

Comportamiento social, dinámica grupal y vocalizaciones del Periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) durante el forrajeo

Social behavior, group dynamics and vocalizations of the Santa Marta Parakeet (*Pyrrhura viridicata*) during foraging

Esteban Botero-Delgadillo^{1,2}, Juan Carlos Verhelst¹ & Carlos Andrés Páez^{1,2}

¹Fundación ProAves, Bogotá DC, Colombia.

²Dirección Actual: SELVA: *Investigación para la Conservación en el Neotrópico*, Bogotá DC, Colombia.

✉ eboterod@gmail.com, jverhelst@proaves.org, apaezo@gmail.com.

Resumen

El Periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) es una especie poco estudiada y varios aspectos de su biología permanecen desconocidos. En este trabajo, efectuado entre julio y diciembre de 2006 en la cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta, describimos su comportamiento social y sus vocalizaciones durante el forrajeo. Durante la mañana, registramos la mayor actividad entre las 06:00 y las 08:00 horas. Los grupos de ca. 10 individuos fueron los más frecuentes (rango 3-68 individuos). La formación de grupos más grandes se asoció con una presencia concentrada del alimento y con el inicio de la temporada reproductiva. Caracterizamos cuatro tipos de vocalizaciones asociadas con diferentes etapas de los eventos registrados. Los grupos mantuvieron una alta cohesión que dependía de su tamaño y se relacionaba con la distribución de los individuos en la vegetación. Además, observamos la presencia recurrente de los periquitos en un mismo árbol durante semanas, algo común para otros loros y relacionado con su ciclo de forrajeo y la disponibilidad de recursos alimenticios. Estos datos pueden aportar al diseño de planes de conservación para la especie, ya que permitirían identificar etapas, zonas y recursos críticos durante su ciclo biológico.

Palabras clave: Comportamiento social, dinámica grupal, forrajeo, *Pyrrhura viridicata*, Sierra Nevada de Santa Marta, vocalizaciones.

Abstract

The Santa Marta Parakeet (*Pyrrhura viridicata*) is a poorly studied species and several aspects of its biology remain unknown. This study, carried out between July and December 2006 in the Cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta, describes its social behavior and vocalizations during foraging. During the first half of the morning, we recorded the greatest activity between 06:00 and 08:00 hours and group size ranged from three to 20 individuals, with a most frequent size of ca. 10 birds. Larger groups were associated with a concentrated source of food and with the start of the breeding season. We characterized four vocalizations associated with different stages of the events observed. Groups maintained high cohesion during foraging, which depended on group size and was related to the spatial distribution of individuals in the vegetation. Additionally, we noted the recurrent presence of parakeets in the same trees for weeks, which is common for other parrots, and was related to their foraging cycle and food availability. These data may allow identification of critical areas, resources and stages during the life cycle of the parakeet, which could be essential for conservation planning.

Key words: Group dynamics, foraging, *Pyrrhura viridicata*, social behavior, vocalizations.

Introducción

El Periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) es una especie endémica de la Sierra Nevada de

Santa Marta, Colombia, que se encuentra en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) en la categoría En Peligro (EN) por la pérdida de una extensa por-

ción de su hábitat original (UICN 2010). Debido a su distribución restringida y a la destrucción y fragmentación de la vegetación boscosa en buena parte de su distribución geográfica, se han sugerido diversas medidas para su conservación (Rodríguez & Renjifo 2002). No obstante, la implementación exitosa de estas medidas dependerá de la disponibilidad de información acerca de su biología, ecología y de su relación con el hábitat (Garshelis 2000). Aunque existen algunas referencias con información básica acerca de *P. viridicata* (Hilty & Brown 1986, Forshaw 1989, Collar 1997, Rodríguez-Mahecha & Hernández-Camacho 2002), la situación de esta especie es similar a la de algunos de sus congéneres: existe un conocimiento muy general basado en la aglomeración de registros aislados, y sólo recientemente se han desarrollado unos pocos estudios puntuales acerca de su biología reproductiva y ecología (Botero-Delgadillo *et al.* 2010, Botero-Delgadillo & Verhelst 2011a, 2011b).

Con el fin de complementar la información de los estudios centrados en el estado poblacional y la ecología del Periquito de Santa Marta (Oliveros-Salas 2005, Botero-Delgadillo 2008, Botero-Delgadillo *et al.* 2010), y de profundizar en otros aspectos de su historia natural, el presente estudio pretende describir en detalle el comportamiento social de la especie durante el forrajeo. Buscamos relacionar las variaciones en el tamaño de las bandadas y su distribución espacial con las características de la vegetación utilizada y con la abundancia de recursos, y describimos su repertorio vocal durante la alimentación. Finalmente, comparamos nuestros hallazgos preliminares acerca de la historia natural del Periquito de Santa Marta con otros estudios sobre miembros del género *Pyrrhura*.

Materiales & Métodos

ÁREA DE ESTUDIO.- Este estudio se llevó a cabo entre los 2000 y 2600 m de elevación en la Reserva Na-

tural de las Aves El Dorado de la Fundación ProAves (11°06' N, 74°03' O) y sus áreas de amortiguación en el sector de cerro Kennedy, localidad típica de *P. viridicata*. La reserva está ubicada en la cuchilla de San Lorenzo, en el flanco noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. La vegetación dominante corresponde a bosque húmedo premontano y bosque húmedo montano bajo. Esta localidad ha sido reconocida como un área de importancia para la conservación de las aves (AICA San Lorenzo-Río Toribío) y está ubicada en un área de endemismo (EBA 036; Franco & Bravo 2005). Recientemente, la zona ha sido declarada como un lugar de la alianza para extinción cero (AZE; Ricketts *et al.* 2005).

VARIABLES COMPORTAMENTALES Y HÁBITAT.- Entre julio y diciembre de 2006, durante 12 días al mes, realizamos observaciones de grupos de *P. viridicata* durante el forrajeo mediante búsquedas diarias en transectos de 4 km, entre las 08:00 y 13:00 horas. Además, consideramos observaciones hechas durante conteos en puntos ventajosos entre las 05:30 y 08:00 horas; no realizamos muestreos en las tardes debido a las lluvias. Empleamos barridos (Altmann 1973) para contar el número de individuos en las bandadas y estimamos la distancia entre éstos con el fin de definir el patrón de agrupación. También describimos la distribución vertical de los grupos en la vegetación de acuerdo a cinco estratos: 1 = arbustivo, 2 = arbóreo-arbustivo, 3 = dosel bajo, 4 = dosel medio, 5 = dosel alto. Finalmente, hicimos anotaciones sobre la distribución espacial de los individuos en relación con los demás miembros de las bandadas mientras se alimentaban para caracterizar los patrones de agrupación. Con base en estos datos, establecimos diferentes categorías de agrupación para caracterizar el comportamiento grupal (véanse Resultados).

Registramos la emisión de vocalizaciones y la presencia de centinelas mientras los periquitos se encontraban forrajeando. Las vocalizaciones fueron

descritas de forma general empleando espectrogramas y estimando el ámbito de frecuencias mediante el software Raven 1.2 (Charif *et al.* 2004), y su categorización fue basada en las descripciones de Toyne *et al.* (1992) para *Pyrrhura frontalis*. Consideramos como centinelas a aquellos individuos que no tomaban parte de la actividad de forrajeo y permanecían en perchas expuestas alerta ante la presencia de potenciales depredadores (véase Harrocks & Hunte 1986).

Para caracterizar el hábitat de forrajeo identificamos los diez árboles más cercanos al centro de los puntos donde fueron avistadas las aves y medimos los diámetros de sus troncos. Para cada planta reportada como parte de la dieta del periquito, caracterizamos semanalmente la producción de flores y frutos mediante una escala fenológica con cinco categorías equivalentes al porcentaje de manifestación del evento (1-19% =1; 20-39% =2; 40-59% =3; 60-79% =4; 80-100% =5). En esta escala, una copa sin flores o frutos correspondía a ausencia total del evento de floración o fructificación (0%), mientras que la presencia de botones florales, flores o frutos en toda la copa correspondía a un 100%.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO.- Empleamos pruebas de chi-cuadrado para evaluar si la distribución de los registros era homogénea entre las categorías definidas para la distribución vertical de los individuos o los tipos de agrupación (Zar 1999). Para evaluar las relaciones entre variables de hábitat (estratos de la vegetación), fenología (escala de valores de floración y fructificación) y comportamiento (agrupación y distribución de individuos), empleamos la correlación de rangos de Spearman debido a que la mayoría de variables no se distribuían normalmente. También empleamos correlaciones de Spearman para explorar posibles relaciones entre el tamaño de los grupos de forrajeo con la duración de los eventos de alimentación y los porcentajes de floración o fructificación de las plantas

en cada evento registrado. La variación de los tamaños de los grupos a lo largo del período de estudio fue analizada con un análisis de varianza (ANDEVA; Zar 1999).

Resultados

PATRONES GENERALES.- Con base en un total de 44 registros, observamos que la actividad de forrajeo durante la primera mitad del día se desarrolló entre las 05:30 y las 12:00 horas; la moda correspondió a las 07:00 (34.1% de los datos), seguida de las 06:00 (20.5%), las 08:00 (15.9%) y las 09:00 horas (13.6%; Fig. 1A). De acuerdo con esto, la especie fue mucho más activa forrajeando temprano en la mañana, con un pico pronunciado que luego decreció hacia el mediodía; las diferencias entre horas resultaron significativas ($X^2 = 39.212$, $p < 0.001$).

El tamaño promedio de los grupos de forrajeo fue de 10.32 individuos (\pm DE=9.89 individuos) y la moda correspondió a 10 individuos (18.2%). Realizamos observaciones de aves solitarias forrajeando y de grupos de hasta 68 aves, pero la mayoría de los registros correspondieron a bandadas con menos de 20 individuos. Encontramos grupos grandes compuestos por más de 40 aves sólo entre octubre y diciembre, justo antes de la temporada reproductiva. Dichos grupos estaban conformados por pequeñas bandadas o subgrupos de 4-15 aves, que si bien se desplazaban conjuntamente mientras buscaban fragmentos de vegetación para alimentarse, realizaban búsquedas y vuelos cortos de manera independiente una vez el grupo se encontraba asentado en tales fragmentos.

El tamaño de las bandadas no varió significativamente entre meses (ANDEVA, $F = 0.068$, $p = 0.795$; Fig. 1B). En cada uno de los meses, con excepción de septiembre, la variación en el tamaño de las bandadas fue relativamente pequeña, y sólo en

octubre y noviembre se presentaron dos valores atípicos para el tamaño de grupos, correspondientes al mínimo (1) y máximo (68) de todo el estudio (Fig. 1B). Además, las bandadas de tamaños mayores (i.e., por encima de la mediana) fueron de tamaños más variables en comparación con los grupos pequeños, que tendieron a estar conformados por un número similar de individuos (Fig. 1B).

COMPORTAMIENTO GRUPAL.- Aunque las aves solían moverse continuamente entre distintas ramas mientras forrajearan, observamos ocho patrones de agrupación evidentes en las bandadas (Fig. 2), los cuales fueron registrados con una frecuencia

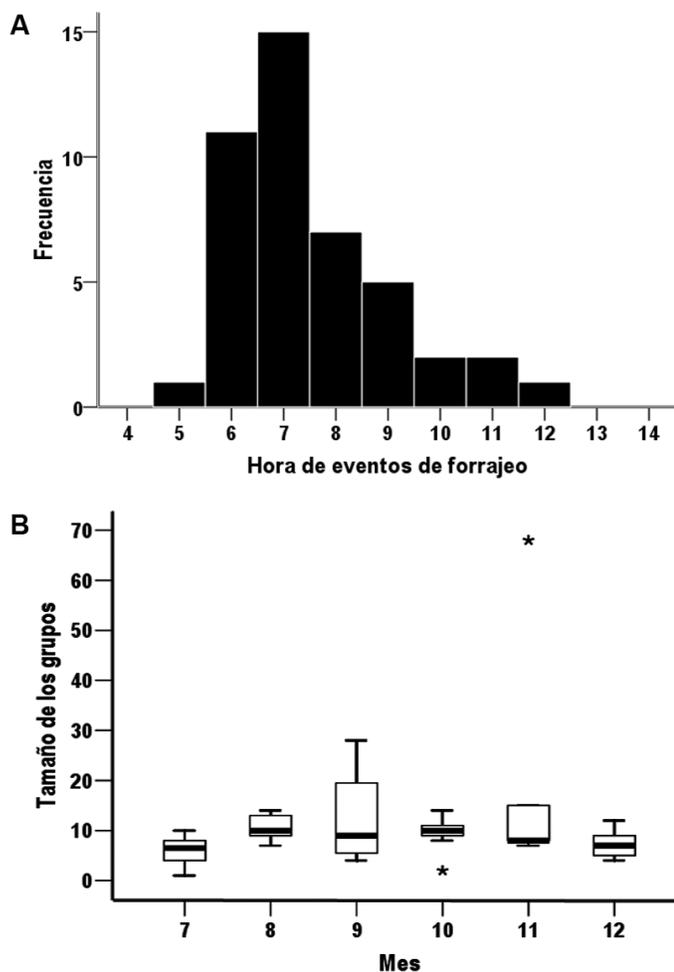


Figura 1. Patrones de actividad y variación de tamaño de grupos de forrajeo de *Pyrrhura viridicata* entre julio y diciembre de 2006. (A) Períodos de actividad de forrajeo diaria; (B) Variación mensual del tamaño de las bandadas durante la alimentación.

desigual ($X^2 = 20.087$, $p < 0.005$). Los patrones que implicaron una formación cohesionada o la distribución de las aves en subgrupos compactos (véase Fig. 2) fueron los más frecuentes, como las agrupaciones de tipo C (26.1%), A (23.9%) y B (17.4%). Aquellas conformaciones en las que los periquitos se encontraban a más de 2 m entre sí o mantenían una distribución irregular y desordenada en las copas de los árboles correspondieron al 21.7% restante. Esto indica que, por lo general, los periquitos tendieron a estar congregados en los grupos y muy pocos individuos se aislaron del resto. En general, observamos que las bandadas conformaban agrupaciones compactas (i.e., agrupaciones A-D; Fig. 2) con una frecuencia significativamente más alta en comparación con patrones de agregación más dispersos (i.e., agrupaciones E-H; $X^2 = 38.231$, $p < 0.001$). Las aves rara vez se encontraban muy espaciadas entre sí o aisladas de los demás integrantes del grupo.

Algunos integrantes de las bandadas se movían entre dos o más copas de árboles cercanos mientras forrajearan siempre y cuando éstos también ofrecieran algún recurso consumible. No obstante, la mayoría de las bandadas forrajearan en una sola copa (63.6%); la frecuencia con la que se encontraban distribuidas en dos (20.4%) y tres o más copas (15.9%) fue significativamente menor ($X^2 = 0.470$, $p = 0.791$).

No existió una correlación significativa entre el tamaño de los grupos de forrajeo (TGF) y el tiempo de duración de la actividad ($r_s = 0.046$, $p = 0.785$), ni entre el TGF y el valor de la escala fenológica de la planta consumida en el punto de observación ($r_s = 0.138$, $p = 0.410$). Sin embargo, hubo una correlación significativa entre el valor de la escala fenológica del alimento en dicho punto (los diez árboles más cercanos) y el número de árboles utilizados por el periquito dentro de éste ($r_s = 0.766$, $p = 0.004$), y entre el valor de la escala fenológica y el total de visitas al punto durante el estudio (r_s

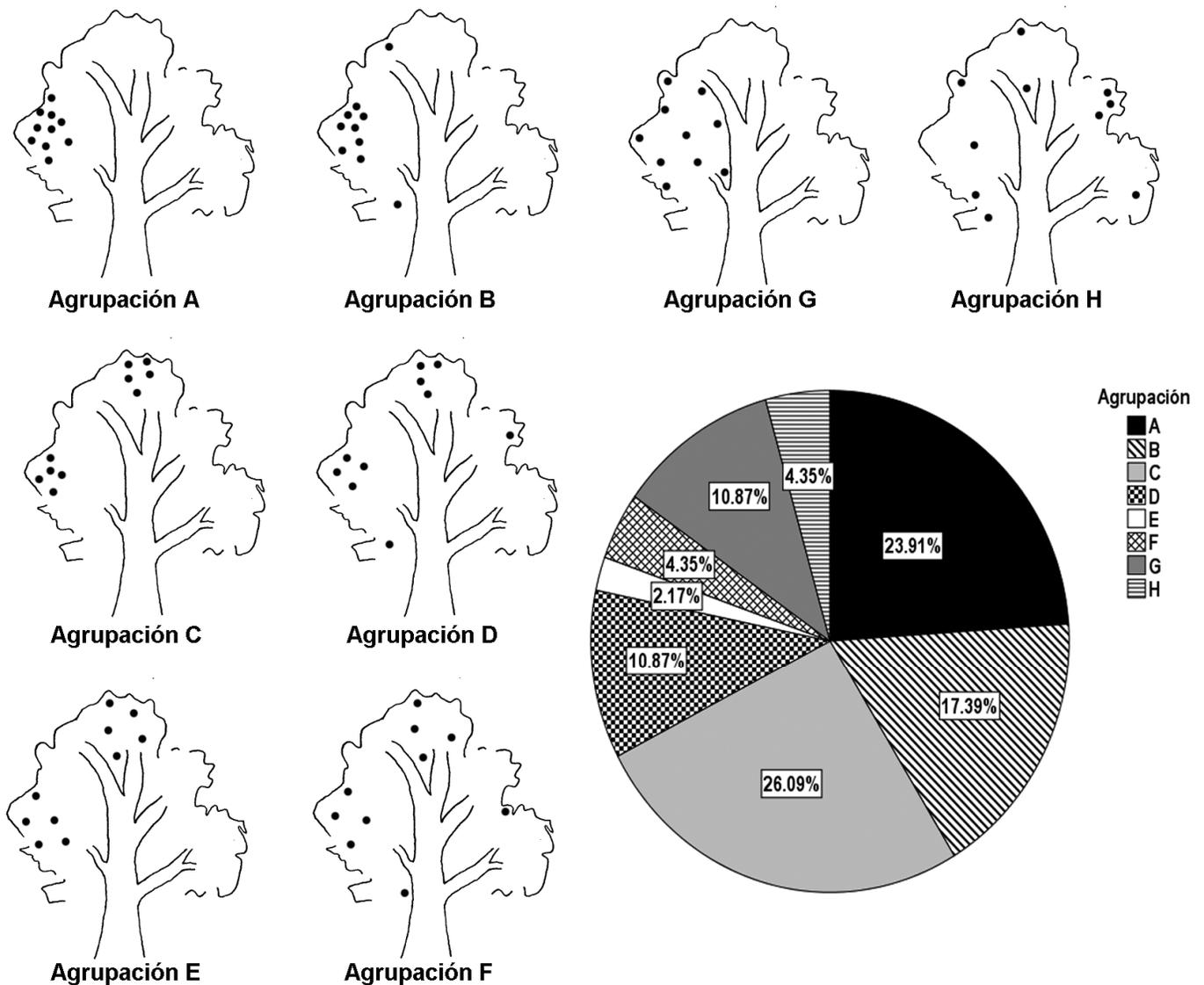


Figura 2. Patrones de agrupación de bandadas de *Pyrrhura viridicata* observados entre julio y diciembre de 2006. A: grupo compacto de individuos a menos de 2m entre sí; B: como A, pero con algunos individuos aislados; C: grupo dividido en subgrupos compactos (menos de 2m entre individuos); D: como C, pero con algunos individuos aislados; E: grupo dividido en subgrupos sueltos (más de 2 m entre individuos); F: como E, pero con algunos individuos aislados; G: grupo disperso; H: grupo sin patrón discernible, muy disperso y desordenado.

=0.766, $p=0.004$). Lo anterior sugiere que al encontrarse forrajeando en una planta, las aves ubicaron otros recursos cercanos y los consumieron en el momento o en visitas sucesivas.

Encontramos una correlación positiva entre el TGF y el patrón de agrupación ($r_s = 0.286$, $p=0.041$), de modo que las distribuciones irregulares se presentaron predominantemente en grupos de forrajeo más grandes. Nuestros análisis también mostraron una correlación negativa entre el valor en la escala

fenológica de la planta al momento de ser consumida y el estrato vertical donde se ubicaron los periquitos ($r_s = -0.4100$, $p = 0.005$), lo que indica que los individuos utilizaban ramas más bajas en árboles con mayor abundancia de flores, frutos o semillas. La correlación negativa entre el TGF y el estrato vertical donde ocurrió el evento ($r_s = -0.370$, $p = 0.011$) sugirió que en árboles con alta oferta de alimento las bandadas solían forrajear por toda la copa, incluyendo las partes más bajas de la misma.

El ciclo de forrajeo (sensu Kramer 2001) de los grupos consistió de búsquedas continuas y viajes entre parches de vegetación que contenían árboles consumidos por la especie, seguidos de una aparente valoración que permitiría a las aves determinar si permanecían o se desplazaban a otro lugar. Cuando el grupo permanecía en alguna zona alimentándose se presentaba la siguiente secuencia de eventos: (1) ubicación de uno o más centinelas en perchas expuestas, (2) la elección y consumo de un ítem por parte de cada individuo, (3) la búsqueda de ítems adicionales que implicaban el movimiento de las aves por distintas porciones de la copa y (4) la alternancia de centinelas para que estos también se alimentaran.

En el 70% de los eventos de forrajeo documentamos la presencia de centinelas. En la mayoría de casos sólo registramos un ave desempeñando esta función, mientras que cuando las bandadas superaban los 20 individuos, los centinelas variaban entre dos y siete, dependiendo del tamaño del grupo. En el grupo de 68 individuos los centinelas se distribuían en cada una de las bandadas o subgrupos que mantenían cierta cercanía, uno en ca-

da una. Los centinelas siempre emitieron vocalizaciones previas al vuelo de los demás miembros de la bandada y los alertaron ante el sobrevuelo de rapaces (e.g., *Spizaetus isidori*, *Accipiter striatus*, *Buteo platypterus* o *Falco sparverius*) u otras aves de tamaño o vuelo similar (e.g., *Coragyps atratus*).

VOCALIZACIONES.- Identificamos cuatro tipos de vocalizaciones emitidas por los periquitos mientras forrajeaban en grupo. Las vocalizaciones de contacto durante el forrajeo consistieron de notas simples monosílabas de baja amplitud con frecuencias entre 0.3 y 1.1 kHz (Fig. 3). Las vocalizaciones que precedieron al vuelo fueron emitidas primero por un centinela y luego por los demás individuos del grupo antes de retirarse de la zona de alimentación; estas vocalizaciones presentaron frecuencias entre 0.3 y 5.3 kHz (Fig. 3). Las vocalizaciones de vuelo eran similares a las que precedieron al vuelo en frecuencia, hasta 5.0 ó 5.1 kHz (Figs. 3 y 4), pero consistieron de sílabas emitidas a intervalos más cortos y a una frecuencia más baja que las previas al vuelo (Fig. 3). La categoría restante correspondió a llamados producidos por los individuos jóvenes que mendigaban para ser alimentados emitiendo notas con una frecuencia

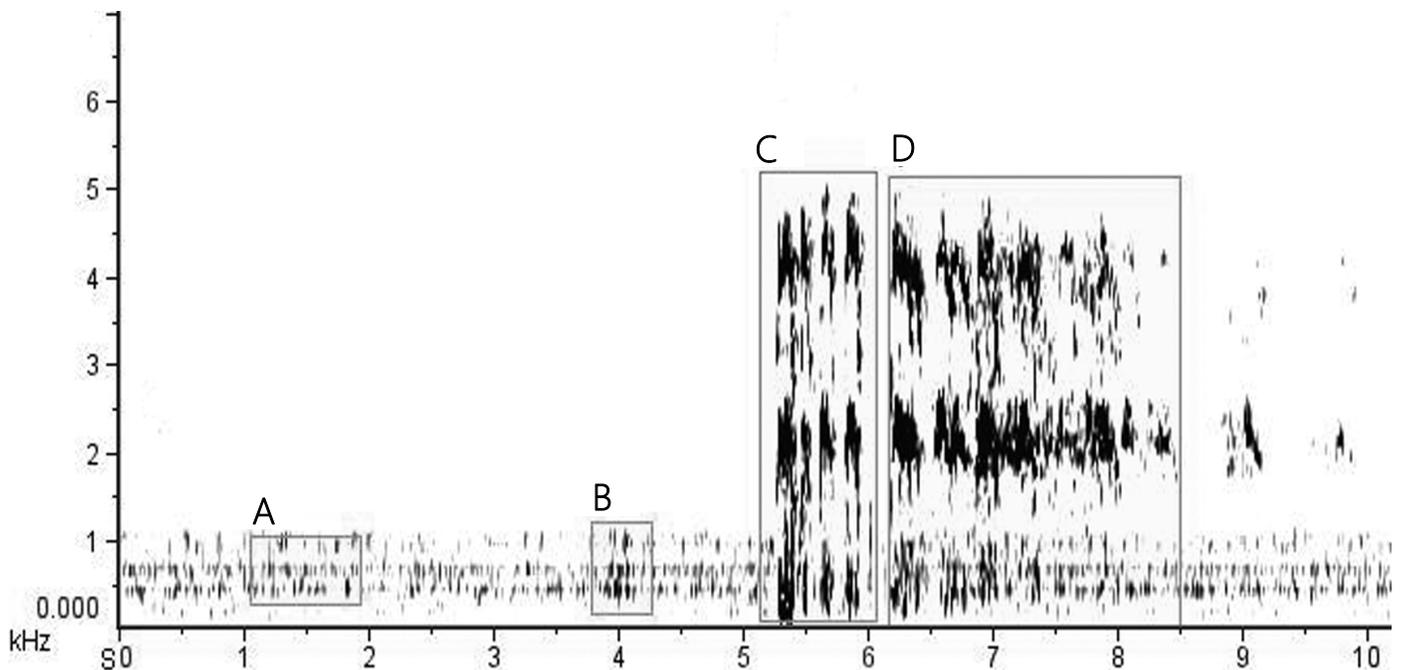


Figura 3. Espectrograma de vocalizaciones de individuos de *Pyrrhura viridicata* durante y después del forrajeo. A y B: Vocalizaciones de contacto; C: Vocalizaciones pre-vuelo; D: Vocalizaciones durante el vuelo.

máxima entre 4.4 y 5 kHz, y con un espaciamiento relativamente regular en el tiempo (Fig. 4).

Discusión

Nuestros resultados indican que *P. viridicata* exhibe patrones de comportamiento y vocalizaciones similares a los de otros congéneres y miembros de la familia, incluso a especies que no se encuentran cercanamente emparentadas dentro del género *Pyrrhura* (Collar 1997, Ribas *et al.* 2006). Además, los comportamientos y la dinámica de los grupos varían en el tiempo dependiendo de cambios en el entorno a diferentes escalas.

Los tamaños de grupos de *P. viridicata* más frecuentes y la variación temporal de éstos se asemejaron bastante a los datos reportados para *P. pflimieri* en Brasil, donde las bandadas no solían superar los 20-30 individuos y las diferencias en el tamaño de los grupos de un mes a otro no fueron marcadas (Olmos *et al.* 1997). En contraste, se ha documentado considerable variación mensual en el tamaño de bandadas de *P. frontalis* en el sureste del Brasil, donde las bandadas son más grandes

en la época seca que en la época lluviosa (Pizo *et al.* 1995). Estas diferencias entre especies podrían deberse a las escalas temporales de los estudios, pero también es posible que la dinámica de formación de bandadas sea afectada por la estacionalidad de los ecosistemas que las especies habitan. Para evaluar esta hipótesis, sería de interés realizar seguimientos sistemáticos de la fenología vegetal y de varios parámetros climáticos en una escala temporal más amplia.

La formación de grupos de *P. viridicata* de tamaño excepcional podría darse especialmente durante épocas en que el alimento está concentrado en el espacio y el tiempo, como evidenciaron los registros fenológicos entre octubre y diciembre (véase Oliveros-Salas 2005, Botero-Delgadillo 2008). Justamente, durante los últimos meses del año algunas especies vegetales propias de crecimiento secundario temprano (i.e. rastrojos y matorrales) iniciaron una floración sincrónica en fragmentos de considerable extensión, lo que representaba un recurso densamente concentrado para los periquitos (Botero-Delgadillo *et al.* 2010). En efecto, un estudio sobre la dieta de *P. viridicata* reveló que

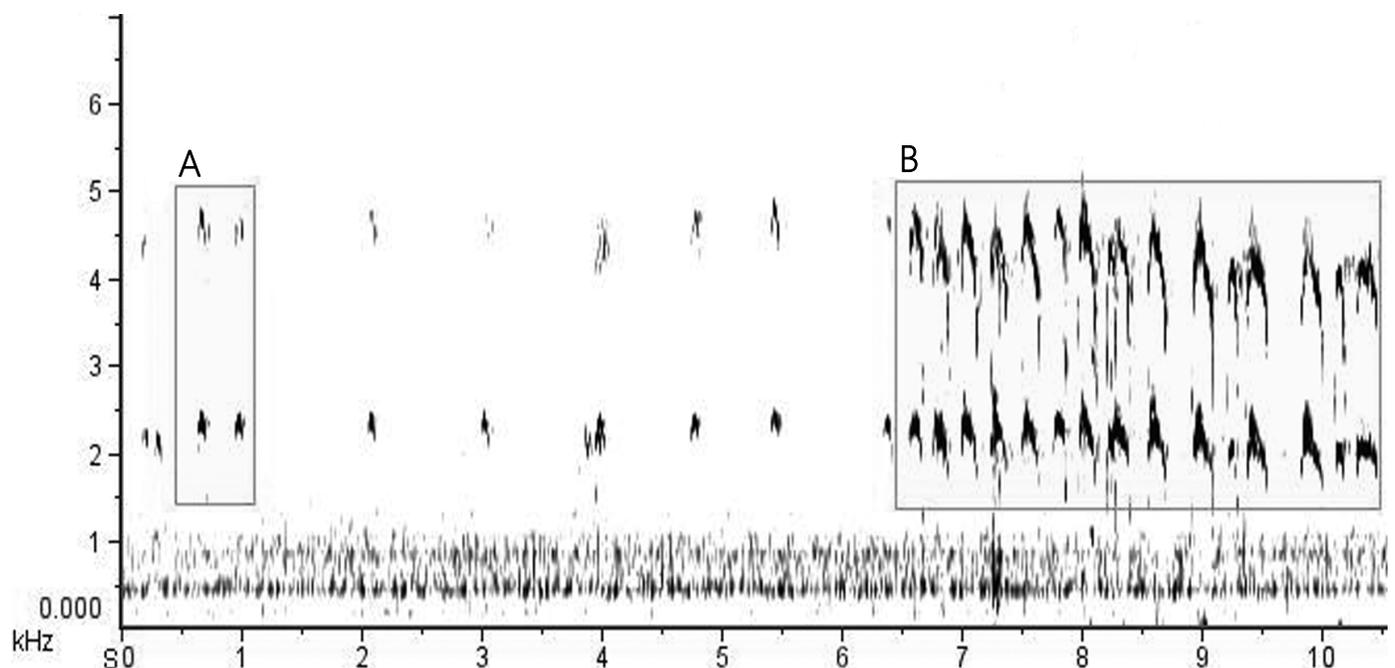


Figura 4. Espectrograma de vocalizaciones de individuos de *Pyrrhura viridicata* durante y después del forrajeo. A: Llamados emitidos por juveniles "mendigando"; B: Vocalizaciones de individuos durante el vuelo.

en los últimos meses de 2006 la alimentación de la especie en el área se concentró casi exclusivamente en la planta arbustiva *Lepechinia bullata* (Lamiaceae), consumida durante varios días por grupos de más de 50 aves (Fig. 5; Botero-Delgadillo *et al.* 2010). El congregarse en grandes grupos para explotar recursos abundantes es un comportamiento que también ha sido reportado en otras especies de loros y en otras especies de *Pyrrhura* (Pizo *et al.* 1995, 1997, Olmos *et al.* 1997, Ragusa-Netto 2007). Tal como observamos en *P. viridicata*, en otras especies de *Pyrrhura* los individuos se alimentan en grupos muy grandes, compuestos a su vez por pequeños grupos o familias (Olmos *et al.* 1997), que integran y desintegran las bandadas moviéndose en conjunto mientras reali-

zan largos desplazamientos y actuando de forma independiente en movimientos a menor escala. Las agrupaciones que superan los 15-20 individuos podrían ser agregaciones artificiales de grupos familiares que actúan de manera autónoma, como se ha sostenido para *Aratinga canicularis* (Hardy 1965).

Las grandes agregaciones de *P. viridicata* no volvieron a observarse después de las cópulas; desde enero y hasta octubre solían observarse sólo pequeñas bandadas que forrajeaban independientemente (Oliveros-Salas 2005, Botero-Delgadillo 2008). Teniendo en cuenta que la especie presenta reproducción cooperativa (Olaciregui 2009), es plausible que antes de diciembre las familias estén



Figura 5. Individuos de *Pyrrhura viridicata* alimentándose de *Lepechinia bullata* (Lamiaceae), una especie de planta que florece en grandes extensiones a fines de año en el área de estudio, época en la cual representa un recurso alimenticio importante para grandes grupos de periquitos en áreas de crecimiento secundario. (Foto: E. Botero-Delgadillo).

compuestas por adultos, ayudantes e individuos jóvenes de la última nidada. Estos grupos familiares se congregaban entre octubre-diciembre para buscar alimento concentrado en el espacio, para luego disgregarse cuando inician las cópulas y el período de puesta entre diciembre y enero (Olaciregui 2009).

Si bien las hipótesis del tamaño óptimo del grupo de forrajeo (Kramer 2001) y de distribución libre ideal (Mac Nally 1995) sostienen que el aumento de individuos en un grupo puede aumentar su eficiencia para buscar alimento (Kristoch & Marcondes-Machado 2001), también se ha sugerido que el tamaño de una bandada estaría relacionado con su capacidad para detectar potenciales amenazas (Westcott & Cockburn 1988). Estas hipótesis no son mutuamente excluyentes y nuestros resultados no nos permiten confirmar o refutar categóricamente alguna de ellas. Nosotros encontramos que el número de centinelas se correlacionó positivamente con el número de individuos, lo que por sí solo no asegura que el hecho de congregarse en grandes grupos les confiera a las aves mayor seguridad al forrajear. Sin embargo, consideramos razonable sugerir que más individuos vigilantes aumentarían la capacidad de la bandada para detectar potenciales amenazas. Será indispensable más estudio para confirmar si el número de centinelas/ave incrementa conforme las bandadas son más grandes y si, en efecto, esto resulta ventajoso para la detección de depredadores.

La correlación entre el patrón de agregación de las bandadas y la abundancia de recursos consumibles sugiere que cuando el alimento se encontraba distribuido por toda la copa los periquitos tendían a usar estratos de vegetación más bajos. Además, si otros recursos se encontraban cerca a la planta visitada, la bandada se distribuía de tal modo que otras copas adyacentes también eran utilizadas. Las pocas observaciones de grupos desordenados o sin patrón aparente (i.e. categoría

H en la Fig. 2) tuvieron lugar en árboles de gran porte de las especies *Podocarpus oleifolius* (Podocarpaceae), *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae), *Croton bogotanus* (Euphorbiaceae), *Brunellia integrifolia* (Brunelliaceae) y *Sapium* sp. (Euphorbiaceae), en cuyas copas más grandes los individuos se encontraron más separados. Es posible que en copas más grandes los recursos consumibles (i.e. frutos maduros vs. frutos verdes) estuviesen más dispersos, lo que obligaría a los individuos a separarse para buscar en otras porciones de la planta.

Observamos que cuando los recursos en algún parche de vegetación habían sido agotados tras varias visitas en días sucesivos (un comportamiento previamente conocido para varios psittácidos; e.g., Pepper *et al.* 2000), las bandadas de *P. viridicata* buscaban otras zonas para alimentarse, describiendo un ciclo de forrajeo en distintas escalas temporales (véase Hardy 1965). La presencia insistente en un mismo lugar se explicaría con base en la teoría de forrajeo, que sostiene que estos eventos hacen parte de un ciclo que lleva a los individuos a la búsqueda de lugares propicios con abundantes recursos, los cuales son abandonados en busca de nuevos parches una vez son agotados (Kramer 2001).

La emisión de llamados con la función aparente de mantener el contacto entre individuos durante el forrajeo en *P. viridicata* concuerda con lo documentado para otras especies de *Pyrrhura* (Toyne *et al.* 1992) y para grupos de loros de otros géneros como *Amazona* (Wright 1996) y *Hapalopsittaca* (Toyne *et al.* 1995). Así como nosotros registramos vocalizaciones distintas dependiendo del contexto en *P. viridicata*, en otras especies como *Pyrrhura albipectus* y *Hapalopsittaca pyrrhops* se han documentado vocalizaciones de contacto, previas al vuelo y típicas del vuelo (Toyne *et al.* 1992, Toyne *et al.* 1995). En *P. albipectus* también se ha encontrado que los llamados que preceden

al vuelo exhiben un rango de frecuencia ligeramente mayor que el de las notas emitidas durante el vuelo, aunque básicamente se trata de la misma nota con una variación en el espaciamiento entre repeticiones (Toyne *et al.* 1992). Este parece ser un patrón general para las aves de este género, que utilizan diferentes arreglos de una misma sílaba para distintos propósitos (Forshaw 1989). De forma semejante a lo que observamos en *P. viridicata*, se ha encontrado que las notas emitidas por aves jóvenes en otros psittácidos suelen presentar una frecuencia mayor a la de otros llamados (Toyne *et al.* 1992).

La información presentada en este trabajo y en otros estudios recientes sobre *P. viridicata* (e.g., Oliveros-Salas 2005, Olaciregui 2009) representa un avance sobre el conocimiento de la ecología y el comportamiento de esta ave endémica y amenazada, el cual contribuye a llenar los vacíos de información que representan una de las principales falencias para una efectiva conservación de los loros amenazados de Colombia (Botero-Delgadillo & Páez 2011). Esperamos, pues, que estudios como estos sean tenidos en cuenta para el diseño y ejecución de políticas de conservación (véase Botero-Delgadillo & Páez 2011). En particular, nuestro trabajo y otros estudios sobre *P. viridicata* (Oliveros-Salas 2005, Olaciregui 2009) contribuyen a entender la relación entre la variación espacio-temporal de los recursos y diversos aspectos ecológicos y reproductivos de la especie, lo que facilitaría identificar etapas críticas en su ciclo biológico y conocer recursos y áreas de relevancia para dicho ciclo que podrían no haber sido tenidas en cuenta en las estrategias de conservación existentes. Por ejemplo, a pesar de encontrarse en áreas en las que la vegetación natural ha sido alterada, algunas especies propias de arbustales y matorrales podrían representar recursos clave para *P. viridicata* justo antes de la temporada reproductiva (e.g. *Lepechinia bullata*, Botero-Delgadillo *et al.* 2010, Botero-Delgadillo & Verhelst 2011a),

por lo cual las zonas de crecimiento secundario deberían considerarse como parte integral de las áreas de conservación.

Agradecimientos

Agradecemos a la Fundación ProAves de Colombia y al personal de la Reserva Natural de las Aves El Dorado por todo el apoyo. La Fundación Loro-Parque financió el proyecto *Pyrrhura*, dentro del cual se enmarca este trabajo. EB-D agradece a Christian Olaciregui, Adriana Mayorquín y Nicolai Osorno por su apoyo durante el trabajo de campo, y a Jorge E. Botero, Rocío Espinosa y Andrés M. López por sus comentarios sobre versiones iniciales del manuscrito. Jordan Karubian y un evaluador anónimo hicieron valiosos aportes al manuscrito final.

Literatura Citada

- ALTMANN, J. 1973. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 44: 227-265.
- BOTERO-DELGADILLO, E. 2008. Algunos aspectos de la historia natural del Periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*), con énfasis en el tamaño poblacional y uso de hábitat en la reserva natural "El Dorado" y zona amortiguadora, San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta. Tesis de pregrado, Universidad Militar "Nueva Granada", Bogotá.
- BOTERO-DELGADILLO, E., J. C. VERHELST & C. A. PÁEZ. 2010. Ecología de forrajeo del Periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) en la cuchilla de San Lorenzo, Sierra Nevada de Santa Marta. *Ornitología Neotropical* 21: 463-477.
- BOTERO-DELGADILLO, E. & C. A. PÁEZ. 2011. Plan de acción para la conservación de los loros amenazados de Colombia 2010-2020: avances, logros y perspectivas. *Conservación Colombiana* 14: 7-16.
- BOTERO-DELGADILLO, E. & J. C. VERHELST. 2011a. Uso de hábitat del Periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) y sus variaciones espacio-temporales en la Sierra Nevada de Santa Marta. *Conservación Colombiana* 14: 17-27.
- BOTERO-DELGADILLO, E. & J. C. VERHELST. 2011b. Caracterización del hábitat del Periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) en la Reserva Natural "El Dorado". *Conservación Colombiana* 14: 28-37.
- CHARIF, R. A., C. W. CLARK & K. M. FRISTRUP. 2004. Raven 1.2. User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca,

- Nueva York.
- COLLAR, N. J. 1997. Family Psittacidae (Parrots). Págs. 280-479 en: J. del Hoyo, A. Elliot & J. Sargatal (eds.) Handbook of the Birds of the World, vol. 4: Sandgrouse to Cuckoos. Lynx Edicions, Barcelona.
- FORSYTH, J. M. 1989. Parrots of the World, Third edition. Lansdowne Editions, Melbourne.
- FRANCO A. M. & G. BRAVO. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en Colombia. Págs. 117-281 en: Birdlife International y Conservación Internacional. Áreas de importancia para la conservación de las aves en los andes tropicales: Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. BirdLife International (Serie de conservación de BirdLife No. 14), Quito.
- GARSHELIS, D. L. 2000. Delusions in habitat evaluation: Measuring use, selection and importance. Págs. 111-164 en: L. Boitani & T. K. Fuller (eds.). Research techniques in animal ecology: Controversies and Consequences. Columbia University Press, Nueva York.
- HARDY, J. W. 1965. Flock social behavior of the Orange-fronted Parakeet. Condor 67: 140-156.
- HARROCKS, J. A. & W. HUNTE. 1986. Sentinel behavior in vervet: who sees whom first. Animal Behaviour 34: 1566-1567.
- HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A Guide to the Birds of Colombia. Princeton University Press, Nueva Jersey.
- KRAMER, D. L. 2001. Foraging Behavior. Págs. 232-237 en: C. W. Fox, D. A. Roff & D. J. Fairbairn (eds.). Evolutionary Ecology: Concepts and Case Studies. Oxford University Press, Nueva York.
- KRISTOCH, G. & L. MARCONDES-MACHADO. 2001. Diet and feeding behavior of the Reddish-bellied Parakeet (*Pyrrhura frontalis*) in an *Araucaria* forest in southeastern Brazil. Ornitología Neotropical 12: 215-223.
- MAC NALLY, R. C. 1995. Ecological versatility and community ecology. Cambridge University Press, Nueva York.
- OLACIREGUI, C. A. 2009. Aspectos de la biología reproductiva del Periquito de Santa Marta (*Pyrrhura viridicata*) en la Cuchilla de San Lorenzo (Sierra Nevada de Santa Marta). Tesis de pregrado, Universidad del Atlántico, Barranquilla.
- OLIVEROS-SALAS, H. A. 2005. Evaluación poblacional y ecológica del lorito de Santa Marta *Pyrrhura viridicata* en el sector de San Lorenzo, Sierra nevada de santa Marta, Colombia. Tesis de pregrado, Universidad del Atlántico, Barranquilla.
- OLMOS, F., P. MARTUSCELLI & R. SILVA E SILVA. 1997. Distribution and dry-season ecology of Pfrimer's conure *Pyrrhura pfrimeri*, with a reappraisal of Brazilian *Pyrrhura leucotis*. Ornitología Neotropical 8: 121-132.
- PEPPER, J. W., J. D. MALE & G. E. ROBERTS. 2000. Foraging ecology of the South Australian glossy black-cockatoo (*Calyptorhynchus lathami halmaturinus*). Austral Ecology 25: 16-24.
- PIZO, M. A., I. SIMÃO & M. GALLETTI. 1995. Diet and flock size of sympatric parrots in the Atlantic forest of Brazil. Ornitología Neotropical 6: 87-95.
- PIZO, M. A., I. SIMÃO & M. GALLETTI. 1997. Daily variation in activity and flock size of two parakeet species from southeastern Brazil. Wilson Bulletin 109: 343-348.
- RAGUSA-NETTO, J. 2007. Feeding ecology of the Green-cheeked parakeet (*Pyrrhura molinae*) in dry forests in western Brazil. Brazilian Journal of Biology 67: 243-249.
- RIBAS, C. C., L. JOSEPH & C. Y. MIYAKI. 2006. Molecular systematics and patterns of diversification in *Pyrrhura* (Psittacidae), with special reference to the *picta-leucotis* complex. Auk 123: 660-680.
- RICKETTS, T. H., E. DINERSTEIN, T. BOUCHER, T. M. BROOKS, S. H. M. BUTCHART, M. HOFFMAN, J. LAMOREUX, J. MORRISON, M. PARR, J. D. PILGRIM, A. S. L. RODRIGUES, W. SECHREST, G. E. WALLACE, K. BERLIN, J. BIELBY, N. D. BURGESS, D. R. CHURCH, N. COX, D. KNOX, C. LOUCKS, G. W. LUCK, L. L. MASTER, R. MOORE, R. NAIDOO, R. RIDGELY, G. E. SCHATZ, G. SHIRE, H. STRAND, W. WETTENGEL & E. E. WIKRAMANAYAKE. 2005. Pinpointing and preventing imminent extinctions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 51:18497-18501.
- RODRÍGUEZ-MAHECHA, J. V. & L. M. RENJIFO. 2002. *Pyrrhura viridicata*. Págs. 184-186 en: Renjifo, L. M., A. M. Franco, J. M. Amaya, G. H. Kattan & B. López (eds.). Libro rojo de aves de Colombia. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá.
- RODRÍGUEZ-MAHECHA, J. V. & J. I. HERNÁNDEZ-CAMACHO. 2002. Loros de Colombia. Conservación Internacional, Bogotá.
- TOYNE, E. P., M. T. JEFFCOTE & J. N. FLANAGAN. 1992. Status, distribution and ecology of the White-breasted Parakeet *Pyrrhura frontalis* in Podocarpus National Park, southern Ecuador. Bird Conservation International 2: 327-338.
- TOYNE, E. P., J. N. M. FLANAGAN & M. T. JEFFCOTE. 1995. Vocalizations of the endangered Red-Faced Parrot *Haplospittaca pyrrhops* in southern Ecuador. Ornitología Neotropical 6: 125-128.
- UNIÓN INTERNACIONAL PARA LA CONSERVACIÓN DE LA NATURALEZA. 2010. Lista Roja de especies amenazadas de la UICN, Versión 2010.2. <http://www.iucnredlist.org>.
- WESTCOTT, D. A. & A. COCKBURN. 1988. Flock size and vigilance in parrots. Australian Journal of Zoology 36: 335-350.
- WRIGHT, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. Proceedings of the Royal Society of London B 263: 867-872.
- ZAR, J. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Nueva Jersey.