

ANÁLISIS MULTIESCALAR Y MULTIVARIADO PARA EVALUAR LA SUSCEPTIBILIDAD DE LOS NIDOS DE PSITÁCIDOS A LA DEPREDACIÓN: UN EJEMPLO CON LA COTORRA CABECIAMARILLA (*AMAZONA BARBADENSIS*)

Virginia Sanz¹

Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

Abstract. – Multiscale and multivariate analyses for assessing psittacine nesting susceptibility to predation: an example from Yellow-shouldered Parrots (*Amazona barbadensis*). – Predation is the main natural factor reducing breeding success of the *Amazona barbadensis* population on Margarita Island (Venezuela). The objective of this study was to determine the nest characteristics most closely related to predation by conducting a multivariate analysis considering variables at different spatial scales. I expected that nests with higher entrances, deeper cavities, no branches below the entrance, and higher density of surrounding and canopy vegetation, would have lower predation rates. The following variables were considered at nest characteristics (entrance height, nest depth, height of the first branch under the nest entrance, canopy and horizontal cover), macrohabitat (patch size, patch shape complexity index), and landscape scales (percentages and number of different kinds of vegetation in a circle of 100-m radius around the nest). Parrot nests (n = 51) were classified in different categories depending on their predation rate during 10 years of study (1990–1999). Principal component analyses (PCA) were done at different spatial scales and the ones showing specific trends were then analyzed with ANOVA, using principal component 1 as the dependent variable. Nests with the highest predation rates had lower entrances, lower branches under the entrance, and less canopy cover compared with nests with no predation. Also, they were in smaller vegetation patches, with smaller extension of riparian vegetation cover and more types of vegetation around them. The study suggests that, in this species, predation is affected by variables at a larger spatial scale than those traditionally measured at the microhabitat level. The former should be considered for nests management, either natural or artificial.

Resumen. – En la población de la Cotorra Cabeciamarilla (*Amazona barbadensis*) de la isla de Margarita (Venezuela), la depredación es el factor natural más importante en reducir el éxito reproductivo. El objetivo del trabajo fue encontrar las características de los nidos que están más relacionadas con la depredación, realizando el análisis a distintas escalas espaciales y en forma multivariada. Se esperaba que los nidos con entradas a mayor altura, más profundos, sin ramificaciones por debajo de la entrada del nido, mayor densidad de vegetación circundante y del dosel, fueran los que presentaran menor depredación. Se consideraron las siguientes variables a escalas de microhábitat (altura de la entrada, profundidad del nido, altura de la primera ramificación por debajo de la boca del nido, cobertura del dosel y horizontal), macrohábitat (área del parche e índice de complejidad de forma) y paisaje (porcentajes y número de distintos tipos de vegetación en un radio de 100 m alrededor del nido). Los nidos de cotorras (n = 51) se clasificaron en distintas categorías según las tasas de depredación que sufrieron en los 10 años de estudio (1990–1999). Se

¹*Dirección actual:* Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Apdo. 20632, Caracas 1020-A, Venezuela. *E-mail:* vsanz@ivic.ve

realizaron análisis de componentes principales a las distintas escalas espaciales y los que mostraron alguna tendencia fueron posteriormente analizados a través de ANOVA con el componente principal 1 como variable dependiente. Los nidos con altas tasas de depredación tuvieron entradas más bajas, ramificaciones por debajo de la boca a menores alturas y cobertura del dosel más escasa, con respecto a los nidos que no sufrieron depredación. También estuvieron en parches más pequeños, con menor cobertura de vegetación asociada a quebradas y mayor número de tipos de vegetación diferentes. El estudio sugiere que en esta especie la depredación está afectada por variables a escalas más grandes que las de microhábitat, y que, por lo tanto, deberían ser consideradas en el manejo de nidos tanto naturales como artificiales. *Aceptado el 11 de Octubre de 2007.*

Key words: Cotorra Cabeciamarilla, *Amazona barbadensis*, Margarita Island, multiscalar, nest predation, nest characteristics, Venezuela, Yellow-shouldered Parrot.

INTRODUCCIÓN

La elección de los sitios de nidificación tiene particular importancia para los individuos por el efecto directo que tiene sobre la cantidad y calidad de la descendencia. Por lo tanto, las “decisiones” que se tomen para desarrollar esta actividad deberían maximizar el éxito reproductivo (Hildén 1965, Cody 1985).

Todas las especies del género *Amazona* nidifican principalmente en cavidades existentes en árboles (anidadoras secundarias) (Snyder *et al.* 1987, Forshaw 1989, Sauad *et al.* 1991, Enkerlin 1995, Martuscelli 1995, Seixas & Mourão 2002). En la mayoría de los trabajos focalizados en éste género, y en general, en aves que nidifican en cavidades, cuando se hacen estudios del sitio de anidación, tradicionalmente se toman las medidas de la cavidad y, en algunos casos también, del árbol-nido. Sin embargo, hay otros factores, actuando a escalas espaciales más grandes, como la vegetación que rodea al árbol-nido o el parche de vegetación en el que se encuentra, que han demostrado tener relación con que una cavidad sea apropiada o no (Gutzwiller & Anderson 1987, Martin & Roper, 1988, Li & Martin 1991, Tarvin & Garvin 2002, White *et al.* 2006, Koenig *et al.* 2007). Estos factores han sido menos evaluados y son particularmente escasos en estudios sobre psitácidos Neotropicales.

En la población de la Cotorra Cabeciamarilla (*Amazona barbadensis*) en la isla de Margarita, la depredación es la principal causa natural de disminución del éxito reproductivo (Sanz & Rodríguez-Ferraro 2006), un factor que puede estar relacionado con las características de los sitios escogidos para nidificar. Los depredadores son principalmente ofidios, pero también incluyen a cunagueros (*Leopardus pardalis*) y, posiblemente, zorrinos (*Conepatus semistriatus*). En base a lo encontrado en otros estudios de depredación de aves anidadoras en cavidades, se plantea que en los nidos de cotorra la depredación podría depender 1) de la morfología y características de la cavidad (cavidades menos profundas y más cercanas al suelo serían más vulnerables porque permitirían el acceso de depredadores más fácilmente), 2) de la arquitectura del árbol-nido (árboles con ramificaciones bajas podrían favorecer la entrada de depredadores terrestres), y 3) de las características de la vegetación circundante (una vegetación más densa reduciría la depredación debido a una mayor protección a la pareja por la menor detectabilidad cuando está en los alrededores, o durante los períodos de entrada y salida del nido). Si estos enunciados son ciertos, entonces los nidos más profundos, a mayor altura, sin ramas bajas cerca de la entrada del nido, mayor densidad de vegetación circundante y del dosel, deberían ser los que presentarían menor depredación.

TABLA 1. Variables registradas a escala de microhábitat, macrohábitat y paisaje para los nidos de Cotorra Cabeciamarilla en la isla de Margarita, Venezuela. Las unidades se encuentran en paréntesis.

Escalas	Variables
Microhábitat	<p>Altura de la boca del nido, medido hasta la base de la entrada de la cavidad (cm)</p> <p>Profundidad (cm)</p> <p>Altura de la primera ramificación por debajo de la boca (cm)</p> <p>% Cobertura del dosel (medido en cinco puntos de una parcela de 5 m de radio, uno en el centro de la copa y otros cuatro a 1 m de distancia del borde de la parcela, en cada uno de los cuatro puntos cardinales; se cuantificó a 2 m de altura con un marco de 10 cm x 10 cm con sub-divisiones cada 2 cm; el % de cobertura se calcula sobre la suma de coberturas en todos los puntos).</p> <p>% Cobertura horizontal (en cada uno de los cuatro puntos cardinales, a 5 m de distancia del tronco del árbol-nido; se cuantificó a través de un listón de madera de 2 m de largo con subdivisiones cada 20 cm apoyado verticalmente en el tronco; el % se calcula sobre la suma de coberturas en todos los puntos).</p>
Macrohábitat	<p>Área del parche donde se encuentra el nido (ha)</p> <p>Índice de complejidad de forma del parche ($Pp_i / \text{mín } Pp_i$)¹</p>
Paisaje	<p>Número de tipos de vegetación que rodean al nido en un círculo de 100 m de radio</p> <p>Áreas relativas ocupadas por cada unidad de vegetación en un círculo de 100 m de radio alrededor del nido</p>

¹ Pp_i = Perímetro del parche focal y $\text{mín } Pp_i$ = Mínimo perímetro posible de una figura con la misma área que p_i ; en el caso de las capas en formato raster esta figura es un cuadrado.

A pesar de que los trabajos relacionados con la descripción del hábitat usado por las especies incluyen mediciones de diferentes variables, en muchos casos éstas no son posteriormente analizadas en conjunto en forma multivariada, sino a través de pruebas individuales univariadas (Gutzwiller & Anderson 1987, Knopf & Sedwick 1992, Hooge *et al.* 1999). Este tipo de análisis fragmentado podría llevar a conclusiones erróneas porque, a pesar de existir diferencias particulares entre las distintas variables, es el conjunto de valores de las mismas lo que podría definir un ambiente adecuado o no para ser

usado por una especie. Es lo que James (1971), en su trabajo pionero de uso de la estadística multivariada para los estudios de hábitat, denominó “nicho gestalt”, que sería el patrón de búsqueda global que tiene cada especie.

El objetivo de este trabajo fue relacionar las características de los nidos, evaluadas a distintas escalas espaciales, con la tasa de depredación para identificar aquellas que pueden estar influyendo en la susceptibilidad a la depredación, comparando los resultados obtenidos en forma univariada y multivariada.

MÉTODOS

Área de estudio. El trabajo se realizó en la península de Macanao (300 km²), al oeste de la isla de Margarita (10°51'–11°10'N/63°46'–64°24'W), Venezuela. La temperatura promedio es de 27°C y la precipitación media anual es de 500 mm. Predomina la vegetación xerófila, del tipo matorral espinoso (“cardonal”), con abundancia de cactáceas columnares y leguminosas. La vegetación asociada a los cauces de las quebradas de régimen intermitente es de tipo matorral alto denso con una composición florística particular que, en algunas de ellas, pueden alcanzar las características de un bosque deciduo (Hoyos 1985). Muchos de estos cauces están siendo intervenidos desde finales de la década de los 80 para la explotación de arena.

Los datos de depredación de nidadas provienen de un estudio a largo plazo de seguimiento de biología reproductiva realizado en el sitio entre 1990 y 1999 (ver Sanz & Rodríguez-Ferraro 2006 para detalles). Para cada nido se calculó un índice de intensidad de depredación (IID) dividiendo el número de veces en que el nido fue depredado entre el número de veces que fue utilizado. En el caso de nidos que no hubieran sufrido depredación a lo largo del período de estudio se seleccionaron los que fueron usados al menos tres veces (para excluir los que no fueron depredados debido a un menor uso). Se definió una escala cualitativa de intensidad de depredación basada en los siguientes intervalos de valores del índice, clasificando a los nidos de acuerdo con la misma: depredación nula (IID = 0), baja ($0 < \text{IID} = 0,4$), media ($0,4 < \text{IID} = 0,7$), alta ($0,7 < \text{IID} = 1$).

Para cada nido se analizaron las variables presentadas en la Tabla 1, a las escalas de microhábitat, macrohábitat y paisaje, escogidas por considerar que son las que pueden estar más relacionadas con la probabilidad de depredación, de acuerdo con lo encontrado

en la literatura. Para las variables a escala de macrohábitat y paisaje, se tomaron las coordenadas del nido con un posicionador satelital (GPS) Garmin eTrex summit con un error máximo de 10 m. Posteriormente, se ingresó esta información en un sistema de información geográfica (SIG) y se ubicaron en mapas topográficos digitales a escala 1:5000. Adicionalmente, se superpuso al mapa de localización de nidos el mapa de vegetación de la península, que se realizó a partir de ortofotomapas a escala 1: 25 000 del año 1999. De esta manera se estimaron las variables de macrohábitat y paisaje (Tabla 1) con los programas MapInfo versión 6.0 (MapInfo Corporation 2000), y FRAGSTATS versión 3.3 (McGarigal *et al.* 2002). A los efectos de este trabajo “parche” se define como una unidad homogénea de vegetación, distinguible de la matriz que lo rodea.

Análisis estadísticos. Como los depredadores de las etapas de pre y post eclosión son diferentes (Sanz & Rodríguez-Ferraro 2006), se realizaron pruebas de Mann-Whitney para detectar diferencias en cada una de las variables seleccionadas entre los nidos con depredación en la etapa de pre o post eclosión. Dado que no hubo diferencias significativas entre ambos grupos de nidos, se unificaron los datos para aumentar el tamaño muestral.

Se calcularon los valores promedio y las desviaciones estándar para cada una de las variables analizadas y se realizaron pruebas de Mann-Whitney comparando nidos sin depredación vs alta depredación. Con las variables definidas para cada escala espacial se hicieron análisis de componentes principales (ACP) con las variables estandarizadas para determinar cuáles podrían contribuir más a la separación entre los grupos definidos según la intensidad de depredación. Con los ACP que mostraron alguna tendencia en separar los grupos de nidos, realicé ANOVA de una vía con el componente principal 1 (CP1) como

TABLA 2. Estadística descriptiva y resultados de pruebas de Mann-Whitney para cada una de las variables analizadas en nidos de Cotorra Cabeciamarilla en la isla de Margarita, Venezuela, sin depredación ($n = 15$) y con alta intensidad de depredación ($n = 12$).

Variables	Sin depredación		Depredación alta		Diferencia ¹
	Promedio	D.E.	Promedio	D.E.	
Altura de la entrada (cm)	278,5	153,2	188,6	58,0	ns
Profundidad del nido (cm)	93,0	46,2	84,0	48,1	ns
Altura primera rama bajo la entrada (cm) ²	221,8	34,8	166,1	39,7	$P = 0,02$
% Cobertura del dosel	48	27	38	19	ns
% Cobertura horizontal	48	18	47	22	ns
Área del parche (ha)	76,1	39,0	38,4	32,3	$P = 0,008$
Índice de complejidad forma	4,1	1,0	3,9	1,1	ns
No. tipos vegetación	2,6	1,1	3,2	1,3	ns
% Veg intervenida (arenera)	16	22	22	22	ns
% Matorral bajo	7	10	3	4	ns
% Matorral alto	23	27	22	21	ns
% Cardonal	6	20	19	34	$P = 0,08$
% Veg. de quebradas	48	43	32	40	ns

¹ns = no significativo.

²n = 10 para nidos sin depredación, y n = 8 para nidos con alta depredación.

variable dependiente, comparando los nidos no depredados con nidos con alta depredación. Los análisis fueron balanceados, eliminando casos al azar. La homogeneidad de varianzas se verificó con la prueba de Cochran (Underwood 1997) y la normalidad a través de la inspección de los residuales. Los ACP se efectuaron con el programa Multi Variate Statistical Package (MVSP) versión 3.1 (Kovach 1998), y el resto de las pruebas con StatView versión 5.0 (SAS Institute 1998).

Los análisis aquí realizados son de carácter exploratorio. Las variables seleccionadas pueden ser las que efectivamente definan la elección o que estén correlacionadas con otras no medidas. Por esta razón, y debido a que los tamaños muestrales no son muy grandes para algunas de las pruebas, lo que reduce el poder de las mismas, el valor de significancia se fijó en 0,1, en lugar del 0,05 tradicional. El objetivo es tratar de identificar variables que puedan estar afectando las elecciones de los

individuos y que sea interesante estudiar con más detalle en el futuro.

RESULTADOS

Los resultados de las pruebas univariadas indican que las únicas variables significativamente diferentes entre los nidos sin depredación y con alta depredación fueron la altura de la primera ramificación debajo de la boca, el área del parche, y el % de vegetación tipo cardonal (Tabla 2).

El ACP a la escala de microhábitat muestra que los nidos con depredación alta tienen menores alturas de la boca y de la primera ramificación por debajo de la boca, estando ambas variables muy correlacionadas (Fig. 1, Tabla 3). Los nidos con alta depredación también tienden a tener menor cobertura del dosel que los no depredados (Fig. 1, Tabla 3). Estas tendencias se ven reforzadas por el resultado estadísticamente significativo del ANOVA ($F_{1,22} = 7,148$, $P = 0,014$) a esta

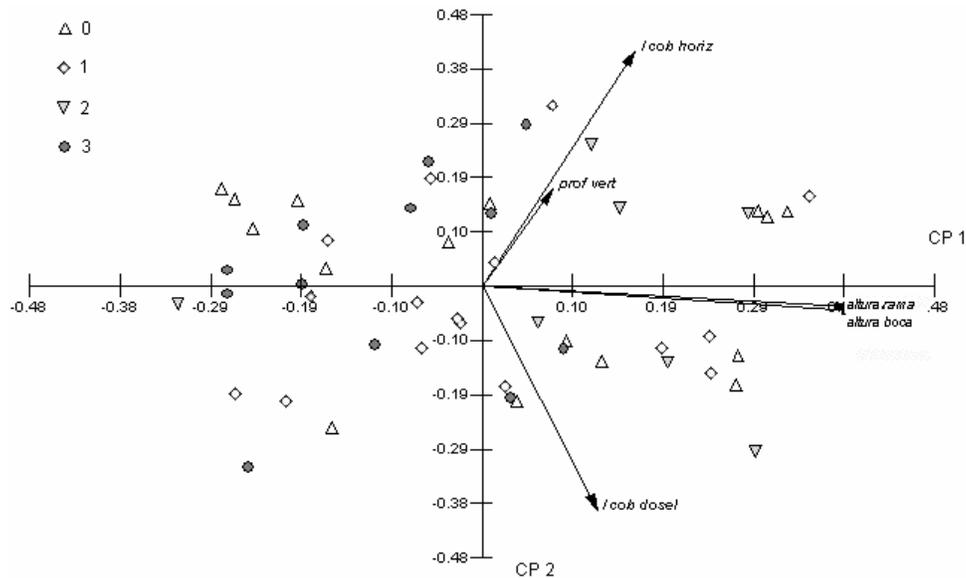


FIG. 1. Gráfico del ACP a la escala de microhábitat para las variables relacionadas con la depredación de los nidos de Cotorra Cabeciamarilla en la isla de Margarita, Venezuela (0 = no depredados; 1 = depredación baja; 2 = depredación media; 3 = depredación alta). Se presentan los casos y las variables combinadas sobre los dos primeros componentes principales. Variables: altura de la boca, altura de la primera ramificación debajo de la boca, profundidad del nido, % de cobertura del dosel, y % de cobertura horizontal.

TABLA 3. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) para las variables a la escala de microhábitat relacionadas con la depredación de los nidos de la Cotorra Cabeciamarilla en la isla de Margarita, Venezuela. Se presentan los tres primeros componentes (CP) (n = 51 nidos). Los valores en cada componente principal indican la importancia o contribución de cada variable a ese componente. La varianza acumulada indica cuanto de la variación original de los datos es retenida a medida que se agregan componentes.

Variables	CP 1	CP 2	CP 3
Altura 1 ^{ra} rama bajo boca	0,667	-0,049	-0,148
Profundidad nido	-0,011	0,460	0,815
Altura boca del nido	0,610	0,274	-0,158
% Cobertura dosel	0,426	-0,361	0,495
% Cobertura horizontal	0,032	0,762	-0,210
Varianza acumulada (%)	38,7	64,1	84,2

escala, donde los nidos con alta depredación tienen valores del CP1 significativamente menores que los no depredados. Por lo tanto, este conjunto de variables que contribuyen más al CP1 (altura de la boca y de las ramas por debajo de ella, y la cobertura del dosel), están teniendo algún peso en la probabilidad de que un nido sea depredado.

En cuanto a las variables de macrohábitat y paisaje, la gráfica de los dos primeros componentes del ACP muestra que los nidos con alta depredación quedan distribuidos hacia el lado izquierdo de la gráfica, que corresponde a tamaño de parche más pequeño, valores más bajos de porcentaje de vegetación asociada a quebradas, mayor porcentaje de vegetación intervenida (arenera), y mayor número de tipos de vegetación (Fig. 2, Tabla 4). En este caso, el ANOVA también resultó significativo

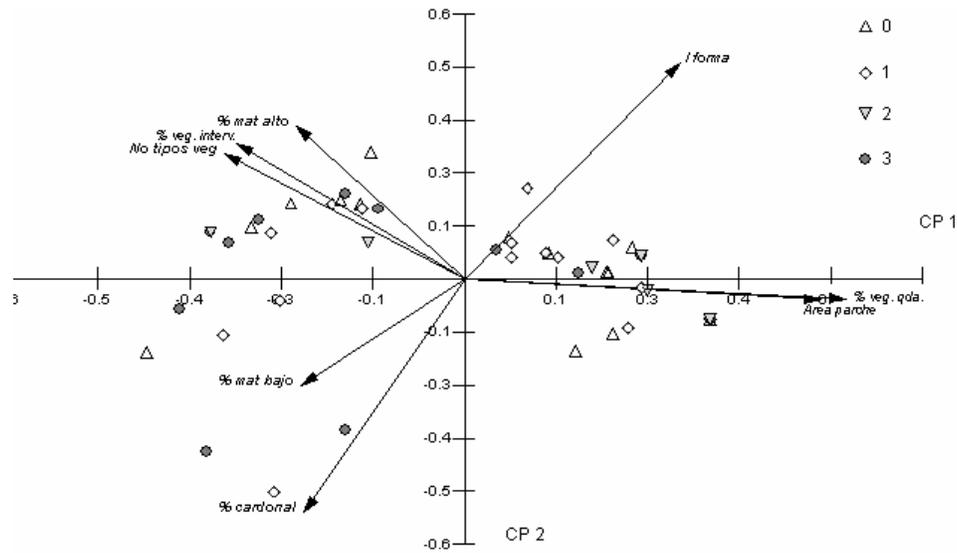


FIG. 2. Gráfico del ACP a la escala de macrohábitat y paisaje para las variables relacionadas con la depredación de los nidos de Cotorra Cabeciamarilla en la isla de Margarita, Venezuela (0 = no depredados; 1 = depredación baja; 2 = depredación media; 3 = depredación alta). Se presentan los casos y las variables combinadas sobre los dos primeros componentes principales. Variables: tamaño del parche, índice de forma del parche, % de matorral bajo, % de matorral alto, % de cardonal, % de vegetación de quebradas, % de vegetación intervenida, y número de tipos de vegetación.

($F_{1,22} = 3,562$, $P = 0,072$), lo que reafirma la relación de estas variables con la depredación.

El ACP donde se combinan las cinco variables de las tres escalas espaciales que tuvieron una contribución de más de 0,4 al CP1 (altura de la boca, altura de la primera ramificación bajo la boca, cobertura del dosel, área del parche, y porcentaje de vegetación de quebradas) muestra la misma tendencia que las dos anteriores, con un agrupamiento de los nidos con alta depredación hacia la izquierda, que corresponde a la zona con menores valores de las variables incluidas (Fig. 3, Tabla 5). Al igual que en los análisis anteriores, el ANOVA también fue significativo ($F_{1,22} = 10,09$ $P = 0,004$).

DISCUSIÓN

Los resultados de los análisis univariados y

multivariados ofrecieron resultados diferentes sobre las características de los nidos con más probabilidad de ser depredados. En el caso de las pruebas univariadas, solamente tres factores fueron estadísticamente diferentes, en cambio los resultados de los ACP sugieren que hay al menos cinco variables que podrían estar influyendo. Ambos análisis comparten la importancia de la altura de la primera ramificación por debajo de la boca y el área del parche sobre la tasa de depredación. Las variables adicionales que sugieren los análisis multivariados fueron la altura de la boca, la cobertura del dosel y la extensión de vegetación de quebradas. Las características que conjuntamente harían a los nidos más susceptibles a la depredación serían los que tuvieran menor altura de la boca (por debajo de 2 m de altura), con ramificaciones bajas, con dosel más escaso (menos del 40% de

TABLA 4. Resultados del análisis de componentes principales para las variables a las escalas de macrohábitat y paisaje relacionadas con la depredación de los nidos de la Cotorra Cabeciamarilla en la isla de Margarita, Venezuela. Se presentan los tres primeros componentes (CP) ($n = 51$ nidos). Los valores de cada componente principal indican la importancia o contribución de cada variable a ese componente. La varianza acumulada indica cuanto de la variación original de los datos es retenida a medida que se agregan componentes.

Variables	CP 1	CP 2	CP 3
Área parche	0,500	-0,050	0,128
Complejidad forma	0,302	0,524	-0,182
% Vegetación intervenida	-0,319	0,329	-0,389
% Matorral bajo	-0,229	-0,257	0,481
% Matorral alto	-0,235	0,369	0,635
% Cardonal	-0,224	-0,564	-0,331
% Vegetación quebradas.	0,535	-0,048	-0,048
No. tipos vegetación	-0,336	0,302	-0,232
Varianza acumulada (%)	40,2	60,1	73,0

cobertura), ubicados en parches pequeños (menos de 40 ha) y con menor extensión de vegetación de quebradas a su alrededor. Sin embargo, los ACP muestran una gran variabilidad entre los nidos, sobretodo entre los no depredados, muchos de los cuales presentan características que los harían susceptibles a la depredación.

Los principales depredadores de la Cotorra Cabeciamarilla en el período reproductivo son los ofidios (Sanz & Rodríguez-Ferraro 2006). La tigre cazadora (*Spilotes pullatus*), de la familia Colubridae, es principalmente arborea, de unos 2 m de largo, de movimientos muy rápidos por las ramas, que probablemente requiera de ramas cerca de la boca para poder acceder al nido. Por su parte la tragavenados (*Boa constrictor*) y la boa tornasol (*Corallus ruschenbergerii*) tienen musculatura más fuerte y tal vez no requieran tanto de la presencia de ramas para llegar a la boca del nido, pero al ser tanto arbóreas como terrestres se benefi-

ciarían de nidos con entradas bajas y con ramas debajo de ellas, al igual que los depredadores exclusivamente terrestres. Las entradas bajas también ofrecen menos tiempo para detectar y alejar a los depredadores terrestres, y más si la boca del nido está rodeada de vegetación densa (Gutzwiller & Anderson 1987, Martin & Roper 1988, Li & Martin 1991).

La altura de la boca tuvo un impacto en la tasa de depredación en otras especies de aves que anidan en cavidades (Rendell & Robertson 1989, Li & Martin 1991, Moorhouse 1991). Tres especies de loros de tierra firme, el Loro Frentirrojo (*Amazona autumnales*), el Loro Cabeciamarillo (*A. oratrix*) y el Loro Tamaulipeco (*A. viridigenalis*), escogieron cavidades con altura de la boca considerablemente más altas que las disponibles (Enkerlin 1995), lo que apunta a que esta variable puede estar jugando un papel importante en la elección de las cavidades y en el éxito reproductivo de distintas especies. Sin embargo, esta variable no fue diferente entre cavidades usadas y no usadas en la Cotorra Puertorriqueña (*A. vittata*; White *et al.* 2006).

La cobertura del dosel tuvo un papel menor en la tasa de depredación, pero la tendencia sugerida de mayor depredación en nidos con dosel más escaso parece apoyar la teoría que los nidos más ocultos son más difíciles de detectar por los depredadores. Para algunas especies, los nidos escondidos u ocultos por vegetación (ya sea del dosel o en el plano horizontal) son menos depredados que los más descubiertos (Martin & Roper 1988, Kelly 1993, Dion *et al.* 2000). También las señales químicas pueden ser más fácilmente percibidas en ambientes más abiertos o la actividad de los padres detectada más fácilmente. Por otro lado, la conectividad del dosel o la presencia de ramas o lianas cercanas a la boca del nido puede favorecer la entrada de ofidios a los nidos de loros *Amazona* (Koenig *et al.* 2007), lo que haría a los nidos con mayor

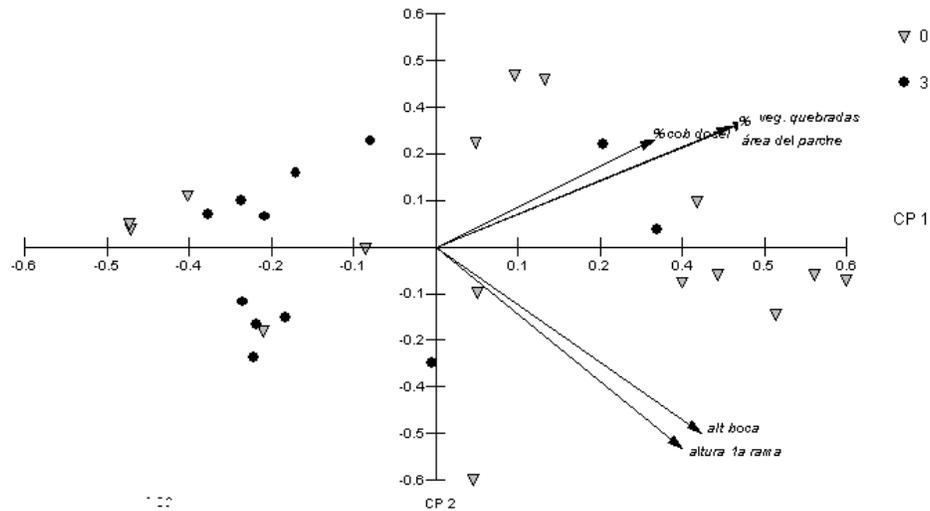


FIG. 3. Gráfico del ACP considerando las cinco variables a las escalas de microhábitat, macrohábitat y paisaje con mayor efecto en explicar la depredación de los nidos de Cotorra Cabeciamarilla en la isla de Margarita, Venezuela (0 = no depredados; 3 = depredación alta). Se presentan los casos y las variables combinadas sobre los dos primeros componentes principales. Variables: altura de la boca, altura de la primera ramificación debajo de la boca, % de cobertura del dosel, tamaño del parche, y % de vegetación de quebradas.

cobertura del dosel más propensos a ser depredados. Sin embargo, la medida utilizada en este estudio no permite sacar conclusiones determinantes en este sentido porque es una medida global de cobertura. Si consideramos que el tipo de vegetación dominante en Macanao son los matorrales, la conectividad del dosel está formada principalmente por ramas delgadas y finas que las grandes boas (*Boa* y *Corallus*) no podrían utilizar como vía de paso, aunque sí se lo favorecería a la tigrá cazadora.

En la Cotorra Cabeciamarilla, la variable de macrohábitat que parece estar más relacionada con una mayor depredación fue el área del parche, con parches pequeños, de menos de 40 ha, asociados a mayor depredación. En la literatura se proponen dos explicaciones para relacionar la mayor depredación con parches más pequeños. La primera tiene que ver

con el área de búsqueda: al tener menos sitios potenciales donde buscar, los depredadores son más eficientes (Martin & Roper 1988), y de allí la mayor depredación en parches pequeños con respecto a los grandes. La segunda se relaciona con un mayor efecto de borde en parches de menor área. En varios estudios de aves se ha encontrado que los nidos alejados de los bordes (entre 50 y más de 100 m) en vegetación continua o en parches grandes (con una menor relación borde/área) son más exitosos (Gates & Gysel 1978, Andren & Angelstam 1988, Møller 1988, Small & Hunter 1988, Hoover *et al.* 1995, Roberts & Norment 1999, Zanette & Jenkins 2000). Para algunos sitios, se ha demostrado que es porque los depredadores (aves y mamíferos) son más activos allí o están en mayores densidades (Gates & Gysel 1978). Sin embargo, los trabajos donde se evaluaron

TABLA 5. Resultados del análisis de componentes principales (ACP) combinado las cinco variables a las escalas de microhábitat, macrohábitat y paisaje con mayor efecto en explicar la depredación de los nidos de la Cotorra Cabeciamarilla en la isla de Margarita, Venezuela. Se presentan los tres primeros componentes para los nidos con depredación alta y nula ($n = 28$ nidos). Los valores de cada componente principal indican la importancia o contribución de cada variable a ese componente. La varianza acumulada indica cuanto de la variación original de los datos es retenida a medida que se agregan componentes.

Variables	CP 1	CP 2	CP 3
Altura 1 ^{ra} rama bajo boca	0,408	-0,589	-0,048
Altura boca del nido	0,440	-0,542	-0,006
% Cobertura dosel	0,364	0,315	-0,865
Área parche	0,517	0,368	0,231
% Vegetación quebradas.	0,490	0,354	-0,443
Varianza acumulada (%)	52,2	79,6	93,4

algunos de estos aspectos para aves que anidan en cavidades (Li & Martin 1991, Hooge *et al.* 1999) y donde los depredadores fueron aves o mamíferos, principalmente ardillas, han sido realizados en zonas templadas y ninguno en el trópico, donde los principales depredadores de aves son los ofidios (Skutch 1985). Por lo tanto, las conclusiones a las que arriban pueden no tener mucha aplicación a este caso de estudio particular. En el caso de la cotorra, hay una fuerte correlación entre las variables área del parche y porcentaje de vegetación de quebradas alrededor del nido, por lo que no es posible saber a cuál de las dos podría estar respondiendo la tasa de depredación. El tipo, abundancia, capacidad de movimiento de los depredadores, y posibilidad de detección de sus presas puede variar a escala de macrohábitat, en distintos ambientes (Martin & Roper 1988, Dion *et al.* 2000, Tarvin & Garvin 2002). Todo depende de las identidades de los depredadores y sus estrategias y claves de búsqueda. Sin

conocer la distribución, abundancia y métodos de búsqueda de los depredadores de cotorras, cualquier conclusión es muy especulativa.

El estudio muestra que, en la Cotorra Cabeciamarilla, la depredación está afectada, no sólo por variables de microhábitat, que son las tradicionalmente consideradas para analizar este factor, sino también por otras actuando a escalas más grandes. Por lo tanto, variables a varias escalas deberían incluirse en estudios futuros para una comprensión más real del problema, así como también deberían ser consideradas en el manejo de nidos tanto naturales como artificiales. La ventaja que ofrece el análisis de datos de hábitat en forma multivariada es que enriquece la interpretación de los resultados porque, al estudiar todos los factores simultáneamente, permite detectar la combinación de variables, y valores de las mismas, que determinan que un nido sea adecuado o no.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue posible gracias al financiamiento de CONICIT, Idea Wild y Neotropical Bird Club. La ONG Provita me permitió utilizar los datos de biología reproductiva de la cotorra en Macanao y la familia Salazar Meneses autorizó la ejecución de gran parte del proyecto en sus terrenos. Para el trabajo de campo, conté con la asistencia de Pablo Antonio Millán, Pedro Borges, Eduardo Espinoza y Valentín Dimas. El desarrollo del SIG estuvo basado en el Instituto de Geografía y Desarrollo Regional de la Universidad Central de Venezuela. Agradezco a Donald Brightsmith y Thomas White, organizadores del simposio “Estrategias adaptativas en la conservación de psitácidos Neotropicales”, por su invitación a participar en él, así como a D. Brightsmith y un revisor anónimo por sus observaciones a versiones previas del manuscrito.

REFERENCIAS

- Andren, H., & P. Angelstam. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology* 69: 544–547.
- Cody, M. L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. Pp. 4–58 *in* Cody, M. L. (ed.). *Habitat selection in birds*. Academic Press, San Diego, California.
- Dion, N., K. A. Hobson, & S. Larivière. 2000. Interactive effects of vegetation and predators on the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. *Condor* 102: 629–634.
- Enkerlin, E. C. 1995. Comparative ecology and reproductive biology of three species of *Amazona* parrots in northeastern Mexico. Tesis Doc., Texas A&M University, College Station, Texas.
- Forshaw, J. M. 1989. *Parrots of the World*. 3ª ed. Landsdowne Editions, Willoughby, Australia.
- Gates, J. E., & L. W. Gysel. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59: 871–883.
- Gutzwiller, K. J., & S. H. Anderson. 1987. Multi-scale associations between cavity-nesting birds and features of Wyoming streamside woodlands. *Condor* 89: 534–548.
- Hildén, O. 1965. Habitat selection in birds. A review. *Ann. Zool. Fenn.* 2: 53–75.
- Hooge, P. N., M. T. Stanback, & W. D. Koenig. 1999. Nest-site selection in the Acorn Woodpecker. *Auk* 116: 45–54.
- Hoover, J. P., M. C. Brittingham, & L. J. Goodrich. 1995. Effect of forest patch size on nesting success of Wood Thrushes. *Auk* 112: 146–155.
- Hoyos, J. 1985. Flora de la Isla Margarita. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas, Venezuela.
- James, F. C. 1971. Ordination of habitat relationships among breeding birds. *Wilson Bull.* 83: 215–236.
- Kelly, J. P. 1993. The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* 95: 83–93.
- Knopf, F. L., & J. A. Sedwick. 1992. An experimental study on nest-site selection by Yellow Warblers. *Condor* 94: 734–742.
- Koenig, S. E., J. M. Wunderle, & E. Enkerlin-Hoeftlich. 2007. Vines and canopy contact: a route for snake predation on parrot nests. *Bird Conserv. Int.* 17: 79–91.
- Kovach, W. 1998. Multi variate statistical package. Versión 3.1. Kovach Computing Services, Pentraeth, UK.
- Li, P., & T. E. Martin. 1991. Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108: 405–418.
- MapInfo Corp. 2000. MapInfo. Versión 6.0. MapInfo Corporation, Troy, New York.
- Martin, T. E., & J. J. Roper. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90: 51–57.
- Martuscelli, P. 1995. Ecology and conservation of the Red-tailed Amazon *Amazona brasiliensis* in south-eastern Brazil. *Bird Conserv. Int.* 5: 225–240.
- McGarigal, K., S. A. Cushman, M. C. Neel, & E. Ene. 2002. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for categorical maps. Programa de computación producido por los autores en la Univ. de Massachusetts, Amherst. Disponible en la dirección: www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html
- Møller, A. P. 1988. Nest predation and nest site choice in passerine birds in patches of different size: a study of magpies and blackbirds. *Oikos* 53: 215–221.
- Moorhouse, R. J. 1991. Annual variation in productivity of North island Kaka on Kapiti Island, New Zealand. *Actas Congr. Int. Ornithol.* 20: 690–696.
- Rendell, W. B., & R. J. Robertson. 1989. Nest-site characteristics, reproductive success and cavity availability for Tree Swallows breeding in natural cavities. *Condor* 91: 875–885.
- Roberts, C., & C. J. Norment. 1999. Effects of plot size and habitat characteristics on breeding success of Scarlet Tanagers. *Auk* 116: 73–82.
- SAS Institute Inc. 1998. StatView. Versión 5.0. SAS Institute, Cary, North Carolina.
- Sanz, V., & A. Rodríguez-Ferraro. 2006. Reproductive parameters and productivity of the Yellow-shouldered Parrot on Margarita Island, Venezuela: a long-term study. *Condor* 108: 178–192.
- Sauad, J. J., V. Nuñez, J. L. Garrido, M. E. Cálzon, & Z. M. Chorolque. 1991. Ambientes de nidificación del Loro Hablador *Amazona aestiva*, Salta, Argentina. III. Características de los árboles

- les-nido. Manejo de Fauna 4: 1–12.
- Seixas, G. H., & G. Mourão. 2002. Nesting success and hatching survival of the Blue-fronted Amazon (*Amazona aestiva*) in the Pantanal of Mato Grosso do Sul, Brazil. *J. Field Ornithol.* 73: 399–409.
- Skutch, A. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed. *Ornithol. Monogr.* 36: 575–594.
- Small, M. F., & M. L. Hunter. 1988. Forest fragmentation and avian nest predation in forested landscapes. *Oecologia* 76: 62–64.
- Snyder, N. F. R., J. W. Wiley, & C. B. Kepler. 1987. The parrots of Luquillo: natural history and conservation of the Puerto Rican Parrot. Western Foundation of Vertebrate Zoology, Los Angeles, California.
- Tarvin, K. A., & M. C. Garvin. 2002. Habitat and nesting success of Blue Jays (*Cyanocitta cristata*): importance of scale. *Auk* 119: 971–983.
- Underwood, A. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge Press, Cambridge, UK.
- White, T. H., G. G. Brown, & J. Collazo. 2006. Artificial cavities and nest site selection by Puerto Rican Parrots: a multiscale assessment. *Avian Conservation and Ecology – Écologie et conservation des oiseaux* 1(3): 5. *Avian Conserv. Ecol.* 1: 5 [en línea] URL: <http://www.ace-eco.org/vol1/iss3/art5/>
- Zanette, L., & B. Jenkins. 2000. Nesting success and nest predators in forest fragments: a study using real and artificial nests. *Auk* 117: 445–454.