protein and vitamins and contain many trace metals (calcium, potassium and sodium, among others) [20], and, importantly, are not grown in the area. Wild foods consisted of fruits of tree species consumed by scarlet macaws in the wild in Belize and northern Guatemala [5], and present in the forest of Aluxes as well as in Palenque National Park and surrounding forested areas. The species used were *Ficus insipida* and *Ficus benjamina* (Moraceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Cecropia peltata* (Urticaceae), *Spondias mombin* (Anacardiaceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae) and *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae). We offered wild foods to the macaws in each flock 2–3 times a week in the form of small branches pruned from large trees. We expected the offering of branches with fruits, would motivate the macaws to learn not only to recognize the fruits, but also to learn how to harvest them, as different plants offer fruits in different ways (<http://www.theplantlist.org/>). Training lasted from 3–4 months, a time during which they were in the pre-release aviaries.

Post-release food provisioning

After release, a daily ration of 50g of sunflower seeds per macaw (about 5.8kcal/g) and water was offered in a single 6m x 3m feeding platform located in the release cage. The upper gates of the cage where the feeding platform was located remained open 24hrs a day [13]. Half of the ration was provided in the early morning (7-8 am) and the other half in the late afternoon (5 pm). The ration of sunflower seeds per macaw was estimated from published information on caloric requirements of macaws in free-ranging conditions [15]; requirement based on $BW^{0.73}$; 200–250kcal/day). Because the feeding platform located in the release cage was adjacent to the pre-release cage, it promoted familiarity between the released flocks and flocks waiting for release [13]. Post-release food provisioning was implemented with each of the six scarlet macaw flocks released to encourage a gradual adaptation to the wild by promoting site fidelity of released birds, increased social interactions, and

enhanced integration of subsequently released flocks [4,13]. There are no plans to suspend or gradually reduced food supplementation, as a measure to ensure the survival of the macaws.

Observations of feeding and ranging behavior

We conducted irregular observations on the use of wild foods and ranging after the release of the first and of subsequently released flocks. However, due to time and personnel constraints and to the need to prepare each flock for its release [13], we decided to wait until after the release of the last flock to run a systematic monitoring of the use of wild foods and ranging behavior. Our observations thus reflect the gains made by the six flocks in adopting wild foods and in expanding their range within and beyond the release site, up to the end of the study period reported here.

All surveys and observations reported here were carried out by the first author and one field assistant. Between June 15th and November 15th, 2014, we spent five days a week surveying the presence and feeding activities of macaws along a network of walkways and trails at the release site. Two of these survey routes traversed the forested areas of Aluxes, except a permanently flooded area (*ca* 7ha; Fig. 2), and one ran along the entire perimeter of the land (routes 1, 2 and 3; Fig 2). These routes had a total accumulated length of 6km. Towards the middle of the study period, we added seven additional routes, when we observed macaws flying in forested areas outside of Aluxes to use food resources (Fig. 2). The additional routes had an accumulated length of 12.1km. All routes were walked at a speed of 1km/hr. Surveys were conducted from 6:00 to 10:00 am and from 4:00 pm to 6:30 pm between June and August and from 7:00 to 11:00 am and from 3:30 to 5:30 pm from September to November, to adjust for differences in the length of the day in these two time blocks. We made additional *incidental* observations in non-survey days when we traversed some of the routes. We used survey routes to access as much area as possible within the grounds of the release site and adjacent areas. When we detected macaws along the routes by sound or sight, the observers moved into the forest to reach their location. We used 10 x 42 binoculars for observations.

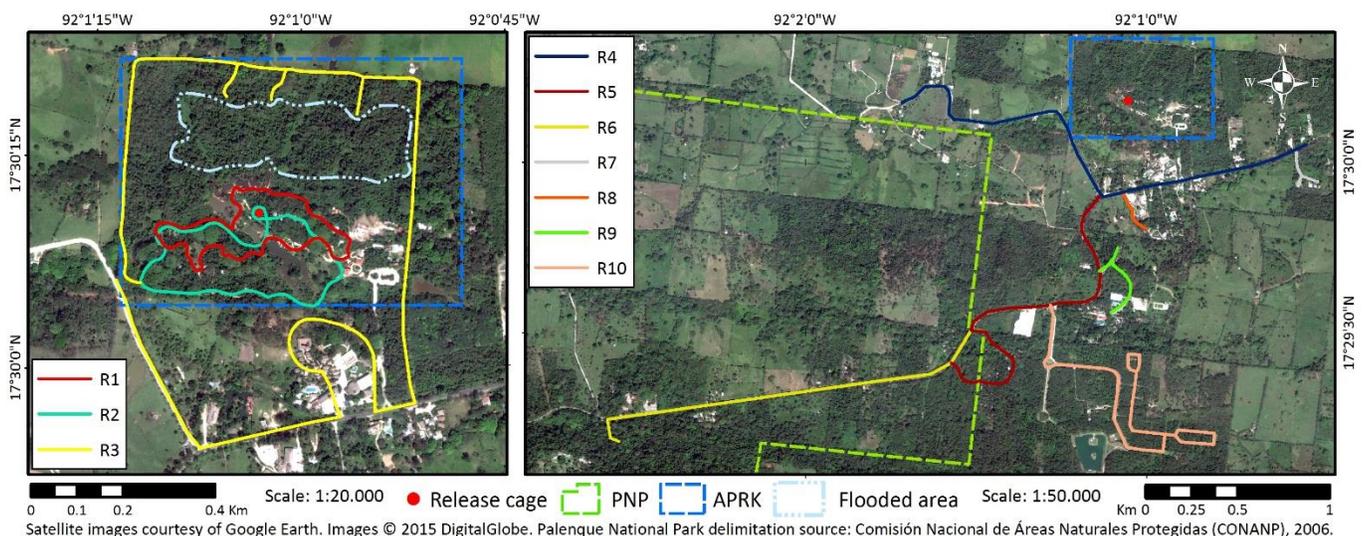


Fig. 2. Left, routes 1–3 (red, aquamarine, yellow lines) in the grounds of Aluxes Ecopark (APRK). Broken light blue polygon within the yellow route is a flooded area. Right, routes outside of the release site (4–10, blue, crimson, yellow, gray, orange, green and pink lines).

Once with the macaws, we recorded a GPS waypoint and proceeded to run an instantaneous scan sampling, noting the number of individuals present and their activities. Two major activities were recorded: feeding (manipulation and ingestion of plant parts) and non-feeding (perching, social interactions, locomotion along tree branches, short flights between trees, and beak manipulation of dry branch sticks and leaves without evidence of ingestion). If a feeding bout was observed, we noted the number of macaws involved in this activity, the plant life form, the plant parts consumed (seeds, ripe and unripe fruit, young or mature leaves, shoots, stems, flowers and tree bark) and the taxonomic identity of the plant. We defined a feeding bout following Renton [16], as one or more macaws feeding on a food source. If the macaws shifted to another food source during the period of observation, we considered this as a second feeding bout [16,17]. This method does not provide independence between foraging events recorded sequentially, but it emphasizes the diversity of items consumed by birds [18]. The category “seeds” refers to records of macaws eating only the seed and to the records of macaws eating seeds mixed with pulp. The category “fruit” includes the consumption of pulp, shell or both, discarding the seed.

At the end of each feeding bout, we collected samples and took photographs of food items and of the tree. All trees used by the macaws as a source of food were GPS located and marked with a numbered tag, their DBH measured and their height estimated. While we were able to identify several tree species in the field, others required collecting herbarium specimens. A plant taxonomist at the National Herbarium of Mexico in Mexico City identified these samples.

We used ArcGIS® 10.2 ESRI (<http://www.esri.com>) to plot the GPS records of trees used as a source of food by the macaws onto a Google Earth satellite image. Also, using ArcGIS®, a grid consisting of 1ha cell was overlaid on the image and the feeding trees found within the cells were counted. Such grid encompasses an area about 190ha in size, and had as its origin the geographic location of the release cage.

Data analysis

We calculated monthly dietary species richness from feeding records and estimated the number of potential species richness in the diet using the software EstimateS (version 9.1.0) [19,20]. We used the JACK1 estimator from EstimateS [19], considered an accurate predictor of species richness [21]. This estimator has been used in other studies documenting the diet species richness in several species of parrots, including macaws [22]. To estimate the degree of uncertainty with predicted species richness, we used the Abundance-based Coverage Estimator (ACE; [23,24]) and the coverage sample was estimated in iNext Online [23,25].

In order to test if the recurrent use of specific tree species in the diet of the macaws was due to their temporal proximity, we used the Mantel test [26] to test the correlation between beta diversity and the temporal distance between months. We used Rank Abundance Curves, given by the number of trees used per species, to assess relative dominance of tree species in the monthly diet of macaws. On this curve, species are plotted for the six sampling months from the most abundant (left) to the least abundant (right) along the X axis and the proportional abundance along the Y axis [27]. To determine the breadth of the macaws’ diet for the study period, we used the standardized Levin’s niche breadth index. Values close to 0 indicate a specialized diet and values close to 1 indicate a broad diet [28]. We calculated the Morisita index of dispersion [29] to determine if the spatial distribution of trees used by the macaws as a source of food presented a uniform or a clumped pattern. If the value of the index falls between 0 to 1, it suggests a uniform distribution and if it falls between 1 and n , it suggests a clumped pattern. The deviation from random expectation was tested using critical values of the Chi-squared distribution with $n-1$ degrees of freedom [30]. Means and standard deviations are expressed as mean \pm sd throughout.

Vegetation survey

To estimate the relative dominance of tree species used by the macaws as a source of food in the tree community, we sampled the tree vegetation using 10 randomly located 50 x 2m transects [31] in the forested area of the release site, avoiding the flooded area (*ca* 7ha; Fig. 2). This procedure is logistically simple to implement and it is a standard method used worldwide for sampling vegetation in tropical forests, as it allows for comparable units and the resulting data is an accurate statistical representation of the structure and composition of the vegetation of the surveyed area [31, 32]. Within each transect, we identified and measured all trees with a DBH of ≥ 10 cm and a height of ≥ 3 m. A plant taxonomist (Alvaro Campos MSc) from the National Autonomous University of Mexico, and expert in the flora of tropical rainforests, assisted in the census of the vegetation and provided the taxonomic identification of each tree in the field or via herbarium samples. From the transect data, we quantified species richness, density, and basal area for all tree species. For each tree species in the survey, we calculated an importance value index (IVI). The IVI is an indicator of the species importance in the tree community and is calculated by the sum of the species density (number of individuals of species *x* / area sampled), frequency (number of transects in which species *x* occurs / total number of transects) and dominance (total basal area of the species in the sampled area). The higher the value of the IVI, the higher the importance of species in the tree community [33].

Range estimate

We do not report the area of habitat used by the macaws as a home range estimate, but rather as a total range estimate for the duration of the sampling period [34]. We estimated total range use by the macaws by recording the geolocation of the central mass of each stationary flock intercepted along the survey routes. The GPS location data were transferred and plotted onto the gridded (1ha cells) digital map of the release site and of areas beyond using ArcGIS® 10.2. The number of cells in which macaws were present during the surveys provided a general assessment of the size and shape distribution of the range used in each month and for the entire study period.

Habitat use estimate

We estimated overall and monthly habitat use by combining records for feeding and non-feeding activities in each of the cells in which macaws were present. We made the same estimate separately for feeding records. We calculated intensity of use of each cell for each month as the percentage of records contributed by each cell to the total foraging records scored for all cells. Based on the proportional distribution of records, we classified cell use by the released macaws into three categories: heavy use (>15% records), moderate use (> 5<15% records) and light use (<5%). We used ArcGIS® 10.2 to illustrate range and habitat use by the macaws, using these categories.

RESULTS

Sampling effort achieved

During the study period, we completed 262 survey sessions, of which 91% were on the grounds of the release site (routes 1-3; Table 1). The sampling effort resulted in an accumulation of 2,087 records of the presence of macaws along surveyed routes, but 96% of these were on the three principal routes in the grounds of Aluxes. We recorded 283 feeding bouts, 82% logged in the three main survey routes (Table 1). The value of the coverage sample was 0.9217, that is, our coverage sample was 92%.

Table 1. Sampling effort completed during the study period.

Routes	Field hours	Length (km) of routes	Cumulative km	Sessions am	Sessions pm	Total sessions	Feeding records	Total records
1–3	436	6	408	147	92	239	233	2,012
4–10	66	12	43	15	8	23	13	26
<i>Incidental</i>	7						37	49
Total	502	18	451	162	100	262	283	2,087
Routes 1–3 as % of total	87			91	92	91	82	96

Plant taxa used and niche breadth index

Trees were the only plant life form recorded in the diet of macaws during the study period. The macaws used 140 trees as a source of food. These represented 31 species of 19 families (Appendix 1). Five plant families accounted for 55% of the tree species recorded in the macaws’ diet (Fig. 3). Of these, the Fabaceae and Malvaceae stand out with 32% of the tree species followed by the Anacardiaceae, Boraginaceae and Myrtaceae (Fig. 3). Five of the 31 tree species used as a source of food by macaws were non-native species. These were *Tectona grandis* (Lamiaceae), *Terminalia catappa* (Combretaceae), *Eucalyptus robusta* (Myrtaceae), *Ficus benjamina* (Moraceae) and *Zanthoxylum panamense* (Rutaceae). These species accounted for 8.5% of feeding records and for 8.6 % of the trees used as a source food (Appendix 1). Mean monthly dietary niche breadth index (standardized Levin’s index) for the study period was 0.24±0.12, and it ranged from 0.07 in October to 0.36 in August, indicating a narrow dietary breadth. Mean DBH and height of trees used by the macaws as a source of food were 45.3±43.2cm (range 6–298 cm) and 12.8±5.9 m (range 3–35 m), respectively.

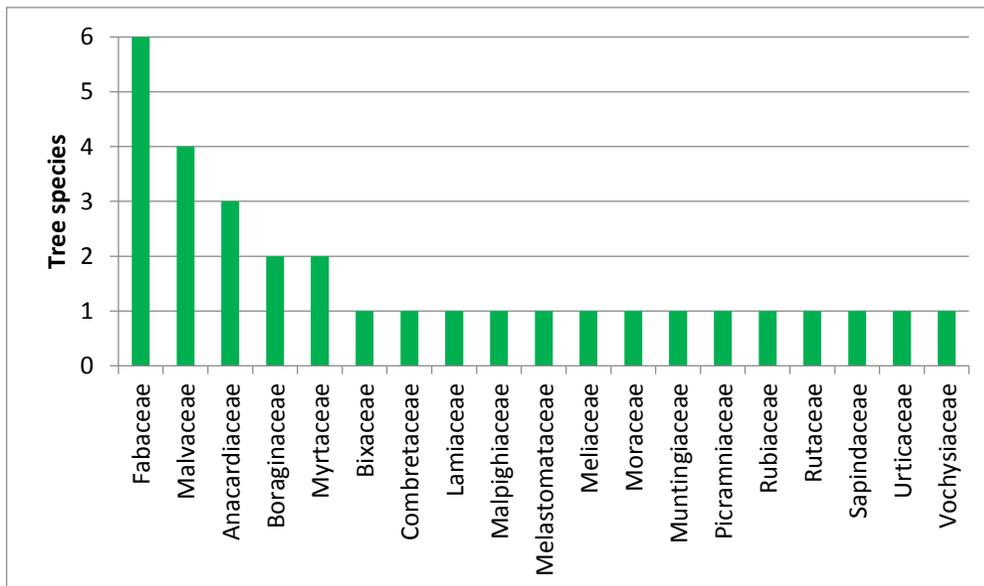


Fig. 3. Plant families represented in the diet of the scarlet macaws for the period June–November 2014.

Predicted dietary species richness and relative importance of tree species in the diet

Curves for the three estimators of species richness showed steep species accumulation curves indicating, as expected, incompleteness in our sample. However, it also suggested that the scarlet macaws are expected to add about 10–13 more tree species in their diet (Fig. 4a). Mean monthly predicted dietary species richness using the Jack1 estimator was 30.89 ± 12.5 . Mean monthly Abundance Coverage Estimator (ACE) was 32.54 ± 9.1 . Five tree species (*Cordia stenoclada*, *Muntingia calabura*, *Entorolobium cyclocarpum*, *Psidium guajava* and *Cupania glabra*) were particularly important in the macaws' diet, accounting for 56.5% of feeding records (Appendix 1). These species also accounted for 51.4% of the trees used as a source of food and were used by the macaws for an average of four months. In contrast, the macaws used the rest of the tree species as a food source for an average of 1.7 months (Appendix 1). The relative dominance of tree species in the diet of macaws, given by the number of trees used per species over the study period, varied from month to month, with a subset of tree species dominating their diet in each month (Fig. 4b). Number of feeding records and number of trees used per species were correlated ($r_s = 0.896$ $p < 0.001$) and number of months species were used was associated with the number of trees recorded ($r_s = 0.797$ $p < 0.001$).

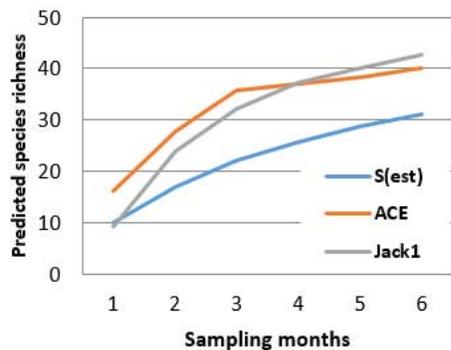


Fig. 4a. Predicted species richness in the diet using three estimators (see methods).

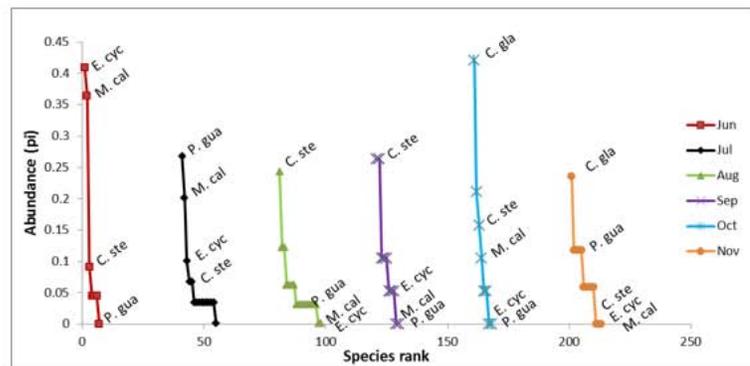


Fig.4b. Monthly abundance curves, given by the number of trees used per species in the diet of scarlet macaws. Species codes: C. ste: *Cordia stenoclada*; M. cal: *Muntingia calabura*; E. cyc: *Entorolobium cyclocarpum*; P.gua: *Psidium guajava* and C. gla: *Cupania glabra*.

Plant parts consumed

Consumption of seeds and fruit accounted for 70% of feeding records ($n = 283$), but the consumption of seeds alone accounted for 56%. Other food items (bark, stems, leaves, insect galls, flowers and shoots) accounted for the remaining 30% of the feeding records (Table 2). Nineteen tree species were the macaws' source of seeds and they accounted for 80% of the trees used as a food source. The macaws ate the bark and shoots of 14 and 12 tree species, respectively. These species contributed to about 14% of the trees used (Table 2).

Table 2. Plant parts and insect galls (ranked by number of feeding records) in the diet of scarlet macaws for the period June–November 2014.

Plant parts and insect galls consumed	Feeding records	%	Cumulative %	Tree species	Number of trees	Number of months used
Seeds	159	56.2	56.2	19	112	6
Fruits	38	13.4	69.6	5	22	6
Bark	29	10.2	79.9	14	21	6
Stems	24	8.5	88.4	12	22	4
Leaves	10	3.5	91.9	5	9	5
Insect Galls	10	3.5	95.4	1	7	2
Flowers	8	2.8	98.2	7	8	4
Shoots	5	1.8	100	4	4	2
TOTAL	283					

Monthly variations and overlap in use of tree species as a source of food

The mean number of tree species used per month as a source of food by the macaws were 12 ± 4.3 (range 6–19). Mean number of trees used per month was 31.5 ± 10.5 (range 22–49). The macaws added new tree species to their diet at an average rate of five species per month. Monthly accumulation of new tree species in their diet was associated with monthly increments in the number of trees used as a source of food ($R_s = 0.972$ $p < 0.001$).

Eight species of trees were used as a source of food for 4–5 months, 10 were used from 2–3 months and the remaining 13 for one month (Appendix 1), indicating a recurrent use of selected sets of tree species as a source of food from month to month. The macaws used three tree species (*C. stenoclada*, *M. calabura* and *E. cyclocarpum*) as a source of food for five months. These three species also accounted for 49% of the trees used as a source of food ($n = 140$) and for 45% of the feeding records ($n = 283$). In the sixth month of the study period, another four tree species (*Cedrela odorata*, *Guazuma ulmifolia*, *Luehea speciosa* and *Picramnia antidesma*) became predominant in their diet (Appendix 1). The Mantel test showed a lack of a correlation between the beta diversity matrix and temporal distance matrix ($p > 0.05$, where the H_0 = matrix are not correlated), indicating that the use of some species of trees between consecutive months was not due to temporal proximity.

Size of foraging flocks

Size of foraging flocks at feeding trees ranged from 1 to 35 individuals, but 92% of the flocks was composed of six or less individuals (Fig. 5). Three tree species (*Pachira aquatica*, *L. speciosa* and *G. ulmifolia*) had the largest flock size recorded in a single foraging event, 35, 31, and 21 individuals, respectively. However, these flock sizes were only recorded once during the study period. Three additional tree species (*Cupania glabra*, *Cordia collococca* and *C. stenoclada*) had foraging flocks ranging in size from 10 to 16 macaws.

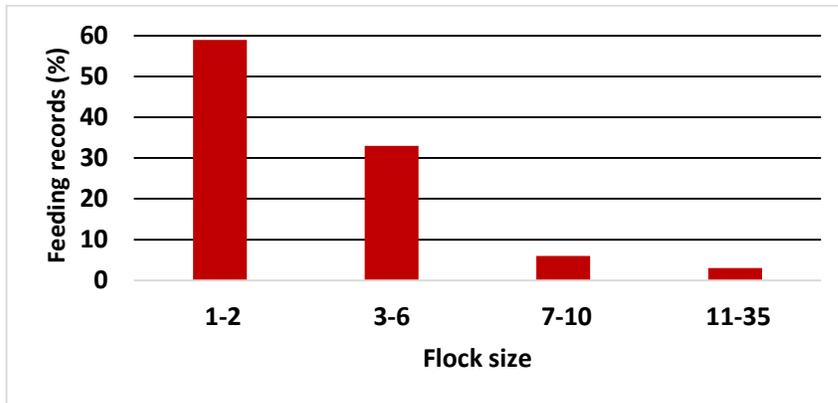


Fig.5. Size distribution of scarlet macaw foraging flocks at feeding trees.

Vegetation survey

We recorded 80 trees of 32 species of 17 families in the vegetation survey. Thirteen of the tree species detected in the surveys were species used by the macaws for food. These included three of the eight top species in their diet, *C. stenoclada*, *E. cyclocarpum* and *M. argentea* (Appendix 1). The mean IVI value of the thirteen species used for food by macaws was 0.154 ± 0.130 (range 0.033–0.455). For the nineteen tree species not recorded in the macaws’ diet, but which appeared in the vegetation census, for the study period, the mean IVI was 0.053 ± 0.029 (range 0.033–0.148).

Spatial distribution of feeding trees

The trees used as a source of food by the macaws during the study period were found in 36 cells in the release area (Fig. 6a). Spatial analysis of concentration of food trees in the release area showed that 50% of the trees (n = 140) were found in seven cells, six of which were located within the grounds of the release site (Fig. 6b). The rest of the trees displayed a more dispersed spatial patterns and located in areas within Aluxes and beyond (Fig. 6b). Calculation of Morisita’s index showed that the spatial distribution of trees used for feeding by the macaws was clumped ($iMor = 1.63$) and did not follow a random pattern ($\chi^2 = 123.31$, $df = 35$, $p < 0.001$).

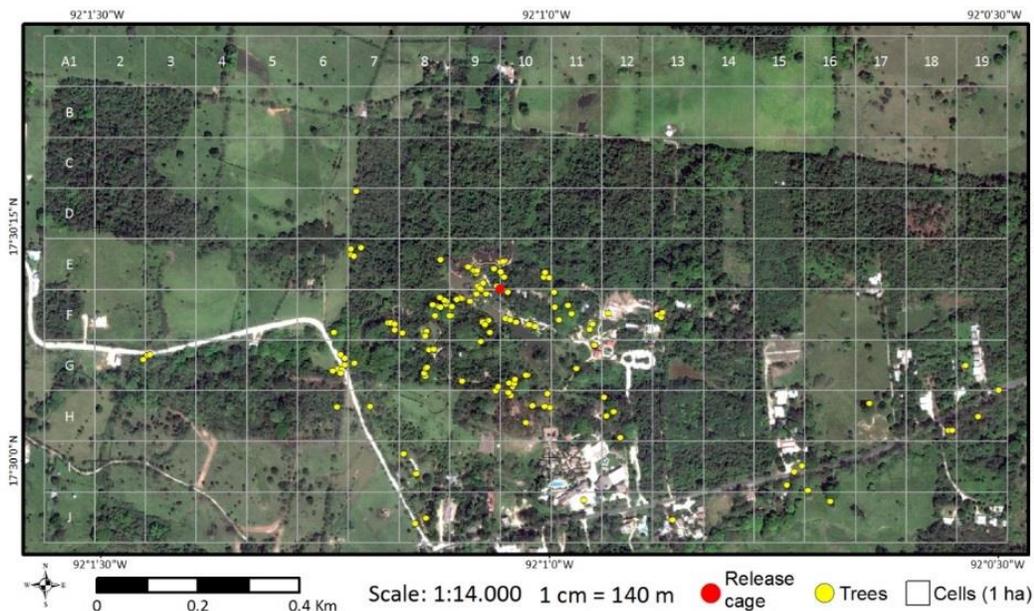


Fig. 6a. Spatial distribution of trees (n = 140) used by the scarlet macaws as a source of food at the release site during the study period (June–November 2014). Grid = 1ha cells.

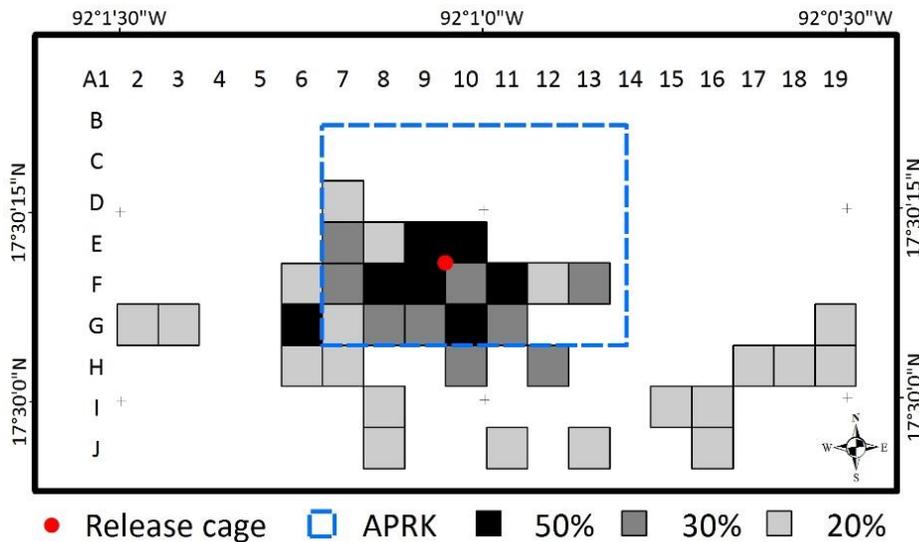


Fig. 6b. Map of 1ha cells (N = 36) harboring trees used by the scarlet macaws as a source of food from June to November 2014. Color intensity indicates levels of concentration of food trees. Square with broken line indicates the grounds of Aluxes Ecopark. Red dot shows location of release cage and feeding platforms used for post-release food provisioning. Total area shown in the map, 190ha.

Total range and foraging range estimates

Total range used (feeding and non-feeding activities) by the macaws for the study period was estimated at 59ha (Fig. 7a). The mean monthly area used by the macaws for feeding and non-feeding activities was 26.8 ± 8.1 ha and it ranged from 16ha in June to 37ha in July (Appendix 2). The Morisita's index showed that the spatial distribution of cells occupied by macaws during our study period was significantly clumped ($iMor = 6.89$) and that did not follow a random pattern ($X^2 = 8478.617$, $DF = 58$, $p < 0.001$). The monthly range distribution shows that macaws also shifted areas of activity and this involved an expansion of their range outside of the grounds of the release site. Range estimated from feeding records was 36ha or 61% of all cells used by the macaws (Fig. 7b). Mean monthly area used by the macaws for feeding was 14.3 ± 2.7 ha and it ranged from 11ha in June to 19ha in August (Fig. 7b; Appendix 3). The Morisita's index indicated that the spatial distribution of cells occupied by macaws during the study period was clumped ($iMor = 2.26$) and that it did not follow a random pattern ($X^2 = 389.2968$, $df = 35$, $p < 0.001$). The monthly feeding range shows that the macaws expanded their foraging range outside the grounds of the release site (Fig. 7b, Appendix 3). Intensity of use (number feeding records) of habitat cells was closely associated with the number of food trees found in each cell ($r_s = 0.816$ $p < 0.001$).

Cumulative monthly range increase

Cumulative cell occupancy by macaws increased over the months of the study period (Fig. 7a). The macaws added new cells to their habitat-range at a rate of 9.3 cells per month. Addition of habitat cells over the months by the scarlet macaws was positively associated ($r_s = 0.940$ $p < 0.005$) with cumulative habitat cells used for feeding, suggesting that monthly range expansion was closely associated with the addition of new food trees and species (Fig. 7b).

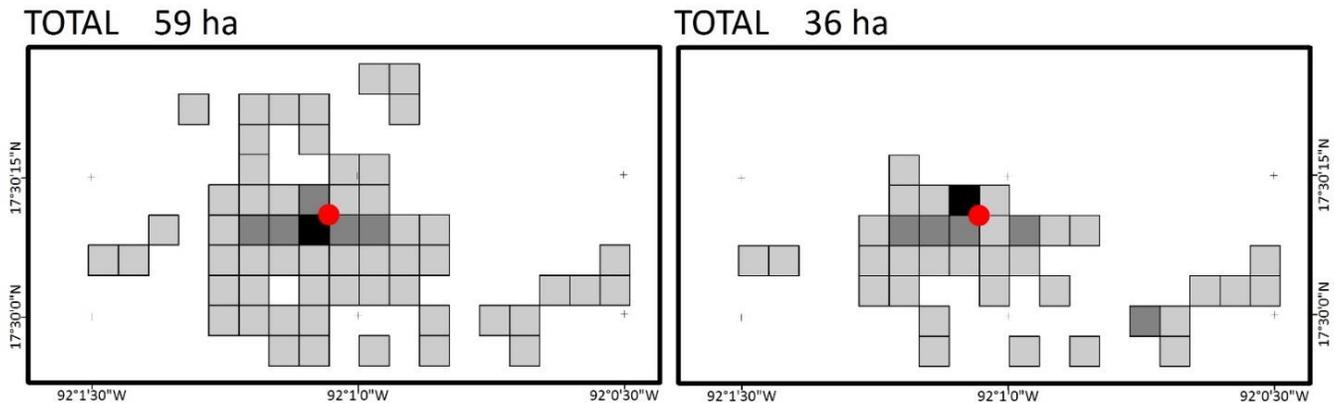


Fig. 7a. Total range used by the scarlet macaws for the study period, given by location of feeding and non-feeding activities (see methods), during the study period. Cells are 1ha. Intensity of use indicated by the black to light gray shaded pattern. Black represents heavy use (>15%), gray moderate use (5–15%) and light gray light use (<5%). Red dot indicates the location of release cage. Monthly variation shown in Appendix 2.

Fig. 7b. Total foraging range of scarlet macaws for the study period, given by the location of feeding records. Intensity of use indicated by the black to light gray shaded pattern. Red dot indicates the location of release cage. Monthly variation shown in Appendix 3.

Cumulative DBH of feeding trees and habitat cells

A few habitat cells contained the highest values of cumulative DBH of food trees. Eight cells accounted for 52% of the cumulative DBH. Another seven cells accounted for 27% and the remaining cells accounted for 21% (Fig. 8). Intensity of use of habitat cells for feeding was positively associated with the cumulative DBH of trees used for feeding ($r_s = 0.781$ $p < 0.001$).

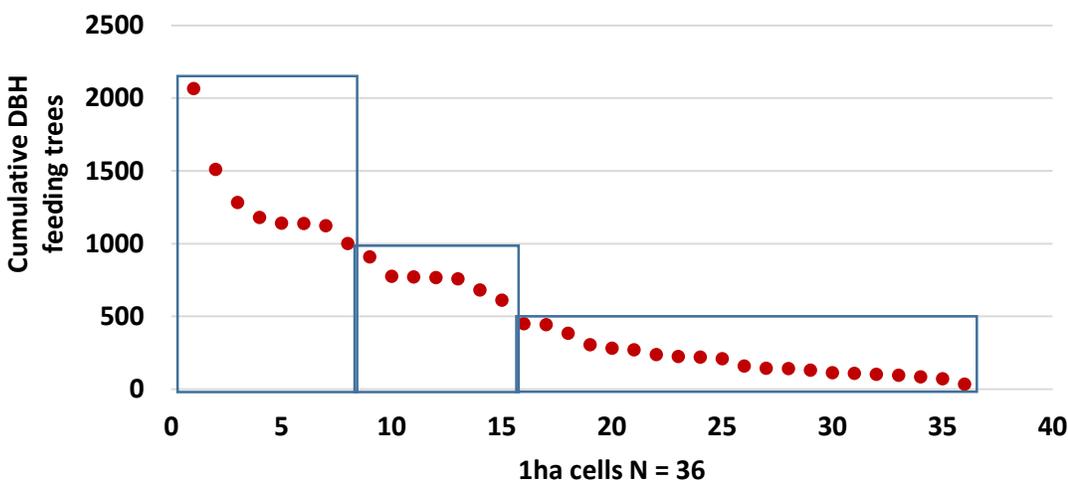


Fig. 8. The sum of DBH in cm of food trees as a function of habitat cells in which the macaws fed in the study period. Cumulative DBH values were skewed toward 15 cells. The boxes separate, for illustrative purposes, three groups of cells differing in cumulative DBH.

Recurrent use of food trees

The macaws used 59 food trees more than once as a source of food during the study period. These trees belonged to 23 species. Notably, 54% of such records were of trees of the four top-ranking species in their diet (*C. stenoclada* and *M. calabura*, *E. cyclocarpum* and *P. guajava*), with the first two accounting for 40% of such records (Fig. 8). Mean number of months food trees were reused by the macaws was 1.4 ± 0.70 (range 1–4). Mean number of times individual food trees were used by the macaws more than once was 3.4 ± 2.1 (range 2–14).

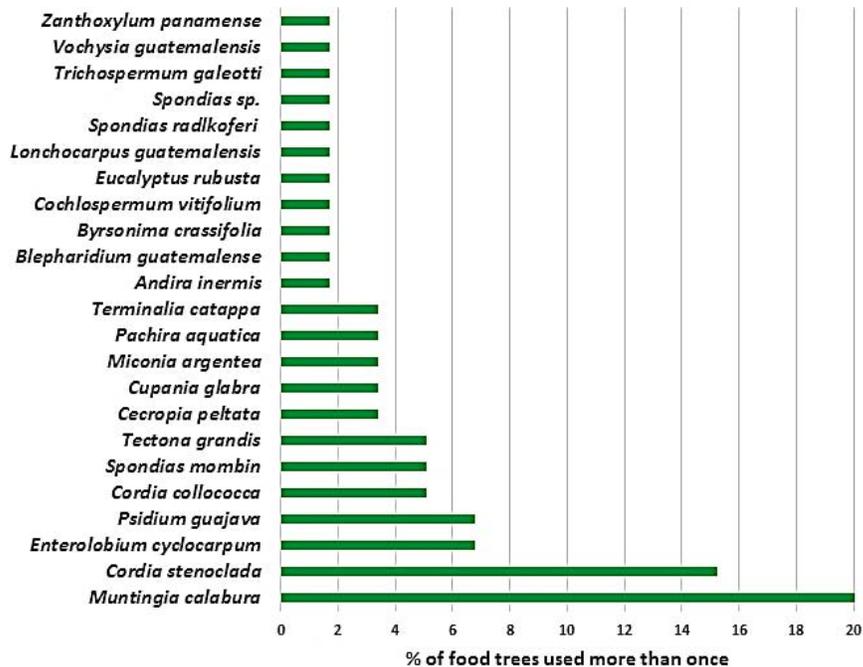


Fig. 8. Tree species used as a source of food by scarlet macaws ranked by the number of food trees used more than once during the study period

Discussion

Although our study did not encompass an annual cycle of monitoring the use of wild foods by the reintroduced macaws and thus annual cycle-related seasonal changes in dietary preferences and range are unknown, it nonetheless provided enough information suggesting an initial successful adaptation of the macaws to the wild. Field observations showed that the reintroduced scarlet macaws used 31 species of trees as a source of seeds, fruit and other food items during the study period. A subset of five tree species dominated their diet, by number of trees used, number of months used and number of feeding records. It also showed that the macaws added an average of five new tree species to their diet per month, a pattern paralleled by an overall addition of food trees. The reintroduced macaws increased range area over the months of the study period as they added tree species to their diet and also habitat areas where they carried out non-feeding activities.

The reintroduced macaws fed on five of seven tree species used for pre-release food training. Two of these, (*E. cyclocarpum* and *S. mombin*), were the third and sixth highest ranking in their diet (Appendix 1). Pre-release food training may have accelerated the process of discovery of potential food resources by the macaws in the forest of the release area, although we cannot ignore a serendipitous detection of wild foods familiar to the macaws. The most important plant families in the diet of the reintroduced macaws in Palenque were Fabaceae, Malvaceae, Anacardiaceae, Boraginaceae and Myrtaceae. Species in these families have been reported as

important in the diet of wild *A. macao* in Manu National Park and Tambopata-Candamo Reserve Zone in Peru [46] and in National Wildlife Refuge Curú [35] and in Parque Nacional Piedras Blancas [36], both in Costa Rica.

Seeds and fruit pulp were the predominant items in the diet of the reintroduced scarlet macaws in Palenque. Notably, they also used other plant parts to their diet such as leaves, stems, shoots, flowers and bark and were also observed eating leaf-gall larvae. This suggests that the reintroduced macaws identified plant parts suitable as food to satisfy their metabolic and nutrient requirements. Such pattern of food use is typical of scarlet macaws in the wild and in reintroduced populations. For example, seeds were the most important food item in the diet of wild scarlet macaws in Belize, but supplemented it with consumption of fruit, young leaf, stems and leaf-gall larvae [37]. In Tambopata National Reserve in Peru, seeds and fruit pulp dominated the diet of wild scarlet macaws [22]. In a tropical forest of Costa Rica wild scarlet macaws fed on seeds, fruits, leaves, flowers and bark [38]. Seeds and fruit pulp accounted for 73% and 10% of the diet, respectively, in reintroduced scarlet macaws in the National Wildlife Refuge Curú, Costa Rica, but also complemented their diet eating bark, flowers, leaves and lichen [35]. The reintroduced scarlet macaws in Palenque had an item-based diet as diverse as that of wild scarlet macaws, with seeds and fruits dominating their diet.

A study conducted in Manu National Park and Tambopata, Peru, showed that seeds consumed by 17 species of parrots, including *A. macao*, tended to be higher than other plant materials in protein and lipid content and lower in fiber, and seem to contain important levels of toxicity [39]. The authors indicate that the ability to deal with food items rich in toxins may allow rainforest-dwelling parrots to use a high diversity of plant species as a source of food. This trait may have been advantageous in the success with which scarlet macaws reintroduced in Palenque incorporated a wide array of tree species to their diet. While post-release food provisioning helped the macaws deal with metabolic costs while adapting to a free-ranging life, notably such provisioning consisted of only sunflower seeds. Clearly, by gradually incorporating a suite of tree species to their diet and by consuming a varied set of plant parts, the scarlet macaws seem to have been able to meet the higher energy demands of a free-ranging life, while at the same time balancing their diet. The low mortality of the reintroduced population truly attests to their dietary success.

The low values of the overall dietary niche breadth index (Levin's index) for the study period for the macaws in Palenque, suggests a relatively narrow dietary niche breadth or a concentrated use of a few existing resources. Low values of the index are consistent with reported low dietary niche breadth index values for 13 parrot species, including *Ara macao*, in Tambota National Reserve, Peru. Here the index ranged from 0.24 to 0.60, with ten species having an index < 0.50 or a narrow dietary niche breadth [22]. Low values of the index are also reported for wild *A. macao cyanoptera* in Belize; dry season Levins' diet breadth index was 0.394 and 0.216 in the wet season [37]. In a reintroduced population of *A. macao* in Costa Rica, Levins' diet breadth index was 0.118 [35]. Predicted dietary species richness in the diet indicated that about 10–13 tree species could potentially be added to the macaws diet documented by our study. Clearly, reintroduced macaws should be adding new species as they become more knowledgeable about wild foods, such that the diversity of their diet is likely to increase over time. Our data showed that the reintroduced macaws added about five new tree species to their diet per month and that trees of many of these species were highly dispersed. This suggests that they were probably using and expanding a cognitive map regarding the spatial and temporal location of food resources in the release area, such as has been reported in other birds [40], and it is possible that their foraging may have also been based on random exploratory movements resulting from tree-scale foraging experiences [41]. Bearing in mind the above and the short duration of our study, it is likely that our data set is an underestimate of food species that the reintroduced macaws use as a source of food.

The vegetation surveys showed that three of the species dominant in their diet (*C. stenoclada*, *E. cyclocarpum* and *M. argentea*) were highly dominant in the tree community. The finding of trees of these species by the macaws could have been favored by their dominance in the landscape of the release area. However, the lower dominance of other tree species in their diet may have involved a greater effort by the macaws in finding individual trees of each. Spatial analysis showed that food trees used by the macaws during the study period were highly dispersed and that about half of them were found outside the boundaries of the release site, suggesting that the macaws were quite capable of monitoring the location of sources of food within and beyond the release site. The macaws seem to prefer to spend time in areas of the release site with concentrations of large trees, as indicated by their DBH. Such trees may not only provide them with more food, but may also be more suitable as day roosting sites, than smaller trees.

It is likely that the presence of the food-provisioning platform by the release cage may have encouraged the macaws to use areas of the forest nearby and to forage upon trees near the feeding station. This may explain the concentration of 47% of the food trees recorded in the study period within the area of the release site and around the release cage, but notably spatial analysis showed that the other 53% was found in areas beyond the release site. A similar situation accrues to areas of the habitat used for non-feeding activities (see Fig. 7). Thus, it is clear that while the presence of the food-provisioning platform was a factor influencing their presence and activities in areas nearby, the macaws also seem to have responded to changes in the availability of food by shifting habitat areas to find food trees and also selected areas where they conducted non-feeding activities, both at variable distances from the feeding platform. This supports the general notion that anchoring the macaws, via food provisioning, to the release site and its immediacy would facilitate a gradual and limited expansion of the range thus facilitating their adaptation to a free-ranging life.

While macaws were able to gather in large numbers at the food provisioning feeding platforms by the release cage and at night roosting sites (>30 individuals; A. Estrada unpublished), data showed that when harvesting wild foods, 92% of the foraging flocks consisted of ≤ 6 individuals. The capacity of large flocks to split up into smaller flocks when searching for and harvesting wild foods, together with their capacity to gather in large flocks in the day and night roosting sites, may diminish food competition and may also enhance social tolerance, protection from potential predators and information transmission between individuals [42,43].

Long-term supplementary feeding seems to be associated with the success of reintroduction [44], as it promotes site fidelity, improved survival and breeding success of reintroduced parrots [22]. Pre-release food training is assumed to improve recognition of food sources in the wild [e.g., 45,46], and our results seem to be consistent with these assumptions. Pre-release food training and supplementary feeding may work together to enhance the capacity of naïve macaws to discover and use wild foods to sustain themselves. This may also result in the discovery of additional food resources and safe roosting sites. In line with this concept, we assumed that the release of six flocks of macaws, spaced by 2–3 month-long intervals between April 2013 and June 2014, would create an information chain (*sensu* [47]) about food resources from flock to flock. Our observations indicated that flocks of macaws released in such sequence went through a relatively fast integration with members of flocks released earlier (A. Estrada, unpublished), an aspect probably facilitated by the design of post-release food provisioning. Such design involved positioning the feeding platform for released macaws, right outside of the pre-released cage [13].

Parrots have significantly larger brains relative to body mass than other birds and this seems to be associated with a higher learning capacity and behavioral flexibility in this group [48, 49]. Neotropical parrots are known to be highly adaptable, with single populations ranging across different types of habitats, shifting their dietary preferences according to the spatial and seasonal presence of resources, and readily adapt to the presence of

new foods [39]. They are highly social and social learning is an important component of their life history traits [43,50]. Recent studies suggest that the innovation rate of avian habitat generalists is driven by their higher propensity to eat new foods and are more successful than specialists in environments modified by humans or in environments in which they have been reintroduced [50,51]. Behavioral flexibility enables animals to react to changes in the environment and it is mediated by learning [52-54]. Before release, the macaws in Palenque were naïve about the habitat and potential food resources available to them in the wild. Their success in discovering and locating wild foods was probably a combination of neophilia, neophobia, accumulated social learning, behavioral flexibility, and a high cognitive capacity [54]. Thus, ecological generalism, high sociality and behavioral innovation may have been key features facilitating the observed short-term success of the reintroduced scarlet macaws in adopting wild foods in Palenque (Fig. 9).

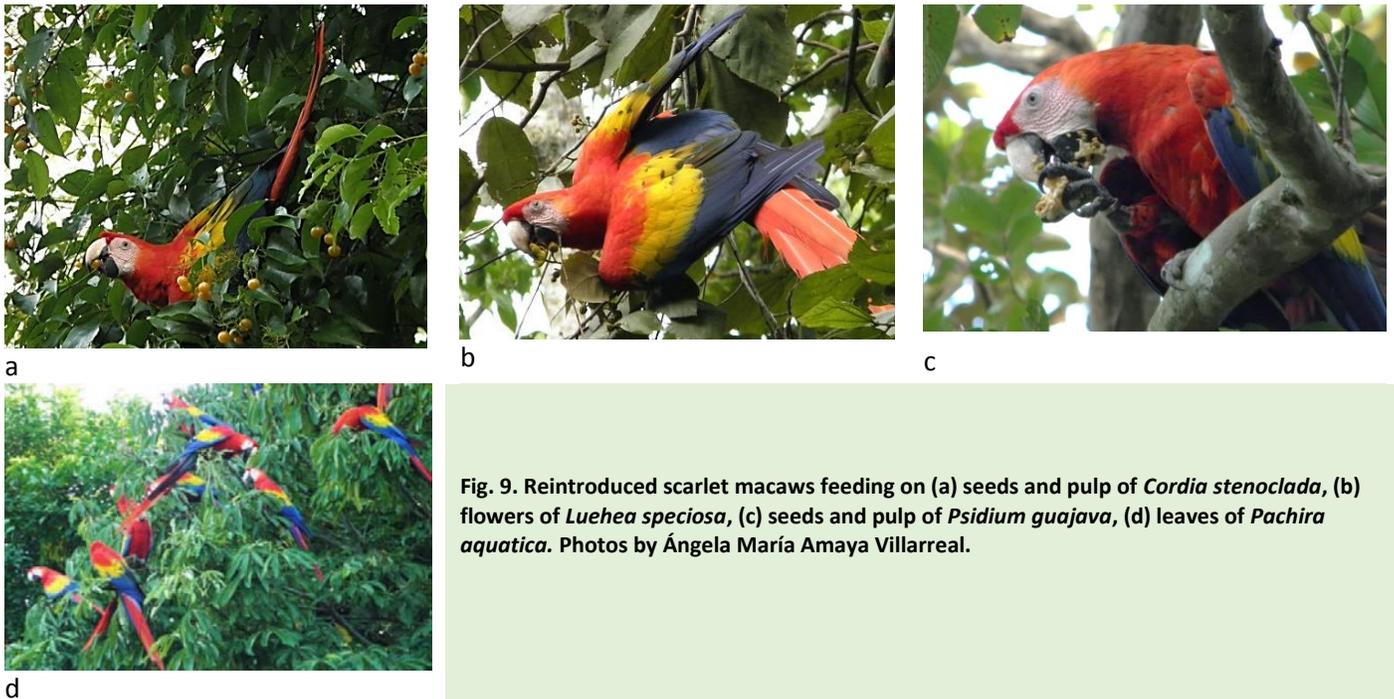


Fig. 9. Reintroduced scarlet macaws feeding on (a) seeds and pulp of *Cordia stenoclada*, (b) flowers of *Luehea speciosa*, (c) seeds and pulp of *Psidium guajava*, (d) leaves of *Pachira aquatica*. Photos by Ángela María Amaya Villarreal.

Implications for conservation

The ability of the reintroduced scarlet macaws in Palenque to successfully find and track food resources, as shown by our study, is an important aspect for consideration as an indicator of short-term reintroduction success. It is clear that without significant training or wild birds to model, these birds investigated, sampled, and clearly developed foraging skills and a dietary breadth that is rapidly approaching that of wild macaws. Reintroduction success in parrots has been proposed as first-year survival >50% and released birds breeding with conspecifics [4]. In Palenque, survival of 96 reintroduced macaws is 91% in May 2015, two years after the first release. Moreover, the observation of nine nesting events between August 2014 and March 2015 (two in artificial nests and seven in natural cavities; A. Estrada, unpublished) and a successful use of wild foods, clearly highlights the initial success of adaptation to the wild by the captive bred macaws. The short-term success reported here was probably due to the implementation of a soft-release protocol involving pre-release wild food training and daily post-release food provisioning [13]. Contributing to this may have been the release of flocks at relatively short time intervals (2–3 months) to promote social integration and diffusion-chain learning [47].

Acknowledgements

We are especially grateful to Lic. Patrocinio González Blanco, Ms. Patricia Ortiz Mena, Lic. Josefa González Blanco and Ms. Patricia González Blanco, members of the board of governors of Aluxes Ecopark Palenque, for their efforts to implement the reintroduction project of scarlet macaws in Palenque. Aluxes provided the logistical support, infrastructure and support staff for sustaining such complex project. We are grateful to the staff of Aluxes Ecopark (administrators, veterinarians and animal caretakers) for their tireless daily activities devoted to the well-being of the macaws and for facilitating numerous logistics. We thank Dr. Víctor Sánchez Cordero, Director of the Institute of Biology of UNAM, and Biol. Rosamond Coates, Head of the Field Research Station Los Tuxtlas of UNAM, for their continued interest in the development of the project. We also are grateful to Alvaro Campos MSc., for the taxonomic identification of trees used by the macaws and of trees inventoried in the vegetation census. We are grateful to the Director of Palenque National Park (PNP), Marcelo Hernández MSc., for allowing us to run surveys along the major access road to PNP and for his continuous support of the project. We thank the administration of the Kin-Ha, Chan-Kah, Villa Mercedes and Quiloma hotels, and the owners of Eco Mundo Park for allowing us to explore their forested grounds in search of macaws. We are grateful to Johanna Rivera and Elsa Barrios for the tireless support as field assistants (JR from June to September and EB from September to November). We are grateful to Juanita Sierra for initial orientation with the spatial analysis and to Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez (CIECO-UNAM) for his recommendations on statistical procedures used for analysis of some data sets. Maps and images were made with ArcGIS® 10.2 licensed to the Department of Ecology and Territory of the School of Environmental and Rural Studies at Javeriana University (Bogotá-Colombia). Permission for the release program granted by the division of wildlife of the environmental agency of Mexico (Dirección General de Vida Silvestre (SEMARNAT-Mexico); permit code SGPA/DGVS/10987/12). This article is part of the academic requirements for obtaining the Masters degree in Biological Sciences by Ángela María Amaya-Villarreal in the area of Ecology and Integrated Management of Ecosystems at the National Autonomous University of Mexico. Ángela María Amaya-Villarreal also acknowledges the support of the Posgrado en Ciencias Biológicas of UNAM as well as the fellowship for graduate studies (CVU/grant holder number: 554854/293303,) received from CONACYT (National Council of Science and Technology of Mexico). We are grateful to two anonymous reviewers for constructive comments on an earlier draft of this manuscript.

References

- [1] IUCN/SSC. 2013. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Gland, Switzerland: IUCN Species Survival Commission, viiii + 57 pp.
- [2] Seddon, P. J., Griffiths, C. J., Soorae, P. S. and Armstrong, D. P. 2014. Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science* 345: 406–412.
- [3] Soorae, P. S. (ed.) 2013. *Global Re-introduction Perspectives: 2013. Further case studies from around the globe*. Gland, Switzerland: IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group and Abu Dhabi, UAE: Environment Agency-Abu Dhabi. xiv + 282 pp.
- [4] White Jr. T. H., Collar, N. J., Moorhouse, R. J., Sanz, V., Brightsmith, D. J. and Stolen, E. D. 2012. Psittacine reintroductions: Common denominators of success. *Biological Conservation* 148: 106-115.
- [5] Boyd, J.D. and McNab R.B., Eds. 2008. The Scarlet Macaw in Guatemala and El Salvador: 2008 Status and Future Possibilities. Findings and Recommendations from a Species Recovery Workshop 9-15 March 2008, Guatemala City and Flores, Petén, Guatemala". Unpublished report. Wildlife Conservation Society- Guatemala Program. 178 pp
- [6] CITES. 2014. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora <http://www.cites.org/eng/app/appendices.php>; consulted on July 2014.
- [7] Howell, S. N. G. and Webb, S. 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, London, UK.

- [8] PACE. 2009. Programa de acción para la conservación de la especie Guacamaya Roja (*Ara macao cyanoptera*). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), México. 56 pp.
- [9] Diario Oficial de la Federación (México). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Jueves 30 de diciembre de 2010 DIARIO OFICIAL (Segunda Sección).
http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf
- [10] Schmidt, K.I. and Amato, G. 2008. La genética molecular como una herramienta para la conservación de las guacamayas rojas (*Ara macao*) en la Selva Maya. In: *La guacamaya roja en Guatemala y El Salvador: estado actual en 2008 y posibilidades en el futuro. Reporte no publicado del Taller para la Recuperación de la Especie, 9-15 de Marzo del 2008*: 137-141. Petén, Guatemala: Ciudad de Guatemala y Flores. WCS.
- [11] García Feria, L. M. 2009. Un Enfoque Filogeográfico para la Conservación de Poblaciones de *Ara macao cyanoptera*. PhD Thesis. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Mexico.
- [12] Patten, M. A., Gómez de Silva, H., Ibarra, A. C. and Smith-Patten, B. D. 2011. An annotated list of the avifauna of Palenque, Chiapas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 515-537.
- [13] Estrada, A. 2014. Reintroduction of the scarlet macaw (*Ara macao cyanoptera*) in the tropical rainforests of Palenque, Mexico: project design and first year progress. *Tropical Conservation Science* 7 (3): 342-364.
- [14] Raigoza Figueras, R. 2014. Scarlet macaw *Ara macao cyanoptera* conservation programme in Mexico. *International Zoo Yearbook* 48: 48-60.
- [15] Koutsos, E. A., Matson, K. D. and Klasing, K. C. 2001. Nutrition of Birds in the Order Psittaciformes: A Review. *Journal of Avian Medicine and Surgery* 15(4): 257-275.
- [16] Renton, K. 2001. Lilac-crowned parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103: 62-69.
- [17] Galetti, M. 1993. Diet of the scaly-headed parrot (*Pionus maximiliani*) in a semi-deciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25: 419-425.
- [18] Pizo M.A., Simão I. and Galetti, M. 1995. Diet and flock size of sympatric parrots in the Atlantic forest of Brazil. *Ornitología Tropical* 6: 87-95.
- [19] Colwell, R.K. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <http://purl.oclc.org/estimates>
- [20] Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N.J, Lin, S-Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L. and Longino, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3-21.
- [21] González-Oreja, J. A., Garbisu, C., Mendarte, S., Ibarra, A. and Albizu, I. 2010. Assessing the performance of nonparametric estimators of species richness in meadows. *Biodiversity and Conservation* 19: 1417-1436
- [22] Lee, A.T. K., Brightsmith D.J., Vargas M.P., Leon K.Q., Mejía A.J. and Marsden S.J. 2014. Diet and Geophagy Across a Western Amazonian Parrot Assemblage. *Biotropica* 46(3): 322-330.
- [23] Chao, A. and Lee, S. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* 87: 210-217.
- [24] Chao, A. and Jost, J. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533-2547. <http://dx.doi.org/10.1890/11-1952.1>
- [25] Hsieh, T. C., Ma K. H. and Chao, A. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.3.0) [Software]. Available from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>
- [26] Guillot, G. and Rousset, F. 2013. Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 336-344. doi: 10.1111/2041-210x.12018
- [27] Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing Co., Oxford.

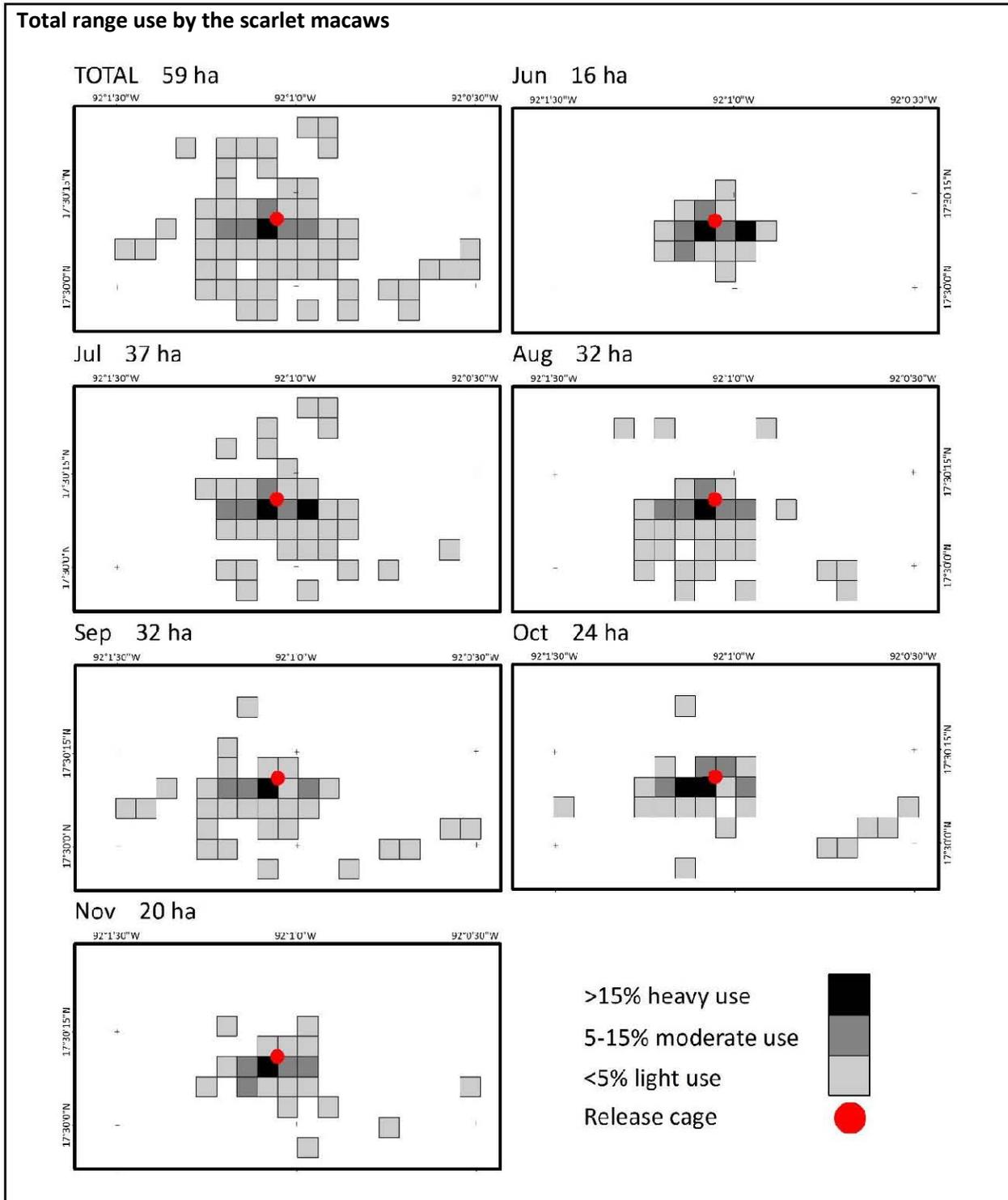
- [28] Colwell R.K. and Futuyama, D.J. 1971. On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. *Ecology* 52:567-576. <http://dx.doi.org/10.2307/1934144>
- [29] Morisita, M. 1962. I_{δ} -Index, A Measure of Dispersion of individuals. *Researches on Population Ecology*, 4(1): 1-7.
- [30] Greenwood, P. E. 1996. *A guide to chi-squared testing*. Vol. 280. John Wiley & Sons.
- [31] Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- [32] Chaves, O., Stoner K.E., Arroyo-Rodríguez, V. 2011. Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica* 44: 105-113.
- [33] Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., Benítez-Malvido, J., Cuende-Fanton, C. 2007. The influence of large tree density on howler monkey *Alouatta palliata mexicana* presence in very small rain forest fragments. *Biotropica* 39: 760-766.
- [34] Laver P.N. and Kelly M.J. 2008. A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management* 72: 290-298.
- [35] Matuzak, G. D., Bezy, B. and Brightsmith, D.J. 2008. Foraging ecology of parrots in a modified landscape: Seasonal trends and introduced species. *The Wilson Journal of Ornithology* 120: 353-365.
- [36] Varela, I. and Janik, D. 2008. Reintroducción de la Lapa Roja (*Ara macao*) en Playa San Josecito, Golfito. *Stapfia 88, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen, Neue Serie* 80: 725-731.
- [37] Renton, K. 2006. Diet of Adult and Nestling Scarlet Macaws in Southwest Belize, Central America. *Biotropica* 38(2): 280-283.
- [38] Vaughan, C., Nemeth, N. and Marineros, L. 2006. Scarlet Macaw, *Ara macao*, (Psittaciformes: Psittacidae) diet in Central Pacific Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54 (3): 919-926.
- [39] Gilardi J.D and Toft C.A. 2012. Parrots Eat Nutritious Foods despite Toxins. *PLoS One* 7(6): e38293. doi:10.1371/journal.pone.0038293
- [40] Baron, D. M., Ramírez, A. J., Bulitko, V., Madan, C. R., Greiner, A., Hurd, P. L. and Spetch, M. L. 2015. Practice makes proficient: pigeons (*Columba livia*) learn efficient routes on full-circuit navigational traveling salesperson problems. *Animal cognition* 18(1): 53-64.
- [41] Vergara, P. M., Saura, S., Pérez-Hernández, C. G. and Soto, G. E. 2015. Hierarchical spatial decisions in fragmented landscapes: Modeling the foraging movements of woodpeckers. *Ecological Modelling*, 300: 114-122.
- [42] Silk, M. J., Croft, D. P., Tregenza, T and Bearhop, S. 2014. The importance of fission-fusion social group dynamics in birds. *Ibis*, 156(4): 701-715.
- [43] Aplin, L.M., Farine, D.R., Morand-Ferron, J. and Sheldon, B.C. 2012. Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 4199–4205.
- [44] Brightsmith, D.J., Hilburn, J., del Campo, A., Boyd, J., Frisius, M., Frisius, R., Janik, D. and Guillén, F. 2005. The use of hand-raised psittacines for reintroduction: a case study of scarlet macaws (*Ara macao*) in Peru and Costa Rica. *Biological Conservation* 121(3): 465-472.
- [45] Sanz, V. and Grajal, A. 1998. Successful reintroduction of captive-raised Yellowshouldered Amazon Parrots on Margarita Island, Venezuela. *Conservation Biology* 12(2): 430-441.
- [46] White, T. H., Collazo, J. A. and Vilella, F.J. 2005. Survival of captive-reared Puerto Rican Parrots released in the Caribbean National Forest. *The Condor* 107: 424-432.
- [47] Whiten, A., and Mesoudi, A. 2008. Establishing an experimental science of culture: animal social diffusion experiments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1509): 3477-3488. doi:10.1098/rstb.2008.0134
- [48] Overington, S. E., Griffin, A. S., Sol, D. and Lefebvre, L. 2011. Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. *Behavioral Ecology* 22: 1286-1293.

- [49] Lefebvre, L. and Sol, D. 2008. Brains, lifestyles and cognition: are there general trends? *Brain, behavior and evolution* 72(2): 135-144.
- [50] Reader, S. M. 2003. Innovation and social learning: individual variation and brain evolution. *Animal Biology* 53: 147-158.
- [51] Lefebvre, L., Reader, S. M., and Sol, D. 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, behavior and evolution* 63: 233-246.
- [52] Ducatez, S., Clavel, J. and Lefebvre, L. 2015. Ecological generalism and behavioural innovation in birds: technical intelligence or the simple incorporation of new foods? *Journal of Animal Ecology* 84(1): 79-89.
- [53] Tebbich, S. and Teschke, I. 2014. Coping with Uncertainty: Woodpecker Finches (*Cactospiza pallida*) from an unpredictable habitat are more flexible than birds from a stable habitat. *PLoS ONE* 9(3): e91718. doi:10.1371/journal.pone.0091718
- [54] Morand-Ferron, J., Cole, E. F. and Quinn, J. L. 2015. Studying the evolutionary ecology of cognition in the wild: a review of practical and conceptual challenges. *Biological Reviews* (early view) DOI: 10.1111/brv.12174.

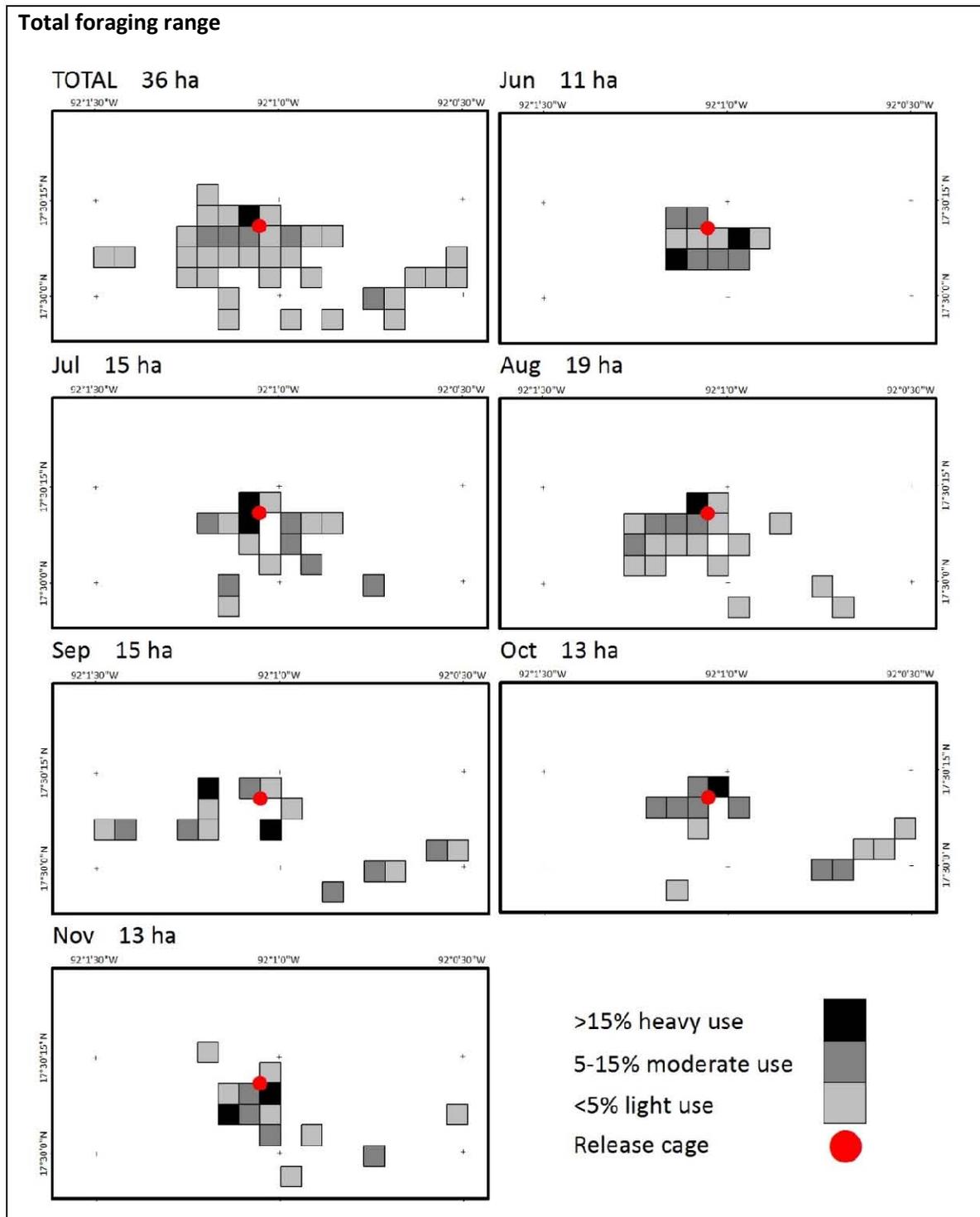
Appendix 1. List of tree species used by the scarlet macaws released in Palenque for the period June-November 2014. (Taxonomy follows Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 03 Apr 2015 <http://www.tropicos.org>). IVI: importance value index (see vegetation census in methods). Plant parts eaten codes: ripe fruit (1), unripe fruit (2), seeds (3), young leaves (4), mature leaves (5), shoots (6), stems (7), flowers (8) , tree bark (9), insect galls (10).

Tree species (plant family)	Trees used	Feeding records	Months used	IVI	Used for pre-release food training	Plant part eaten
<i>Cordia stenoclada</i> (Boraginaceae)	20	61	Jun/Jul/Aug/Sep/Oct	0.15		1,2,3,6,7,9
<i>Muntingia calabura</i> (Muntingiaceae)	16	41	Jun/Jul/Aug/Sep/Oct			1,2,3,5,7,9
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Fabaceae)	13	25	Jun/Jul/Aug/Sep/Oct	0.31	yes	7,9,10
<i>Psidium guajava</i> (Myrtaceae)	11	19	Jul/Aug/Oct/Nov			1,2,3,9
<i>Cupania glabra</i> (Sapindaceae)	12	14	Oct/Nov			3,8
<i>Spondias mombin</i> (Anacardiaceae)	6	13	Aug/Sep/Oct/Nov			2,7
<i>Pachira aquatica</i> (Malvaceae)	3	13	Jul/Aug/Nov			3,4,5,6,7,8,9
<i>Miconia argentea</i> (Melastomataceae)	8	11	Jul/Aug/Sep/Nov	0.31		1,2,3,4,5,7,8
<i>Tectona grandis</i> (Lamiaceae)	6	9	Sep/Oct			3
<i>Terminalia catappa</i> (Combretaceae)	2	9	Jul/Aug/Oct/Nov			2,3,8,9
<i>Cordia collococa</i> (Boraginaceae)	5	8	Aug/Oct	0.07		3,8
<i>Cecropia peltata</i> (Urticaceae)	3	6	Jun/Jul/Aug/Sep	0.22	Yes	1,3,7,9
<i>Vochysia guatemalensis</i> (Vochysiaceae)	3	6	Jul/Aug			3,9
<i>Blepharidium guatemalense</i> (Rubiaceae)	4	5	Aug/Sep/Nov			3,6,8
<i>Spondias sp.</i> (Anacardiaceae)	4	5	Aug			2
<i>Spondias radlkoferi</i> (Anacardiaceae)	3	5	Jun/Aug/Sep	0.04	yes	2
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> (Fabaceae)	3	4	Jul/Aug			6,7,9
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Bixaceae)	1	4	Jun/Nov	0.07		4,5,7,9
<i>Byrsonima crassifolia</i> (Malpighiaceae)	1	4	Aug			1,3
<i>Albizia tomentosa</i> (Fabaceae)	3	3	Jul/Aug/Sep	0.09		7,9
<i>Zanthoxylum panamense</i> (Rutaceae)	2	3	Sep	0.08		2,3
<i>Andira inermis</i> (Fabaceae)	1	3	Jul			3,9
<i>Guazuma ulmifolia</i> (Malvaceae)	2	2	Nov	0.46	yes	2,3
<i>Eucalyptus robusta</i> (Myrtaceae)	1	2	Oct			1,3
<i>Trichospermum galeotti</i> (Malvaceae)	1	2	Aug			7,9
<i>Andira galeottiana</i> (Fabaceae)	1	1	Aug	0.08		2
<i>Cedrela odorata</i> (Meliaceae)	1	1	Nov	0.03		2,3
<i>Ficus benjamina</i> (Moraceae)	1	1	Jul		yes	1,3
<i>Leucaena sp.</i> (Fabaceae)	1	1	Jul	0.08		9
<i>Luehea speciosa</i> (Malvaceae)	1	1	Nov			8
<i>Picramnia antidesma</i> (Picramniaceae)	1	1	Nov			7
N 31	140	283				

Appendix 2. Total and monthly range of scarlet macaws, given by location of feeding and non-feeding activities (see methods), during the study period. Cells are 1ha. Intensity of use indicated by the black to light gray shaded pattern. Total area encompassed by each map 190ha.



Appendix 3. Total and monthly foraging range of scarlet macaw, given by the location of feeding records. Cells are 1ha. Intensity of use indicated by the black to light gray shaded pattern. Total area encompassed by each map 190ha.



CAPÍTULO 3

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Aspectos que contribuyen a la adaptación de las guacamayas

Los resultados de este estudio indican que a corto plazo, las guacamayas liberadas en Palenque se están adaptando exitosamente a la vida silvestre. Los mejores indicadores de adaptación exitosa a la vida silvestre de psitácidos reintroducidos son la alta supervivencia después de un año de la liberación, la integración social y formación de parejas, los intentos de reproducción y el uso de áreas de alimentación e ítems alimenticios similares a los que usan las poblaciones silvestres (Sanz y Grajal 1998). Encontramos que las guacamayas en Palenque tienen una dieta tan diversa como otras poblaciones, silvestres y reintroducidas, y que están ampliando gradualmente el área que usan en la zona de liberación. Esta adaptación inicial a la vida silvestre posiblemente es consecuencia de múltiples factores. Por un lado, las características propias de la biología de los psitácidos (hábitos ecológicos generalistas, alta sociabilidad y capacidad de aprendizaje) y por otro lado, la implementación cuidadosa del protocolo de liberación.

Características de la biología de los psitácidos

i. Ecología y comportamiento flexibles

Los psitácidos son altamente flexibles en su comportamiento de forrajeo (Renton *et al.* 2015), lo cual favorece que se acoplen fácilmente a las fluctuaciones espaciales y temporales de recursos alimenticios (Gilardi y Toft 2012), tal como se ha documentado en numerosos estudios (e.g. Renton 2001, Berg *et al.* 2007, Bonilla *et al.* 2010, McReynolds 2012). La tasa de innovación propia de las aves generalistas como las guacamayas, facilita su adaptación en paisajes modificados por humanos o en lugares donde hayan sido reintroducidos (Reader 2003, Lefebvre *et al.* 2004).

Nuestros resultados mostraron que las guacamayas fueron expandiendo el uso de área en la zona de estudio, a través de los meses de muestreo (ver Apéndice 2 del capítulo 2). Las guacamayas adicionaron área de actividad a una tasa de 9.3 celdas de 1 ha por mes y la expansión gradual de su área de acción parece estar asociada con la adición de nuevos

árboles y nuevas especies que utilizaron en su dieta (Amaya-Villarreal *et al.* 2015). Esto sugiere que las guacamayas son hábiles para identificar y localizar las especies de árboles que les ofrecen alimento e incorporarlas en su actividad de forrajeo.

Por otro lado, aunque nuestro muestreo no completó el ciclo anual y por lo tanto no tenemos datos sobre la variación estacional de los recursos disponibles, sí observamos que las guacamayas empiezan a incluir especies nuevas en su dieta recién éstas empiezan a fructificar; por ejemplo a las pocas semanas del inicio de la producción de frutos del Guázumo (*Guazuma ulmifolia*), en noviembre, registramos eventos de forrajeo en árboles de esta especie.

ii. *Alta sociabilidad y capacidad de aprendizaje*

Otras características de la biología de los psitácidos son su alta sociabilidad y el aprendizaje social (Aplin *et al.* 2012, Reader 2003). Estas cualidades no están desligadas de la flexibilidad ecológica, pues su plasticidad conductual que les permite reaccionar ante las fluctuaciones ambientales, está mediada por el aprendizaje (Ducatez *et al.* 2015, Morand-Ferron *et al.* 2015).

Está documentado que las guacamayas jóvenes localizan los sitios para alimentarse siguiendo a las guacamayas viejas que tienen más experiencia (Myers y Vaughan 2004). En el caso de las guacamayas de Palenque, pudimos observar que las guacamayas de las primeras liberaciones guiaron a las que se liberaron después (las recién liberadas se identificaban por la marca temporal -2 meses- con esmalte en las plumas de la cola). Esto sugiere que el aprendizaje social es importante en la manifestación de búsqueda exitosa de alimento en adultos inexpertos.

Un componente importante del sistema social de los psitácidos es la dinámica de fisión-fusión, la cual tiene implicaciones en la transferencia de información (Sueur *et al.* 2011, Aplin *et al.* 2012). Al mismo tiempo la transferencia de información sobre nuevos sitios de forrajeo mejora la conectividad social entre individuos (Aplin *et al.* 2012). Forrajear en grupo permite localizar el alimento más fácilmente, lo cual es particularmente importante en psitácidos dada la fluctuación espacial y temporal de sus recursos alimenticios (Seibert 2006). Asimismo, la capacidad de las guacamayas de separarse en los eventos de fisión,

puede disminuir la competencia durante el forrajeo, mientras que la capacidad de agregarse durante el descanso es un mecanismo de protección contra depredadores y permite la transmisión de información (Aplin *et al.* 2012, Silk *et al.* 2014).

En observaciones anteriores al estudio reportado aquí (A. Estrada, datos no publicados) y en nuestras observaciones de campo como parte del monitoreo de las guacamayas, se observó la manifestación del comportamiento de fisión-fusión en los individuos liberados y sin experiencia previa. Nuestros datos indican que en el 92% de los eventos de forrajeo registrados los grupos de guacamayas alimentándose estaban compuestos por 6 o menos individuos, aunque en tres ocasiones registramos grupos entre 21 y 35 individuos forrajeando en un mismo evento de alimentación (Amaya-Villarreal *et al.* 2015). Sin embargo, observamos que al trasladarse a sitios de forrajeo vuelan en bandadas de hasta 50 individuos, fisiónándose en grupos más pequeños. Asimismo se congregan en grupos de más de 30 individuos para descansar perchadas en árboles (A. Estrada, datos no publicados, A. M. Amaya-Villarreal, observación personal).

Nuestros resultados soportan la idea de que los hábitos generalistas de las aves como las guacamayas facilitan su adaptación en los lugares donde deben enfrentarse a nuevas circunstancias (Reader 2003, Lefebvre *et al.* 2004), siempre y cuando, en el contexto de las reintroducciones, las amenazas más importantes, como la cacería, hayan desaparecido. Esto es especialmente importante en reintroducciones que se realizan en paisajes modificados por humanos como en el caso de Palenque. En esta zona se encuentra el Parque Nacional Palenque (PNP), el cual está rodeado de asentamientos humanos, tierras agrícolas, pastizales (Patten *et al.* 2011) y fragmentos de bosque de diferentes tamaños y con distintas medidas de protección (A. Estrada, comunicación personal). Aluxes Ecoparque es uno de los fragmentos protegidos por iniciativa privada y se encuentra a 2.2 km del PNP (ver Fig.1 del capítulo 2). El PNP es un área protegida de 1,772 ha según La Base de Datos Mundial de Áreas Protegidas (*World Database on Protected Areas* 2014-2015), pero según Patten *et al.* (2011) la selva continua dentro del parque es de alrededor de 700 ha. En síntesis, el área usada por las guacamayas es claramente un paisaje modificado por humanos, pero esto al parecer no ha limitado la adaptación inicial de las guacamayas a la vida silvestre en esta localidad, porque, como ya se ha dicho antes, se cumplen tres de los

criterios de éxito de una reintroducción (supervivencia mayor al 70% después de un año de la liberación, expansión gradual de su área de acción y dieta similar a la de las poblaciones silvestres de la especie).

Implementación del protocolo de liberación

La probabilidad de éxito de los programas de reintroducción depende de la implementación adecuada del protocolo de liberación suave que propone la UICN (IUCN/SSC 2013).

i. Entrenamiento previo con alimento silvestre

Un aspecto importante del protocolo de liberación suave es el entrenamiento con comida silvestre previo a la liberación. White *et al.* (2012), reportan en su revisión literaria sobre el éxito o fracaso de reintroducciones en psitácidos, que cerca del 50% de las reintroducciones que implementan el entrenamiento con comida silvestre antes de la liberación, son exitosas, mientras que aquellas que no lo hacen no lo son. Esto indica que el entrenamiento con alimento silvestre puede ser benéfico.

Nuestros resultados sugieren que este entrenamiento fue pertinente en Palenque. Durante el muestreo las guacamayas liberadas se alimentaron de cinco de las siete especies de plantas que se les proveyeron durante el entrenamiento pre-liberación y dos de esas especies (*E. cyclopcarpum* y *S. mombin*) fueron la tercera y sexta especies en orden de importancia en su dieta (ver Apéndice 1 del capítulo 2). Por lo tanto, podemos sugerir que la detección de recursos alimenticios en la selva por parte de las guacamayas posiblemente estuvo facilitada por tal entrenamiento, similar a otros programas de reintroducción (e.g. Sanz y Grajal 1998, White *et al.* 2005). Es muy probable que este procedimiento haya facilitado la adaptación inicial de las guacamayas liberadas en Palenque.

ii. Beneficios del alimento complementario

Otro factor importante para favorecer el éxito de la reintroducción de psitácidos es darles alimento complementario a largo plazo, por lo menos 12 meses (White *et al.* 2012) para favorecer la adaptación gradual al medio silvestre. Nuestros resultados apoyan esta aseveración. El 47% de los árboles usados por las guacamayas como alimento se encontraron en un área de siete hectáreas alrededor de la jaula de liberación (en donde está

ubicada la plataforma de alimentación (ver Fig. 6b del capítulo 2). Esto sugiere que el uso de esta área por parte de las guacamayas probablemente estuvo influenciado por la cercanía de la plataforma de aprovisionamiento de alimento. Nuestros resultados sugieren que el suministro de alimento post-liberación favorece el anclaje de las guacamayas a la zona, promueve las interacciones sociales entre las aves y facilita su monitoreo, lo cual es indispensable para asegurar el éxito de las mismas (Brightsmith *et al.* 2005, Lee *et al.* 2014).

iii. La importancia del monitoreo

El monitoreo inmediato, a mediano y a largo plazo es indispensable para evaluar la respuesta, supervivencia y adaptación de las guacamayas liberadas (Armstrong y Seddon 2008, IUCN/SSC 2013) y de esta forma determinar el éxito o detectar las causas del fracaso de la reintroducción (Sutherland *et al.* 2010). Aunque la documentación publicada sobre el monitoreo post-liberación en programas de reintroducción es insuficiente en muchos casos (Sutherland *et al.* 2010), un caso ejemplar es el programa de *Tambopata Macaw Project*, en la selva amazónica peruana. Este monitoreo abarcó 10 años, documentó la supervivencia de las guacamayas *Ara macao* e incluyó el monitoreo por cuatro años del comportamiento reproductivo en nidos artificiales y cavidades naturales (Brightsmith *et al.* 2005). Otro caso similar lo constituye el monitoreo de supervivencia y reproducción durante 9 años llevado a cabo en la población reintroducida de *Ara ararauna* en Trinidad (Plair *et al.* 2008).

El monitoreo post-liberación en Palenque inició con la primera liberación de guacamayas. Consistió en hacer recorridos y observaciones en el área de liberación, observaciones desde dos torres de avistamiento y rastreo de algunos individuos por medio de telemetría (Estrada 2014). En el monitoreo que llevamos a cabo específicamente en este estudio, documentamos de forma sistemática, bajo un protocolo metodológico puesto a prueba, la presencia de las guacamayas en la zona de liberación, el uso del espacio y el comportamiento de forrajeo. Esto ha permitido documentar las especies de plantas fuente de alimento, la diversidad en la dieta y las variaciones temporales y espaciales en el uso de recursos.

iv. *Reconocimiento y aversión hacia los depredadores y humanos*

Un factor adicional que probablemente ha favorecido la supervivencia de las guacamayas es el entrenamiento de aversión hacia potenciales depredadores. Este entrenamiento se hizo una semana antes de cada evento de liberación y consistió en introducir de modo controlado a la jaula y durante cinco minutos un coatí, un ocelote y un ave rapaz (Estrada 2014). En Palenque los posibles depredadores de la Guacamaya roja son el Águila crestada real (*Spizaetus ornatus*), felinos como el ocelote (*Leopardus pardalis*) o el tigrillo (*Leopardus wiedii*), el coatí (*Nasua narica*), mustélidos como la Tayra (*Eira barbara*) y la boa (*Boa constrictor*) (A. Estrada 2014, comunicación personal). También se les enseñó a tener aversión por los humanos que podrían ser potenciales cazadores. Dos hombres ingresaron a la jaula y las asustaron simulando intentos de captura con una bolsa plástica colgando en la punta de un tallo seco de bambú durante 5 minutos. En ambos casos las guacamayas se alarmaron y se ubicaron en la parte superior de la jaula (Estrada 2014). El comportamiento anti-depredadores es muy importante en las guacamayas reintroducidas para asegurar su supervivencia y también para transmitir a la siguiente generación la aversión hacia depredadores (de Oliveira 2014).

v. *Sensibilización a la comunidad humana*

Gracias a la sensibilización que se hizo con la comunidad local en la fase de pre-liberación, no se ha detectado o confirmado que las guacamayas hayan sido víctimas de cacería o atrapadas por personas. Con el objetivo de involucrar a los habitantes locales en el programa de reintroducción, desde junio de 2012 se inició el programa de sensibilización a la población humana. Éste consistió en hacer campañas de concientización entre la comunidad de Palenque para despertar el interés hacia la conservación de las guacamayas (Estrada 2014). Podemos sugerir que hasta ahora tal programa de sensibilización ha dado resultados positivos.

vi. *Divulgación de información*

Finalmente, es altamente recomendable divulgar la información generada y publicar los resultados obtenidos durante el monitoreo post-liberación, idealmente en una revista con revisión de pares (Sutherland *et al.* 2010). Difundir los resultados obtenidos en el

monitoreo facilita hacer estudios de meta-análisis que comparen los resultados del monitoreo con los resultados de otros estudios similares (Fischer y Lindenmayer 2000). Los resultados de nuestra investigación se publicaron en el volumen 8 (junio de 2015) de la revista *Tropical Conservation Science*, con revisión de pares, seis meses después de haber terminado la colecta de datos en campo. Esta revista tiene un factor de impacto de 1.329 (Thomson Reuters 2014 *Journal Citation Report*) y es de acceso libre (<http://www.tropicalconservationscience.org/>).

La dieta de las guacamayas en Palenque versus la dieta de otras poblaciones de Guacamaya roja reintroducidas

Las similitudes entre la dieta de las guacamayas en Palenque y las otras localidades donde hay poblaciones de esta especie, silvestres o reintroducidas, reafirman que las guacamayas de Palenque se están adaptando exitosamente a la selva. Incorporan en su dieta especies de árboles que son utilizadas por otras poblaciones de *Ara macao* y tienen una dieta basada principalmente en semillas.

Riqueza y composición de la dieta

Nuestros resultados indican que durante el estudio, las familias botánicas Fabaceae, Malvaceae, Anacardiaceae, Boraginaceae y Myrtaceae fueron las más importantes en la dieta de las guacamayas (Amaya-Villarreal *et al.* 2015). En la población de esta especie de Belice dos (12.5%) de las 16 especies usadas también son usadas en Palenque. En Costa Rica, en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Curú, de las 32 especies que usaron como alimento las guacamayas reintroducidas, ocho (25%) también fueron reportadas por nuestro estudio. De forma similar en la Playa San Josecito, de las 21 especies usadas como alimento por las guacamayas, 3 (14%) son usadas en Palenque y 8 (13.6%) de las 59 reportadas en el Área de Conservación Osa (ACOSA), Costa Rica también lo son (ver Tabla 1).

La dieta de la Guacamaya roja está compuesta predominantemente de semillas. En Belice, Costa Rica y el Amazonas peruano este ítem compone entre 55.2 y 85.8% de la dieta (ver Tabla 1), siendo estos unos porcentajes muy cercanos al nuestro (70% entre semillas solas y semillas mezcladas con pulpa, ver la Tabla 2 del capítulo 2). En el estudio llevado a cabo

en Belice, Renton (2006) reporta que 14% de la dieta de las guacamayas silvestres está compuesta por bromelias y 4% por larvas de insectos en agallas de las hojas (n= 49 eventos de forrajeo, 5 meses de estudio). En nuestro estudio 3.4% de los eventos de forrajeo fueron de larvas de insectos en agallas y no observamos a las guacamayas alimentarse de bromelias (n=283 eventos de forrajeo). De forma similar a lo que ocurre con la diversidad de la dieta, el hecho de que la composición en cuanto a ítems en la dieta de las guacamayas en Palenque, sea tan similar a otras poblaciones de la especie, refuerza la afirmación de su adaptación a corto plazo y además atestigua que la ecología de forrajeo de esta población no está desviada de la biología conocida de poblaciones silvestres.

Uso de especies exóticas

Se ha reportado en algunas localidades de Costa Rica que la Guacamaya roja incluye en su dieta especies exóticas (ver Tabla 1. Vaughan *et al.* 2006 Matuzak *et al.* 2008, Varela y Janik 2008, Dear *et al.* 2010). Las guacamayas en Palenque también se alimentaron durante el periodo de este estudio de cinco especies exóticas (*Tectona grandis*, *Terminalia catappa*, *Eucalyptus robusta*, *Ficus benjamina* y *Zanthoxylum panamense*). La coincidencia en uso de árboles de especies exóticas entre las poblaciones de Costa Rica y la de Palenque, es una muestra más de la flexibilidad ecológica de esta especie, la cual involucra el aprovechamiento de algunos de los recursos propios de paisajes con intervención humana.

Amplitud de nicho en la dieta

Respecto a la amplitud de nicho en la dieta, nuestros resultados indican que las guacamayas liberadas presentaron una dieta relativamente estrecha (índice de Levins 0.24 ± 0.12) durante el periodo de estudio (Amaya-Villarreal *et al.* 2015). Este resultado es parecido al valor reportado en literatura para esta especie en Costa Rica en la época lluviosa (ver Tabla 1. Matuzak *et al.* 2008). Por otro lado en el sureste del Amazonas peruano, la Guacamaya roja tiene una dieta más generalista que la de las poblaciones de centro América, especialmente en la temporada seca (ver Tabla 1. Adamek 2011). La variabilidad en los índices de Levins obtenidos en las distintas poblaciones sugiere que la amplitud de nicho depende de la localidad y también de la temporada (Adamek 2011). También hay que considerar la duración de cada estudio, que en el caso de las referencias citadas van de dos meses (Dear

et al. 2010), cinco meses (Renton 2006 y Amaya-Villarreal *et al.* 2015), dos años (Matuzak *et al.* 2008), hasta cuatro años (Adamek 2011). Igualmente hay que tener en cuenta que esta diferencia puede ser consecuencia de la suma de varios factores, como la ubicación geográfica y la historia del hábitat en cada estudio (Adamek 2011).

Tabla 1. Comparación entre la riqueza, composición y amplitud de la dieta de *Ara macao* entre distintas localidades y Palenque

Localidad	Especies en común entre nuestro estudio (Amaya-Villarreal <i>et al.</i> 2015) y los otros	Proporción de semillas en su dieta	Índice de Levins	Autor
Refugio Nacional de Vida Silvestre Curú, Costa Rica	<i>Spondias mombin</i> , <i>S. purpurea</i> , <i>Cedrela odorata</i> , <i>Enterolobium cyclocarpum</i> , <i>Guazuma ulmifolia</i> , <i>Terminalia catappa</i> *, <i>Psidium guajava</i> * y <i>Tectona grandis</i> *	73%	0.139 (S)	Matuzak <i>et al.</i> 2008
Playa San Josecito, Golfito, Costa Rica	<i>Cedrela odorata</i> , <i>Spondias sp.</i> y <i>Terminalia catappa</i> *	Sin datos	Sin datos	Varela y Janik 2008
Costa Rica central	<i>Spondias mombin</i> , <i>S. purpurea</i> , <i>Cordia collococca</i> , <i>Terminalia catappa</i> *, <i>Cedrela odorata</i> , <i>Enterolobium cyclocarpum</i> , <i>Tectona grandis</i> *	85.80%	Sin datos	Vaughan <i>et al.</i> 2003
Área de Conservación de Osa (ACOSA), Costa Rica	<i>Terminalia catappa</i> *, <i>Andira inermis</i> , <i>Cedrela odorata</i> , <i>Muntingia calabura</i> , <i>Psidium guajava</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>S. radlkoferi</i> , <i>Cordia collococca</i> , <i>Tectona grandis</i>	Sin datos	Sin datos	Dear <i>et al.</i> , 2010
Sur occidente de Belice	<i>Spondias mombin</i> , <i>Guazuma ulmifolia</i>	76%	0.394 (S)	Renton 2006
Amazonas peruano	Ninguna	65.6% (S) 55.2% (L)	0.69 (S) 0.55 (L)	Adamek 2011

*especies con asterisco son especies exóticas en cada localidad. Época seca: S. Época lluviosa: L.

Implicaciones del estudio para la conservación

La principal implicación del programa de reintroducción de la Guacamaya roja en Palenque procede de la función ecológica que los psitácidos cumplen en las selvas tropicales. Estas aves regulan la estructura e incrementan la diversidad de la comunidad vegetal (Oliveira *et al.* 2012, Ragusa-Netto 2006). Se considera que este grupo de aves, podría tener un rol de regulación en el mantenimiento de la diversidad de árboles en el trópico debido no solo a que son unos de los principales granívoros de bosques tropicales, sino también a que tienen la habilidad de seguir las fluctuaciones de la abundancia de semillas y de desplazarse grandes distancias (Renton 2001). Las implicaciones de conservación que se derivan directamente de la presente investigación se sintetizan a continuación.

Replicabilidad de los procedimientos usados en el estudio y su adopción en otros proyectos de reintroducción

La metodología que seguimos para coleccionar los datos en campo fue diseñada cuidadosamente y probada durante la fase piloto. Esto, y la forma en que analizamos la información, permite que sea replicable en el monitoreo subsecuente en Palenque y en programas de reintroducción de guacamayas en otros sitios en México y en centro y sur América. Además permitirá que se contribuya al desarrollo de estudios similares de reintroducción y que se cuente con datos comparables (Sutherland *et al.* 2010).

Aporte a la información existente sobre la dieta de la Guacamaya roja

Los resultados de la dieta de la Guacamaya roja en Palenque amplían la información existente sobre el uso de alimento silvestre por *Ara macao cyanoptera* y sirven para mejorar el entendimiento de la flexibilidad conductual y ecológica de esta especie y de psitácidos en general. La similitud encontrada con la dieta de otras poblaciones de la especie, respecto a diversidad y composición de ítems (predominantemente semillas y frutos), ponen en evidencia la adaptación exitosa a corto plazo de las guacamayas liberadas en Palenque.

Uso de la información generada para otros esfuerzos de conservación o investigaciones

Los datos obtenidos sobre las especies de árboles usadas por las guacamayas como fuente de alimento podrían ser utilizados como guía por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP-Palenque) y el programa de medio ambiente del gobierno municipal para reforzar sus programas de reforestación en la zona. Varias de las especies arbóreas usadas por las guacamayas (por ejemplo los géneros *Cordia*, *Enterolobium*, *Spondias*, *Tectona* y *Terminalia*) también son utilizadas por los habitantes locales para alimento, construcción y por sus propiedades medicinales (CONANP-Palenque, comunicación personal). Algunas de las especies de árboles usadas por las guacamayas también han sido reportadas como parte de la dieta para mamíferos en la selva de Palenque; por ejemplo *Cecropia peltata* y *Spondias mombin* son recursos alimenticios para el Mono aullador *Allouata pigra* (Amato y Garber 2014). Utilizar estas especies de árboles en los programas de reforestación podría tener un impacto importante sobre la persistencia de las guacamayas reintroducidas, sobre la conservación de otra fauna local y sobre el bienestar de los habitantes locales.

Uso de la información generada para otras investigaciones

Teniendo en cuenta el rol de los psitácidos como depredadores y dispersores de semillas, los resultados obtenidos en esta investigación pueden considerarse como información primaria para estudiar y entender el papel ecológico de las guacamayas en la recuperación de procesos del ecosistema tales como la regeneración y composición florística de las selvas de Palenque. Por ejemplo, en alguna potencial investigación sobre la regeneración de la selva mediada por dispersión de semillas por parte de las aves, gracias a nuestros resultados se sabrá cuáles especies de semillas pequeñas podrían estar siendo dispersadas por las guacamayas (por ejemplo *Muntingia calabura*).

Limitantes del estudio y recomendaciones para seguimiento

A continuación listo las limitantes importantes que tuvo el estudio.

Corta duración

La principal limitante de este estudio fue la corta duración para tomar los datos de campo, pues al no cubrir un ciclo anual, no se abarcaron las dos temporadas climáticas del año (secas y lluvias). Debido a esta limitante, por el momento no existe información sobre la dieta de las guacamayas en la temporada de secas (enero a mayo), y por lo tanto tampoco hay información sobre las potenciales diferencias en la dieta entre temporadas. En otras localidades la dieta es más generalista en la temporada seca que en la de lluvias (e.g. Matuzak *et al.* 2008). Además, al no tener datos de un año completo, no se pueden comparar nuestros resultados con estudios que sí abarcaron el ciclo anual, como el de las Guacamaya roja en Costa Rica (Matuzak *et al.* 2008) o el del Amazonas peruano (Adamek 2011). Debido a esto, es altamente recomendable continuar el monitoreo del uso de alimento silvestre de las guacamayas reintroducidas, abarcando ciclos anuales.

Falta de datos sobre fenología de producción de frutos, flores y hojas en la vegetación arbórea en el área de liberación

Otra limitante es que dada la corta duración del trabajo de campo, no fue posible generar información sobre la fenología de la vegetación arbórea. Sin esta información no se puede estimar la relación entre las fluctuaciones estacionales de la abundancia de los recursos alimenticios y el uso de hábitat por parte de las guacamayas. Aunque esto es una limitante, el estudio realizado sugiere que las guacamayas reintroducidas durante el periodo de muestreo respondieron a las variaciones de la presencia de alimento en las especies arbóreas.

En resumen, es importante llevar a cabo un monitoreo anual e interanual de la fenología de frutos, flores y hojas de la vegetación arbórea en el área de liberación. La obtención de esta información será muy útil para conocer la variabilidad espacio temporal de la disponibilidad de recursos y estimar directamente la relación entre la variación temporal en la dieta de las guacamayas y la presencia y abundancia relativa del alimento. De esta forma se podrá determinar con mayor precisión si los desplazamientos observados entre distintas zonas son motivados por las fluctuaciones de la abundancia de los recursos alimenticios, tal

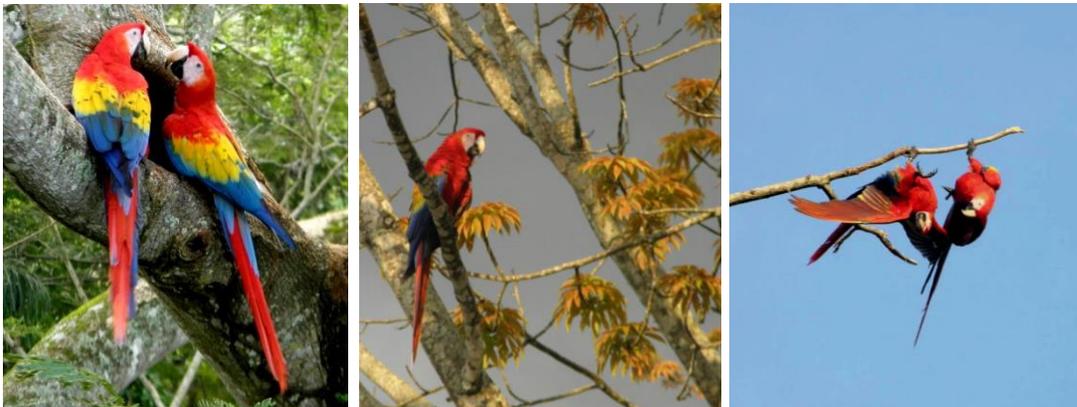
como se ha sugerido en psitácidos en otras localidades (e.g. Renton 2001, Bonilla *et al.* 2010, McReynolds 2012).

Muestreo de vegetación reducido

Los censos de vegetación en este estudio fueron limitados a 10 trayectos de Gentry que fueron suficientes para estimar el índice de importancia de 13 especies de árboles usadas por las guacamayas como alimento (42% del total de especies). Sin embargo, es recomendable ampliar el muestreo para tener datos más completos sobre la composición de la comunidad de árboles en el sitio de estudio.

Falta de análisis nutricional de las plantas consumidas por las guacamayas

Finalmente, es recomendable llevar a cabo un análisis de las propiedades nutricionales de los ítems alimenticios consumidos por las guacamayas. Esta información sería muy útil para estimar hasta qué punto el alimento cosechado por las guacamayas satisface sus requerimientos energéticos y nutricionales. Es importante resaltar que el aprovisionamiento de alimento en la plataforma consiste solamente de semillas de girasol, que no son suficientes para satisfacer todos los requerimientos energéticos y nutricionales de las guacamayas. La alta tasa de supervivencia sugiere que éstas han tenido éxito en satisfacer sus requerimientos energéticos y en balancear su dieta con el alimento que cosechan en la selva. Estimar la capacidad de las guacamayas para satisfacer sus requerimientos energéticos y nutricionales será también un indicador indirecto de su adaptación exitosa a una vida silvestre.



Fotos: Ángela María Amaya-Villarreal

LITERATURA CITADA

- Adamek, K. A. 2011. Temporal variation in space and resource use of macaws in the southeastern Peruvian Amazon. Master of Science thesis. Texas A&M University. Texas.
- Amato, K. R. & Garber, P. A. 2014. Nutrition and foraging strategies of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Palenque National Park, Mexico. *American Journal of Primatology* 76(8): 774-787.
- Amaya-Villarreal, Á. M., Estrada, A. & Vargas-Ramírez, N. 2015. Use of wild foods during the rainy season by a reintroduced population of scarlet macaws (*Ara macao cyanoptera*) in Palenque, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 8(2): 455-478.
- ARA PROJECT. 2013. The ARA Project: release sites. Alajuela, Costa Rica: The Ara Project. Disponible en: <http://www.thearaproject.org>. Consultado el 3 de agosto de 2015.
- Armenteras, D. & Finlayson, C.M. 2011. Biodiversity. In: UNEP. Keeping track of our changing environment: from Rio to Rio + 20 (1992–2012). Division of Early Warning and Assessment (DEWA), United Nations Environment Programme (UNEP), Nairobi. Disponible en: http://www.unep.org/geo/pdfs/geo5/GEO5_report_C5.pdf. Consultado el 2 de septiembre de 2015.
- Aplin, L. M., Farine, D. R., Morand-Ferron, J. & Sheldon, B. C. 2012. Social networks predict patch discovery in a wild population of songbirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 4199–4205.
- Arévalo, B. 2011. A Situation Analysis of the Scarlet Macaw (*Ara macao cyanoptera*) Population in the Chiquibul Forest, Belize. Report for Friends for Conservation and Development. San Jose Succotz. Belize.
- Armstrong, D. P. & Seddon, P. J. 2008. Directions in reintroduction biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23(1): 20-25.
- Banks, P. B., Norrdahl, K. & Kropimäki, E. 2002. Mobility decisions and the predation risks of reintroduction. *Biological Conservation* 103: 133–138.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall C., McGuire, J., Lindsey, E.L., Maguire, K. C., Mersey, B. & Ferrer, E. A. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471(7336): 51-57.
- Barros, Y. M. & Marcondes-Machado, L. O. 2000. Comportam Berkunsky ento alimentar do periquito-da-caatinga *Aratinga cactorum* em Curaça, Bahia. *Ararajuba* 8(1): 55-59.

Beck, B., Walkup K., Rodrigues M., Unwin S., Travis D. & Stoinski T. 2007. *Best Practice Guidelines for the Re-introduction of Great Apes*. SSC Primate Specialist Group of the World Conservation Union. Gland, Switzerland.

Bennett, P. M. & Owens, I. P. 1997. Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition?. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264(1380): 401-408.

Berg, K. S., Socola, J. & Angel, R. R. 2007. Great Green Macaws and the annual cycle of their food plants in Ecuador. *Journal of Field Ornithology* 78: 1-10.

Berkunsky, I. & Rebores, J. C. 2009. Nest-site fidelity and cavity reoccupation by Blue-fronted Parrots *Amazona aestiva* in the dry Chaco of Argentina. *Ibis* 151: 145–150.

BirdLife International. 2012. *Ara macao*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.1. Disponible en www.iucnredlist.org. Consultado el 15 de junio de 2015.

Bjork, R. D. 2004. Delineating pattern and process in tropical lowlands: Mealy Parrot migration dynamics as a guide for regional conservation planning. Ph. D. thesis. Oregon State University. Oregon.

Bonilla Ruz, C. R., Cinta-Magallon, C. C., Rojas-Sahagun, C. C. & Martínez-López, E. A. 2010. Uso de hábitat por la guacamaya verde (*Ara militaris*) en el estero El Salado, Puerto Vallarta, Jalisco, durante la temporada 2009-2010. *Mesoamericana* 14: 189-190.

Boyd, J. D. & McNab, R. B. (eds.). 2008. La Guacamaya Roja en Guatemala y El Salvador: Estado Actual en 2008 y Posibilidades en el futuro. Hallazgos y Recomendaciones de un Taller para la Recuperación de la Especie 9-15 de Marzo del 2008 Ciudad de Guatemala y Flores, Petén, Guatemala. *Wildlife Conservation Society - Guatemala Program*.

Brightsmith, D. J., Hilburn, J., del Campo, A., Boyd, J., Frisius, M., Frisius, R., Janik, D. & Guillén, F. 2003. Supervivencia y reproducción de guacamayos escarlatas (*Ara macao*) criados al mano en el estado silvestre. Informe final. Tambopata Research Center. Peru. Disponible en <http://macawproject.org/download/Reintroduccion%20Ara%20macao%202003.pdf>.

Brightsmith, D. J., Hilburn, J., del Campo, A., Boyd, J., Frisius, M., Frisius, R., Janik, D. & Guillén, F. 2005. The use of hand-raised psittacines for reintroduction: a case study of scarlet macaws (*Ara macao*) in Peru and Costa Rica. *Biological Conservation* 121: 465–472.

- Brightsmith, D. J., McDonald, D., Matsufuji, D. & Bailey, C. A. 2010. Nutritional content of the diets of free-living Scarlet Macaw chicks in southeastern Peru. *Journal of Avian Medicine and Surgery* 24: 9-23.
- Britt, C. R., García Anleu, R. & Desmond, M. J. 2014. Nest survival of a long-lived psittacid: Scarlet Macaws (*Ara macao cyanoptera*) in the Maya Biosphere Reserve of Guatemala and Chiquibul Forest of Belize. *The Condor* 116(2): 265-276.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S. & Bradshaw, C. J. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in ecology & evolution* 23(8): 453-460.
- Butchart, S. H., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J. P., Almond, R. E... & Watson, R. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328(5982): 1164-1168.
- Cantú-Guzmán, J. C., Sánchez-Saldaña, M. E., Grosselet, M. & Silva-Gámez, J. 2007. Tráfico ilegal de pericos en México: una evaluación detallada. Defenders of Wildlife, Washington, D.C.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... & Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486(7401); 59-67.
- Carreón-Arroyo, G. 2006. Ecología y biología de la conservación de la guacamaya roja (*Ara macao*) en la selva lacandona, Chiapas, México. Tesis de maestría. Facultad de ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- CBD, 2015. Convention on Biological Diversity. Disponible en: <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf> Consultado el 31 de agosto de 2015.
- Ceballos, G. & Ehrlich, P. R. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296: 904-907.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M. & Palmer, T. M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1(5): e1400253.
- CITES. 2014. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. <http://www.cites.org/eng/app/appendices.php>; consultado en Julio de 2014.
- Collar, N. J. & Juniper, A. T. 1992. Dimensions and Causes of the Parrot Conservation Crisis. Pp 1-24 en Beissinger, S. R., & Snyder, N. F. R. (eds.). *New World Parrots in Crisis, Solutions from Conservation Biology*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.

Collar, N. J. 1997. Family Psittacidae (Parrots). Pp 280-477 en: del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (eds.). *Handbook of the Birds of the World. Vol 4. Sandgrouse to Cuckoos*. Lynx Edicions. Barcelona.

Collazo, J. A., White, T. H., Vilella, F. J. & Guerrero, S. A. 2003. Survival of captive-reared Hispaniolan Parrots released in Parque Nacional del Este, Dominican Republic. *Condor* 105: 198–207.

Conradt, L. & Roper, T. J. 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 20(8): 449–456.

Cowen, P. 2009. Parrot ecology in a modified landscape, Tambopata, Peru. MSc dissertation. Manchester Metropolitan University. Manchester.

de Oliveira, K. G., Barbosa, A. E. A., dos Santos-Neto, J. R., de Menezes, A. C., do Nascimento, J. L. X., de Sousa, A. E. B. A., do Amaral, A. C. A. & Röhr, D. L. 2014. Monitoring reintroduced Lear's macaws (*Anodorhynchus leari*) in the Raso da Catarina, Bahia (Brazil). *Ornithologia* 7(1): 12-20.

Dear, F., Vaughan C. & Morales Polanco A. 2010. Current Status and Conservation of the Scarlet Macaw (*Ara macao*) in the Osa Conservation Area (ACOSA), Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED*. Edición en Línea. ISSN: 1659-441X. Vol. 2(1): 7-21.

Dirzo, R. & Miranda, A. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure function, and diversity-a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4(4): 444–447.

Dirzo, R. & Raven, P. H. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137-167.

Ducatez, S., Clavel, J. & Lefebvre, L. 2015. Ecological generalism and behavioural innovation in birds: technical intelligence or the simple incorporation of new foods? *Journal of Animal Ecology* 84(1): 79-89.

Dudley, R., Kaspari, M. & Yanoviak, S. P. 2012. Lust for Salt in the Western Amazon. *Biotropica* 44: 6–9.

Estrada, A. 2014. Reintroduction of the scarlet macaw (*Ara macao cyanoptera*) in the tropical rainforests of Palenque, Mexico: project design and first year progress. *Tropical Conservation Science* 7(3): 342-364.

Feeley K. J. & J. W. Terborgh, 2008. Direct versus indirect effects of habitat reduction on the loss of avian species from tropical forest fragments. *Animal Conservation* 11: 353–360

- Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. 2000. An assessment of the published results of animal relocations. *Biological conservation* 96(1): 1-11.
- Fleiming, T. H., C.F. Williams, Bonaccorso, F. J. & Herbst, L. H. 1985. Phenology, seed dispersal, and colonization in *Muntingia calabura*, a Neotropical pioneer tree. *American Journal of Botany* 72: 383-391.
- Forbes, D. 2006. Reintroducción exitosa de la lapa roja (*Ara macao*) en los bosques secos y húmedos de Costa Rica: supervivencia, movimientos y dieta. *Boletín Oficial de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación* 10(2): 62-68.
- Forshaw, J. M. 2006. *Parrots of the World: An Identification Guide*. Princeton University Press., Princeton.
- Frynta, D., Lišková, S., Bültmann, S., Burda, H. & Mappes, T. 2010. Being attractive brings advantages: the case of parrot species in captivity. *PloS one*, 5(9): e12568.
- Gilardi, J. D. 1996. Ecology of parrots in the Peruvian Amazon: Habitat use, nutrition and geophagy. Ph.D. dissertation. University of California. Davis.
- Gilardi, J. D. & Munn, C. 1998. Patterns of activity, flocking and habitat use in parrots of the Peruvian Amazon. *The Condor* 100: 641-653.
- Gilardi, J. D., Duffey, S. S., Munn C. A. & Tell, L. A. 1999. Biochemical functions of geophagy in parrots: Detoxification of dietary toxins and cytoprotective effects. *Journal of Chemical Ecology* 25(4): 897-922.
- Gilardi J.D. & Toft, C. A. 2012. Parrots Eat Nutritious Foods despite Toxins. *PLoS One* 7(6): e38293.
- Guittar, J. L., Dear, F. & Vaughan, C. 2009. Scarlet Macaw (*Ara macao*, Psittaciformes: Psittacidae) Nest Characteristics in the Osa Peninsula Conservation Area (ACOSA), Costa Rica. *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 57(1-2).
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., ... & Townshend, J. R. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1(2): e1500052.
- Harrison, F., Sciberras, J. & James, R. 2011. Strength of social tie predicts cooperative investment in a human social network. *PLoS One* 6(3): e18338.
- Hayward, M. W., Adendorff, J., O'Brien, J., Sholto-Douglas, A., Bissett, C., Moolman, L. C., Bean, P., Fogarty, A., Howarth, D., Slater, R. & Kerley, G. I. H. 2007. The

reintroduction of large predators to the Eastern Cape Province, South Africa: an assessment. *Oryx* 41(2): 205–214.

Hilton-Taylor, C. 2000. *2000 IUCN Red list of threatened species*. IUCN. Disponible en <https://books.google.com.mx/books?hl=es&lr=&id=cutoIPZxSV4C&oi=fnd&pg=PR9&dq=HiltonTaylor+2000&ots=yYabifaRr4&sig=qTn4CamwjRlDc86IjvrjNbWzJ4E#v=onepage&q=Hilton-Taylor%202000&f=false> Consultado el 31 de agosto de 2015.

Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T. M., Butchart, S. H.. & Collett, L. C. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330(6010): 1503-1509.

Howell, S. N. & Webb, S. 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press., New York.

Iñigo-Elías, E. C. 1996. Ecology and Breeding Biology of the Scarlet Macaw (*Ara macao*) in the Usumacinta Drainage Basin of México and Guatemala. Ph.D. dissertation. University of Florida. Gainesville.

Iñigo-Elías, E. C., Caballero, M., López, M. A., Jiménez Cruz, R. & Pérez, E. 2004. Evaluación del estado de conservación de la hábitat de la Guacamaya Roja (*Ara macao cyanoptera*) 1979-2003 en la Selva Maya de México y Guatemala. Reporte final.

IUCN/SSC. 2013. Guidelines for Reintroductions and Other Conservation Translocations. Version 1.0. Gland, Switzerland: IUCN Species Survival Commission, viiii + 57 pp.

IUCN 2015. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Consultado el 4 de Junio de 2015.

Jones, H. L. 2003. *Birds of Belize*. University of Texas Press., Austin.

Karubian, J., Fabara, J., Yunes, D., Jorgenson, J. P., Romo, D. & Smith, T. B. 2005. Temporal and spatial patterns of macaw abundance in the Ecuadorian Amazon. *The Condor* 107(3): 617-626.

Krause, J. & Ruxton, G. D. 2002. *Living in Groups*. Oxford University Press., Oxford.

Kerth, G. 2008. Causes and consequences of sociality in bats. *BioScience* 58(8): 737-755.

La Tribuna. 2014. Guaras rojas viven libremente en Ruinas de Copán y la población se educa para protegerlas. Disponible en: <http://www.latribuna.hn/2014/06/29/guaras->

rojas-viven-libremente-en-ruinas-de-copan-y-la-poblacion-se-educa-para-protegerlas/
Consultado el 31 de julio de 2015.

Laurance, W. F., Sayer, J. & Cassman, K. G. 2014. Agricultural expansion and its on tropical nature. *Trends in ecology & evolution* 29(2): 107-116.

Lee, A. T. & Marsden, S. J. 2012. The influence of habitat, season, and detectability on abundance estimates across an Amazonian parrot assemblage. *Biotropica* 44(4): 537-544.

Lee, A. T., Brightsmith, D. J., Vargas, M. P., Leon, K. Q., Mejía, A. J. & Marsden, S. J. 2014. Diet and Geophagy Across a Western Amazonian Parrot Assemblage. *Biotropica* 46(3): 322-330.

Lefebvre, L., Reader, S. M. & Sol, D. 2004. Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, behavior and evolution* 63(4): 233-246.

Marín-Togo, M. C., Monterrubio-Rico, T. C., Renton, K., Rubio-Rocha, Y., Macías-Caballero, C., Ortega-Rodríguez, J. M. & Cancino-Murillo, R. 2012. Reduced current distribution of Psittacidae on the Mexican Pacific coast: potential impacts of habitat loss and capture for trade. *Biodiversity and Conservation* 21(2): 451-473.

Marineros, L. & Vaughan, C. 1995. Scarlet Macaws of Carara: Perspectives for management. Pp 445-467 en Abramson, J., Speer, B. L., & Thomsen, J. B. (eds.). *The large macaws: their care, breeding and conservation*. Raintree Publications. California.

Masello J. F. & Quillfeldt, P. 2002. Chick growth and breeding success of the Burrowing Parrot. *The Condor* 104(3): 574-586.

Matuzak, G., Bernadette, M. B. & Brightsmith, D. J. 2008. Foraging ecology of parrots in a modified landscape: seasonal trends and introduced species. *The Wilson Journal of Ornithology* 120(2): 353-365.

McGeoch, M. A., Butchart, S. H. M., Spear, D., Marais, E., Kleynhans, E. J., Symes, A., Chanson, J. & Hoffmann, M. 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions* 16(1): 95-108.

McLellan, R. (editor in chief). 2014. Living Planet Report 2014, World Wildlife Fund. Disponible en http://www.footprintnetwork.org/images/article_uploads/LPR2014_summary_low_res.pdf Consultado el 2 de septiembre de 2015.

McReynolds, M. S. 2012. Patterns of Seasonal Variation in Diet, Abundance, and Movement of the Scarlet Macaw (*Ara macao*) in southern Belize. Ph. D. dissertation. Antioch University. New England.

Micheletta, J., Waller, B.M., Panggur, M. R., Neumann, C., Duboscq, J., Agil, M. & Engelhardt, A. 2012. Social bonds affect anti-predator behaviour in a tolerant species of macaque, *Macaca nigra*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279(1744): 4042-4050

Molina, O., Morales, R., López, A., López, G., López, j., López, L., Jurado, N. & Tut, Q. 2001. Habitat use and migratory patterns of the Scarlet macaw in the Sierra Lacandon National Park. En: Macaws without borders. Disponible en: http://www.eco-index.org/search/pdfs/473report_7.pdf

Monge G., Olivier Chassot, Oscar Ramírez, Indalecio Alemán, Alfredo Figueroa & Dayling Brenes. 2012. Temporada de nidificación 2009 de *Ara ambiguus* y *Ara macao* en el Sureste de Nicaragua y Norte de Costa Rica. Disponible en: <http://avesdecostarica.org/biblioteca/16-1-005-monge.pdf>

Mooney, H. A., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S. R., Chopra, K., Dasgupta, P. ... & Shidong, Z. 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis, Millenium Ecosystem Assessment.

Morand-Ferron, J., Cole, E. F. & Quinn, J. L. 2015. Studying the evolutionary ecology of cognition in the wild: a review of practical and conceptual challenges. *Biological Reviews*.

Myers, M. C. & Vaughan, C. 2004. Movement and behavior of scarlet macaws (*Ara macao*) during the post-fledging dependence period: implications for in situ versus ex situ management. *Biological Conservation* 118(3): 411-420.

Munn, C.A. 1988. Macaw biology in Manu National Park, Peru. *Parrotletter* 1: 18-21.

Ndang'ang'a, P. K., Njoroge, J. B. M., Ngamau, K., Kariuki, W., Atkinson, P. W. & Vickery, J. 2013. Avian foraging behaviour in relation to provision of ecosystem services in a highland East African agroecosystem. *Bird Study* 60: 156-168.

NORMA. Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Disponible en: http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf

- Olah, G., Vigo, G., Heinsohn, R. & Brightsmith, D. 2014. Nest site selection and efficacy of artificial nests for breeding success of Scarlet Macaws *Ara macao macao* in lowland Peru. *Journal for Nature Conservation* 22(2): 176-185.
- Oliveira A. K. M., Nunes A. C. & Farias G. C. 2012. Predation of *Curatella americana* seeds by *Aratinga aurea* parrots. *Revista Brasileira de Biociências*, 10(4), 526-529.
- Paranhos, S. J., Araujo, C. B. & Marcondes-Machado, L. O. 2007. Comportamento alimentar do Periquito-de-encontro-amarelo (*Brotogetis chiriri*) no interior do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15(1): 95-101.
- Parr M. & Juniper T. 1998. *Parrots: A Guide to Parrots of the World*. Yale University Press., New Haven.
- Patten, M. A., Gómez de Silva, H. & Smith-Patten, B. D. 2011. An annotated list of the avifauna of Palenque, Chiapas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 515-537
- Pérez-Pérez, E. S. 1998. Evaluación del hábitat disponible para la guacamaya roja (*Ara macao*) en Petén, Guatemala. Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.
- Pires, S. 2012. The illegal parrot trade: a literature review. *Global Crime* 13(3): 176–190.
- Pitter, E. & Christiansen, M. B. 1995. Ecology, status and conservation of the Red-fronted Macaw (*Ara rubrogenys*). *Bird Conservation International* 5:61–78.
- Plair, B. L., Kuchinski, K., Ryan, J., Warren, S., Pilgrim, K., Boodoo, D., Ramsubage S., Ramadhar A., Lal, M., Rampaul, B. & Mohammed, N. 2008. Behavioral monitoring, of Blue-and-yellow Macaws (*Ara ararauna*) reintroduced to the Nariva Swamp, Trinidad. *Ornitologia Neotropical* 19: 113-122.
- Powell, L. L., Powell, T. U., Powell, G. V. N. & Brightsmith, D. J. 2009. Parrots take it with a grain of salt: Available sodium content may drive collpa (clay lick) selection in southeastern Peru. *Biotropica* 41: 279-282.
- Ragusa-Netto, J. 2006. Dry fruits and the abundance of the blue-and-yellow macaw (*Ara ararauna*) at a cerrado remnant in Central Brazil. *Ornitologia Neotropical* 17(4): 491-500.
- Raigoza Figueras, R. 2014. Scarlet macaw *Ara macao cyanooptera* conservation programme in Mexico. *International Zoo Yearbook* 48(1): 48–60.
- Reader, S. M. 2003. Innovation and social learning: individual variation and brain evolution. *Animal Biology* 53: 147-158.

- Reading, R. P., Miller, B. & Shepherdson, D. 2013. The Value of Enrichment to Reintroduction Success. *Zoo Biology* 32(3): 332-341.
- Renton, K. 2001. Lilac-crowned parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *The Condor* 103(1): 62-69.
- Renton, K. 2002. Seasonal variation in occurrence of macaws along a rainforest river. *Journal of Field Ornithology*, 73(1), 15-19.
- Renton, K. 2006. Diet of Adult and Nestling Scarlet Macaws in Southwest Belize, Central America. *Biotropica* 38(2): 280–283.
- Renton, K. & Brightsmith, D. J. 2009. Cavity use and reproductive success of nesting macaws in lowland forest of southeast Peru. *Journal of Field Ornithology* 80(1): 1-8.
- Renton, K., Salinas-Melgoza, A., de Labra-Hernández, M. Á. & de la Parra-Martínez, S. M. 2015. Resource requirements of parrots: nest site selectivity and dietary plasticity of Psittaciformes. *Journal of Ornithology*: 1-18.
- Ridgely, R. S. 1981. The current distribution and status of mainland Neotropical parrots. Pp.233-384 en Pasquier, R. F. (ed.). *Conservation of New World parrots*. Smithsonian Institution Press for the International Council for Bird Preservation. Washington D. C.
- Ríos-Muñoz, C. A. & Navarro-Sigüenza, A. G. 2009. Efectos del cambio de uso de suelo en la disponibilidad hipotética de hábitat para los psitácidos de México. *Ornitología Neotropical* 20: 491-509.
- Rodas, R. M. 2002. Movimientos migratorios de la guacamaya roja *Ara macao cyanoptera* en los parques nacionales Sierra del Lacandón y Laguna del Tigre, Petén, Guatemala. *Guatemala: Defensores de la Naturaleza*.
- Rosenzweig, C., Casassa, G., Karoly, D.J., Imeson, A., Liu, C., Menzel, A., Rawlins, S., Root, T.L., Seguin, B. & Tryjanowski, P. 2007. Assessment of observed changes and responses in natural and managed systems. In *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds. Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J. and Hanson, C.E.). pp.79–131. Cambridge University Press, Cambridge
- Sanz, V. & Grajal, A. 1998. Successful Reintroduction of Captive-Raised Yellow-Shouldered Amazon Parrots on Margarita Island, Venezuela. *Conservation Biology* 12(2): 430-441.

Sazima, I. 2008. The parakeet *Brotogeris tirica* feeds on and disperses the fruits of the palm *Syagrus romanzoffiana* in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8(1): 231-234.

Schmidt, K.I. & Amato, G. 2008. La genética molecular como una herramienta para la conservación de las guacamayas rojas (*Ara macao*) en la Selva Maya. En: La guacamaya roja en Guatemala y El Salvador: estado actual en 2008 y posibilidades en el futuro. Reporte no publicado del Taller para la Recuperación de la Especie, 9-15 de Marzo del 2008: 137–141. Petén, Guatemala. Ciudad de Guatemala y Flores. WCS.

Sekercioglu, C. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in ecology & evolution* 21(8): 464-471.

Seddon, P. J., 1999. Persistence without intervention: assessing success in wildlife re-introductions. *Trends in Ecology and Evolution* 14(12): 503.

Seddon, P. J., Griffiths, C. J., Soorae, P. S. & Armstrong, D. P. 2014. Reversing defaunation: Restoring species in a changing world. *Science* 345: 406–412.

Seibert, L. M. 2006. Social Behavior of Psittacine Birds. En Luescher, A. U. (ed.). *Manual of Parrot Behavior*. Blackwell Publishing Professional. Ames, Iowa.

SEMARNAT, 2009. Programa de Acción para la Conservación de la Especie (PACE) guacamaya roja *Ara macao cyanoptera*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). México. Disponible en http://www.conanp.gob.mx/pdf_especies/Pace_Guacamaya_Roja.pdf

Shier, D. M. & Owings, D. H. 2006. Effects of predator training on behavior and post-release survival of captive prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *Biological Conservation* 132:126-135.

Silk, M. J., Croft, D. P., Tregenza, T. & Bearhop, S. 2014. The importance of fission-fusion social group dynamics in birds. *Ibis* 156(4): 701-715.

Snyder, N., McGowan, P., Gilardi, J. & Grajal, A. (eds.). 2000. *Parrots. Status Survey and Conservation Action Plan 2000–2004*. International Union for the Conservation of Nature. Gland, Switzerland & Cambridge, UK.

Sosa-Asanza, A. C. 2000. Food choice, seasonal, movements, and population trends of parrots in the Ecuadorian Amazon. Dissertation. University of Georgia. Athens.

Soorae, P. S. (ed.). 2013. Global Re-introduction Perspectives: 2013. Further case studies from around the globe. Gland, Switzerland: IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group and Abu Dhabi, UAE: Environment Agency-Abu Dhabi. xiv + 282 pp.

- Soustelle, J. 1961. *Daily life of the Aztecs*. Stanford University Press. Stanford.
- Species Survival Commission (SSC) 2014. 2013 Annual Report of the Species Survival Commission ISSN 1016-927
- Sutherland, W. J., Armstrong, D., Butchart, S. H., Earnhardt, J. M., Ewen, J., Jamieson, I., Jones, C. G., Lee, R., Newbery P., Nichols, J. D., Parker K. A., Sarrazin F., Seddon, P. J., Shah, N. & Tatayah, V. 2010. Standards for documenting and monitoring bird reintroduction projects. *Conservation Letters* 3(4): 229-235.
- Sueur, C., King, A. J., Conradt, L., Kerth, G., Lusseau, D., Mettke-Hofmann, Schaffner, C. M., Williams, L., Zinner, D. & Aureli, F. 2011. Collective decision-making and fission–fusion dynamics: a conceptual framework. *Oikos* 120(11), 1608-1617.
- Tella, J. L. & Hiraldo, F. 2014. Illegal and legal parrot trade shows a long-term, cross-cultural preference for the most attractive species increasing their risk of extinction. *PlosOne* 9(9): e107546.
- Tittensor, D. P., Walpole, M., Hill, S. L., Boyce, D. G., Britten, G. L., Burgess, N. D., ... & Visconti, P. 2014. A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science* 346(6206): 241-244.
- Turner, W. R., Brandon, K., Brooks, T. M., Costanza, R., Da Fonseca, G. A. & Portela, R. 2007. Global conservation of biodiversity and ecosystem services. *BioScience* 57(10): 868-873.
- UNEP, CBD, 2010. Plan Estratégico para la Diversidad Biológica 2011-2020 y las Metas de Aichi . Disponible en <https://www.cbd.int/doc/strategic-plan/2011-2020/Aichi-Targets-ES.pdf>
- Varela, I. y Janik, D. 2008. Reintroducción de la Lapa Roja (*Ara macao*) en Playa San Josecito, Golfito. *Stapfia* 88, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen, Neue Serie 80: 725-731.
- Vaughan, C., Nemeth, N. & Marineros, L. 2003. Ecology and management of natural and artificial scarlet macaw (*Ara macao*) nest cavities in Costa Rica. *Ornitología Neotropical* 14: 381-396.
- Vaughan, C., Nemeth, N. M, Cary, J. & Stanley, T. 2005. Response of a Scarlet Macaw *Ara macao* population to conservation practices in Costa Rica. *Bird Conservation International* 15: 119–130.
- Vaughan, C., Nemeth, N. & Marineros, L. 2006. Scarlet Macaw, *Ara macao*, (Psittaciformes: Psittacidae) diet in Central Pacific Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54(3): 919-926.

Vié, J.-C., Hilton-Taylor, C. & Stuart, S.N. (eds.) 2009. *Wildlife in a Changing World. An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species. International Union for Conservation of Nature, Gland.*

Vigo, G., Williams, M. & Brightsmith, D. J. 2011. Growth of Scarlet Macaw (*Ara macao*) chicks in southeastern Peru. *Neotropical Ornithology* 22: 143-153.

Whelan, C. J., Şekercioğlu, Ç. H. & Wenny, D. G. 2015. Why birds matter: from economic ornithology to ecosystem services. *Journal of Ornithology*: 1-12.

White Jr, T. H., Collazo, J. A. & Vilella, F. J., 2005. Survival of captive-reared Puerto Rican Parrots released in the Caribbean National Forest. *The Condor* 107(2): 424–432.

White Jr, T. H., Collar, N. J., Moorhouse, R. J., Sanz, V., Brightsmith, D. J. & Stolen, E. D. 2012. Psittacine reintroductions: Common denominators of success. *Biological Conservation* 148: 106-115.

World Database on Protected Areas 2014-2015. Disponible en www.protectedplanet.net. Consultado el 17 de agosto de 2015.

Zhigang, J. & Harris, R. B. 2008. *Elaphurus davidianus*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. Disponible en www.iucnredlist.org. Consultado el 1 de julio de 2015.



APÉNDICE 1

Historia natural de la Guacamaya roja y rol ecológico de las guacamayas

Hábitat: En el Amazonas y en Guyanas el hábitat de la Guacamaya roja es la selva húmeda tropical, bosques de galería y potreros con parches remanentes de bosque. En Centroamérica se encuentra, además de la selva húmeda, en bosques caducifolios, bosques de galería, pastizales abiertos y en los márgenes de bosques altos de pinos (Forshaw 2006). Las zonas riparias tienen recursos alimenticios y hábitats clave para la anidación de esta especie (Renton 2002, 2006). La Guacamaya roja es tolerante en cierta medida a la perturbación de su hábitat, pues se ha encontrado en bajas densidades en bosques en recuperación y en zonas abiertas con parches de bosque (Forshaw 2006, Cowen 2009).

Dieta: Los estudios sobre la dieta de la Guacamaya roja reportan que esta especie, similar a las otras especies de guacamayas, se alimenta principalmente de semillas y en menor medida de frutas, hojas, flores, corteza, líquen y larvas de insectos (Vaughan *et al.* 2006, Renton 2006, Matuzak *et al.* 2008). Boyd y McNab 2008 compilaron información publicada sobre la diversidad de recursos utilizados por la Guacamaya roja en Guatemala, Belice y Costa Rica y encontraron que esta especie utiliza hasta 95 especies de árboles y palmas, de 29 familias, siendo las familias dominantes Anacardiaceae, Apocynaceae, Bombacaceae, Fabaceae, Moraceae, Palmae y Sapotaceae (literatura compilada por Boyd y McNab 2008: Pérez-Pérez 1998, Renton 2006, Vaughan *et al.* 2006, Matuzak *et al.* 2008). Otro componente importante en el comportamiento de forrajeo de las guacamayas es la geofagia, es decir, el consumo de suelo o arcilla con alto contenido de sodio (Powell *et al.* 2009). Se ha sugerido que la capacidad del suelo alto en sodio de absorber las toxinas generadas por una dieta rica en semillas es la causa de la geofagia en psitácidos (Gilardi *et al.* 1999). Sin embargo, otros estudios sugieren que los psitácidos consumen suelo para obtener el sodio como suplemento en su dieta (e.g. Powell *et al.* 2009, Brightsmith *et al.* 2010, Dudley *et al.* 2012). En un reciente estudio de la comunidad de psitácidos del Amazonas, no se encontró evidencia de que las especies que consumen principalmente semillas y frutos inmaduros (partes de la planta con alto contenido de toxinas) consuman más suelo que las especies que se alimentan de otras partes de la planta y por otro lado, que

las especies de psitácidos que consumen más flores y frutas tienen el mayor índice de uso de paredes de arcilla “*claylicks*” (Lee *et al.* 2014). La geofagia posiblemente representa una ventaja competitiva sobre otros frugívoros que no pueden comer frutos inmaduros (Munn 1988).

Desplazamientos: Las abundancias locales de las guacamayas parecen ser estacionales, pero los patrones cambian según la localidad e incluso los hábitats (e.g. Sosa-Asanza 2000, Renton 2002, Karubian *et al.* 2005, Berg *et al.* 2007, Lee y Marsden 2012, McReynolds 2012). Por ejemplo, en la selva amazónica de Perú, las abundancias de tres especies de guacamayas (*A. ararauna*, *A. chloroptera* y *A. macao*) disminuyen en la época seca (Renton 2002) y por el contrario, en la amazonia ecuatoriana se ha reportado que la abundancia de psitácidos disminuye en la estación húmeda (Sosa-Asanza 2000, Karubian *et al.* 2005). En otros casos, en la amazonia peruana, la abundancia de psitácidos es menor durante la estación húmeda pero solo en bosque inundable pues en bosque de *terra firme* su abundancia no cambia estacionalmente (Lee y Marsden 2012). No obstante los autores de este último ejemplo no descartan la posibilidad de que no hayan detectado diferencias en la abundancia entre estaciones debido a sus limitantes para detectar movimientos a gran escala (Lee y Marsden 2012).

El cambio en las abundancias locales de psitácidos indica que éstos se desplazan a otras áreas. Se ha sugerido que los movimientos estacionales de estas aves se deben a las fluctuaciones de la abundancia de sus recursos alimenticios (Renton 2001; Bjork 2004; Ragusa-Netto 2006, Berg *et al.* 2007, Bonilla *et al.* 2010, McReynolds 2012). Los desplazamientos a gran escala se han observado y documentado también en guacamayas, incluida la Guacamaya roja *Ara macao*. En Ecuador, Karubian *et al.* 2005 sugieren que las guacamayas *Ara severa*, *A. macao* y *A. chloroptera* hacen movimientos estacionales a gran escala a través de distintos hábitats (Karubian *et al.* 2005).

En Costa Rica, se reporta que los juveniles de la Guacamaya roja empiezan a desplazarse a diario largas distancias (hasta 15 km) después de 50 días de haber dejado el nido (Myers y Vaughan 2004). En la Reserva de la Biósfera Montes Azules las guacamayas de esta especie hacen desplazamientos de 15.92 ± 2.39 km en promedio, mientras que en la zona de Marqués de Comillas de 11.80 ± 1.68 km (Carreón-Arroyo 2006). En la selva de

Guatemala, se ha documentado que la Guacamaya roja se desplaza hasta 25 km a zonas donde permanece por más de un mes en parches pequeños de bosque, posiblemente para alimentarse (Boyd y McNab 2008). Otros estudios de radiotelemetría, en la región de Petén en Guatemala, documentan que esta especie se desplaza estacionalmente alrededor de 100 km (Rodas 2002) y en el Parque Nacional Sierra del Lacandón, Molina *et al.* (2001) registraron movimientos de una Guacamaya roja también de 100 km en la frontera entre Guatemala y México.

En el Amazonas peruano, Adamek (2011) estimó durante un periodo de tres años, el tamaño de rango de hogar para tres especies de guacamayas durante las temporadas de reproducción y de no reproducción. Este autor reporta que el ámbito de hogar promedio para *Ara macao* en la estación reproductiva es de 2,508 ha \pm 993 SE pero durante la temporada de no reproducción amplía su ámbito hogareño hasta 49,815 ha \pm 28,487 SE (Adamek 2011).

Se ha documentado que las poblaciones de Guacamaya roja reintroducidas establecen ámbitos hogareños de 8 a 72 km² (Forbes 2006; Boyd y McNab 2008). En el Refugio Nacional de Vida Silvestre Curú, Costa Rica, las guacamayas han alcanzado un ámbito hogareño de 33 km² y en Tiskita Jungle Lodge de 95 km²; en esta última localidad, se ha estimado que los individuos que han estado libres por más de dos años tienen ámbitos promedio de 41.1 \pm 23.3 km² (Forbes 2006). La población silvestre de Guacamaya roja en el Parque Nacional Carara, Costa Rica, utiliza un área de 55 km² (Vaughan *et al.* 2005).

Reproducción: Se ha reportado que la época reproductiva de la Guacamaya roja ocurre generalmente entre octubre y junio, pero depende de la localidad (Iñigo-Elías 1996). Por ejemplo, en Guatemala ocurre entre enero y agosto, en Belice entre marzo y julio (Britt *et al.* 2014) y en Costa Rica la puesta de huevos ocurre entre diciembre y febrero (Vaughan *et al.* 2003).

La Guacamaya roja alcanza su edad reproductiva entre los 4-7 años de edad (Brightsmith *et al.* 2005) y tiene una nidada por año (Collar 1997). Las segundas puestas no son comunes en psitácidos (Masello y Quillfeldt 2002, Berkunsky y Rebores 2009) pero en guacamayas, la Guacamaya roja es la única especie en la que este comportamiento se ha

reportado (Bergunsky *et al.* 2014). Brightsmith (2005) encontró que cuando la primera puesta fracasó, 35% de las parejas volvieron a poner huevos en el mismo nido, aunque estos huevos no eclosionaron. Esta especie pone asincrónicamente entre uno y cuatro huevos en cavidades de árboles a una altura promedio (\pm DE) reportada en Costa Rica de 24 ± 7 m sobre el suelo (Guittar *et al.* 2009) y de 21.26 ± 7 m, rango 8-40 m (Vaughan *et al.* 2003); en la cuenca del río Usumacinta (México y Guatemala) de 18.96 m, rango 8.5-51.6 m (Iñigo-Elías 1996) y en la selva Lacandona de 15.4 ± 5.4 m, rango 7-25 m (Carreón-Arroyo 2006). El periodo de incubación es de 22-34 días y los polluelos salen del nido a los 65-100 días de edad (Iñigo-Elías 1996, Vaughan *et al.* 2003, Vigo *et al.* 2011).

En la cuenca del río Usumacinta, eclosionaron los huevos en el 87% de los nidos (Iñigo-Elías 1996). En un estudio reciente en el sureste peruano, que analizó datos de 12 temporadas reproductivas (entre 1999 y 2011), se reporta que en 61% de los nidos eclosionó al menos un huevo y que del total de huevos puestos solo el 50% eclosionó. El tamaño de nidada fue en promedio de 2.70 ± 0.08 huevos, eclosionaron en promedio 2.15 ± 0.09 huevos por nido y el número promedio de volantones por nido exitoso fue de 1.44 ± 0.06 (Olah *et al.* 2014). En la selva Lacandona el tamaño de nidada fue de 2.6 huevos por nido, del total de huevos registrados eclosionó el 62.5% y sólo el 37.5% de los volantones salieron del nido (Carreón-Arroyo 2006). En otro estudio reciente en Belice y Guatemala, el tamaño de nidada fue de 2.83 ± 0.02 huevos, el éxito de eclosión fue de 0.61 con un promedio de 1.78 ± 0.02 polluelos por nido y el número promedio de volantones por nido exitoso (44% de nidos monitoreados fueron exitosos) fue de 1.58 ± 0.03 (Britt *et al.* 2014).

En general, la alta mortalidad de pollos y huevos en nidos de guacamayas se debe a diversas causas como mortalidad de polluelos por inanición, depredación de huevos o polluelos y competencia por las cavidades para anidar (Renton y Brightsmith 2009). Entre los depredadores de polluelos hay que resaltar el papel de los saqueadores humanos de nidos. Ante esta situación la Sociedad para la Conservación de la Vida Silvestre de Guatemala ha puesto guardias en la Reserva de la Biosfera Maya para reducir la amenaza del saqueo de nidos. No obstante, en Belice esta actividad sigue siendo una gran amenaza (Arévalo 2011). Por ejemplo, en el Bosque Chiquibul, el 45% de los nidos monitoreados

fueron saqueados, siendo esta la primera causante del fracaso de nidos en esta localidad (Britt *et al.* 2014).

La baja supervivencia de polluelos (Collar 1997), y por lo tanto la baja tasa de reclutamiento, no favorece la recuperación de poblaciones que estén disminuidas (Bennett y Owens 1997). El saqueo de nidos causa que las poblaciones de Guacamaya roja sean inestables, con una mayor proporción de individuos viejos que jóvenes (Vaughan *et al.* 2003, Boyd y McNab 2008, Arévalo 2011, Britt *et al.* 2014), amenazando la persistencia de las poblaciones a largo plazo.

En el bosque primario, bosque secundario y pastizales del pacífico central de Costa Rica *Ara macao* anidó en 11 especies de árboles, pero el 59% de los nidos se encontraron en solo dos especies (*Schizolobium parahyba* y *Ceiba pentandra* (Vaughan *et al.* 2003)). En la selva húmeda tropical del sureste peruano se ha reportado que anidan en *Dipteryx micrantha*, *Calycophyllum* sp., *Hymenaea oblingifolia*, *Iriartea deltoidea* y *Erythrina* sp. (Renton y Brightsmith 2009). En Guatemala anida en *Acacia glomerosa* y en Belice en *Schizolobium parahyba* (Britt *et al.* 2014). En el Corredor Biológico Binacional El Castillo-San Juan-La Selva en Nicaragua y Costa Rica, durante la temporada reproductiva del 2009, la Guacamaya roja anidó en árboles de *Dipteryx panamensis*, *V. ferruginia* y *P. copaifera* (Monge *et al.* 2012).

Esta especie puede utilizar exitosamente nidos artificiales hechos de madera o de PVC (Vaughan *et al.* 2003, Brightsmith *et al.* 2005, Olah *et al.* 2014). En la región del Pacífico Central de Costa Rica, entre los años 1996 y 2000 las parejas de Guacamaya roja usaron el 16% de los nidos artificiales dispuestos para su uso (dos hechos de poliacrilamida (PA), tres de policloruro de vinilo (PVC) y uno de madera), de los cuales salieron 11 nidadas. Posteriormente, durante el año 2000 las parejas visitaron el 80% de los nidos artificiales, pero solo 5% de estos tuvo polluelos exitosos ese año (Vaughan *et al.* 2003). En las selvas del sur de Perú, el 69% de los nidos monitoreados por D. Brightsmith fueron encontrados en nidos artificiales hechos de madera o de PVC (Brightsmith *et al.* 2005). Finalmente, también en el sur de Perú, tras el monitoreo del comportamiento reproductivo durante 12 estaciones reproductivas en el proyecto *Tambopata Macaw Project*, Olah *et al.* (2014) reportan que 63% de los nidos ocupados fueron nidos artificiales (15% de madera y 48% de

PVC) y que el éxito de eclosión y el éxito de volantones no fueron estadísticamente distintos entre las cavidades naturales y los nidos artificiales. Estos resultados demuestran el alto valor de los nidos artificiales en la conservación de la Guacamaya roja (Olah *et al.* 2014).

Comportamiento social: La mayoría de las especies de psitácidos tiene una organización social muy compleja (Seibert 2006). Se ha propuesto que los grupos sociales en animales ocurren cuando los beneficios son mayores que los costos por competencia y pudo haber evolucionado como una estrategia eficiente para detectar y evitar depredadores, o mejorar el éxito de forrajeo (Krause y Ruxton 2002). Al forrajear en grupo cada individuo aumenta la probabilidad de localizar el alimento más fácilmente y en cantidades adecuadas, factores que son muy importantes en psitácidos debido a la fluctuación temporal y espacial de sus recursos alimenticios (Seibert 2006).

La dinámica social de fisión-fusión ocurre como resultado de las reglas de interacción social, por ejemplo atracción o repulsión, las cuales comandan el comportamiento de los individuos que viven en grupo (Comazine *et al.* 2001). En los eventos de fisión los individuos se separan entre sí cuando el grupo no alcanza un consenso, es decir, cuando los miembros del grupo no escogen al unísono entre una o más acciones mutuamente exclusivas (*sensu* Conradt y Roper 2005), y en los eventos de fusión los individuos o subgrupos se vuelven a juntar en un solo grupo siguiendo también las reglas de interacción social (Silk *et al.* 2014). Esta dinámica ocurre en sistemas variables espacial y temporalmente, por ejemplo cuando la disponibilidad de recursos es estacional (Silk *et al.* 2014). La dinámica de fisión-fusión probablemente tiene implicaciones en la evolución del comportamiento social (Kerth 2008, Harrison *et al.* 2011, Micheletta *et al.* 2012) así como en la transferencia de información (Sueur *et al.* 2011, Aplin *et al.* 2012).

Las guacamayas del género *Ara* son altamente sociales, se agrupan en bandadas de 40-50 individuos (Forshaw 2006), hasta 90 individuos (Pitter y Christiansen 1995). En Belice se han contado hasta 93 individuos de Guacamaya roja volando agrupados en varios grupos pequeños (McReynolds 2012).

El aprendizaje social es importante para el desarrollo del comportamiento de forrajeo de los

volantones de la Guacamaya roja. Myers y Vaughan (2004) monitorearon en la región del Pacífico central de Costa Rica, entre 1995 y 1997, los movimientos de las guacamayas jóvenes de esta especie. Hicieron observaciones del comportamiento social y de forrajeo y encontraron que las guacamayas jóvenes aprenden de las más viejas a manipular y consumir los ítems alimenticios y afirman que los individuos inexpertos localizan los sitios de alimentación siguiendo a los individuos con más experiencia (Myers y Vaughan 2004).

Rol ecológico de las guacamayas en el proceso de regeneración y heterogeneidad florística de las selvas

Algunos autores han considerado a los psitácidos como eventuales dispersores de semillas pues éstos dejan caer al suelo pedazos del fruto o los frutos enteros y en ocasiones los llevan a localidades distantes (Barros y Marcondes-Machado 2000, Paranhos *et al.* 2007, Sazima 2008). Se puede sugerir que las especies de psitácidos que ingieren frutos pequeños completos dispersan sus semillas como en el caso de *Muntingia calabura*, *Ficus* sp. y *Cecropia* sp. (Fleiming *et al.* 1985, Collar 1997, Sazima 2008). El Loro cabeciazul (*Pionus menstruus*) probablemente es el dispersor primario de *Albizia*, tirando los frutos al suelo con algunas semillas que quedan disponibles para los dispersores secundarios (Collar 1997). De forma similar, el Periquito de catanga (*Aratinga cactorum*) puede actuar como dispersor de semillas de *Spondias tuberosa* (Barros y Marcondes-Machado 2000).

Algunos estudios experimentales han demostrado el rol de los psitácidos como dispersores de semillas (e.g. Fleiming *et al.* 1985, Bohning-Gaese *et al.* 1995). Fleming *et al.* 1985 reportan que 69.5% de las semillas de *Muntingia calabura* ingeridas por dos periquitos de la especie *Brotogeris jugularis* germinaron tras pasar por el tracto digestivo de las aves. No obstante, este experimento se hizo con aves en cautiverio y sus resultados deberían considerarse con precaución. Otro estudio, concluyó que el Loro negro (*Caracopsis nigra*) es un dispersor efectivo del árbol *Commiphora guillauminii* (Burseraceae), en Madagascar (Bohning-Gaese *et al.* 1995). Sin embargo, el rol de los psitácidos como dispersores de semillas sigue siendo muy poco conocido y necesita más investigación (Collar 1997, Parr y Juniper, 1998, Renton *et al.* 2015).

APÉNDICE 2

Catálogo fotográfico de las muestras botánicas colectadas. Se muestran las fotos de las 31 especies de plantas que fueron fuente de alimento de las guacamayas durante el tiempo de estudio. Todas las fotos son tomadas por Ángela María Amaya-Villarreal, excepto las que indiquen lo contrario entre paréntesis al pie de la foto.

Anacardiaceae



Spondias sp.



Spondias mombin (Encyclopedia of Life. Disponible en <http://www.eol.org>.)



Spondias radlkoferi (Foto: R. Pérez, <http://ctfs.arnarb.harvard.edu/webatlas/findinfo.php?leng=spanish&specid=7858>)

Bixaceae



Cochlospermum vitifolium

Bombacaceae



Pachira aquatica



Boraginaceae



Cordia stenoclada



Cordia collococca (Encyclopedia of Life.
Disponible en <http://www.eol.org>.)

Combretaceae



Terminalia catappa

Fabaceae



Albizia tomentosa



Andira galeottiana



Andira inermis



Enterolobium cyclocarpum



Leucaena sp.



Lonchocarpus guatemalensis

Lamiaceae



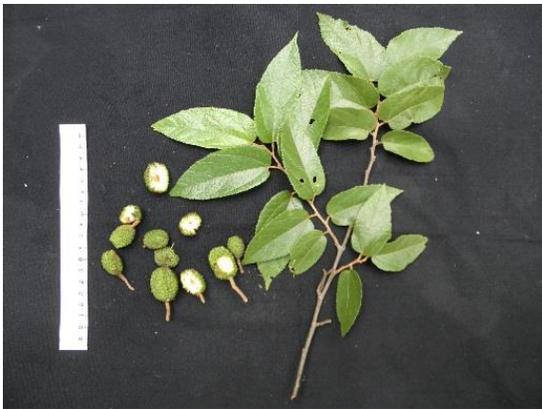
Tectona grandis

Malpigiaceae



Byrsonima crassifolia

Malvaceae



Guazuma ulmifolia



Luhea speciosa



Trichospermum galeotti

Melastomataceae



Miconia argentea

Meliaceae



Cedrela odorata

Moraceae



Ficus benjamina

Muntingiaceae



Muntingia calabura

Myrtaceae



Eucalyptus robustus



Psidium guajava

Picramniaceae



Picramnia antidesma

Rubiaceae



Blepharidium guatemalense

Rutaceae



Zanthoxylum panamense



Sapindaceae



Cupania glabra

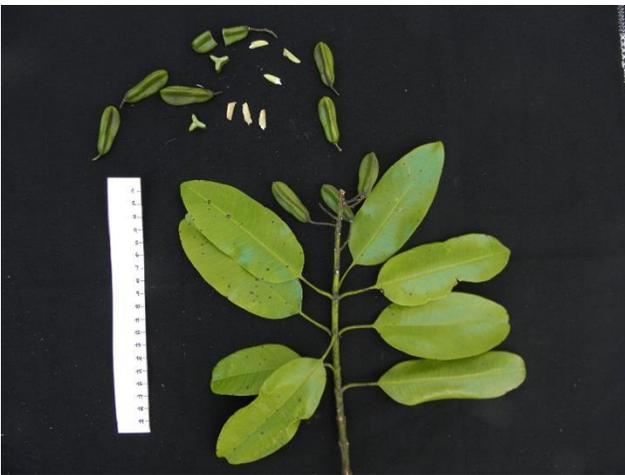


Urticaceae



Cecropia peltata

Vochysiaceae



Vochysia guatemalensis