

ORDEN DE LLEGADA Y AGRESIONES EN AVES URBANAS EN UNA FUENTE DE ALIMENTO CONTROLADA

ARRIVAL ORDER AND AGGRESSIONS OF URBAN BIRDS IN A CONTROLLED FEEDER

Luis Levin, Laurie Fajardo y Natalia Ceballos

Laboratorio de Comportamiento Animal, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela, Apartado Postal 47106, Caracas, 1041-A, Venezuela.

Fax (0212) 751-0111 y 753 5897

E-mail: llevin@reacciun.ve

RESUMEN

Buscar alimento y evitar depredadores que acechan en los lugares de alimentación, constituye una circunstancia contradictoria para las aves. La agrupación parece ser una estrategia que permite reducir los riesgos de la depredación. Cada lugar en el orden en una sucesión de aves llegando a un alimentador, ofrece un valor diferente en el balance entre la calidad y cantidad alimenticia y la seguridad. Instalamos un alimentador en un bosque urbano de Caracas que permitía registrar la actividad en el mismo, y encontramos que el orden de llegada de las especies de aves no fue azaroso. Cuantificamos las interacciones agresivas y encontramos que las aves que llegan en segundo lugar, eran las dominantes, mientras que la que llegaba primero resultaba ser subordinada. Pensamos que los primeros individuos en llegar tienen una mayor probabilidad de encontrar alimento, pero también, se encuentran con la mínima seguridad ante un potencial depredador al acecho. Ambas variables crecen en sentido contrario. Hacia un extremo el peligro y la buena comida. En el otro, la seguridad y la hambruna. Concluimos que el segundo lugar representa la posición óptima en el orden de llegada, posición que aparentemente optimiza el compromiso seguridad-buen alimento, ocupada por los individuos dominantes.

Palabras clave: bandadas de aves, grupos poliespecíficos, aves urbanas, alimentador artificial, depredador/presa, orden de alimentación, jerarquía .

ABSTRACT

To search for food and to avoid predators that ambush in feeding places constitute a contradictory situation for birds. Grouping seems to be a strategy that permits the reduction of predation risk. Each place in the order in a succession of birds arriving to a feeder has a different value in terms of quality-quantity of food, and security. We installed a feeder in a urban forest of Caracas city that allowed to record by remote control the activity in the feeder. We found that the arrival order of bird species was not random. We quantified the aggressive interactions, finding that the birds that arrived in the second place were the dominants, while those who arrived first were the subordinates. We think that the first individuals to arrive have more possibilities of finding food, but at the same time, security would be minimum if predators are present. Both variables grow in opposite directions: danger and good food at one end, and security and famine at the other. We conclude that the second place constitute the optimum position in the arriving order. This position apparently optimizes the compromise security-good food, and the dominant individuals occupy it.

Keywords: bird flocks, polyspecific groups, urban birds, artificial feeder, predator/prey, feeding order, hierarchy

INTRODUCCIÓN

La mayoría de las especies de aves se reúnen en ciertos períodos del año, por distintas razones, formando una gran variedad de agrupaciones mono

y poliespecíficas, de distintos tamaños y niveles de complejidad en su organización (Welty 1982). Según Powell (1974, 1979), las asociaciones entre individuos de la misma especie ofrecen ventajas en la obtención de alimento y defensa ante

ORDEN DE LLEGADA EN AVES

depredadores, pero genera confrontaciones o luchas directas o ritualizadas con costos para los individuos que participan en estos encuentros (Caraco 1979, Krebs 1977). Estas luchas suelen terminar en vencedores y vencidos lo que resulta en relaciones de dominancia (Drews 1993), correlacionadas con diferencias en el acceso a los recursos (Grier y Burk 1992). Experimentos previos (Levin *et al.*, datos no publicados) han demostrado que la distribución en el tiempo de las visitas de diferentes especies de aves a una fuente de alimento artificial, no es azarosa ni uniforme sino contagiosa, agrupándose los individuos en ráfagas. Hemos definido las ráfagas como las visitas que ocurren durante un período de ocupación continua del alimentador por parte de pájaros de la misma o diferentes especies. En el presente trabajo indagamos sobre la posibilidad de que diferentes especies ocupen lugares específicos en el orden de llegada al alimentador y sobre el significado de ese eventual orden.

El presente estudio enfoca un espacio biológico poco usual en los estudios de comportamiento animal: animales libres, en un entorno urbano. Solemos aislar nuestro objeto de estudio en una cámara, para manejar de forma controlada las variables experimentales, o en el otro extremo, estudiar la naturaleza en su forma “prístina”, sin la perturbación que implica la participación catastrófica de la actividad humana. El fundamento de esta actitud científica es que

cualquier aspecto de la conducta que se estudia, debe considerarse dentro del contexto natural en que tal conducta ha evolucionado. Transgredir este principio, puede mostrar una fenomenología distorsionada, y dar lugar a interpretaciones erróneas. Sin embargo, la lealtad ciega a estos sanos principios puede obligarnos a restringir los objeto de estudio a condiciones muy particulares, e impide proyectar las herramientas científicas a aspectos muy importantes de la realidad, como es el estudio de las comunidades que sobreviven al avance de la ciudad en ambientes tropicales. Es por lo tanto importante ensayar métodos “científicamente sucios”, pero que nos permitan estudiar estos interregnos, como lo es el extraordinario fenómeno ecológico de las especies que asombrosamente nos acompañan en nuestra ciega carrera progresista.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se instaló una fuente de alimento en el ARBORETUM-IBE, Universidad Central de Venezuela, caracterizado como un bosque seco premontano urbano de aproximadamente 4 ha de extensión, en el que la perturbación humana es escasa y donde se conserva parte de la diversidad biológica ancestral, incluyendo varios depredadores de aves como culebras y aves de presa. El alimentador consistió en un recipiente cilíndrico metálico de 10 cm de alto y 3 l de capacidad. Este recipiente se encontraba sujeto al centro de una

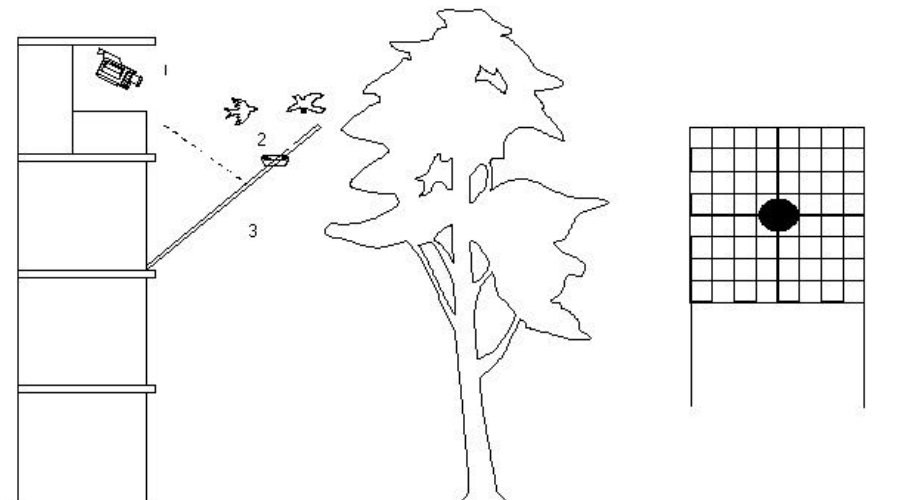


Figura 1. Esquema del montaje del alimentador experimental, donde se muestra la vista lateral y la vista frontal, visto desde la cámara. 1. cámara. 2. alimentador. 3. rejilla de parada de los pájaros cuya vista frontal se ve a la derecha de la figura.

Tabla 1. Especies que visitaron el alimentador. Porcentaje de visitas en 1º, 2º y 3º lugar para cada especie y total de visitas en ráfaga. El asterisco indica diferencias significativas según una prueba de chi-cuadrado ($p < 0,05$).

NOMBRE COMUN	NOMBRE CIENTIFICO	1º	2º	3º	Total	Signif
Carpintero habado (Ca)	<i>Melanerpes rubricapilus</i>	8	69	23	13	*
Cristofué (Cr)	<i>Pitangus sulfuratus</i>	73	27	0	11	*
Paraulata ojo de candil (Pa)	<i>Turdus nudigenis</i>	33	33	33	3	
Tortolita rojiza (To)	<i>Columbina talpacoti</i>	0	50	50	2	
Azulejo de jardín (Az)	<i>Thraupis episcopus</i>	28	61	11	18	*
Reinita común (Re)	<i>Coereba flaveola</i>	100	0	0	1	
Tángara copino (Ta)	<i>Tangara cyanoptera</i>	78	22	0	18	*
Lechocero ajicero (Le)	<i>Saltator coerulescens</i>	75	25	0	4	
Semillero (Se)	<i>Tiaris bicolor</i>	67	33	0	3	

rejilla de 1,6 m² construida con cañas de bambú que se colocaron sobre un marco metálico para formar así una matriz de 64 cuadros de 20 x 20 cm cada uno. El conjunto de rejilla y recipiente se encontraba en un lugar adyacente a la terraza del último piso del Instituto de Biología Experimental (Universidad Central de Venezuela), aproximadamente a unos 10 m de altura sobre el suelo (Figura 1). La reja se proyectaba desde la fachada del edificio con una inclinación de 45° hacia el dosel de los árboles. El alimentador presentaba una tapa rotatoria que podía ser operada remotamente desde el laboratorio de observación, que se encontraba en otra parte del edificio. Un cableado adecuado permitía abrir y cerrar el alimentador, encender o apagar la cámara y observar en un monitor de video los acontecimientos ocurridos en el alimentador, mientras se registraba continuamente en un grabador VHS "time lapse" a intervalos de un cuadro por segundo.

El alimentador era cargado diariamente con 5 cambures, al menos una hora antes de su apertura. Los eventos ocurridos alrededor de la fuente de alimento fueron registrados con una cámara de vídeo y grabados en cintas de VHS con un grabador "time lapse" que filmaba en forma continua entre las 8:30 y las 11:30 desde julio de 1996 hasta junio de 1997.

Hemos dado el nombre de ráfaga, a la serie de visitas iniciada después de 22 s de ausencia de visitas, y finalizada al transcurrir más de un segundo sin la presencia de aves en el alimentador. Este

valor para el intervalo de pre-ráfaga fue determinado previamente (Levin *et al.*, datos no publicados), aplicando el método gráfico del logaritmo de supervivencia para detectar vacíos en secuencias de eventos (Haccou y Meelis 1994). Dado que lo que nos interesa en este trabajo es el "frente" de la ráfaga, cuando es máxima la probabilidad de encuentro con un depredador al acecho, restringimos la extensión de la ráfaga a las cuatro primeras entradas. La cuenta del orden de llegada, se reducía en una unidad, cada vez que uno de los presentes se retiraba del alimentador. El análisis se limitó a las cuatro primeras entradas (nótese que el número de entradas puede superar el número de orden alcanzado en una ráfaga, por el hecho de que algunas aves abandonan el alimentador reduciendo el número de orden de las siguientes entradas). El orden de llegada dentro de las ráfagas se hizo considerando solamente aquellas sesiones que superaban las 36 llegadas de aves a cualquier punto de la rejilla.

Con el propósito de evaluar si estas relaciones de orden guardaban relación con la dirección y frecuencia de las interacciones agresivas y los desplazamientos resultantes, analizamos las filmaciones de las sesiones diarias durante el registro. Se construyó una matriz de dominancia (Martin y Bateson 1993), con la que se obtiene un estimado ordinal de las posiciones de los individuos en el grupo y se calculó el índice de linealidad de Landau (Lehner 1979), para

ORDEN DE LLEGADA EN AVES

Tabla 2. Matriz de dominancia de las especies que asistieron al alimentador. Se muestra el número de veces que cada especie desplazó y que fue desplazada por otras especies. En la columna izquierda se presenta a las especies agresoras y en la fila superior a las agredidas. El número de especies dominadas representa el número de especies a las cuales desplazó en la mayoría de los encuentros con cada una de ellas.

Agresora	Agredida	Ca	Le	Cr	Az	Pa	Tg	Fue		Nº sp dominadas
								desplazó	desplazada	
	Ca		4	20	17	1	0	42	3	4
	Le	1		3	22	9	1	36	7	4
	Cr	2	1		24	7	5	39	25	3
	Az	0	0	2		21	9	32	66	2
	Pa	0	2	0	3		0	5	38	0
	Tg	0	0	0	0	0		0	15	0

estimar la linealidad en las relaciones asimétricas de agresión en el alimentador.

Uno de los aspectos que aparentemente podrían atentar contra la validez interna de este análisis, trabajar en un sistema abierto, es que ignoramos el número de aves de cada especie que visitan el alimentador. Para resolver este aspecto, hemos utilizado para el análisis las frecuencias relativas internas para cada especie.

RESULTADOS

Las especies visitantes se muestran en la Tabla 1. Para el análisis, se eliminaron siete de las ráfagas encontradas por ser ráfagas monoespecíficas. De esta selección resultaron 13 sesiones seleccionadas y un total de 50 ráfagas. Se calcularon los porcentajes del número de visitas realizadas en los diferentes lugares por especie, y se estableció el orden de llegada, como el lugar que ocupa cada individuo en la sucesión de visitas. Se consideraron las aves presentes en el momento de la llegada, incluyendo a las que estaban en el alimentador en un intervalo de un segundo, precedente a la llegada. De las 50 ráfagas seleccionadas 40 presentaron llegadas hasta el segundo lugar, 10 presentaron llegadas hasta el tercer lugar y ninguna presentó llegadas de cuarto lugar o más. Es decir nunca se observaron 4 individuos simultáneamente en el alimentador.

El análisis de la ocupación de 1º, 2º y 3º lugar,

por especie, mostró que azulejo (Az), carpintero (Ca), cristofué (Cr) y tångara (Tg) presentan frecuencias significativamente mayores en alguno de ellos, siendo mayor la frecuencia para Tg y Cr en el 1º lugar y para Az y Ca en el 2º lugar. Ninguna de las especies ocupó el 3º lugar en forma significativamente mayor que los demás (Tabla 1).

Con respecto a las relaciones jerárquicas entre las especies que visitaron el alimentador, se contaron 157 interacciones agresivas entre pares de aves, considerándose desplazada aquella que inmediatamente al encuentro salía del alimentador (sin que la otra saliera) (Tabla 2).

El índice de linealidad de Landau resultó en un valor de h de 0,99, lo que indica una jerarquía muy cercana a la linealidad (Bekoff 1977) en el siguiente orden:

- 1º Carpintero
- 2º Lechocero
- 3º Cristofué
- 4º Azulejo
- 5º Paraulata
- 6º Tångara

DISCUSIÓN

La existencia de un orden de acceso a un recurso o en la ejecución de una conducta, por parte de diferentes individuos, es frecuente en grupos de animales (Krebs y Davis 1993). Por

ejemplo, se sabe desde hace tiempo que los machos de muchas especies combaten entre sí por ubicarse en los primeros lugares del orden de picoteo, lo que suele estar correlacionado con privilegios en el acceso a hembras reproductivas o al alimento (Schjelderup-Ebbe 1935, Eibl-Eibesfeldt 1970). Este fenómeno social es muy generalizado en diferentes grupos de animales (Grier y Burk 1992). Otros casos de orden no parecen asociarse con el acceso a un recurso, sino a mecanismos de solución grupal de problemas, como es el caso de grupos de peces formadores de cardumen. Estos se ordenan en forma distinta al pasar por vías de escape ubicadas en lugares diferentes de un encierro y esto ha sido interpretado como parte de un mecanismo social de solución de problemas denominado Liderazgo Diversificado (Levin 1996, Levin y Vergara 1987).

Un caso de correlación inversa entre orden y beneficios parece estar presente en peces, en los que se ha observado que la salida de un escondite de peces formadores de cardumen, después de una fuerte perturbación, es iniciada por los peces de menor tamaño, motivada por la agresión por parte de los de mayor tamaño (Levin, datos no publicados). Los presentes resultados muestran una situación similar. Las aves de una agrupación poliespecífica llegan al alimento en un orden no azaroso y el primer lugar suele estar ocupado por especies que no son las dominantes. Las aves dominantes, en cambio, parecerían preferir el segundo lugar. En efecto, considerando los casos con un número de visitas mayores que 10, encontramos que tångara llega en primer lugar y es una especie subordinada. Carpintero y azulejo que son dominantes, llegan en 2º lugar. El cristofué sale de este esquema, pero siendo el ave de mayor tamaño, podría ser menos vulnerable ante el depredador. Interpretamos ese orden particular en aves llegando a un alimentador considerando que cada lugar en dicho orden ofrece un valor diferente en términos del balance entre la calidad-cantidad de alimento, y la seguridad. Las aves que llegan en primer lugar tienen la oportunidad de servirse y eventualmente agotar el recurso si este es escaso, pero confrontan un mayor riesgo, ya que pueden haber depredadores al acecho cerca del lugar en que hay disponibilidad de alimento. El primer individuo que entre al alimentador dispararía el ataque del depredador exponiendo así su vida. Las aves del grupo que aún no han entrado, se sirven de esta información para detectar a tiempo el peligro, dándoles la oportunidad de huir. Así vemos

que ambas variables crecen en sentido contrario. Hacia un extremo el peligro y la buena comida. Hacia el otro, la seguridad y la hambruna. Concluimos que el segundo lugar representa la posición óptima en el orden de llegada, posición que aparentemente optimiza el compromiso seguridad-buen alimento y que es ocupada por los individuos dominantes.

AGRADECIMIENTOS

A Carlos Uzcátegui, Cristina Sáinz y Glenis García por su importante participación en la transcripción y análisis de datos. Este trabajo fue financiado por CONICIT, proyecto S1 95 000 726.

LITERATURA CITADA

- BEKOFF, M. 1977. Quantitative studies of three areas of classical ethology: Social dominance, behavioral taxonomy, and behavioral variability. Academic Press, New York.
- CARACO, T. 1979. Time budgeting and group size: a theory. *Ecology* 60: 611-617.
- DREWS, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125: 3-4.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1970. *Ethology*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- GRIER, J.W. y T. BURK. 1992. *Biology of Animal Behaviour*. (2ª ed.). Mosby Year Book, St. Louise
- HACCOU, P. y E. MEELIS. 1994. *Statistical Analysis of Behavioural data*. Oxford University Press, Oxford.
- KREBS, J.R. 1977. Colonial nesting and social feeding strategies for exploiting food resources in the great blue heron (*Ardea herodias*). *Behaviour* 51: 99-134.
- KREBS J.R. y N.B. DAVIES. 1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. 3ª edición. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LEHNER, P. N. 1979. *Handbook of ethological methods*. New York: Garland STPM.
- LEVIN, L.E. 1996. Passage order through different pathways in groups of schooling fish, and the Diversified Leadership hypothesis. *Behavioural Processes* 37: 1-8.
- LEVIN, L. E. y V.E. VERGARA. 1987. Reversal learning in groups of the schooling fish *Aphyocharax erithrurus* on an Avoidance Paddle. *Journal of Comparative Psychology* 101 (4): 317-321.
- MARTIN, P. y P. BATESON. 1993. *Measuring behavior. An introductory guide*. Segunda edición, Cambridge University Press.
- POWELL, G.V. N. 1974. *Experimental analysis of the social*

ORDEN DE LLEGADA EN AVES

- value of flocking by starlings (*Sturnus vulgaris*) in relation to predation and foraging. *Animal Behavior* 22: 501-505.
- POWELL, G.V.N. 1979. Structure and dynamics of interspecific flocks in a neotropical mid-elevation forest. *The Auk* 96: 375-379.
- SCHJELDERUP-EBBE, T. 1935. Social behaviour of birds. Pp. 947-972, in Murchison, C. (eds.): *Handbook of social Psychology*, Clark University Press. Worcester, M.A.
- WELTY, J.C. 1982. *The life of birds*. Saunders College Publishers, New York.

Recibido 03 de noviembre de 1999; revisado 13 de febrero de 2001; aceptado 16 de marzo de 2001.